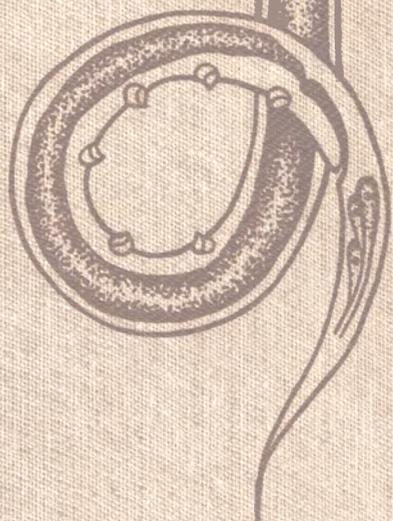


3004
С. Я. ЦАЛОЛИХИН

НЕМАТОДЫ
СЕМЕЙСТВ
TOBRILIDAE
и TRIPTYLIDAE
МИРОВОЙ
ФАУНЫ



К. 4534

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ОПРЕДЕЛИТЕЛИ ПО ФАУНЕ СССР, ИЗДАВАЕМЫЕ
ЗООЛОГИЧЕСКИМ ИНСТИТУТОМ АКАДЕМИИ НАУК СССР

138

С. Я. ЦАЛОЛИХИН

НЕМАТОДЫ
СЕМЕЙСТВ
TOBRILIDAE
и TRIPYLIDAE
МИРОВОЙ
ФАУНЫ



ЛЕНИНГРАД
„НАУКА“
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1983



Цалолыхин С.Я. Нематоды семейств Tobiiridae и Tripyridae мировой фауны. - Л. : Наука, 1983. - 232 с.-(Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР; Вып. 138).

Монография представляет собой полную сводку по систематике мировой фауны двух наиболее характерных для пресных вод семейств нематод из отряда Enoplida. В общей части содержатся сведения по морфологии, физиологии и экологии, в том числе по скорости дыхания и по определению биомассы тобрилид и трипилид. В отдельных главах, посвященных эволюции, филогении и зоогеографии, рассматривается место тобрилид и трипилид в системе нематод, обсуждаются вопросы эволюции отдельных органов, происхождение и историческое становление группы в целом с использованием современных данных по палеогеографии. Специальная часть содержит таблицы для определения и диагностики семейств, родов и видов, подробные рисунки всех видов и подвидов, а также описания новых для науки таксонов. Библиогр. - 198 назв. Ил. - 120. Табл. 3.

Главный редактор
директор Зоологического института АН СССР
О.А. СКАРЛАТО

Редакционная коллегия:

Л и х а р е в И.М. (отв. редактор серии), О.Л. К р ы ж а н о в -
с к и й (зам. отв. редактора), С.В. В а с и л е н к о, И.М. Г р о -
м о в, В.Ф. З а й ц е в, И.М. К е р ж н е р, Л.А. К у т и к о -
в а, Г.С. М е д в е д е в, М.Е. Т е р - М и н а с я н, Н.А. Ф и -
л и п п о в а

Р е д а к т о р в ы п у с к а Л.А. КУТИКОВА

Рецензенты: Э.Л. КРАЛЛЬ, Т.А. ПЛАТОНОВА

ПРЕДИСЛОВИЕ

Рассматриваемые в предлагаемой монографии семейства нематод являются наиболее распространенными и многочисленными в пресных водах. Отсюда возникает необходимость знания их и умения правильно определять виды при гидробиологических исследованиях, столь актуальных в связи с проблемой охраны окружающей среды. Достигая иногда огромной численности (до десятков тысяч на 1 м^2), нематоды, несмотря на свои малые размеры, могут играть существенную роль в биоценозах водоема, потребляя бактерии и водоросли, перерабатывая детрит и хищничая. В последнем случае жертвами крупных тобрилид могут становиться олигохеты и другие мелкие представители бентоса, не имеющие твердых покровов. Кроме трофической роли нематод в водоеме, не следует забывать о них как о потребителях кислорода, опять же памятуя о численности этих животных. Таким образом, знание систематики тобрилид и трипилид может оказаться полезным в повседневной работе экологов, деятельность которых становится все более ощутимой в народном хозяйстве. В связи с важностью экологических проблем в общей части монографии, кроме морфологического обзора, приведены краткие сведения по расчету скорости дыхания нематод и вычислению их индивидуальной массы.

С общебиологической точки зрения, рассматриваемые семейства нематод интересны в том плане, что именно тобрилиды были первыми нематодами, освоившими пресные воды. Поэтому их следует рассматривать как истинных первично пресноводных нематод, т.е. сформировавшихся в пресных водах. Знание распределения их по водоемам земного шара проливает дополнительный свет на картину формирования лика Земли и той части биосферы, которая охватывает фауну пресных вод.

В систематической части приведена новая система тобрилид и трипилид, существенно отличающаяся от прежней. Многолетние исследования тобрилид позволили провести ревизию старого рода *Tobrilus*, который распался на несколько новых. Такие преобразования претерпели в последнее время многие хорошо изученные группы нематод, как например дорилаймиды и мононхиды. Изученность тобрилид, к сожалению, оставляет желать лучшего, и автор

льстит себя надеждой, что предлагаемая монография будет стимулировать развитие этих исследований.

Определение тобрилид затруднительно в связи со сложностью видовой дифференцировки самок, значительно более многочисленных, чем самцы, по которым определение вида осуществляется с легкостью. Исходя из этого автором была предпринята попытка (не всегда удачная – он отдает себе отчет в этом) составить определительные таблицы, базирующиеся на признаках самок. Однако как бы ни были редки самцы, в достаточно большом гидробиологическом материале они всегда могут быть обнаружены, что гарантирует правильность определения. Говоря об определении тобрилид, можно, перефразируя известную французскую поговорку, сказать: „*chez le mâle*” и рассматривать это в качестве эпиграфа к Систематической части монографии.

Определитель охватывает всю мировую фауну тобрилид и трипид, изрядная часть которой представлена в водоемах и реках СССР и в первую очередь в оз. Байкал. Ограничиться только фауной Советского Союза показалось автору нецелесообразным, так как, во-первых, в мировой нематологической литературе справочники подобного рода отсутствуют и объединение всех сведений по конкретной группе может оказаться полезным и для зарубежных исследователей, а, во-вторых, территория нашей Родины столь велика и многообразна, что шансы обнаружения каких-то видов, известных из прилежащих районов мира, будь то Северная Америка или Азия, достаточно велики, и наличие этих видов в определителе позволит не попасть в тупик обнаружившего их исследователя.

Описания видов в Систематической части начинаются по устоявшейся в нематологической литературе традиции с индексов де Мана. Как правило, приводятся индексы из первоописаний и наиболее употребительные и широко распространенные в литературе. В случае отсутствия необходимых данных приведены индексы, рассчитанные автором по материалам коллекции Отделения нематод ЗИН АН СССР. Эти же материалы широко использованы во многих видовых описаниях.

Автор выражает свою глубокую признательность всем лицам, предоставившим ему материалы для исследования, особенно И. Андраши (Венгрия), В.Г. Гагарину, В.В. Гурвичу, Ф.С. Медведеву, Д.В. Наумову, А.В. Чесунову.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ ВИДОВ

I. Класс NEMATODA

I. Отряд ENOPLIDA

I. Подотряд TOBRILINA Tsalolichin, 1976

I. Сем. TOBRILIDAE Filipjev, 1918

I. Подсем. TOBRILINAE De Coninck, 1965

1. Род TOBRILUS Andrassy, 1959

	Стр.
1. <i>T. gracilis</i> (Bastian, 1865)	59
2. <i>T. helveticus</i> (Hofmaenner, 1914)	61
3. <i>T. wesenbergi</i> (Micoletzky, 1925)	63
4. <i>T. zakopanensis</i> (Stefanski, 1924)	64
5. <i>T. bekmanae</i> Tsalolichin, 1975	66
6. <i>T. incognitus</i> Tsalolichin, 1972	67
7. <i>T. amabilis</i> Tsalolichin, 1974	69
8. <i>T. latens</i> Tsalolichin, 1974	69
9. <i>T. macramphis</i> Tsalolichin, 1977	72
10. <i>T. aberrans</i> (W. Schneider, 1925)	72
11. <i>T. brevisetosus</i> (W. Schneider, 1925)	74
12. <i>T. nepalensis</i> Tsalolichin, sp. n.	76
13. <i>T. phantasus</i> Tsalolichin, sp. n.	78

II. Подсем. EUTOBRILINAE Tsalolichin, 1981

I. Триба EUTOBRILINI Tsalolichin, 1981

2. Род EUTOBRILUS Tsalolichin, 1981

1. <i>E. grandipapillatus</i> (Brakenhoff, 1914)	82
2. <i>E. husmanni</i> (Altherr, 1958)	84
3. <i>E. delamarei</i> (Altherr, 1963)	85
4. <i>E. andrassy</i> (Altherr, 1963)	86
5. <i>E. altherri</i> (Altherr, 1953)	88
6. <i>E. anguiculus</i> (Tsalolichin, 1977)	88
7. <i>E. selengaensis</i> (Tsalolichin, 1977)	92
8. <i>E. fortis</i> (Tsalolichin, 1972)	94
9. <i>E. antarcticus</i> Tsalolichin, 1981	94
10. <i>E. medius</i> (G. Schneider, 1916)	97

	Стр.
11. <i>E. vistula</i> (Pieczynska, 1960)	99
12. <i>E. graciliformes</i> (Altherr et Delamare Deboutteville, 1972)	100
13. <i>E. papillicaudatus</i> (Altherr, 1963)	102
14. <i>E. heptapapillatus</i> (Joubert et Heyns, 1979)	102
15. <i>E. naumovi</i> Tsalolichin, 1981	105
16. <i>E. tansaniensis</i> (Andrassy, 1968)	106
17. <i>E. annetteae</i> (Joubert et Heyns, 1979)	106
18. <i>E. rotundicapitatus</i> (Altherr, 1976)	109
19. <i>E. peregrinator</i> Tsalolichin, sp. n.	110
3. Род PARATRILOBUS Micoletzky, 1922	
1. <i>P. grandipapilloides</i> Micoletzky, 1922	111
2. <i>P. expugnator</i> (Tsalolichin, 1976)	112
3. <i>P. brevis</i> (Tsalolichin, 1976)	116
4. <i>P. ponticus</i> Tsalolichin, 1981	117
4. Род QUASIBRILUS Tsalolichin, 1976	
1. <i>Q. nannostomus</i> Tsalolichin, 1976	119
5. Род LAMUANIA Tsalolichin, 1976	
1. <i>L. orientalis</i> Tsalolichin, 1976	121
6. Род KURIKANIA Tsalolichin, 1976	
1. <i>K. sibirica</i> Tsalolichin, 1976	123
7. Род Mesotobrillus Tsalolichin, 1981	
1. <i>M. ultimus</i> (Tsalolichin, 1977)	125
II. Триба NEOTOBRIINI Tsalolichin, 1981	
8. Род RARITOBRIILUS Tsalolichin, 1981	
1. <i>R. steineri</i> (Micoletzky, 1925)	127
2. <i>R. scallensis</i> (W. Schneider, 1925)	129
3. <i>R. allophysis</i> (Steiner, 1919)	131
9. Род EPITOBRIILUS Tsalolichin, 1981	
1. <i>E. meylli</i> Tsalolichin, 1981	132
2. <i>E. setosus</i> (Altherr, 1963)	133
3. <i>E. flagellatus</i> (Andrassy, 1963)	136
4. <i>E. parvipapillatus</i> (Kreis, 1932)	137
10. Род MACROTOBRILUS Tsalolichin, 1981	
1. <i>M. elephas</i> (Andrassy, 1964)	139
11. Род BREVITOBRIILUS Tsalolichin, 1981	
1. <i>B. stefanskii</i> (Micoletzky, 1925)	142
2. <i>B. vibratus</i> (Sukul, 1967)	144
3. <i>B. sexsetiferous</i> (Khera, 1975)	144

	Стр.
4. <i>B. confusus</i> (Khera, 1975)	147
5. <i>B. graciloides</i> (Daday, 1908)	147
6. <i>B. malayanus</i> (W. Schneider, 1938)	150
7. <i>B. consimiloides</i> (Altherr, 1965)	151
8. <i>B. findeneggi</i> (Schiemer, 1971)	152
12. Род NEOTOBRIILUS Tsalolichin, 1981	
1a. <i>N. longus americanus</i> (Leidy, 1852)	155
1b. <i>N. longus rossicus</i> Tsalolichin, subsp. n.	157
2. <i>N. hopei</i> (Loof et Riemann, 1976)	159
3a. <i>N. diversipapillatus occidentalis</i> (Daday, 1905)	161
3b. <i>N. diversipapillatus orientalis</i> (Argo et Heyns, 1973)	163
4. <i>N. brzeskii</i> (Altherr, 1963)	164
5. <i>N. breviductus</i> (Loof et Riemann, 1976)	165
6. <i>N. nicaraguensis</i> (Loof et Riemann, 1976)	167
7. <i>N. longiformis</i> (Loof, 1973)	169
8. <i>N. vicinus</i> (Loof, 1973)	170
9. <i>N. macrospiculum</i> (Altherr, 1963)	171
10. <i>N. ampiei</i> (Joubert et Heyns, 1979)	172
11. <i>N. floridensis</i> (Joubert et Heyns, 1979)	174
12. <i>N. tantloyi</i> (Sukul, 1971)	174
13. <i>N. telekiensis</i> (Allgen, 1952)	176
13. Род SEMITOBRIILUS Tsalolichin, 1981	
1. <i>S. pellucidus</i> (Bastian, 1865)	180
2. <i>S. longicaudatus</i> (Hofmaenner, 1913)	182
II. Сем. TRIPYLIDAE de Man, 1876	
1. Род TRIPYLA Bastian, 1865	
1. <i>T. glomerans</i> Bastian, 1865	187
2. <i>T. setifera</i> Bütschli, 1873	187
3. <i>T. filicaudata</i> de Man, 1880	190
4. <i>T. longicaudata</i> Nesterov, 1979	190
5. <i>T. affinis</i> de Man, 1880	191
6. <i>T. filipjevi</i> (Filipjev, 1929)	194
7. <i>T. magna</i> Altherr et Delamare Deboutteville, 1972	196
8. <i>T. tenuis</i> Brzeski, 1964	197
9. <i>T. vulvata</i> Andrassy, 1977	198
10. <i>T. dybowskyi</i> Tsalolichin, 1976	199
11. <i>T. subterranea</i> Tsalolichin, 1976	200
12. <i>T. pygmaea</i> Micoletzky, 1922	202
2. Род PARATRIPYLA Brzeski, 1964	
1. <i>P. intermedia</i> (Bütschli, 1873)	203
2. <i>P. minuta</i> Brzeski, 1964	204

	Стр.
3. Род TRISCHISTOMA Cobb, 1913	
1. <i>T. pellucidum</i> Cobb, 1913	206
2. <i>T. monohystera</i> (de Man, 1880)	208
4. Род TRIPYLINA Brzeski, 1963	
1. <i>T. arenicola</i> (de Man, 1880)	209
2. <i>T. sheri</i> Brzeski, 1963	210
3. <i>T. stramenti</i> (Yeates, 1971)	212
4. <i>T. ursulae</i> (Argo et Heyns, 1973)	213
5. <i>T. macroseta</i> (Vinciguerra et La Fauci, 1978) . . .	214

О Б Щ А Я Ч А С Т Ь

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Первые сведения об основных родах семейств *Tobrilidae* и *Tripulidae* появились в середине XIX в. Типовые роды этих семейств были описаны Бастианом в 1865 г. (Bastian, 1865), хотя до этого в литературе появилось описание вида *Anguillula longa* (Leidy, 1852) – первой тобрилиды, ставшей известной зоологам. Бастиан описал 2 интересующих нас рода – *Trilobus* и *Tripyla*. Название *Tripyla* сохранилось, а *Trilobus*, оказавшееся младшим гомонимом названия одного из многочисленных родов трилобитов, было заменено на *Tobrilus* (Andrassy, 1959a). Бастианом же было правильно оценено открытие Лейди, и вид *Anguillula longa* вошел в состав рода *Trilobus* вместе с двумя другими бастиановскими видами *T. gracilis* и *T. pellucidus*. Все последующие описания новых (ныне валидных) видов этого рода относятся уже к XX столетию. Что касается рода *Tripyla*, то, кроме описанного Бастианом вида *T. glomerans*, в прошлом веке стало известно еще несколько видов, описанных Бючли (Bütschli, 1873) и де Маном (de Man, 1880), но основные данные по составу и структуре семейства появились значительно позже.

Следующий этап изучения тобрилид приходится на первую четверть XX в., когда благодаря трудам В. Шнейдера (W. Schneider, 1925) и Микоletzкого (Micoletzky, 1922a, 1925) был существенно увеличен видовой состав семейства. Отдельные виды тобрилид в это же время были описаны Г. Шнейдером, Штейнером, Бракенгоффом, Дадаем, Стефанским, Гофменнером.

В последние десятилетия существенный вклад в изучение тобрилид внес Андраши, который составил определитель рода *Tobrilus*, описал несколько новых и переописал ряд старых видов (Andrassy, 1964a, 1971), а также Альтерр, описавший значительное число новых видов. Эти же авторы существенно способствовали развитию систематики трипилид, хотя основная роль в этом направлении исследований безусловно принадлежит Бржескому, который провел серьезную ревизию рода *Tripyla* и описал несколько новых таксонов трипилид (Brzeski, 1963, 1964, 1968).

В последние годы интересные морфологические исследования тобрилид выполнены Римманом (Riemann, 1966a) и им же, совместно с Лоофом, разработана система так называемой „longus”-группы (Loof, Riemann, 1976). Существенный вклад в систематику и физиологию тобрилид внес Шимер (Schiemer, 1971; Schiemer, Duncan, 1974).

Подавляющее большинство как старых, так и современных работ по фаунистике и систематике тобрилид и трипилид выполнено европейскими авторами, и только в последние годы все чаще стали появляться статьи, посвященные тобрилидам и трипилидам, написанные нематологами Индии (Khera, 1970, 1975; Sukul, 1967, 1971), Южной Африки (Joubert, Heyns, 1979), Новой Зеландии (Yeates, 1971).

Наибольшее число видов тобрилид описано авторами, специально изучавшими фауну пресных вод. Специалисты по почвенной фауне чаще описывали трипилид. Из 71 валидного вида тобрилид В. Шнейдером описано 4, Миколетским — 4, Альтерром — 10, Цалолихиным — 21, а из 20 валидных видов трипилид де Маном описано 4, Бржеским — 3, Альтерром — 2, Цалолихиным — 2.

Особую роль в истории исследования рассматриваемых нами групп нематод сыграл И.Н. Филиппев, который первым предложил выделить тобрилид в самостоятельное семейство, первым описал значительное число тобрилид в водоемах и реках СССР, ранее известных только в Западной Европе, уточнил детали их морфологии и первоначальные диагнозы и много сделал для правильного понимания их эволюции и филогении (Филиппев, 1918, 1928).

МОРФОЛОГИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ

Форма тела и покровы

Форма тела тобрилид и трипилид, как правило, вытянутая, червеобразная. У тобрилид она заметно сужена к переднему концу, у трипилид это сужение выражено слабее, но в обеих группах практически всегда голова в 2–3 раза уже максимальной ширины тела. У видов, длина тела которых не превышает 1 мм, ширина головы соответствует ширине тела, так как не может быть существенно уже, а ширина тела не может быть существенно шире при заданной длине. Такая зависимость между длиной и шириной тела и шириной головы объясняется необходимостью сохранения червеобразной формы тела, которая возможна только при определенном отношении максимальной ширины к заданной длине. Понятие „червеобразности” нарушается при соотношении 1 : 10, т.е. для „червеобразного” тела длина его должна не менее чем в 10 раз превышать ширину. Таким образом, мелкие нематоды вынуждены иметь лимитированную ширину, но при этом не могут быть слишком „узкоголовыми”, так

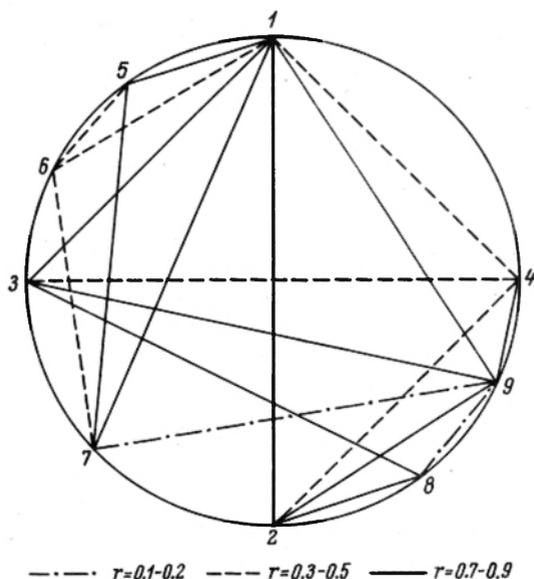


Рис. 1. Коррелограмма некоторых морфометрических характеристик тобрилид (по: Цалолыхин, 1981).

1 - длина тела самки, 2 - длина тела самца, 3 - диаметр тела самки, 4 - длина спикул, 5 - длина пищевода самки, 6 - положение вульвы (в % к длине тела), 7 - длина хвоста самки, 8 - длина хвоста самца, 9 - длина супплементарного ряда.

как ширина головы ограничивается формой и строением ротового аппарата, приспособленного для заглатывания определенной пищи, и структурой амфида. Типичный для эноплид карманообразный амфид, вероятно, функционально оправдан только в определенных размерных границах и не может быть меньше физиологически допустимого размера. Из этого следует, что ширина головы лимитирует ширину тела. Большинство морфометрических зависимостей нематод „замыкается” на длину тела, являясь ее функцией. Характер связи некоторых меристических признаков тобрилид показан на рис. 1, где r - коэффициент корреляции.

На рис. 2 в схематичном виде изображены наиболее крупные и наиболее мелкие представители тобрилид и трипилид, а также наиболее обычные по длине виды.

Живые тобрилиды чаще держат тело в вытянутом состоянии, незначительно скручивая его. Трипилиды, напротив, сильно извиваются, часто закручиваясь в клубок.



Рис. 2. Вариации средних размеров тобрилид и трипилид (на примере самок различных видов) (ориг.).

1 - *Macrotobrilus elephas*, 2 - *Quasibrilus nannostomus*, 3 - *Eutobrilus selengaensis*, 4 - *Tobrilus bekmanae*, 5 - *T. gracilis*, 6 - *Neotobrilus diversipapillatus*, 7 - *Brevitobrilus stefanskii*, 8 - *Epitobrilus flagellatus*, 9 - *Tripyla pygmaea*, 10 - *Paratripyla intermedia*, 11 - *Tripyla glomerans*, 12 - *T. magna*. А - средняя (средневзвешенная) длина представителя сем. *Tobrilidae*, Б - средняя (средневзвешенная) длина представителя сем. *Tripylidae*, I - средняя длина представителей родов *Tobrilus* и *Eutobrilus*, II - средняя длина представителя рода *Neotobrilus*, III - средняя длина представителя рода *Tripyla*.

Тело нематод покрыто плотной кутикулой, различающейся в разных группах толщиной и степенью кольчатости. Структура кутикулы у тобрилид и трипилид не изучалась, но исходя из общего плана строения кутикулы энтоплид можно полагать, что и у них кутикула многослойна, точнее четырехслойна: эпикутикула, экзокутикула, мезокутикула, эндокутикула (Maggenti, 1979). Экзокутикула имеет закономерно расположенные каналцы, создающие внутреннюю (пер-

вичную) кольчатость, как правило, неразличимую под световым микроскопом (Малахов, 1977, 1978a). В этом случае приходится говорить о визуально гладкой кутикуле. Довольно часто у тобрилид и в большинстве случаев у трипилид кутикула имеет внешнюю (вторичную) кольчатость. У тобрилид такая кольчатость выражена слабо – кольца кутикулы узкие, мелкие и очень нежные. У трипилид же кольчатость ярко выраженная – кольца широкие, глубокие, грубые. Такое различие во внешнем строении кутикулы может быть объяснено экологическими условиями формирования и обитания группы: трипилиды – исходно почвенная группа, где кольчатость способствует локомоции, тобрилиды – пресноводная группа.

Толщина кутикулы также различна у тобрилид и трипилид. Тобрилиды имеют довольно тонкую кутикулу, как правило, от 1 до 2 мкм, трипилиды – более толстую, достигающую 4 мкм. Кутикула тобрилид всегда несет соматические щетинки, число которых сильно колеблется у разных видов. Трипилиды лишены соматических щетинок. Наибольшее развитие соматические щетинки получают в области трофико-сенсорного отдела и на хвосте, а также в области вульвы. Ряд видов имеет хорошо развитые щетинки на всей поверхности тела. Это в первую очередь касается видов рода *Neotobrilus* и в значительной степени видов рода *Eutobrilus*.

Хвост как тобрилид, так и трипилид имеет вытянутую конусовидную форму, варьирующую от вида к виду. Как правило, тобрилиды обладают достаточно длинными и тонкими хвостами. Особенно длинные хвосты имеют *Eutobrilus anguiculus* (табл. II, 1) и *Epitobrilus flagellatus*, короткие – *Paratrilobus brevis*, *Kurikania sibirica*, *Lamuania orientalis*. Самцы обычно более короткохвостые и имеют более развитые щетинки. В полости хвостового отдела располагаются 3 хвостовые железы, имеющие, как правило, проток, который открывается во внешнюю среду на терминусе хвоста. Виды с очень тонким, плетевидным терминусом лишены выводного протока. Ряд видов без плетевидного терминуса имеет хорошо развитую спиннерету (или эвакуативную часть спиннереты) – орган, ответственный за регуляцию выхода секрета желез во внешнюю среду и состоящий из хвостового конуса и хвостовой поры (Белогуров, Листова, 1977). Многие виды лишены эвакуативной части спиннереты. Характерной особенностью некоторых видов является наличие субтерминальной щетинки, расположенной на слегка расширенном конце хвоста в области хвостового конуса (рис. 24, 33, 75).

Строение головного конца и стомы

Головной конец тобрилид и трипилид имеет типичное для нематод строение, т.е. несет 3 ряда чувствительных органов: 1 ряд из 6 губных папилл и 2 ряда головных щетинок (6+4), а

также амфиды. Апикально на головном конце расположено ротовое отверстие. В деталях строение головного конца существенно различается у тобрилид и трипилид.

Тобрилиды. Головной конец тобрилид достаточно хорошо заострен (в среднем в 2.4 раза уже наибольшей ширины тела), голова имеет закругленные или несколько срезанные контуры. Ротовое отверстие окружено 6 губами. Губы обычно выражены не очень четко, уплощенные, однако некоторые виды обладают хорошо развитыми, округлыми губами. Каждая губа несет по 1 губной папилле, представляющей собой конический вырост кутикулы с отверстием на вершине и подходящим к нему нервным окончанием. Чаше эти папиллы очень малы, и лишь немногие виды имеют крупные, хорошо различимые папиллы. Головные щетинки расположены по краям головы и имеют разное строение. Как правило, 6 щетинок имеют большую длину и расположены несколько выше, чем 4 щетинки меньшей длины. В большинстве случаев круги головных щетинок тесно сближены и находятся практически на одном уровне. В онтогенезе наблюдается сближение кругов щетинок (Riemann, 1966a). Щетинки, так же как и папиллы, представляют собой выросты кутикулы и иннервированы.¹ У некоторых видов, например *Tobrilus nepalensis*, длина всех головных щетинок одинакова. Венец головных щетинок никогда в расправленном состоянии не превышает ширины тела. Максимально длинные щетинки, встречающиеся у некоторых видов, достигают не более половины ширины головы, и поскольку ширина головы у тобрилид практически всегда в 2 раза уже максимальной ширины тела, то 1 (ширина головы) $+0.5$ (длина правых щетинок) $+0.5$ (длина левых щетинок) $=2$ (ширина тела). Это соотношение, вероятно, связано с обитанием нематод в готовых ходах между частицами грунта, где существует лимит между шириной тела нематод и шириной ходов.

В месте прикрепления головных щетинок наблюдается раздвоение кутикулы, или расширение слоя мезокутикулы (Малахов, 1978б), характерное для всех нематод. У крупных видов раздвоенность кутикулы хорошо выражена, у мелких заметна плохо. Пространство между апикальным концом головы и входом в собственно стому носит название вестибулюма.

Трипилиды. Головной конец трипилид, как правило, выглядит обрубленным и менее сужен (в среднем в 1.8 раза уже максимальной ширины тела) в отличие от тобрилид. Ротовое отверстие окружено 3 губами, на каждой из которых расположено по 2 губные папиллы. Головные щетинки трипилид имеют весьма разнообразное расположе-

¹ Некоторые виды рода *Eutobrilus* имеют членистые щетинки (Lorenzen, 1981), что хорошо видно на живом материале (рис. 3).

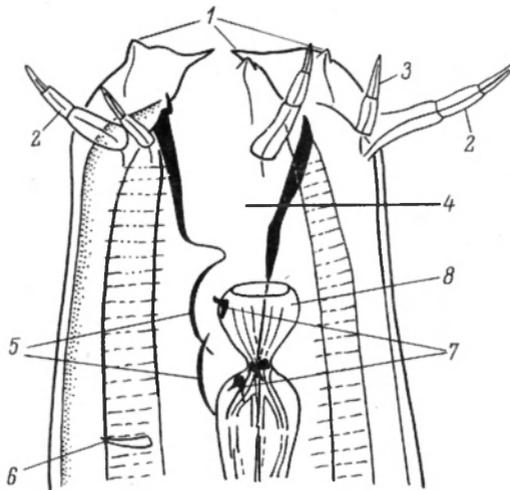


Рис. 3. Строение головного конца *Eutobrilus* (по: Lorenzen, 1981).

1 - губные папиллы, 2 - большие головные щетинки, 3 - малые головные щетинки, 4 - буккальная полость, 5 - карманы стомы, 6 - соматическая щетинка, 7 - онхи, 8 - амфид.

ние и строение. *Tripyla* и *Trischistoma* имеют расставленные круги головных щетинок, а у *Paratripyla* и *Tripylina* круги головных щетинок слиты в один. При этом у трипилид весьма часто 4 щетинки второго круга заметно превышают по длине 6 щетинок переднего круга, которые иногда внешне напоминают рожки, будучи очень короткими и широкими в основании.

Раздвоение кутикулы на головном конце у трипилид выражено очень плохо.

С т о м а тобрилид устроена по одному типу, но имеет ряд модификаций (табл. I, 1-4). Общий план строения стомы соответствует таковому большинству нематод, т.е. она представляет собой переднюю, расширенную часть просвета пищевода (глотки), выстланную уплотненной кутикулой. Стома имеет 3 стенки: дорсальную и 2 субвентральных. Передняя часть стомы (буккальная полость) широкая, объемная, имеет форму воронки или бокала, иногда бочкообразная (*Paratrilobus*) или чашевидная (*Kurikania*). Задняя часть стомы обычно образует так называемые карманы - небольшие по объему (по сравнению с буккальной полостью) расширения, отделенные от буккальной полости достаточно узким протоком. Как правило, имеется 2 кармана, очень редко 1, как например у *Meso-*

tobrilus или Epitobrilus. Карманы могут накладываться друг на друга, образуя сложную трехмерную полость (Tobrilus, Euto-brilus), или располагаться в разных уровнях, следуя друг за другом. В этом случае карманы соединяются либо узким протоком (Neotobrilus, Brevitobrilus), либо непосредственно переходят один в другой (Raritobrilus, Macrotobrilus). У рода Paratrilobus карманы вообще отсутствуют. В отдельных случаях вся стома или только карманы могут быть сплющены (сжаты), и тогда визуально эти органы становятся совершенно неразличимыми, как например у Eutobrilus naumovi и у Tripyla. Изменение формы стомы в процессе ее функционирования может происходить только за счет сжатия или расширения всей конструкции. Кутикулярные стенки стомы, обладая значительной эластичностью на изгиб, не способны растягиваться или сжиматься (кутикула легко разрывается при растягивании).

Стома тобрилид вооружена 2 онхами – дорсальным (передним) и субвентральным (задним), расположенными в карманах или в нижних отделах бескарманной стомы. Только у рода Epitobrilus наблюдается расположение дорсального онха непосредственно в буккальной полости. Онхи представляют собой выросты стенки стомы в тех местах, где стенка ее прободена протоком пищеводной железы. Иногда возникает впечатление наличия 3 онхов за счет выступа стенки стомы, отделяющего буккальную полость от карманов. У Paratrilobus дорсальная пищеводная железа открывается либо непосредственно в полость стомы, несколько выше онхов, либо в месте ее впадения образуется онхообразный выступ стенки стомы, который может рассматриваться как онх in statu nascendi. Онхи имеют полость, в которую впадают протоки пищеводных желез. Вершины онхов всегда направлены вверх. Проток третьей пищеводной железы открывается непосредственно в полость стомы.

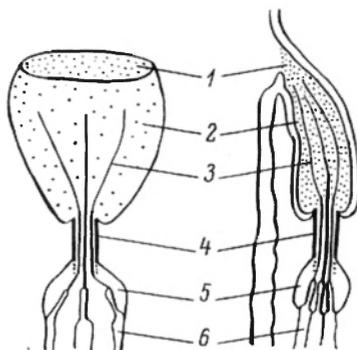
Практически у всех тобрилид стома полностью окружена тканью пищевода (погруженная стома), иногда передние ее отделы свободны, и лишь в одном случае (Kurikania sibirica) стома свободна полностью – ткань пищевода подстилает ее снизу.

Визуально стома трипилид не выражена и воспринимается в виде узкой трубки, что объясняется сильным ее сжатием. Невыраженность стомы связана также с тем, что стенки ее тонкие, слабо кутикуляризованные. В нижней части стомы имеется небольшое расширение – карман, где располагаются онхи и куда открываются протоки пищеводных желез. Онхи трипилид чрезвычайно мелкие, острием направлены вбок, и число их различно в разных родах. Так, у Tripyla и Trischistoma имеется только 1 онх, а у Paratripyla и Tripylina 2.

А м ф и д ы тобрилид имеют типичное эноплоидное строение. Они представляют собой 2 карманообразных впячивания кутиккулы, расположенных по бокам головы на уровне стомы. Дорсально (или

Рис. 4. Строение амфида (по: Lorenzen, 1981).

1 - отверстие (apertura), 2 - полость (fovea), 3 - терминальные филаменты, 4 - канал, 5 - веретено (fusus), 6 - нервы.



вентрально) амфиды имеют вид бокальчика. Выполняя хеморецепторную и сейсморецепторную функции (Riemann, 1972), амфиды играют очень важную роль в жизнедеятельности нематод. У самцов они несколько крупнее, чем у самок, что связано с поиском самки по выделяемым ею половым аттрактантам. Строение амфида представлено на рис. 4. Полость амфида (fovea) заполнена студенистым веществом (corpus gelatum), которое окружает терминальные филаменты - дистальные выступы клеточной структуры чувствительной системы амфида. Число терминальных филаментов различно в разных группах нематод и даже у разных полов. Так, например, у *Tobrilus aberrans* самец имеет 12 филаментов, а самка 2 (Riemann, 1972). Клеточная структура амфида расположена за пределами амфициальной полости и образует так называемое веретено (fusus), соединяющееся с полостью каналом. Форма отверстия амфида (apertura) и амфициальной полости, а также положение амфида в пределах головного конца заметно варьируют у разных родов и даже видов.

Что касается положения амфида, то здесь наблюдается определенная закономерность. В большинстве случаев амфид располагается на уровне стомы, незначительно сдвигаясь вверх или вниз, и лишь в случае *Quasibrilus* и *Lamuania* он находится ниже стомы. Однако это явление связано не со смещением амфида назад, а с уменьшением размеров стомы. Положение амфида в определенных группах нематод строго фиксировано. У тобрилид и трипилид амфиды всегда отстоят от переднего конца тела на расстояние, не превышающее ширину головы. Как правило, амфид располагается по отношению к переднему концу тела на расстоянии, равном половине ширины головы, и как редкое исключение сдвинут ближе к переднему концу.

Пищевод и кишечник

Пищевод тобрилид и трипилид устроен приблизительно по одному плану и представляет собой мышечную трубку, несколько расширяющуюся к заднему концу. Просвет пищевода трехгранный.

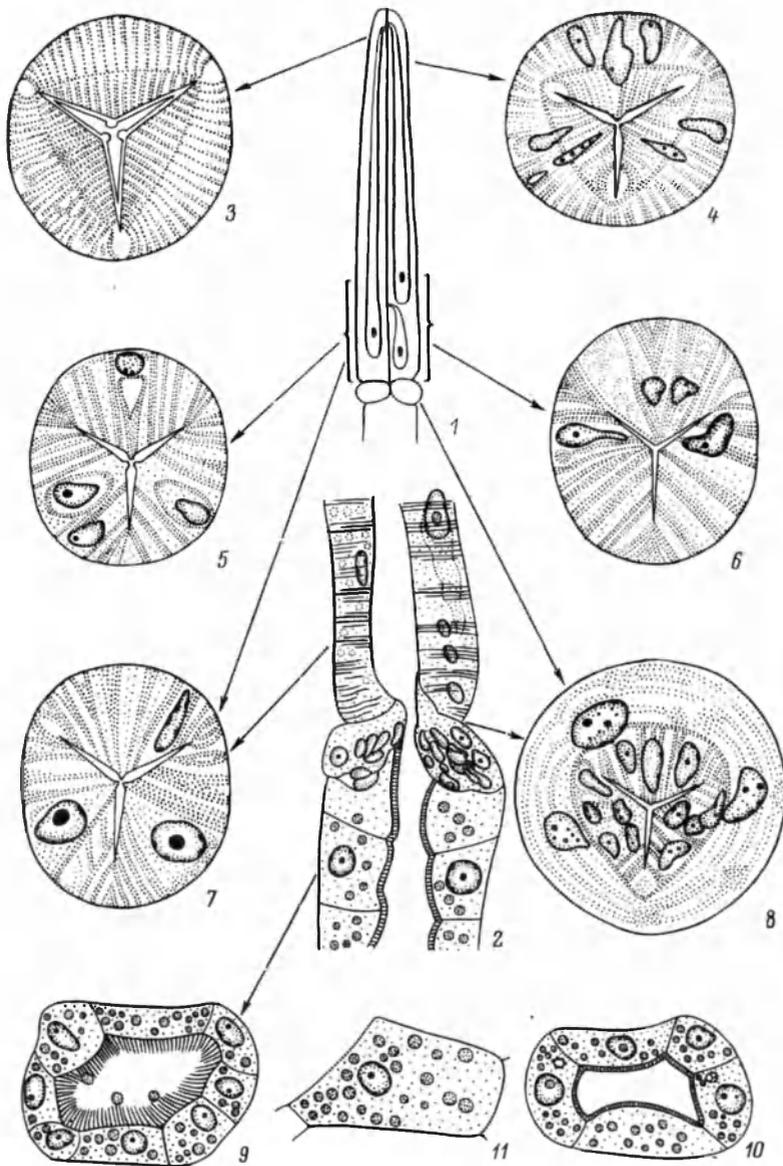


Рис. 5. Строение пищевода и кишечника *Tripyla* sp. (по: Chitwood, 1950).

1 - схема строения пищевода с пищеводными железами, 2 - продольный срез пищевода-интестинального соединения, 3 - поперечный срез в области стомы, 4 - срез ниже стомы, 5-7 - срезы нижнего отде-

Мощность мышц заметно возрастает от переднего конца к заднему где они у крупных видов образуют хорошо выраженные тяжи, как например у *Quasibrilus nannostomus*. У большинства видов тяжи отсутствуют. По данным Читвудов (Chitwood, Chitwood, 1950), дорсальный сектор пищевода (*Tripyla*) содержит 31 ядро, правый субвентральный – 33 и левый субвентральный 36 ядер, т.е. в общей сложности 100 ядер.

Функция пищевода заключается в насыщении пищи и перемещении ее в сторону кишечника. Кроме того, в ткани пищевода расположены 3 пищеводные железы, 2 из которых открываются в области стомы, а третья – в просвет пищевода (рис. 5).

Длина пищевода – наименее варьирующая величина среди всех прчих. Коэффициент вариации длины пищевода для тобрилид равен 33, для трипилид 36%. Приблизительно в первой трети своей длины пищевод окружен нервным кольцом. В среднем для тобрилид эта величина (NR) равна 32% при размахе средних значений у отдельных видов от 22 до 40%, т.е. расстояние от переднего конца тела до нервного кольца равно 32% от общей длины пищевода. Следует отметить, что у крупных родов NR сдвигается в меньшую сторону, например, у *Paratrilobus* и *Quasibrilus* NR в среднем составляет 25%, а у мелких, таких, как *Brevitobrilus* и *Neotobrilus*, наоборот, NR возрастает до 40%. Поскольку рост пищевода нематод осуществляется на заднем его конце, можно полагать, что положение нервного кольца достаточно стабильно по отношению к переднему концу тела, а вернее, по отношению к амфиду так как эти два образования – амфид и нервное кольцо – находятся в прочной морфофункциональной связи.

В задней части пищевода расположены 3 крупные, как правило, одноклеточные пищеводные прикардиальные железы, функция которых недостаточно ясна.

Пищевод с кишечником соединяется к а р д и е м, который представляет собой клапан, открывающийся в переднезаднем направлении и не дающий пище двигаться в обратном направлении. Форма кардия обычно коническая с теми или иными модификациями.

С р е д н я я к и ш к а представлена тонкостенной (1 слой клеток) трубкой (рис. 5), занимающей почти весь объем полости тела, за исключением части, занятой половым аппаратом, который сдавливает кишечник. Кишка, как правило, прозрачна, что позволяет наблюдать ее содержимое. Обычно это зеленые или диатомовые водоросли, иногда, например у *Paratrilobus*, шетинки олигохет.

Р е к т у м тобрилид и трипилид короток и служит исключительно для выбрасывания остатков пищи. Внутренняя его вы-

ла пищевода, 8 – срез эзофаго-интестинального соединения, 9 – срез среднего отдела кишечника, 10 – срез заднего отдела кишечника, 11 – отдельная клетка кишечника.

стилка кутикулярная, наружные стенки мышечные. К ректуму прикрепляются мощные мышцы, с помощью которых осуществляется его раскрытие. Другим концом мышцы крепятся к противоположной стенке тела. Анус также снабжен мышцами-открывателями.

Выделительная система у тобрилид и трипилид не обнаружена, хотя выделительная пора, расположенная несколько выше нервного кольца, отмечалась у трипили (Brzeski, 1964; Riemann, 1966b). Вероятно, функция выделения лежит на пищеварительной системе и частично на хвостовых железах. Не исключено, что выделительная функция присуща также прикардиальным железам. В полости тела тобрилид иногда обнаруживаются мелкие кристаллы, которые некоторыми авторами используются в качестве диагностического признака. Скорее всего эти кристаллы представляют собой кристаллизованные продукты выделения (Schiemer, 1971).

Женская половая система

Самки тобрилид всегда обладают парной половой системой (дидельфная амфидельфная гонада). У самок трипилид наблюдается как парная (Tripyla, Paratripyla), так и непарная (монодельфная протельфная гонада) половая система (Trischistoma, Tripulina).

Дистальный загнутый отдел гонады представляет собой яичник, затем следует яйцевод, открывающийся в сперматеку, далее следует обширная матка. Оплодотворение яйца происходит в матке. Матка соединена с влагалищем посредством маточного мешка, в который впадает влагалище, открывающееся наружу вульвой. Для представителей рода *Neotobrilus* характерно наличие мощного многослойного мышечного сфинктера вокруг влагалища (табл. II, 3).

Развитие женской половой системы происходит сходно как у тобрилид, так и у трипилид. Из проксимального отдела яйцевода формируется сперматека, затем происходит вентральный загиб яичника и удлинение яйцевода.

Половая система видов рода *Tobrilus* устроена менее сложно, чем у высших тобрилид, и напоминает таковую трипилид. Влагалище у них лишено развитой мускулатуры, дифференцировка отделов половой системы выражена слабо. В онтогенезе высших тобрилид единая мускулатура вульвы, вагины и матки (такая же, как и у половозрелых трипилид) разделяется на отдельные пучки мышц. Возникают обособленный парный мускул, разделяющий матку с маточным мешком, сфинктер вульвы, а также мышцы, одевающие маточный мешок, представленные крестообразно пересекающимися пучками (Рысс, 1981). Количество яиц у тобрилид и трипилид невелико и редко превышает 2 (по 1 в каждой матке).

Мужская половая система

Трипилиды обладают парой крупных семенников, расположенных, как правило, ниже середины тела, и семявыносящим протоком, открывающимся в клоаку. В спикюлярных сумках, непосредственно связанных с клоакой, располагаются 2 спикюлы. Мужская половая система тобрилид устроена сложнее. Парные семенники, расположенные всегда выше середины тела, имеют вытянутую овальную форму и обычно невелики по размерам. Протоки семенников, сливаясь, образуют семяпровод, на дистальном конце которого у ряда видов развит семенной пузырек, переходящий в семяизвергательный канал (рис. 77, 91). Наиболее развит половой аппарат высших тобрилид, таких как *Neotobrilus*, *Semitobrilus*, *Epitobrilus*, *Brevitobrilus* и некоторых других, у которых, кроме четкой дифференцировки отделов, наблюдается развитие мощной спиральной мускулатуры вокруг семяизвергательного канала, отсутствующей у *Tobrilus* и *Eutobrilus*.

Спермии трипилид крупные, овальной или несколько заостренной на одном конце формы, с ядром, расположенным на более тупом конце. Спермии тобрилид имеют различную форму. Так, спермии *Neotobrilus diversipapillatus* напоминают короткую дубинку с уплотненной головкой и маленьким ядром (Riemann, 1966a), спермии *Eutobrilus naumovi*, *E. selengaensis*, *Tobrilus macramphis* овальные. Большинство видов тобрилид обладает флагеллоидными спермиями.

Спикюлы трипилид довольно однообразны по строению, примитивны в отличие от спикюл тобрилид, имеющих разное строение. У низших тобрилид они короткие и широкие, у высших узкие и длинные. Рулек у тобрилид всегда имеется в виде короткого, раздвоенного на конце, кутикулярного образования, охватывающего спикюлы. Практически у всех тобрилид спикюлы в 50 раз короче тела самца ($sp/L = 0.02$).² Исключение составляют виды рода *Neotobrilus* и *Semitobrilus* ($sp/L = 0.04$) с более длинными спикюлами и несколько плохо описанных видов, у которых указанное отношение равно 0.015. У трипилид спикюлы в 40 раз короче тела самца - $sp/L = 0.025$ (Цалолыхин, 1981a).

В состав половой системы, кроме выше рассмотренных органов, входит также супплементарный аппарат (табл. II, 2). Органы, формирующие его, - супплементы - расположены вентрально и представляют собой кутикулярные образования, принимающие участие в акте копуляции. Самец касается самки участком тела, на котором расположены супплементы, и мгновенно обвивается вокруг нее, причем хвост и передняя часть его тела остаются свободными. Затем про-

2

 sp/L - отношение длины спикюл к длине тела самца.

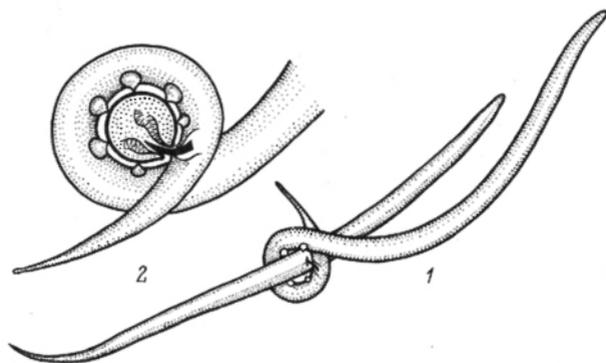


Рис. 6. Копуляция тобрилид (по: Цалолыхин, 1981).

1 - общий вид, 2 - схематизированный фрагмент (тело самки в поперечном разрезе).

исходит смещение кольца захвата вдоль тела самки, благодаря чему самец приближается к ее половому отверстию. После этого спикюлы сильно выдвигаются и вводятся во влагалище. Чувствительная система супплементов дает сигнал к закручиванию самца вокруг самки, затем к выдвигению спикул и к эякуляции (Цалолыхин, 1977а, 1980).

Супплементы располагаются на таком участке тела самца, который полностью охватывает тело самки во время акта совокупления. У тобрилид отношение диаметра кольца захвата к диаметру тела самки в среднем равно 1.1. Иначе говоря, длина супплементарного ряда идеально пригнана к окружности тела самки в месте расположения ее полового отверстия и число супплементов (в среднем 6 для семейства) не может быть существенно изменено без нарушения структуры и функции всего супплементарного аппарата, который безусловно играет ведущую роль в репродуктивной изоляции видов. Несколько больший диаметр кольца захвата по сравнению с диаметром тела самки объясняется, во-первых, заметным выступанием супплементов над поверхностью тела, что особенно характерно для видов с крупными ежевидными супплементами, и, во-вторых, свободным положением самки внутри кольца, так как самец лишь слегка прикасается своими супплементами к телу самки, не сдавливая ее (рис. 6). У трипилид число супплементов, как правило, велико, и расположены они вплоть до уровня пищевода. При этом следует отметить, что супплементарный ряд трипилид разорван свободным от супплементов пространством на 2 части: „пищеводную“ и „прилокальную“.

Структура отдельных супплементов в разных группах тобрилид и трипилид различна. Наиболее примитивны супплементы трипилид, являющиеся по существу небольшими разрастаниями кутикулы вокруг щетинки, связанной с нервными клетками (трипилоидный тип супплемента). Род *Tobrilus* обладает слабо развитыми супплементами с уплощенной ампулой, полностью погруженной под кутикулу, и очень маленькой шапочкой, в центре которой находится тонкий и короткий шипик. Высшие тобрилиды обладают сложными ежвидными супплементами в различных модификациях (рис. 12, 53).

Супплементарный аппарат у разных родов тобрилид различен (рис. 13). Так, у *Tobrilus* он состоит из 5–9 (обычно 6) одинаковых супплементов, расположенных приблизительно на равных расстояниях друг от друга. У *Eutobrilus* наблюдается дифференцировка супплементарного аппарата, заключающаяся в редукции 1–го или последнего (у разных видов по-разному) супплемента и в увеличении расстояния между 2–м и 3–м супплементами („нуль-супплемент“) (табл. II, 1, 2). У *Neotobrilus* редуцировались первые 3 супплемента (счет супплементов везде ведется от клоаки), а 3 последних достигли огромных размеров. У этого же рода наблюдается развитие межсупплементных конусовидных папилл. У *Semitobrilus* все супплементы редуцируются почти полностью.

Онтогенез

Зрелые яйца, находящиеся в матках, подвергаются активному воздействию со стороны мышечных стенок матки. Матки поочередно сокращаются, и в результате таких „схваток“ яйца пережимаются, проталкиваются к вагине, затем отходят назад. „Схватки“ продолжаются более 3 ч (наблюдения проводились автором на видах *Eutobrilus medius* и *Neotobrilus longus*). Через вагину яйцо проталкивается за 10 с, через 10–15 мин откладывается второе яйцо (рис. 7). Самка после откладки яиц погибает (в эксперименте).

Дробление яйца тобрилид подробно изучено на виде *Tobrilus gracilis* (Дроздовский, 1977) (рис. 8). Яйца этого вида откладываются несегментированными. После откладки яйца цитоплазма концентрируется в шар, и начинается ее активное движение. Первое деление приводит к образованию примерно одинаковых по размеру передней и задней клеток, которые через несколько минут делятся почти одновременно перпендикулярно плоскости первого деления. Образовавшиеся клетки, как правило, смещаются относительно друг друга и относительно продольной оси яйца и образуют тетраэдр, где в брюшной паре передний blastomer происходит от передней клетки 2–клеточной стадии, а задний blastomer – от задней клетки. В спинной паре потомком переднего blastomera 2–клеточной стадии является левая клетка, производным заднего – правая. Спинная пара blastomeres дает начало основной части экзокутикулы и структурным

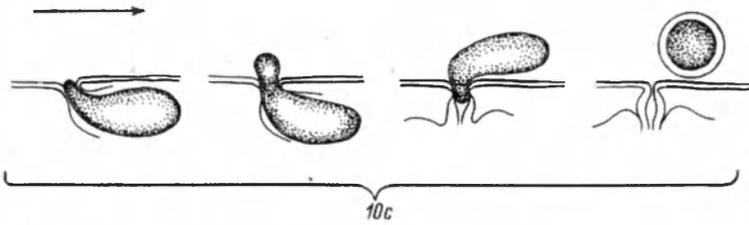


Рис. 7. Схема откладки яйца (ориг.). Пояснения в тексте.

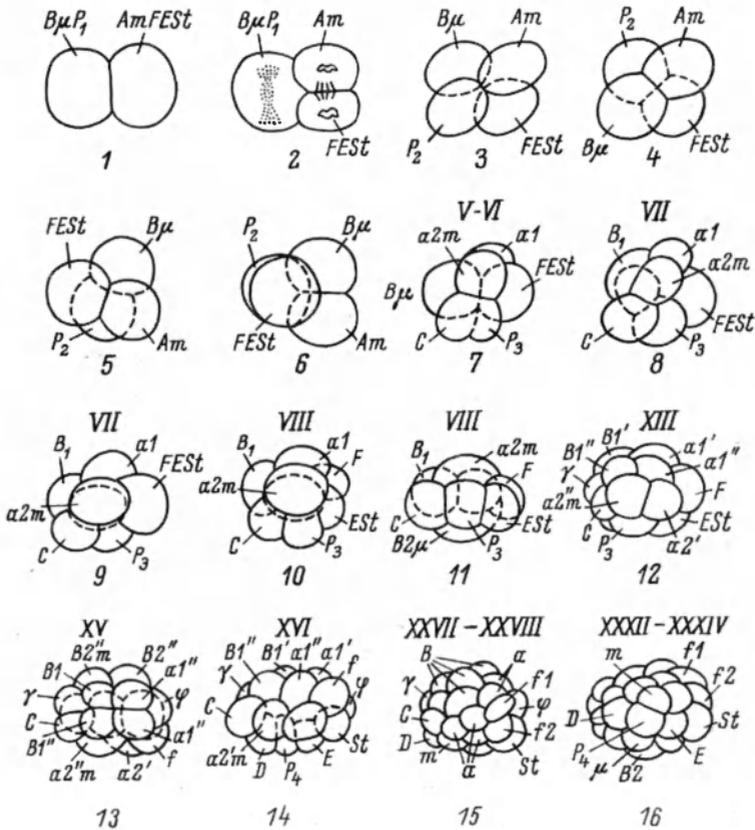


Рис. 8. Дробление яйца *Tobrilus gracilis* (по: Дроздовский, 1977).

1, 2, 7-10, 12, 14-15 - вид эмбриона справа; 11, 16 - вид

зачаткам мезодермы. Передняя клетка брюшной пары дает структурные элементы фронтального участка эктодермы и энтодермы. Задняя клетка брюшной пары содержит элементы генеративного зачатка и анального участка эктодермы. После образования тетраэдра с очень короткими интервалами и без строгой очередности делятся 3 бластомера, а затем и 4-й, в результате чего возникает 8-клеточная стадия, напоминающая цветок (при рассмотрении ее сбоку). Эктомезодермальные клетки и эктодермальные бластомеры спинной пары клеток 4-клеточной стадии делятся так, что образуют заходящие друг за друга на дорсальной стороне левую и правую части эктодермы среднего участка эмбриона и левую и правую части мезодермы. Примерно на 30-клеточной стадии эктодерма почти полностью охватывает бластомеры E и P, что позволяет считать эту стадию началом гастрюляции. Полностью гастрюла формируется примерно через 5-6 ч после начала дробления. Еще через 6-8 ч образуется стадия „головастика“, а через 28-30 ч после начала дробления в яйце обнаруживается полностью сформировавшаяся личинка.

Вышедшая из яйца личинка линяет 4 раза, после чего превращается во взрослое животное. Формирование ювенильных гонад заканчивается на предпоследней и последней личиночных стадиях. На последней личиночной стадии возникают четкие половые различия: у самок развиваются вульва и вагина, у самцов закладываются ампулы супплементов и спикульные сумки. Полное развитие полового аппарата происходит после последней линьки, когда образуются спикулы и заканчивается формирование супплементов: появляется их внешняя кутикулярная часть - шапочка. Ампула формируется за счет обособления пространства между экзо- и эндокутикулой (Рысс, 1981).

С о о т н о ш е н и е п о л о в у т о б р и л и д и т р и п и л и д. По данным Миколетцкого (Micoletzky, 1925), для *Eutobrilus medius* отношение числа самцов к числу самок соответствует 1 : 4 (n=400), для *Tripyla papillata* 1 : 2 (n=80), *Tobrilus gracilis* (Цалолихин, 1972a) 1 : 6 (n=400), для байкальских видов рода *Paratrilobus* 1 : 6 (n=60), для тобрилид в целом из озер Монголии 1 : 5 (n=700), для трипилид в целом из водоемов европейской части СССР 1 : 4 (n=300).³

³ Данные по роду *Paratrilobus*, тобрилидам Монголии и трипилидам СССР получены на основании сборов автора и коллекции ЗИН АН СССР.

с брюшной стороны, 13 - вид со спинной стороны; 3-6 - вид тетраэдра с различных точек зрения. Римскими цифрами указано число бластомеров.

Некоторые виды тобрилид известны только по самкам (*Kurikania sibirica*, *Lamuania orientalis*, *Neotobrilus brzeskii*, *Raritobrilus allophysis*). Реже известны только самцы (*Eutobrilus naumovi*, *Neotobrilus hopei*). Среди трипилид самцы неизвестны у видов *Tripyla vulvata*, *T. dybowskyi* и *Trischistoma pellucidum*, а также в родах *Paratripyla* и *Tripylina*.

Экология

Распространение тобрилид в природе чрезвычайно широко. Основной средой их обитания следует считать пресные воды; в меньшей степени характерны для них солоноватые воды и почва. Трипилиды приурочены главным образом к почве и в несколько меньшей степени к пресным водам. Тобрилиды, обитая в грунте пресноводных водоемов и рек, отдают предпочтение слабозаиленным пескам, хотя очень обычны и в чистом песке и илах; держатся они в верхних слоях грунта, в то время как трипилиды часто проникают в более глубокие слои. В целом тобрилид можно рассматривать как эвригалинную группу, так как многие виды неод-

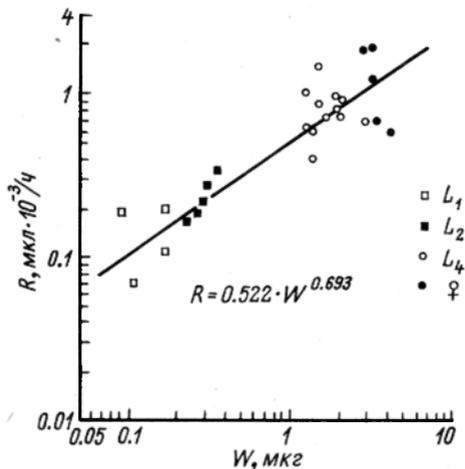


Рис. 9. Зависимость между потреблением кислорода и массой тела (скорость дыхания) у различных возрастных групп *Tobrilus gracilis* (по: Schiemer, Duncan, 1974).

L_1 - личинки первого возраста, L_2 - личинки второго возраста, L_4 - личинки последнего личиночного возраста, ♀ - половозрелые самки с яйцами.

Т а б л и ц а 1

Средняя масса некоторых видов тобрилид и трипилид

Вид	Средняя масса (мкг)	Средняя длина тела (мм)
<i>Tripyla pygmaea</i>	0,062	0,5
<i>T. filicaudata</i>	0,861	1,4
<i>T. setifera</i>	0,967	1,3
<i>T. filipjevi</i>	1,566	1,4
<i>T. glomerans</i>	4,429	2,1
<i>Brevitobrilus stefanskii</i>	1,164	1,5
<i>Semitobrilus pellucidus</i>	2,400	2,2
<i>Neotobrilus longus</i>	1,883	1,5
<i>N. diversipapillatus</i>	5,268	2,6
<i>Mesotobrilus ultimus</i>	5,423	2,3
<i>Eutobrilus fortis</i>	4,741	1,9
<i>E. anguiculus</i>	8,367	3,9
<i>E. medius</i>	12,363	2,7
<i>E. selengaensis</i>	20,260	4,1
<i>Tobrilus gracilis</i>	5,381	2,3
<i>T. bekmanae</i>	13,365	3,4
<i>Raritobrilus steineri</i>	8,244	3,5
<i>Paratrilobus expugnator</i>	27,006	4,1
<i>Quasibrilus nannostomus</i>	34,542	4,7
<i>Macrotobrilus elephas</i>	49,817	6,1

нократно обнаруживались в эстуариях рек, распресненных заливах морей и солоноватоводных озерах, где соленость достигает 10-12‰/оо.

Потребление кислорода тобрилинами изучалось только на одном виде - *Tobrilus gracilis* (Schiemer, Duncan, 1974) (рис. 9). Расчет потребления кислорода этим видом осуществлялся по формуле:

$$R = 0,522 W^{0,693}, \quad (1)$$

где R - объем потребленного кислорода в нанолитрах в течение 1 ч одной особью (скорость потребления кислорода),⁴ W - масса (сырая) в микрограммах. В результате было показано, что при t = 20 °C одна взрослая особь в течение 1 ч потребляет от 0,522

4

Иногда эту величину обозначают через литеру Q.

до 2.014 нл O_2 , что, по мнению авторов, очень мало и свидетельствует об адаптации вида к условиям с низким содержанием кислорода. Но такой вывод может быть подвергнут сомнению. Так, например, *Tripyla setifera* - более мелкий вид по сравнению с *Tobrilus gracilis* - при тех же условиях потребляет в среднем 4.07 нл O_2 (Klekowski et al., 1972).

Такие данные на первый взгляд подтверждают правильность вывода Шимера и Дункан. Однако следует учесть, что расчет потребленного кислорода в данном случае производился по формуле:

$$R = 1.71 W^{0.67} \quad (2)$$

Если же одним и тем же способом определять массу видов и применять для расчета потребления кислорода одну (любую) формулу, то окажется, что *Tobrilus gracilis*, имея большую массу, потребляет больше кислорода (в абсолютных числах), чем *Tripyla setifera*. Так, по формуле (1) *Tobrilus gracilis* потребляет 1.675 нл/(ч·особь) при $t = 20^\circ C$, а *Tripyla setifera* 0.51; по формуле (2) при той же температуре *Tobrilus gracilis* потребляет 5.28 нл/(ч·особь), а *Tripyla setifera* 1.672. Таким образом, для общеэкологических выводов чрезвычайно важно правильно определить индивидуальную массу особи.

М а с с у н е м а т о д лучше всего определять по формуле:

$$W = 0.42 L^{2.63},$$

где W - масса в микрограммах, L - длина тела в миллиметрах (Цалолихин, 1981б).

Средняя масса некоторых видов тобрилид и трипилид приведена в табл. 1.

ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ И КЛАССИФИКАЦИЯ

В данной работе в целом принимается система Де Конинка (De Coninck, 1965) с изменениями, предложенными Цалолихиным (Цалолихин, 1976а): отряд *Ecnopliida* подразделяется на 3 подотряда - *Ecnopliina* (в объеме надсем. *Ecnoploidea sensu De Coninck, 1965*), *Oncholaimina* (*sensu de Coninck, 1965*) и *Tobrilina* (*sensu Цалолихин, 1976а non Tripylina sensu Andrassy, 1974, 1976*).

В задачу настоящей работы не входит таксономическое исследование всего отряда *Ecnopliida*, и поэтому не приводится исчерпывающая диагностика всех подотрядов, кроме подотряда *Tobrilina*, в состав которого включаются рассматриваемые семейства. Отличия подотряда *Tobrilina* от других подотрядов даются в дифференциальной части приводимого ниже диагноза.

Подотряд TOBRILINA Tsalolichin, 1976

Enoplida. Размеры тела колеблются от 0.5 (*Tripyla pygmaea*) до 5–6 мм (*Quasibrilus*, *Macrotobrillus*), в среднем, однако, оставаясь в пределах 1–2 мм. Кутикула довольно тонкая, обычно 1–2 мкм, тонкокольчатая, реже с явственными кольцами или визуально гладкая. Соматические щетинки в большинстве случаев имеются. Головной конец не обособлен, ротовое отверстие окружено 6 или 3 губами с расположенными на них 6 губными папиллами; при наличии 3 губ, каждая губа несет по 2 папиллы. Головные щетинки всегда имеются, иногда очень короткие, редуцированные, в большинстве случаев хорошо развитые, но никогда не превышающие по длине половину ширины головы. Общее число головных щетинок всегда равно 10. Как правило, имеется 6 более длинных щетинок и 4 более коротких, в отдельных случаях все щетинки одинаковы. Расположение щетинок различно: либо круги головных щетинок заметно расставлены (6+4), либо сильно сближены, либо полностью слиты.

Стома хорошо развита, имеет плотные, кутикуляризованные стенки (иногда плотно сжата, что производит впечатление отсутствия стомы) и всегда вооружена 1 или 2 онхами. Онхи всегда расположены в нижних отделах стомы. Проток хотя бы одной пищеводной железы открывается в полость онха или непосредственно в полость стомы. Ткань пищевода, как правило, полностью или почти полностью охватывает стенки стомы (только у *Kurikania* стома свободная). Амфид типичный, карманообразный, бокаловидный с овальным отверстием, расположен в большинстве случаев на уровне стомы, гораздо реже сдвинут ниже. Нервное кольцо окружает пищевод всегда заметно выше его середины. Пищевод довольно правильной цилиндрической формы, слегка расширяющийся к заднему концу, без бульбосов. В месте соединения пищевода со средней кишкой вне контуров пищевода всегда имеются 3 (реже 4) пищеводные прикардиальные железы. Раннета и выделительный проток либо имеются, либо отсутствуют.

Женская половая система, как правило, парная, реже непарная. Гонады загнутые. Мужская половая система состоит из 2 семенников, семяпровода и семяизвергательного канала. Всегда имеются 2 спикулы и, как правило, рулек. Самцы всегда с вентрально расположенными, многочисленными (больше 3) супплементарными везикулярно-папиллоидного типа. Хвосты обычно довольно длинные, без выраженного полового диморфизма.

Среда обитания: пресные воды и почва, очень редко солоноватые воды.

От других подотрядов отличается обязательным наличием пищеводных прикардиальных желез, очень слабым развитием (или полным отсутствием) выделительной системы, наличием многочисленных

мужских супплементов, типом и характером вооружения (или строения) стомы, средой обитания.

Во многих отношениях признаки подотрядов перекрываются, или границы между ними смазаны, но совокупность признаков, характерных для каждого подотряда, позволяет достаточно четко и определенно их дифференцировать. Для более полного представления о месте тобрилид и трипилид в системе класса нематод следует отметить следующее.

Подотряд *Tripylina* Andrassy, 1974 отличается от подотряда *Tobrilina* Tsalolichin, 1976 прежде всего составом и включает такие надсемейства, как *Oxystominoidea*, *Ironoidea* и *Tripyloidea*. Как уже было сказано, общая структура отряда *Enoplida* здесь не обсуждается и принимается система Де Конинка, в соответствии с которой оксистоминиды должны принадлежать подотряду *Enoplina*, хотя и в пределах этого подотряда они стоят особняком, заслуживая, вероятно, ранга самостоятельного надсемейства, как и лептосоматиды (Платонова, 1976), и собственно эноплиды. Оксистоминиды (и особенно *Trefusiidae*), по-видимому, наиболее близки к тобрилинам в филогенетическом отношении. В подотряд *Tripylina* Андраши включает также *Ironoidea*. Аналогичных взглядов придерживается и Де Конинк. Однако, как уже отмечалось (Цалолихин, 1980), ирониды должны рассматриваться в системе отряда *Dorylaimida* на правах самостоятельного подотряда, и, таким образом, их вообще следует исключить из эноплид. Оставшееся надсем. *Tripyloidea sensu Andrassy* включает семейства: *Lauratonematidae*, *Prismatolaimidae* и *Tripylidae*. Что касается лауратонематид, то положение их в системе нематод вообще не совсем ясно вследствие необычного строения амфида и половой системы. Во всяком случае принадлежность их к тобрилинам (как они понимаются в данной работе) исключается по меньшей мере в связи с отсутствием у первых прикардиальных желез, мужских супплементов, а также в связи с более низким положением нервного кольца.

В дополнение к сказанному следует подчеркнуть, что семейство *Tripyloidae* (типовой род *Tripyloides*) относится к отряду *Araeolaimida sensu De Coninck, 1965* (спиральный амфид), а не к *Enoplida*, хотя это безосновательно и не принимается некоторыми авторами (Gerlach, Riemann, 1974).

Таким образом, таксономические границы подотряда *Tobrilina* оказываются достаточно четко очерченными, а состав его определяется семействами: *Tobrilidae*, *Tripylidae*, *Prismatolaimidae* и *Onchulidae*. (Последние 2 семейства требуют осторожного к себе отношения, так как не исключена их принадлежность к отряду *Araeolaimida*). Ниже будут рассмотрены только 2 семейства: *Tobrilidae* и *Tripylidae*, что продиктовано экологическим подходом — представители именно этих двух семейств являются наиболее

типичными обитателями пресных вод, в то время как для призматоллаймид и онхулид в качестве среды обитания более характерна почва.

Возвращаясь к системе Андраши, следует отметить, что она построена на основании работы Герлаха (Gerlach, 1966), в которой показаны вариации в строении амфида, в том числе и в онтогенезе, родственность как рабдитид, так и хромадорид с эноплидами и филогенетическое родство между оксистоминоидами и трипилидами. На основании этой и ряда других работ можно прийти к выводу о том, что современные семейства подотряда *Tobrilina* имеют разные исходные корни. Так, например, *Prismatolaimidae* близки к *Bastianidae*, а *Tobrilidae* и *Tripylidae* к *Trefusidae*.

В состав тобрилид и трипилид, кроме принятых в настоящей работе родов, ранее включалось еще несколько родов, которые не нашли себе места в принятой здесь системе. Так, к тобрилидам относили род *Tobriloides* Loof, 1973 (Gerlach, Riemann, 1974; Andrassy, 1976). Следует отметить, что своеобразие этого рода заставляет рассматривать его как представителя особого подсем. *Tobriloidinae* (Цалолыхин, 1976а). В настоящее время стало очевидным, что род *Tobriloides* не может быть включен в состав сем. *Tobrilidae*, так как обладает принципиально иным строением и расположением головных щетинок, которые резко разделены на 2 круга. Такое расположение головных щетинок и строение 4 нижних щетинок (заметно более тонких, чем верхние) позволяет сближать этот род с семействами *Prismatolaimidae* и *Onchulidae*. На правомочность такого сближения указывает также строение кардиальной части пищевода, очень напоминающей кардиальную часть такового родов *Onchulus* и *Stenonchulus*. Видимо, подсем. *Tobriloidinae* с единственным родом *Tobriloides* должно рассматриваться в составе сем. *Onchulidae*.

Второй проблематичный род — *Tobrilia* Andrassy, 1967. В настоящее время он выделен в особое подсем. *Tobriliinae* Andrassy, 1976, которое разными исследователями включается либо в сем. *Tobrilidae* (Andrassy, 1976), либо в сем. *Rhabdolaimidae* (Lorenzen, 1981). Последнее предположение, видимо, более правильное, так как представители рода *Tobrilia* обладают нетипичной для тобрилид стомой, ареолаймоидным амфидом, отсутствием прикардиальных пищеводных желез и головных щетинок (Andrassy, 1953, 1961, 1967а, 1968а; Нестеров, 1979). Несоответствие рода *Tobrilia* диагнозу тобрилин было отмечено еще в 1973 г. (Loof, 1973а), когда впервые этот род рассматривался как *incertae sedis in Enoplida*. Скорее всего место этого рода — в составе отряда *Araeolaimida*, если судить по отмеченным выше особенностям.

Особая сложность возникает с подсем. *Monochromadorinae* Andrassy, 1958, к которому относят роды *Monochromadora*

W. Schneider, 1938, *Sinanema* Andrassy, 1960 и *Udonchus* Cobb, 1913 (Loof, 1973a; Gerlach, Riemann, 1974).⁵ Римани (Riemann, 1970), переписывая вид *Udonchus tenuicaudatus*, отмечал сложность положения рода *Udonchus* и монохроматорин вообще, сближая, однако, *Udonchus* с тобрилидами на основании наличия прикардиальных желез. (Под *Udonchus* некоторыми авторами первоначально воспринимался как род *Chromadora* или *Monhysterella*).

Наиболее важный вывод Риманна заключается в признании филогенетической близости положения рода *Udonchus* к месту бифуркации отрядов *Enoplida*, *Chromadorida* и *Monhysterida*. Дальнейшие исследования (Schiemer, 1978) подтвердили, что *Udonchus tenuicaudatus* Cobb, 1913 = *Monochromadora monohystera* (Micoletzky, 1915) = *M. monhysteroides* W. Schneider, 1937 и что *M. crassicauda* W. Schneider, 1937 должна входить в род *Udonchus*. Таким образом, род *Monochromadora* Goodey, 1951 полностью синонимизируется с родом *Udonchus* Cobb, 1913. Очень близок к последнему и род *Sinanema* Andrassy, 1960 (отряд *Monhysterida*!).

Не лишено интереса предложение Лоренцена (Lorenzen, 1981) рассматривать роды *Tobriilia*, *Udonchus* и *Sinanema* в составе сем. *Rhabdolaimidae*, которое, по его мнению, занимает неопределенное место в отряде *Enoplida* (*Enoplida incertae sedis*). Хотя место этой группы и не определено четко (в системе нематод вообще! – С.Ц.), совершенно очевидно, что в сем. *Tobriiliidae* она входить не может без изменения диагноза семейства. Строение стомы, амфида, пищевода (наличие бульбуса), половой системы требует отношения к роду *Udonchus* и другим, близким к нему родам, как к особой группе.

Что касается рода *Abunema* Khera, 1970, относимого автором рода к отряду *Monhysterida*, то перенос его в сем. *Tripylidae* (Gerlach, Riemann, 1974; Andrassy, 1976) вряд ли оправдан, так как наличие круглого амфида и только 6 головных щетинок свидетельствует о его принадлежности именно к отряду *Monhysterida*.

Еще один род, рассматриваемый многими авторами в системе сем. *Tripylidae*, – *Andrassya* Brzeski, 1960 – также требует критического отношения. В последнее время (Andrassy, 1976) он перенесен из сем. *Tripylidae* в сем. *Oxystominidae*, что более оправдано, хотя дальнейшие исследования рода с единственным и весьма своеобразным видом *A. vivipara* Brzeski,

5

Udonchus и *Tobriilia* Андраши включает в подсем. *Tobriiliinae* Andrassy, 1976 сем. *Tripylidae* (Andrassy, 1976).

1960, возможно, позволят пересмотреть и эту точку зрения (вплоть до переноса его в другой отряд).

Таким образом, состав сем. *Tobrilidae* ограничивается родами *Tobrilus*, *Eutobrilus*, *Paratrilobus*, *Quasisbrilus*, *Lamuania*, *Kurikania*, *Mesotobrilus*, *Epitobrilus*, *Raritobrilus*, *Macrotobrilus*, *Brevitobrilus*, *Neotobrilus*, *Semitobrilus*, а сем. *Tripylidae* – родами *Tripyla*, *Paratripyla*, *Trischistoma*, *Tripylina*.

При анализе морфологических особенностей родов сем. *Tobrilidae* удается подметить общность в строении основных систем органов у отдельных групп родов. Так, например, имеющий первостепенное значение в эволюции тобрилид супплементарный аппарат (Цалолыхин, 1977а, 1980) представлен двумя основными типами: простыми погруженными супплементарными (род *Tobrilus*) и ежевидными супплементарными в разных модификациях (все остальные роды). Учитывая роль супплементарного аппарата в эволюции, ему следует придавать наибольший вес в диагностике, а это в свою очередь позволяет разделить сем. *Tobrilidae* на 2 подсемейства: *Tobrilinae* и *Eutobrilinae* Tsalolichin, 1981 (Цалолыхин, 1981 г.).

В пределах подсем. *Eutobrilinae* группировка родов осуществляется по такому общему признаку строения стомы, как расположение в ней онхов. Роды *Eutobrilus*, *Paratrilobus*, *Quasisbrilus*, *Mesotobrilus*, *Lamuania*, *Kurikania*, обладая разными стомами, имеют онхи, расположенные на одном или почти на одном уровне, что позволяет объединить их в трибу *Eutobrilini* Tsalolichin, 1981. Роды *Neotobrilus*, *Semitobrilus*, *Brevitobrilus*, *Raritobrilus*, *Macrotobrilus*, *Epitobrilus*, обладая разными стомами, имеют онхи, расположенные на разных уровнях, что позволяет объединить их в трибу *Neotobrilini* Tsalolichin, 1981, для представителей которой характерно также наличие хорошо выраженного, мускулистого семяизвергательного канала.

Схемы строения основных морфологических элементов родов и надродовых таксонов, входящих в сем. *Tobrilidae*, представлены на рис. 10, а структура семейства – в табл. 2.

Группировка видов внутри родов осуществлена по степени сходства различных (в разных группах по-разному), но обязательно существенных морфологических особенностей. В весьма однообразном роде *Tobrilus*, где многие виды настолько близки друг к другу, что почти не поддаются дифференцировке, все же удается выделить группу особенно близких видов, имеющих практически одинаково устроенную стому („*gracilis*” – группа). Род *Eutobrilus* гораздо более гетерогенен, и группировка видов здесь легко осуществляется на основе строения супплементарного аппарата. Для „*grandipapillatus*” – группы характерно наличие заметно уменьшенного, последующего от клоаки супплементарного и значительного разрыва между 2-м и 3-м супплементарными („нуль” – супплемент). Для „*medius*” – группы

Т а б л и ц а 2

Структура сем. Tobrilidae

Подсемейство	Триба	Род	Вид	Группа видов	
Tobri- linae		Tobrilus	gracilis	} "gracilis"	
			helveticus		
			phantasus		
			wesenbergi		
			zakopanensis		
			bekmanae		
			incognitus		
			brevisetosus		
			aberrans		
			nepalensis		
			amabilis		
			latens		
			macramphis		
Eutobri- linae	Eutobri- lini	Eutobri- lus	grandipapillatus	} "grandipapil- latus"	
			husmanni		
			delamarei		
			andrassy		
			altherri		
			anguiculus		
			selengaensis		
			fortis		
			antarcticus		
			medius		} "medius"
			vistula		
			peregrinator		
			graciliformes		} "gracilifor- mes"
		papillicaudatus			
		heptapapillatus			
		naumovi			
		tansaniensis			
annetteae					
rotundicapitatus					
	Paratri- lobus	grandipapilloi- des			
		expugnator			
		brevis			
		ponticus			

Подсемей- ство	Триба	Род	Вид	Группа видов
		Quasibri- lus	nannostomus	
		Lamuania	orientalis	
		Kurikania	sibirica	
		Mesotobri- lus	ultimus	
	Neoto- brilini	Raritobri- lus	steineri scallensis allophysis	
		Epitobrilus	meyli setosus flagellatus parvipapillatus	
		Macroto- brilus	elephas	
		Brevitobri- lus	stefanskii vibratus confusus sexsetiferous graciloides malayanus consimiloides findeneggi	} „stefanskii”
				} „graciloides”
		Neotobri- lus	longus hopei diversipapilla- tus telekiensis breviductus nicaraguensis longiformis vicinus macrospiculum ampiei brzeskii floridensis tantloyi	} „longus”
				} „breviductus”
		Semitobri- lus	pellucidus longicaudatus	

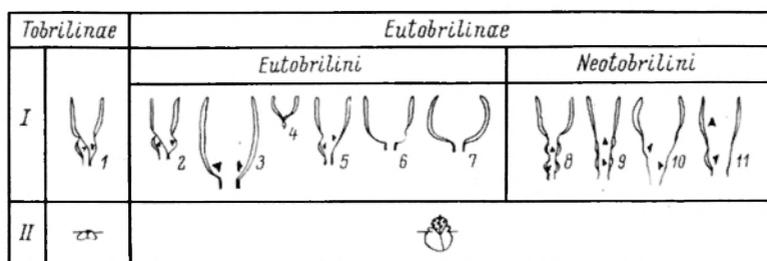


Рис. 10. Схема строения основных морфологических элементов тобрилид (масштаб не выдержан) (по: Цалолыхин, 1981 г.).

I - стома, II - супплемент. 1 - *Tobrilus*, 2 - *Eutobrilus*, 3 - *Paratrilobus*, 4 - *Quasibrilus*, 5 - *Mesotobrilus*, 6 - *Lamuania*, 7 - *Kurikania*, 8 - *Neotobrilus*, *Semitobrilus*, *Brevitobrilus*, 9 - *Raritobrilus*, 10 - *Macrotobrilus*, 11 - *Epitobrilus*.

характерны обширная стома, отсутствие разрыва в супплементарном ряду и практически одинаковые размеры супплементов. Иногда у представителей этой группы намечается тенденция к уменьшению первого от клоаки супплементов. Для „*graciliformes*”-группы также характерно отсутствие разрыва между супплементами, но при этом наблюдается некоторое постепенное увеличение размеров супплементов в сторону от клоаки, т.е. самый маленький супплемент - первый, а самый большой - последний (или предпоследний). В роде *Brevitobrilus* у „*stefanskii*” -группы все супплементы одинаковые, а у „*graciloides*”-группы 1-й супплемент заметно меньше остальных. Наконец, род *Neotobrilus* разделен на группы по признаку длины семяизвергательного канала. Так, у „*longus*”-группы длина семяизвергательного канала значительно превосходит длину супплементарного ряда, а у „*breviductus*”-группы он не заходит или почти не заходит за уровень последнего от клоаки супплементов.

Типы супплементарных аппаратов, характерные для отдельных групп видов, представлены на рис. 13.

Виды, не вошедшие в определенные группы, занимают либо промежуточное положение, либо достаточно своеобразны, либо отнесение их к той или иной группе невозможно из-за недостаточности сведений.

Что касается сем. *Tripylidae*, то структура его менее сложна и соответствует делению на роды, особенности которых охарактеризованы в соответствующих диагнозах.

ЭВОЛЮЦИЯ И ФИЛОГЕНИЯ

Эволюцию тобрилид и трипилид необходимо рассматривать с точки зрения происхождения этих групп нематод. Как трипилиды, так и тобрилиды значительно отошли от своих морских предков в деталях организации, и установление прямой связи между современными тобрилидами и трипилидами и исходными для них морскими эноплидами чрезвычайно затруднено. Среди достаточно большого разнообразия эноплид, обитающих в море, большинство групп сразу же исключается из филогенетического анализа по причине крайней морфологической несхожести с интересующими нас семействами. Наибольшую морфологическую близость к представителям подотряда *Tobrilina* проявляет сем. *Oxystominidae* Filipjev, 1918 и в первую очередь такие роды этого семейства, как *Oxystomina* и *Trefusia*. Монофилия всего подотряда *Tobrilina* сомнительна, скорее всего предки современных семейств, входящих в подотряд, различны по меньшей мере на уровне родов, хотя принадлежность этих родов к одному семейству или надсемейству очевидна. Безусловно, нельзя искать непосредственных предков современных тобрилид и трипилид среди современных же семейств и тем более родов, но в качестве основной предковой группы тобрилин в целом должны быть приняты оксистоминиды (Gerlach, 1966; Riemann, 1966b; Andrassy, 1976). В этой группе можно найти в разной степени сходные с тобрилинами виды. Общими признаками, разбросанными по семейству, следует считать строение головного конца, стомы, амфида и супплементарного аппарата. Наибольшее сходство в строении супплементарного аппарата наблюдается у *Trefusia* и *Tripyla*. Сем. *Tripylidae* более примитивно по своей организации, чем сем. *Tobrilidae*, которое настолько продвинулось вперед, что потеряло четкие связи с исходной группой. При сравнении трипилид и тобрилид становится ясно, что примитивность первых по отношению ко вторым заключается не только в большем сходстве трипилид с оксистоминидами. Трипилиды имеют более просто устроенную половую систему, более примитивную стому и ее вооружение, значительно менее совершенный и весьма слабо олигомеризованный супплементарный аппарат. На заре формирования подотряда *Tobrilina* предки современных трипилид, вероятно, перешли в почву и, оказавшись в более стабильной и однородной, чем внутренние водоемы, среде, сохранили черты примитивности, в то время как тобрилиды подверглись интенсивной эволюции. Правда, трипилиды приобрели и некоторые вторичные прогрессивные признаки, связанные с почвенным образом жизни, — выраженную кольчатость кутикулы и попарное слияние губ, приведшее к трехгубости.

Переход к пресноводному образу жизни предками тобрилин, вероятно, осуществился не ранее карбона, причем переход этот мог произойти не через эстуарии рек, а в результате регрессий океана,

которые оставляли на окраинах материков значительные, постепенно распределявшиеся озера. (Более подробно процесс становления пресноводности и формирования современной фауны тобрилид будет рассмотрен в следующем разделе).

Что касается филогенетических отношений внутри сем. *Tobrilidae*, то, прежде чем говорить о них в целом, следует остановиться на эволюции отдельных систем органов.

Наибольшее разнообразие строения проявляет стома тобрилид – орган, играющий первостепенную роль в захвате пищи. Разнообразие в строении стомы наблюдается и во многих других группах нематод, что в конечном счете при известной ограниченности возможностей ведет к ряду конвергенций, принимаемых иногда за филогенетическую общность. Значительно более однородными выглядят супплементарный аппарат и другие органы половой системы. Наиболее примитивным типом супплементарного аппарата обладает род *Tobrilus* – с простыми погруженными супплементарными одинаковых размеров. Многие виды этого рода имеют непостоянное число супплементов. Для этого же рода характерна наименьшая дифференцировка половой системы. Таким образом, род *Tobrilus* может рассматриваться как исходная группа для сем. *Tobrilidae*. На основании этого можно принять, что и строение стомы у видов рода *Tobrilus* является исходным для всего семейства.

Общий ход развития стомы тобрилид можно представить следующим образом. Неразвитая стома предковых форм, напоминающая стому оксистомиин, постепенно приобретает буккальную полость и онхи, возникающие в месте впадения в просвет пищевода протоков пищеводных желез. По мере развития онхов как важного приспособления для разрушения захваченной пищи возникает необходимость в расширении околонихиального пространства, что приводит к образованию карманов стомы и соответственно к возникновению типичной тобрилоидной стомы. Дальнейшие преобразования стомы уже в пределах сем. *Tobrilidae* показаны на рис. 11. Одно из направлений эволюции типичной тобрилоидной стомы – расширение нижних ее отделов, что приводит к увеличению общего объема стомы при сохранении положения онхов, которые получают возможность большего развития. Исключение составляет род *Quasibrilus*, у которого наблюдается уменьшение объема буккальной полости и карманов с редукцией онхов. Второе направление эволюции – удлинение стомы за счет растягивания ее нижних отделов и смещения карманов вместе с онхами вдоль продольной оси тела. У *Epitobrilus* на общий ход преобразования стомы накладывается расширение переднего кармана и слияние его с буккальной полостью, что увеличивает 6

6 Такая же тенденция наблюдается у *Eutobrilus medius*.

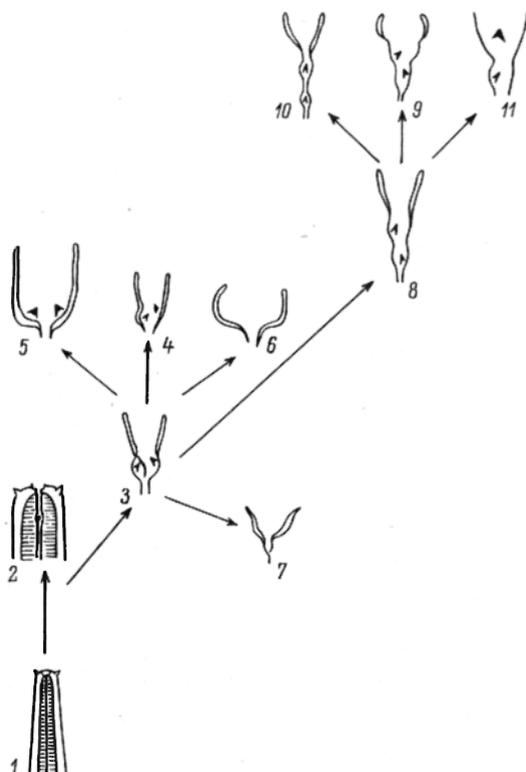


Рис. 11. Схема эволюции стомы тобрилид (ориг.).

1 - оксистомидный тип, 2 - трифилоидный тип, 3 - типичный тобрилоидный тип (*Tobrilus*, *Eutobrilus*), 4-7 - модификации типичного тобрилоидного типа (4 - *Mesotobrilus*, 5 - *Paratrilobus*, 6 - *Kurikania*, 7 - *Quasibrilus*), 8 - исходный неотобрилоидный тип (*Raritobrilus*), 9-11 - модификации неотобрилоидного типа (9 - *Macrotobrilus*, 10 - *Brevitobrilus*, *Neotobrilus*, *Semitobrilus*, 11 - *Epitobrilus*).

Таким образом, ведущая эволюционная тенденция в развитии стомы тобрилид - это увеличение ее объема и повышение мощности онхального вооружения. Уменьшение объема буккальной полости *Quasibrilus* компенсируется экстраординарным развитием вестибулюма, что сохраняет общий объем стомы достаточно большим.

Супплементарный аппарат тобрилид в целом подвергся меньшим, чем стома, преобразованиям, но общий характер его эволюционных преобразований дает значительно больше для понимания эволюции

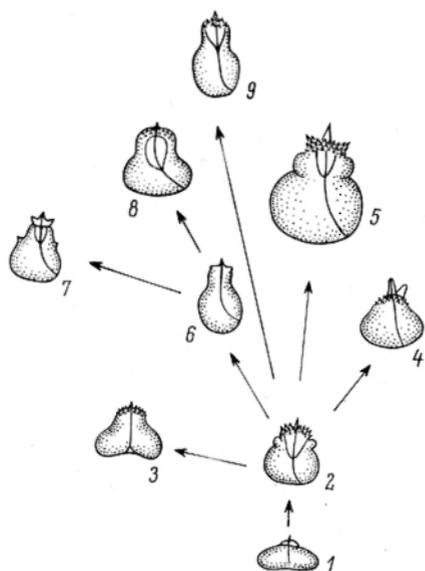


Рис. 12. Схема эволюции супплементов тобрилид (ориг.).

1 - *Tobrilus*, 2 - *Eutobrilus*, *Paratrilobus*, *Quasibrilus*, 3 - *Mesotobrilus*, 4 - *Raritobrilus steineri*, 5 - *Macrotobrilus*, 6 - *Brevitobrilus stefanskii*, 7 - *Brevitobrilus graciloides*, 8 - *Epitobrilus meyli*, 9 - *Neotobrilus*.

группы, так как позволяет использовать принцип олигомеризации гомологичных органов (Догель, 1954). В качестве исходного типа супплементов и всего супплементарного аппарата для тобрилид можно принять супплемент и супплементарный

аппарат самцов, характерный для видов сем. *Trefusiidae*. Супплементы в этом семействе представлены небольшими конусообразными выступами кутикулы с маленькой щетинкой в центре. Количество супплементов велико, и расположены они вдоль всей брюшной стороны тела от головного конца до клоаки (с перерывом в середине тела). Аналогичный тип супплементарного аппарата имеют трипилиды. Среди тобрилид, как уже отмечалось, наиболее примитивный тип супплементарного аппарата имеет род *Tobrilus*. На базе погруженного супплементов тобрилюсов происходит формирование ежевидного супплементов всех прочих тобрилид (рис. 12), а слабо дифференцированный супплементарный аппарат тобрилюсов преобразуется в супплементарные аппараты подсем. *Eutobrilinae* (рис. 13). В результате олигомеризации число супплементов у большинства современных родов стабилизируется на 6, в то время как у *Tobrilus* часто можно наблюдать разное число супплементов в пределах одного вида. Непостоянное число (больше 6) супплементов наблюдается также у *Macrotobrilus* и *Mesotobrilus*. Помимо стабилизации числа супплементов, происходит дифференцировка супплементарного аппарата - первый или последний супплемент редуцируется или вообще исчезает (*Eutobrilus medius*, *E. antarcticus*, *Quasibrilus nannostomus*), возникает „нуль-супплемент“. У *Neotobrilus* происходит наибольшая дифференцировка - редукция первых трех супплементов, возникновение выраженного „нуль-супплементов“ и резкое увеличение последних трех. Частично эта тен-

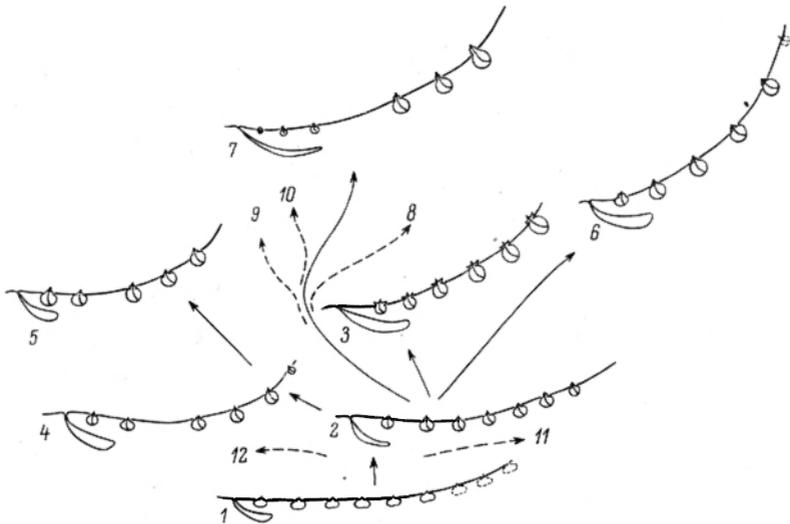


Рис. 13. Схема эволюции супплементарного аппарата тобрилид (ориг.).

1 - *Tobrilus*, 2 - *Eutobrilus* ex gr. „*graciliformes*“, 3 - *E. naumovi* (gr. „*graciliformes*“), 4 - *Eutobrilus* ex gr. „*grandipapillatus*“, 5 - *E. antarcticus* (gr. „*grandipapillatus*“), 6 - *E. medius*, *Paratrilobus*, *Quasibrilus*, 7 - *Neotobrilus*, 8 - *Raritobrilus*, 9 - *Brevitobrilus*, 10 - *Epitobrilus*, 11 - *Mesotobrilus*, 12 - *Macrotobrilus*.

денция проявляется и у вида *Eutobrilus naumovi*. Роды *Raritobrilus*, *Brevitobrilus* и *Epitobrilus* имеют (при наличии особых супплементов) практически не дифференцированный супплементарный аппарат.

Учитывая все вышеизложенное, можно построить филогенетическое древо тобрилид, которое образуется в результате наложения схем эволюции отдельных органов и их систем (рис. 14). Филогенетическое древо (дендрограмма) имеет 3 основные ветви: тобрилоидную (подсем. *Tobrilinae*), эутобрилоидную (триба *Eutobrilini*) и неотобрилоидную (триба *Neotobrilini*). Тобрилоидная ветвь, представлена единственным современным родом *Tobrilus*, находящимся на самом низком уровне организации тобрилид. От тобрилоидной ветви отходит эутобрилоидная, для которой характерно усовершенствованное строение супплементов и супплементарного аппарата. Исходным родом этой ветви следует считать *Eutobrilus*, сохра-

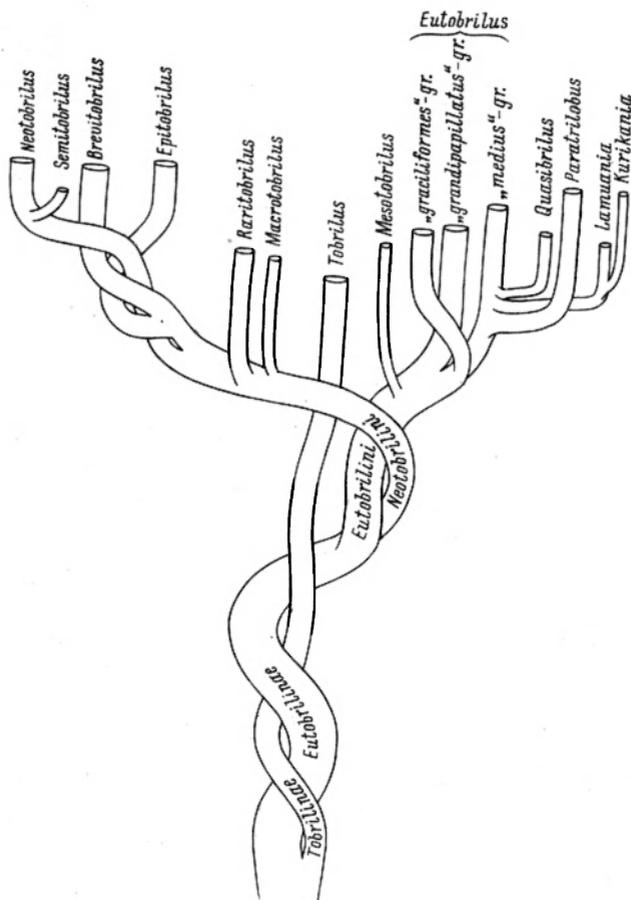


Рис. 14. Филогенетическое древо сем. Tobrilidae (ориг.).

нивший тот же („примитивный“) тип стомы, что и род *Tobrilus*. Дальнейшее развитие семейства происходит за счет частных усовершенствований. Наиболее перспективной в роде *Eutobrilus* оказывается „medius“ - группа, на основе которой формируются новые роды с сильно измененной стомой; „graciliformes“ - группа сохраняет недифференцированный супплементарный аппарат и может рассматриваться как более древняя. Наибольшего совершенства достигает род *Neotobrilus* с сильно дифференцированным супплементарным аппаратом, очень хорошо развитым семязвергательным каналом и узкими и длинными спикулами - признаками, которые начинают намечаться в роде *Brevitobrilus* и *Macrotobrilus*.

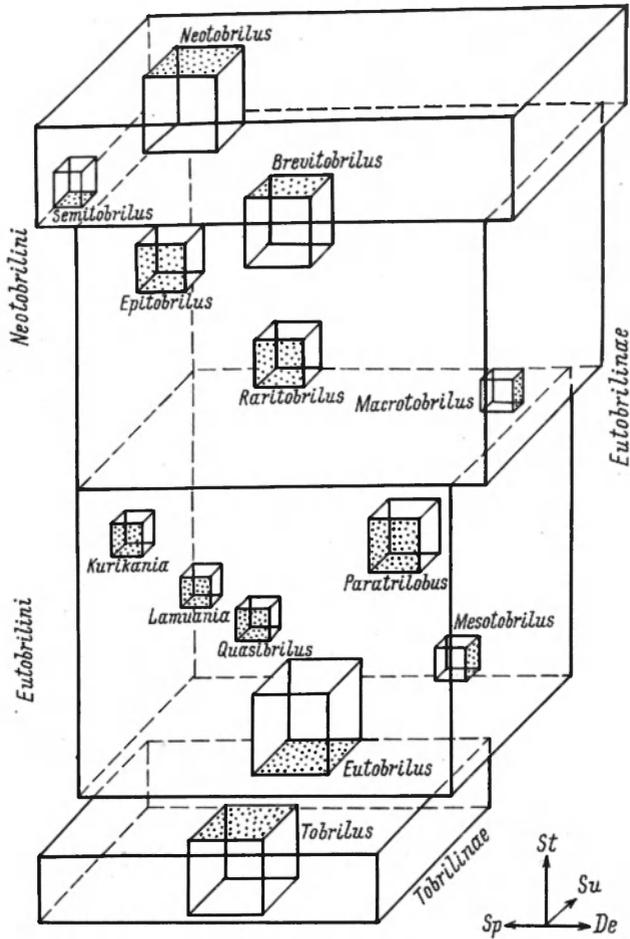


Рис. 15. Структура сем. Tobrilidae (трехмерная блок-схема) (ориг.).

Sp - спикулы, St - стома, Su - супплемнты, De - семяизвергательный канал (пояснения в тексте).

В пределах рода *Neotobrilus* более примитивной следует считать „longus” -группу, представители которой имеют длинный семяизвергательный канал, такой же, как у *Brevitobrilus*, *Macrotobrilus* и *Raritobrilus*; „breviductus”-группа - более молодая, так как семяизвергательный канал у ее представителей короткий, т.е. более совершенный. На таком же эволюционном уровне находится

и род *Epitobrilus* с укороченным семязвергательным каналом и усовершенствованной стомой. В известной мере промежуточное положение занимают род *Macrotobrilus* с неолигомеризованным супплементарным аппаратом и довольно примитивной стомой и род *Mesotobrilus*, для которого также характерен неолигомеризованный супплементарный аппарат. Эти 2 рода несут черты примитивности, уходящие своими корнями в ранние этапы формирования семейства.

Трехмерная схема уровней организации тобрилид представлена на рис. 15. Объем блоков („этажей“) соответствует количеству родов, входящих в эти блоки, а объем ячеек (роды) – количеству видов. Нижний, основной блок схемы (подсем. *Tobrilinae*) является базой для всего здания сем. *Tobrilidae*. Следующий блок (триба *Eutobrilini*) находится на более высоком уровне, при этом он сильно сдвинут по оси, символизирующей степень развития супплемента как такового. Незначительное выступание блока справа и слева над базой показывает несколько большее совершенство в строении спикул и семязвергательного канала. В пределах второго блока ячейки (роды) расположены на разных уровнях в зависимости от степени развития стомы (вертикальная ось). Ячейка рода *Eutobrilus* своим основанием лежит на той же плоскости, что и *Tobrilus*, т.е. имеет такую же стому. В третий блок входят роды трибы *Neotobrilini* с недифференцированным супплементарным аппаратом, имеющие еще более совершенный семязвергательный канал, чем роды первого и второго блоков. Этот блок связан с верхним через ячейку рода *Brevitobrilus*, который имеет такую же стому, как и *Neotobrilus*, но для верхнего блока характерно особое строение спикул (сдвиг в левую сторону) и еще более совершенное строение семязвергательного канала.

Подводя итог сказанному о классификации и филогении сем. *Tobrilidae*, следует вернуться к критериям выделения подчиненных таксонов.

1. Подсемейства выделяются на основании строения супплемента как такового. (Имеются только два принципиально разных типа строения супплемента).
2. Трибы выделяются на основании расположения онхов в стоме. (Имеются только два принципиально разных типа расположения онхов).
3. Роды разделяются на основании формы стомы. (Имеется чрезвычайно разнообразие форм стомы).
4. Группы видов выделяются на основании строения супплементарного аппарата и (или) деталей строения стомы и семязвергательного канала. (Имеется несколько типов супплементарных аппаратов с постепенными переходами). Группы видов не имеют определенного таксономического ранга, так как включают в ряде случаев виды, имеющие не филогенетическое сходство, а сходство, возникшее в результате параллельного развития.

Приведенные критерии являются основными, ведущими при таксономическом томировании, но не единственными. Всегда и везде кроме этих признаков используются и все прочие, о которых речь шла выше.

ИСТОРИЧЕСКОЕ СТАНОВЛЕНИЕ ГРУППЫ И ЕЕ ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Распределение современных родов сем. *Tobriilidae* по земному шару показано на рис. 17–19, которые дают достаточно определенную зоогеографическую картину. Эта картина безусловно не случайна и отражает историческое становление группы, что может быть обосновано данными геологии. Исходя из теории мобилизма (новая глобальная тектоника литосферных плит), лик Земли существенно и непрерывно менялся.⁷ Для понимания современного географического распределения живых организмов необходимо учитывать этот факт, а также факты изменения климата и глобальной гидрологической обстановки, т.е. трансгрессий и регрессий мирового океана. Принимая во внимание все это, а также современную зоогеографию тобрилид, можно предположить, что переход тобрилид к пресноводному образу жизни осуществился в ранней перми. До этого нематоды не проникали в пресные воды. Прежде чем этот тезис будет обоснован, следует остановиться на вопросе становления пресноводной фауны вообще. Большинство авторов усматривают следующие возможные пути проникновения морских организмов в пресные воды: 1) через эстуарии рек, 2) через лагуны и прибрежные марши, 3) через подземные воды, 4) через распресняющиеся изолированные участки моря (Гелтнер, 1936; Зернов, 1949; Жадин, 1950; Pearse, 1950). Безусловно, все эти возможности используются природой, но сколько бы примеров ни приводилось в пользу любой из них (кроме последней), все они не более чем „тропинки“, Магистральный же путь только один – постепенное приспособление к медленно изменяющейся солености в результате распреснения обширных остатков эпиконтинентальных морей, образовавшихся после регрессий мирового океана, которые следовали за крупными трансгрессиями. В этом случае морская мелководная фауна, оказавшись в безвыходном положении, вынуждена либо приспособиться к новым абiotическим условиям, либо исчезнуть. Трудно представить себе „добровольный“ переход из моря через эстуарии в реки. Такой переход ничем не оправдан для фауны в целом и выходит за пределы

⁷ Палеогеографическая и палеоклиматическая обстановка описана на основании работ: Линдберг, 1972; Равич, 1973; Тарлинг, Тарлинг, 1973; Hallam, 1973; Зоненшайн, 1976; Калинин и др., 1976; Хаин, 1976; Городницкий и др., 1978; Монин, Шишков, 1979; Зоненшайн, Савостин, 1980.

биологической логики, разумеется, если не считать отдельных (на фоне тысяч видов пресноводных организмов) примеров. Важно отметить и то, что становление пресноводной фауны могло произойти в значительной мере комплексно (экосистемно), а это мыслимо только в результате упомянутых геологических причин: мощной трансгрессии, заливающей обширные территории суши, образования огромных мелководных акваторий, где формируется определенный фаунистический комплекс, достаточно однообразный на видовом уровне в каждой крупной таксономической группе, затем регрессии, которая оставляет после себя обширные озера, распределяющиеся впадающими в них реками. В противном случае соленость остаточных озер-морей повышается в результате испарения, что ведет к гибели фауны.

Первые фанерозойские трансгрессии и регрессии океана происходили неоднократно на протяжении кембрия и не могли быть источником пресноводной фауны, во-первых, потому, что следовали одна за другой, уничтожая возможные результаты предыдущих. Во-вторых, поверхность кембрийских континентов была весьма слабо рельефной — каледонская тектономагматическая эпоха только начиналась, и достаточно мощные водотоки, могущие распределять остаточные озера-морья, скорее всего отсутствовали. В-третьих, в это время наблюдалось сильное покровное оледенение, что также препятствовало процессу, нас интересующему. И, наконец, фауна и флора кембрийского моря были еще не подготовлены к освоению новой среды обитания.

Следующая, самая крупная из известных трансгрессии произошла в среднем ордовике, а регрессия — в среднем силуре. Сформировавшаяся к этому времени Гондвана занимала меридианальное положение примерно от 60° с.ш. до Южного полюса, а в экваториальной зоне располагались Северо-Американская, Восточно-Европейская, Западно-Европейская, Сибирская, Китайская и Казахстанская платформы, разделенные между собой морем. Силурийская регрессия могла дать первую волну экспансии фауны в пресные воды, но среди вселенцев не было пратобрилин. Такой вывод вытекает из современного ареала исходного для семейства рода *Tobrilus*, приуроченного к Европейской платформе с умеренным климатом. Европейская платформа является центром образования рода, где количество видов наиболее велико и где наблюдается наибольшая его встречаемость.⁸ В силурийском же периоде Европейская платформа, находясь в зоне тропиков, имела гораздо более жаркий климат, что исключает воз-

⁸ Кроме всего прочего, род *Tobrilus* чаще, чем другие роды семейства, обнаруживается в солоноватых водах, т.е. сохраняет исходные физиологические свойства — своеобразный экологический атавизм, что лишней раз подтверждает наибольшую его примитивность по сравнению с другими родами семейства.

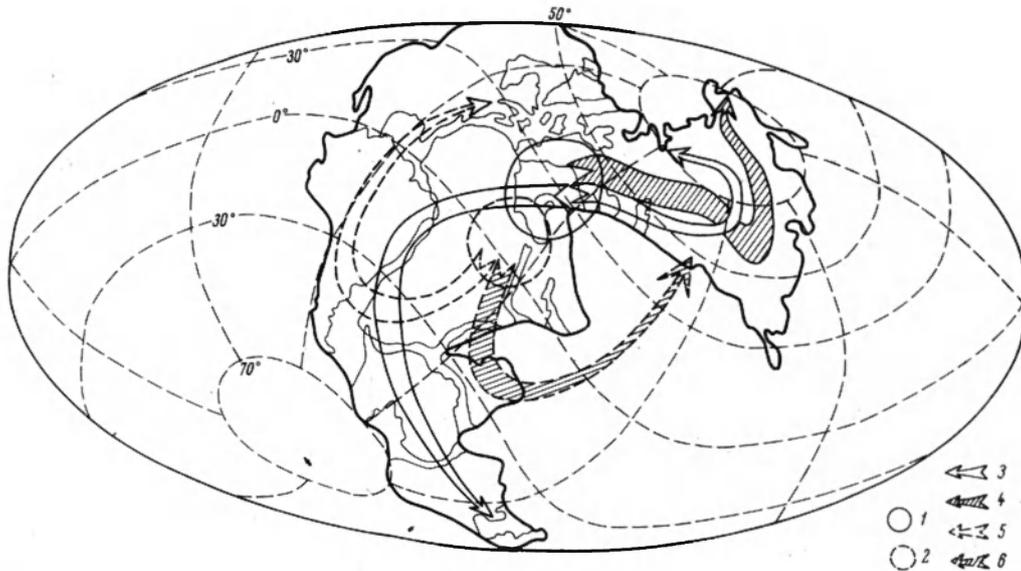


Рис. 16. Расселение тобрилид по поверхности земного шара (исходно Пангея) (ориг.).

1 - центр образования сем. Tobilidae, подсем. Tobilinae и трибы Eutobrilini; 2 - центр образования трибы Neotobrilini; 3 - расселение рода Eutobrilus; 4 - расселение рода Tobilus; 5 - расселение рода Neotobrilus; 6 - расселение рода Brevitobrilus (пояснения в тексте).

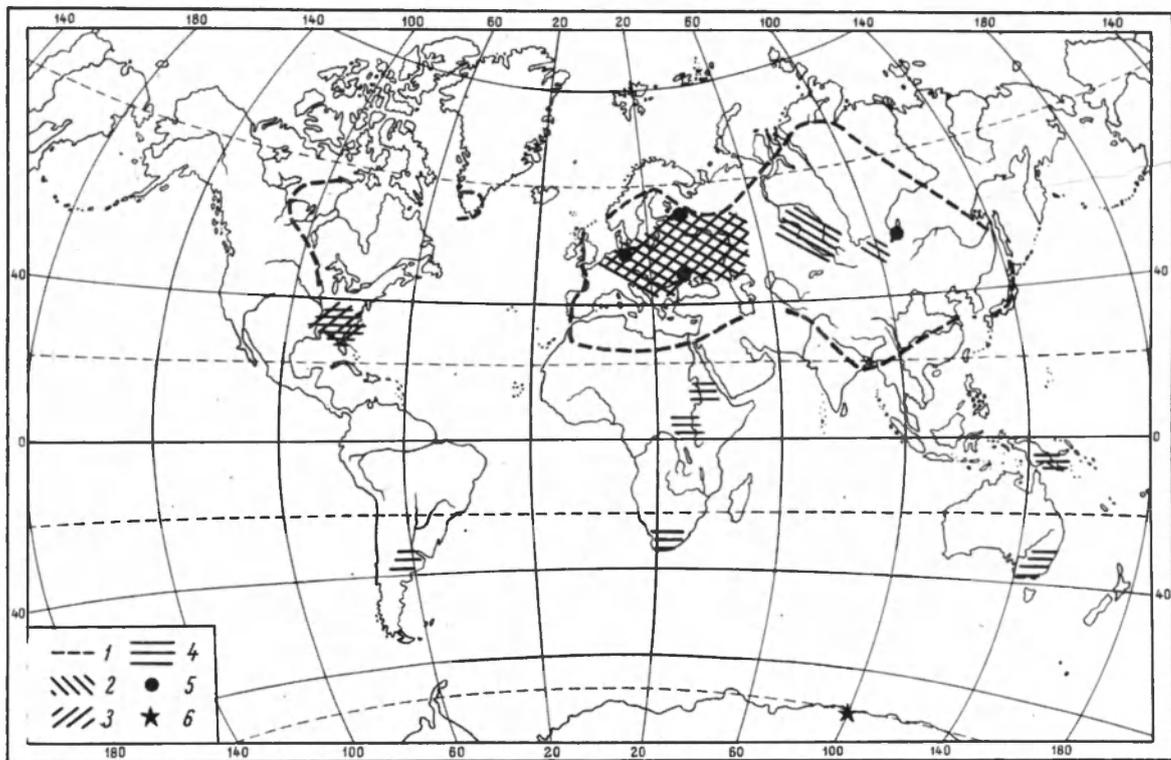
возможность обитания здесь предков тобрилид. Аналогичные условия существовали и в более позднее время, т.е. в девоне. Наконец, в карбоне сформировалась Пангея – все литосферные плиты объединились в единый суперматерик (за исключением Китайской платформы). В среднем карбоне произошла крупная трансгрессия, сменившаяся в ранней перми мощной регрессией. В это же время гондванская часть Пангеи подверглась сильному покровному оледенению, что отразилось на общем состоянии климата планеты. Лавразийская часть Пангеи, в которую входили Северо-Американская, Европейская и Сибирская платформы, даже в своей тропической зоне имела достаточно умеренный влажный климат. Создались наиболее благоприятные условия для перехода морской фауны к пресноводному существованию. Исходной морской фауной была фауна Палео-Тетиса, заброшенная среднекарбонской трансгрессией в глубь Пангеи и оставшаяся там в обширных эпиконтинентальных морях, отделенных от океана раннепермской трансгрессией. Гидросеть перми по сравнению с более ранними периодами была развита значительно сильнее, что связано с усложнившимся рельефом за счет прошедшей ранее каледонской и заканчивающейся герцинской тектономагматической эпох. Пермские многоводные реки распресняли изолированные эпиконтинентальные моря-озера, создавая новые условия для обитающих в них животных (и растений). Именно здесь, на территории современной Европы, в условиях умеренного климата и произошло формирование тобрилин – типичных первичнопресноводных нематод (Цалолыхин, 1976в, 1980). Уже существующая в это время почва позволила части видов (и не только нематод) перейти к почвенному образу жизни. Вероятно, в это время сформировались трипилиды.

Последующие изменения климата и увеличение разнообразия условий обитания привели к бурному формообразованию тобрилид. По мере потепления климата появляется возможность продвижения в глубь Гондваны родов, сформировавшихся до отделения последней от Лавразии.

Гипотетическая схема распространения основных родов тобрилид по поверхности земного шара показана на рис. 16.

Рис. 17. Карта распространения рода *Tobrilus* (подсем. *Tobrilinae*) и трибы *Eutobrilini* (подсем. *Eutobrilinae*) (ориг.).

1 – граница фактического ареала рода *Tobrilus*, 2 – районы обнаружения *Eutobrilus* „*medius*”-группы, 3 – районы обнаружения *E.* „*grandipapillatus*”-группы, 4 – районы обнаружения *E.* „*graciliformes*”-группы, 5 – места обнаружения рода *Paratrilobus*, 6 – место обнаружения *Eutobrilus antarcticus*.



Современное географическое распределение тобрилид восходит к перми. На это указывает в первую очередь распространение родов *Eutobrilus* и *Brevitobrilus*, так как никакими другими причинами, кроме дрейфа континентов, невозможно объяснить наличие близких видов эутобрилюсов на островах Океании, в Австралии, Антарктиде, Африке и Евразии.

Распространение тобрилид в пределах Голарктики связано уже с кайнозойем, а точнее с четвертичным временем. Крупные трансгрессии и регрессии четвертичного периода (Линдберг, 1972) лишь в самое последнее время позволили пресноводным нематодам заселить водоемы Западной Сибири и других низко лежащих территорий. Существенную роль в распространении нематод сыграли также периоды оледенений. Вероятно, род *Neotobrilus* попал в Евразию из Америки только в четвертичное время. К недавним обитателям Палеарктики следует отнести и род *Brevitobrilus*. На это указывает факт отсутствия неотобрилин в Байкале – водоеме, начало формирования которого своими корнями уходит в третичное время. Для Байкала характерны только тобрилины и эутобрилины, давшие в нем 4 эндемичных рода и 14 эндемичных видов (Цалолихин, 1980).

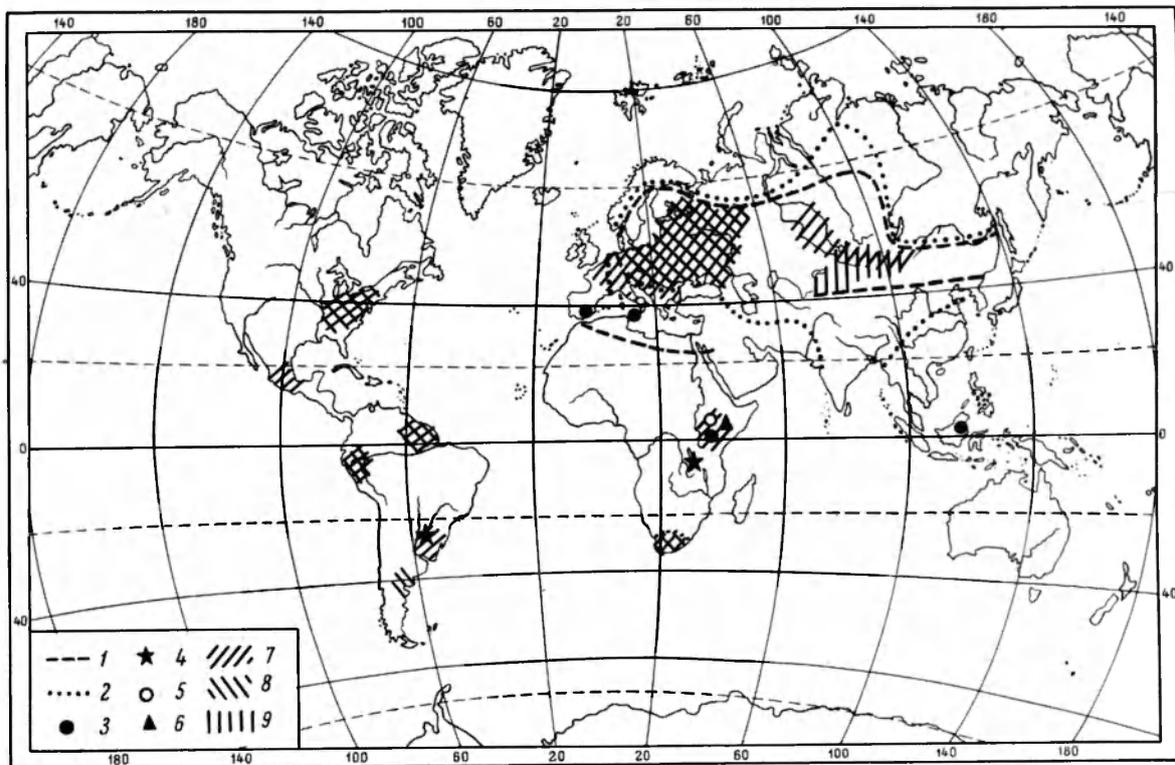
Общая география тобрилид представлена в табл. 3 и на рис. 17–19.

Что касается зоогеографического распределения тобрилид, то здесь могут быть выделены следующие роды.

1. Голаркто-Синоиндийские (Лавразийские) – *Tobrilus*.
2. Палеарктические – *Eutobrilus* „medius” – группа, „grandipapillatus” – группа, *Paratrilobus*, *Raritobrilus*.
3. Байкальские – *Kurikania*, *Lamuania*, *Mesotobrilus*, *Quasibrilus*.
4. Голаркто-Эфиопско-Неотропические – *Neotobrilus*.
5. Палеаркто-Эфиопско-Синоиндийские – *Brevitobrilus*.
6. Австрало-Эфиопско-Неотропические (Гологондванские) – *Eutobrilus* („graciliformis” – группа).
7. Эфиопско-Неотропические – *Epitobrilus*.
8. Эфиопские – *Macrotobrilus*.

Рис. 18. Карта распространения трибы *Neotobrilini* (подсем. *Eutobrilinae* (ориг.)).

1 – граница фактического ареала рода *Raritobrilus*, 2 – граница фактического ареала рода *Brevitobrilus*, 3 – места обнаружения „graciloides” – группы, 4 – места обнаружения рода *Epitobrilus*, 5 – место обнаружения рода *Macrotobrilus*, 6 – место обнаружения *Neotobrilus telekiensis*, 7 – районы обнаружения *N. „longus”* – группы, 8 – районы обнаружения *N. „breviductus”* – группы, 9 – районы обнаружения рода *Semitobrilus* (а также Европа и Сев. Америка).



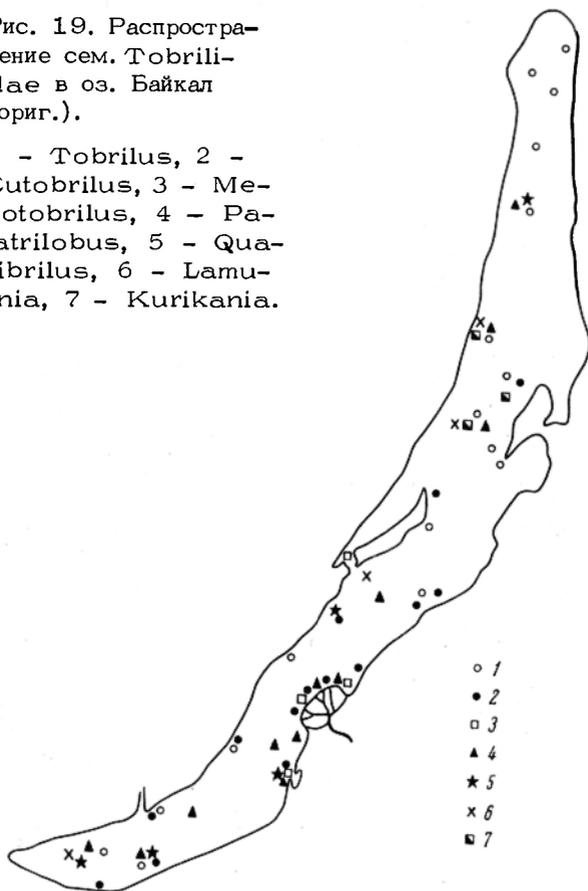
Т а б л и ц а 3

Общая география тобрилид

Род	Группа видов	Европа	Азия	Байкал	Сев. Америка	Южн. Америка	Африка	Австралия, Океания, Антарктида
Tobrilus		+	+	+	+		+(север)	
Eutobrilus	"grandipapilla- tus"	+		+	+			
	"medius"	+	+	+				
	"graciliformis"				+	+	+	+
Paratrilobus		+		+				
Quasibrilus				+				
Lamuania				+				
Kurikania				+				
Mesotobrilus				+				
Raritobrilus		+	+				+(север)	
Epitobrilus						+	+	
Macrotobrilus							+	
Brevitobrilus	"stefanskii"	+	+				+	
	"graciloides"	+(юг)					+	+
Neotobrilus	"longus"	+	+		+	+	+	
	"breviductus"					+	+	
Semitobrilus		+	+		+			

Рис. 19. Распространение сем. *Tobriliidae* в оз. Байкал (ориг.).

1 - *Tobrilus*, 2 - *Eutobrilus*, 3 - *Mesotobrilus*, 4 - *Paratrilobus*, 5 - *Quasibrilus*, 6 - *Lamuniana*, 7 - *Kurikania*.



Распространение трипилид (сем. *Tripylidae*) по земному шару не дает определенной зоогеографической картины. Все роды этого семейства встречаются повсеместно, только на уровне видов в отдельных случаях можно наблюдать различия в распространении. Такой родовой убикивизм объясняется, вероятно, не только геологическими причинами, но и чисто экологическими, т.е. обитанием в почве — мелкие почвенные организмы могут достаточно легко переноситься с частицами почвы на значительные расстояния (Чернов, 1975). Кроме всего прочего, следует учитывать недостаточную изученность группы и значительно меньшее таксономическое разнообразие ее по сравнению с тобрилинами.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

СОКРАЩЕНИЯ И УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ

В тексте:

a - отношение длины тела к наибольшей ширине, b - отношение длины тела к длине трофико-сенсорного отдела (пищевода), c - отношение длины тела к длине хвоста, V - положение вульвы относительно длины тела, выраженное в процентах, $spic.$ - длина спикул, $suppl.$ - количество суппLEMENTОВ, VI - буккальный индекс, NR - положение нервного кольца относительно длины пищевода, выраженное в процентах, Q_1 - длина передней гонады, Q_2 - длина задней гонады, sp/L - отношение длины спикул к длине тела самца, $хв/ан$ - отношение длины хвоста к анальному диаметру (ширине тела в области ануса).

На рисунках:

de - семяизвергательный канал, ts - семенник, vd - семяпровод, AM - ампула, $КС$ - клоакальные суппLEMENTЫ, $МП$ - межсуппLEMENTНЫЕ папиллы, $ПЛ$ - плечики, $ПС$ - пищеводные суппLEMENTЫ, $Щ$ - субтерминальная щетинка, $ШП$ - шапочка.

Все размеры на рисунках даны в микрометрах.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕМЕЙСТВ

- 1(6). Стома хорошо развитая, объемная.
- 2(3). Кардиальная часть пищевода сильно структурирована; круги головных щетинок расставлены на большое расстояние друг от друга Сем. Onchulidae
- 3(2). Кардиальная часть пищевода не структурирована; круги головных щетинок слиты, сближены или незначительно расставлены.
- 4(5). Стома цилиндрическая, вооружена 1 онхом; амфиды сдвинуты за пределы стомы Сем. Prismatolaimidae
- 5(4). Стома воронковидная, бокаловидная, чашевидная или бочкообразная, вооружена 2 онхами; амфиды расположены на уровне стомы или, как исключение, несколько ниже ее
. I. Сем. Tobrilidae (с. 55)
- 6(1). Стома сжатая, шелевидная. . . II. Сем. Tripylidae (с. 184).

1. Семейство TOBRILIDAE Filipjev, 1918¹

Типовой род *Tobrilus* (Bastian, 1865).

Ecnoplida. Размеры тела колеблются от 1 до 5-7 мм, в среднем оставаясь в пределах 1.5-2.5 мм. Кутикула довольно тонкая, обычно 1-2 мкм, очень тонкокольчатая или визуально гладкая; соматические щетинки имеются. Головной конец не обособлен. Ротовое отверстие окружено 6 губами с расположенными на них 6 губными папиллами. Головные щетинки всегда имеются, иногда очень короткие, редуцированные, в подавляющем большинстве случаев хорошо развитые, но практически никогда не превышающие по длине половины ширины головы. Общее число головных щетинок всегда равно 10. Как правило, имеется 6 более длинных щетинок и 4 более коротких, в отдельных случаях все щетинки одинаковы. Расположены головные щетинки обычно в 2 тесно сближенных круга, иногда эти круги полностью слиты. Стома хорошо развита, имеет плотные, кутикуляризованные стенки и всегда вооружена 2 довольно крупными онхами, которые расположены в нижних отделах стомы. Протоки пищеводных желез открываются в полость одного из онхов и непосредственно в полость стомы. Ткань пищевода, как правило, почти полностью охватывает стенки стомы (только у *Kurikania* стома свободная). Амфид типичный: карманообразный, бокаловидный, с овальным отверстием, расположен в большинстве случаев на уровне середины стомы (у отдельных видов сдвинут ниже уровня стомы). Нервное кольцо окружает пищевод всегда заметно выше его середины. Пищевод довольно правильной цилиндрической формы, слегка расширяющийся к заднему концу, без бульбусов. В месте соединения пищевода со средней кишкой, вне контуров пищевода, всегда имеются 3 пищеводные прикардиальные железы. Органы выделения в виде оформленной ренетты и выделительного протока отсутствуют. Женская половая система всегда парная, гонады загнутые. Мужская половая система состоит из 2 семенников, семяпровода и семяизвергательного канала. Всегда имеются 2 хорошо развитые спиккулы и развитой рулек, а также медиовентрально расположенные в преклоакальной области многочисленные (больше 4) супплементарные органы везикулярно-папиллоидного типа. Кaudальные железы имеются, проток этих желез иногда отсутствует. Хвост обычно довольно длинный. Строение хвоста одинаково у самцов и самок. Обитает в пресных водах, реже во влажных почвах и солоноватых водах.

¹ Семейства *Onchulidae* Andrassy, 1963 и *Prismatolaimidae* Micoletzky, 1922 в данной работе не рассматриваются (см. также с. 30).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- 1(12). Онхи расположены на разных уровнях; расстояние между вершинами онхов заметно превышает ширину кармана, если карманы имеются.
- 2(3). Стома с 1 карманом; дорсальный онх расположен в буккальной полости 9. Epitobrilus Tsalolichin
- 3(2). Стома с 2 карманами или карманы слиты с буккальной полостью, являясь ее непосредственным продолжением.
- 4(5). Головные щетинки расположены на вершине головы и направлены вверх; супплементарный ряд состоит из 9 и более супплементов; вагина широкая, мускулистая 10. Macrotobrilus Tsalolichin
- 5(4). Головные щетинки расположены по бокам головы; супплементарный ряд, как правило, состоит менее чем из 9 супплементов; глубина вагины всегда превышает ее ширину.
- 6(7). Карманы стомы слабо разделены между собой, узкие; центральный шип супплементов с боковым отростком 8. Raritobrilus Tsalolichin
- 7(6). Карманы стомы четко разделены между собой, довольно широкие; супплементы с центральным шипом без дополнительного отростка.
- 8(9). Вагина узкая, слабомускулистая; пищеводные прикардиальные железы отчетливой овальной формы; все супплементы одинаковых размеров; микрошипики на супплементовых либо отсутствуют, либо имеются в виде склероций; спиккулы короткие 11. Brevitobrilus Tsalolichin
- 9(8). Вагина с мощной многослойной мускулатурой; пищеводные прикардиальные железы округлые или сплюснутые; супплементарный ряд дифференцирован; спиккулы тонкие и длинные.
- 10(11). Мускулатура вагины бульбовидной формы; 3 ближайших к клоаке супплементов значительно мельче остальных 12. Neotobrilus Tsalolichin
- 11(10). Мускулатура вагины удлинённой формы и расположена несколько под углом к поверхности тела; все супплементы очень маленькие, редуцированные 13. Semitobrilus Tsalolichin
- 12(1). Онхи расположены на одном или почти на одном уровне; расстояние между вершинами онхов вдоль продольной оси тела, как правило, меньше ширины кармана, если карман имеется.
- 13(16). Карманы стомы имеются, налегают друг на друга.
- 14(15). Супплементы простые, погруженные, без ежевидной шапочки; спиккулы широкие. . . . 1. Tobrilus (Andrassy)
- 15(14). Супплементы ежевидные, спиккулы не широкие 2. Eutobrilus Tsalolichin

- 16(13). Карманы либо отсутствуют, либо имеется 1 карман, слабо отделенный от буккальной полости.
- 17(18). Стома обширная, бочкообразная; онхи мощные, расположены в основании стомы. . . . 3. Paratrilobus Micoletzky
- 18(17). Стома хорошо развитая, но не бочкообразная.
- 19(20). Ширина стомы превышает ее глубину; ткань пищевода подстилает стому. 6. Kurikania Tsalolichin
- 20(19). Глубина стомы превышает ее ширину или равна ей; ткань пищевода хотя бы в основании охватывает стому.
- 21(22). Стома бокаловидная, с 1 слабо отделенным от буккальной полости карманом; супплементы ежевидные, с визуально раздвоенной ампулой. 7. Mesotobrilus Tsalolichin
- 22(21). Стома без карманов, округлая или маленькая чашевидная; супплементы ежевидные, с шаровидной ампулой.
- 23(24). Стома округлая, с небольшим углублением в основании; амфид расположен на уровне нижней части стомы.
. 5. Lamuania Tsalolichin
- 24(23). Стома маленькая, чашевидная; амфид расположен заметно ниже уровня стомы. 4. Quasibrilus Tsalolichin

1. Подсем. TOBRILINAE De Coninck, 1965

Типовой род *Tobrilus* (Bastian, 1865)

Tobrilidae. Супплементарные органы самцов погруженного типа. Семяизвергательный канал лишен выраженной мускулатуры. Вагина с очень слабой мускулатурой. Женская половая система не дифференцирована. Пищеводные прикардиальные железы обычно сплюснутые, не выдающиеся за контуры пищевода. В состав подсемейства входит только 1 род *Tobrilus*.

I. Под *TOBRILUS* Andrassy, 1959

B a s t i a n, 1865 : 99 (*Trilobus*); A n d r a s s y, 1959a : 224.

Типовой вид *T. gracilis* (Bastian, 1865), по последующему обозначению (Gerlach, Riemann, 1974).

Кутикула визуально гладкая или тонкокольчатая; соматические щетинки короткие и не очень многочисленные. Ширина головы, как правило, в 2 раза уже максимальной ширины тела. Стома с 2 накладывающимися друг на друга карманами; буккальная полость бокаловидная, в каждом кармане имеется по 1 небольшому онху. Амфиды в большинстве случаев расположены на уровне основания буккальной полости. NR =25-35(30)%. Пищеводные прикардиальные железы выражены слабо, как правило, сплюснутые. Женская половая система слабо дифференцирована, вагина узкая, без выраженной мускулатуры. Вульва расположена слегка преэкваториально (V =47%). Количество

синхронных яиц колеблется от 2 до 8, яйца овальной формы, длина яйца почти в 2 раза превышает его ширину. Семяпровод тонкий, семяизвергательный канал без выраженной мускулатуры. Спиккулы короткие (в 50 раз короче тела самца) и широкие. Супплементы погруженные, ампула супплементов маленькая, приплюснутая; шапочка почти не выражена, с 1 очень маленьким шетинковидным центральным шипом. Число супплементов варьирует в норме от 5 до 9, но у большинства видов равно 6. Все супплементы одинаковых размеров. Расстояния между супплементами примерно одинаковые. Спиннерета развита слабо или вообще отсутствует.

Представители рода предпочитают илистые грунты пресных водоемов, реже встречаются в реках и солоноватых водах и, как исключение, в увлажненной почве. Распространение приурочено в основном к Палеарктике, хотя отдельные виды встречаются и в других зоогеографических областях (достоверных находок нет только в Неотропической и Австралийской областях).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- 1(24). Головные шетинки расположены в 1 круг.
 2(19). Субтерминальная шетинка отсутствует.
 3(18). Амфиды плохо различимы или неразличимы вовсе, диаметр их не превышает ширины стомы.
 4(5). Головные шетинки очень короткие, не более $1/6$ ширины головы 11. T. brevisetosus (W. Schneider)
 5(4). Головные шетинки длиннее $1/6$ ширины головы.
 6(9). Все головные шетинки одинаковой или почти одинаковой длины.
 7(8). Длина пищевода не превышает 400 мкм 10. T. aberrans (W. Schneider)
 8(7). Длина пищевода не менее 400 мкм 12. T. nepalensis Tsalolichin, sp. n.
 9(6). Головные шетинки разные по длине.
 10(11). Буккальная полость сливается с карманами 8. T. latens Tsalolichin
 11(10). Буккальная полость хорошо отделена от карманов.
 12(13). Длина головных щетинок не более $1/4$ ширины головы 2. T. helveticus (Hofmaenner)
 13(12). Длина головных щетинок не менее $1/3$ ширины головы.
 14(17). Хвост самок не более чем в 6 раз длиннее анального диаметра.
 15(16). Общая глубина стомы более 25 мкм 1. T. gracilis (Bastian)
 16(15). Общая глубина стомы не более 25 мкм 13. T. phantasus Tsalolichin, sp. n.
 17(14). Хвост самок более чем в 7 раз длиннее анального диаметра 4. T. zakopanensis (Stefanski)

- 18(3). Амфиды очень крупные, хорошо различимые; диаметр отверстия амфида составляет почти половину ширины головы . . .
 9. T. macramphis Tsalolichin
- 19(2). Субтерминальная щетинка имеется.
- 20(21). Длина тела менее 2 мм
 3. T. wesenbergi (Micoletzky)
- 21(20). Длина тела более 2 мм.
- 22(23). Тело очень стройное, индекс „а” не ниже 45
 7. T. amabilis Tsalolichin
- 23(22). Индекс „а” не выше 40. 5. T. bekmanae Tsalolichin
- 24(1). Головные щетинки расположены в 2 круга
 6. T. incognitus Tsalolichin

1. Tobrilus gracilis (Bastian, 1865) (рис. 20).

B a s t i a n, 1865 : 99. fig. 20-22 (Trilobus) ;
 A n d r a s s y, 1959a : 224 (Tobrilus).

По Bastian, 1865 - ♀ : 2.17 мм, a=21.6, b=6.0, c=9.04;
 ♂ : 1.53 мм, a=30.6, b=6.12, c=10.9, suppl. 6, spic. 39 мкм.

Обобщенные данные (Bastian, 1865; de Man, 1884; Micoletzky, 1914; Steiner, 1919; Micoletzky, 1925; Zullini, 1974) - ♀ : 1.76-3.30 (2.3) мм, a=19.8-40.0 (28.6), b=4.5-6.3 (5.1), c=7.0-15.4 (10.4), V=40-50 (45)%; ♂ : 1.50-2.60 (1.9) мм, a=25.3-45.0 (32.3), b=4.8-6.3 (5.4), c=10.9-17.0 (14.3), suppl. 6-8, spic. 37-40 мкм.

Кутикула тонкая, около 1 мкм; соматические щетинки наиболее многочисленны в области трофико-сенсорного отдела и хвоста; кольчатость кутикулы выражена слабо. Голова слегка закруглена; ширина головы 30-33 мкм. Круги головных щетинок тесно сближены; длина больших головных щетинок около 15 мкм (40-45% ширины головы), малых 5-7 мкм. Буккальная полость вытянутая, бокаловидная; глубина карманов несколько меньше глубины буккальной полости, общая глубина стомы 30-40 мкм. Онхи находятся почти на одном уровне. Отверстия амфидов расположены на уровне середины буккальной полости, диаметр отверстия амфида у самок 5.5-6.8 (6.3) мкм, у самцов 5.9-6.7 (6.4) мкм. Прикардиальные пищеводные железы развиты слабо. NR =27-34(31%). Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 450 мкм, средняя ширина тела 84 мкм. Синхронных яиц до 8, яйца: 55-76x30-55 (66x43) мкм, индекс яйца 1.5. Средняя длина хвоста 220 мкм; хв/ан=5.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 352 мкм, средняя ширина тела 59 мкм. Количество супплементов варьирует от 3 до 9 (W. Schneider, 1925), но, как правило, не выходит за пределы 6-8; расстояния между супплементами примерно одинаковые, 1-й суп-

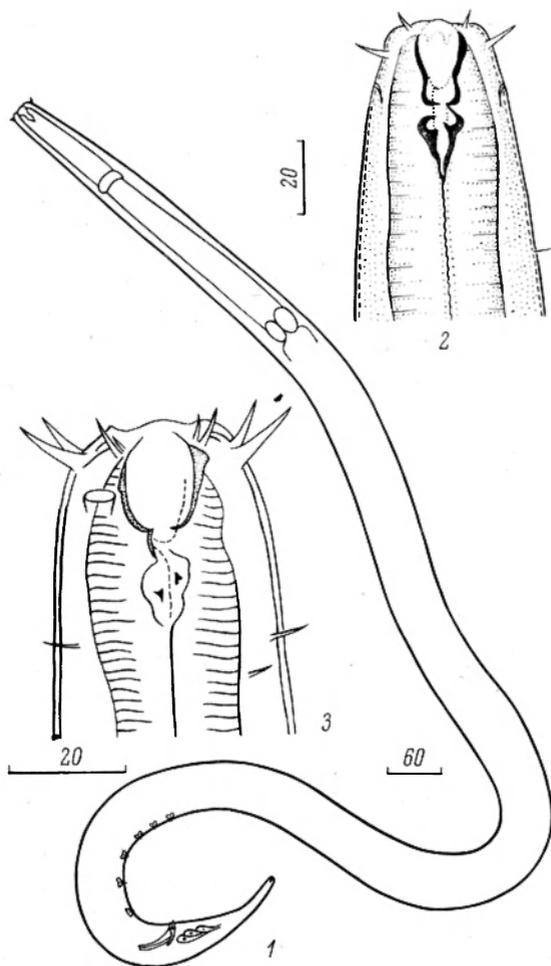


Рис. 20. *Tobrilus gracilis* (1 - опр.; 2, 3 - по: Zullini, 1974).

1 - общий вид самки, 2 - голова вентрально, 3 - голова латерально.

племент отстоит от клоаки на расстояние, несколько превышающее расстояния между супплементарными. Средняя длина супплементарного ряда 240 мкм, диаметр кольца захвата 76 мкм. Спикулы широкие, слегка изогнутые, рулек меньше половины длины спикул, заостренный. Средняя длина хвоста 133 мкм; хвост несет многочисленные щетинки, в том числе субвентральные; $хв/ан=3.5$.

Отдельные локальные популяции несколько отклоняются по некоторым морфологическим характеристикам и пропорциям от типичной формы, однако придавать им ранг самостоятельных таксонов нет оснований. Такие отклонения наблюдаются, например, в популяциях, описанных из Восточных Альп (Micoletzky, 1915), из Гольштейнских озер (ФРГ) (W. Schneiser, 1924), из устья Невы (Филиппев, 1929), из солоноватых водоемов района г. Брауншвейг (ФРГ) (Meyl, 1955).

От других видов отличается комбинацией следующих признаков: отсутствием субтерминальной щетинки при относительно коротком хвосте и строением головного конца: низкий вестибулум, маленькие амфиды, хорошо отделенная от карманов буккальная полость и широкие симметричные карманы.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - г. Фалмут, п-ов Корнуэлл, Великобритания, солоноватые воды. Широко распространен по всей Европе; единичные находки в Азии и Африке. Находки в Южн. Америке сомнительны (Daday, 1905; 1914). Единственная находка в Сев. Америке, Канада (Mulvey, 1969).² Наиболее часто встречается в заиленных песчаных грунтах и ризосфере макрофитов пресных и солоноватых водоемов, иногда в увлажненных почвах и мхах. Обычен как в горных районах (Micoletzky, 1914), так и в низинах (de Man, 1884); обнаруживался в грунтовых водах (Husmann, 1956; Altherr, 1963a).

2. Tobrilus helveticus (Hofmaenner, 1914) (рис. 21).

Hofmännner in Hofmännner, Meinel, 1914 : 86, Fig. 10 (Trilobus); Allgen, 1925 : 18, Fig. 3-4 (Trilobus armatus); Micoletzky, 1925 : 147, Fig. 9a-c (Trilobus pseudoallophysis), 308 (Trilobus allophysoides); W. Schneider, 1925 : 554, Fig. 2c-e (Trilobus gracilis subsp. allophysis var. allophysoides); Rahm, 1938 : 646 (Trilobus gracilis var.); Andrassey, 1959a : 224 (Tobrilus).

По Hofmännner, 1914 - ♀ : 1.56-2.25 мм, a=30-40, b=4.0-5.5, c=8.0-9.7; ♂ : 1.7-2.1 мм, a=30-40, b=4.0-5.5, c=9.0-12.3, suppl. 9.

Кутикула около 1.5 мкм; соматические щетинки малочисленны; кольчатость кутикулы выражена очень слабо. Передний конец тупой,

² Указания на *T. gracilis* у Читвудов (Chitwood, Chitwood, 1950) и Хэпpli (Hoeppli, 1926) ошибочны, что вытекает из их рисунков, изображающих *Neotobrilus longus* (об этом можно судить по характеру супплекментов и вагины).

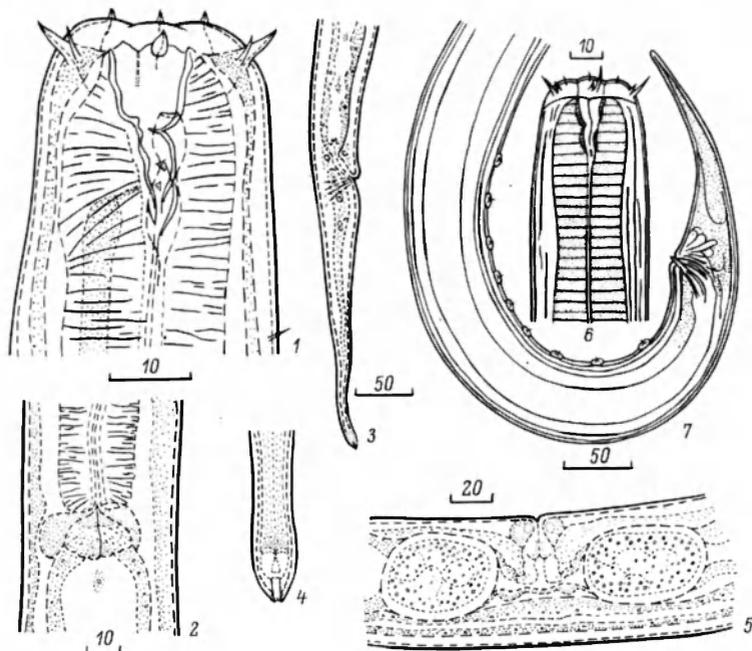


Рис. 21. *Tobrilus helveticus* (1-5 - по: Andrassy, 1967; 6, 7 - по: Hofmänner, 1914).

1 - голова, 2 - эзофаго-интестинальное соединение, 3 - хвост самки, 4 - терminus хвоста, 5 - вагинальный отдел, 6 - передний отдел самца, 7 - задний отдел самца.

очень слабо закругленный; ширина головы 25 мкм. Круги головных щетинок сближены; длина больших головных щетинок 5-7 мкм (25% ширины головы), малых 3-4 мкм. Буккальная полость слабо вытянута, чашевидная; глубина карманов соответствует глубине буккальной полости, общая глубина стомы 20-30 мкм. Карманы асимметрично изогнуты. Онхи расставлены, расстояние между вершинами онхов соответствует ширине карманов. Отверстия амфидов расположены на уровне границы буккальной полости и карманов, диаметр отверстия амфида 4-5 мкм. Пищевод со слабой мускулатурой, пищеводные прикардиальные железы развиты слабо, сплюснутые. NR =34%. Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 360 мкм, средняя ширина тела 57 мкм ($V = 43-51\%$). Синхронных яиц, как правило, 2, яйца 55-60 x 35-38 мкм, индекс яйца 1.6. Средняя длина хвоста 225 мкм; хв/ан=7.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 355 мкм, средняя ширина тела 49 мкм. Количество супплементов варьирует от 6 до 9; расстояния между супплементами примерно одинаковые; 1-й супплемент отстоит от клоаки на расстояние, несколько превышающее расстояния между супплементами. Средняя длина супплементарного ряда 248, диаметр кольца захвата 79 мкм. Спикулы очень слабо изогнутые, средняя длина спикул 36 мкм, длина рулька составляет примерно половину длины спикул. Средняя длина хвоста 140 мкм, щетинки на хвосте малочисленные; хв/ан=3.5.

От других видов отличается асимметрично искривленными карманами стомы.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а - н и я. Типовое местонахождение - Женевское оз. (от литорали до глубины 70 м). Распространен по всей Европе от севера Швеции (Andrassy, 1967b) до Черного моря (Парамонов, 1929), встречается в Азии. Предпочитает сильно заиленные песчаные грунты пресных и солоноватых водоемов (литораль).

3. Tobrilus wesenbergi (Micoletzky, 1925) (рис. 22).

M i c o l e t z k y, 1925 : 147, Fig. 8a-f (Tri-lobus) : A n d r a s s y, 1959a : 225 (Tobrilus), 1971 : 247, Abb. 3a-c (переописание по типовому материалу).

Лектотип (Andrassy, 1971), ♀ : 1.75 мм, a=25.0, b=4.5, c=9.3, V=46%.

♀ (n=6) (По Micoletzky, 1925) : 1.52-1.82 (1.64) мм, a=25.0-34.0 (28.0), b=4.4-5.6 (4.9), c=6.7-9.3 (8.6), V=43-51 (46%); ♂ (По Libermann, 1928) : 1.76 мм, a=?; b=5.1, c=13.0, suppl. 6, spic.?

С а м к а. Кутикула довольно толстая, 1.5-1.8 мкм; соматические щетинки малочисленные, но длинные, до 3 мкм; кольчатость кутикулы в виде точек. Головной конец тупой; ширина головы 16-22 мкм. Круги головных щетинок сближены; длина больших головных щетинок 6-9 мкм (35-40% ширины головы), малых 4-5 мкм. Буккальная полость широкая, бокаловидная; глубина карманов соответствует глубине буккальной полости, общая глубина стомы 26-32 мкм. Онхи находятся на разных уровнях, расстояние между их вершинами соответствует ширине карманов. Отверстия амфидов расположены на уровне границы буккальной полости и карманов, диаметр отверстия амфида около 3 мкм. Прикардиальные пищеводные железы хорошо развиты. Средняя длина пищевода 335 мкм, средняя ширина тела 58 мкм, средняя длина хвоста 191 мкм; хв/ан=5. Субтерминальная щетинка имеется.

Близок к *T. gracilis*, от которого отличается более задним положением амфида, расположением онхов и наличием субтерминальной щетинки.

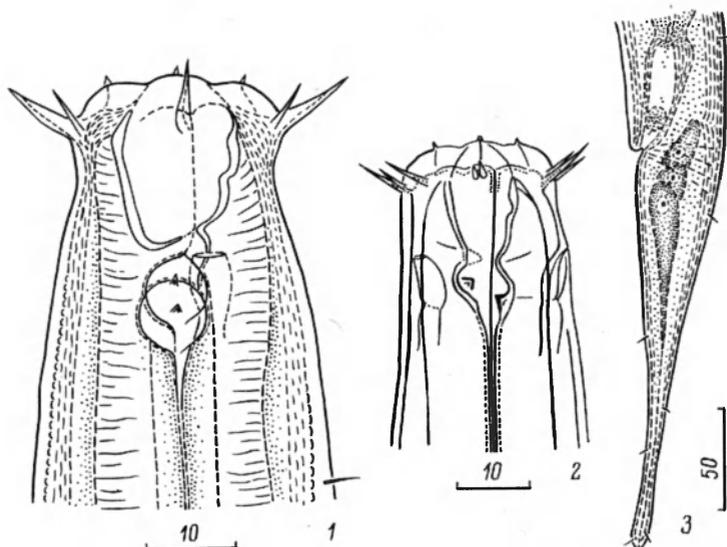


Рис. 22. *Tobrilus wesenbergi* (1, 3 - по: Andrassy, 1971; 2 - по: Micoletzky, 1925).

1 - голова латерально, 2 - голова латероventрально, 3 - хвост самки.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - о-в Зеландия, оз. Фурезее (Дания). Очень редкий вид; находка в Чехословакии (Liebermann, 1928) вызывает сомнение.

4. *Tobrilus zakopanensis* (Stefanski, 1924)
(рис. 23).

Stefanski, 1924 : 549, Fig. 5a-b (*Trilobus gracilis* subsp. *zakopanensis*); 1938 : 642, Fig. 3a-d (*Trilobus zakopanensis*); Andrassy, 1959a : 225 (*Tobrilus*).

По Stefanski, 1938 и Zullini, 1970 - ♀ (n=9): 1.53-2.37 (1.9) мм, a=20.0-36.0 (26.15), b=4.0-5.2 (4.6), c=6.0-7.9 (6.7), V=47-53 (50)%; ♂ (n=4) : 1.63-1.90 (1.70) мм, a=27.0-39.0 (33.0), b=4.3-5.0 (4.6), c=9.0-11.0 (10.1), suppl. 3-5, spic. 36 мкм.

Кутикула тонкая, кольчатость слабо выраженная, в виде точек; соматические щетинки малочисленные. Головной конец тупой; средняя

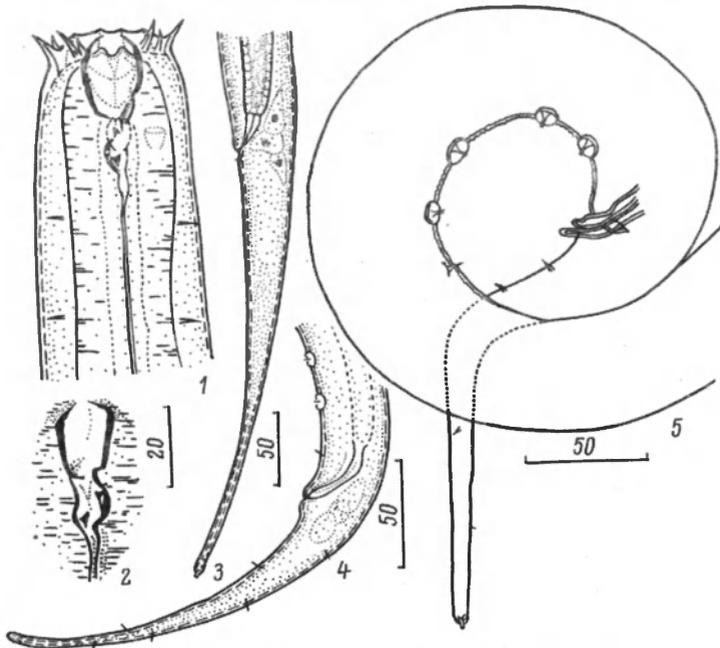


Рис. 23. *Tobrilus zakopanensis* (5 - по: Stefanski, 1938; 1-4 - по: Zullini, 1970).

1 - передний отдел тела, 2 - стома, 3 - хвост самки, 4 - хвост самца, 5 - задний отдел самца.

ширина головы 32 мкм. Круги головных щетинок сближены; длина больших головных щетинок 11-13 мкм (30-35% ширины головы), малых около 6 мкм. Буккальная полость широкая, бокаловидная; глубина карманов несколько меньше глубины буккальной полости, общая глубина стомы около 40 мкм. Онхи расставлены. Отверстия амфидов расположены на уровне границы стомы и карманов, диаметр отверстия амфида 5 мкм. Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 413 мкм, средняя ширина тела 73 мкм, средняя длина хвоста 283 мкм; $хв/ан=8$.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 370 мкм, средняя ширина тела 52 мкм. Количество супплементов варьирует от 3 до 5; расстояния между супплементами почти одинаковые, иногда оно между 2-м и 3-м супплементом превышает остальные расстояния между супплементами и соответствует таковому между 1-м супплементом и клоакой. Средняя длина супплементарного ряда 100 мкм, диаметр кольца захвата 32 мкм. Спикулы широкие, изогнутые. Средняя длина хвоста 168 мкм, щетинки малочисленны; $хв/ан=6$.

Близок к *T. gracilis* и *T. helveticus*, от которых отличается большей длиной хвоста, строением стомы и числом супплементов.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение – Татры, Польша. Обнаруживался в Европе, преимущественно в горных районах, в пресноводных озерах и на мхах.

5. *Tobrilus bekmanae* Tsalolichin, 1975 (рис. 24).

Ц а л о л и х и н, 1975 : 771, рис. 1.

♀ (n=10) : 2.9–3.8 (3.4) мм, a=28.3–34.7 (30.9), b=5.0–5.9 (5.5), c=7.4–10.0 (8.5), V=41–50 (45)%;
♂ (n=4) : 2.6–3.1 (2.8) мм, a=25.4–40.0 (31.6), b=5.1–5.6 (5.4), c=8.5–13.7 (10.8), suppl. 6–8, spic. 46–55 (53) мкм.

Кутикула толстая, около 2 мкм; соматические щетинки многочисленные; кольчатость выраженная. Головной конец тупой; ширина головы 35–38 мкм. Круги головных щетинок сближены; длина больших головных щетинок 15–18 мкм (50% ширины головы), малых 7–8 мкм. Буккальная полость вытянутая, воронковидная; глубина карманов в 1.5–2 раза меньше глубины буккальной полости, общая глубина стомы 40–56 мкм. Онхи находятся почти на одном уровне. Отверстия амфидов расположены на уровне границы буккальной полости и карманов или несколько выше, диаметр отверстия амфида у самок 5–6 мкм, у самцов – 6–7 мкм. Прикардиальные пищеводные железы хорошо развиты, несколько уплощенные, NR=30–35 (33.6)%. Субтерминальная щетинка имеется.

С а м к а. Средняя длина пищевода 610 мкм, средняя ширина тела 110 мкм. Синхронных яиц, как правило, 2, яйца 86–95 x 40–55 (88–47) мкм, индекс яйца 1.9. Средняя длина хвоста 264 мкм; хв/ан=9.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 518 мкм, средняя ширина тела 90 мкм. Расстояния между супплементами одинаковые, 1-й супплемент отстоит от клоаки на расстояние, слегка превышающее расстояния между другими супплементами. Средняя длина супплементарного ряда 334 мкм, диаметр кольца захвата 106 мкм. Спиккулы широкие, изогнутые, заостренные на конце, рулек меньше половины длины спиккул. Средняя длина хвоста 280 мкм; хв/ан=6.

Близок к *T. gracilis* и *T. wesenbergi*, от которых отличается большими размерами тела, абсолютной и относительной длиной головных щетинок и альтернативной комбинацией таких признаков, как строение стомы и наличие субтерминальной щетинки.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение – оз. Байкал, абиссаль. Распространен по всей глубоководной зоне Байкала на глинистых илах и алевритах на глубинах 200–1520 м, как исключение на глубине 26 м.

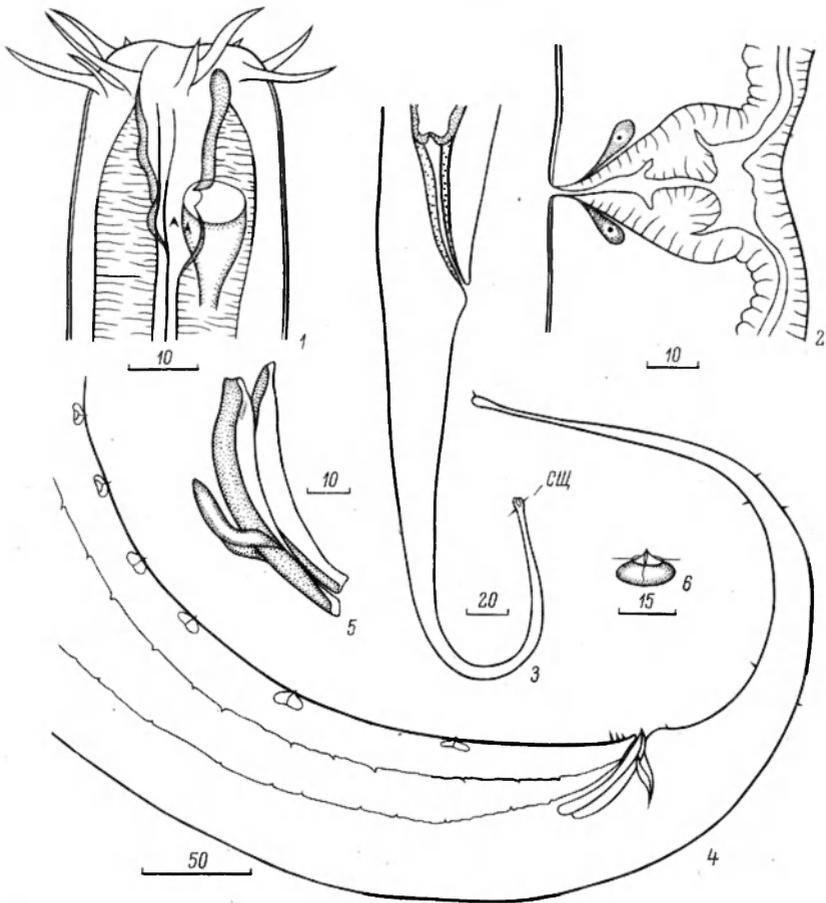


Рис. 24. *Tobrilus bekmanae*.

1 - голова, 2 - вагина, 3 - хвост самки, 4 - задний отдел самца, 5 - спикулы и рулек, 6 - суппледмент.

6. *Tobrilus incognitus* Tsalolichin, 1972 (рис. 25).

Ц а л о л и х и н, 1972б: 1559, рис. 1.

♀ (n=8) : 2.0-2.75 (2.4) мм, a=46-57 (51.5), b=5.1-5.8 (5.45), c=8.0-10.0 (9.1), V=48-50 (49)%; ♂ : 1.41 мм, a=35.0, b=5.5, c=11.7, suppl. 6, spic. 34 мкм.

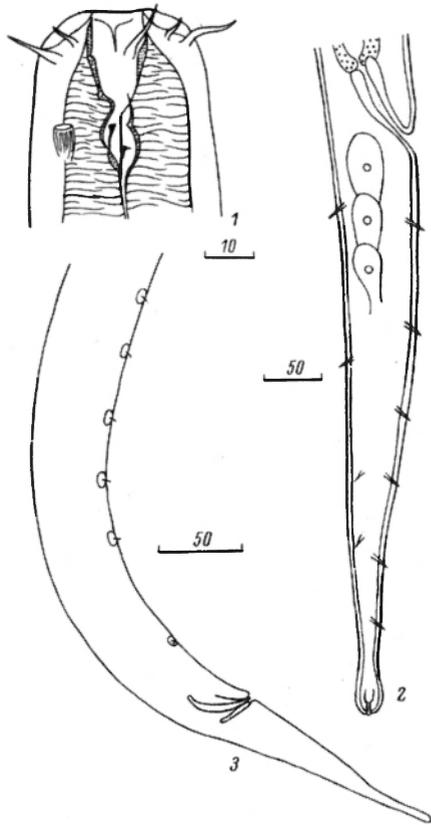


Рис. 25. *Tobrilus incognitus*.

1 — голова, 2 — хвост самки, 3 — задний отдел самца.

Кутикула тонкая, около 1 мкм; кольчатость практически не различима; соматические щетинки малочисленны, наиболее развиты на хвосте. Голова слегка закруглена; ширина головы 30 мкм. Круги головных щетинок заметно расставлены; длина больших головных щетинок около 10 мкм (30% от ширины головы), малых 5–6 мкм. Буккальная полость вытянутая, воронкообразная, глубина карманов равна или несколько превышает глубину буккальной полости, общая глубина стомы 30–40 мкм. Расстояние между вершинами онхов соответствует ширине карманов. Отверстия амфидов очень плохо различимы, находятся на уровне буккальной полости. Прикардиальные пищевод-

ные железы развиты слабо, уплощенные. Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 440 мкм, средняя ширина тела 47 мкм, средняя длина хвоста 264 мкм; $хв/ан=9$. Хорошо развиты 6 пар субвентральных и 2 пары субдорсальных щетинок на хвосте.

С а м е ц. Длина пищевода 260 мкм, ширина тела 40 мкм. Расстояния между супплементарными одинаковы. Длина супплементарного ряда 300 мкм, диаметр кольца захвата 95 мкм. Спикулы узкие, с некоторым проксимальным расширением. Рулек в 2 раза короче спикул. Длина хвоста 120 мкм; $хв/ан=4$.

От других видов отличается сильно расставленными кругами головных щетинок.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение — оз. Байкал, песчаная литораль южной котловины.

7. Tobrilus amabilis Tsalolichin, 1974 (рис. 26).

Ц а л о л и х и н, 1974 : 1084, рис. 3.

♀ (n=4) : 2.8-3.0 (2.9) мм, a=47-50 (48.5), b=5.3-6.0 (5.6), c=10.0-13.1 (12.2), V=50-60 (56)%; ♂ (n=2) : 3.0-3.1 (3.05) мм, a=50.0-59.0 (54.5), b=5.8-6.5 (6.2), c=17.0-17.4 (17.2), suppl. 6, spic. 55-58 мкм.

Кутикула тонкая, около 1 мкм, слабокольчатая; трофико-сенсорный отдел с 5 рядами хорошо развитых соматических щетинок, длиной 8 мкм. Головной конец тупой; ширина головы 35 мкм. Длина больших головных щетинок 17-18 мкм (50% ширины головы). Буккальная полость воронковидная, глубина карманов соответствует глубине буккальной полости, общая глубина стомы 32-35 мкм. Расстояние между вершинами онхов 5 мкм, что соответствует ширине карманов. Отверстия амфидов расположены на уровне передней части буккальной полости под основанием головных щетинок, диаметр отверстия амфида 8-10 мкм. Мускулатура пищевода очень слабая, прикардиальные пищеводные железы развиты очень слабо. NR=35%. Субтерминальная щетинка имеется.

С а м к а. Средняя длина пищевода 500 мкм, средняя ширина тела 59 мкм. Синхронных яиц 2, яйца 83x34 мкм, индекс яйца 2.4. Средняя длина хвоста 230 мкм; хв/ан=6.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 480 мкм, средняя ширина тела 56 мкм. Расстояния между супплементами почти одинаковые, 1-й супплемент отстоит от клоаки на расстояние, в 2 раза меньше, чем расстояние между другими супплементами. Длина супплементарного ряда 487 мкм, диаметр кольца захвата 155 мкм. Спикулы широкие, слабоизогнутые, рулек 16-17 мкм. Хвост с многочисленными щетинками, средняя длина хвоста 180 мкм; хв/ан=4.

От других видов отличается очень высоким положением амфидов, близким расположением к клоаке 1-го супплементы и формой яиц.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение - оз. Байкал, песчаная литораль южной котловины у пос. Лиственичное.

8. Tobrilus latens Tsalolichin, 1974 (рис. 27).

Ц а л о л и х и н, 1974 : 1083, рис. 2.

♀ : 2.55 мм, a=57.0, b=10.2, c=12.9, V=45%;
♂ : 2.5 мм, a=42.4, b=7.0, c=25.4, suppl. 6, spic. 53 мкм.

Кутикула тонкая, около 1 мкм; кольчатость не выражена. Голова слегка закруглена; ширина головы 25 мкм. Длина больших головных щетинок 5 мкм (20% ширины головы). Буккальная полость

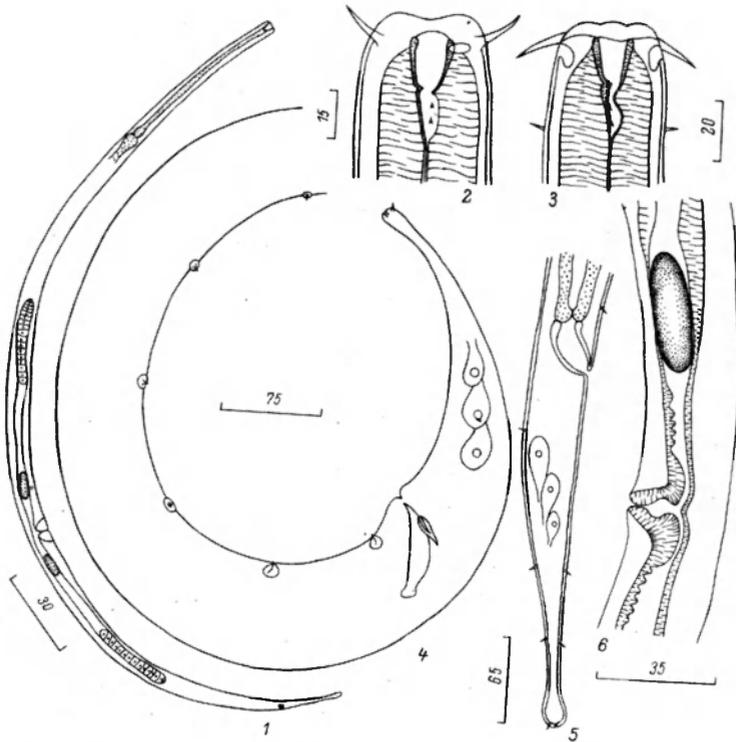


Рис. 26. *Tobrilus amabilis*.

1 - общий вид самки, 2 - голова латерально, 3 - голова вентрально, 4 - задний отдел самца, 5 - хвост самки, 6 - вагинальный отдел.

плохо отделена от карманов, общая глубина стомы 18 мкм. Онхи расставлены. Отверстия амфидов расположены на уровне карманов стомы, диаметр отверстия амфида 4-5 мкм. Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Длина пищевода 250 мкм, ширина тела 45 мкм. Синхронных яиц 2, яйца 70-80 x 40-45 мкм, индекс яйца 1.8. Длина хвоста 197 мкм; хв/ан=6.

С а м е ц. Длина пищевода 350 мкм, ширина тела 60 мкм. Расстояния между супплементами увеличиваются по мере удаления от клоаки, 1-й супплемент отстоит на расстояние, меньшее, чем расстояние между остальными супплементами. Длина супплементарного ряда 252 мкм, диаметр кольца захвата 80 мкм. Спикулы расширяющиеся к проксимальному концу, изогнутые; рулек 18 мкм. Длина хвоста 98 мкм; хв/ан=2.

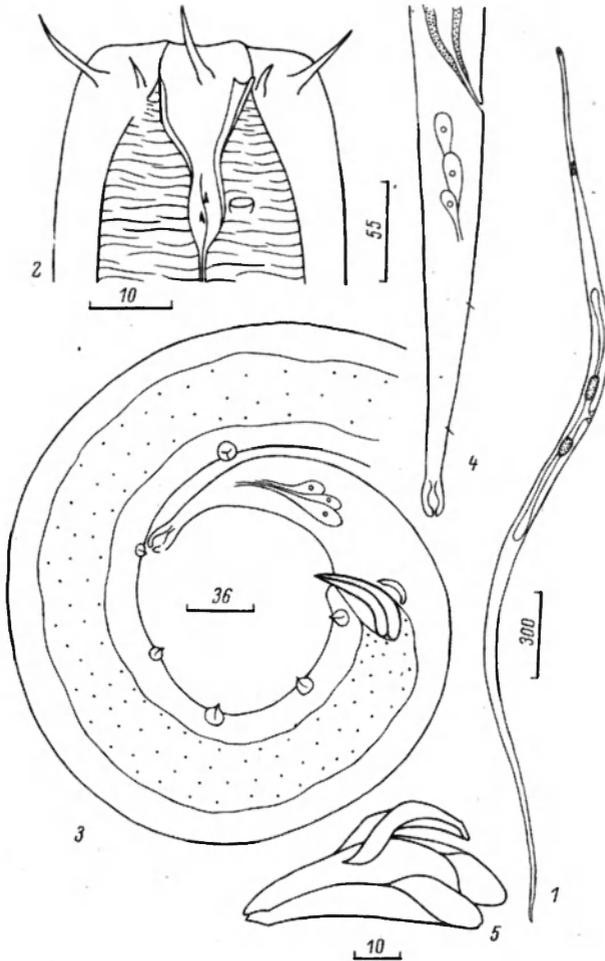


Рис. 27. *Tobrilus latens*.

1 - общий вид самки, 2 - голова, 3 - задний отдел самца, 4 - хвост самки, 5 - спикулы и рулек.

От всех прочих видов отличается строением стомы и коротким хвостом.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - оз. Байкал, литораль южной котловины у пос. Лиственничное; комменсал губок *Lubomirskia baicalensis*.

9. Tobrilus macramphis Tsalolichin, 1977 (рис. 28).

Ц а л о л и х и н, 1977б : 990, рис. 2.

♀ (n=8) : 3.2-4.14 (3.7) мм, a=20.0-31.6 (24.9), b=5.3-6.3 (5.7), c=9.1-12.1 (10.7), V=37-41 (39)%;
♂ (n=2) : 2.82-3.47 (3.14) мм, a=23.5-26.7 (25.1), b=5.25-5.40 (5.3), c=13.6-16.5 (15.1), suppl. 6, spic. 61-62 мкм.

Кутикула тонкая, около 1 мкм, слабокольчатая; соматические щетинки не выражены. Головной конец тупой. Вестибулюм очень хорошо развит, обширный. Круги головных щетинок несколько расставлены; длина больших головных щетинок 10-12 мкм (40-50% ширины головы), малых 6-8 мкм. Буккальная полость слита с карманами, воронковидная. Общая глубина стомы 25-30 мкм. Онхи очень маленькие, расположены на одном уровне. Отверстия амфидов огромные, почти в половину ширины головы (8-10 мкм), расположены на уровне границы буккальной полости и карманов. Плечко заметно расширяющийся к основанию. Прикардиальные пищеводные железы округлые, хорошо развитые. NR =23-31 (26)%. Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 650 мкм, средняя ширина тела 150 мкм. Средняя длина хвоста 340 мкм; хв/ан=6.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 590 мкм, средняя ширина тела 125 мкм. Расстояния между супплементами несколько сокращаются по мере удаления от клоаки, 1-й супплемент отстоит от клоаки на расстояние, соответствующее расстоянию между 1-м и 2-м супплементами. Длина супплементарного ряда 413 мкм, диаметр кольца захвата 131 мкм. Спиккулы довольно узкие, слегка расширенные на проксимальном конце; рулек 20 мкм. Средняя длина хвоста 210 мкм; хв/ан=4.

От всех видов отличается очень высоким вестибулюмом, огромными амфидами и крохотными онхами.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение - оз. Байкал, абиссаль центральной котловины к западу от п-ова Святой Нос, глинистый ил.

10. Tobrilus aberrans (W. Schneider, 1925)
(рис. 29).

W. S c h n e i d e r, 1925 : 549, Fig. 3e-f (*Trilobus gracilis* var.), 550, Fig. 3a-d (*Trilobus gracilis* var. *conjungens*) ; Ф и л и п ь е в, 1928 : 98, рис. 5 (*Trilobus*) ; A n d r a s s y, 1959a : 224 (*Tobrilus*).

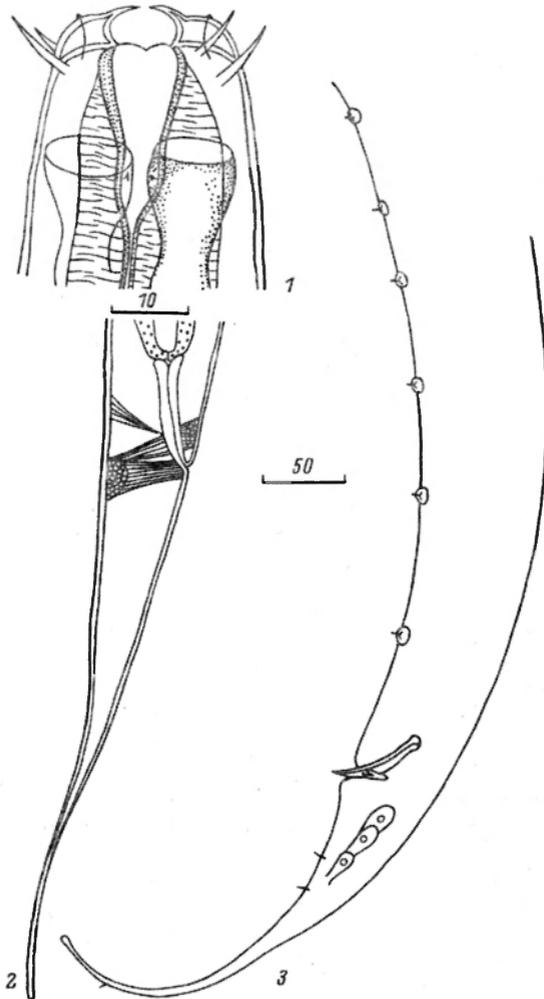


Рис. 28. *Tobrilus macramphis*.

1 - голова, 2 - хвост самки, 3 - задний отдел самца.

По W. Schneider, 1925 - ♀ : 1.626 мм; a=26.0, b=5.4, c=7.9, V=39.6%; ♂ : 1.426 мм, a=25.2, b=5.7, c=11.3, suppl. 6.

По Филиппьев, 1929 - ♀ : 1.69-1.98 мм, a=34.0-38.0, b=5.1-5.4, c=11.3-13.2, V=49-50%; ♂ : 1.45-1.69 мм, a=39.0-46.0, b=5.0-5.9, c=15.3-18.8, suppl. 6, spic. 35 мкм.

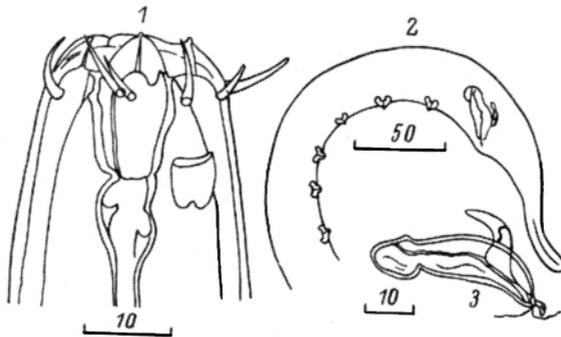


Рис. 29. *Tobrilus aberrans* (по: Филиппев, 1929).

1 - голова, 2 - задний отдел самца, 3 - спикула.

Кутикула 1-1.2 мкм. Головной конец закруглен. Круги головных щетинок слиты в один, все щетинки приблизительно равной длины - 6-8 мкм (30-40% ширины головы). Буккальная полость бокаловидная, глубина кармана несколько меньше глубины буккальной полости. Расстояние между вершинами онхов соответствует ширине кармана. Отверстия амфидов находятся на уровне границы буккальной полости и кармана, диаметр отверстия амфида 5 мкм. Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 334 мкм, средняя ширина тела 54 мкм. Яйца 50-60 x 33-35 мкм, индекс яйца 1.6. Средняя длина хвоста 163 мкм.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 275 мкм, средняя ширина тела 41 мкм. Количество супплементов варьирует от 6 до 9, как правило, 6. Расстояния между супплементами приблизительно одинаковые. Длина супплементарного ряда (по рисунку Филиппева) 150 мкм, диаметр кольца захвата 48 мкм. Спикулы широкие. Средняя длина хвоста 100 мкм; хв/ан=3.

От других видов отличается крупными онхами, обширным карманом стомы и низким положением амфида.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - оз. Кирхензее (северо-восток ФРГ). Обычен в озерах и реках северной Европы, Финском заливе и бассейне р. Волги на песчаных и слабозаиленных грунтах.

11. *Tobrilus brevisetosus* (W. Schneider, 1925) (рис. 30).

W. S c h n e i d e r, 1925 : 550. Fig. 4 (*Trilobus gracilis* var.); Филиппев, 1929 : 696, Fig. 10 (*Trilobus*) ; A n d r a s s y, 1959a : 224 (*Tobrilus*).

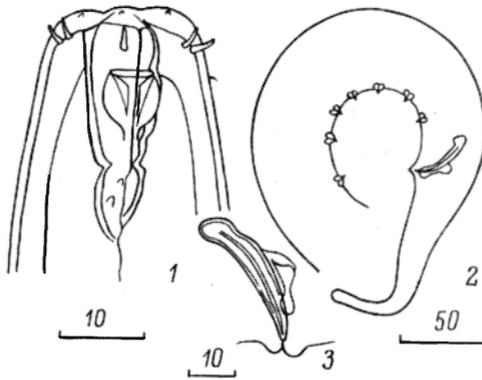


Рис. 30. *Tobrilus brevisetosus* (по: Филиппев, 1929).

1 - голова, 2 - задний отдел самца, 3 - спикула.

По Schneider, 1925 - ♀: 1.576 мм, $a=22.8$, $b=4.2$, $c=12.0$, $V=51.8\%$; ♂: 1.539 мм, $a=29.4$, $b=4.4$, $c=12.25$.

По Филиппев, 1929 - ♂: 1.28 мм, $a=23.0$, $b=4.4$, $c=10.1$, suppl. 7, spic. 40 мкм.

Кутикула тонкая, 1 мкм. Головной конец тупой. Головные щетинки очень короткие, не различающиеся между собой по длине, слиты в 1 круг. Длина головных щетинок 3 мкм ($1/6$ ширины головы). Буккальная полость бокаловидная, глубина кармана в 2 раза меньше глубины буккальной полости. Расстояние между вершинами онхов меньше ширины кармана. Отверстия амфидов находятся на уровне середины буккальной полости, диаметр отверстия амфида 5 мкм. Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Длина пищевода 375 мкм, ширина тела 69 мкм, длина хвоста 131 мкм.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 320 мкм, средняя ширина тела 54 мкм. Расстояния между супплементами приблизительно одинаковые. Длина супплементарного ряда (по рисунку Филиппева) 120 мкм, диаметр кольца захвата 38 мкм. Средняя длина хвоста 126 мкм; $хв/ан=4$.

От других видов отличается чрезвычайно короткими головными щетинками.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - оз. Медве (Madüsee) на северо-западе Польши. Обнаружен также в устье р. Невы и в Финском заливе (Филиппев, 1929). Указание на обнаружение в Африке (Andrassy, 1963b) ошибочно, так как описанная форма должна рассматриваться в составе рода *Eutobrilus*. Предпочитает илистые грунты.

12. Tobrilus nepalensis Tsalolichin, sp. n. (рис.31).

A n d r a s s y, 1978 : 9 (T. aequiseta).

Голотип (№ А-1266), ♂ : 1.64 мм, а=29.3, b=4.08, c=14.4, spic. 33 мкм, suppl. 9.

Паратипы - ♂ : 1.8 мм, а=30.5, b=4.12, c=16.1, spic. 36 мкм, suppl. 9; ♀ : 2.17 мм, а=25.2, b=4.13, c=9.9, V=47%.

Кутикула тонкокольчатая; соматические щетинки немногочисленные, сосредоточены в основном в передней части трофико-сенсорного отдела, в задней части трофико-генитального отдела и на хвосте. Имеются адвультварные щетинки. Головной конец резко обрублен, ширина головы 24-30 мкм. Оба круга головных щетинок слиты в один, длина всех головных щетинок практически одинакова (7-8 мкм) и составляет 1/3 ширины головы у самцов и 1/5 ширины головы у самок. Стома типичная, бокаловидная, с двумя налегающими друг на друга карманами. Онхи маленькие, расстояние между вершинами онхов меньше ширины карманов. Глубина стомы с карманами 27-33 мкм, ширина буккальной полости 8-13 мкм. Положение амфидов неясно. Пищеводные железы маленькие, округлые. Кардий короткий, тупой. Хвостовые железы и спиннерета имеются. Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Длина пищевода 525 мкм, ширина тела 86 мкм. Вагина грушевидная, слабомускульная, Q₁=312 мкм, Q₂=328 мкм. Яйца 74 x 51 мкм, индекс яйца 1.4. Длина хвоста 218 мкм; хв/ан=5.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 419 мкм, средняя ширина тела 57 мкм. Супплементов 9, средняя длина супплементарного ряда 210 мкм. Спикулы широкие, в виде лотка, раздвоенные на дистальном конце. Рулек маленький, двулопастной. Средняя длина хвоста 115 мкм, хв/ан=3.

Дифференциальный диагноз. Близок к *T. helveticus* Hofmaenner, 1914, от которого отличается более коротким хвостом, более длинным пищеводом, строением спикул, формой карманов стомы и щетинковым вооружением головы.

Т а к с о н о м и ч е с к о е з а м е ч а н и е. Описанный вид упоминается под названием *T. aequiseta* (Andrassy, 1978). Однако идентифицировать его крайне сложно, так как описание, сделанное Шнейдером (*W. Schneider*, 1925) для "*T. gracilis* f. *typica* var. *aequiseta*", очень неполное как по объему материала (1 ♂), так и по степени подробности. Кроме этого, Шнейдер упоминает только 1 онх, что противоречит родовому диагнозу. В дальнейшем "*aequiseta*" ни разу не обнаруживался. В связи с вышеизложенным целесообразно рассматривать упомянутую форму (вид?) как *sp.inq.* Имеющиеся данные позволяют отличить описанную

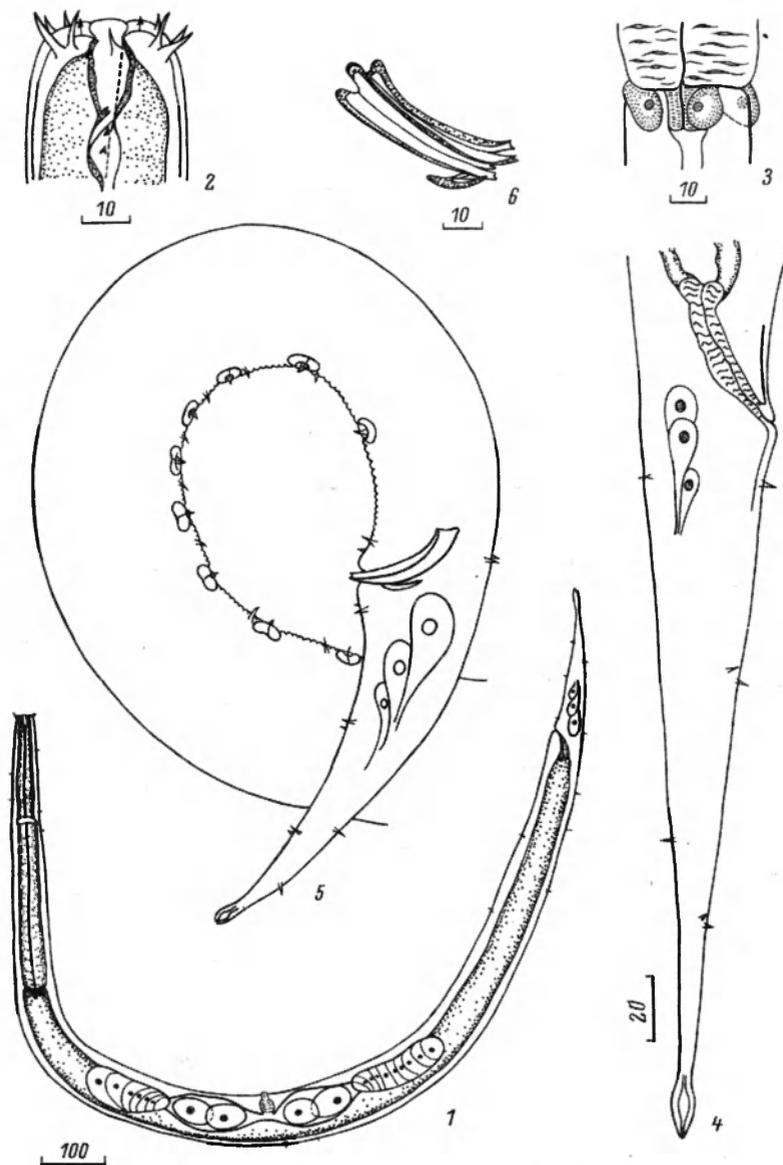


Рис. 31. *Tobrilus nepalensis*.

1 - общий вид самки, 2 - голова самца, 3 - эзофаго-интестинальное соединение, 4 - хвост самки, 5 - задний отдел самца, 6 - спикулы и рулек.

Шнейдером форму от *T. nepalensis*, Так, *T. nepalensis* крупнее, имеет более короткий хвост, иные пропорции тела, раздвоенные на дистальном конце спикеры и относительно более короткие головные щетинки. Все это заставляет рассматривать вид из Непала как новый для науки.³

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - Непал, Гималаи, оз. Джонгла, на высоте 4800 м над ур. м.

13. *Tobrilus phantassus* Tsalolichin, sp. n. (рис.32).

Голотип (№ А-1702), ♀ : 1.73 мм, а=37,6, b=5.3, c=11.1, V=47%.

Паратипы - ♀ (n=5) : 1.60-1.88 (1.74) мм, а=32.9-40.9 (38.7), b=5.0-5.5 (5.2), c=9.5-14.3 (11.3), V=46-53 (47) %; ♂ (n=6) : 1.32-1.49 (1.42) мм, а=38.0-48.0 (42.9), b=4.5-5.2 (4.8), c=13.1-21.5 (16.4), spic. 25-31 (27) мкм, suppl. 9-10.

Кутикула гладкая, соматические щетинки малочисленные. Вестибулюм довольно высокий. Ширина головы у самок 29-30 мкм, у самцов 24-25 мкм; длина больших головных щетинок 9-10 мкм (30-40% ширины головы), малых около 5 мкм. Общая глубина стомы 21 мкм, ширина буккальной полости 7-12 мкм. Положение амфидов неясно. Пищеводные железы маленькие, NR=35%. Хвостовые железы хорошо развиты. Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 332 мкм, средняя ширина тела 45 мкм. $Q_1 = 163-229$ мкм, $Q_2 = 200-250$ мкм. Средняя длина хвоста 154 мкм; хв/ан=5.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 292 мкм, средняя ширина тела 33 мкм. Супплементов 9-10. Спикеры и рулек типичные, длина рулька 14-17 мкм. Средняя длина хвоста 86 мкм; хв/ан=3. Самцы из даригангской популяции отличаются более коротким хвостом, длина которого не превышает 61 мкм (с=23.7; хв/ан=2).

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. Близок к *T. helveticus* Hofmaenner, 1914, от которого отличается меньшими размерами тела, значительно более коротким хвостом (особенно самцы), более длинными головными щетинками и более короткими спикерами.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - Монголия, Котловина Больших озер, оз. Дургэн (соленость 4%). Обнаружен также в других соленых озерах Монголии: оз. Тацын-Цаган (Долина озер), малые озера вулканического плато Дариганга. Обитает на глубинах до 1 м на песчаных и слабозаиленных грунтах.

³ Материал для исследования был передан в ЗИН АН СССР проф. И. Андраши.

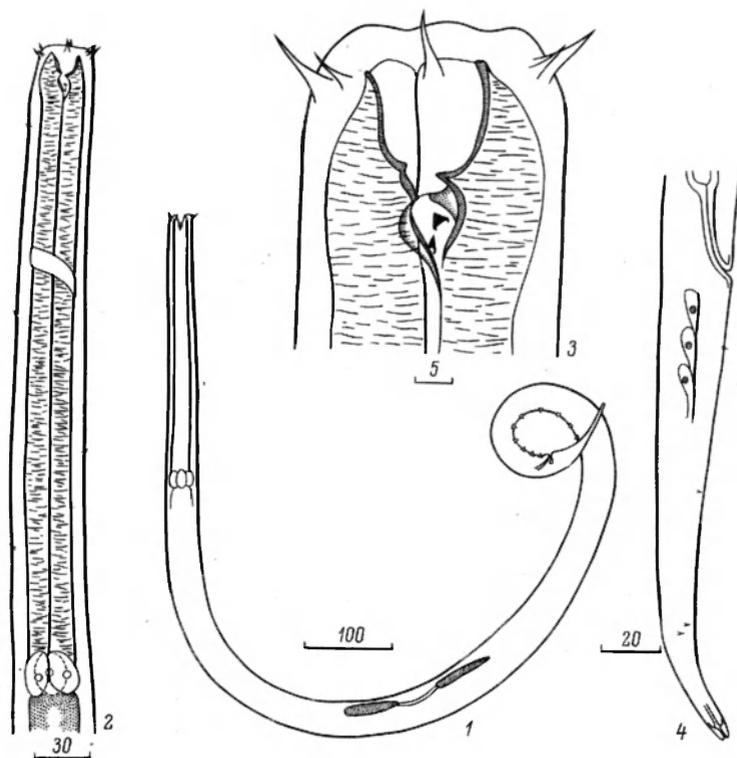


Рис. 32. *Tobrilus phantasmus*.

1 - общий вид самца, 2 - трофико-сенсорный отдел, 3 - голова, 4 - хвост самки.

II. Подсем. EUTOBRILINAE Tsalolichin, 1981

Типовой род *Eutobrilus* Tsalolichin, 1981.

Tobrilidae. Супплементарные органы самцов ежевидного типа. Семяизвергательный канал имеет достаточно хорошо выраженную мускулатуру. Вагина мускулистая. Женская половая система дифференцирована. Пищеводные прикардиальные железы округлые, хорошо развитые.

I. Триба EUTOBRILINI Tsalolichin, 1981

Онхи находятся на одном или почти на одном уровне. Спикулы короткие и широкие; как правило, отношение sp/L меньше 0.03.

Сушлементарный ряд не дифференцирован или слабо дифференцирован. Семяизвергательный канал без выраженной спиральной мускулатуры.

2. Род EUTOBRILUS Tsalolichin, 1981

Типовой вид *E. grandipapillatus* (Brakenhoff, 1914), по первоначальному обозначению.

Кутикула тонкокольчатая или визуально гладкая; соматические щетинки короткие, многочисленные. Ширина головы в 2 раза уже максимальной ширины тела. Стома с двумя накладывающимися друг на друга карманами;⁴ буккальная полость бокаловидная; в каждом кармане имеется по 1 довольно крупному онху. Амфиды расположены на уровне основания буккальной полости или несколько выше. NR = 25–35 (30)%. Пищеводные прикардиальные железы хорошо развиты, округлые или несколько сплюснутые. Женская половая система дифференцирована, вагина довольно широкая, с развитой мускулатурой. Вульва расположена преэкваториально (V = 45%). Количество синхронных яиц колеблется от 1 до 8, но обычно равно 2; яйца овальной формы, длина яйца почти в 2 раза превышает его ширину. Семяпровод длинный, довольно толстый, семяизвергательный канал с выраженной мускулатурой. Спикулы короткие (как правило, в 50 раз короче тела самца) и довольно узкие. Сушлементы ежевидные, ампула сушлемента крупная, округлая; шапочка выдающаяся над поверхностью тела, с хорошо развитым центральным шипом и микрошипиками. Число сушлементов чаще равно 6, у отдельных видов 5 или 9. Сушлементы различны по размерам у большинства видов: хотя бы один сушлемент (1-й или последний) мельче остальных; у некоторых видов все сушлементы одинаковых размеров. Расстояния между сушлементами либо одинаковы, либо, что более обычно, между 2-м и 3-м сушлементами наблюдается больший разрыв — „нуль-сушлемент“. Спиннерета развита слабо или отсутствует.

Представители рода предпочитают илистые и илисто-песчаные грунты пресных водоемов и рек, как редкое исключение встречаются в солоноватых водах. Распространение всесветное.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- 1(28). Длина больших головных щетинок составляет более 30% от ширины головы.
- 2(5). Буккальная полость обширная, слита с передним карманом.
- 3(4). Индекс „а“ у самок не выше 35; длина спикул самцов не менее 60 мкм. . . . 10. *E. medius* (G. Schneider)

⁴ Иногда, как например в случае *E. medius*, карманы перекрывают друг друга очень слабо.

- 4(3). Индекс „а“ у самок не ниже 45; длина спикул самцов не более 55 мкм. 11. E. vistula (Pieczynska)
- 5(2). Буккальная полость бокаловидная или воронковидная, отчетливо отделена от переднего кармана.
- 6(7). Длина тела не менее 3.5 мм; вестибулум высокий 7. E. selengaensis (Tsalolichin)
- 7(6). Длина тела менее 3.5 мм; вестибулум низкий.
- 8(11). Хвост самок не менее чем в 10 раз длиннее анального диаметра.
- 9(10). Кутикула с хорошо выраженной кольчатостью; длина головных щетинок не менее 15 мкм; самцы с 6 супплементами 6. E. anguiculus (Tsalolichin)
- 10(9). Кутикула без выраженной кольчатости; длина головных щетинок не превышает 14 мкм; самцы с 7 супплементами 14. E. heptapapillatus (Joubert et Heyns)
- 11(8). Хвост самок менее чем в 9 раз длиннее анального диаметра.
- 12(13). Ширина головы более 40 мкм 19. E. peregrinator Tsalolichin, sp. n.
- 13(12). Ширина головы менее 40 мкм.
- 14(15). Индекс „b“ не выше 4.2 9. E. antarcticus Tsalolichin
- 15(14). Индекс „b“ выше 4.4.
- 16(21). Ширина головы менее 30 мкм.
- 17(18). Стома сплюснута в дорсовентральном направлении, плохо различима 15. E. naumovi Tsalolichin
- 18(17). Стома нормальная.
- 19(20). Карманы стомы узкие 5. E. altherri (Altherr)
- 20(19). Карманы стомы широкие 17. E. annetteae (Joubert et Heyns)
- 21(16). Ширина головы 30 мкм и более.
- 22(23). Онхи находятся почти на одном уровне; все супплементы одинаковых или почти одинаковых размеров . . . 12. E. graciliformes (Altherr et Delamare Deboutteville)
- 23(22). Онхи находятся на разных уровнях; размеры супплементов существенно различаются - хотя бы 1 супплемент мельче остальных.
- 24(25). Ширина головы не более 30 мкм; длина спикул самцов 40 мкм 4. E. andrassy (Altherr)
- 25(24). Ширина головы более 30 мкм; длина спикул самцов более 40 мкм.
- 26(27). Индекс „с“ у самок более 8,6; длина спикул самцов не менее 50 мкм . . . 1. E. grandipapillatus (Brakenhoff)
- 27(26). Индекс „с“ у самок менее 8,5; длина спикул самцов более 50 мкм 2. E. husmanni (Altherr)

- 28(1). Длина больших головных щетинок составляет не более 25% от ширины головы.
- 29(32). Длина больших головных щетинок менее 5 мкм.
- 30(31). Индекс „а“ у самок не более 29; буккальная полость воронковидная 8. E. fortis (Tsalolichin)
- 31(30). Индекс „а“ у самок не менее 30; буккальная полость с почти параллельными стенками 16. E. tansaniensis (Andrassy)
- 32(29). Длина больших головных щетинок более 5 мкм.
- 33(34). Отверстия амфидов расположены на уровне основания головных щетинок; NR=25% 13. E. papillicaudatus (Altherr)
- 34(33). Отверстия амфидов расположены на уровне границы буккальной полости и карманов; NR=30-35%.
- 35(36). Кутикула с выраженной кольчатостью 3. E. delamarei (Altherr)
- 36(35). Кутикула без выраженной кольчатости 18. E. rotundicapitatus (Altherr)

1. Eutobrilus grandipapillatus (Brakenhoff, 1914)
(рис. 33).

Brakenhoff, 1914 : 286, Fig. 5-9 (Trilobus); Micoletzky, 1917 : 511 (Trilobus gracilis var.); Andrassy, 1959a : 224 (Tobrilus).

По Brakenhoff, 1914 - ♂ : 2.56 мм, а=58.25, b=6.0, c=15.0, suppl. 6.

Обобщенные данные (Micoletzky, 1925; Филипьев, 1929; Stefanski, 1938; Juget, 1969) - ♀ (n=8) : 2.30-2.67 (2.44) мм, а=28.0-32.0 (29.25), b=4.7-6.6 (5.55), c=8.9-11.6 (9.65), V=39-50.5 (46)%; ♂ (n=8) : 1.91-2.78 (2.26) мм, а=30.0-44.0 (35.0), b=4.5-6.0 (4.8), c=9.2-16.3 (12.8), suppl. 6, spic. 52-62 (56) мкм.

Кутикула тонкокольчатая, с многочисленными щетинками. Головной конец слабо закруглен, ширина головы 32-34 мкм. Круги головных щетинок очень сближены; длина больших головных щетинок 12-17 мкм (36-47% ширины головы), малых 8-9 мкм. Буккальная полость воронковидная, глубина карманов соответствует глубине буккальной полости, общая глубина стомы около 40 мкм. Расстояние между вершинами онхов 5 мкм. Отверстия амфидов находятся на уровне границы буккальной полости и карманов, диаметр отверстия амфида 6-9 мкм. NR=29-32%. Прикардиальные пищеводные железы очень крупные, овальные. Субтерминальная щетинка отсутствует.

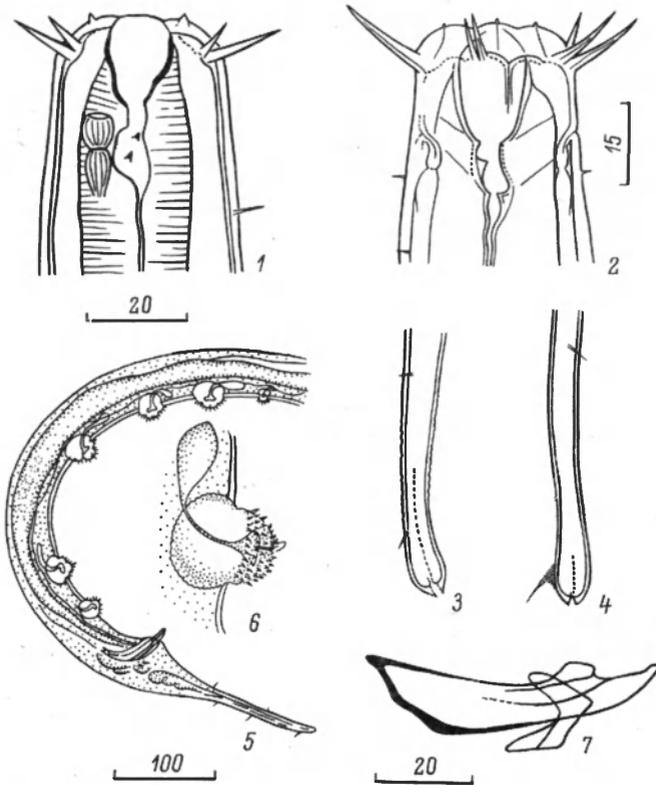


Рис. 33. *Eutobrilus grandipapillatus* (2-4 - по: Micoletzky, 1925; 1, 7 - по: Juget, 1969; 5-6 - по: Brakenhoff, 1914).

1 - голова латерально, 2 - голова латеровентрально, 3, 4 - дистальные отделы хвостов (варианты), 5 - задний отдел самца, 6 - супплемент, 7 - спикула.

С а м к а. Средняя длина пищевода 440 мкм, средняя ширина тела 83 мкм. Яйца 42-68 x 27-46 (55 x 36) мкм, индекс яйца 1.5. Средняя длина хвоста 252 мкм.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 470 мкм, средняя ширина тела 64 мкм. Количество супплементов постоянно, расстояние между 2-м и 3-м супплементами в 2 раза превышает расстояния между другими супплементами. Размеры супплементов различны, самый маленький - последний от клоаки супплемент, самые крупные 3-5-й. Средняя длина супплементарного ряда 312 мкм, диаметр кольца

захвата 99 мкм (диаметр кольца захвата без учета последнего супплементов 89 мкм). Средняя длина хвоста 176 мкм; хв/ан=4.

От близкородственных видов с такой же структурой супплементарного аппарата отличается пропорциями тела и деталями строения головного конца и стомы.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение – северо-запад ФРГ, окр. г. Ольденбург. Широко распространен по всей Европе, на слабозаиленных песках и детрите пресных и солоноватых водоемов, а также рек.

2. Eutobrilus husmanni (Altherr, 1958) (рис. 34).

Altherr, 1958 : 47, fig. 2 (Trilobus) ; Anderson, 1959a : 225 (Tobrilus).

По Altherr, 1958 – ♀ : 2.1 мм, a=40.0, b=4.4, c=7.5, V=55%; ♂ : 1.93 мм, a=45.0, b=4.7, c=10.0, suppl. 6, spic. 45 мкм.

По Juget, 1969 – ♀ (n=5) : 2.31–3.05 (2.68) мм, a=32.0–42.0 (37.0), b=5.4–6.1 (5.75), c=7.4–8.3 (7.85), V=43–49 (46)%; ♂ (n=5) : 2.25–2.54 (2.4) мм, a=45.0–51.0 (48.0), b=5.3–5.5 (5.4), c=10.2–11.6 (10.9), suppl. 6, spic. 44.46 (45) мкм.

Кутикула с хорошо выраженной кольчатостью и многочисленными щетинками. Головной конец слабо закруглен, ширина головы 32 мкм. Круги головных щетинок очень тесно сближены; длина больших головных щетинок 14–18 мкм (45–60% ширины головы), малых 7–9 мкм. Буккальная полость воронковидная. Глубина карманов соответствует глубине буккальной полости, общая глубина стомы 40–45 мкм. Расстояние между вершинами онхов (8 мкм) несколько превышает ширину карманов. Отверстия амфидов расположены на уровне границы буккальной полости и карманов. Субтерминальная щетинка отсутствует.

Самка. Средняя длина пищевода 466 мкм, средняя ширина тела 65 мкм. Яйца 75–84 x 38–57 (80 x 48) мкм, индекс яйца 1.7. Средняя длина хвоста 341 мкм; хв/ан=6.

Самец. Средняя длина пищевода 444 мкм, средняя ширина тела 50 мкм. Количество супплементов постоянно, расстояние между 2-м и 3-м супплементами в 1.5–2 раза превышает расстояния между другими супплементами. Размеры супплементов различны, самые маленькие 1-й и последний супплементы. Средняя длина супплементарного ряда 187 мкм, диаметр кольца захвата 60 мкм. Средняя длина хвоста 220 мкм; хв/ан=5.5.

Близок к *E. grandipapillatus*, от которого отличается большей стройностью тела, меньшими размерами и формой спикул, большим расстоянием между онхами.

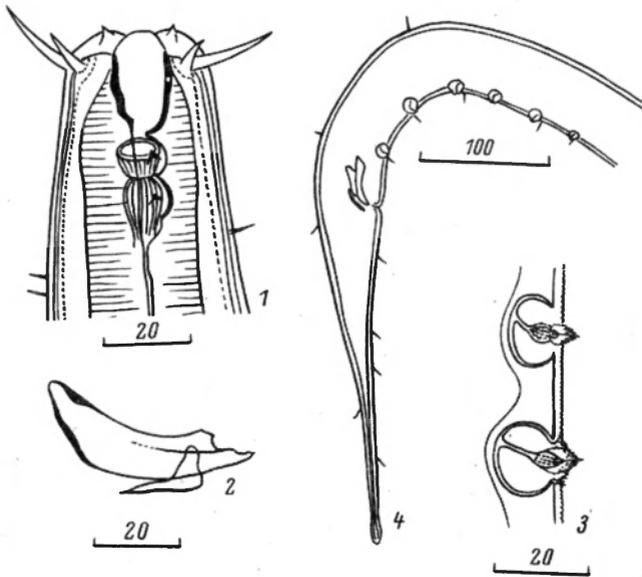


Рис. 34. *Eutobrilus husmanni* (1-3 - по: Juget, 1969; 4 - по: Altherr, 1958).

1 - голова самца, 2 - спикула, 3 - супплекменты, 4 - задний отдел самца.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - р. Везер в окр. г. Бремен, ФРГ. Редкий европейский вид; обычен в Женевском озере (Juget, 1969), встречается в Куршском заливе Балтийского моря (loc. n.); песок, детрит, ризосфера на литорали пресных и солоноватых водоемов, а также рек.

3. *Eutobrilus delamarei* (Altherr, 1963) (рис. 35).

Altherr, 1963a : 73, fig. 7 (*Tobrilus*).

По Altherr, 1973a - ♀ : 1.5-2.25 (1.9) мм, \hat{a} = 33.0-50.0 (41.5), \hat{b} = 4.0-6.0 (5.0), \hat{c} = 6.5-9.0 (7.75), \hat{V} = 41-50 (45)%; ♂ : 2.25 мм, \hat{a} = 42.0, \hat{b} = 5.6, \hat{c} = 14.6, suppl. 7, spic. 45 мкм.

Кутикула с хорошо заметной кольчатостью. Головной конец плавно закруглен. Круги головных щетинок сближены; длина больших головных щетинок 6-7 мкм (30-33% ширины головы). Буккальная

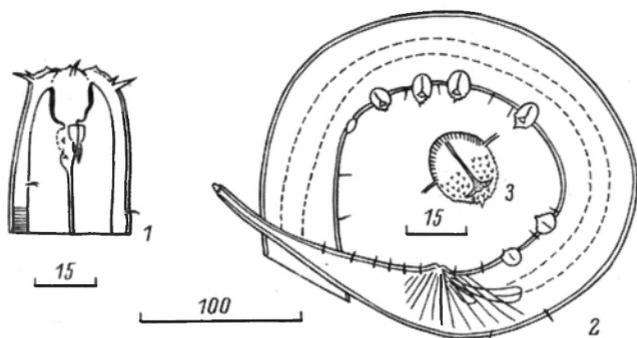


Рис. 35. *Eutobrilus delamarei* (по: Altherr, 1963).

1 - голова, 2 - задний отдел самца, 3 - супплемент.

полость бокаловидная, карманы стомы довольно широкие, несколько накладывающиеся друг на друга, глубина карманов соответствует глубине буккальной полости. Расстояние между онхами соответствует ширине карманов. Отверстия амфидов находятся на уровне границы буккальной полости и карманов. $NR=35\%$.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 380 мкм, средняя ширина тела 46 мкм. Яйца 60 x 40 мкм, индекс яйца 1.5. Средняя длина хвоста 245 мкм.

С а м е ц. Длина пищевода 402 мкм, ширина тела 53 мкм. Супплементов 7; размеры супплементов приблизительно одинаковы, за исключением последнего от клоаки, который в 3-4 раза мельче прочих. Расстояние между 2-м и 3-м супплементами в 3-4 раза превышает таковое между остальными супплементарными рядами. Длина супплементарного ряда 275 мкм, диаметр кольца захвата $\sqrt{3}$ 7 мкм. Длина хвоста 154 мкм.

От других видов рода отличается короткими головными щетинками при наличии хорошо развитых карманов стомы.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение - предгорье Альп, р. Мозель (Франция); встречен также в Австрийских Альпах (Altherr, 1976); в грунте рек.

4. *Eutobrilus andrassy* (Altherr, 1963) (рис. 36).

Altherr, 1963a : 77, fig. 9 (*Tobrilus*).

По Altherr, 1963a - ♀ (n=2) : 2.2-2.9 (2.55) мм, a = 40.0-59.0 (49.5), b = 4.7-6.0 (5.35), c = 8.0-11.5 (9.75), V = 47-52 (49) %; ♂ (n=2) : 2.45-2.85 (2.65) мм, a = 60.0-75.0 (67.5), b = 5.3-5.6 (5.45), c = 11.0-13.0 (12.0), suppl. 6-7, spic. 40 мкм.

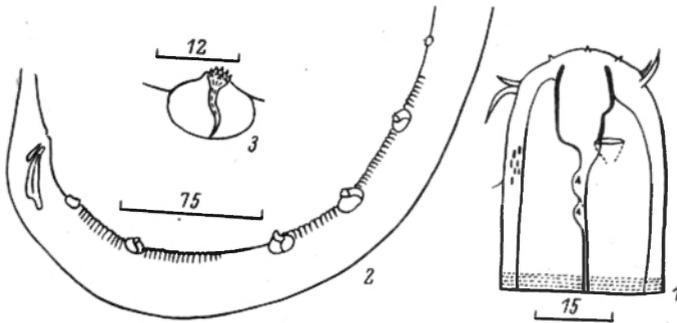


Рис. 36. *Eutobrilus andrassy* (по: Altherr, 1963).

1 - голова, 2 - задний отдел самца, 3 - супплемент.

Кутикула с выраженной кольчатостью и многочисленными соматическими щетинками. Головной конец закруглен. Круги головных щетинок тесно сближены; длина больших головных щетинок 13-15 мкм (50% ширины головы). Буккальная полость бокаловидная, карманы стомы очень узкие, хорошо разделенные между собой, глубина карманов соответствует глубине буккальной полости; общая глубина стомы около 35-40 мкм. Расстояние между вершинами онхов (7-10 мкм) значительно превышает ширину карманов. Отверстия амфидов расположены на уровне основания буккальной полости.

Субтерминальная щетинка?

С а м к а. Средняя длина пищевода 477 мкм, средняя ширина тела 52 мкм. Яйца 80 x 40 мкм, индекс яйца 2. Средняя длина хвоста 261 мкм.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 486 мкм, средняя ширина тела 39 мкм. Количество супплементов, как правило, 6, в отдельных случаях добавляется 7-й супплемент - последний от клоаки. Размеры супплементов различны, самые мелкие - 1-й и последний (или 2 последних при наличии 7 супплементов). Расстояние между 2-м и 3-м супплементами в 2 раза превышает таковое между остальными супплементами. Средняя длина супплементарного ряда 295 мкм, диаметр кольца захвата 94 мкм. Средняя длина хвоста 220 мкм.

Близок к *E. husmanni*, от которого отличается строением стомы - более широкой буккальной полостью и более узкими и дифференцированными карманами, а также большей стройностью тела и другими пропорциями.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - предгорье Альп, р. Мозель (Франция); грунт рек.

5. Eutobrilus altherri (Altherr, 1953) (рис. 37).

A l t h e r r, 1953 : 448, fig. 9 (*Trilobus allophy-*
soides) ; A n d r a s s y, 1959a : 224 (*Tobrilus*).

По Altherr, 1954 - ♀ : 1.64 мм, a=40.0, b=4.6, c=
=9.0, V=46%.

По Altherr, Delamare Deboutteville, 1972 - ♂ : 1.53-
2.08(1.8) мм, a=41.0-60.0(50.5), b=4.6-5.3(4.95), c=
=11.0-14.0(12.5), suppl. 6-7, spic. 40-45 (42.5) мкм.

Кутикула со слабо выраженной кольчатостью и развитыми соматическими щетинками длиной до 5 мкм. Длина больших головных щетинок 10 мкм (40-45% ширины головы), малых 5 мкм. Ширина буккальной полости 10 мкм. Карманы стомы слиты в один. Расстояние между вершинами онхов 4-6 мкм. Отверстия амфидов находятся на уровне границы буккальной полости и карманов.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 364 мкм, средняя ширина тела 36 мкм. Супплементы приблизительно одинаковы по размерам, за исключением последнего от клоаки (или 2 последних при наличии 7 супплементов, которые заметно мельче остальных). Расстояние между 2-м и 3-м супплементами в 3 раза превышает таковые между остальными супплементами. Средняя длина супплементарного ряда 280 мкм, диаметр кольца захвата 89 мкм. Средняя длина хвоста 144 мкм.

Близок к *E. andrassy*, от которого отличается меньшей шириной стомы и карманами, слитыми в один.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а -
н и я. Типовое местонахождение - Швейцарские Альпы. Встречен также в р. Мозель (Франция) и в Австрийских Альпах, единичные находки на севере США (Altherr et Delamare Deboutteville, 1972).

6. Eutobrilus anguiculus (Tsalolichin, 1977)
(рис. 38, табл. II, 1, 2).

Ц а л о л и х и н, 1977б : 989, рис. 1 (*Tobrilus*).

♀ (n=10) : 2.5-4.8(3.95) мм, a=35.7-73.4(54.5), b=
=4.1-6.6(5.8), c=5.0-7.7(6.7), V=39-46(42)%; ♂ (n=5) :
: 3.7-4.7(4.2) мм, a=50.2-60.0(54.05), b=5.6-6.5(6.1),
c=7.4-10.4(8.85), suppl. 6, spic. 66-68 мкм.

Тело длинное, тонкое, змееобразное. Кутикула 1.2 мкм, с хорошо выраженной кольчатостью и многочисленными соматическими щетинками, длина которых достигает 6-7 мкм; наиболее развиты щетинки на трофико-сенсорном отделе тела и хвосте. Головной конец

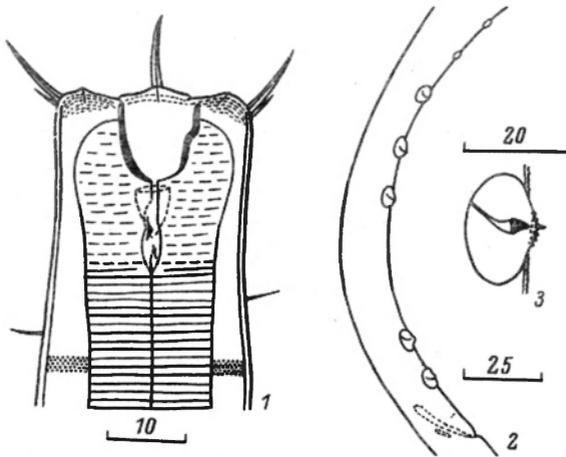


Рис. 37. *Eutobrilus altherri* (1 - по: Altherr, 1953; 2-3 - по: Altherr, 1963).

1 - голова, 2 - задний отдел самца, 3 - супплемент.

тупой, ширина головы 30–34 мкм. Круги головных щетинок сближены; длина больших головных щетинок 15–20 мкм (50–60% ширины головы), малых 8–9 мкм. Буккальная полость воронковидная, карманы частично перекрываются друг другом, глубина карманов в 2 раза меньше глубины буккальной полости; общая глубина стомы 29 мкм. Расстояние между вершинами онхов меньше ширины кармана. Отверстия амфидов находятся на уровне середины буккальной полости или несколько выше, диаметр отверстия амфида 4 мкм. $NR = 23-27(25)\%$.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 684 мкм, средняя ширина тела 77 мкм. Хорошо развиты 2 пары вагинальных желез. Средняя длина хвоста 592 мкм; $хв/ан=10-12$.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 688 мкм, средняя ширина тела 78 мкм. Количество супплементов постоянно. Расстояние между 2-м и 3-м супплементом в 2 раза превышает таковое между другими супплементом. Размеры супплементов различны, самый маленький 6-й (последний от клоаки) супплемент в 2,5 раза меньше предыдущих. Средняя длина супплементарного ряда 340 мкм, диаметр кольца захвата 108 мкм (диаметр кольца захвата без учета последнего супплементы 90 мкм). Средняя длина хвоста 480 мкм; $хв/ан=8-9$.

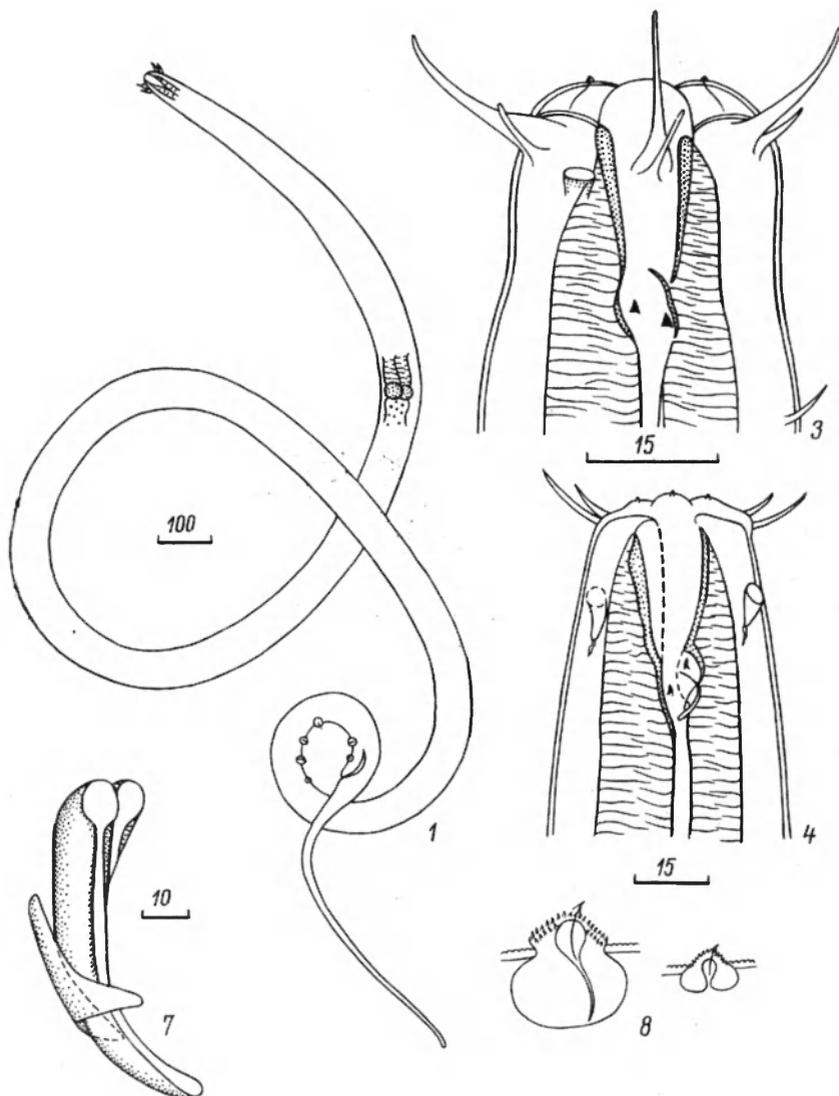
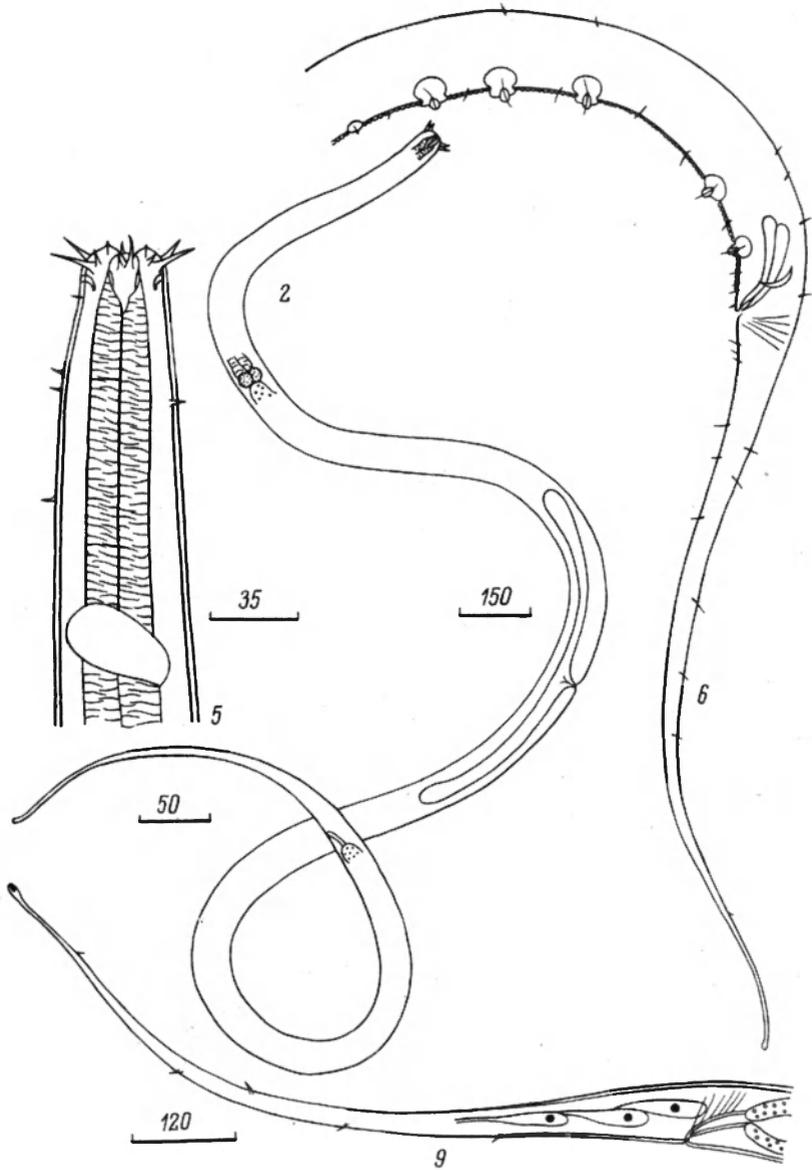


Рис. 38. *Eutobrilus anguiculus*.

1 - общий вид самца, 2 - общий вид самки, 3 - голова латерально, 4 - голова латероventрально, 5 - передний отдел тела, 6 - задний отдел самца, 7 - спикюлы, 8 - супплекменты, 9 - хвост самки.



От всех других видов рода отличается тонким, стройным телом, длинным хвостом, передней вульвой ($V = 42\%$), высоким положением амфида и длинными головными щетинками.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение — оз. Байкал, абиссаль; изредка встречается на малых глубинах Селенгинского мелководья на илистых грунтах.

7. *Eutobrilus selengaensis* (Tsalolichin, 1977)
(рис. 39).

Ц а л о л и х и н, 1977б : 991, рис. 3 (*Tobrilus*).

♀ ($n=2$) : 3.54–4.70(4.12) мм, $a=22.1-52.2(37.1)$, $b=5.1-5.4(5.2)$, $c=10.8-15.4(13.1)$, $V=42-44(43)\%$; ♂ ($n=3$) : 3.4–3.9 (3.6) мм, $a=31.4-38.4(35.1)$, $b=5.3-5.7(5.5)$, $c=20.3-24.3(21.6)$, suppl. 6, spic. 74–80(77) мкм.

Кутикула заметно кольчатая, толщиной 1.2 мкм, с многочисленными соматическими щетинками длиной около 8 мкм, сосредоточенными в основном на трофико-сенсорном отделе тела и хвосте. Головной конец закруглен, ширина головы 32–40 мкм. Вестибулум высокий. Круги головных щетинок сближены; длина больших головных щетинок 19–23 мкм (50% ширины головы), малых 9–14 мкм. Буккальная полость бокаловидная, карманы почти полностью перекрывают друг друга, глубина карманов несколько меньше глубины буккальной полости. Расстояние между вершинами онхов меньше ширины кармана. Отверстия амфидов расположены на уровне границы буккальной полости и карманов, диаметр отверстия амфида 7 мкм. $NR = 23-26\%$.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 780 мкм, средняя ширина тела 125 мкм. Средняя длина хвоста 240 мкм; $хв/ан=4$.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 650 мкм, средняя ширина тела 103 мкм. Количество супплементов постоянно. Расстояние между 2-м и 3-м супплементами в 2.5–3 раза превышает таковое между другими супплементами. Размеры супплементов различны, самый маленький 6-й (последний от клоаки) супплемент в 2 раза меньше предыдущих. Средняя длина супплементарного ряда 420 мкм, диаметр кольца захвата 134 мкм. Средняя длина хвоста 167 мкм; $хв/ан=2.5$.

От других близкородственных видов с аналогичным супплементарным аппаратом отличается коротким хвостом, длинным пищеводом и высоким вестибулумом.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение — дельта р. Селенга, оз. Байкал; песок, детрит.

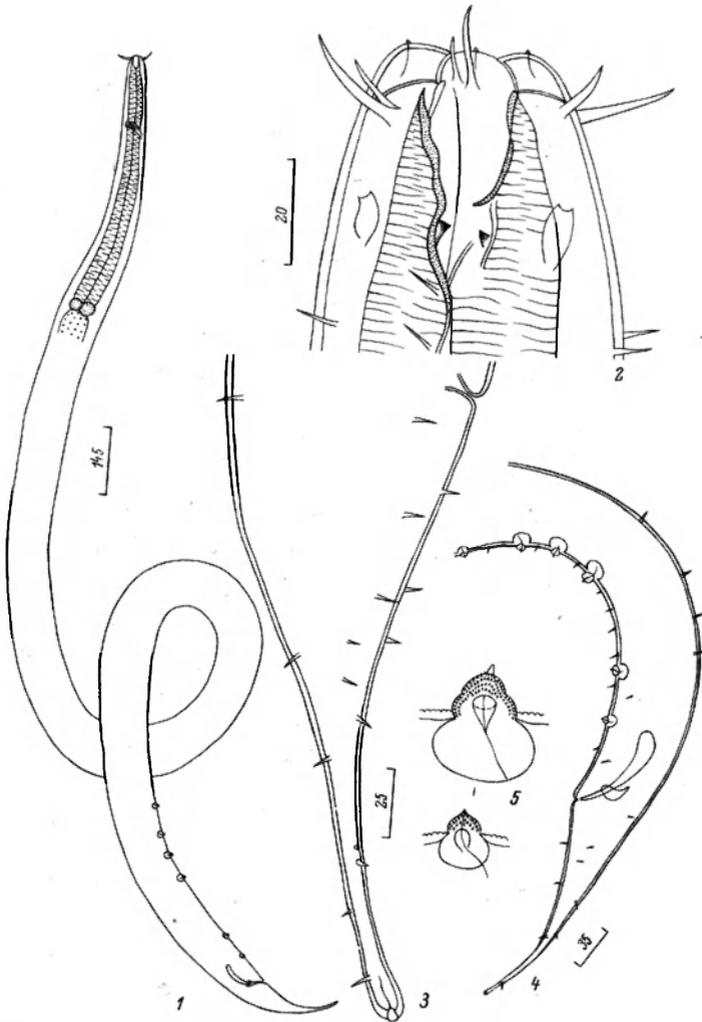


Рис. 39. *Eutobrilus selengaensis*.

1 - общий вид самца, 2 - голова, 3 - хвост самки, 4 - задний отдел самца, 5 - супплекменты.

8. Eutobrilus fortis (Tsalolichin, 1972) (рис. 40).

Ц а л о л и х и н, 1972г : 1561, рис. 1 (Tobrilus).

♀ (n=10) : 1.7-2.06(1.9) мм, a=18.0-28.0(23.0), b=5.0-5.6(5.3), c=7.1-9.4(8.3), V=41-51(47)%; ♂ (n=5) : 1.23-2.12(1.7) мм, a=28.0-35.0(31.5), b=4.0-5.7(4.8), c=10.4-14.0(12.8), suppl. 6, spic. 62 мкм.

Тело толстое, неуклюжее. Кутикула около 1 мкм, с хорошо выраженной кольчатостью; соматические щетинки наиболее многочисленны на хвосте. Головной конец тупой, ширина головы 40 мкм. Головные щетинки редуцированы, почти неразличимы, длиной около 2 мкм. Буккальная полость воронковидная, карманы выражены крайне слабо, общая глубина стомы 40 мкм. Онхи расставлены. Отверстия амфидов очень плохо различимы, находятся на уровне верхней трети буккальной полости.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 358 мкм, средняя ширина тела 83 мкм. Средняя длина хвоста 229 мкм; хв/ан=5.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 354 мкм, средняя ширина тела 54 мкм. Количество супплементов постоянно. Расстояние между 2-м и 3-м супплементами в 2 раза превышает таковое между другими супплементами. Размеры супплементов различны; самый маленький 6-й (последний от клоаки) супплемент в 3 раза меньше предыдущих. Средняя длина супплементарного ряда 230 мкм, диаметр кольца захвата 73 мкм (диаметр кольца захвата без учета последнего супплементы 60 мкм). Средняя длина хвоста 133 мкм; хв/ан=2.5.

От других видов отличается чрезвычайно короткими редуцированными головными щетинками.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение - песчаная литораль южной котловины оз. Байкал.

9. Eutobrilus antarcticus Tsalolichin, 1981 (рис. 41).

Ц а л о л и х и н, 1981г : 1308, рис. 2.

Голотип, ♂ : 1.92 мм, a=60.0, b=4.2, c=10.2, suppl. 5, spic. 41 мкм.

Паратипы - ♂ (n=6) : 1.64-1.83(1.7) мм, a=47.3-51.5(50.4), b=3.5-4.0(3.9), c=8.6-12.1(10.3), suppl. 5, spic. 39-42(41) мкм; ♀ (n=4) : 1.62-2.0(1.81) мм, a=38.3-48.7(43.2), b=4.0-4.1(4.05), c=8.1-9.9(9.0), V=39-43(41)%.

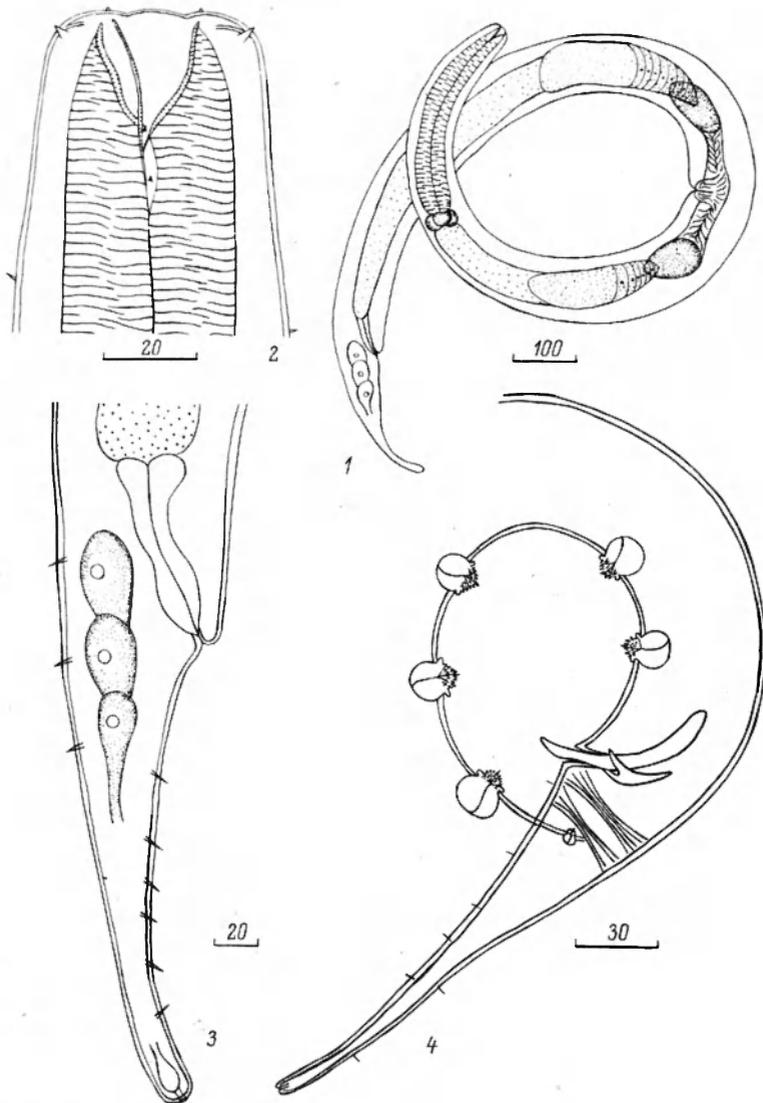


Рис. 40. *Eutobrilus fortis*.

1 - общий вид самки, 2 - голова, 3 - хвост самки, 4 - задний отдел самца.

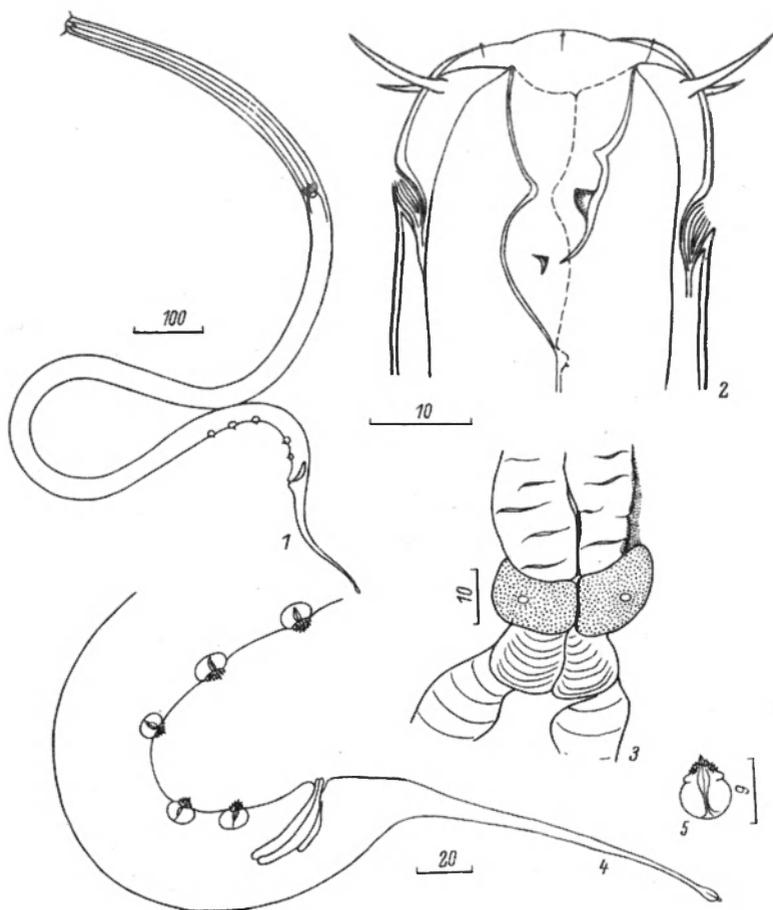


Рис. 41. *Eutobrillus antarcticus*.

1 - общий вид самца, 2 - голова, 3 - эзофаго-интестинальное соединение, 4 - задний отдел самца, 5 - супплемент.

Головной конец тупой; ширина головы 20-24 мкм. Круги головных щетинок тесно сближены; длина больших головных щетинок 8-11 мкм, или около 1/2 ширины головы. Стома воронковидная, с 2 перекрывающимися карманами. Дорсальный онх массивный. Расстояние между вершинами онхов соответствует ширине карманов. Амфиды расположены на уровне границы буккальной полости и карманов. NR =30%. Кардий крупный, двулопастной, округлый.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 448 мкм, средняя ширина тела 42 мкм. Яйцо 1, размер яйца 81 x 34 мкм, индекс яйца 2.4. Средняя длина хвоста 202 мкм; хв/ан=8.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 450 мкм; средняя ширина тела 34 мкм. Сушплементарный ряд состоит из 5 сушплементов одинаковых размеров, кроме 1-го от клоаки, несколько более мелкого. Расстояние между 2-м и 3-м сушплементами превышает таковые между другими сушплементами („нуль-сушплемент“). Средняя длина сушплементарного ряда 218 мкм. Средняя длина хвоста 170 мкм; хв/ан=5.5.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а - н и я. Типовое местонахождение - Антарктида, оазис Бангера, оз. Фигурное, на глубине 4-5 м. Кишечник некоторых особей заполнен зеленой массой.

10. Eutobrilus medius (G. Schneider, 1916) (рис. 42).

G. S c h n e i d e r, 1916 : 27, 70, Taf. 1a-f (Trilobus); S t e i n e r, 1919 : 150, Fig. 2a-t (Trilobus gracilis homophysalidis); W. S c h n e i d e r, 1925 : 550 (Trilobus gracilis medius); A n d r a s s y, 1959a : 225 (Tobrilus).

По G. Schneider, 1916 - ♀ : 2.5-3.5 мм, a=23-25, b=4.4-4.5, c=10-12; ♂ : 2.4-2.7 мм, a=24-32, b=4.4-4.5, c=13-16, suppl. 5. Обобщенные данные (G. Schneider, 1916; Steiner, 1919; Micolëtzky, 1925; Филиппев, 1929) - ♀ (n=8) : 2.44-3.30(2.75)мм, a=18.0-30.5(24.3), b=3.7-4.7(4.2), c=8.2-14.6(11.7), V=37-49(44)%; ♂ (n=8) : 1.60-2.70(2.27) мм, a=20.0-34.0(27.3), b=3.7-5.4(4.4), c=10.6-16.0(13.8), suppl. 5, spic. 66-70(68) мкм.

Кутикула довольно толстая, около 2 мкм, заметно кольчатая, с многочисленными соматическими щетинками. Головной конец тупой, ширина головы 50 мкм. Круги головных щетинок тесно сближены; длина больших головных щетинок у самок 25, у самцов 20 мкм (50% ширины головы), малых головных щетинок соответственно 15 и 10 мкм. Буккальная полость бокаловидная, иногда с почти параллельными стенками; передний карман слит с буккальной полостью, задний сильно вдается в ткань пищевода, но соединен с передним широким протоком; общая глубина стомы 60 мкм. Расстояние между вершинами онхов соответствует ширине стомы. Отверстия амфидов находятся на уровне середины буккальной полости или несколько ниже, диаметр отверстия амфида у самок 12, у самцов 18 мкм. NR=25-29(27)%.

Субтерминальная щетинка имеется.

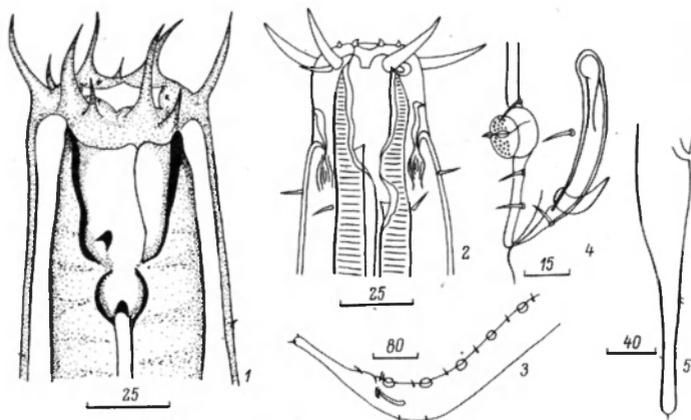


Рис. 42. *Eutobrilus medius* (1 - ориг.; 2-4 - по: Gerlach, Meyl, 1957; 5 - по: G. Schneider, 1916).

1 - голова самки латерально, 2 - голова самца вентрально, 3 - задний отдел самца, 4 - спикулы, 5 - хвост самки.

С а м к а. Средняя длина пищевода 655 мкм, средняя ширина тела 113 мкм. Количество синхронных яиц колеблется от 1 до 8, но, как правило, не выходит за пределы 2-3. Яйца 55-92 x 39-55 (73-47) мкм, индекс яйца 1,6. Средняя длина хвоста 235 мкм; $хв/ан=3$.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 515 мкм, средняя ширина тела 83 мкм. Количество супплементов колеблется от 3 до 10, но, как правило, 5. Все супплементы одинаковы по размерам, очень крупные (диаметром до 20-25 мкм), иногда, в случае 6 и более супплементов, последний от клоаки супплемент несколько меньших размеров. Расстояния между супплементами одинаковые. Средняя длина супплементарного ряда 317 мкм, диаметр кольца захвата 101 мкм. Средняя длина хвоста 164 мкм, щетинки на хвосте многочисленны; $хв/ан=2,5$.

Отдельные популяции отклоняются по ряду признаков от типичной формы. Так, популяция из оз. Охрид (Gerlach, Meyl, 1957) отличается более мелкими размерами тела, более короткими спикулами (55 мкм) и более длинным по отношению к анальному диаметру хвостом ($хв/ан=3,5-3,8$).

От других видов отличается обширной стомой с плохо дифференцированными карманами и однородной структурой супплементарного аппарата при малом числе (5) супплементов.

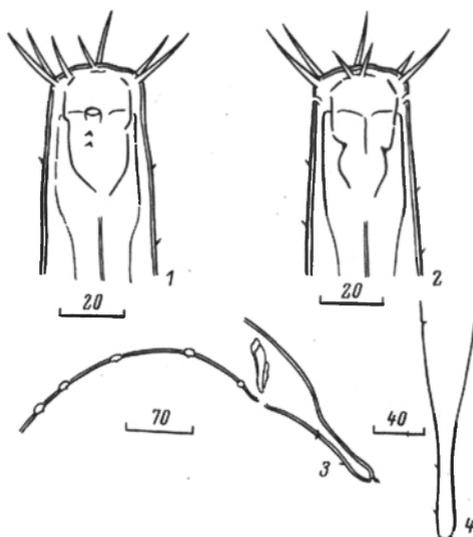


рис. 43. *Eutobrilus vistula* (по: Pieczynska, 1960).

1 - голова латерально, 2 - голова вентрально, 3 - задний отдел самца, 4 - хвост самки.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - оз. Пюхаселка (юго-восточная Финляндия). Широко распространен по всей Европе, в Азии редок. Предпочитает слабозаиленные и песчаные грунты озер, рек и солоноватых водоемов; заходит до глубин 300 м (Steiner, 1919).

11. *Eutobrilus vistula* (Pieczynska, 1960) (рис. 43).

P i e c z y n s k a, 1960 : 249, fig. 1-4 (Tobrilus).

По Pieczynska, 1960 - ♀ (n=2) : 3.15-3.16(3.155)мм, a=49.0-51.0(50.0), b=3.8-4.0(3.9), c=19.0, V=46-48(47)%;
♂ (n=2) : 3.14-3.25(3.19)мм, a=48.0-55.0(51.5), b=3.9-4.1(4.0), c=22.0-24.0(23.0), suppl. 5, spic. 53 мкм.

Кутикула тонкая, слабокольчатая; соматические щетинки мало-численны. Головной конец тупой. Круги головных щетинок заметно расставлены, малые головные щетинки (4) расположены выше больших (6); длина больших головных щетинок составляет 50-60% от ширины головы (20-25 мкм). Буккальная полость полностью слита с карманами, обширная; общая глубина стомы 46 мкм, ширина 22 мкм. Онхи расположены почти на одном уровне. Отверстия амфи-

дов расположены на уровне верхней трети стомы, диаметр отверстия амфида около 3 мкм.

Субтерминальная щетинка имеется.

С а м к а. Средняя длина пищевода 807 мкм, средняя ширина тела 63 мкм. Средняя длина хвоста 166 мкм; $xв/ан=4.5$.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 787 мкм, средняя ширина тела 63 мкм. Расстояния между супплементами не одинаковые: последний от клоаки супплемент находится на меньшем расстоянии от предыдущего, чем все остальные. 1-й от клоаки супплемент более мелкий, чем остальные. Длина супплементарного ряда 214 мкм, диаметр кольца захвата 68 мкм. Средняя длина хвоста 136 мкм; $xв/ан=2.5$.

Близок к *E. medius*, от которого отличается более стройным телом, более коротким хвостом и более длинными головными щетинками.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а - н и я. Типовое местонахождение - р. Висла под г. Варшава (Польша), заиленный грунт.

12. *Eutobrilus graciliformes* (Altherr et Delamare Deboutteville, 1972) (рис. 44).

Altherr, Delamare Deboutteville, 1972 : 713, fig. 3 (*Tobrilus*).

По Altherr, Delamare Deboutteville, 1972 - ♂ ($n=12$) : 1.68-2.2 (1.94) мм, $a=32.0-49.0$ (40.5), $b=4.5-5.4$ (4.9), $c=12.0-17.0$ (14.5), suppl. 6-9, spic. 45-48 мкм.

Самки неизвестны.

Кутикула кольчатая, толщиной 1.5 мкм. Головной конец тупой. Длина больших головных щетинок составляет 33-35% ширины головы. Буккальная полость бокаловидная, карманы почти полностью перекрывают друг друга. Онхи находятся почти на одном уровне. Общая глубина стомы 12-15 мкм. Отверстия амфидов расположены на уровне середины буккальной полости. $NR=35\%$.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

Средняя длина пищевода 396 мкм, средняя ширина тела 48 мкм. Все супплементы практически одинаковы и расположены на равных расстояниях друг от друга; длина супплементарного ряда 220 мкм, диаметр кольца захвата 70 мкм. Средняя длина хвоста 134 мкм.

По строению супплементарного аппарата близок к *E. papill-caudatus*, от которого отличается более задним положением амфида, структурой головного конца и более задним положением нервного кольца.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а - н и я. Типовое местонахождение - север США, речной прибрежный песок.

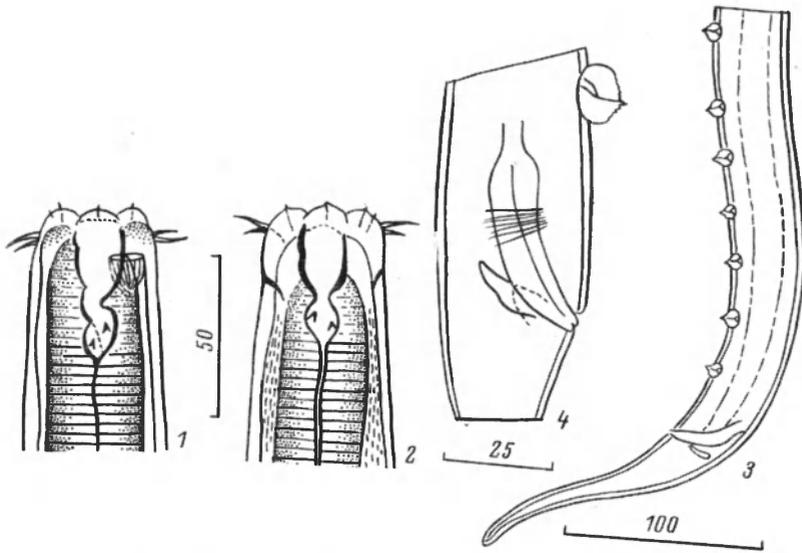


Рис. 44. *Eutobrilus graciliformes* (по: Altherr, Delamarre Deboutteville, 1972).

1 - голова латерально, 2 - голова вентрально, 3 - задний отдел самца, 4 - спикула.

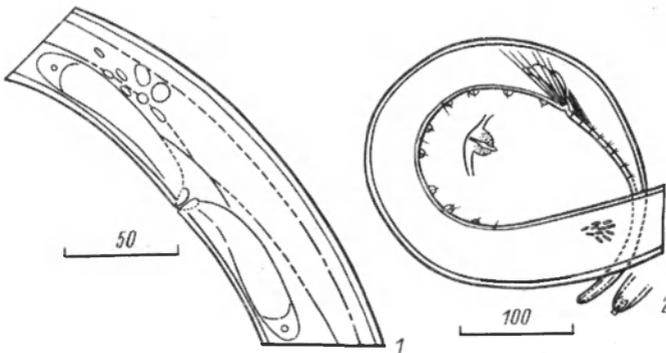


Рис. 45. *Eutobrilus papillicaudatus* (по: Altherr, 1963).

1 - вагинальный отдел, 2 - задний отдел самца.

13. Eutobrilus papillicaudatus (Altherr, 1963) (рис. 45).

А l t h e r r, 1963b : 20, fig. 6 (Tobrilus).

По Altherr, 1963b - ♀ : 2.0 мм, a=43.0, b=5.1, c=6.5, V=44%; ♂ : 2.25 мм, † a=37.0, b=5.6, c=10.0, suppl. 9, spic. 45-50 мкм.

Кутикула тонкокольчатая; соматические щетинки малочисленные. Головной конец закруглен. Длина больших головных щетинок 6 мкм, малых 3 мкм. Отверстия амфидов расположены на уровне основания щетинок. NR=25%.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Длина пищевода 325 мкм, ширина тела 46 мкм. Длина хвоста 308 мкм.

С а м е ц. Длина пищевода 402 мкм, ширина тела 61 мкм. Все супплементы почти одинаковой величины (от 6 до 7.5 мкм); расстояния между супплементами приблизительно одинаковые. Длина супплементарного ряда 250 мкм, диаметр кольца захвата 80 мкм. Длина хвоста 225 мкм. Хвост на вентральной стороне несет 8 пар папилловидных щетинок.

От других видов рода отличается наличием хвостовых папилловидных щетинок и строением супплементарного аппарата.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение - Аргентина, провинция Рио-Негро, песчаный берег реки.

14. Eutobrilus heptapapillatus (Joubert et Heyns, 1979) (рис. 46).

J o u b e r t, H e y n s, 1979 : 20, fig. 3 (Tobrilus).

По Joubert, Heyns, 1979 - ♀ (n=4) : 2.0-2.53(2.31) мм, a=33-51(41), b=5.2-6.3(5.9), † c=5.7-7.2(6.5), V=41-45(43)%; ♂ (n=5) : 2.01-2.21(2.12) мм, a=42-47(45), b=6.0-6.4(6.2), c=7.8-10.5(8.8), suppl. 7, spic. 63-69(65) мкм.

Кутикула без выраженной кольчатости, с многочисленными соматическими щетинками. Оба круга головных щетинок слиты в один. Длина больших головных щетинок 12-13 мкм (менее половины ширины головы); ширина головы около 30 мкм. Буккальная полость воронковидная, со слабо дифференцированными карманами, расположенными друг за другом. Расстояние между вершинами онхов 6 мкм. Отверстия амфидов находятся на уровне середины буккальной полости.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 391 мкм, средняя ширина тела 56 мкм. Адвультарные щетинки до 13 мкм в длину. Средняя длина хвоста 330 мкм; хв/ан=10.

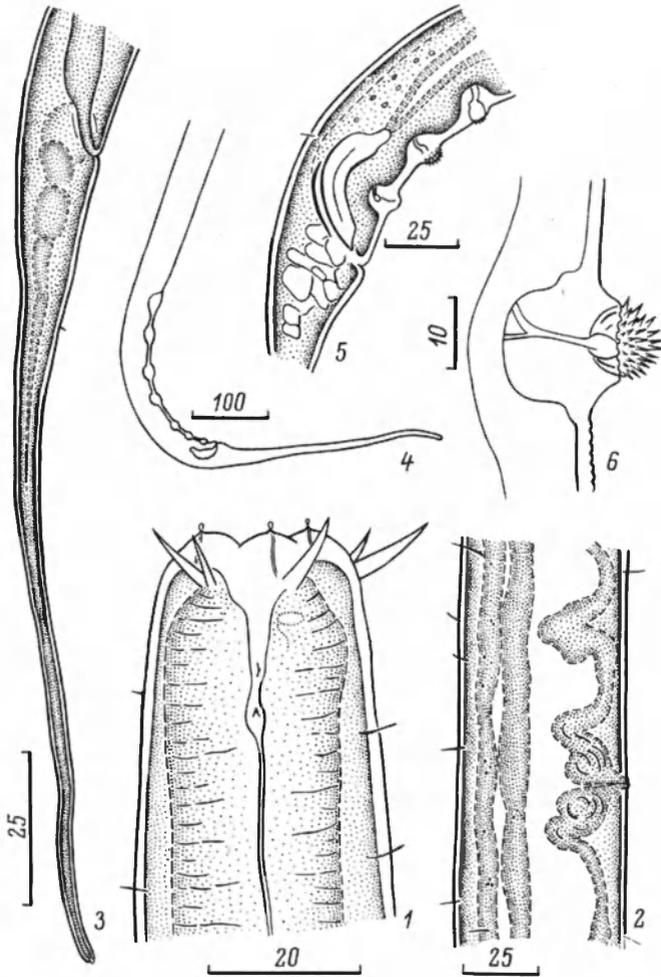
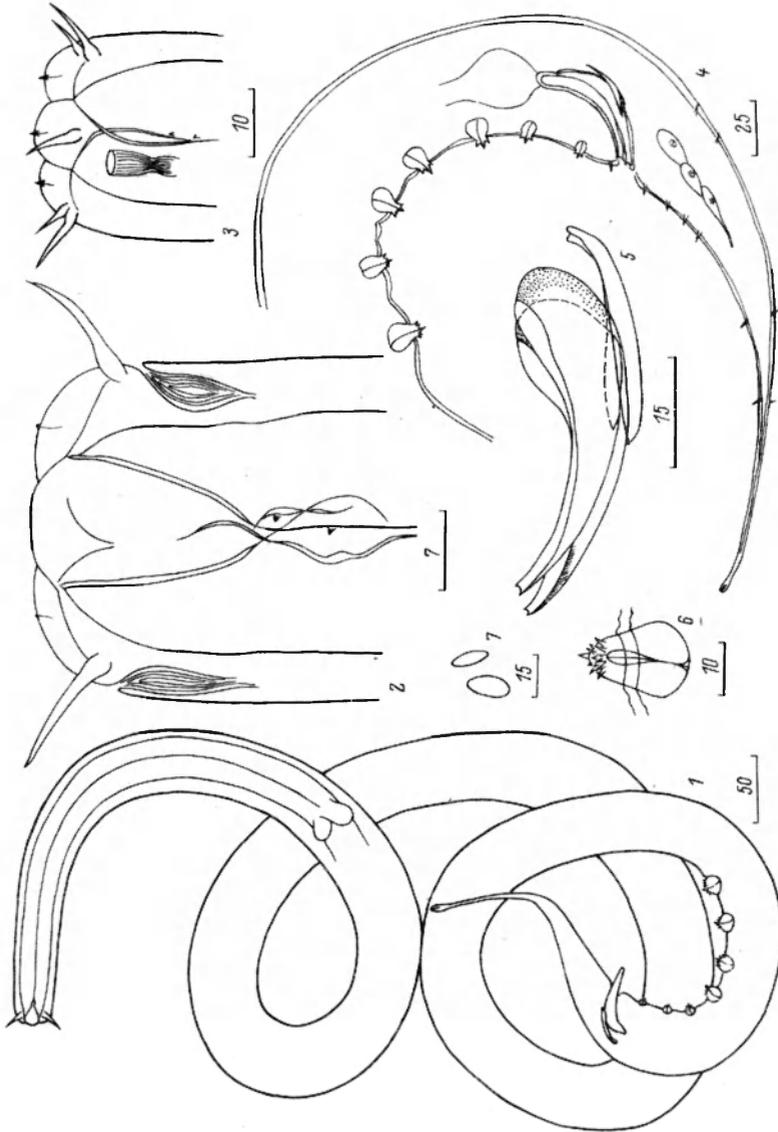


Рис. 46. *Eutobrilus heptapapillatus* (по: Joubert, Heyns, 1979).

1 - голова, 2 - вагинальный отдел, 3 - хвост самки, 4 - задний отдел самца, 5 - спикулы, 6 - супплемент.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 342 мкм, средняя ширина тела 47 мкм. Супплементы разного размера; самый маленький супплемент расположен у клоаки; по мере удаления от клоаки размер супплементов увеличивается. Расстояния между супплементами при-



близительно одинаковые, несколько большие расстояния наблюдаются между 3-м и 4-м и между 5-м и 6-м супплементарными. Между всеми супплементарными имеются мелкие папиллы. Средняя длина супплементарного ряда 380 мкм, диаметр кольца захвата 121 мкм. Спиккулы широкие, мощные; рулек узкий, в длину достигает половины длины спиккулы. Средняя длина хвоста 243 мкм; $xв/ан=9$.

Близок к *E. papillicaudatus*, от которого отличается меньшим числом супплементов и соматических щетинок.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - р. Сварт между г. Хюмансдорп и г. Джефрис-Бей на южной окраине Калской провинции ЮАР (Африка); обнаружен также в оз. Флорида и оз. Мангезва на юге ЮАР; на илистых и песчаных грунтах.

15. *Eutobrilus naumovi* Tsalolichin, 1981 (рис. 47).

Цалолыхин, 1981г :1309, рис. 3.

Голотип, ♂ : 2.09 мм, $a=34.8$, $b=6.7$, $c=11.2$, suppl. 7, spic. 50 мкм.

Паратипы - ♂ ($n=5$): 1.44-1.74(1.73) мм, $a=23.2-28.6$ (28.3), $b=6.2-6.6$ (6.5), $c=7.7-10.3$ (9.4), suppl. 7, spic. 49-51(50) мкм.

Самки неизвестны.

Головной конец округлый; ширина головы 21-27(22) мкм. Круги головных щетинок сближены, 4 малые щетинки расположены несколько выше 6 длинных; длина головных щетинок 9-14(11) мкм, или около 1/2 ширины головы. Стома сплюснута в дорсовентральном направлении, буккальная полость дорсально выглядит воронковидной. Имеется 2 накладывающихся друг на друга кармана. Стенки стомы очень тонкие, особенно в нижних отделах, включая карманы. Они очень маленькие, едва различимые, расстояние между вершинами онхов около 5 мкм - меньше ширины карманов. Амфиды расположены на уровне верхней трети стомы, под основанием головных щетинок; диаметр отверстия амфида около 4-5 мкм. $NR=32-36$ (34)%.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

Средняя длина пищевода 267 мкм, средняя ширина тела 61 мкм. Супплементы разные, постепенно увеличивающиеся в размерах по мере удаления от клоаки. Высота самого крупного супплементарного 19 мкм. Супплементы выражено ежевидные, с венцом длинных

Рис. 47. *Eutobrilus naumovi*.

1 - общий вид самца, 2 - голова вентрально, 3 - голова латерально, 4 - задний отдел самца, 5 - спиккулы и рулек, 6 - супплемент, 7 - спермии.

массивных игл на шапочке. Расстояния между супплементами приблизительно одинаковые, средняя длина супплементарного ряда 162 мкм. Спермин многочисленные, овальные, очень крупные, до 16 мкм. Спикулы массивные, расширены в проксимальном отделе. Рулек 27–34 мкм. Средняя длина хвоста 184 мкм; хв/ан=4–5.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение – о-в Новая Гвинея, г. Лие, Ботанический сад; грунт из ручья; глубина 20–30 см.

16. Eutobrilus tansaniensis (Andrassy, 1968)

(рис. 48).

Andrassy, 1968b : 243, Abb. 2 (*Tobrilus brevisetosus*).

По Andrassy, 1968b – φ (n=12) : 1.28–1.67(1.47) мм, a=31.0–36.0(33.5), b=4.7–5.6(5.15), c=6.4–7.2(6.8), V=44–45%.

Самцы неизвестны.

Толщина кутикулы 1.2–1.5 мкм. Головной конец резко обрублен; ширина головы 22 мкм. Все щетинки слиты в один круг и имеют одинаковую длину – 3.5 мкм (16% ширины головы). Буккальная полость с почти параллельными стенками, ширина ее 8 мкм. Карманы стомы несколько перекрывают друг друга и четко отделяются от буккальной полости. Онхи находятся на близком расстоянии, между вершинами онхов не более 2–3 мкм. NR=38–40%.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

Средняя длина пищевода 285 мкм, средняя ширина тела 44 мкм. Средняя длина хвоста 216 мкм; хв/ан=8–9.

По длине щетинок близок к *E. fortis*, от которого отличается другими параметрами тела и строением стомы.

Таксономическое замечание. Вид описан Андраши (Andrassy, 1968b) под названием *Tobrilus brevisetosus*, с чем никак нельзя согласиться, так как у *T. brevisetosus* (W. Schneider, 1925) имеется только 1 слабо отделенный от буккальной полости карман, относительно и абсолютно более короткий хвост (c=12), более задняя вульва (V=52%) и хорошо выраженный амфид. Строение стомы у видов, описанных Шнейдером и Андраши, требует отнесения их к разным родам.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение – русло пересохшей реки на востоке Танзании (Африка), обнаружен также в пробах почвы и в ризосфере травянистых растений вблизи от русла пересохшей реки.

17. Eutobrilus annetteae (Joubert et Heyns, 1979)

(рис. 49).

Joubert, Heyns, 1979 : 18, fig. 2 (*Tobrilus*).

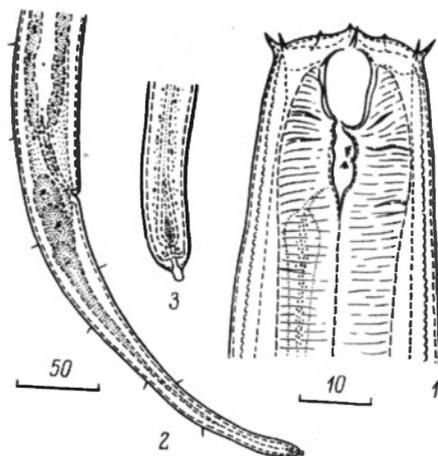


Рис. 48. *Eutobrilus tansaniensis* (по: Andrassy, 1968).

1 - голова, 2 - хвост самки, 3 - терминус хвоста.

♀ (n=16) : 1.4-1.71(1.59) мм, a=30-38(34), b=4.9-6.0 (5.2), c=5.9-7.1(6.3), V=42-46(43)%.

Самцы неизвестны.

Кутикула без выраженной кольчатости, толщиной около 3 мкм; соматические щетинки малочисленны. Круги головных щетинок слиты в один; длина больших головных щетинок 7 мкм; ширина головы около 20 мкм. Буккальная полость воронковидная, четко отделена от карманов, частично налегающих друг на друга. Онхи расположены на разных уровнях, расстояние между вершинами онхов 3-4 мкм. Положение амфида не установлено.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

Средняя длина пищевода 306 мкм, средняя ширина тела 47 мкм. Количество синхронных яиц достигает 7, яйца 52-54 x 30-39(53 x 34) мкм, индекс яйца 1.5. Средняя длина хвоста 229 мкм; хв/ан=8.

Близок к *E. altherri*, от которого отличается формой стомы и более короткими головными щетинками.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - юго-западная окраина Капской провинции ЮАР (Африка); обнаружен также в других районах ЮАР в песчаном грунте мелких рек, увлажненной почве и ризосфере растений.

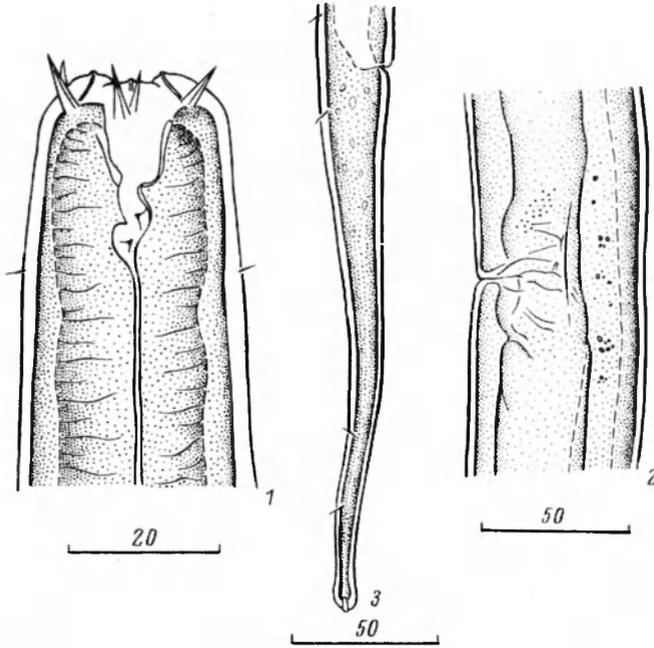


Рис. 49. *Eutobrilus annetteae* (по: Joubert, Heyns, 1979).

1 - голова, 2 - вагинальный отдел, 3 - хвост самки.

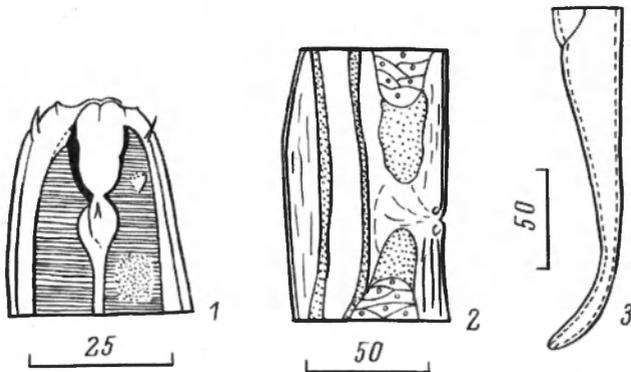


Рис. 50. *Eutobrilus rotundicapitatus* (по: Altherr, 1976).

1 - голова самки, 2 - вагинальный отдел, 3 - хвост самки.

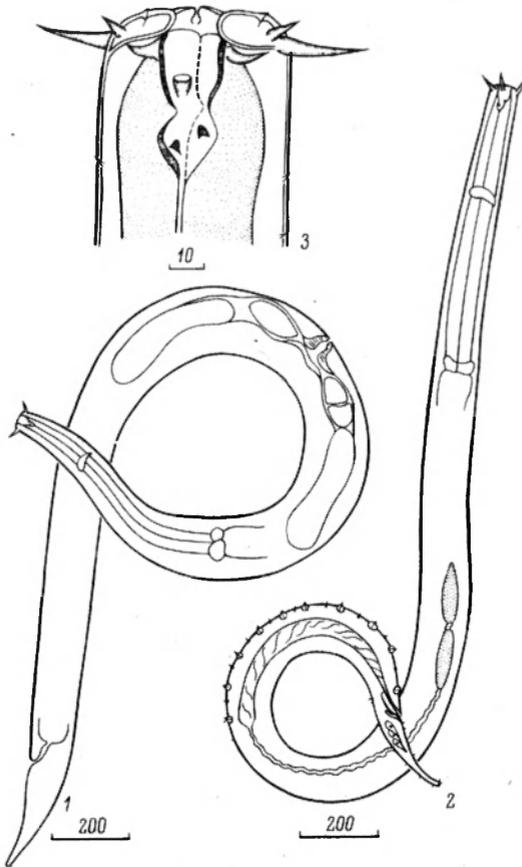


Рис. 51. *Eutobrilus peregrinator*.

1 - общий вид самки, 2 - общий вид самца, 3 - голова.

18. *Eutobrilus rotundicapitatus* (Altherr, 1976) (рис.50)

Altherr, 1976 : 800, fig. 2 a-d (*Tobrilus*).

По Altherr, 1976 - о (n=10) : 1.3-1.7(1.5) мм, а=26-45(30), b=3.8-5.3(4.4), c=6.8-11.0(8.6), V=47-53(50)%.

Самцы неизвестны.

Кутикула с крошечными точками, очень тонкокольчатая. Головной конец закруглен. Круги головных щетинок тесно сближены; длина больших головных щетинок 5-6 мкм (25-30% ширины головы), малых 2-3 мкм. Губы не выражены. Между вершинами онхов 5-7 мкм. NR=33%.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

Средняя длина пищевода 341 мкм, средняя ширина тела 50 мкм. Средняя длина хвоста 174 мкм; хв/ан=5.

Близок к *E. delamarei*, от которого отличается меньшими размерами тела, относительно более короткими головными щетинками и формой тела.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - Австрийские Альпы; песчаный грунт рек, грунтовые воды.

19. *Eutobrilus peregrinator* Tsalolichin, sp. n.
(рис. 51).

Цаллолихин, 1980 : 41, рис. 49 (*Tobrilus medius*).

Голотип (№ А-0313), ♂ : 2.78 мм, а=23.9, b=4.4, с = 18.2, spic. 65 мкм, suppl. 10.

Паратипы - ♀ (n=4) : 2.19-3.35(2.85) мм, а=16.8-21.4 (19.5); b=4.1-4.5(4.4), с =13.7-16.6(15.2), V=45-53(49)%; ♂ (n=5) : 2.49-3.80(2.97) мм, а=19.0-34.5(27.2), b=3.8-5.5(4.4), с =16.6-23.7(19.5), spic. 65-70(67) мкм, suppl. 6-10(7).

Кутикула кольчатая; соматические щетинки многочисленные; вестибулум довольно высокий. Ширина головы у самок 45-53 (49) мкм, у самцов 41-45(43) мкм; длина больших головных щетинок 23-30(25) мкм, что составляет 50% ширины головы, длина малых головных щетинок 12-15 мкм. Общая глубина стомы 30-40 мкм, ширина буккальной полости 20-30 мкм. Амфиды расположены на уровне нижней части буккальной полости. NR=25-30%.

Субтерминальная щетинка имеется.

Самка. Средняя длина пищевода 653 мкм; средняя ширина тела 146 мкм. Средняя длина хвоста 187 мкм; хв/ан=2.5-3.5.

Самец. Средняя длина пищевода 675 мкм; средняя ширина тела 109 мкм. Супплементов 6-10, расстояния между супплемен-тами приблизительно одинаковые. Средняя длина хвоста 152 мкм; хв/ан=2.5-3.

Дифференциальный диагноз. Близок к *E. selengaensis* Tsalolichin, 1977, от которого отличается более длинными головными щетинками, размерами и пропорциями тела и строением супплементарного аппарата.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - оз. Байкал, Посольский сор, глубина 0.8 м, песок; встречается в других районах литорали юго-восточного берега Байкала. Обнаружен автором в оз. Хубсугул (МНР).

3. Род PARATRILOBUS Micoletzky, 1922

Типовой вид *P. grandipapilloides* Micoletzky, 1922, по монотипии.

Крупные нематоды. Кутикула тонкокольчатая; соматические щетинки немногочисленные, короткие. Ширина головы в 2 раза уже максимальной ширины тела. Стома обширная, бочкообразная, без карманов; в основании стомы расположены 2 очень крупных онха. Амфиды находятся на уровне середины стомы или несколько ниже. Пищеводные прикардиальные железы хорошо развиты, округлые или несколько сплюснутые. Женская половая система дифференцирована, вагина довольно широкая, с развитой мускулатурой. Вульва расположена несколько постэкваториально ($V=54\%$). Яйца овальной формы, длина яйца почти в 2 раза превышает его ширину. Семяпровод длинный, довольно толстый, семяизвергательный канал с выраженной мускулатурой. Спикулы короткие (в 50 раз короче тела самца), довольно узкие. Супплементы ежевидные, ампула супплементов крупная, округлая; шапочка выдающаяся над поверхностью тела, с хорошо развитым центральным шипом и микрошипиками. Число супплементов равно 6. Супплементы одинаковы по размерам, кроме одного, более мелкого – 1-го или последнего от клоаки. Расстояния между супплементами одинаковые или почти одинаковые.

Представители рода предпочитают илистые грунты пресных и соленых водоемов. Распространение приурочено к Палеарктике.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- 1(2). Длина больших головных щетинок составляет около 50% ширины головы 2. *P. expugnator* (Tsalolichin)
- 2(1). Длина больших головных щетинок составляет менее 40% ширины головы.
- 3(4). Стома суживается к основанию 1. *P. grandipapilloides* Micoletzky
- 4(3). Стома не суживается к основанию.
- 5(6). Ширина головы не более 40 мкм; длина супплементарного ряда самцов не более 370 мкм 4. *P. ponticus* Tsalolichin
- 6(5). Ширина головы не менее 50 мкм, длина супплементарного ряда самцов не менее 500 мкм 3. *P. brevis* (Tsalolichin)
1. *Paratrilobus grandipapilloides* Micoletzky, 1922 (рис. 52).

Micoletzky, 1922a : 545, Fig. 2 (*Trilobus* (*Paratrilobus*)); 1925 : 151 (*Trilobus*); S c h n e i d e r W.,

1925 : 555 (*Trilobus* (*Paratrilobus*)); *B a y l i s*,
D a u b n e y, 1926 : 77 (*Paratrilobus*); *Meyl*,
 1960 : 111 (*Tobrilus*).

По *Micoletzky*, 1922a - ♀: 3.25 мм, $a=22.0$, $b=3.53$, $c=11.4$, $V=50\%$; ♂: 2.8 мм, $a=27.6$, $b=3.65$, $c=11.2$, suppl. 6.

По Цалолыхину, 1981в - ♀ ($n=5$): 2.49-3.73(3.2) мм, $a=28.0-41.4(32.6)$, $b=2.9-3.6(3.0)$, $c=10.8-14.3(12.3)$, $V=52-54(53)\%$; ♂: 3.03 мм, $a=33.7$, $b=3.6$, $c=10.8$, spic. 76 мкм, suppl. 6.

Головной конец притуплен; ширина головы 56-67(63) мкм. Круги головных щетинок слиты в один; вестибулум высокий; длина больших головных щетинок 10-11 мкм ($1/6$ ширины головы), малых 5-6 мкм. Стома обширная, несколько суживающаяся к основанию, стенки стомы толщиной около 3 мкм. Размеры стомы: 55-69 x 31-36 (64 x 35) мкм. $VI=1.8$. Онхи довольно маленькие. Отверстия амфидов расположены приблизительно на уровне середины стомы, диаметр отверстия амфида около 6 мкм.

Субтерминальная щетинка имеется.

С а м к а. Средняя длина пищевода 1050 мкм, средняя ширина тела 98 мкм. Синхронных яиц чаще 2; яйца 99 x 51 мкм, индекс яйца 1.9. Средняя длина хвоста 260 мкм; $хв/ан=3.5-4.5$.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 850 мкм, средняя ширина тела 95 мкм. Все супплементы одинаковы по размерам. Расстояния между супплементами приблизительно одинаковые, только между 2-м и 3-м оно несколько превышает расстояния между остальными супплементами. Средняя длина хвоста 260 мкм; $хв/ан=4-5$.

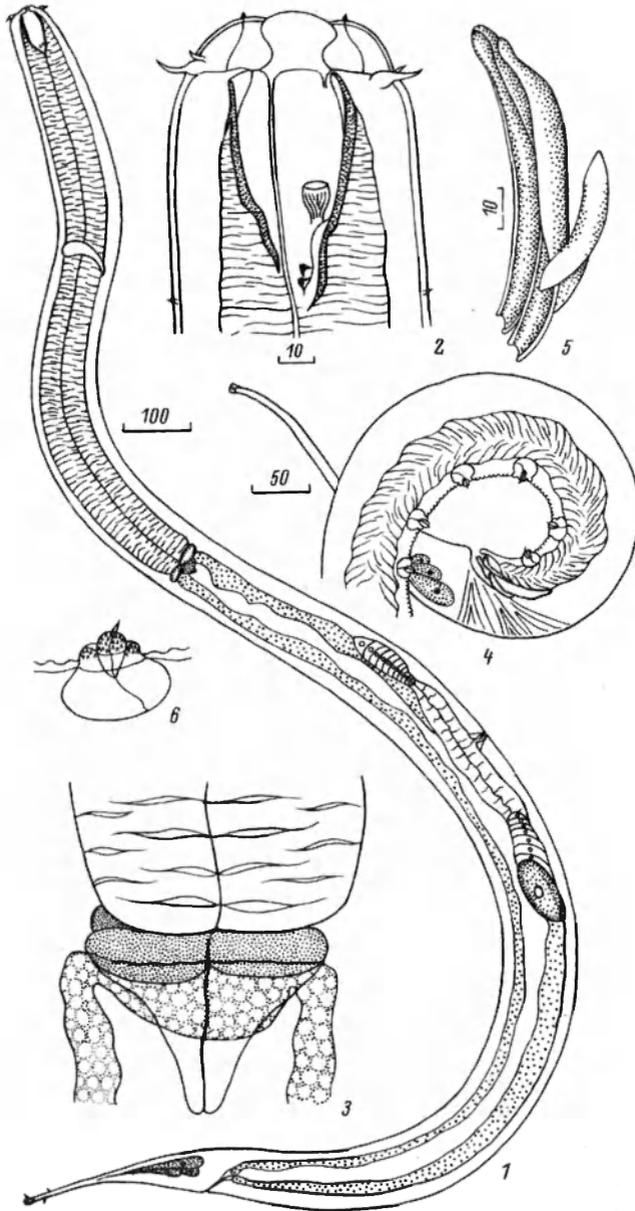
Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение - оз. Медве (*Madüsee*) на северо-западе Польши. Обнаружен в Онежском озере и на литорали восточного берега оз. Байкал; предпочитает илстые грунты.

2. *Paratrilobus expugnator* (*Tsalolichin*, 1976) (рис. 53, табл. I, 1, 2).

Ц а л о л и х и н, 1976a : 346, рис. 1, 1-8 (*Baicalobrilus*); 1981в : 1096 (*Paratrilobus*).

По Цалолыхину, 1976a - ♀ ($n=5$): 4.14-4.92(4.5) мм, $a=31.6-37.0(34.3)$, $b=3.9-4.6(4.3)$, $c=8.2-10.4(9.3)$, $V=50-56(53)\%$; ♂: 4.8 мм, $a=44.1$, $b=5.0$, $c=8.8$, spic. 90 мкм, suppl. 6.

Рис. 52. *Paratrilobus grandipapilloides* (по: Цалолыхин, 1981в).
 1 - общий вид самки, 2 - голова, 3 - эзофаго-интестинальное соединение, 4 - задний отдел самца, 5 - спиккулы и рулек, 6 - супплемент.



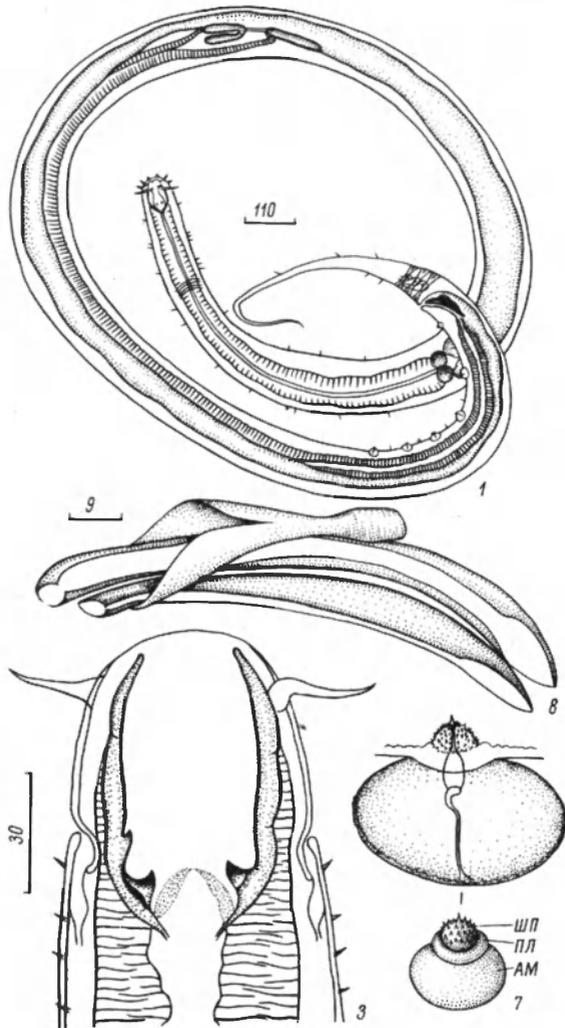
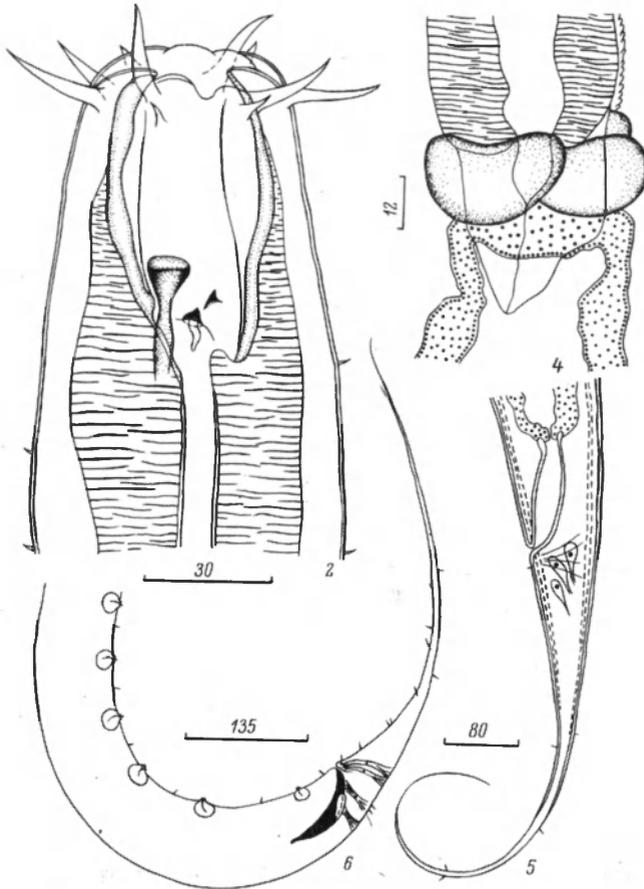


Рис. 53. *Paratrilobus expugnator*.

1 - общий вид самца, 2 - голова латерально, 3 - голова вентрально, 4 - эзофаго-интестинальное соединение, 5 - хвост самки, 6 - задний отдел самца, 7 - супплекменты, 8 - спикулы и рулек.



Продолжение рис. 53.

Головной конец притуплен; ширина головы 51-60(55) мкм. Вестибулюм низкий. Круги головных щетинок сильно сближены; длина больших головных щетинок 25 мкм (1/2 ширины головы), малых 7 мкм. Стома бочкообразная, с мощными стенками толщиной около 3 мкм. Размеры стомы: 70-80 x 32-44 (75 x 38) мкм. VI = 1.9. Онки довольно мощные. Отверстия амфидов расположены несколько ниже уровня середины стомы, диаметр отверстия амфиды 8 мкм. NR=20-23%.

При нитевидном терминусе хвоста субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 1150 мкм, средняя ширина тела 157 мкм, Q_1 = 390-540 мкм, Q_2 = 350-510 мкм. Средняя длина хвоста 500 мкм; хв/ан=5-7.

С а м е ц. Длина пищевода 1058 мкм, ширина тела 125 мкм. Длина супплементарного ряда 447 мкм. Рулек 40 мкм. Длина хвоста 600 мкм; хв/ан=7.5.

М о р ф о л о г и ч е с к о е з а м е ч а н и е. Среди типичных длиннохвостых представителей вида встречаются особи с хвостом, лишенным нитевидного терминуса, и с субтерминальной щетинкой. Все прочие признаки вида у таких особей сохраняются, за исключением более высоких значений индекса „с”. Такие особи чаще встречаются в сублиторальной зоне.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение – профундаль оз. Байкал; илистые грунты.

3. Paratrilobus brevis (Tsalolichin, 1976)
(рис. 54).

Ц а л о л и х и н, 1976а : 348, рис. 1, 9-11 (Baicalobrius); 1981в : 1096 (Paratrilobus).

По Ц а л о л и х и н у, 1976а – ♀ (n=9) : 3.0-4.5(3.4)мм, а =26.2-35.0(30.6), b =3.2-3.9(3.7), c=14.6-18.0(16.3), V = =53-61(55)%; ♂ : 3.3 мм, а=22.0, b=3.9, c=12.2, spic. 77 мкм, suppl. 6.

Головной конец слабо закруглен; ширина головы 58-68(63) мкм; вестибулюм высокий. Круги головных щетинок слиты в один; длина больших головных щетинок 13-16 мкм (1/5 ширины головы), малые головные щетинки ненамного короче больших. Стома обширная, бочкообразная, с очень мощными стенками толщиной более 3 мкм. Размеры стомы 70-78 x 39-48 (74 x 43) мкм; VI =1.7. Онхи мощные, тупые. Отверстия амфидов расположены на уровне середины стомы; диаметр отверстия амфида 6-7 мкм. NR=18-22%.

Субтерминальная щетинка имеется.

С а м к а. Средняя длина пищевода 920 мкм, средняя ширина тела 111 мкм. Синхронных яиц чаще 2; яйца 113-138 x 70-80 (125 x 75) мкм, индекс яйца 1.7. Средняя длина хвоста 208 мкм; хв/ан=2-4.

С а м е ц. Длина пищевода 846 мкм, ширина тела 150 мкм. Длина супплементарного ряда 584 мкм. Рулек 31 мкм. Длина хвоста 270 мкм; хв/ан=4.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение – профундаль оз. Байкал; илистые грунты.

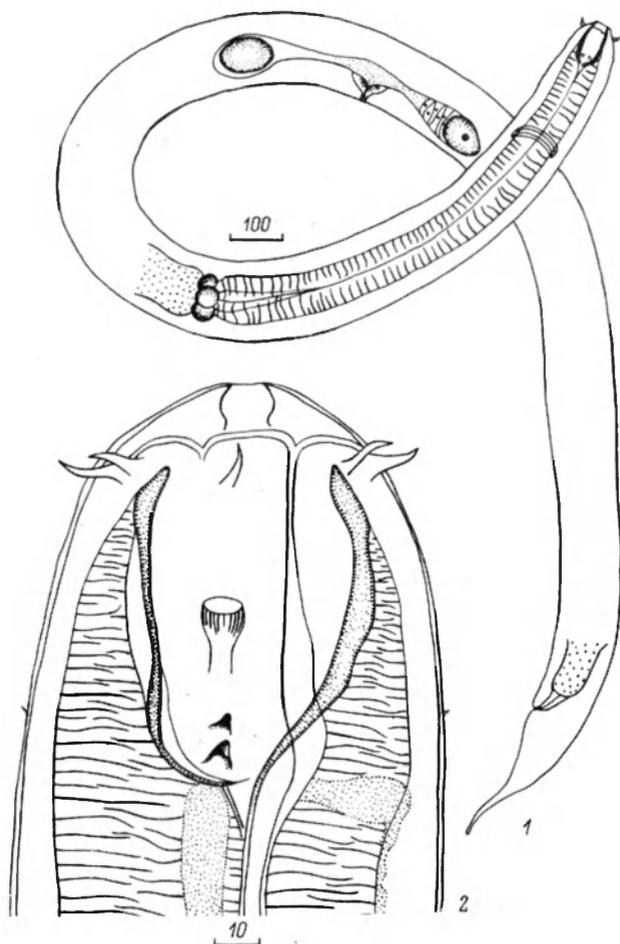


Рис. 54. *Paratrilobus brevis*.

1 - общий вид самки, 2 - голова.

4. *Paratrilobus ponticus* Tsalolichin, 1981
(рис. 55).

Ц а л о л и х и н, 1981в : 1096, рис. 2.

♂ (n=2): 1.9-2.9(2.4) мм, a=21.1-29.0(25.0), b=3.6-4.6
(4.1), c=12.7-21.6(17.2), spic. 73-75 мкм, suppl. 6.

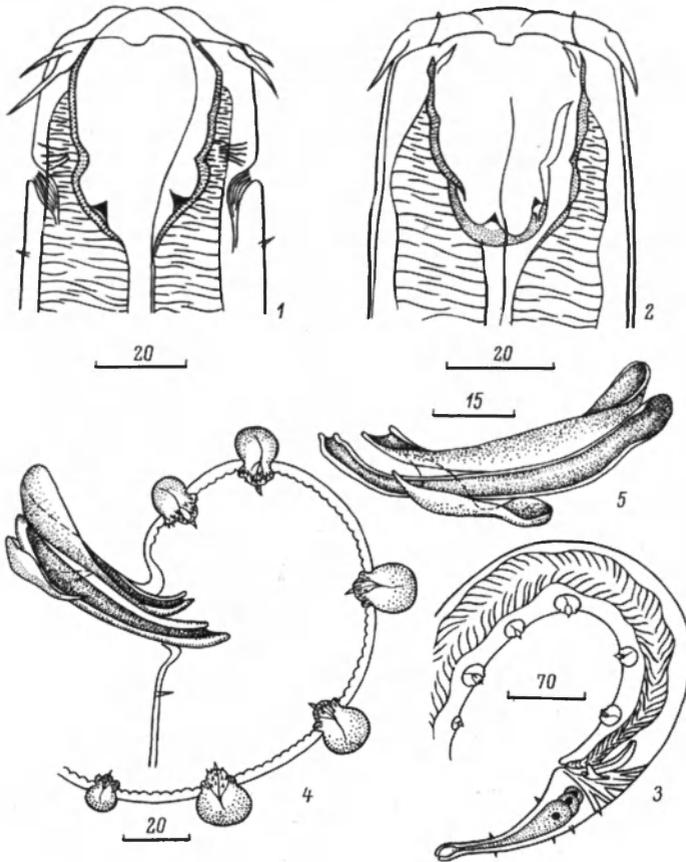


Рис. 55. *Paratrilobus ponticus*.

1 - голова вентрально, 2 - голова латероventрально, 3 - задний отдел самца, 4 - супплементарный аппарат, 5 - спикулы и рулек.

Самки неизвестны.

Головной конец притуплен; ширина головы 39 мкм; вестибулум низкий. Круги головных щетинок слиты в один, длина больших головных щетинок 9 мкм (1/4-1/5 ширины головы). Стома обширная, бочкообразная; стенки стомы тонкие, не более 1.5 мкм. Размеры стомы 44-45 x 30-31 мкм; VI = 1.5. Онхи довольно крупные. Отверстия амфидов расположены ближе к основанию стомы. NR = 26%.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

Средняя длина пищевода 577 мкм, средняя ширина тела 95 мкм. Все супплементы одинаковые, кроме последнего от клоаки, который приблизительно в 2 раза мельче остальных. Расстояния между супплементами практически одинаковые, только между 2-м и 3-м супплементами расстояние несколько превышает остальные. Средняя длина супплементарного ряда 280 мкм. Рулек 31-32 мкм. Средняя длина хвоста 142; хв/ан=2.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - Днепро-Бугский лиман Черного моря; илисто-песчаный грунт.

4. Род QUASIBRILUS Tsalolichin, 1976

Типовой вид *Q. nannostomus* Tsalolichin, 1976, по первоначальному обозначению.

Очень крупные нематоды. Кутикула тонкокольчатая; соматические щетинки малочисленные, короткие. Стома чашевидная, без карманов; 2 очень мелких онха расположены под основанием стомы. Амфиды расположены ниже основания стомы. Пищеводные прикардиальные железы крупные, округлые. Женская половая система дифференцирована, вагина довольно широкая, мускулистая. Семяпровод длинный, семяизвергательный канал мускулистый. Спикулы короткие (в 50 раз короче тела самца), широкие. Супплементы ежевидные, амгула супплементов крупная, округлая; шапочка выдающаяся над поверхностью тела, с хорошо развитым центральным шипом и микрошипами. Число супплементов равно 5. Все супплементы одинаковы по размерам. Расстояния между супплементами одинаковы.

Единственный вид рода обнаружен в оз. Байкал.

1. Quasibrilus nannostomus Tsalolichin, 1976 (рис. 56).

Цаллолихин, 1976а : 349, рис. 2, 1-7.

♂ (n=6) : 3.5-4.8(4.3) мм, а=34.3-42.0(40.8), b=7.1-9.2(7.9), c=12.7-17.1(14.7), suppl. 5, spic. 60-75(68) мкм;
♀ (n=20) : 3.2-5.4(4.7) мм, а=25.3-41.5(30.9), b=5.9-10.0(8.2), c=13.0-16.6(14.3), V=40-48(43)%.

Головной конец слегка заострен; вестибулом огромный; ширина головы 40-45 мкм. Круги головных щетинок сближены; 6 больших головных щетинок расположены ниже 4 малых; длина больших головных щетинок 14 мкм, малых 10 мкм. Стома 13-15 x 14-16 мкм, ее стенки толстые. В гипостомальной части просвета пищевода расположены 2 очень мелких, едва различимых онха. Амфиды расположены значительно ниже стомы, диаметр отверстия амфида около

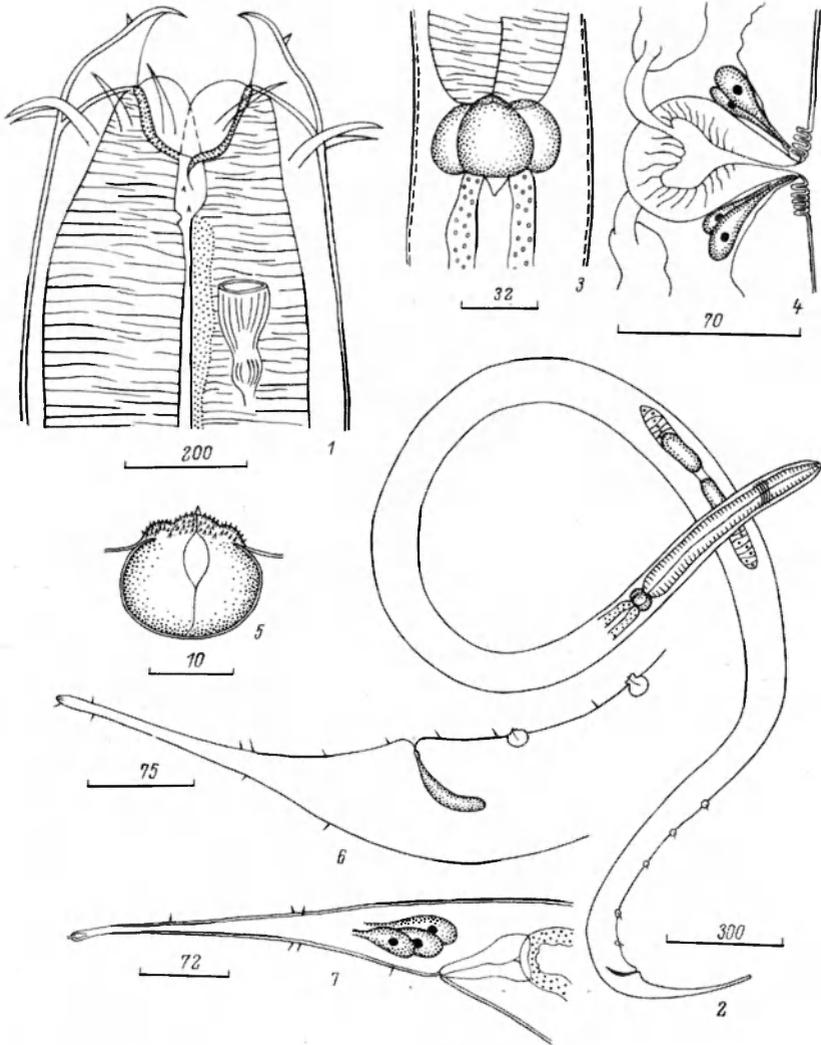


Рис. 56. *Quasibrilus nannostomus*.

1 - голова, 2 - общий вид самца, 3 - эзофаго-интестинальное соединение, 4 - вагина, 5 - суплемент, 6 - хвост самца, 7 - хвост самки.

5 мкм. Пищевод заметно расширяющийся к заднему концу, мускулистый. NR=23-29%.

Субтерминальная щетинка имеется.

С а м к а. Средняя длина пищевода 573 мкм, средняя ширина тела 152 мкм. Кутикула вокруг вульвы складчатая, вагина грушевидная, мускулистая. $Q_1 = Q_2 = 360-450$ мкм, яйцо 120 x 90 мкм, индекс яйца 1.3. Средняя длина хвоста 329 мкм; хв/ан=5-6.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 544 мкм, средняя ширина тела 105 мкм. Семенники массивные, длиной 220-230 мкм. Средняя длина супплементарного ряда 564 мкм. Расстояния между супплементами примерно одинаковые, за исключением промежутка между 2-м и 3-м супплементами („нуль-супплемент“). 1-й супплемент приблизительно в 1.5 раза мельче всех остальных. Рулек двулопастной, ковшевидный, длиной 40 мкм. Средняя длина хвоста 295 мкм; хв-ан=4-5.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение - абиссаль оз. Байкал; илистые грунты.

5. Род LAMUANIA Tsalolichin, 1976

Т и п о в о й в и д *L. orientalis* Tsalolichin, 1976, по первоначальному обозначению.

Кутикула тонкокольчатая; соматические щетинки многочисленные, короткие. Стома округлая, без карманов, но с углублением в основании, в котором расположены 2 небольших онха. Амфиды расположены ниже основания стомы. Пищеводные прикардиальные железы крупные, округлые. Женская половая система дифференцирована, вагина довольно широкая, мускулистая.

Самцы неизвестны.

Единственный вид рода обнаружен в оз. Байкал.

1. *Lamuania orientalis* Tsalolichin, 1976⁵ (рис. 57, табл. I, 4).

Ц а л о л и х и н, 1976а : 350, рис. 2, 8-12.

♀ (n=15) : 2.7-3.1(2.8) мм, а=21.8-31.0(23.0), b=7.2-9.0(7.6), c=14.0-18.2(15.6), V=33-39(36)%.

Самцы неизвестны.

Головной конец закруглен; вестибулум низкий; ширина головы 35-38 мкм. Круги головных щетинок сближены, 6 больших головных щетинок расположены ниже 4 малых; длина больших головных

⁵ pro *L. orientala* (lapsus calami).

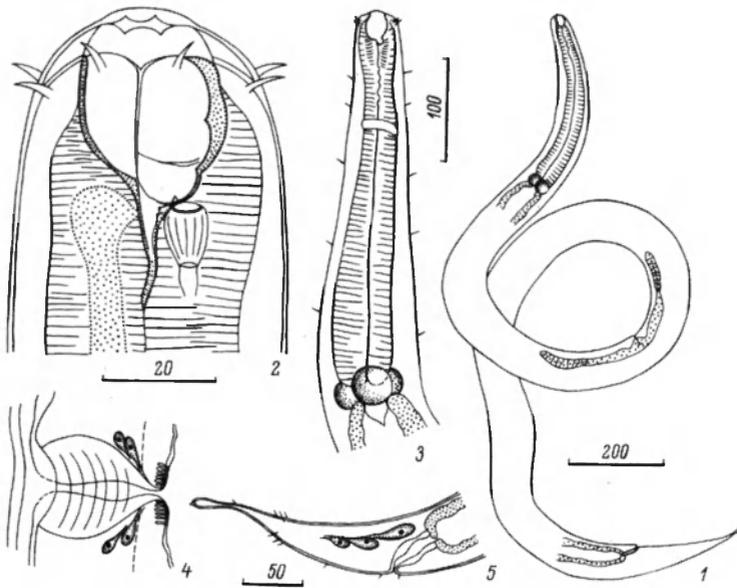


Рис. 57. *Lamuania orientalis*.

1 - общий вид самки, 2 - голова, 3 - трофико-сенсорный отдел, 4 - вагинальный отдел, 5 - хвост самки.

шетинок 6-7 мкм, малых 4-5 мкм. Стома 22-24 x 24-30 мкм. Онхи расположены в углублении буккальной полости. Амфиды расположены под основанием стомы, диаметр отверстия амфида 6-7 мкм. Пищевод расширен в передней части, охватывающей стому, и в заднем отделе. NR=31-33%.

Субтерминальная шетинка отсутствует.

Средняя длина пищевода 368 мкм, средняя ширина тела 121 мкм. Кутикула вокруг вульвы складчатая, вагина грушевидная, мускулистая. $Q_1 = Q_2 = 200-340$ мкм, яйцо 77-70 мкм, индекс яйца 1.1. Средняя длина хвоста 179 мкм; хв/ан=3-4.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - профундаль оз. Байкал; илистые грунты.

6. Род KURIKANIA Tsalolichin, 1976

Типовой вид *K. sibirica* Tsalolichin, 1976, по первоначальному обозначению.

Кутикула тонкокольчатая; соматические шетинки малочисленные, короткие. Стома широкая (ширина превышает глубину), чашевидная,

без карманов. Ткань пищевода не охватывает стому даже в основании. Онхи расположены в основании стомы. Амфиды расположены на уровне основания стомы. Пищеводные прикардиальные железы крупные, округлые. Женская половая система дифференцирована, вагина довольно широкая, мускулистая.

Самцы неизвестны.

Единственный вид рода обнаружен в оз. Байкал.⁶

1. *Kurikania sibirica* Tsalolichin, 1976

(рис. 58, табл. 1, 3).

Ц а л о л и х и н, 1976а : 351, рис. 3.

φ (n=7) : 2.7-3.7(3.3) мм, a=18.2-26.0(23.3), b=5.1-6.9 (6.3), c=14.4-18.3(16.2), V=54-60(56)%.

Самцы неизвестны.

Головной конец притуплен; вестибулум низкий; ширина головы 49-50 мкм. Круги головных щетинок сближены, 6 больших головных щетинок расположены ниже 4 малых; длина больших головных щетинок 8-9 мкм, малых 6-7 мкм. Стома 22-27 x 30-36 мкм; VI=0.6-0.8. Онхи очень плохо различимы. Амфиды расположены на уровне основания стомы, диаметр отверстия амфида около 7 мкм. NR=28-30%.

Субтерминальная щетинка имеется.

Средняя длина пищевода 524 мкм, средняя ширина тела 142 мкм. $Q_1 = Q_2 = 300-400$ мкм. Синхронных яиц 2; яйца 60-90(75) x 90-130(110) мкм; индекс яйца 1.5. Средняя длина хвоста 204 мкм; хв/ан=2.5.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - профундаль оз. Байкал; илистые грунты.

7. Род MESOTOBRIUS Tsalolichin, 1981

Типовой вид *M. ultimus* (Tsalolichin, 1977), по первоначальному обозначению.

Кутикула тонкокольчатая; соматические щетинки короткие, многочисленные. Стома бокаловидная, с одним слабо отделенным от буккальной полости карманом, в котором расположены 2 довольно крупных онха. Прикардиальные пищеводные железы хорошо развиты,

⁶ Лоренцен (Lorenzen, 1981) полагает, что *Kurikania* не является самостоятельным таксоном, а представляет собой раздавленный препарат тобрилюса. Однако в этом случае стенки стомы всегда окружены тканью пищевода, чего нет у *Kurikania*, где пищевод подстилает стому (табл. I, 3).

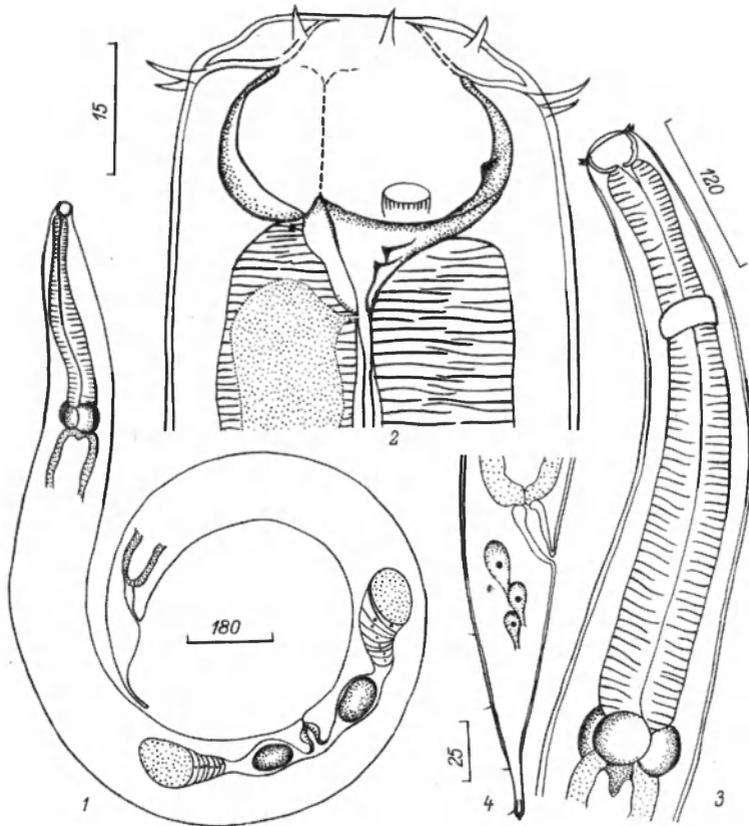


Рис. 58. *Kurikania sibirica*.

1 - общий вид самки, 2 - голова, 3 - трофико-сенсорный отдел, 4 - хвост самки.

округлые или слегка овальные. Женская половая система слабо дифференцирована, вагина довольно узкая, слабомускулистая. Вульва расположена явственно презкваториально ($V=40\%$). Яйца овальной формы, длина яйца почти в 2 раза превышает его ширину. Семяизвергательный канал со слабо развитой мускулатурой. Сликулы короткие (в 50 раз короче тела самца) и не очень широкие. Супплекменты ежевидные, ампула супплекмента крупная, раздвоенная; шапочка выдающаяся над поверхностью тела, с центральным шипом и микрошипиками. Число супплекментов равно 6-8. Все супплекменты одинаковы по размерам. Расстояния между супплекментами приблизительно равны.

Единственный вид рода обнаружен в оз. Байкал.

1. Mesotobrillus ultimus (Tsalolichin, 1977)
(рис. 59).

Ц а л о л и х и н, 19776 : 992, рис. 4 (Tobrillus).

♀ (n=10) : 1.8-2.7(2.3) мм, a=22.9-30.3(26.4), b=4.7-5.9(5.5), c=10.9-12.4(11.2), V=39-43(40)%; ♂ (n=10) : 1.9-2.5(2.2) мм; a=21.1-35.1(27.3); b=5.0-5.7(5.3); c = 11.7-16.4(14.5), suppl. 6-8, spic. 50-54 мкм.

Кутикула тонкая, около 1 мкм, со слабо выраженной кольчатостью и многочисленными соматическими щетинками. Головной конец закруглен. Круги головных щетинок слиты в один, все щетинки приблизительно равной длины - 6-7 мкм (25-30% ширины головы). Буккальная полость бокаловидная, очень слабо отделенная от кармана; общая глубина стомы 21 мкм. Онхи расположены на разных уровнях, расстояние между их вершинами соответствует ширине кармана. Отверстия амфидов расположены на уровне верхней трети стомы, несколько ниже основания головных щетинок, диаметр отверстия амфида 7-8 мкм. NR=30%.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 418 мкм, средняя ширина тела 87 мкм. Яйц 1-2, индекс яйца 1.9. Средняя длина хвоста 200 мкм; хв/ан=4.5.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 415 мкм, средняя ширина тела 80 мкм. Расстояния между супплементами приблизительно одинаковые, иногда расстояние между 1-м и 2-м супплементами превышает таковые между остальными супплементами. Средняя длина супплементарного ряда 275 мкм, диаметр кольца захвата 87 мкм. Средняя длина хвоста 150 мкм; хв/ан=3.5.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а - н и я. Типовое местонахождение - оз. Байкал, Селенгинское мелководье, песчаная литораль.

II. Триба NEOTOBRIINI Tsalolichin, 1981

Онхи находятся на разных уровнях - расстояние между вершинами онхов, как правило, превышает ширину кармана. Спиккулы короткие, но довольно узкие или длинные и тонкие; отношение sp/L у большинства видов выше 0.03. Супплементарный ряд либо не дифференцирован, либо сильно дифференцирован. Семязвергательный канал с мощной, часто спиральной мускулатурой.

8. Род RARITOBRILUS Tsalolichin, 1981

Т и п о в о й в и д *R. steineri* (Micoletzky, 1925), по первоначальному обозначению.

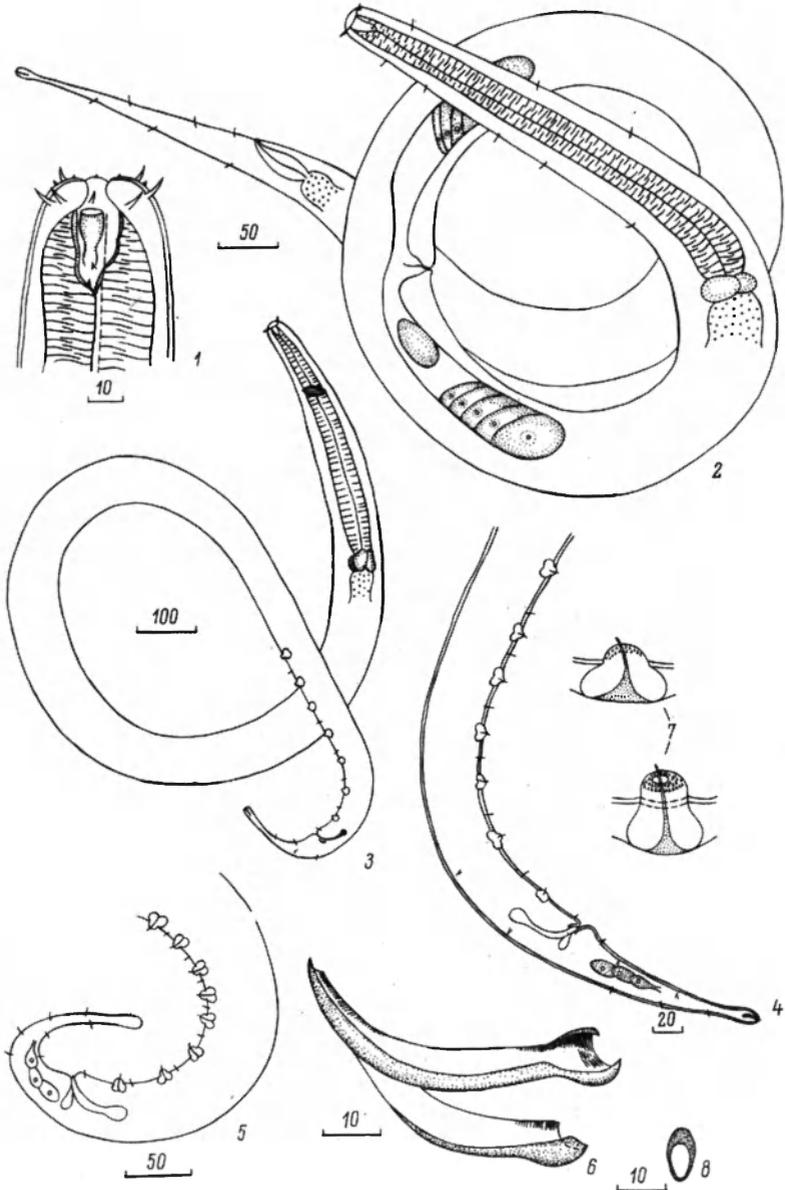


Рис. 59. *Mesotobrilus ultimus*.

1 - голова, 2 - общий вид самки, 3 - общий вид самца, 4, 5 - задний отдел самца (варианты строения супплементарного аппарата), 6 - спикулы, 7 - супплементы, 8 - спермий.

Кутикула с заметно выраженной или слабо выраженной кольчатостью; соматические щетинки короткие и малочисленные. Ширина головы примерно в 1.5 раза уже максимальной ширины тела. Стома с 2 карманами, расположенными друг за другом; буккальная полость бокаловидная, слабо отделенная от переднего кармана, задний карман отделен от переднего широким протоком; в каждом кармане имеется по 1 небольшому онху. Амфиды расположены на уровне основания буккальной полости или ниже. NR=30%. Пищеводные прикардиальные железы хорошо развиты, округлые или слегка овальные. Женская половая система дифференцирована, вагина довольно широкая, с развитой мускулатурой. Вульва расположена экваториально ($V=50\%$). Семяпровод короткий и широкий, семяизвергательный канал длинный, широкий, со слабо выраженной мускулатурой. Спиккулы короткие (в 50 раз короче тела самца) и широкие, с отростком. Супплементы ежевидные, ампула супплементов крупная, округлая, шапочка сильно выдающаяся над поверхностью тела, с хорошо развитым широким центральным шипом, имеющим отросток у основания, и с микрошипиками. Число супплементов в норме равно 6. Все супплементы одинаковы по размерам. Расстояния между супплементами приблизительно одинаковы, за исключением несколько большего расстояния между 2-м и 3-м супплемен-тами.

Представители рода предпочитают илисто-песчаные и илистые грунты пресных водоемов, реже встречаются в реках; распространены в Палеарктике.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- 1(2). Длина тела менее 2 мм . . . 3. R. allophysis (Steiner)
 2(1). Длина тела более 2 мм.
 3(4). Индекс „а“ не более 25; длина супплементарного ряда не более 300 мкм 2. R. scallensis (W.Schneider)
 4(3). Индекс „а“ не менее 40; длина супплементарного ряда не менее 300 мкм 1. R. steineri (Micoletzky)

1. Raritobrilus steineri (Micoletzky, 1925) (рис. 60).

M i c o l e t z k y, 1925 : 140, Fig. 3a-f (Trilobus)
 A n d r a s s y, 1959a : 225 (Tobrilus); 1971 : 243,
 Fig. 1-2. (Tobrilus; переописание по типовому материалу).

Лектотип (Andrassy, 1971), φ : 3.27 мм, $a=41.0$, $b=5.7$, $c=10.3$, $V=46\%$.

По Micoletzky, 1925 - φ ($n=10$): 2.9-4.2(3.53) мм, $a=40.6-53.0(46.7)$, $b=4.8-5.5(5.25)$, $c=11.5-13.2(12.4)$,

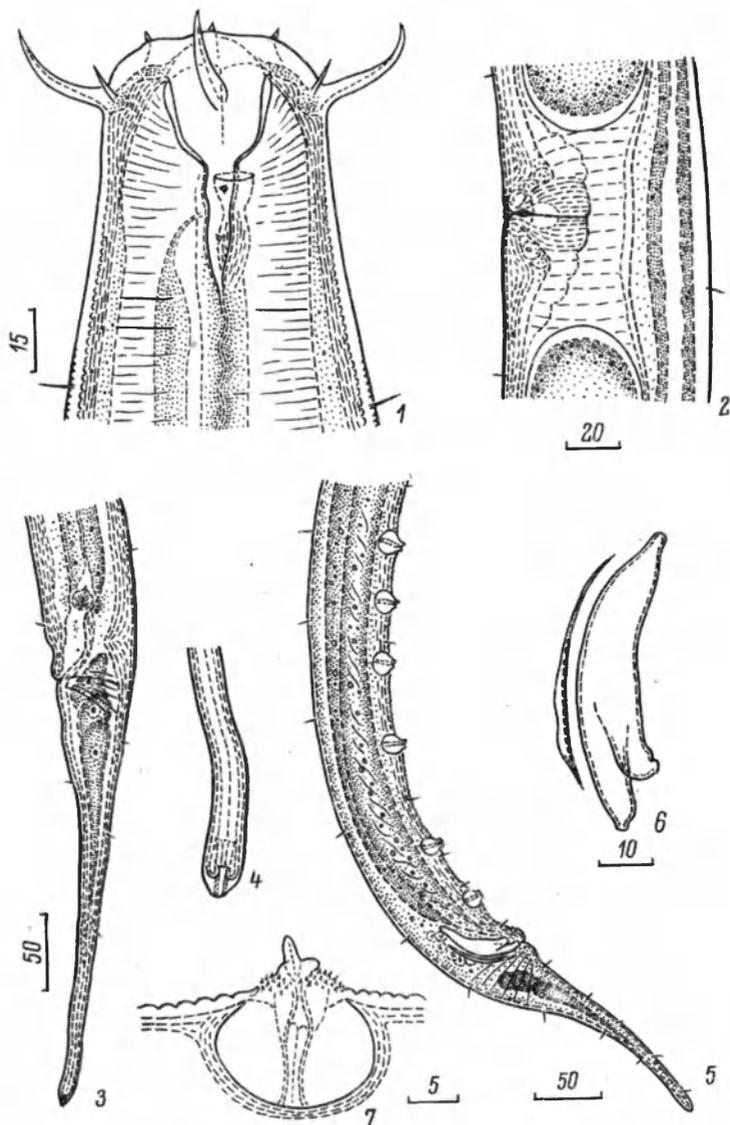


Рис. 60. *Raritobrilus steineri* (по: Andrassy, 1971).

1 - голова, 2 - вагинальный отдел, 3 - хвост самки, 4 - терминус хвоста, 5 - задний отдел самца, 6 - спикула, 7 - супплемент.

$V=45.5-52.5(49.6)\%$; ♂ ($n=10$): $2.44-3.35(2.75)$ мм, $a=44.0-60.0(52.3)$, $b=4.55-5.40(4.93)$, $c=13.4-18.7(16.7)$, suppl. 6, spic. 51-56 мкм.

Кутикула толстая, 2-3 мкм; соматические щетинки малочисленные; кольчатость кутикулы заметно выражена. Головной конец тупой. Круги головных щетинок слиты в один; длина больших головных щетинок 22-25 мкм у самцов и 25-27 у самок (45-55% ширины головы), длина малых щетинок 10-12 мкм. Буккальная полость воронковидная, глубина карманов несколько превышает глубину буккальной полости; общая глубина стомы 53-56 мкм. Расстояние между вершинами онхов 16 мкм (превышает ширину карманов). Отверстия амфидов расположены на уровне границы буккальной полости и карманов или несколько ниже, диаметр отверстия амфида около 10 мкм. Пищеводные прикардиальные железы очень крупные: 29-37 мкм. NR=28-32(29)%.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 672 мкм, средняя ширина тела 75 мкм. Синхронных яиц 2; яйца 80-100 x 36-58(90 x x 47) мкм, индекс яйца 1.9. Средняя длина хвоста 287 мкм; хв/ан=4-6.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 557 мкм, средняя ширина тела 52 мкм. Количество супплементов варьирует от 4 до 7, но, как правило, 6. Расстояние между 2-м и 3-м супплементами почти в 2 раза превышает таковое между остальными супплементами („нуль-супплемент“). Средняя длина супплементарного ряда 346 мкм, диаметр кольца захвата 110 мкм. Спиккулы широкие, рулек узкий, по длине ненамного короче спиккул. Средняя длина хвоста 168 мкм; хв/ан=3-5.

Представители шведской популяции (Andrassy, 1967) отличаются относительно более коротким хвостом (σ : $c=14.0-16.5$; ♂: $c=18.0-21.0$).

От других видов отличается наибольшей длиной и стройностью тела (индекс „а“, как правило, не ниже 40) и соотношением размеров головных щетинок.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - о-в Зеландия, оз. Эстремзее (Дания). Редкие находки в Европе и единственная в Сев. Африке (Riemann, 1972); песчаные и слабозаиленные грунты пресных водоемов.

2. Raritobrilus scallensis (W. Schneider, 1925) (рис. 61).

W. S c h n e i d e r, 1925 : 552, Fig. 1c-e, 2a (Trilobus gracilis subsp.); 1939 : 66 (Trilobus); A n d r a s s y, 1959a : 225 (Tobrilus).

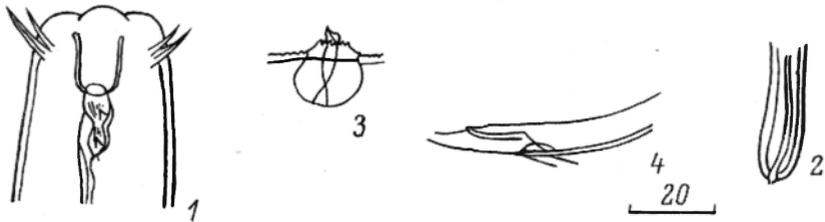


Рис. 61. *Raritobrilus scallensis* (по: W. Schneider, 1925).

1 - голова, 2 - терминус хвоста, 3 - супплемент, 4 - спикула.

По W. Schneider, 1925 - ♀ (n=2): 2.305-2.7(2.5) мм, a=19.3-24.0(21.6), b=4.2-4.8(4.5), c=8.5-9.5(9.0), V=50-56(53)%; ♂ (n=2): 1.865-2.217(2.04) мм, a=20.0-22.8(21.4), b=4.0-4.4(4.2), c=10.6-15.2(12.9), suppl. 6, spic. ?.

Головной конец тупой. Круги головных щетинок тесно сближены, малые головные щетинки расположены едва заметно выше больших; длина больших головных щетинок составляет приблизительно 45% ширины головы, малые щетинки на 1/3 короче больших. Буккальная полость бокаловидная, глубина карманов соответствует глубине стомы. Расстояние между вершинами онхов равно ширине карманов. Отверстие амфиодов расположено на уровне границы буккальной полости и карманов.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 555 мкм, средняя ширина тела 116 мкм, средняя длина хвоста 287 мкм.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 486 мкм, средняя ширина тела 95 мкм. Расстояние между 2-м и 3-м супплементами в 1.5-2 раза превышает таковые между остальными супплементами („нуль-супплемент“). Последний от клоаки супплемент более мелкий, чем остальные. Средняя длина супплементарного ряда 262 мкм, диаметр кольца захвата 83 мкм. Средняя длина хвоста 158 мкм.

Очень близок к *R. steineri*, от которого отличается более толстым телом, соотношением размеров головных щетинок, спикулами с менее выраженным отростком и деталями строения супплементарного аппарата.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение - оз. Шаль, расположенное на границе между ФРГ и ГДР.

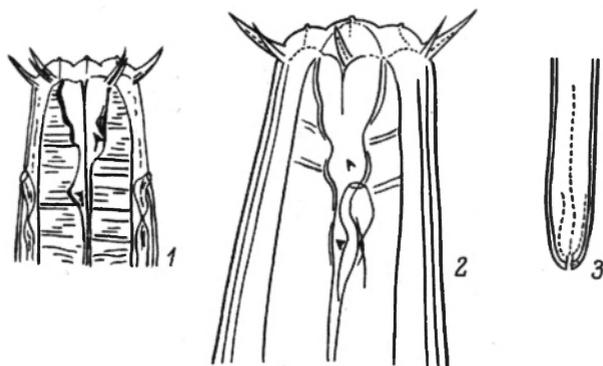


Рис. 62. *Raritobrilus allophysis* (1 - по: Steiner, 1919; 2, 3 - по: Micoletzky, 1925).

1 - голова вентрально, 2 - голова латерально, 3 - терminus хвоста.

3. *Raritobrilus allophysis* (Steiner, 1919) (рис. 62)

Steiner, 1919 : 200, Fig. 3a-b (*Trilobus gracilis* var.); Micoletzky, 1925 : 144, Fig. 5a-c (*Trilobus*); Andrassey, 1959a : 224 (*Tobrilus*).

По Steiner, 1919 - σ : 1.728 мм, $a=21.9$, $b=4.6$, $c=7.05$, $V=44.7\%$.

По Micoletzky, 1925 - σ ($n=6$) : 1.46-1.75(1.6) мм, $a=21.0-26.6(23.3)$, $b=4.0-4.8(4.3)$, $c=6.1-6.9(6.8)$, $V=45-50(47)\%$.

С а м к а. Кутикула с заметной кольчатостью; соматические щетинки малочисленны. Головной конец тупой. Круги головных щетинок слиты в один; длина больших головных щетинок составляет $1/2$ ширины головы, длина малых щетинок на $1/3$ меньше больших. Буккальная полость воронковидная, глубина карманов несколько превышает глубину буккальной полости. Расстояние между вершинами онхов в 3 раза превышает ширину карманов. Отверстия амфидов расположены на уровне заднего онха или между онхами. Средняя длина пищевода 372 мкм, средняя ширина тела 69 мкм. Яиц 1 или 2; размеры яйца 79-90 x 44-55 (86 x 49) мкм, индекс яйца 1.6. Средняя длина хвоста 235 мкм.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

Все известные находки самцов этого вида недостоверны, так как никто из авторов (Stefanski, 1924; Wu, Hoeppli, 1929; Zullini, 1973a) не привел рисунка самца и не описал его достаточно подробно; кроме этого, данные разных авторов весьма расходятся между собой.

Самый мелкий представитель рода с относительно длинным хвостом и низко расположенными амфидами.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - Невшатальское озеро (Швейцария). Неоднократно обнаруживался в Европе. Указание на обнаружение в устье Невы (Филиппев, 1929) вызывает сомнение, так как на рисунке изображен явно другой вид.

9. Род EPITOBRIUS Tsalolichin, 1981

Типовой вид *E. meyli* Tsalolichin, 1981, по первоначальному обозначению.

Кутикула тонкоколючатая; соматические щетинки малочисленные, короткие. Ширина головы почти в 3 раза уже максимальной ширины тела. Стома с 1 карманом; буккальная полость бокаловидная, в середине ее расположен крупный дорсальный онх; второй онх находится в кармане, четко отделенном от буккальной полости. Пищеводные прикардиальные железы округлые. Женская половая система дифференцированная; вагина узкая, вагинальная мускулатура развита слабо; яйца овальной формы. Семяпровод длинный, довольно толстый, семяизвергательный канал мощный, с хорошо развитой поперечной мускулатурой. Спикеры довольно длинные (приблизительно в 30 раз короче тела самца) и узкие. Супплексы ежевидного типа, ампула супплекса крупная, округлая, с несколько вытянутым горлом, шапочка выдающаяся над поверхностью тела, с хорошо развитым центральным шипом и мелкими склероциями. Число супплексов равно 6. Все супплексы почти одинаковы по размерам. Расстояния между супплексами одинаковые.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- 1(2). Длина тела более 2 мм 2. *E. setosus* (Altherr)
 2(1). Длина тела менее 2 мм.
 3(4). Индекс „с“ не выше 4 3. *E. flagellatus* (Andrassy)
 4(3). Индекс „с“ выше 4.
 5(6). Длина больших головных щетинок около 1/2 ширины головы
 1. *E. meyli* Tsalolichin
 6(5). Длина больших головных щетинок около 1/4 ширины головы
 4. *E. parvipapillatus* (Kreis)

1. *Epitobrilus meyli* Tsalolichin, 1981 (рис. 63).

Мейл, 1957a: 34, fig. 10-11 (*Trilobus graciloides*); Цалолыхин, 1981r: 1311, рис. 4.

Голотип, ♂: 1.58 мм, a=33.0, b=5.5, c=11.8, spic. 44 мкм, suppl. 6.

Паратипы - ♂ (n=3): 1.42-1.63(1.55) мм, a=29.0-35.4 (31.5), b=5.2-6.0(5.5), c=9.9-11.6(11.0), spic. 44-51 (46) мкм, suppl. 6; ♀ (n=3): 1.55-1.62(1.58), a=25.5-26.2(25.9), b=5.1-5.5(5.2), c=8.7-10.1(9.4), V=45-48(47)%.

Головной конец округлый; ширина головы 20-25 мкм. Круги головных щетинок сближены, 4 малые щетинки расположены выше 6 длинных; длина больших головных щетинок 9-10 мкм (около 1/2 ширины головы). Стома бокаловидная, шириной 10-12 мкм, глубина стомы вместе с карманом 20-26 мкм. Расстояние между вершинами онхов 9-10 мкм. Онхи массивные, с округлыми вершинами, дорсальный (передний) онх крупнее латероventрального. Амфиды расположены на уровне нижнего отдела буккальной полости, диаметр отверстия амфиды 5-6 мкм. NR =36-40(39)%.

Субтерминальная щетинка имеется.

С а м к а. Средняя длина пищевода 301 мкм, средняя ширина тела 61 мкм. Вагина цилиндрическая, с хорошо развитой мускулатурой. $Q_1 = 155-187$ мкм, $Q_2 = 213-239$ мкм. Яйцо 1: 76 x x 27 мкм, индекс яйца 2.8. Средняя длина хвоста 166 мкм; хв/ан=4.5.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 283 мкм, средняя ширина тела 49 мкм. Все супплементы одинаковых размеров, за исключением 1-го от клоаки - более мелкого. Расстояния между супплементами одинаковые, средняя длина супплементарного ряда 228 мкм. Семенники парные, расположены несколько выше середины тела; семяпровод тонкий; семенной пузырек находится на уровне середины супплементарного ряда; семяизвергательный канал мускулистый, длиной до 1/2 супплементарного ряда. Рулек 14-15 мкм. Средняя длина хвоста 140 мкм; хв/ан=4.

Т а к с о н о м и ч е с к о е з а м е ч а н и е. Впервые вид был отмечен Мейлом (Meyl, 1957a) в оз. Танганьика, но определен по 1 самке как *Trilobus graciloides* Daday, 1908. Правда, Мейл отмечает несовпадения своего экземпляра с указанным видом, что очень четко подтверждают рисунки.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение - оз. Танганьика, Вост. Африка.

2. *Epitobrilus setosus* (Altherr, 1963) (рис. 64).

А l t h e r r , 1963 b : 17, fig. 5 (*Tobrilus*);
L o o f , R i e m a n n , 1976 : 43, fig. 2 (*Tobrilus* - переописание).

По Loof, Riemann, 1976 - ♀ : 2.19-2.21 мм, a=30.0-33.0, b=4.8-5.2, c=8.3-9.1, V=48-51%; ♂ : 1.8 мм, a=40.0, b=4.7, c=11.2, suppl. 6, spic. 51 мкм.

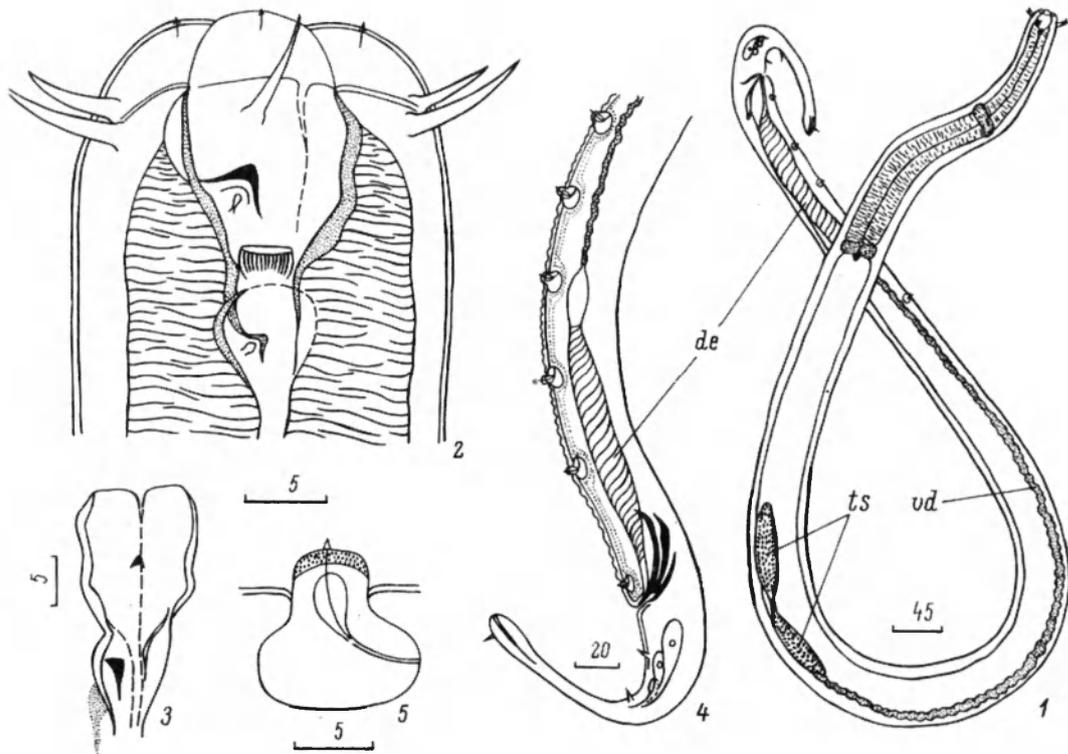


Рис. 63. *Epitobrillus meylli*.

1 - общий вид самца, 2 - голова, 3 - стома, 4 - задний отдел самца, 5 - супплемент.

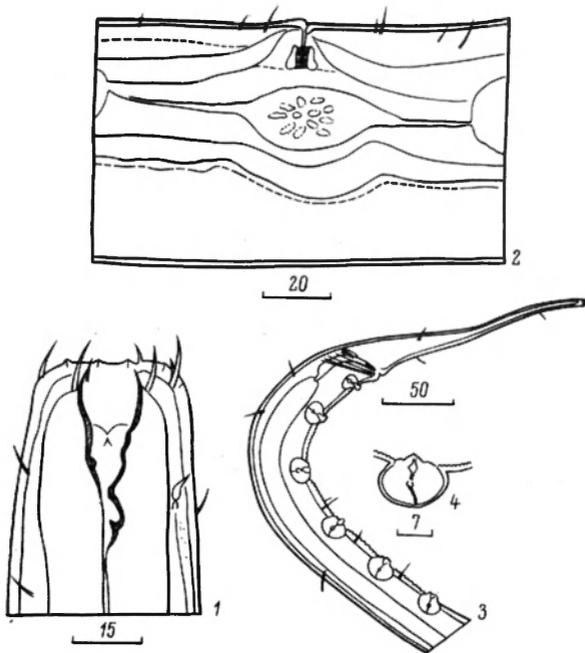


Рис. 64. *Epitobrilus setosus* (по: Altherr, 1963).

1 - голова, 2 - вагинальный отдел, 3 - задний отдел самца, 4 - супплемент.

Кутикула с плохо заметной кольчатостью и многочисленными соматическими щетинками длиной до 12–15 мкм. Головной конец тупой; ширина головы 30 мкм. Головные щетинки расположены в 2 отдельных круга и направлены вперед; длина больших головных щетинок 12 мкм (40% ширины головы), малых 4–5 мкм. Буккальная полость целиком слита с передним карманом, задний карман отделен от переднего довольно широким протоком; онхи крупные, расстояние между их вершинами 15 мкм; общая глубина стомы 35–38 мкм. Отверстия амфидов расположены на уровне переднего кармана. NR=30%.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 440 мкм, средняя ширина тела 70 мкм. В области вульвы имеются многочисленные длинные соматические щетинки. Средняя длина хвоста 253 мкм; хв/ан=6–7.

С а м е ц. Длина пищевода 383 мкм, ширина тела 45 мкм. Супплементы крупные, почти одинаковых размеров, с едва заметной

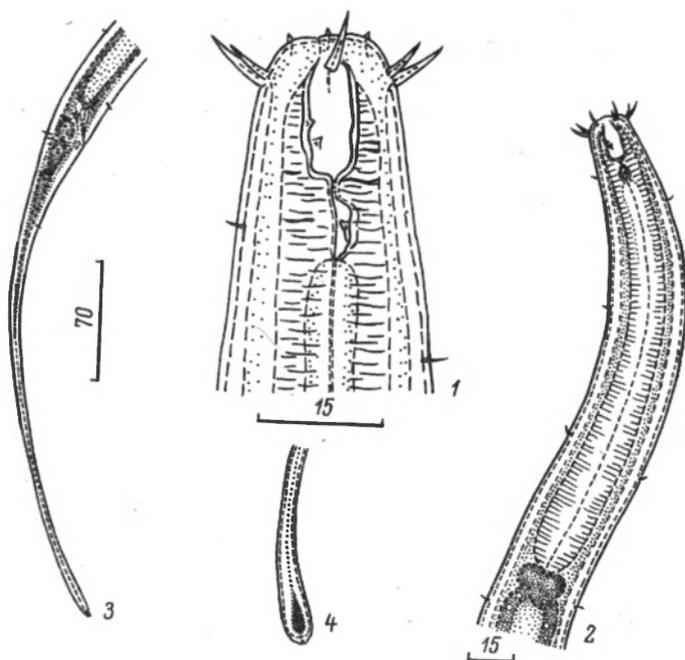


Рис. 65. *Epitobrilus flagellatus* (по: Andrassy, 1963).

1 - голова, 2 - трофико-сенсорный отдел, 3 - хвост самки, 4 - терминус хвоста.

тенденцией к увеличению в сторону от клоаки; ближайший к клоаке супплемент в 1.5 раза мельче прочих. Расстояния между супплементами одинаковые, только между 3-м и 4-м супплементами расстояние несколько больше, чем между остальными. Длина супплементарного ряда 200 мкм, диаметр кольца захвата 64 мкм. Длина спикул 42 мкм по хорде и 51 мкм вдоль оси спикулы. Длина хвоста 161 мкм.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - Аргентина, провинция Рио-Негро; грунт рек и озер.

3. *Epitobrilus flagellatus* (Andrassy, 1963) (рис. 65).

Andrassy, 1963 : 257, Abb. 9 (*Tobrilus*).

По Andrassy, 1963 - ♀ (n=2): 0.96-1.04(1.0) мм, a=27.0-34.1(30.55), b=4.2-5.0(4.6), c=3.4-3.9(3.6), V=43.0-45.2(44

Самцы неизвестны.

Кутикула очень тонкокольчатая. Головной конец закруглен. Круги головных щетинок сближены; малые головные щетинки расположены несколько выше больших; длина больших головных щетинок 7 мкм (50% ширины головы). Ширина головы 13 мкм. Буккальная полость почти с параллельными стенками, бочкообразная, полностью слита с передним карманом; задний карман обширный, резко отделен от буккальной полости; общая глубина стомы 27–30 мкм. Расстояние между вершинами онхов соответствует глубине буккальной полости. Рядом с передним онхом, расположенным в буккальной полости (результат слияния ее с передним карманом), стенка стомы имеет онхообразный выступ. Положение амфида не установлено.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

Средняя длина пищевода 217 мкм, средняя ширина тела 33 мкм. Яйцо 60 x 35 мкм, индекс яйца 1.7. Средняя длина хвоста 277 мкм; хв/ан=12–13.

Распространение и места обитания. Типовое местообитание – Аргентина, провинция Рио-Негро; почва на высоте 720–1150 м над ур. м.

4. *Epitobrillus parvipapillatus* (Kreis, 1932) (рис. 66).

K r e i s, 1932 : 67, fig. 4 (Trilobus).

φ (n=5) : 1.3–1.9(1.5) мм, a=30.5–37.2(34.3), b=5.2–6.2(5.6), c=7.1–12.9(9.5), V=41–45(43)%; σ : 1.3 мм, a=32.5, b=5.2, c=9.9, suppl. 6, spic. 25 мкм.

Головной конец закруглен; ширина головы 17 мкм. Головные щетинки расположены в 2 круга: 4 малые щетинки выше 6 больших; длина больших головных щетинок 4–5 мкм (1/4 ширины головы). Стома с 1 карманом. Дорсальный онх массивный, субвентральный – маленький. Амфиды расположены на уровне границы буккальной полости и кармана. NR=39%.

Субтерминальная щетинка имеется.

С а м к а. Средняя длина пищевода 268 мкм, средняя ширина тела 44 мкм. Яйца 44 x 31 мкм, индекс яйца 1.4. Средняя длина хвоста 158 мкм.

С а м е ц. Длина пищевода 250 мкм, ширина тела 40 мкм. Супплекменты очень маленькие, полностью погруженные под кутикулу, расположены в 2 группы; 3 ближайших к клоаке супплекмента мельче остальных. Длина хвоста 131 мкм.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение – Парагвай; пресные воды.

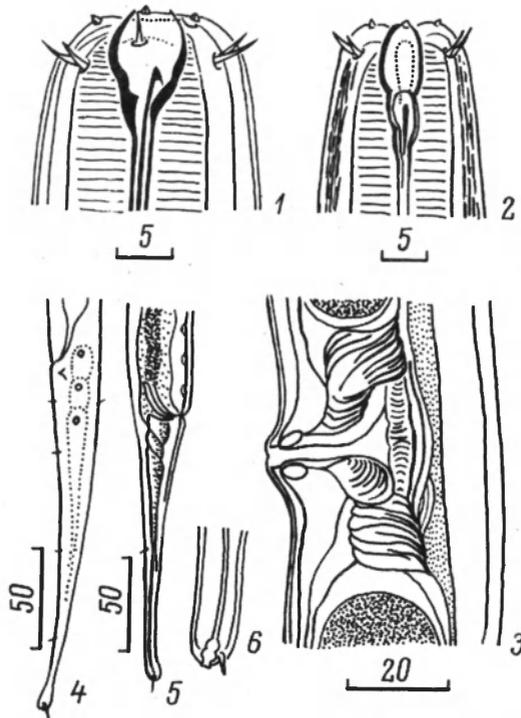


Рис. 66. *Epitobrilus parvipapillatus* (по: Kreis, 1932).

1 - голова самки, 2 - голова самца, 3 - вагинальный отдел, 4 - хвост самки, 5 - хвост самца, 6 - терминус хвоста.

10. Род MACROTOBRILUS Tsalolichin, 1981

Типовой вид *M. elephas* (Andrassy, 1964), по первоначальному обозначению.

Очень крупные нематоды. Кутикула тонкокольчатая; соматические щетинки короткие, многочисленные. Стома воронковидная, слитая с невыраженными карманами, в которых на расстоянии друг от друга вдоль продольной оси тела расположены 2 крупных онха. Женская половая система дифференцирована, вагина очень широкая, мускулистая. Вульва расположена экваториально. Яйца овальной формы. Семяизвергательный канал мускулистый. Спикулы довольно длинные (в 30 раз короче тела самца) и широкие. Супплементы ежевидные, ампула супплемента очень крупная, округлая; шапочка сильно выдающаяся над поверхностью тела, с огромным центральным шипом и микрошипами. Число супплементов более 6. Все

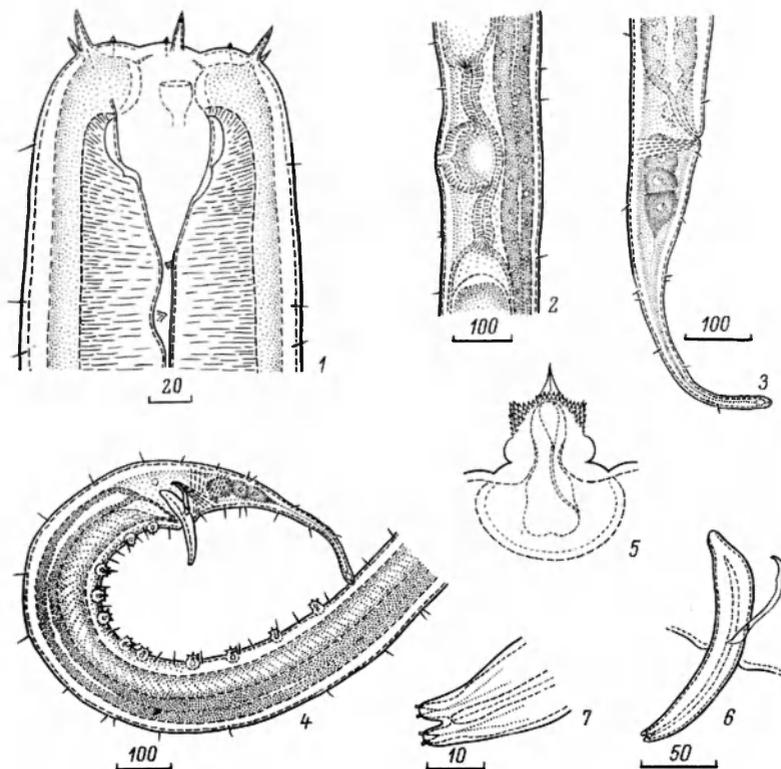


Рис. 67. *Macrotrbrilus elephas* (по: Andrassy, 1964).

1 - голова, 2 - вагинальный отдел, 3 - хвост самки, 4 - задний отдел самца, 5 - супплемент, 6 - спикула, 7 - дистальный конец спикулы.

супплементы почти одинаковы по размерам. Расстояния между супплементами приблизительно равные.

Единственный вид рода обнаружен в Африке.

1. *Macrotrbrilus elephas* (Andrassy, 1964) (рис. 67).

Andrassy, 1964b : 18, Abb. 6-7 (*Tobrilus*).

По Andrassy, 1964b - ♀: 5.29-6.82(6.05) мм, а=34.1-41.4(37.7), b=5.3-6.1(5.7), c=11.5-13.0(12.2), V=46.5-52.3(49)%; ♂: 3.73-4.34(4.03), а=27.3-39.5(33.4), b=4.2-5.0(4.6), c=12.1-14.0(13.05), suppl. 9-13, spic. 136-145 (140) мкм.

Кутикула с очень тонкой кольчатостью и многочисленными соматическими щетинками; толщина кутикулы 1,2–1,5 мкм. Головной конец закруглен. Оба круга головных щетинок расположены на вершине головы и направлены вперед; длина больших головных щетинок 17–20 мкм (около 20% ширины головы). Буккальная полость воронковидная, сливающаяся с очень слабо выраженными карманами; общая глубина стомы 87–94 мкм. Онхи расположены на разных уровнях, расстояние между их вершинами в 2–3 раза превышает ширину кармана. Отверстия амфидов расположены на уровне верхней части буккальной полости, в области губ; диаметр отверстия амфиды около 15 мкм.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 1061 мкм, средняя ширина тела 160 мкм. Количество синхронных яиц 1–2 или 3–4; яйца 160–200 x 103–135 (180 x 119) мкм, индекс яйца 1,5. Средняя длина хвоста 496 мкм; хв/ан=5–7.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 876 мкм, средняя ширина тела 121 мкм. Количество супплементов колеблется от 9 до 13, но, как правило, не выходит за пределы 9–11. Все супплементы почти одинаковы по размеру, только 2 ближайших к клоаке супплементов несколько мельче остальных. Расстояния между супплементами немного увеличиваются по мере удаления от клоаки, начиная от 3–го супплементов; расстояние между 2–м и 3–м супплементами превышает таковое между другими ближайшими супплементами. Средняя длина супплементарного ряда 580 мкм, диаметр кольца захвата 185 мкм.

Спикулы слегка раздвоены на дистальном конце; рулек тонкий, 43–53 мкм в длину. Средняя длина хвоста 309 мкм; хв/ан=3–4.

Р а с п р о с т р а н е н и е и **м е с т а** **о б и т а н и я.** Типовое местонахождение – Центр. Кения (Вост. Африка); обнаружен также в Южн. Африке (Andrassy, 1970); грунт рек, почва, мхи.

11. Род BREVITOBRIUS Tsalolichin, 1981

Т и п о в о й **в и д** *B. stefanskii* (Micoletzky, 1925), по первоначальному обозначению.

Мелкие нематоды: средняя длина тела около 1,6 мм. Кутикула визуально гладкая или явственно кольчатая; соматические щетинки немногочисленные, но довольно длинные. Ширина головы почти в 3 раза уже максимальной ширины тела. Головные щетинки у подавляющего большинства видов короткие и составляют не более 25% от ширины головы. Стома с 2 карманами, расположенными друг за другом; буккальная полость бокаловидная, отчетливо отделенная от переднего кармана; задний карман отделен от переднего узким протоком; в каждом кармане имеется по 1 довольно крупному

онху. Амфиды расположены на уровне основания буккальной полости или выше. NR =33-40(37)%. Пищеводные прикардиальные железы хорошо развиты, крупные, выраженной овальной формы или округлые. Женская половая система слабо дифференцирована, вагина узкая или широкая, слабомускулистая. Вульва расположена слегка преэкваториально ($V=46\%$). Количество синхронных яиц колеблется от 2 до 6; яйца овальной формы, длина яйца в 1.5-2 раза превышает его ширину. Семяпровод широкий и длинный, семяизвергательный канал с выраженной мускулатурой. Спиккулы короткие (как правило, в 40 раз короче тела самца) и довольно широкие. Супплекменты ежевидного типа, но без микрошипиков, ампула супплекмента крупная, округлая, с несколько вытянутым горлом; шапочка сильно выдающаяся над поверхностью тела, с коротким центральным шипом и дополнительными склероциями (без микрошипиков). Число супплекментов равно 6. Все супплекменты одинаковы или почти одинаковы по размерам. Расстояния между супплекментами одинаковые.

Представители рода встречаются в илистых грунтах пресных водоемов и, как исключение, в солоноватых, довольно часто обнаруживаются во влажной почве. Распространение в основном приурочено к субтропической зоне.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- 1(4). Головные щетинки очень короткие, не более $1/6$ ширины головы.
- 2(3). Карманы стомы широкие, передние головные щетинки в виде конусовидных выростов; супплекменты крупные, спиккулы без выростов 8. B. findeneggi (Schiemer)
- 3(2). Карманы стомы узкие, передние головные щетинки типичной формы; супплекменты мелкие, спиккулы с выростом на проксимальном конце 4. B. confusus (Khera)
- 4(1). Головные щетинки длиннее $1/6$ ширины головы.
- 5(8). Длина самок более 2 или около 2 мм.
- 6(7). Индекс „V” не выше 40 7. B. consimiloides (Altherr)
- 7(6). Индекс „V” выше 45 5. B. graciloides (Daday)
- 8(5). Длина самок около 1.5 мм или ненамного более.
- 9(14). Субтерминальная щетинка отсутствует.
- 10(13). Отношение длины хвоста к анальному диаметру у самок выше 6.
- 11(12). Амфид на уровне середины стомы, диаметр отверстия амфиды составляет $1/4$ ширины головы 6. B. malayanus (W. Schneider)

- 12(11). Амфид расположен на уровне верхней трети стомы, диаметр отверстия амфида менее $1/5$ ширины головы
 3. B. sexsetiferous (Khera)
 13(10). Отношение длины хвоста к анальному диаметру у самок ниже 6 2. B. vibratus (Sukul)
 14(9). Субтерминальная щетинка имеется
 1. B. stefanskii (Micoletzky)
 1. Brevitobrilus stefanskii (Micoletzky, 1925) (рис. 68).

D i t t l e v s e n, 1921 : 65 (*Trilobus grandipapillatus*);
 M i c o l e t z k y, 1925 : 142, Fig. 4a-e (*Trilobus*), 143
 (*Trilobus stefanskii paludicola*); Ф и л и п ь е в, 1928 :
 97, рис. 4 (*Trilobus paludicola*); 1929 : 690 (*Trilobus
 stefanskii stenurus*); W. S c h n e i d e r, 1939 : 66
 (*Trilobus gracilis consimilis*); A n d r a s s y, 1959a :
 225 (*Tobrilus*), 224 (*Tobrilus consimilis*); 1971 : 249,
 Abb. 4-5 (*Tobrilus stefanskii* — переописание по типовому ма-
 териалу).

Лектотип (Andrassy, 1971), ♀ : 1.53 мм, a=25.0, b=5.7,
 c=7.6, V=47%.

По Andrassy, 1971 - ♀ (n=7) : 1.30-1.64(1.47) мм, a=
 =28.0-34.0(31.0), b=5.2-6.0(5.6), c=7.0-9.0(8.0), V=42-
 47(44.5)%; ♂ (n=8) : 1.16-1.64(1.40) мм, a=26.0-30.0(28.0),
 b=4.5-6.0(5.25), c=8.9-10.1(9.5), suppl. 6, spic. 35 мкм.

Кутикула толщиной 1.5-1.6 мкм, на хвосте до 3 мкм; кольча-
 тость не выражена; соматические щетинки довольно длинные. Голов-
 ной конец закруглен; ширина головы 20-23 мкм. Круги головных
 щетинок тесно сближены. Длина больших головных щетинок 5-6 мкм
 (в среднем 25% ширины головы), малые головные щетинки несколь-
 ко короче. Буккальная полость бокаловидная, четко отделена от кар-
 манов. Карманы хорошо выражены, округлой формы, разделены
 между собой узким протоком. В каждом кармане имеется по 1 хо-
 рошо развитому онху; расстояние между вершинами онхов 11-13 мкм;
 общая глубина стомы 32-35 мкм. Отверстия амфидов расположены
 на уровне границы буккальной полости и переднего кармана или
 несколько ниже. Диаметр отверстия амфида около 6 мкм. NR= 38%.

Субтерминальная щетинка имеется.

С а м к а. Средняя длина пищевода 262 мкм, средняя ширина
 тела 47 мкм. Количество синхронных яиц колеблется от 2 до 6;
 яйца 47-50 х 26-30 (48 х 28) мкм, индекс яйца 1.7. Средняя
 длина хвоста 184 мкм; хв/ан=5-6.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 266 мкм, средняя ширина
 тела 50 мкм. Все 6 супплекментов одинаковы по размерам, за

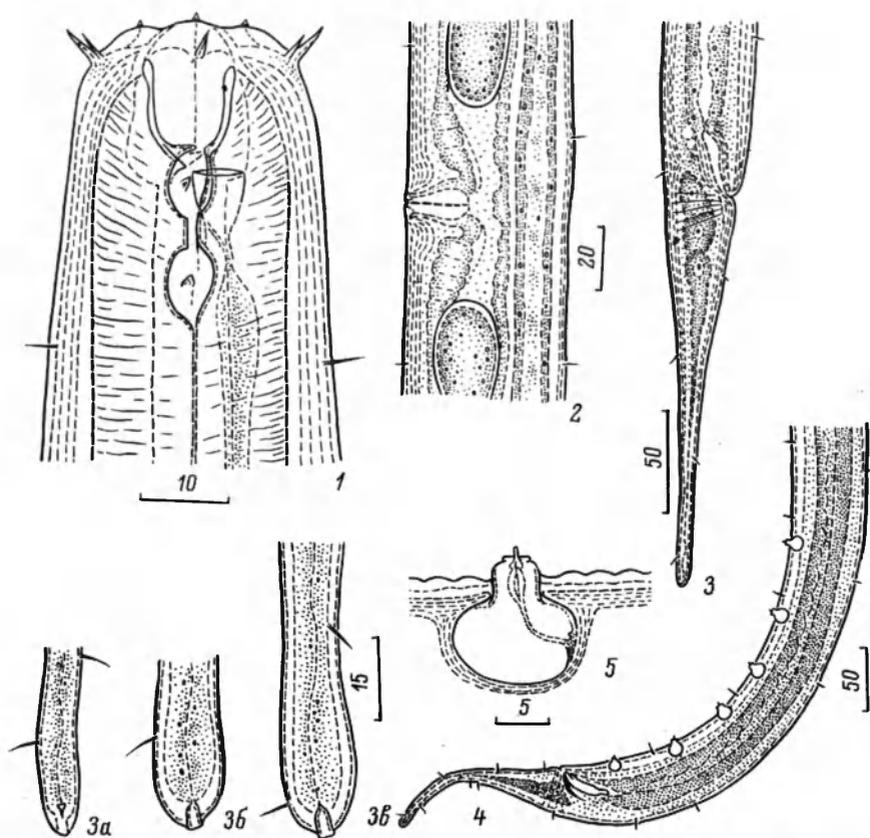


Рис. 68. *Brevitobrilus stefanskii* (по: Andrassy, 1971).

1 - голова, 2 - вагинальный отдел, 3 - хвост самки (а, б, в - варианты строения терминуса хвоста), 4 - задний отдел самца, 5 - супплемент.

исключением 1-го от клоаки, который часто бывает мельче прочих. Расстояние между супплементарными рядами примерно одинаковые. Средняя длина супплементарного ряда 244 мкм. Длина спикул 35-40 мкм. Средняя длина хвоста 147 мкм; хв/ан=3.5.

Отдельные популяции несколько отклоняются от типичной формы по ряду размерных характеристик.

От других видов рода отличается наличием субтерминальной щетинки при малой длине тела (до 2 мм), отсутствием спиккулярно-

го отростка и головными щетинками, составляющими 1/4 часть ширины головы.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - Дания: о-в Зеландия, оз. Эстром. Широко распространен по всей Европе от Швеции (Allgen, 1925) до Италии (Zullini, 1969). Обнаруживался в Южн. Африке (Andrassy, 1970; Joubert, Heyns, 1979). Предпочитает заиленные грунты, часто встречается во влажной почве.

2. Brevitobrilus vibratus (Sukul, 1967) (рис. 69).

Sukul, 1967 : 113, fig. 1-5 (Tobrilus).

♀ (n=7): 1.02-1.32(1.13) мм, a=23.0-26.0(24.3), b=5.13-5.73(5.4), c=8.82-9.6(9.14), V=45-48(46)%; ♂ (n=6): 0.9-1.05(1.02) мм, a=29.7-31.33(30.50), b=4.8-5.2(5.0), c=9.71-10.33(10.02), suppl. 6, spic. 25 мкм.

Кутикула визуально гладкая, с многочисленными короткими соматическими щетинками. Головной конец тупой. Головные щетинки короткие, около 20-25% ширины головы, расположены в 2 отдельных круга. Буккальная полость воронковидная, плохо отделена от карманов. Отверстия амфидов расположены на уровне буккальной полости. NR=40%. Хвостовые железы не развиты.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

Самка. Средняя длина пищевода 209 мкм, средняя ширина тела 46 мкм. Количество синхронных яиц 2; индекс яйца 1.4. Средняя длина хвоста 124 мкм; хв/ан=5.

Самец. Средняя длина пищевода 210 мкм, средняя ширина тела 34 мкм. Все супплекменты одинаковы и расположены на равных расстояниях друг от друга. Длина супплекментарного ряда около 160 мкм. Спикулы довольно широкие, длина рулька 9 мкм. Средняя длина хвоста 105 мкм; хв/ан=4-5.

Близок к *B. stefanskii*, от которого отличается строением стомы, меньшими размерами спикул и отсутствием субтерминальной щетинки.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - Индия, штат Зап. Бенгалия; песчаная почва около корней культурных растений.

3. Brevitobrilus sexsetiferous (Khera, 1975) (рис. 70).

Khera, 1975 : 280, fig. 4 (Tobrilus).

♀ (n=11): 1.1-1.41(1.25) мм, a=26.0-34.0(29.16), b=6.0-6.8(6.37), c=8.5-9.0(8.8), V=39-44(42)%; ♂ (n=8):

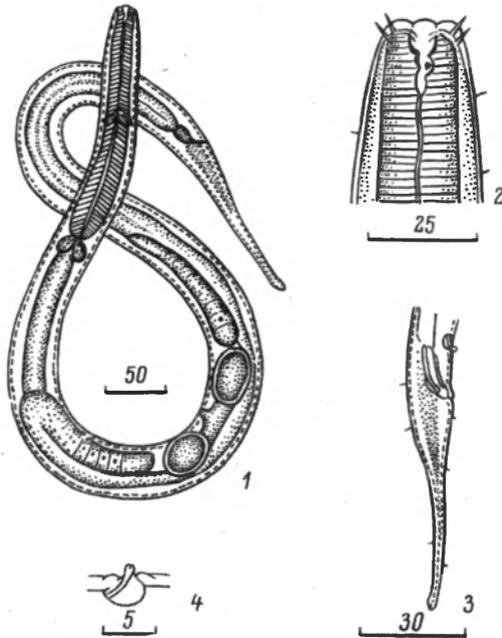


Рис. 69. *Brevitobrillus vibratus* (по: Sukul, 1967).

1 - общий вид самки, 2 - голова, 3 - хвост самца, 4 - супплемент.

0.9-1.37(1.14) мм, $a=28.0-38.0(33.0)$, $b=5.6-6.8(6.2)$, $c=11.0-13.1(12.05)$, suppl. 6, spic. 20-22 мкм.

Кутикула визуально гладкая; соматические щетинки отсутствуют. Головной конец тупой; ширина головы 22 мкм. Головные щетинки расположены в 1 круг из 6 щетинок, 4 малые щетинки отсутствуют (?).

Буккальная полость бокаловидная, передний карман слабо отделен от буккальной полости, задний связан с передним узким протоком; общая глубина стомы 25 мкм. Расстояние между вершинами онхов превышает ширину карманов. Отмечается третий онх, который, по-видимому, является онхообразным выступом стенки стомы. Амфиды маленькие, расположены под основанием головных щетинок (?). NR=36%.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 196 мкм, средняя ширина тела 43 мкм. Кутикула вокруг вульвы складчатая, в виде розетки. Синхронных яиц 2. Средняя длина хвоста 142 мкм; хв/ан=7-8.

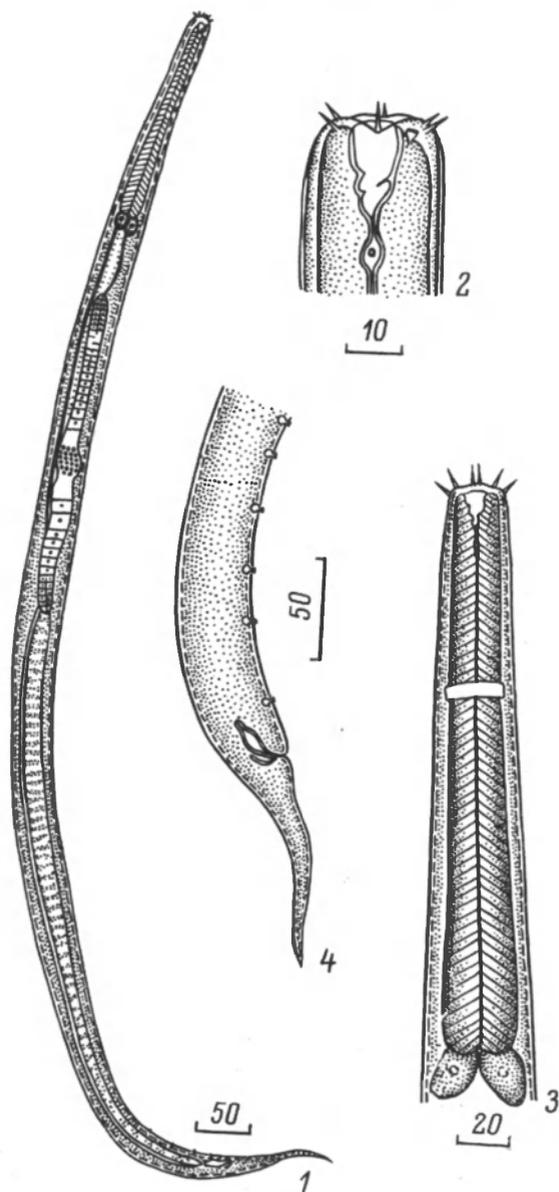


Рис. 70. *Brevitobrilus sexsetiferus* (по: Khara, 1975).

1 - общий вид самца, 2 - голова, 3 - трофико-сенсорный отдел,
4 - задний отдел самца.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 184 мкм, средняя ширина тела 35 мкм. Все супплементы одинаковы по размерам, мелкие, расположены на одинаковых расстояниях друг от друга. Длина супплементарного ряда около 160 мкм. Рулек 10-12 мкм. Средняя длина хвоста 95 мкм; $хв/ан=4$.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение - Индия, штат Раджастан. Обнаружен также в других районах Индии: в штате Керала и в г. Дели на песчаных отмелях водоемов орошения и во влажной почве.

4. Brevitobrilus confusus (Khera, 1975) (рис. 71).

К h e r a, 1975 : 282, fig. 5 (Tobrilus).

♀ : 1.57 мм, a=38.0, b=7.5, c=11.6, V=45%; ♂ : 1.07 мм, a=48.0, b=7.0, c=12.75, suppl. 6, spic. 22 мкм.

Кутикула визуально гладкая, без щетинок. Головной конец очень слабо закруглен; ширина головы 18 мкм. Головные щетинки короткие (менее 15% ширины головы). Буккальная полость воронковидная, слабо отделенная от переднего кармана, задний карман маленький; общая глубина стомы 12-18 мкм. Расстояние между вершинами онхов в 2-3 раза превышает ширину карманов. Отверстия амфидов очень маленькие, плохо заметные, расположены под основанием головных щетинок (?). NR=33%. Прикардиальные пищеводные железы очень крупные, выраженной яйцевидной формы.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Длина пищевода 209 мкм, ширина тела 41 мкм. Длина хвоста 135 мкм; $хв/ан=7$.

С а м е ц. Длина пищевода 153 мкм, ширина тела 24 мкм. Супплементы маленькие, одинаковые, расположены на равных расстояниях друг от друга. Общая длина супплементарного ряда около 255 мкм. Спиккулы имеют необычное строение - их проксимальный конец снабжен длинным, направленным к хвосту отростком (?). Рулек широкий, длиной 15 мкм, по своей форме очень напоминает спиккулу других видов рода. Длина хвоста 84 мкм; $хв/ан=4.5$.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение - Индия, штат Раджастан; грунт пресных водоемов.

5. Brevitobrilus graciloides (Daday, 1908) (рис. 72).

D a d a y, 1908 : 12, fig. 15 (Trilobus); A n d r a s s y, 1959a : 224 (Tobrilus).

Обобщенные данные (Daday, 1908, 1910; Филиппев, 1931; Allgen, 1952; Andrassy, 1964b)- ♀ (n=5): 1.46-2.19

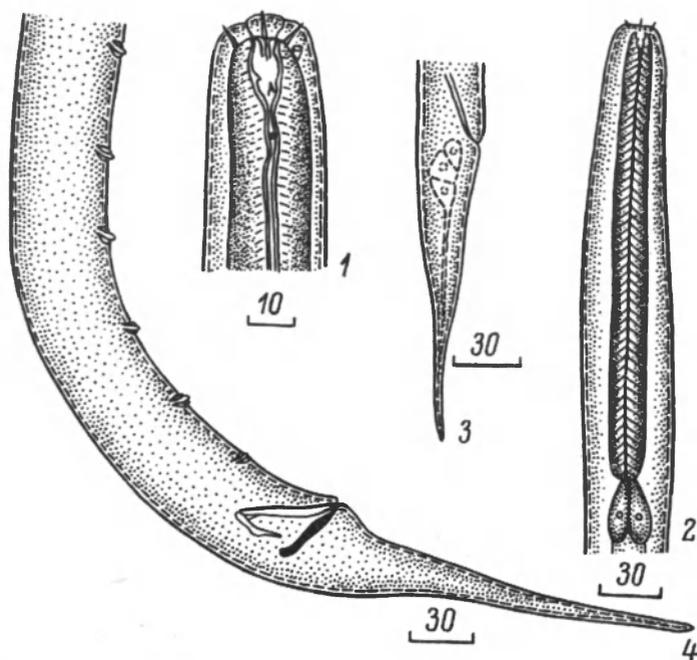


Рис. 71. *Brevitobrillus confusus* (по: Khera, 1975).

1 - голова, 2 - трофико-сенсорный отдел, 3 - хвост самки, 4 - задний отдел самца.

(1.81) мм, $a = 22.43-37.0(26.97)$, $b = 4.37-5.70(4.99)$, $c = 6.73-9.12(7.63)$, $V = 45-48(47)\%$; ♂ ($n=6$): 1.32-1.94(1.7)мм, $a = 27.54-54.30(39.7)$, $b = 4.7-5.9(5.1)$, $c = 8.99-11.9(10.1)$, $suppl. 6, spic. 42-51(45)$ мкм.

Кутикула тонкокольчатая, толщиной 1.5 мкм; соматические щетинки многочисленные. Головной конец слабо закруглен. Круги головных щетинок тесно сближены; длина больших головных щетинок 4-6 мкм (20-25% ширины головы). Буккальная полость бокаловидная, нечетко отделена от карманов; карманы неперекрывающиеся. Расстояние между вершинами онхов соответствует ширине заднего кармана. Отверстия амфидов расположены на уровне границы буккальной полости и переднего кармана или несколько ниже; диаметр отверстия амфиды 5-6 мкм. NR=40% (по препарату И.Н. Филиппева из Эфиопии).

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 363 мкм, средняя ширина тела 67 мкм. Количество синхронных яиц 2-4; яйца 48-62 x 26-30

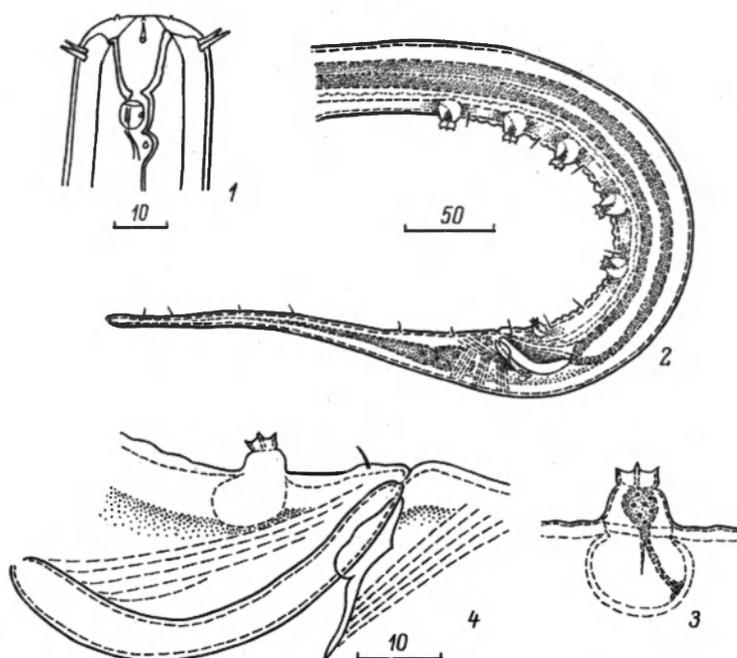


Рис. 72. *Brevitobrilus graciloides* (1 - по: Филиппьев, 1931; 2-4 - по: Andrassy, 1964).

1 - голова, 2 - задний отдел самца, 3 - супплемент, 4 - спикула.

(55 x 28) мкм, индекс яйца 1.96. Средняя длина хвоста 237 мкм; хв/ан=7.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 333 мкм, средняя ширина тела 43 мкм. Супплементы с характерным четырехлопастным выростом на вершине; ближайший к клоаке супплемент меньше всех прочих. Расстояние между 1-м и 2-м супплементами в 1.5-2 раза превышает таковое между остальными супплементами. Средняя длина супплементарного ряда 235 мкм. Рулек 22 мкм. Хвост с многочисленными латероventральными щетинками. Средняя длина хвоста 168 мкм; хв/ан=6.

От других видов отличается пропорциями тела и четырехлопастными выступами на супплементах.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение - оз. Руква в Вост. Африке (Танзания). Широко распространен по всей Вост. и Центр. Африке от Эфиопии (Филиппьев, 1931) до Танзании (Daday, 1908) и

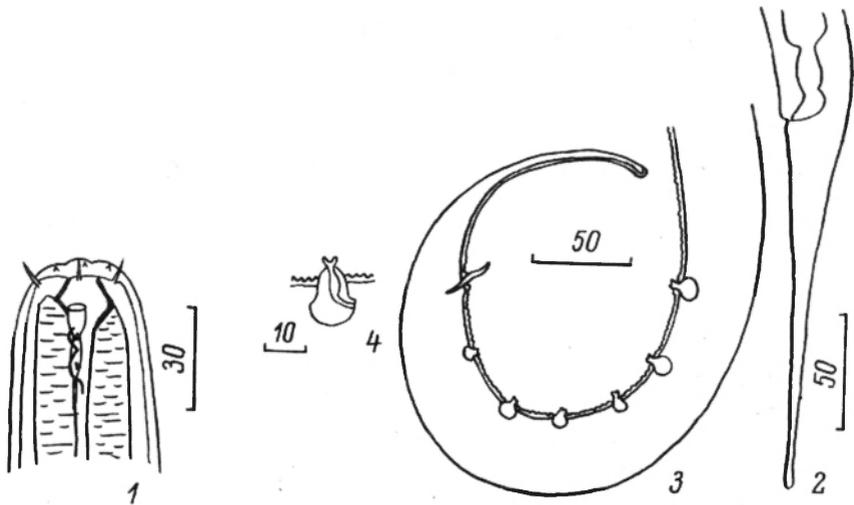


Рис. 73. *Brevitobrilus malayanus* (по: W. Schneider, 1938).

1 - голова, 2 - хвост самки, 3 - задний отдел самца, 4 - супплемент.

Заира (Schuurmans-Stekhoven, Teunissen, 1938). Дважды обнаруживался в Европе: Испания (Gadea, 1952) и о-в Сицилия (Vinciguerra, 1972); грунт пресных и солоноватых водоемов; реки, увлажненная почва.

6. *Brevitobrilus malayanus* (W. Schneider, 1938)
(рис. 73).

W. S c h n e i d e r, 1938 : 43, Fig. 3a-d (Trilobus) ; A n d r a s s y, 1959a : 225 (Tobrilus) ; 1964b : 13, Abb. 3 (Tobrilus graciloides).

По W. Schneider, 1938 - о (n=3) : 1.25-1.56(1.4) мм, a=22.2-31.0(26.6), b=4.3-7.5(5.9), c=6.1-11.9(9.0), V = =38.7-49(44)% ; ♂ (n=3) : 1.0-1.14(1.07) мм, a=24.6-36.5 (30.5), b=4.9-7.6(6.25), c=9.3-13.9(11.5), suppl.6, spic. 28-32(30) мкм.

Кольчатость кутикулы не выражена. Головной конец слабо закруглен. Длина головных щетинок 4 мкм (20% ширины головы). Буккальная полость бочкообразная, слабо отделена от карманов. Карманы не перекрываются. Расстояние между вершинами онхов несколь-

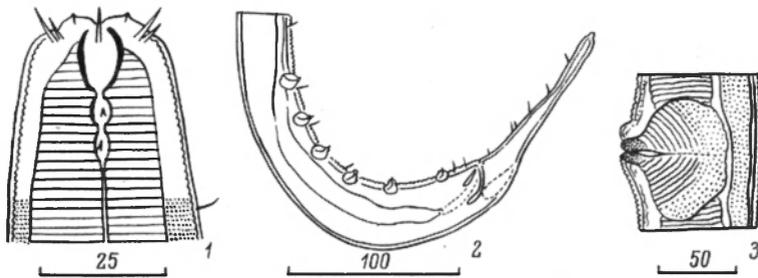


Рис. 74. *Brevitobrilus consimiloides* (по: Altherr, 1965).

1 - голова, 2 - задний отдел самца, 3 - вагина.

ко превышает ширину карманов. Отверстия амфидов расположены на уровне задней части буккальной полости, диаметр отверстия амфида 7-8 мкм.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 237 мкм, средняя ширина тела 57 мкм. Средняя длина хвоста 155 мкм; хв/ан=7.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 171 мкм, средняя ширина тела 35 мкм. Супплементы с двулопастным выростом на вершине; ближайший к клоаке супплемент несколько мельче остальных. Расстояния между всеми супплементами примерно одинаковые; средняя длина супплементарного ряда 142 мкм. Средняя длина хвоста 93 мкм; хв/ан=4.

Очень близок к *B. graciloides*, от которого отличается иным строением супплементов, меньшими размерами тела и строением головного конца.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а - н и я. Типовое местонахождение - о-в Суматра; встречен также на островах Ява и Бали в грунте пресных водоемов.

7. *Brevitobrilus consimiloides* (Altherr, 1965) (рис. 74).

Altherr, 1965 : 82, fig. 2 (*Tobrilus*).

♀: 2.2 мм, a=30.0, b=6.0, c=10.0, V=40%; ♂: 1.25 мм, a=44.0, b=6.5, c=13.0, suppl. 6, spic. 30 мкм.

Кутикула с выраженной кольчатостью, толщиной 1.5 мкм. Головной конец закруглен. Круги головных щетинок сближены; длина больших головных щетинок 6-7 мкм (у самок 20-25% ширины головы, у самцов 33-36%). Буккальная полость бокаловидная, четко отделена от карманов; карманы отдельные. Расстояние между вершинами онхов превышает ширину карманов. Отверстия амфидов находятся на уровне переднего кармана.

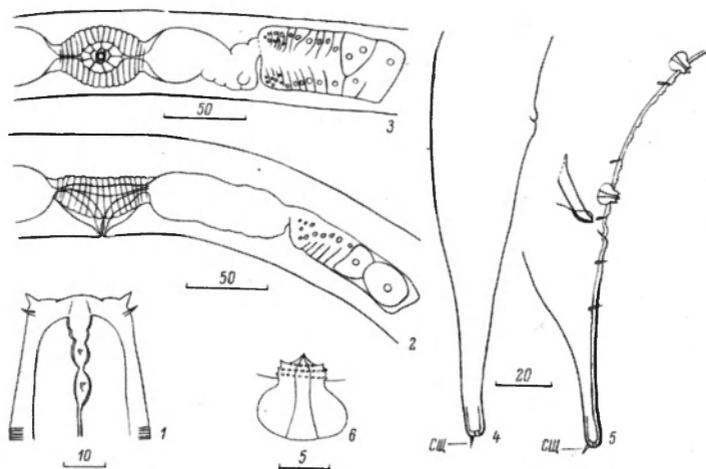


Рис. 75. *Brevitobrilus findeneggi* (по: Schiemer, 1971).

1 - голова, 2 - гонада и вагинальный отдел латерально, 3 - гонада и вагинальный отдел вентрально, 4 - хвост самки, 5 - хвост самца, 6 - супплемент.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Длина пищевода 367 мкм, ширина тела 73 мкм. Влагалище мускулистое, бульбовидное, с концентрическими слоями мышц. Длина хвоста 220 мкм; хв/ан=5-6.

С а м е ц. Длина пищевода 192 мкм, ширина тела 28 мкм. Размеры супплементов постепенно увеличиваются по мере удаления от клоаки. Расстояния между супплементами приблизительно одинаковые. Длина хвоста 96 мкм; хв/ан=4.5.

Очень близок к *B. stefanskii*, от которого отличается размерами и пропорциями тела, строением влагалища и более узкими спикулами.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - ФРГ, р. Рейн; обнаружен также в Румынии (Altherr, 1971).

8. *Brevitobrilus findeneggi* (Schiemer, 1971) (рис. 75).

Schiemer, 1971 : 147, Abb. (*Tobrilus*).

♀ : 1.43 мм, a=26.0, b=6.6, c=13.1, V=45.6%; ♂ : 1.225 мм, a=24.0, b=6.0, c=18.5, suppl. 6, spic. 26 мкм.

Кутикула толщиной 1.2 мкм, с хорошо выраженной кольчатостью и короткими соматическими щетинками. Головной конец тупой; ширина головы 18–22 мкм. Головные щетинки расположены в 2 хорошо разделенных круга; передние щетинки короткие (2.6–2.9 мкм), конусовидной формы, задние – тонкие, длиной 2.9–3.2 мкм. Буккальная полость бокаловидная, соединенная с передним карманом широким протоком. Задний карман по объему равен переднему и отделен от него довольно широким протоком. Расстояния между вершинами онхов 7.7–8.3 мкм (в 2 раза превышает ширину карманов); задний онх несколько крупнее переднего; общая глубина стомы 24–25 мкм. Положение амфидов неясно.

Субтерминальная щетинка имеется.

С а м к а. Длина пищевода 217 мкм, ширина тела 55 мкм, Длина хвоста 109 мкм; хв/ан=3.

С а м е ц. Длина пищевода 204 мкм, ширина тела 55 мкм. Супплементы крупные, одинаковые по размерам, расположены на разных расстояниях друг от друга – наименьшие расстояния между 2–м и 3–м и 4–м и 5–м супплементами. Общая длина супплементарного ряда 231 мкм. Между супплементами имеются небольшие папиллы и генитальные щетинки. Длина хвоста 66 мкм; хв/ан=2.6.

От всех прочих видов отличается строением головного конца и конусовидными головными щетинками.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а - н и я. Типовое местонахождение – мелкие солоноватые водоемы к востоку от оз. Нейзидлер в Вост. Австрии.

12. Под NEOTOBRIUS Tsalolichin, 1981

Т и п о в о й в и д *N. longus* (Leidy, 1852), по первоначальному обозначению.

Кутикула очень тонкокольчатая или визуально гладкая; соматические щетинки многочисленные, длинные. Ширина головы в 2.5 раза уже максимальной ширины тела. Стома с 2 карманами, расположенными друг за другом, буккальная полость бокаловидная, отчетливо отделена от переднего кармана; задний карман отделен от переднего либо узким и длинным протоком, либо проток короткий и широкий; в каждом кармане имеется по 1 довольно крупному онху. Амфиды расположены на уровне основания буккальной полости. NR =36–44(40)%. Пищеводные прикардиальные железы хорошо развиты, как правило, слегка овальные. Женская половая система дифференцирована, вагина широкая, с мощной слоистой мускулатурой. Вульва расположена преэкваториально (V =44%). Количество синхронных яиц колеблется от 2 до 7, яйца слабоовальной или округлой формы, длина яйца в среднем в 1.3 раза превышает его ширину. Семязпровод тонкий, длинный, семязизвергательный канал очень мощный, с хорошо развитой поперечной мускулатурой. Спиккулы

длинные (в 25 раз короче длины тела самца) и узкие. Супплементы ежевидные, ампула супплементов крупная, округлая или овальная; шапочка очень сильно выдающаяся: над поверхностью тела, с хорошо развитым центральным шипом и очень мелкими шипиками. Число супплементов равно 6. Супплементарный ряд резко дифференцирован: 3 ближайших к клоаке супплементов очень маленькие, рудиментарные и тесно сближены друг с другом, 3 последних супплементов отделены от первых весьма значительным „нуль-супплементом” и достигают очень крупных размеров.

Представители рода предпочитают илисто-песчаные грунты пресных водоемов и рек, нередко встречаются в солоноватых водах.

Распространение в основном приурочено к Неотропической и Эфиопской зоогеографическим областям, некоторые виды обычны в Голарктике.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ И ПОДВИДОВ

- 1(2). Карманы стомы разделены очень длинным и узким протоком; расстояние между вершинами онхов 30 мкм 4. N. brzeskii (Altherr)
- 2(1). Карманы стомы разделены не очень длинным и часто довольно широким протоком; расстояние между вершинами онхов менее 25 мкм.
- 3(14). Субтерминальная щетинка отсутствует.
- 4(7). Длина больших головных щетинок больше 11 мкм.
- 5(6). Индекс „а” не выше 35 11. N. floridensis (Joubert et Heyns)
- 6(5). Индекс „а” не ниже 40 2. N. hopei (Loof et Riemann)
- 7(4). Длина больших головных щетинок меньше 10 мкм.
- 8(13). Проток между карманами стомы узкий.
- 9(10). Вагина занимает не более 1/3 ширины тела 12. N. tantloyi (Sukul)
- 10(9). Вагина занимает более 1/3 ширины тела.
- 11(12). Ширина головы у самок около 20 мкм; вершины онхов отстоят друг от друга на 10-13 мкм; отверстия амфидов расположены на уровне основания буккальной полости или ниже 1а. N. longus americanus (Leidy)
- 12(11). Ширина головы у самок около 30 мкм; вершины онхов отстоят друг от друга на 20 мкм; отверстия амфидов расположены на уровне середины буккальной полости или выше 16. N. longus rossicus Tsalolichin, subsp. n. (см. с. 157).
- 13(8). Проток между карманами стомы широкий 7. N. longiformis (Loof)
- 14(3). Субтерминальная щетинка имеется.

- 15(18). Длина больших головных щетинок более 11 мкм.
 16(17). Длина тела более 2.6 мм
 13. N. telekiensis (Allgen)
 17(16). Длина тела менее 2.4 мм
 10. N. ampii (Joubert et Heyns)
 18(15). Длина больших головных щетинок около 10 мкм и меньше.
 19(20). Хвост самок в 3.5-4.5 раза длиннее анального диаметра;
 между 3-м и 4-м супплементами у самцов расположено 13-
 14 хорошо выраженных папилл
 6. N. nicaraguensis (Loof et Riemann)
 20(19). Хвост самок в 5 и более раз длиннее анального диаметра;
 между 3-м и 4-м супплементами у самцов расположено
 менее 10 папилл.
 21(22). Расстояние между вершинами онхов не превышает 10 мкм;
 между 3-м и 4-м супплементами у самцов расположено не
 более 4 папилл . . 5. N. breviductus (Loof et Riemann)
 22(21). Расстояние между вершинами онхов больше 10 мкм; меж-
 ду 3-м и 4-м супплементами у самцов расположено 4 или
 больше папилл.
 23(26). Проток между карманами стомы узкий; между 3-м и 4-м
 супплементами у самцов расположено 6 маленьких папилл;
 спермии дубинковидные.
 24(25). Ширина головы 15-20 мкм; длина спикул не более 52 мкм
 . . . 3а. N. diversipapillatus occidentalis (Daday)
 25(24). Ширина головы более 20 мкм; длина спикул более 53 мкм
 3б. N. diversipapillatus orientalis (Argo et Heyns)
 26(23). Проток между карманами стомы широкий; между 3-м и
 4-м супплементами у самцов расположено 4-5 папилл или
 папиллы отсутствуют; спермии флагеллоидные.
 27(28). Длина больших головных щетинок составляет 25% от шири-
 ны головы; длина спикул самцов не более 60 мкм
 8. N. vicinus (Loof)
 28(27). Длина больших головных щетинок составляет 30% и более
 от ширины головы; длина спикул самцов более 70 мкм . . .
 9. N. macrospiculum (Altherr)
 1а. Neotobrillus longus americanus (Leidy, 1852)
 (рис. 76).

L e i d y, 1852 : 225 (*Anguillula longa*); B a s t i a n, 1865 : 100 (*Trilobus longus*); C o b b, 1914 : 80, fig.15 (*Trilobus* - переописание по топотипам); H o e p p l i, 1926 : 239, fig. 17-21 (*Trilobus allophysis*); A n d r a s s y, 1959a : 225 (*Tobrillus*); L o o f, R i e m a n n, 1976 : 17, fig. 1-3 (*Tobrillus longus* - переописание по материалу Кобба).

По Loof, Riemann, 1976 - ♀ (n=28) : 1.25-1.69(1.47)мм, a=20.0-27.0(23.5), b=4.8-5.7(5.3), c=9.0-10.0(9.5), V =

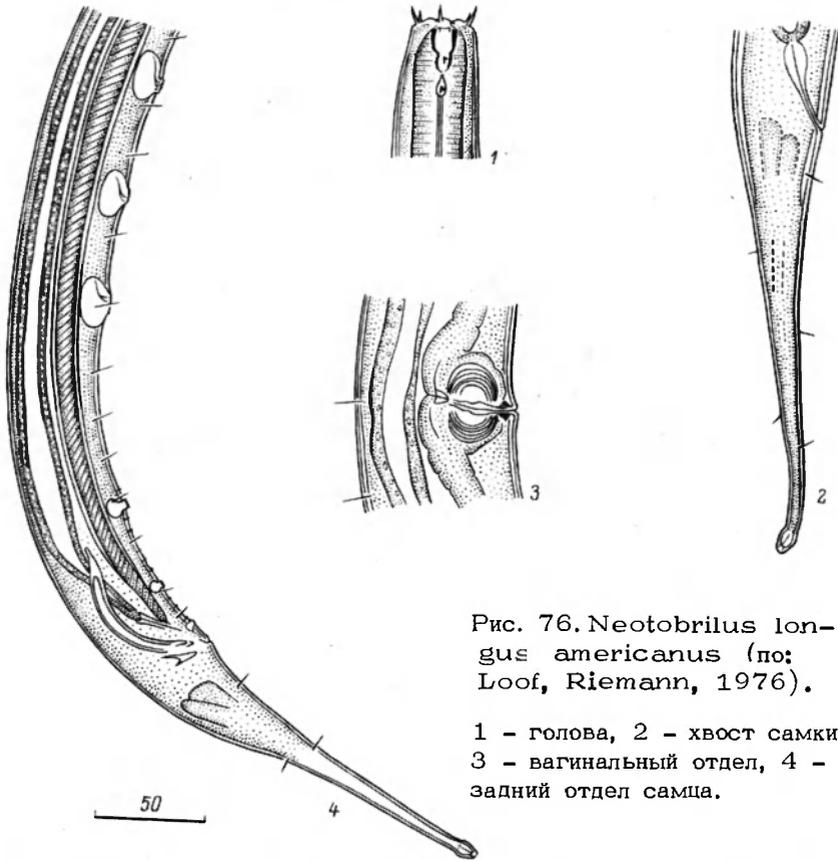


Рис. 76. *Neotobrilus longus americanus* (по: Loof, Riemann, 1976).

1 - голова, 2 - хвост самки, 3 - вагинальный отдел, 4 - задний отдел самца.

=45-54(49%); ♂ (n=18): 1.12-1.43(1.37) мм, a=23.0-34.0 (28.5), b=4.6-5.8(5.2), c=11.5, suppl. 6, spic. 67-84 (75) мкм (по оси).

Кутикула с очень слабо выраженной кольчатостью. Головной конец слабо закруглен; ширина головы 20 мкм. Длина больших головных щетинок 6 мкм. Буккальная полость бокаловидная; передний карман стомы отделен от буккальной полости широким протоком, задний карман от переднего отделен узкой перетяжкой. Вершины онхов друг от друга расположены на расстоянии 10-13 мкм. Отверстия амфидов находятся на уровне границы буккальной полости и переднего кармана или несколько ниже; диаметр отверстия амфида 5 мкм. NR=39%.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 208 мкм, средняя ширина тела 63 мкм. Вагина многослойная, шарообразная. Синхронных яиц 4-6; индекс яйца 1.5. Средняя длина хвоста 155 мкм; хв/ан=4.3-6.7.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 263 мкм, средняя ширина тела 48 мкм. Количество суппLEMENTов 6 (в очень редких случаях 7). Средняя длина суппLEMENTарного ряда 269 мкм, диаметр кольца захвата 86 мкм. Длина семяизвергательного канала почти в 2 раза превышает длину суппLEMENTарного ряда. Спермии флагеллоидные. Средняя длина хвоста 120 мкм; хв/ан= 3.1-4.1. Между 1-м и 2-м и 2-м и 3-м суппLEMENTами имеется от 3 до 6 маленьких конусовидных папилл. Между всеми суппLEMENTами имеются хорошо развитые щетинки в количестве от 1 до 3 между каждой парой.

От других видов отличается отсутствием субтерминальной щетинки при малой длине тела.

Т а к с о н о м и ч е с к о е з а м е ч а н и е. Очень кратко, без рисунков описанный Лейди (Leydi, 1852)⁷ вид получил возможность идентификации только после полного и хорошо иллюстрированного переописания Кобба (Cobb, 1914). После этого описания все „виды“ с аналогичным строением суппLEMENTарного аппарата принимались за *Tobrilus longus* или сводились к нему в синоним. Лооф и Риманн (Loof, Riemann, 1976) разделили вид на ряд новых, восстановив некоторые ранее синонимизированные виды, в частности широко распространенный в Европе *N. diversipapillatus*, который до 1976 г. фигурировал под названием *T. longus*.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение - р. Потомак, США. Неоднократно обнаруживался в илистых грунтах водоемов и рек Сев. Америки, а также в р. Магдалена на севере Колумбии (Южн. Америка) (Riemann, 1970).

16. *Neotobrilus longus rossicus* Tsalolichin, subsp.n.
(рис. 77, табл. II, 3).

Ф и л и п п е в, 1929: 691, fig. 7 (*Trilobus longus*);
Л о о ф, Р и е м а н н, 1976: 33 (*Tobrilus longus*).

Голотип (№ А-1323), ♂: 1.8 мм, а=20.2, b=4.6, с=9.6, spic. 94 мкм (по хорде).

Паратипы - ♂ (n=6): 1.7-2.1(1.8) мм, а=22.3-42.4(30.5), b=4.2-5.1(4.6), с=8.2-12.9(10.2), spic. 69-94(85) мкм; ♀ (n=4): 1.8-2.2(2.0) мм, а=19.6-30.3(25.6), b=3.9-5.7(4.6), с=8.1-9.9(9.1), V=44-52(48)%.

⁷ Приводится дата опубликования, хотя У том „Трудов Филадельфийской Академии естественных наук“, где помещено описание вида, включает сообщения за 1850 и 1851 гг. Сообщение Лейди относится к 1851 г.

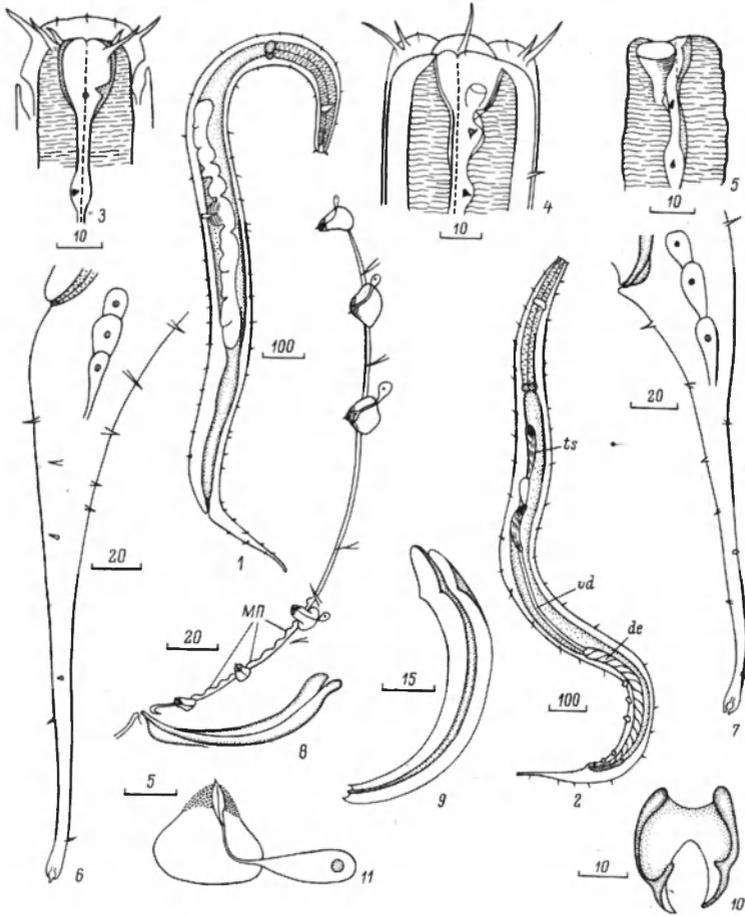


Рис. 77. *Neotobrillus longus rossicus*.

1 - общий вид самки, 2 - общий вид самца, 3 - голова самца дорсально, 4 - голова самки латерально, 5 - стома и амфид самца латерально, 6 - хвост самки, 7 - хвост самца, 8 - супплементарный аппарат, 9 - спикулы, 10 - рулек вентрально, 11 - супплемент с нервной клеткой.

Кутикула с большим числом довольно длинных соматических щетинок. Головной конец слабо закруглен; ширина головы у самцов в среднем 26 мкм, у самок 30 мкм. Круги головных щетинок очень тесно сближены; длина больших головных щетинок около 10 мкм. Буккальная полость бокаловидная; передний карман стомы отделен от буккальной полости широким протоком, задний карман от перед-

него отделен довольно узким каналом. Вершины онхов находятся друг от друга на расстоянии около 20 мкм. Отверстия амфидов расположены на уровне середины буккальной полости или несколько выше; диаметр отверстия амфида у самцов около 8 мкм, у самок около 5 мкм. NR =32-41(36)%.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 429 мкм, средняя ширина тела 77 мкм. Вагина многослойная, шарообразная. $Q_1=350$ мкм, $Q_2=300$ мкм. Синхронных яиц 1-2; индекс яйца 1.6. Средняя длина хвоста 217 мкм; хв/ан=5.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 396 мкм, средняя ширина тела 60 мкм. Средняя длина супплементарного ряда 292 мкм, длина семяизвергательного канала в 1.5 раза превышает длину супплементарного ряда. Спермии флагеллоидные. Между 1-м и 2-м и 2-м и 3-м супплементарными имеется 4-6 маленьких бугорковидных папилл, 1 такая папилла расположена рядом с 3-м супплементом со стороны 4-го супплементарного. В ряде случаев папиллы между супплементарными отсутствуют. Между всеми супплементарными имеются хорошо развитые щетинки. Рулек короткий, высокий, без рукоятки, длиной 25 мкм. Средняя длина хвоста 180 мкм; хв/ан=4.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение - Алсетские озера в бассейне среднего течения р.Обь (материал Ф.С. Медведова). Широко распространен на территории СССР от Финского залива до Зап. Сибири, обнаружен в оз. Нарочь (БССР), в Кременчугском водохранилище (УССР; материал В.В. Гурвича), в р.Сухона (Вологодская обл.; материал В.Г. Гагарина). Предпочитает слабозаиленные песчаные грунты на небольших глубинах.

2. Neotobrilus hopei (Loof et Riemann, 1976) (рис. 78).

Loof, Riemann, 1976 : 21, fig. 5-6 (Tobrilus).

♂ (n=2) : 2.72-2.89(2.8) мм, a=41.0-47.0(44.0), b=5.2-5.8(5.5), c=11.8-12.4(12.1), suppl. 6, spic. 120-122 мкм.

Самки неизвестны.

Головной конец очень слабо закруглен; губы не выражены. Длина больших головных щетинок 17 мкм (50% ширины головы), малых 8-9 мкм. Буккальная полость широкая, воронковидная, нечетко отделена от переднего кармана; задний, более широкий карман отделен от переднего широким протоком. Расстояние между вершинами онхов 16 мкм. Отверстия амфидов расположены на уровне нижней части буккальной полости.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

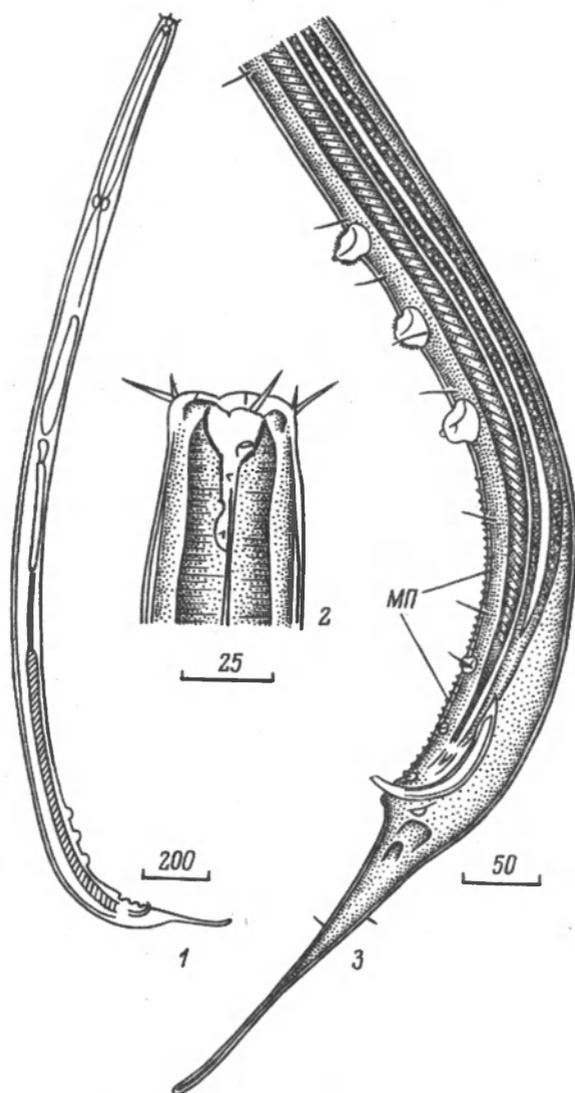


Рис. 78. *Neotobrilus hopei* (по: Loof, Riemann, 1976).

1 - общий вид самца, 2 - голова, 3 - задний отдел самца.

Средняя длина пищевода 509 мкм, средняя ширина тела 63 мкм. Длина супплементарного ряда 375 мкм, диаметр кольца захвата 119 мкм. Между 1-м и 2-м супплементарными имеется 4-5 маленьких конусовидных папилл, между 2-м и 3-м 6 папилл, между 3-м и 4-м 14-19 папилл. Длина семяизвергательного канала более чем в 2 раза превышает длину супплементарного ряда. Спермии флагеллоидные. Средняя длина хвоста 231 мкм; хв/ан=5-6.

Очень близок к *N. longus*, от которого отличается большими размерами тела и соответственно всех органов и большим количеством межсупплементных папилл; различны также строение стомы и положение амфидов.

Таксономическое замечание. Авторы вида полагают, что обнаруженный в Перу в оз. Хуарон (Steiner, 1920) вид должен рассматриваться как *N. hopei*, так как приведенные Штейнером измерения очень хорошо совпадают с таковыми *N. hopei*.

Перуанский вид характеризуется следующими данными:

♀ (n=18): 2.34-2.85(2.59) мм, a=29.0-44.0(36.5), b=5.1-6.3(5.7), c=8.0-11.0(9.5), V=43-45%; ♂ (n=8): 2.29-3.0(2.64) мм, a=35.0-52.0(43.2), b=5.4-6.0(5.7), c=14.0-17.0(15.5), suppl. 6.

С а м к а. Средняя длина пищевода 454 мкм, средняя ширина тела 71 мкм, средняя длина хвоста 270 мкм.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 463 мкм, средняя ширина тела 61 мкм, средняя длина хвоста 170 мкм. Средняя длина супплементарного ряда 351 мкм, диаметр кольца захвата 112 мкм. Между 1-м и 2-м супплементарными имеется 4-6 папилл, между 2-м и 3-м 4-5 папилл, между 3-м и 4-м 12-14 папилл.

К сожалению, Штейнер не приводит рисунка своего вида, что и не позволяет с достоверностью идентифицировать вид с *N. hopei*. До тех пор пока не будут получены и исследованы топотипы (препараты Штейнера не обнаружены), вопрос о видовой принадлежности находки Штейнера останется открытым.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местообитание - р. Потомак, США; илисто-песчаный грунт.

3а. *Neotobrillus diversipapillatus occidentalis* (Daday, 1905) (рис. 79).

D a d a y, 1905 : 54, fig. 18-23 (*Trilobus diversipapillatus*); K r e i s, 1932 : 63, fig. 3 (*Trilobus diversipapillatus*); Z u l l i n i, 1973b : 65 (*Tobrillus longus*).

По Kreis, 1932 - ♀ (n=10): 1.69-2.24(2.06) мм, a=23.9-35.3(29.8), b=5.7-6.4(6.2), c=8.8-10.0(9.3), V=34.6-

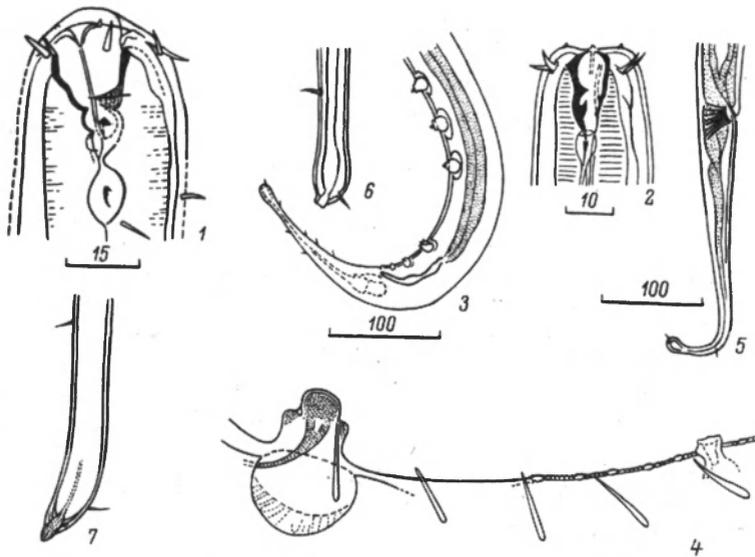


Рис. 79. *Neotobrillus diversipapillatus occidentalis* (1, 4, 7 - по: Loof, Riemann, 1976), 2, 3, 5, 6 - по Kreis, 1932).

1, 2 - голова самца, 3 - задний отдел самца, 4 - супплекменты, 5 - хвост самки, 6, 7 - терminus хвоста.

41.5(38.9)%; ♂ ($n=10$): 1.14-1.68(1.44) мм, $a=32.9-39.8$ (36.0), $b=5.2-6.0$ (5.5), $c=11.1-14.8$ (12.7), spic. 39-52 (47) мкм.

Ширина головы 15-20 мкм, длина больших головных щетинок 3.5-5 мкм. Буккальная полость бокаловидная, четко отделена от переднего кармана; задний карман отделен от переднего довольно узким протоком. Вершины онхов расположены друг от друга на расстоянии 15-18 мкм. Отверстия амфидов находятся на уровне границы буккальной полости и переднего кармана, или ниже; диаметр отверстия амфида 5 мкм. NR =34-43(37)%.

Субтерминальная щетинка имеется.

С а м к а. Средняя длина пищевода 330 мкм, средняя ширина тела 67 мкм. Вагина нешарообразная. Яйца 31-42 x 21-29 (37 x x 31) мкм, индекс яйца 1.2. Средняя длина хвоста 221 мкм; хв/ан=6.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 260 мкм, средняя ширина тела 39 мкм. Семязвергательный канал выходит за пределы супплекментарного ряда. Средняя длина хвоста 113 мкм; хв/ан=4. Между супплекментами имеются конусовидные папиллы. Средняя длина

супплементарного ряда около 200 мкм. Спермии дубинковидные. Рулек очень короткий, сильно расширенный в охватывающей спикулы части, длина рулька 10-15 мкм.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - Парагвай, грунт небольших водоемов; обнаружен также в Мексике.

36. Neotobrilus diversipapillatus orientalis (Argo et Heyns, 1973) (рис. 80).

S k w a r r a, 1922 : 111 (*Trilobus longus*);
A l t h e r r, 1963a : 68, fig. 4 (*Tobrilus longior*),
72, fig. 6 (*Tobrilus savaryi*); R i e m a n n, 1966a :
183, Fig. 1-15 (*Tobrilus longus*); Z u l l i n i,
1969 : 110 (*Tobrilus longus*); A r g o, H e y n s,
1973 : 150, fig. 2-3 (*Tobrilus longus*); J o u b e r t,
H e y n s, 1979 : 22, fig. 5 (*Tobrilus diversipapillatus*).

По Argo, Heyns, 1973 - ♀ (n=55) : 1.93-3.18(2.62) мм, a=27.0-40.0(34.0), b=6.1-8.8(8.1), c=9.9-16.1(11.0), V = 33-44(39)%; ♂ (n=29) : 2.0-2.73(2.33) мм, a=32.0-49.0 (37.0), a=5.4-8.9(7.0), b=12.2-21.6(16.4), spic. 54-71 (64) мкм.

Ширина головы более 20 мкм (в отдельных случаях около 50 мкм); длина больших головных щетинок 5-8 мкм. Буккальная полость бокаловидная, четко отделена от переднего кармана; задний карман отделен от переднего довольно узким протоком. Вершины оных расположены друг от друга на расстоянии 12-20 мкм. Отверстия амфидов находятся на уровне границы буккальной полости и переднего кармана; диаметр отверстия амфида 5 мкм. NR =40%.

Субтерминальная щетинка имеется.

С а м к а. Средняя длина пищевода 323 мкм, средняя ширина тела 77 мкм. Вагина нешарообразная. Синхронных яиц 4-10; яйца 40-59 x 38-54 (49 x 46) мкм, индекс яйца 1.1. Средняя длина хвоста 239 мкм; хв/ан=6-8.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 333 мкм, средняя ширина тела 60 мкм. Средняя длина хвоста 142 мкм; хв/ан=3-4. Средняя длина супплементарного ряда 280 мкм. Между супплементарными имеются конусовидные папиллы. Спермии дубинковидные. Рулек короткий, но узкий, не имеющий расширения на конце, длина рулька 14-28 (20) мкм.

Распространение и места обитания. Типовое местообитание - ЮАР (Африка). Неоднократно обнаруживался в Европе.

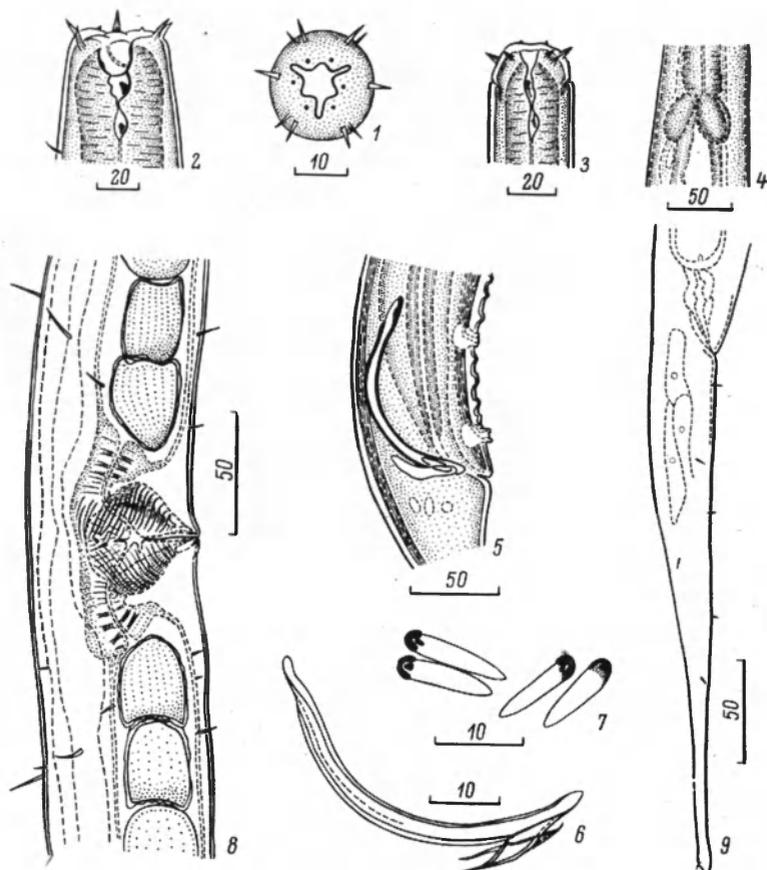


Рис. 80. *Neotobrilus diversipapillatus orientalis* (1-5 - по: Argo, Heyns, 1973; 6-8 - по: Riemann, 1966).

1 - голова фронтально, 2 - голова латерально, 3 - голова вентрально, 4 - эзофаго-интестинальное соединение, 5, 6 - спикулы, 7 - спермии, 8 - вагинальный отдел, 9 - хвост самки.

4. *Neotobrilus brzeskii* (Altherr, 1963) (рис. 81).

Altherr, 1963a : 76, fig. 8 (*Tobrilus*).

♀ : 3.1 мм, a=50.0, b=5.0, c=8.5, V=50%.

Самцы неизвестны.

Кутикула с хорошо выраженной кольчатостью и многочисленными соматическими шетинками. Головной конец тупой; ширина головы

Рис. 81. Голова *Neotobrilus brzeskii* (по: Altherr, 1963).



30 мкм. Длина больших головных щетинок 15 мкм. Буккальная полость воронковидная; передний карман почти не выражен, задний отделен от переднего чрезвычайно длинным и узким протоком. Расстояние между вершинами онхов 30 мкм. Общая глубина стомы около 60 мкм. Отверстия амфидов находятся на уровне переднего кармана, диаметр отверстия амфида 7 мкм.

Длина пищевода 620 мкм, ширина тела 62 мкм. Синхронных яиц 2; яйца 75 x 50 мкм, индекс яйца 1.5. Длина хвоста 360 мкм.

От всех видов рода отличается строением стомы - узким и длинным протоком между карманами.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - бассейн р. Мозель на северо-востоке Франции.

5. *Neotobrilus breviductus* (Loof et Riemann, 1976) (рис. 82).

Meуl, 1957b : 521, fig. 1 (*Tobrilus longus*); Andrassey, 1970 : 185 (*Tobrilus longus*); Riemann, 1970 : 405, fig. 59-61 (*Tobrilus longus*); Loof, Riemann, 1976 : 39, fig. 4, 17, 18 (*Tobrilus*).

По Loof, Riemann, 1976 - ♀ (n=25): 1.26-1.61(1.41)мм, a=25.0-34.0(29.0), b=4.7-6.2(5.3), c=6.3-10.0(8.9), V=-39-46(44)%; ♂ (n=12): 1.2-1.42(1.31) мм, a=31.0-35.0(33.0), b=5.0-5.7(5.4), c=10.2-13.2(11.7), suppl. 6, spic. 67 мкм (по оси).

Кутикула визуально гладкая, толщиной 1 мкм; соматические щетинки многочисленные. Головной конец тупой; губы округлые, с хорошо выраженными губными папиллами. Длина больших головных щетинок 7 мкм (1/3-1/4 ширины головы), малых 5 мкм. Буккальная полость бокаловидная, отделена от переднего кармана широким протоком; задний карман от переднего отделен очень узким коротким протоком. Расстояние между вершинами онхов 8 мкм. Отверстия амфидов расположены на уровне переднего кармана. NR=44%.

Субтерминальная щетинка имеется.

Самка. Средняя длина пищевода 270 мкм, средняя ширина тела 49 мкм. Вагинальная мускулатура не выражена. Синхронных яиц 7. Средняя длина хвоста 161 мкм; хв/ан=5-7.

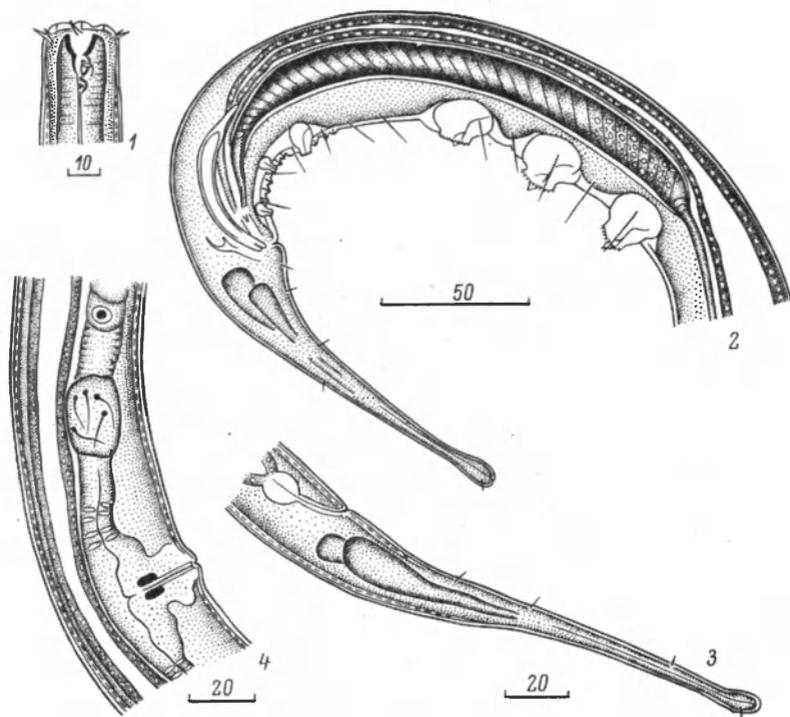


Рис. 82. *Neotobrilus breviductus* (по: Loof, Riemann, 1976).

1 - голова, 2 - задний отдел самца, 3 - хвост самки, 4 - вагинальный отдел.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 242 мкм, средняя ширина тела 39 мкм. Средняя длина супплементарного ряда 196 мкм, диаметр кольца захвата 65 мкм. Между 1-м и 2-м супплементарными имеются 1-4 конусовидные папиллы, между 2-м и 3-м и 3-м и 4-м супплементарными по 3-5 папилл. Семяизвергательный канал не выходит за пределы супплементарного ряда. Спермии флагеллоидные. Средняя длина хвоста 112 мкм; $хв/ан=3-5$.

Очень близок к *N. longiformis*, от которого отличается более короткими спикулами, формой межсупплементарных папилл и строением вагины.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение - р. Магдалена на севере Колум-

бии (Южн. Америка). Обнаруживался также в грунтах рек, озер и мелких водоемов Перу и Южн. Африки.

6. *Neotobrillus nicaraguensis* (Loof et Riemann, 1976)
(рис. 83).

Meу 1, 1957b : 524, fig. 2-3 (*Tobrillus longus*);
Loof, Riemann, 1976 : 35, fig. 4, 14, 15
(*Tobrillus*), 36, fig. 8, 16 (*Tobrillus nicasimilis*).

По Loof, Riemann, 1976 - о (n=11) : 1.34-1.54(1.44) мм, a=23.0-27.0(25.0), b=4.9-5.5(5.2), c=11.0-12.0(11.5), V = =45-50(47)%; ♂ (n=12) : 1.34-1.55(1.44) мм, a=25.0-34.0 (29.5), b=5.0-5.6(5.3), c=12.0-16.0(14.0), suppl. 6, spic. 47-60(53) мкм.

Кутикула визуально гладкая, толщиной 1-1.5 мкм; соматические щетинки малочисленные. Головной конец тупой; ширина головы 25-30 мкм. Длина больших головных щетинок 6-7 мкм (25% ширины головы), малых 4-5 мкм. Буккальная полость бокаловидная, слабо отделена от переднего кармана; задний карман отделен от переднего узким протоком. Расстояние между вершинами онхов 7-8 мкм. Отверстия амфидов расположены на уровне границы буккальной полости и переднего кармана.

Субтерминальная щетинка имеется.

Самка. Средняя длина пищевода 276 мкм, средняя ширина тела 60 мкм. Вагина мускулистая, нешарообразная. Яйца 54-61 x x 30-36 (57 x 33) мкм, индекс яйца 1.7. Средняя длина хвоста 125 мкм; хв/ан=3.6-4.4.

Самец. Средняя длина пищевода 272 мкм, средняя ширина тела 49 мкм. Средняя длина супплементарного ряда 142 мкм. Между 1-м и 2-м супплементарными имеется 4-5 крупных конусовидных папилл, между 2-м и 3-м 3-5 папилл и между 3-м и 4-м 13-15 папилл. Семязвергательный канал не выходит за пределы супплементарного ряда. Спермии флагеллоидные. Средняя длина хвоста 103 мкм; хв/ан=3-5.

Близок к *N. breviductus*, от которого отличается количеством межсупплементарных папилл, меньшей длиной спикул и строением вагины.

Таксономическое замечание. В синоним к *N. nicaraguensis* сведен вид *N. nicasimilis*, описанный теми же авторами в том же водоеме, который отличается от первого, как отмечают сами авторы, только длиной и формой хвоста самок (у *N. nicasimilis* c=8.9), самцы этих видов неразличимы. Поскольку систематика рода строится в первую очередь на морфологии самцов, то выделение особого вида по указанному признаку вряд ли возможно. К тому же следует учесть, что вид описан только

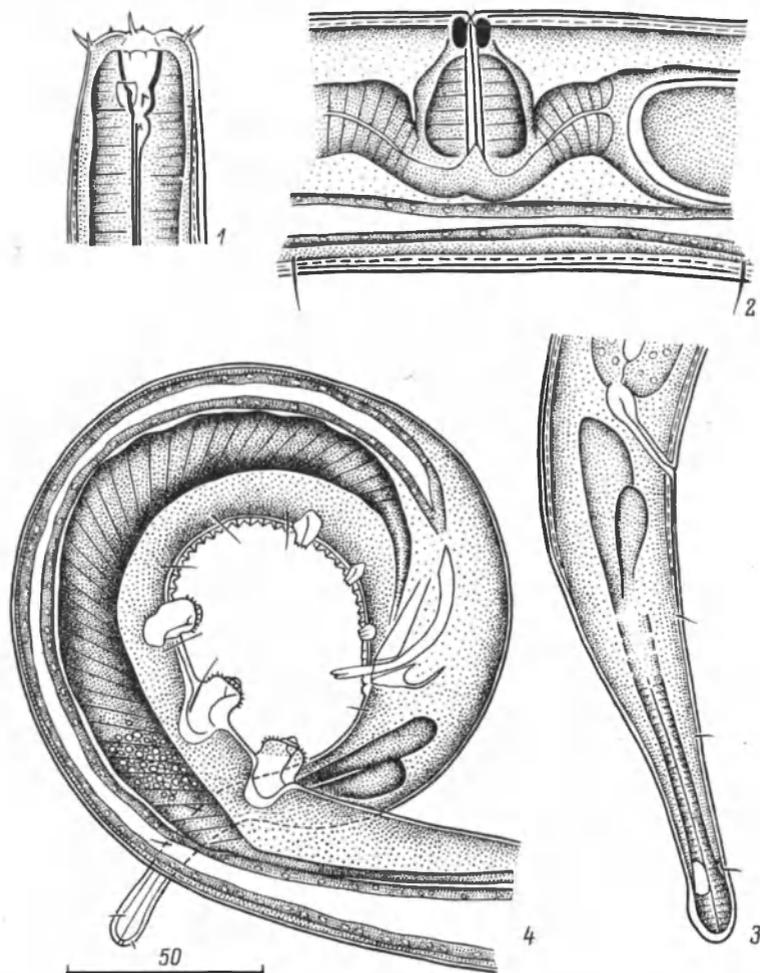


Рис. 83. *Neotobrilus nicaraguensis* (по: Loof, Riemann, 1976).

1 - голова, 2 - вагинальный отдел, 3 - хвост самки, 4 - задний отдел самца.

по 3 экз. самок и 8 экз. самцов. Имеющиеся другие незначительные отличия укладываются в пределы индивидуальной изменчивости.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - донный детрит в оз. Никарагуа, Центр. Америка.

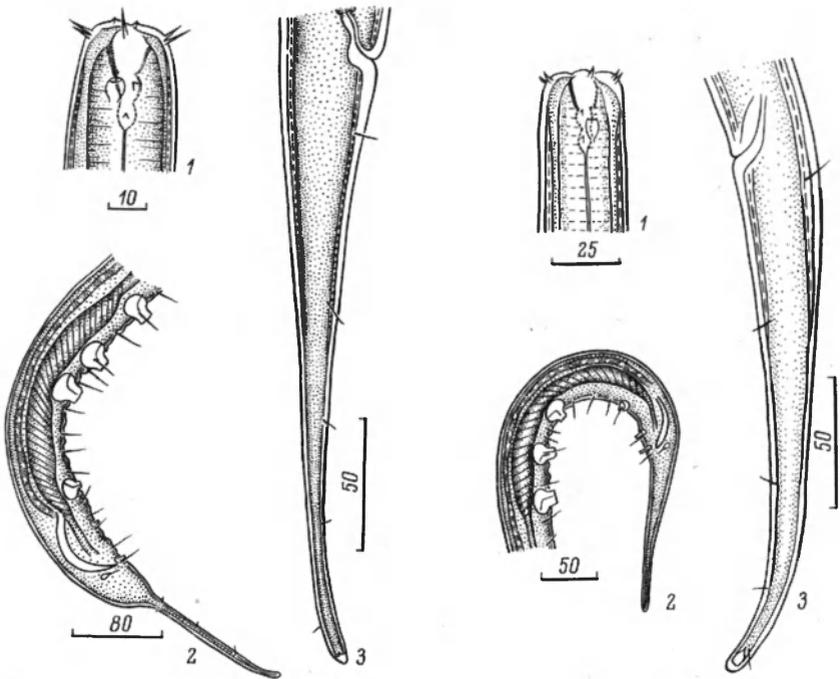


Рис. 84. *Neotobrilus longiformis* (по: Loof, 1973).

1 - голова, 2 - задний отдел самца, 3 - хвост самки.

Рис. 85. *Neotobrilus vicinus* (по: Loof, 1973).

1 - голова, 2 - задний отдел самца, 3 - хвост самки.

7. *Neotobrilus longiformis* (Loof, 1973) (рис. 84).

Loof, 1973b : 15, fig. 6, 7A (*Tobrilus*).

♀ (n=31) : 1.5-2.1(1.8) мм, a=24.0-32.0(28.0), b=4.9-6.1(5.5), c=6.7-9.3(8.0), V=42-49(45)%; ♂ (n=6) : 1.71-1.83(1.77) мм, a=28.0-31.0(29.5), b=5.1-5.6(5.35), c=9.9-10.9(10.4), suppl. 6, spic. 84-96(90) мкм.

Кутикула визуально гладкая, толщиной 2-3 мкм; соматические щетинки немногочисленные, но длинные; особенно хорошо развиты дорсовульварные, достигающие 10-12 мкм. Головной конец закруглен. Длина больших головных щетинок около 10 мкм (25-40% ширины головы). Буккальная полость широкая, бокалоподобная, слабо

отделена от переднего кармана; задний карман отделен от переднего едва заметной перетяжкой. Расстояние между вершинами онхов 10–12 мкм. Отверстия амфидов расположены на уровне границы буккальной полости и переднего кармана.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 327 мкм, средняя ширина тела 64 мкм. Вагина мускулистая, грушевидная, без выраженной слоистости мускулатуры. Яйца 33–43 x 33–40 (38 x 36) мкм, индекс яйца 1.06. Средняя длина хвоста 225 мкм; $хв/ан=6-10(8)$.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 331 мкм, средняя ширина тела 60 мкм. Средняя длина супплементарного ряда 250 мкм, диаметр кольца захвата 73 мкм. Между первыми тремя супплементарными имеется по 3–5 слабовыраженных бугорковидных папилл. Семяизвергательный канал не выходит за пределы супплементарного ряда. Спермии флагеллоидные. Средняя длина хвоста 170 мкм; $хв/ан=4-5$.

Очень близок к *N. macrospiculum*, от которого отличается наличием слабо развитых межсупплементарных папилл.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение – грунт заболоченного водоема на севере Суринама, Южн. Америка.

8. *Neotobrilus vicinus* (Loof, 1973) (рис. 85).

Loof, 1973b : 18; fig. 7B, 8 (*Tobrilus*).

ρ (n=15) : 1.49–2.06(1.77) мм, a=26.0–40.0(33.0), b=5.3–6.2(5.75), c=7.8–9.3(8.55), V=38–47(42)%; δ (n=9) : 1.45–1.76(1.61) мм, a=29.0–41.0(35.0), b=5.2–6.0(5.6), c=10.4–16.3(13.35), suppl. 6, spic. 50–58(54) мкм.

Кутикула визуально гладкая, толщиной 2–3 мкм; соматические щетинки немногочисленные, длиной до 5 мкм. Головной конец приплюснут. Длина больших головных щетинок 5–6 мкм (25% ширины головы), малых 1 мкм. Буккальная полость бокаловидная, слабо отделенная от переднего кармана; задний карман отделен от переднего широким и коротким протоком. Расстояние между вершинами онхов 9–11 мкм. Отверстия амфидов расположены на уровне границы буккальной полости и переднего кармана.

Субтерминальная щетинка имеется.

С а м к а. Средняя длина пищевода 307 мкм, средняя ширина тела 54 мкм. Вагина мускулистая, грушевидная, без выраженной слоистости мускулатуры. Яйца 29–34 x 27–34 (31 x 30) мкм, индекс яйца 1.03. Средняя длина хвоста 206 мкм; $хв/ан=6-10(8)$.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 290 мкм, средняя ширина тела 46 мкм. Средняя длина супплементарного ряда 200 мкм, диаметр кольца захвата 63 мкм. Первые 2 супплементарных расположены

очень близко друг от друга. Межсупплементные папиллы отсутствуют. Семязвергательный канал не выходит за пределы супплементарного ряда. Спермии флагеллоидные. Средняя длина хвоста 121 мкм; хв/ан=4-5.

Очень близок к *N. longiformis* и *N. macrospiculum*, от первого отличается отсутствием межсупплементных папилл и более короткими спикулами, от второго - более короткими спикулами и строением вагинальной мускулатуры.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - обнаружен в придорожной канаве к югу от г.Парамарибо в Суринаме, Южн. Америка.

9. *Neotobrilus macrospiculum* (Altherr, 1963)
(рис. 86).

Altherr, 1963b : 15, fig. 4 (*Tobrilus*),
Loof, Riemann, 1976 : 28, fig. 10 (*Tobrilus* - переописание).

По Loof, Riemann, 1976 - ♀ (n=2) : 1.69-1.77(1.73) мм, a =26.0-35.0(30.5), b =5.1-5.2(5.15), c =8.7-9.6(9.15), V = =45-47(46)%; ♂ : 1.53 мм, a =33.0, b =4.6, c =10.6, suppl. 6, spic. 80 мкм (по оси).

Кутикула с плохо различимой кольчатостью и немногочисленными соматическими щетинками. Передний конец заметно закруглен. Ширина головы 25-27 мкм. Длина больших головных щетинок составляет 1/3-1/4 часть ширины головы. Буккальная полость широкая, почти округлая, отделена от переднего кармана широким протоком, так же, как и передний карман от заднего. Отверстия амфидов расположены на уровне основания переднего кармана.

Субтерминальная щетинка имеется.

Самка. Средняя длина пищевода 335 мкм, средняя ширина тела 56 мкм. Вагинальная мускулатура очень хорошо развита, многослойная; влагалище в ширину несколько больше, чем в глубину. Яйца 45 x 30 мкм, индекс яйца 1.5. Средняя длина хвоста 189 мкм; хв/ан=6-7.

Самец. Длина пищевода 332 мкм, ширина тела 46 мкм. 1-й от клоаки супплемент очень маленький, полностью погружен под кутикулу, 2-й также погруженный, но несколько крупнее 1-го. Длина супплементарного ряда 274 мкм, диаметр кольца захвата 87 мкм. Межсупплементные папиллы отсутствуют, но хорошо развиты многочисленные щетинки между супплементами. Семязвергательный канал не выходит за пределы супплементарного ряда. Спермии флагеллоидные. Длина хвоста 144 мкм; хв/ан=4.

От других видов рода отличается следующим сочетанием признаков: коротким семязвергательным каналом, отсутствием межсупплементных папилл и длинными (80 мкм) спикулами.

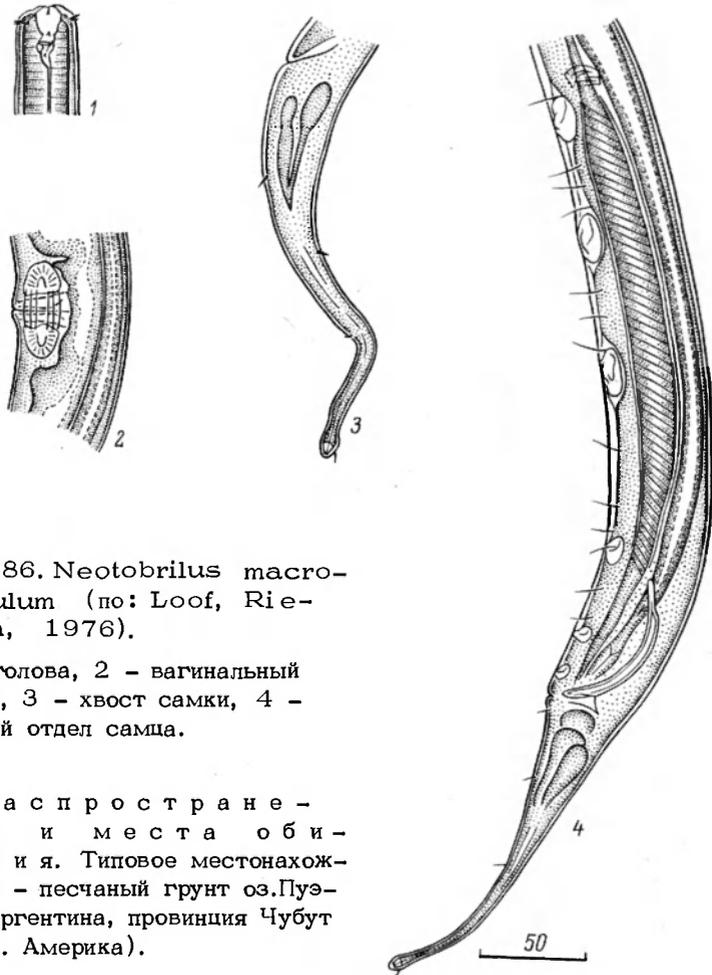


Рис. 86. *Neotobrilus macrospiculum* (по: Loof, Riemann, 1976).

1 - голова, 2 - вагинальный отдел, 3 - хвост самки, 4 - задний отдел самца.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - песчаный грунт оз. Пуэло, Аргентина, провинция Чубут (Южн. Америка).

10. *Neotobrilus ampiei* (Joubert et Heyns, 1979) (рис. 87).

Joubert, Heyns, 1979: 24, fig. 6-7 (*Tobrilus*).

♀ (n=8): 1.96-2.17(2.07) мм, a=24-33(28), b=4.8-5.3(5.1), c=7.0-8.2(7.5), V=41-46(44)%; ♂ (n=6): 1.9-2.19(2.02) мм, a=28-37(34), b=5.0-5.7(5.2), c=8.4-9.9(9.3), suppl. 6, spic. 69-80(73) мкм.

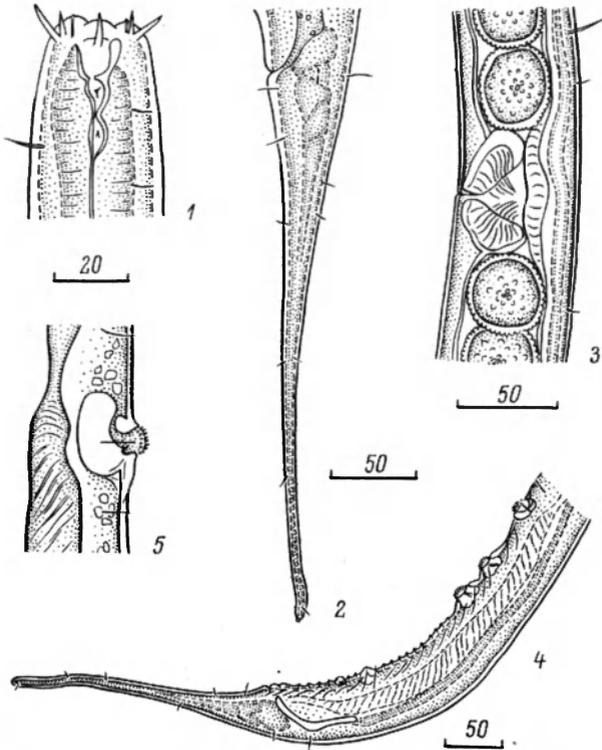


Рис. 87. *Neotobrilus ampiei* (по: Joubert, Heyns, 1979).
1 - голова, 2 - хвост самки, 3 - вагинальный отдел, 4 - задний отдел самца, 5 - супплемент.

Кутикула без выраженной кольчатости, с многочисленными соматическими щетинками. Оба круга головных щетинок слиты в один. Длина больших головных щетинок 11-17 мкм, малых 10 мкм; ширина головы около 26 мкм. Буккальная полость бокаловидная, хорошо отделена от карманов; карманы разделены короткой перемычкой. Вершины онхов отстоят друг от друга на 11-14 мкм. Положения амфидов не установлено.

Субтерминальная щетинка имеется.

С а м к а. Средняя длина пищевода 406 мкм, средняя ширина тела 74 мкм. Адвультварные щетинки до 25 мкм в длину. Яйца 45-55 x 40-45 (48 x 42) мкм, индекс яйца 1.1. Средняя длина хвоста 260 мкм; хв/ан=6.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 388 мкм, средняя ширина тела 59 мкм. Семязизвергательный канал не выходит за пределы супплементарного ряда. Спермии флагеллоидные. Средняя длина супплементарного ряда 275 мкм, диаметр кольца захвата 87 мкм. Между 3-м и 4-м супплементами расположено 11-12 мелких конусовидных папилл и по 3-4 папиллы между мелкими супплементами. Средняя длина хвоста 198 мкм; хв/ан=5.

Близок к *N. breviductus*, от которого отличается более длинным телом, более длинными головными щетинками, более длинными спикулами и расположением крупных супплементов.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение - р. Сварт в окр. г. Хюмансдорп на южной окраине Капской провинции ЮАР (Африка). Обнаружен также в других близлежащих реках.

11. *Neotobrilus floridensis* (Joubert et Heyns, 1979) (рис. 88).

J o u b e r t, H e y n s, 1979 : 25, fig. 8 (*Tobrilus*).

♀ (n=9) : 2.15-2.48(2.28) мм, a=22-33(27), b=4.6-5.2 (4.9), c=7.3-9.7(8.0), V=51-55(53)%.

Самцы неизвестны.

Кутикула без выраженной кольчатости, с небольшим числом коротких соматических щетинок. Оба круга головных щетинок слиты в один. Длина больших головных щетинок 12-16 мкм; ширина головы около 28 мкм. Буккальная полость воронковидная, слабо отделена от очень узких карманов, расположенных друг за другом. Они находятся на разных уровнях, расстояние между их вершинами 8 мкм. Положение амфида не установлено.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

Средняя длина пищевода 465 мкм, средняя ширина тела 84 мкм. Синхронных яиц обычно 2; яйца 58-76 × 38-49 (65 × 44) мкм, индекс яйца 1.5. Средняя длина хвоста 285 мкм; хв/ан=6.5.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение - оз. Флорида в провинции Трансвааль ЮАР (Африка); песчаный грунт.

12. *Neotobrilus tantloyi* (Sukul, 1971) (рис. 89).

S u k u l, 1971 : 135, fig. 1 (*Tobrilus*).

♀ : 0.99-1.32 мм, a=20.05-21.0, b=4.8-5.2, c=7.6-8.5, V=45-48%.

Самцы неизвестны.

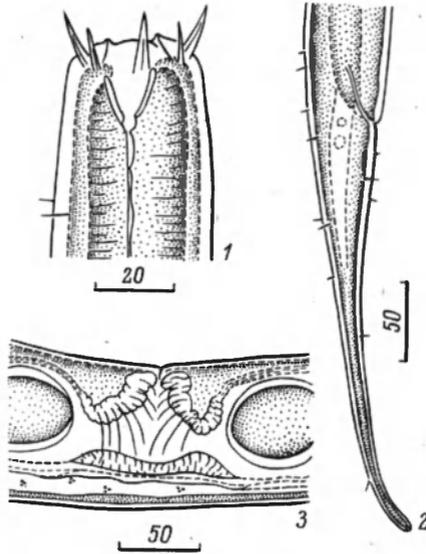


Рис. 88. *Neotobrilus floridensis* (по: Joubert, Heyns, 1979).

1 - голова, 2 - хвост самки, 3 - вагинальный отдел.

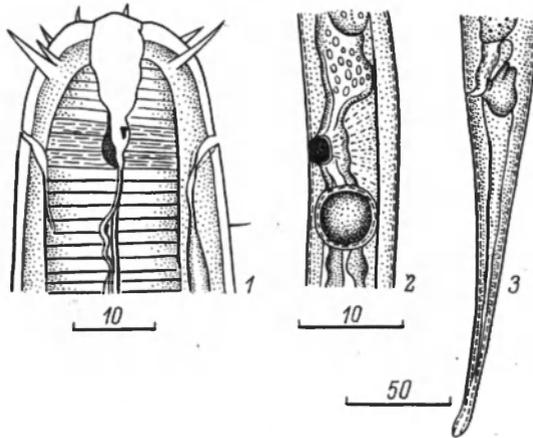


Рис. 89. *Neotobrilus tantloyi* (по: Sukul, 1971).

1 - голова, 2 - вагинальный отдел, 3 - хвост самки.

Кутикула визуально гладкая, с короткими соматическими щетинками на трофику-сенсорном отделе. Головной конец плавно закруглен. Ширина головы 16-20 мкм. Головные щетинки расположены в 2 сближенных круга; длина больших головных щетинок около 8 мкм (45-50% ширины головы), малые щетинки в 2 раза короче. Буккальная полость воронковидная, слита с передним карманом; задний карман узкий. Расстояние между вершинами онхов соответствует глубине буккальной полости. Отверстия амфидов расположены на уровне границы буккальной полости и переднего кармана. NR=40%.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

Средняя длина пищевода 230 мкм, средняя ширина тела 56 мкм. Синхронных яиц 1-2; яйца круглые, диаметром 44 мкм, индекс яйца 1. Средняя длина хвоста 143 мкм; хв/ан=5-6.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - Индия, штат Бихар, термальный источник Тантлой.

13. Neotobrilus telekiensis (Allgen, 1952) (рис.90).

Allgen, 1952 : 146, fig. 5 (Trilobus);
Andrassy, 1959a : 225 (Tobrilus); 1964b :
15, fig. 4-5 (Tobrilus - переописание по топотипам);
Loof, Riemann, 1976 : 30, fig. 11-12 (Tobrilus -
переописание по типовым материалам).

Лектотип (Loof, Riemann, 1976), ♂: 3.61 мм, a=30.0, b=6.0, c=15.0, suppl. 6, spic. 117 мкм.

По Andrassy, 1964b - ♀: 2.85-3.12(2.98) мм, a=36.2-38.4(37.3), b=4.6-5.1(4.8), c=8.7-9.5(9.1), V=41-42%; ♂: 2.88-3.06(2.97) мм, a=38.2-45.3(41.7), b=5.0-5.3(5.15), c=14.0-15.1(14.5), suppl. 6, spic. 94-105(99) мкм.

Кутикула визуально гладкая, толщиной 1 мкм; соматические щетинки многочисленные и очень длинные, особенно дорсовульварные, достигающие 34 мкм. Головной конец тупой. Длина больших головных щетинок 14-18 мкм (30-35% ширины головы), малых 7-12 мкм. Буккальная полость бокаловидная, практически не отделена от переднего кармана, задний карман отделен от переднего слабо выраженной перетяжкой. Расстояние между вершинами онхов 15-17 мкм. Отверстия амфидов расположены на уровне нижней части буккальной полости или несколько ниже.

Субтерминальная щетинка имеется.

Самка. Средняя длина пищевода 602 мкм, средняя ширина тела 80 мкм. Вагинальная мускулатура очень мощная, вагина шарообразная или несколько сплюснутая вдоль длинной оси тела. Синхронных яиц 2-3; яйца 47-67(57) x 35-41(38) мкм, индекс яйца 1.5. Средняя длина хвоста 327 мкм; хв/ан=8-9.

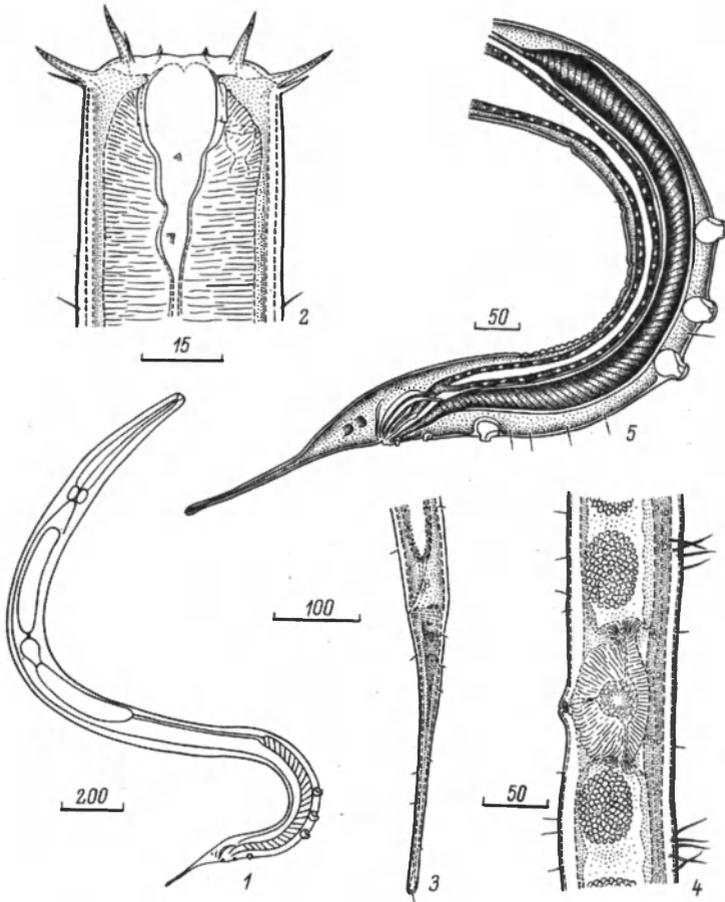


Рис. 90. *Neotobrilus telekiensis* (1, 5 - по: Loof, Riemann, 1976; 2-4 - по: Andrassy, 1964).

1 - общий вид самца, 2 - голова, 3 - хвост самки, 4 - вагинальный отдел, 5 - задний отдел самца.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 576 мкм, средняя ширина тела 71 мкм. Средняя длина супплементарного ряда 464 мкм. Межсупплементные папиллы отсутствуют. Длина семяизвергательного канала в 1.5 раза превышает длину супплементарного ряда. Спермии флагеллоидные. Средняя длина хвоста 212 мкм; $хв/ан = 4-4.5$.

От всех прочих видов рода отличается крупными размерами тела, строением стомы и вульвы; от наиболее морфологически близкого вида *N. hopei* отличается отсутствием межсупплементных папилл.

Таксономическое замечание. Вместе с *N. telekiensis* Алльгеном (Algen, 1952) был описан вид *Trilobus hoehnelensis*, основанный на единственном экземпляре самца. Андраши (Andrassy, 1964b) свел этот вид в синоним к *N. telekiensis*, хотя валидным следовало бы принять название *hoehnelensis*, так как этот вид описан Алльгеном раньше (с. 144), перед описанием *telekiensis*. В дальнейшем (Loof, Riemann, 1976) после переописания типового материала вид *Tobrilus hoehnelensis*, был восстановлен, но поставлен под сомнение в связи с возможной патологической аберрантностью типового и единственного экземпляра самца (5 супплементов). По-видимому, *Tobrilus hoehnelensis* следует отнести в разряд *species inquirenda*.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение – горное оз. Телеки в Кении, Вост. Африка; высота 4362 м над ур. м.; илистый грунт. Встречается также в почве и мхах, в этом же районе.

13. Под SEMITOBRILUS Tsalolichin, 1981

Типовой вид *S. pellucidus* (Bastian, 1865), по первоначальному обозначению.

Кутикула тонкокольчатая; соматические щетинки малочисленные, но довольно длинные. Ширина головы в 3 раза уже максимальной ширины тела. Стома с 2 карманами, расположенными друг за другом; буккальная полость бокаловидная, отчетливо отделена от переднего кармана; задний карман отделен от переднего узким протоком; в каждом кармане имеется по 1 небольшому онху. Амфиды расположены на уровне основания буккальной полости или выше. $NR = 35\%$. Пищеводные прикардиальные железы округлые или слегка овальные. Женская половая система дифференцирована, вагина довольно широкая, мускулистая. Вульва расположена преэкваториально ($V = 44\%$). Количество синхронных яиц колеблется от 1 до 5; яйца овальной формы, длина яйца в 1.5 раза превышает его ширину. Семяпровод довольно короткий, извитой, семяизвергательный канал с хорошо развитой поперечной мускулатурой. Спиккулы длинные (в 30 раз короче тела самца) и тонкие. Супплементы редуцированные, очень мелкие, полностью погружены под кутикулу. Число супплементов равно 6–8. Расстояния между супплементами различные.

Представители рода предпочитают заиленные грунты пресных и солоноватых водоемов. Распространение приурочено к Голарктике.

Таксономические и номенклатурные замечания. Типовой вид нового рода был описан Бастианом (Bastian, 1865) на основании единственного экземпляра самки. Подробное, хорошо иллюстрированное описание самца этого вида дал Бючли (Bütschli, 1876). На основании этого описания вид получил возможность правильного определения. Детальное описание самки с интересными биологическими замечаниями принадлежит де Ману (de Man, 1880), который впервые отметил переменность положения вульвы и размеров тела. Де Маном же был описан вид *Trilobus leptosoma*, который им же самим позднее был синонимизирован с *Trilobus pellucidus*. В 1913 г. Гофменнер (Hofmänner, 1913) обнаружил в Женевском озере вид, морфологически близкий к *Trilobus pellucidus*, который описал под названием *Trilobus longicaudus*,⁸ приписав авторство вида Линстову (Linstow, 1876). Однако описанный Линстовом под названием *Trilobus longicauda* вид в настоящее время рассматривается как *species inquirenda* (Andrassy, 1964a), так как описание его и изображения очень неполны, кроме того, на рисунке самца видно, что он имеет короткие спиккулы и очень крупные супплекменты, т.е. признаки, не соответствующие диагнозу рассматриваемой группы, и не может быть сравнен с *Trilobus pellucidus*, хотя в 1915 г. Гофменнер и Менцель (Hofmänner, Menzel, 1915) рассматривали эти виды как синонимы (*Trilobus longicaudatus* Linstow=*Trilobus pellucidus* Bastian). Дополнительная путаница возникла после описания *Trilobus gracilis* f. *typica* subf. *longicaudatus* (W. Schneider, 1924), в дальнейшем *Trilobus gracilis* f. *typica* var. *longicaudatus* (W. Schneider, 1925). В настоящее время этот таксон, рассматриваемый как *Tobrilus longicaudatus* (Andrassy, 1964a), должен быть отнесен к категории *species inquirenda*.

Возникшая путаница осложнилась описанием в 1938 г. (Stefanski, 1938) вида, неотличимого от *Trilobus pellucidus*,⁹ под названием *Trilobus longicaudatus* W. Schneider, 1924, хотя в 1914 г. Стефанский (Stefanski, 1914) отмечал сходство *Trilobus longicaudatus* (sensu Hofmaenner, 1913)

⁸ Следует обратить внимание на окончание этого и других видовых названий; название *longicaudus* - lapsus calami; рисунок подписан правильно: *longicaudatus*.

⁹ Нет никаких оснований приписывать авторство Шнейдера видам, морфологически близким *Trilobus pellucidus*, так как он относит свои формы к виду *T. gracilis*, т.е. виду, описанному, как и *T. pellucidus*, Бастианом (Bastian, 1865), который их четко разделял, что несомненно было очевидно и Шнейдеру.

и *T. pellucidus*. В 1967 г. Жуже (в диссертации) обратил внимание на различие в строении отдельных экземпляров *T. pellucidus* и в первую очередь на отличие гофменнеровского вида от типичного, бастиановского, что привело к выделению *T. pellucidus* var. *lemanii* (= *T. longicaudatus sensu Hofmaenner, 1913*), а затем и *T. pellucidus longicaudatus* subsp. n. (Juget, 1969). Принятое подвидовое название рассматривалось как имеющее приоритет по сравнению с *T. lemanii*, (кстати, предложенное в диссертации Жуже). В 1971 г. был описан вид *Tobrilus closlongicaudatus* Gagarin, 1971, неотличимый от вида, описанного Хофменнером, и переописан вид *Tobrilus longicaudatus* W. Schneider, 1924, неотличимый от *T. pellucidus*. Различия между формами, описанными Бастианом и Бючли, с одной стороны, и Хофменнером — с другой, позволяют рассматривать их как самостоятельные виды.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- 1(2). Длина больших головных щетинок составляет до 60% ширины головы; толщина спикул у самцов не более 8 мкм
 1. *S. pellucidus* (Bastian)
- 2(1). Длина больших головных щетинок составляет не более 40% ширины головы; толщина спикул у самцов не менее 10 мкм
 2. *S. longicaudatus* (Hofmaenner)

1. *Semitobrilus pellucidus* (Bastian, 1865) (рис. 91).

B a s t i a n, 1865 : 100, fig. 23-24 (Trilobus);
 B ü t s c h l i, 1876 : 337, fig. 10 (Trilobus); D a -
 d a y, 1894 : 135 (Trilobus tenuicaudatus); d e M a n,
 1880 : 30 (Trilobus leptosoma); S t e f a n s k i,
 1938 : 648, fig. 4 (Trilobus longicaudatus); A n d r a s -
 s y, 1959a : 225 (Tobrilus); A l t h e r r, 1963a :
 67, fig. 3 (Tobrilus bayonensis); Г а г а р и н, 1971 :
 981, рис. 1 (Tobrilus longicaudatus); A l t h e r r,
 1976 : 807, fig. 3 (Tobrilus lunzensis); L o o f,
 R i e m a n n, 1976 : 43, fig. 19 (Tobrilus — переописание).

По Bastian, 1865 — ♀ : 2.9 мм, a=26.3, b=6.0, c=7.4, V=45%.

По Bütschli, 1876 — ♂ : 2.4 мм, a=?, b=6.5, c=8.0.

Обобщенные данные (Micoletzky, 1914; Филипьев, 1928; Loof, Riemann, 1976) — ♀ (n=7) : 1.18-3.01(2.17) мм, a = 25.5-47.0(37.0), b = 3.8-6.6(5.5), c = 6.2-8.5(7.6), V = 38-55 (42)%; ♂ (n=5) : 1.89-2.82(2.39) мм, a = 29.0-53.0(41.1), b = 5.4-6.4(6.1), c = 7.6-11.6(9.3), suppl. 6-8, spic. 68-97(83) мкм.

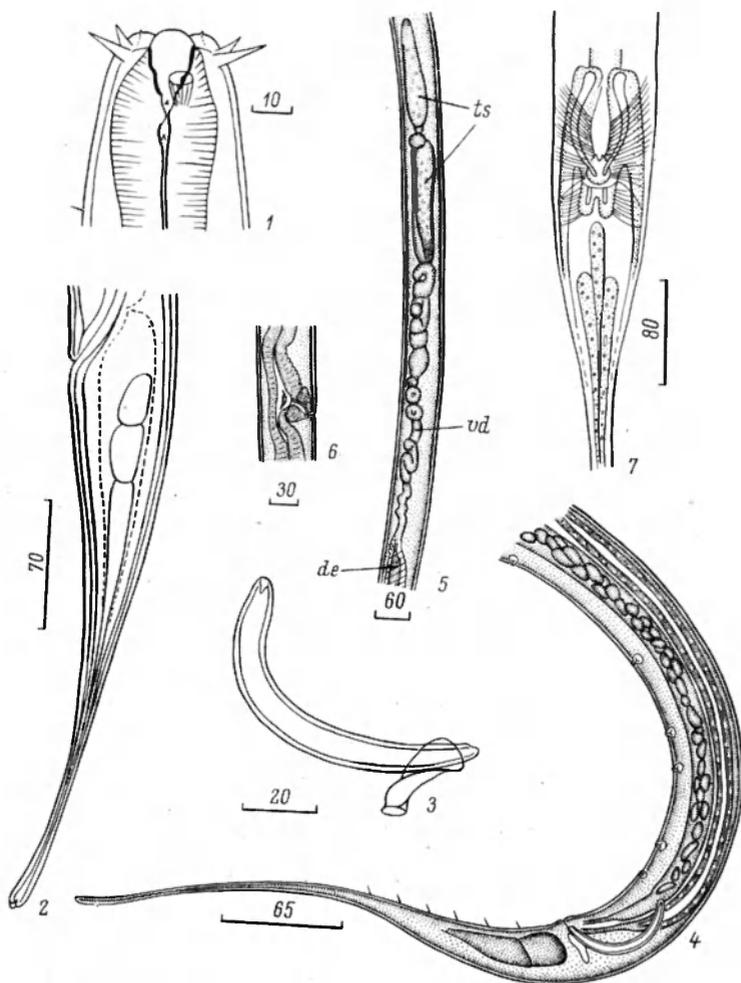


Рис. 91. *Semitobrilus pellucidus* (1-3 по: Juget, 1969); 4-6 - по: Loof, Riemann, 1976; 7 - по: Bütschli, 1876).

1 - голова, 2 - хвост самки, 3 - спиккулы и рулек, 4 - задний отдел самца, 5 - семенники и семяпровод, 6 - вагинальный отдел, 7 - спиккулы вентрально.

Кутикула со слабо выраженной кольчатостью и немногочисленными соматическими щетинками; толщина кутикулы 1 мкм. Головной конец притуплен. Длина больших головных щетинок 10-13 мкм (60% ширины головы), малых 5-8 мкм. Буккальная полость бока-

ловидная, четко отделена от переднего кармана; задний карман отделен от переднего узким протоком. Расстояние между вершинами онхов 10–15 мкм. Отверстия амфидов расположены на уровне основания буккальной полости; диаметр отверстия амфида 5–6 мкм.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 394 мкм, средняя ширина тела 58 мкм. Вагина вытянутая, мускулистая, как правило, расположена под углом к поверхности тела. Синхронных яиц 3–5; яйца 60 x 40 мкм, индекс яйца 1.5. Средняя длина хвоста 285 мкм; хв/ан=8–10.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 392 мкм, средняя ширина тела 58 мкм. Средняя длина супплементарного ряда 330 мкм. Спикулы слегка закруглены на проксимальном конце, толщина спикул 5–8 мкм. Средняя длина хвоста 257 мкм; хв/ан=7–8.

От другого, входящего в род вида отличается более тонкими спикулами, более длинными головными щетинками и косо расположенной вульвой.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение – окр. г. Фалмут на п-ове Корнуэлл (Великобритания). Широко распространен по всей Европе от Скандинавии (Dillevsen, 1911) до Италии (Andrassy, 1959b) и от Испании (Gadea, 1955) до бассейна Волги (Филиппев, 1928). Отмечался в США (Altherr, Delamare Deboutteville, 1972), Турции (Daday, 1903) и на Тянь-Шане в р. Тюп и оз. Иссык-Куль (Шалолыхин, 1979). Предпочитает песчаные и илистые грунты пресных и солоноватых водоемов и рек, реже встречается в переувлажненной почве.

2. Semitobrilus longicaudatus (Hofmaenner, 1913) (рис. 92).

Н о f m ä n n e r, 1913 : 618, Fig. 7–8 (Trilobus);
J u g e t, 1969 : 163, fig. 10b (Tobrilus pellucidus subsp.);
Г а г а р и н, 1971 : 983, рис. 1 (Tobrilus closlongicaudatus);
G e r l a c h, R i e m a n n, 1974 : 423 (Tobrilus pellucidus lemani).

По Hofmänner, 1913 – ♀ : 1.5–2.0 мм, a=25.4–40.0, b=5.0–6.0, c=6.0–6.5; ♂ : 1.8–2.0 мм, a=25.0–40.0, b=5.0–6.0, c=6.0–7.0.

По Juget, 1969 – ♀ (n=3) : 1.81–2.29(2.0) мм, a=30.0–36.0(33.0), b=6.5–6.8(6.6), c=5.3–6.4(5.8), V=44–47(46)%;
♂ (n=3) : 1.6–1.73(1.66) мм, a=29.0–36.0(32.5), b=5.2–6.1(5.6), c=6.1–6.9(6.5), suppl. 6, spic. 71–73 мкм.

По Гагарину 1971 – ♀ (n=2) : 1.64–1.95(1.8) мм, a=31.1–34.6(32.8), b=5.7–6.7(6.2), c=6.7–7.1(6.9), V=48–54(51)%;

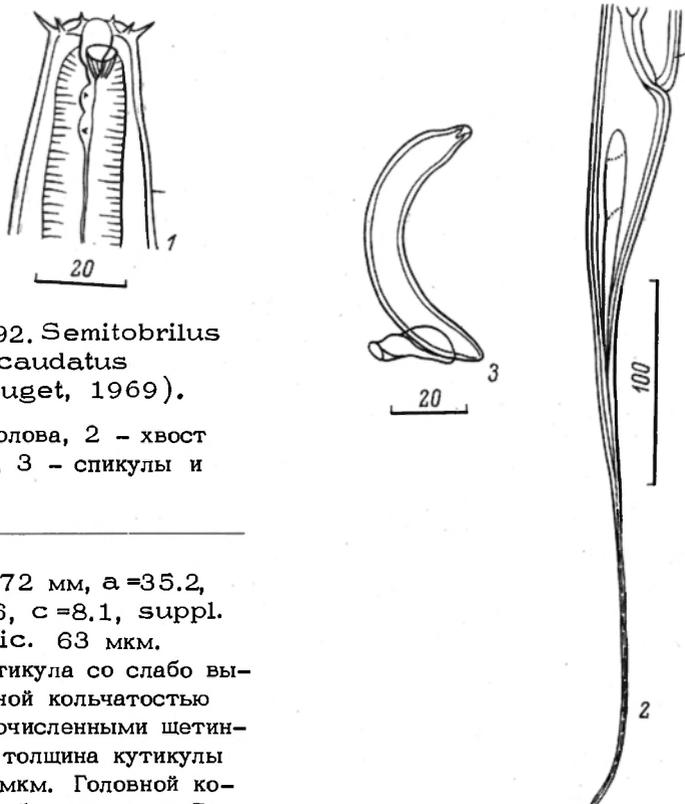


Рис. 92. *Semitobrilus longicaudatus* (по: Juget, 1969).

1 - голова, 2 - хвост самки, 3 - спикулы и рулек.

♂: 1.72 мм, $a=35.2$, $b=5.6$, $c=8.1$, suppl. 6, spic. 63 мкм.

Кутикула со слабо выраженной кольчатостью и малочисленными щетинками; толщина кутикулы 1-1.3 мкм. Головной конец слабо закруглен. Длина больших головных щетинок 4-6 мкм (23-31% ширины головы), малых 2-4 мкм. Буккальная полость бокаловидная, не очень отчетливо отделенная от переднего кармана; задний карман отделен от переднего узким протоком. Расстояние между вершинами онхов 8-9 мкм. Отверстия амфидов расположены на уровне верхней части буккальной полости; диаметр отверстия амфида 4-7 мкм.

Субтерминальная щетинка отсутствует.

С а м к а. Средняя длина пищевода 300 мкм, средняя ширина тела 55 мкм. Вагина короткая, расположенная перпендикулярно к поверхности тела. Синхронных яиц 1-2; яйца 64 x 46 мкм, индекс яйца 1.4. Средняя длина хвоста 285 мкм; $хв/ан=8-9$.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 306 мкм, средняя ширина тела 55 мкм. Средняя длина супплементарного ряда 150 мкм. Спикулы слегка заострены на проксимальном конце. Толщина спикул 10-12 мкм. Средняя длина хвоста 260 мкм, $хв/ан=7$.

Очень близок к *S. pellucidus*, от которого отличается более короткими головными щетинками, более толстыми спикулами и выше расположенным амфидом.

Таксономическое замечание. Обнаруженный в оз. Охрид на Балканах вид *Trilobus pellucidus* (Gerlach, Meyl, 1957) занимает в известной степени промежуточное положение между *S. pellucidus* и *S. longicaudatus*, но по форме спикул, положению амфидов и размерам тела он ближе к *S. longicaudatus*, в качестве коего и предлагается его рассматривать.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение — илестый грунт Женевского озера, Швейцария. Обнаружен также в Мингечаурском водохранилище Азербайджанской ССР (Гагарин, 1971).

II. Семейство TRIPYLIDAE de Man, 1876

Типовой род *Tripyla* Bastian, 1865.

Enoplida. Размеры тела колеблются от 0.5 до 3 мм, в среднем оставаясь в пределах 1–2 мм. Кутикула довольно толстая, обычно несколько более 2 мкм, явственно кольчатая или визуально гладкая; соматические щетинки отсутствуют (в исключительных случаях единичные). Головной конец не обособлен или обособлен очень слабо. Ротовое отверстие окружено 3 губами с расположенными на них 6 губными папиллами (по 2 папиллы на каждой губе). Головные щетинки всегда имеются, как правило, довольно короткие, иногда очень короткие, редуцированные. Общее число головных щетинок всегда равно 10. Обычно имеется 6 более длинных щетинок и 4 более коротких; короткие щетинки расположены, как правило, заметно ниже, чем длинные; в ряде случаев круги головных щетинок тесно сближены или полностью слиты. Стома развита, но стенки ее довольно тонкие, а сама стома сжата, что производит впечатление отсутствия стомы. В основании стомы расположены 2 (или 1, или, как исключение, 3) маленьких онха. Проток одной из пищеводных желез открывается либо в полость онха, либо непосредственно в полость стомы над онхами. Ткань пищевода полностью охватывает стому. Амфид типичный: карманообразный, бокаловидный, с узким овальным отверстием, расположен на уровне стомы. Нервное кольцо окружает пищевод всегда выше его середины. Пищевод правильной цилиндрической формы, почти не расширяющийся к заднему концу, без бульбусов. В месте соединения пищевода со средней кишкой, вне контуров пищевода, всегда имеются 3 пищеводные прикардиальные железы. Органы выделения в виде оформленной ренеты и выделительного протока либо отсутствуют, либо очень слабо развиты. Женская половая система парная или непарная; гонады загнутые. Самцы у ряда видов отсутствуют. Мужская половая система состоит из 2 семенников, семяпровода и семяизвергательного

канала. Всегда имеются 2 спикулы и слабо развитый рулек, а также медиовентрально расположенные либо только в преклоакальной области, либо еще и в области передней части тела многочисленные (как правило, больше 3) супплементарные органы бородавчато-папиллоидного типа. Каудальные железы имеются, проток этих желез всегда развит. Хвост обычно довольно длинный. Выраженный половой диморфизм в строении хвоста отсутствует.

Среда обитания: почва и пресные воды, как исключение – солоноватые воды.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ¹⁰

- 1(4). Гонады самок парные; кутикула явственно кольчатая.
 2(3). Стома с 1 онхом; круги головных щетинок расставлены . . .
 1. Tripyla Bastian
 3(2). Стома с 2 онхами; круги головных щетинок слиты
 2. Paratripyla Brzeski
 4(1). Гонады самок не парные; кутикула визуальна гладкая.
 5(6). Стома с 1 онхом; круги головных щетинок расставлены . . .
 3. Trischistoma Cobb
 6(5). Стома с 2 онхами; круги головных щетинок слиты
 4. Tripylina Brzeski

1. Род TRIPYLA Bastian, 1865

Типовой вид *T. glomerans* Bastian, 1865, по последующему обозначению (Brzeski, 1964).

Довольно крупные трипилиды: длина тела в большинстве случаев около 1.5 мм и более. Кутикула явственно кольчатая. Ширина головы в 2 раза уже максимальной ширины тела. Головные щетинки расположены в 2 круга: верхний, состоящий из 6 длинных щетинок, и нижний, состоящий из 4 коротких щетинок. Стома вооружена только 1 онхом, в полость которого открывается проток пищеводной железы. Пищеводные прикардиальные железы развиты довольно слабо, сплюснутые. Женские гонады парные, вагина, как правило, узкая. Вульва параэкваториальная. Самцы имеются. Супплементы самцов очень маленькие, бородавчатые, почти полностью погруженные под кутикулу, с маленьким щетинкообразным центральным шипом. Расположены супплементы вдоль всей вентральной стороны тела с перерывом в средней части тела. Общее число супплементов в подавляющем большинстве случаев превышает 3. Спикулы короткие (в 40 раз короче тела самца) и широкие.

¹⁰ Род *Multidens* (Мухина, 1978) не может рассматриваться в системе *Tripylidae*, так как имеет поровидные амфиды на губах, что исключает его из системы эноплид s.l. вообще.

Представители рода предпочитают илисто-песчаные и песчаные грунты пресных водоемов и реке рек; многие виды обычны в почве. Распространение приурочено к Голарктической и Эфиопской зоогеографическим областям.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- 1(22). Длина тела более 0.5 мм.
 2(7). Головные щетинки длинные, не менее 1/4 ширины головы.
 3(4). Длина хвоста у самок не более 200 мкм 2. T. setifera Bütschli
 4(3). Длина хвоста у самок не менее 250 мкм.
 5(6). Ширина головы около 20 мкм 3. T. filicaudata de Man
 6(5). Ширина головы не менее 30 мкм 4. T. longicaudata Nesterov
 7(2). Головные щетинки короче 1/4 ширины головы.
 8(9). Ширина головы не менее 45 мкм 10. T. dybowskyi Tsalolichin
 9(8). Ширина головы менее 40 мкм.
 10(13). Хвост самок не менее чем в 10 раз длиннее анального диаметра.
 11(12). Губы и губные папиллы хорошо выражены, головные щетинки переднего круга толстые, конусовидные 11. T. subterranea Tsalolichin
 12(11). Губы и губные папиллы выражены слабо, головные щетинки переднего круга тонкие. 8. T. tenuis Brzeski
 13(10). Хвост самок не более чем в 9 раз длиннее анального диаметра.
 14(15). Головные щетинки переднего круга не менее 6 мкм 7. T. magna Altherr et Delamare Deboutteville
 15(14). Головные щетинки переднего круга менее 5 мкм.
 16(17). Головные щетинки второго круга длиннее и тоньше щетинок переднего круга 1. T. glomerans Bastian
 17(16). Головные щетинки второго круга короче щетинок переднего круга или равны им.
 18(19). В области вульвы имеются сильно выраженные вздутия стенки тела 9. T. vulvata Andrassy
 19(18). Выраженных вздутий в области вульвы нет.
 20(21). Головные щетинки переднего круга очень короткие, направлены вверх 5. T. affinis de Man
 21(20). Головные щетинки переднего круга короткие, но хорошо различимые, направлены в стороны 6. T. filipjevi (Filipjev)
 22(1). Длина тела около 0.5 мм 12. T. pygmaea Micoletzky

1. Tripyla glomerans Bastian, 1865 (рис. 93).

B a s t i a n, 1865 : 115, fig. 16-17; B ü t s c h -
l i, 1873 : 52, Fig. 35 (T. papillata); M i c o l e t -
z k y, 1922b : 497 (T. papillata crystallifera); 1923 :
15, Fig. 2 (Promononchus filipjevi); B r z e s k i,
1964 : 158, Fig. 1-5 (переописание).

По Brzeski, 1964 - ♀ (n=10) : 1.2-3.1(2.15) мм, a =
=24-32(28), b=5.5-6.4(5.9), c =5.4-7.2(6.3), V=50-54(52)%;
♂ (n=10) : 1.9-3.2(2.55) мм, a=25-34(29.5), b=5.4-6.1
(5.75), c =5.0-8.2(6.6), spic. 70-80(75) мкм.

Кутикула толщиной до 3-4 мкм. Ширина головы 30-35 мкм;
головные щетинки первого круга очень короткие, папилловидные,
длина головных щетинок второго круга 3-4 мкм. Отверстия амфидов
расположены на уровне задних головных щетинок приблизительно
посередине расстояния между онхом и передним концом тела; диа-
метр отверстия амфида 5-8 мкм.

С а м к а. Средняя длина пищевода 364 мкм, средняя ширина
тела 76 мкм. Синхронных яиц, как правило, 2; яйца 117 x 56 мкм,
индекс яйца 2. Средняя длина хвоста 341 мкм; хв/ан=6-7.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 443 мкм, средняя ширина
тела 86 мкм. Спермии в длину 14-18 мкм. Супплементов 19-20,
из них 7-8 расположены на уровне пищевода, остальные составляют
супплементарный ряд длиной около 900 мкм. Рулек 22-24 мкм.
Средняя длина хвоста 396 мкм; хв/ан=5.

От других видов рода отличается очень короткими головными
щетинками и наибольшим числом супплементов.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а -
н и я. Типовое местонахождение - г. Фалмут, п-ов Корнуэлл, Велико-
британия. Широко распространен по всему восточному полушарию
от о-ва Шпицберген (Loof, 1971) до Южн. Африки (Andrassy,
1970) и до Японии (Imamura, 1931), очень обычен в Европе.
Обнаруживается в песчаных и илесто-песчаных грунтах водоемов и
реже в реках, а также во мхах и увлажненной почве.

2. Tripyla setifera Bütschli, 1873 (рис. 94).

B ü t s c h l i, 1873 : 51, Fig. 36; A l t h e r r,
1963 : 55 (Trischistoma); B r z e s k i, 1964 : 170,
Fig. 20-23 (переописание).

По Brzeski, 1964 - ♀ (n=10) : 1.1-1.4(1.25) мм, a =
=24-31(28), b=4.1-4.6(4.35), c =6.6-9.5(8.05), V =53-61(57)%;
♂ (n=10) : 1.1-1.3 мм, a =27-35(31), b =4.0-4.6(4.3), c =
=6.7-8.6(7.6), spic. 40 мкм.

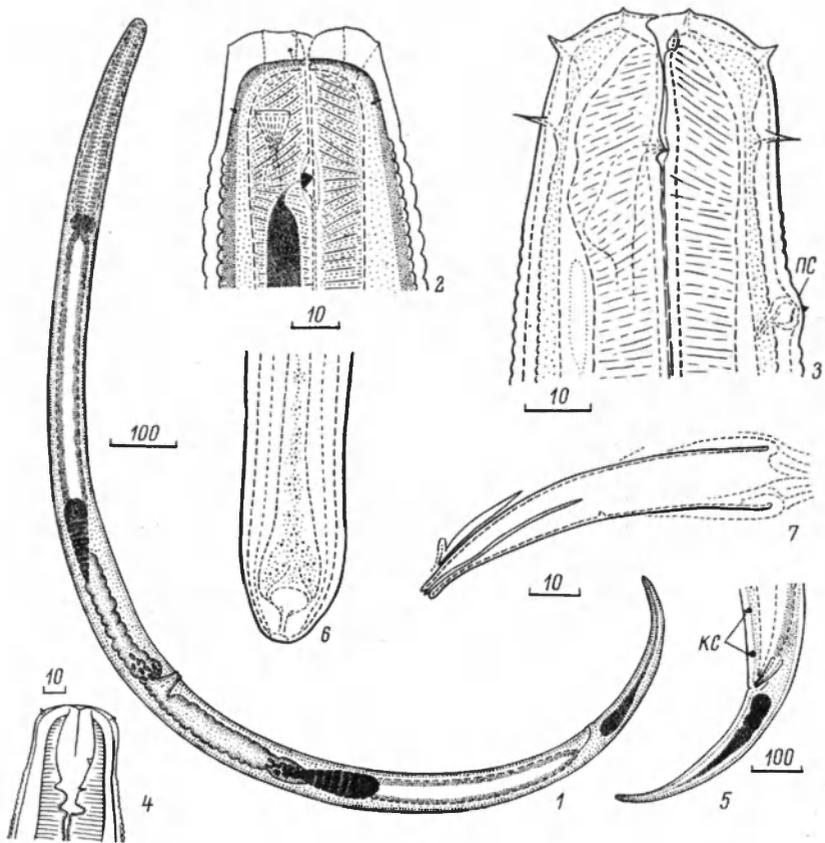


Рис. 93. *Tripyla glomerans* (1, 2, 5 - по: Brzeski, 1964; 3, 6, 7 - по: Andrassy, 1967; 4 - по: Micoletzky, 1923).

1 - общий вид самки, 2 - голова латерально, 3 - голова вентрально, 4 - раскрытая стома, 5 - хвост самца, 6 - терминус хвоста, 7 - спикулы и рулек.

Кутикула толщиной до 2-3 мкм. Ширина головы 25 мкм. Длина головных щетинок первого круга 8-9 мкм, второго 3-4 мкм. Отверстия амфидов расположены ниже уровня щетинок заднего круга приблизительно посередине между онхом и передним концом тела; диаметр отверстия амфида 5-6 мкм.

С а м к а. Средняя длина пищевода 287 мкм, средняя ширина тела 45 мкм. Синхронных яиц, как правило, 2; яйца 110-137 х 38-43 (123 х 40) мкм, индекс яйца 3. Средняя длина хвоста 155 мкм; хв/ан=7-11.

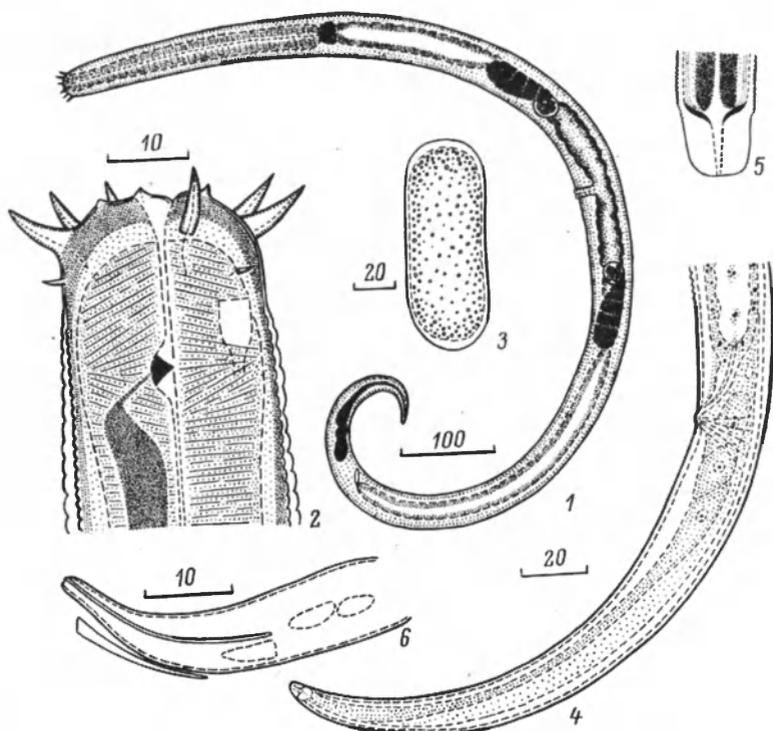


Рис. 94. *Tripyla setifera* (1, 2, 5 - по: Brzeski, 1964; 3, 4, 6 - по: Andrassy, 1967).

1 - общий вид самки, 2 - голова, 3 - яйцо, 4 - хвост самки, 5 - терминус хвоста, 6 - спикула и рулек.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 267 мкм, средняя ширина тела 37 мкм. Спермии в длину 9-12 мкм. Супплементов 12-17, из них 5-6 расположены на уровне пищевода, остальные составляют супплементарный ряд длиной около 600 мкм. Рулек 11-13 мкм. Средняя длина хвоста 151 мкм; хв/ан=7-8.

От других видов рода отличается наиболее длинными и толстыми головными щетинками переднего круга.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - север ФРГ. Широко распространенный вид по всему восточному полушарию вплоть до Японии (Kaburaki, Imamura, 1933), очень обычен в Европе. Обнаруживается в песчаных и илисто-песчаных грунтах водоемов, во мхах, увлажненной почве.

3. *Tripyla filicaudata* de Man, 1880 (рис. 95).

de Man, 1880 : 11, Fig. 18; Altherr, 1963a : 55 (*Trischistoma*); Brzeski, 1964 : 169, Fig. 20-23 (перописание).

По Brzeski, 1964 - ♀ (n=10) : 1.1-1.7(1.4) мм, a=29-38(33.5), b=5.0-5.5(5.25), c=4.3-5.0(5.15), V=46-49(47)%; ♂ (n=10) : 1.2-1.9(1.55) мм, a=32-43(37.5), b=4.0-6.2(5.1), c=3.9-5.4(4.6), spic. 34-47(40) мкм.

Кутикула толщиной до 2-3 мкм. Ширина головы 18 мкм. Длина головных щетинок первого круга 5-8 мкм, второго 2-3 мкм. Отверстия амфидов расположены на уровне задних головных щетинок приблизительно посередине между онхом и передним концом тела; диаметр отверстия амфида 6-7 мкм.

Самка. Средняя длина пищевода 267 мкм, средняя ширина тела 42 мкм. Синхронных яиц, как правило, 2. Средняя длина хвоста 270 мкм; хв/ан=10-13.

Самец. Средняя длина пищевода 304 мкм, средняя ширина тела 41 мкм. Спермии веретеновидные, длиной 12 мкм. Супплементов 12-17. Рулек длиной 6-12 мкм. Средняя длина хвоста 333 мкм; хв/ан=8-10.

Близок к *T. setifera* по строению головного конца, но отличается от него более высоким положением амфидов, а также более передней вульвой и более длинным хвостом.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - Нидерланды. Обычный в Европе вид, встречающийся в илесто-песчаных грунтах водоемов, во мхах и почве.

4. *Tripyla longicaudata* Nesterov, 1979 (рис. 96).

Нестеров, 1979 : 31, рис. 5.

♀ (n=10) : 1.5-2.3(1.9) мм, a=33-40(36.5), b=4.4-5.3(4.8), c=3.6-4.2(3.9), V=48-52(50)%; ♂ (n=3) : 1.6-2.2(1.9) мм, a=40-46(43), b=4.4-5.0(4.7), c=3.2-4.3(3.7), spic. 52 мкм.

Ширина головы 35 мкм. Длина головных щетинок первого круга 17 мкм, второго 9 мкм. Онх направлен острием вниз. Положение амфидов неясно.

Самка. Средняя длина пищевода 396 мкм, средняя ширина тела 44 мкм, средняя длина хвоста 487 мкм; хв/ан=9-10.

Самец. Средняя длина пищевода 404 мкм, средняя ширина тела 44 мкм, средняя длина хвоста 513 мкм; хв/ан=10-11.

Близок к *T. filicaudata*, от которого отличается более крупными размерами тела, более длинным хвостом и положением онха.

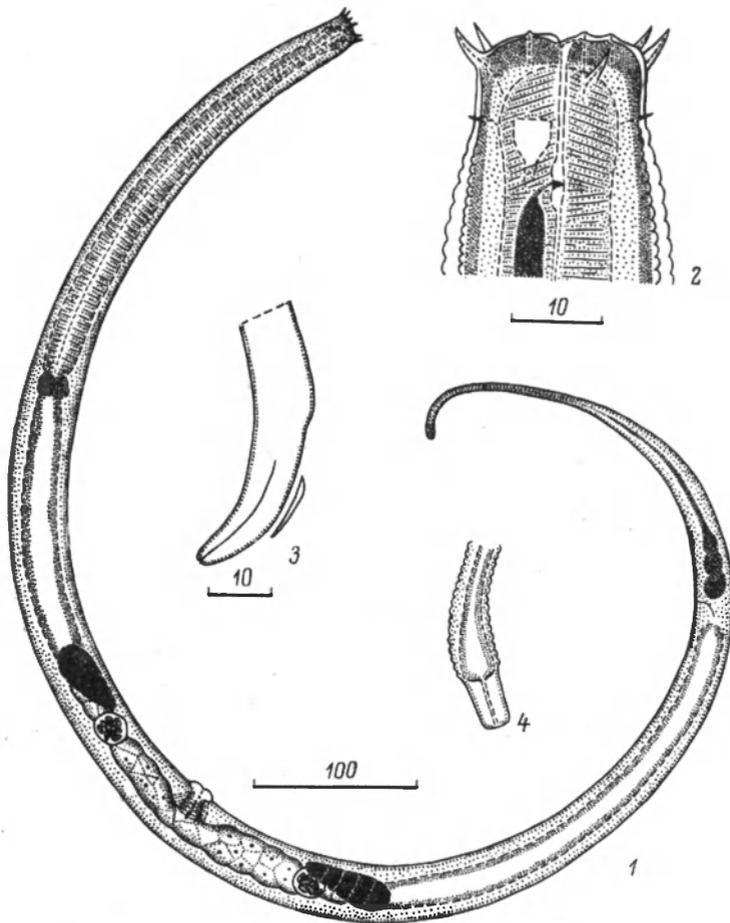


Рис. 95. *Tripyla filicaudata* (по: Brzeski, 1964).

1 - общий вид самки, 2 - голова, 3 - спикула, 4 - терминус хвоста.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - Молдавская ССР, заповедник „Кодры“; влажная лесная почва.

5. *Tripyla affinis* de Man, 1880 (рис. 97).

de Man, 1880 : 12, Fig. 20; Stefanski, 1924 : 544, fig. 2 (*T. tatica*); Brzeski, 1964 : 162, Fig. 6-11 (переописание).

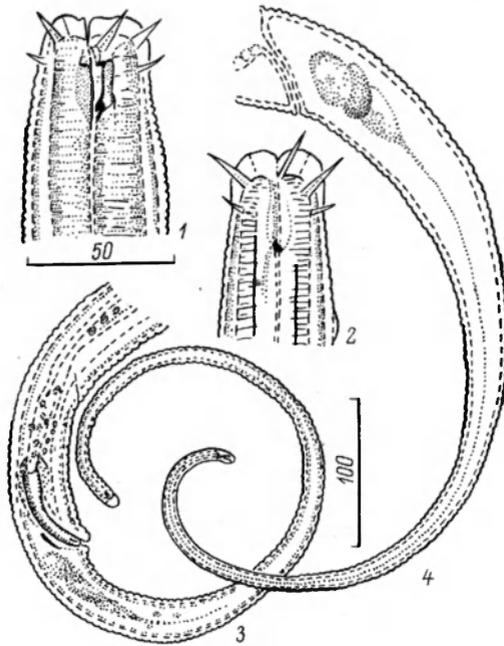


Рис. 96. *Tripyla longicaudata* (по: Нестеров, 1979).

1 - голова самки, 2 - голова самца, 3 - задний отдел самца, 4 - задний отдел самки.

По Brzeski, 1964 - о ($n=26$) : 0.9-1.5(1.2) мм, $a=18-36(27)$, $b=3.6-6.2(4.9)$, $c=4.3-7.6(5.9)$, $V=46-61(54)\%$;
 σ^{\prime} ($n=12$) : 1.1-1.4(1.22) мм, $a=21-36(28)$, $b=3.9-5.2(4.5)$,
 $c=5.0-5.5(5.2)$, spic. 35-45(30) мкм.

Кутикула толщиной около 2 мкм. Ширина головы 25 мкм. Головные щетинки как первого, так и второго круга очень короткие, не более 2 мкм. Отверстия амфидов расположены на уровне второго круга головных щетинок или несколько ниже; диаметр отверстия амфиды около 5 мкм.

С а м к а. Средняя длина пищевода 245 мкм, средняя ширина тела 44 мкм. Синхронных яиц, как правило, 2; яйца 90-98 x 30-52 (94-41) мкм, индекс яйца 2.3. Средняя длина хвоста 203 мкм; $хв/ан=6-7$.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 275 мкм, средняя ширина тела 44 мкм. Супплементов 11-15, из них 2 расположены на уровне пищевода, остальные составляют супплементарный ряд длиной около 440 мкм. Рулек длиной 11-15 мкм. Средняя длина хвоста 238 мкм; $хв/ан=4-6$.

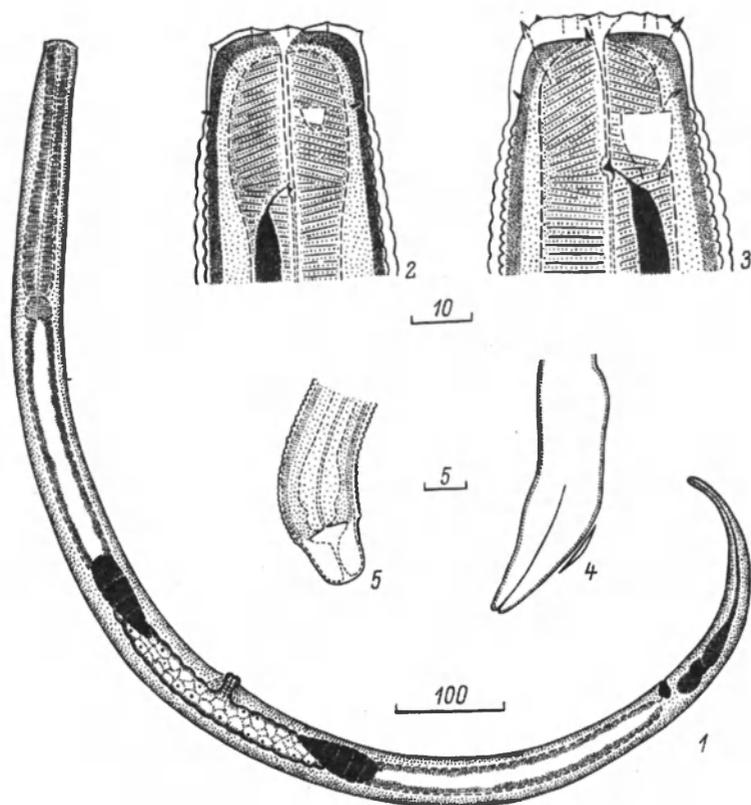


Рис. 97. *Tripyla affinis* (по: Brzeski, 1964).

1 - общий вид самки, 2 - голова самки, 3 - голова самца, 4 - спикула, 5 - терминус хвоста.

Близок к *T. glomerans*, от которого отличается более короткими щетинками второго круга, более длинными щетинками первого круга и меньшими размерами тела.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - Нидерланды. Довольно редкий европейский вид; отмечен в Сев. Америке (Cobb, 1915; Mulvey, 1969) и в Африке (De Coninck, 1935; Schuurmans-Stekhoven, Teunissen, 1938). Встречается в почве, изредка в грунте водоемов.

6. *Tripyla filipjevi* (Filipjev, 1929) (рис. 98).

Филиппьев, 1929 : 683, fig. 3 (*T. cornuta*);
 Brzeski, 1964 : 164, fig. 12-15 (*T. cornuta*);
 Altherr, Delamare Deboutte -
 villed, 1972 : 698.

По Филиппьев, 1929 - ♀ (n=8) : 1.28-1.46(1.37) мм, a =
 =25-38(29), b=4.7-6.6(5.7), c=5.8-8.0(7.1), V=48%; ♂ (n=
 =6) : 1.12-1.54(1.37) мм, a=23-30(26), b=5.2-6.4(5.6), c=
 =5.2-6.6(5.9), spic. 47-52(49) мкм.

По Brzeski, 1964 - ♀ (n=8) : 1.3-1.4(1.35) мм, a=23-
 27(25), b=5.1-5.5(5.3), c=6.0-8.8(7.4), V=48-55(51)%;
 ♂ (n=6) : 1.0-1.5(1.25) мм, a=25-31(27), b=5.4-5.9(5.6),
 c=6.4-7.5(6.9), spic. 37-45(41) мкм.

По Altherr, Delamare Deboutteville, 1972 - ♀ (n=20) :
 1.42-2.20(2.81), a=25-50(37), b=4.7-6.1(5.4), c=6.0-7.6
 (6.8), V=52-60(56)%; ♂ (n=5) : 1.46-1.62(1.54) мм, a=
 =25-34(30), b=4.8-5.4(5.1), c=6.0-7.2(6.6), spic. 45 мкм.

Кутикула толщиной 1.5-2 мкм. Ширина головы 20-25 мкм.

Головные щетинки первого круга короткие и толстые, длиной около 2 мкм, щетинки второго круга тоньше и короче. Отверстия амфидов расположены на уровне онха несколько ниже второго круга головных щетинок, диаметр отверстия амфида 3-4 мкм.

Самка. Средняя длина пищевода 255 мкм, средняя ширина тела 54 мкм. Синхронных яиц 2; яйца 68-105 x 30-40 (86 x x 35) мкм, индекс яйца 2.5. Средняя длина хвоста 182 мкм; хв/ан=4.5-5.5.

Самец. Средняя длина пищевода 221 мкм, средняя ширина тела 46 мкм. Спермии в длину 12-14 мкм. Супплементов 17-26, из них 5-8 расположены на уровне пищевода, остальные составляют ряд длиной около 600 мкм. Рулек длиной 12-17 мкм. Средняя длина хвоста 181 мкм; хв/ан=3.0-4.5.

Близок к *T. glomerans*, от которого отличается более длинными головными щетинками и более тупым хвостом.

Таксономическое замечание. Поскольку вид *T. comuta* (Skwarra, 1921) не может быть идентифицирован вследствие недостаточного описания, его следует отнести в разряд *species inquirenda*, а все определенные после 1929 г. (Филиппьев, 1929) как *T. cornuta* формы рассматривать как *T. filipjevi*, так как описание И.Н. Филиппьева служило „типovým“ для последующих исследователей.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - Финский залив Балтийского моря. Широко распространенный палеарктический вид. Отмечен

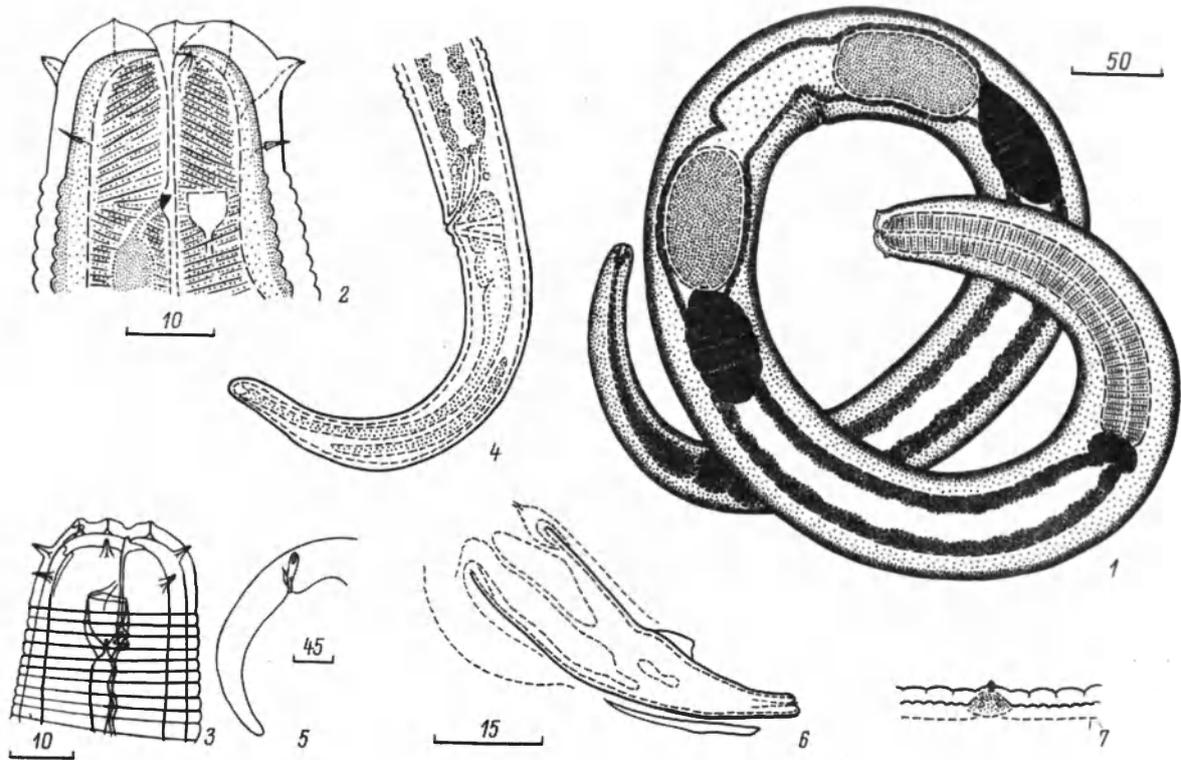


Рис. 98. *Tripyla filipjevi* (1, 2 - по: Brzeski, 1964; 3, 5 - по: Филиппев, 1929; 4, 6, 7 - по Andrassy, 1967).

1 - общий вид самки, 2 - голова самки, 3 - голова самца, 4 - хвост самки, 5 - хвост самца, 6 - спикулы и рулек, 7 - супплемент.

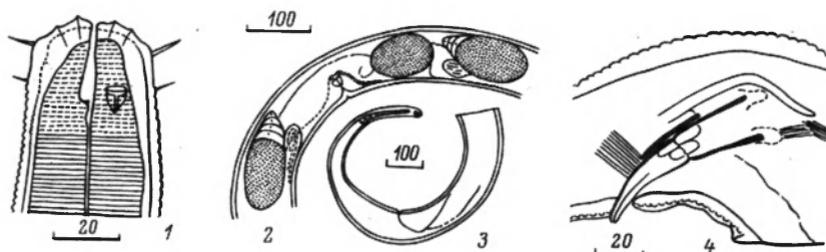


Рис. 99. *Tripyla magna* (по: Altherr, Delamare Deboutteville, 1972).

1 - голова, 2 - гонады самки, 3 - хвост самки, 4 - спикулы.

в Вост. Африке (Andrassy, 1964b). Находка в Аргентине (Altherr, 1963b) сомнительна.

7. *Tripyla magna* Altherr et Delamare Deboutteville, 1972 (рис. 99).

Altherr, Delamare Deboutteville, 1972 : 701, fig. 1.

♀ (n=11) : 2.5-3.41(2.88) мм, a=30-40(35.6), b=4.5-5.6(5.0), c=5.0-7.7(6.4), V=49-58(53)%; ♂ (n=11) : 2.51-3.2(2.92) мм, a=34-53(40), b=4.1-6.7(4.9), c=5.0-7.7(5.7), spic. 75-85(70) мкм.

Кутикула толщиной 2.5-3 мкм. Ширина головы 35 мкм. Головные щетинки первого круга 7-9 мкм, второго 4-5 мкм. Отверстия амфидов расположены на уровне щетинок второго круга несколько выше онха; диаметр отверстия амфида 4 мкм.

С а м к а. Средняя длина пищевода 576 мкм, средняя ширина тела 81 мкм. Синхронных яиц 2-3; яйца 120-130 x 50-75 (125 x 62) мкм, индекс яйца 2. Средняя длина хвоста 450 мкм; хв/ан=7-8.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 596 мкм, средняя ширина тела 73 мкм. Спермии в длину 12 мкм. Супплементов 11-15, из них 8 расположены на уровне пищевода, остальные составляют супплементарный ряд длиной около 600 мкм. Рулек длиной 25-30 мкм. Средняя длина хвоста 512 мкм; хв/ан=5-6.

По внешнему виду и размерам тела близок к *T. glomerans* и *T. flipjevi*. От первого отличается более длинными головными щетинками и более длинными пищеводом и хвостом, а также меньшим числом супплементов. От второго вида отличается более длинными щетинками, большей длиной пищевода и хвоста, более

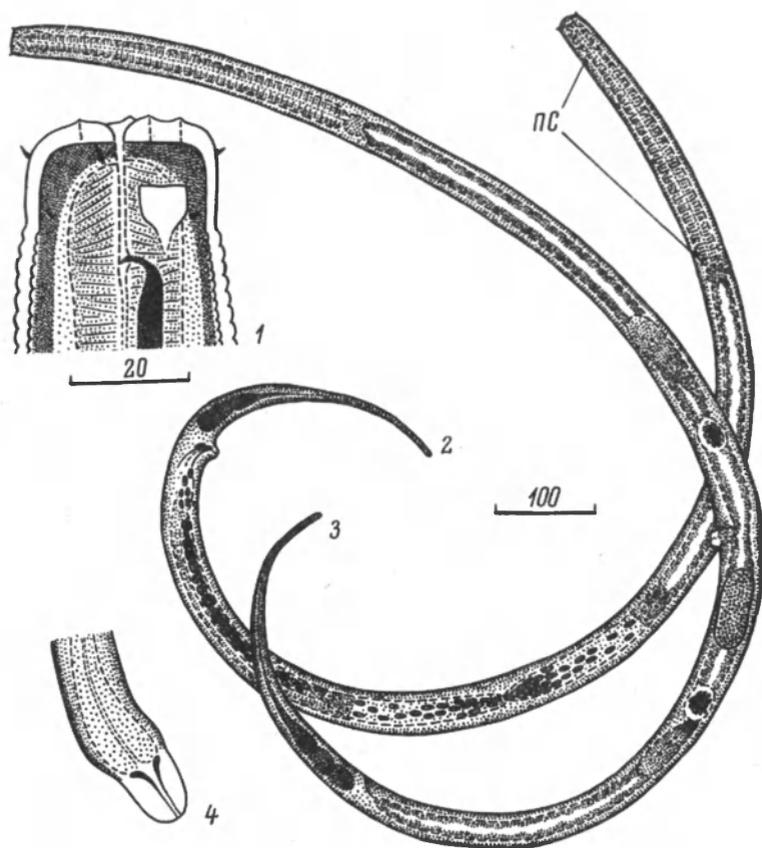


Рис. 100. *Tripyla tenuis* (по: Brzeski, 1964).

1 - голова, 2 - общий вид самца, 3 - общий вид самки, 4 - терминус хвоста.

округлыми яйцами, меньшим числом супплекментов и более длинными рульком и спикулами.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - штат Вашингтон, США; песчаный грунт рек.

8. *Tripyla tenuis* Brzeski, 1964 (рис. 100).

Brzeski, 1964 : 167, fig. 16-19.

♀ (n=13) : 1.4-2.3(1.8) мм, a=30-34(32), b=4.5-5.3(4.9), c=4.2-6.1(5.0), V=47-53(50)%; ♂ (n=7) : 1.6-2.4(1.9) мм,

$a=35-50(42)$, $b=4.8-5.7(5.2)$, $c=4.0-6.3(5.0)$, $spic. 35-53(44)$ мкм.

Кутикула толщиной 2-3 мкм. Ширина головы 25-35 мкм. Головные щетинки первого круга 3-4 мкм, второго 2-3 мкм. Отверстия амфидов расположены между кругами головных щетинок; диаметр отверстия амфида 7 мкм.

С а м к а. Средняя длина пищевода 312 мкм, средняя ширина тела 47 мкм. Индекс яйца 2.5. Средняя длина хвоста 333 мкм; $хв/ан=11$.

С а м е ц. Средняя длина пищевода 337 мкм, средняя ширина тела 39 мкм. Спермин в длину 7 мкм. Супплементов 10-14, из них 4 расположены на уровне пищевода, остальные составляют супплементарный ряд длиной около 660 мкм. Рулек длиной 11-13 мкм. Средняя длина хвоста 358 мкм; $хв/ан=7$.

Близок к *T. filipjevi*, от которого отличается более тонким телом, более длинным и заостренным хвостом, более высоким положением амфидов и более короткими головными щетинками.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение - штат Южна Каролина, США; обнаружен также в штатах Алабама и Массачусетс. Отмечался в Мексике (Zullini, 1973b) и Гватемале (Zullini, 1977); обитает в увлажненной песчаной почве. В СССР обнаружен на песчаном пляже оз. Иссык-Куль (Шалолихин, 1976б).

9. *Tripyla vulvata* Andrassy, 1977 (рис. 101).

А н д р а с с у, 1977 : 15, Abb. 8-9.

♀ ($n=3$) : $1.5-1.7(1.6)$ мм, $a=30-35(33)$, $b=5.0-5.7(5.5)$, $c=6.8-9.0(8.2)$, $V=57-59(58)\%$.

Самцы неизвестны.

Кутикула толщиной 1.6-2 мкм. Ширина головы 23-24 мкм. Длина головных щетинок первого круга 4-4.5 мкм, второго около 2 мкм. Отверстия амфидов расположены на уровне щетинок второго круга; диаметр отверстия амфида около 5 мкм. Средняя длина пищевода 296 мкм, средняя ширина тела 48 мкм. В области вульвы стенка тела имеет характерные выступы. Средняя длина хвоста 195 мкм; $хв/ан=6-7$.

Близок к *T. setifera*, *T. magna* и *T. filicaudata*, от которых отличается более короткими головными щетинками, более коротким хвостом и наличием характерных выступов стенки тела в области вульвы.

Р а с п р о с т р а н е н и е и м е с т а о б и т а н и я. Типовое местонахождение - окр. г. Улан-Батор, Монголия; обнаружен в почве.

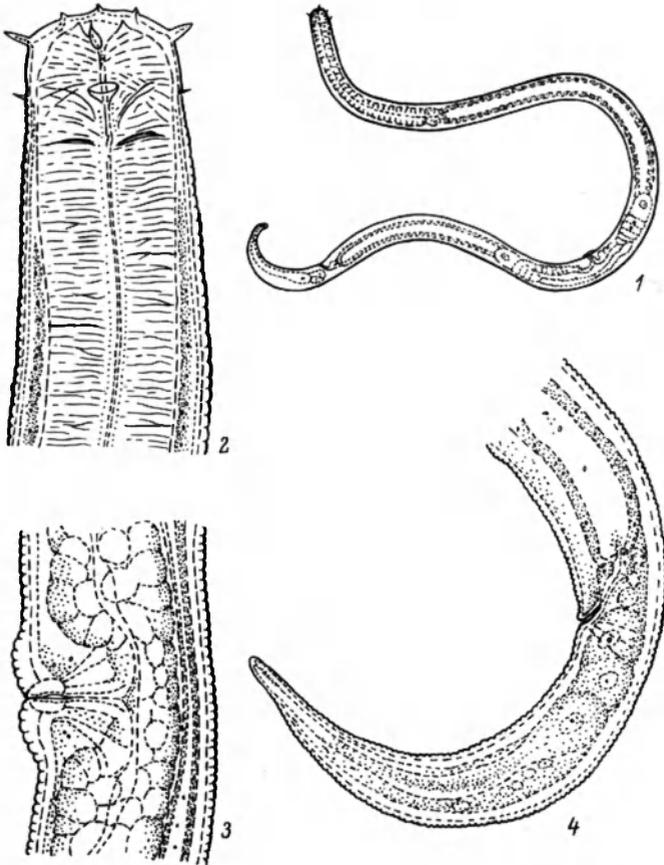


Рис. 101. *Tripyla vulvata* (по: Andrassy, 1977).

1 - общий вид самки, 2 - голова, 3 - вагинальный отдел, 4 - хвост самки.

10. *Tripyla dybowskyi* Tsalolichin, 1976 (рис. 102).

Ц а л о л и х и н, 19766 : 135, рис. 1, 1-3.

♀ (n=3) : 2.58-3.0(2.7) мм, a=20-30(24.6), b=4.9-6.4 (5.6), c= 4.4-6.0(5.0), V=46-53(50)%.

Самцы неизвестны.

Кутикула толщиной 3-3.5 мкм. Ширина головы 45-50 мкм. Длина головных щетинок первого круга 6 мкм, второго - 4 мкм.

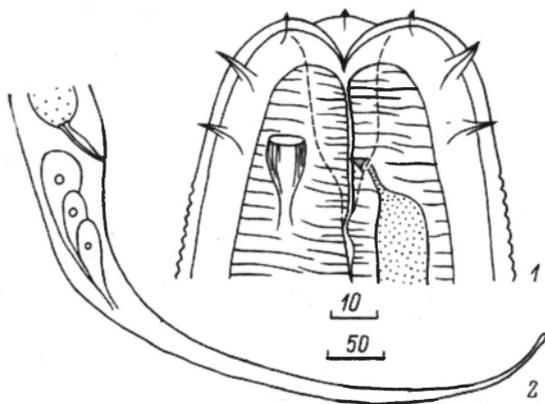


Рис. 102. *Tripyla dybowskyi*.

1 - голова, 2 - хвост.

Отверстия амфидов расположены на уровне щетинок второго круга; диаметр отверстия амфида около 7 мкм. Средняя длина пищевода 470 мкм, средняя ширина тела 108 мкм. Синхронных яиц 2; индекс яйца 2-2.5. Средняя длина хвоста 590 мкм; хв/ан=6-8.

Близок к *T. filipjevi*, от которого отличается большими размерами тела и гораздо более длинным хвостом.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - оз. Байкал, глубина 1400 м, Южная котловина; илистый грунт. Обнаружен также в Центральной котловине Байкала на глубине 305 м.

11. *Tripyla subterranea* Tsalolichin, 1976 (рис. 103).

Ц а л о л и х и н, 19766 : 136, рис. 2.

♀ (n=2) : 1.83-1.96 мм, a=47-49, b=5.4-5.9, c=3.7-4.4, V=45-46%; ♂ : 1.7 мм, a=43.3, b=5.1, c=3.6, spic. 48 мкм.

Кутикула толщиной 2 мкм. Ширина головы 21-23 мкм. Длина головных щетинок первого круга 4 мкм, второго 3 мкм. Отверстия амфидов расположены примерно на середине расстояния между онхом и передним концом тела; диаметр отверстия амфида около 4 мкм.

С а м к а. Средняя длина пищевода 336 мкм, средняя ширина тела 39 мкм. Яйцо 1; индекс яйца 2.5. Средняя длина хвоста 470 мкм; хв/ан=13-16.

С а м е ц. Длина пищевода 333 мкм, ширина тела 39 мкм. Спермии в длину 12 мкм. Супплементов 14, из них 7 расположены

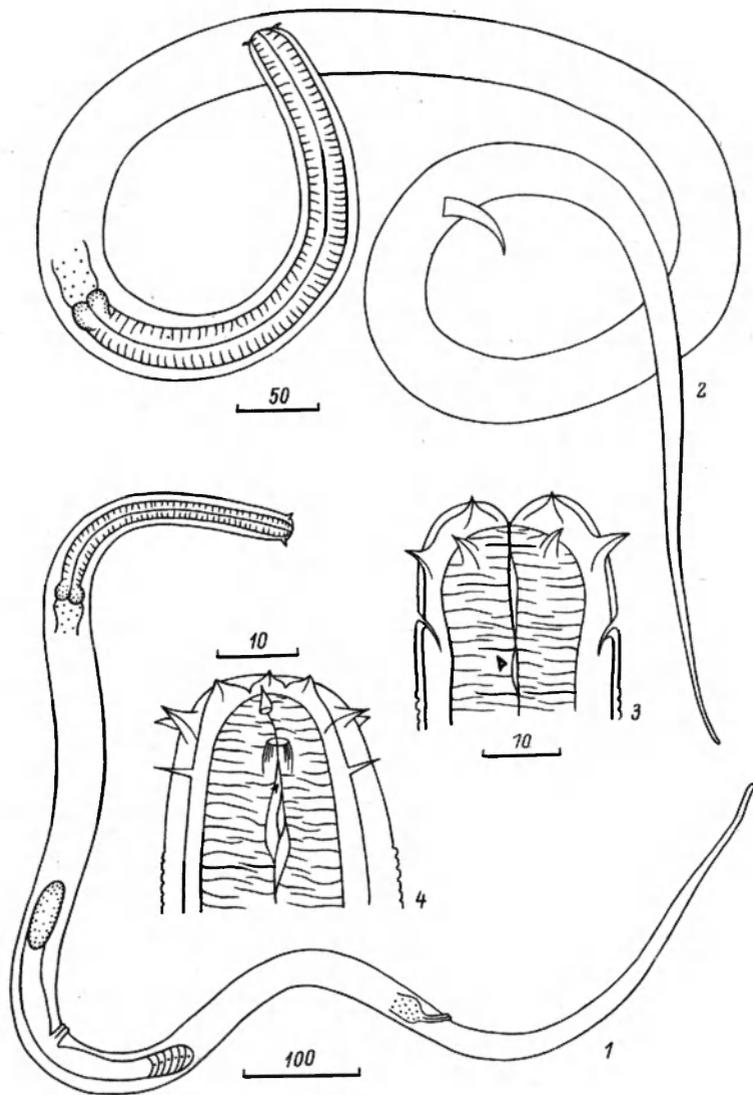


Рис. 103. *Tripyla subterranea*.

1 - общий вид самки, 2 - общий вид самца, 3 - голова вентрально, 4 - голова латерально.

на уровне пищевода, остальные составляют супплементарный ряд длиной около 350 мкм. Длина хвоста 472 мкм; хв/ан=10.

Близок к *T. filicaudata* и *T. tenuis*. От первого отличается более длинным и тонким хвостом и более тонким телом, а также более короткими головными щетинками и меньшими размерами амфидов; от второго вида отличается более мелкими амфидами, более мощными головными щетинками, губными папиллами и губами и более тонким и длинным хвостом.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - грунтовые воды на северном берегу оз. Иссык-Куль.

12. *Tripyla pygmaea* Micoletzky, 1922 (рис. 104).

Micoletzky, 1922c : 158, Fig. 4; Brzeski, 1968 : 507, Fig. 1-2 (переописание).

По Micoletzky, 1922c - ♀ (n=5) : 0.42-0.48(0.45) мм, а=21.4-28.0(24.6), b=3.5-3.8(3.65), c=16.8-21.3(19.4), V=61-62%; ♂ (n=4) : 0.41-0.44(0.43) мм, а=25.8-29.0(27.6), b=3.0-3.85(3.3), c=16.7-17.8(17.4).

По Brzeski, 1968 - ♀ (n=5) : 0.45-0.48(0.46) мм, а=?, b=2.9-4.0(3.5), c=24.5-29.1(26.4), V=61-65(62)%; ♂ (n=3) : 0.45-0.49(0.47) мм, а=?, b=3.6-4.0(3.8), c=21.3-23.1(22.3), spic. 16 мкм.

Кутикула толщиной около 1.5-1.7 мкм. Ширина головы 15 мкм. Головные щетинки обоих кругов очень короткие, длиной около 1 мкм. Отверстия амфидов расположены несколько выше онха и ниже второго круга головных щетинок; диаметр отверстия амфида около 2 мкм.

Самка. Средняя длина пищевода 120 мкм, средняя ширина тела 18 мкм, средняя длина хвоста 19 мкм; хв/ан=1.

Самец. Средняя длина пищевода 120 мкм, средняя ширина тела 16 мкм. Супплементов 3, из них 2 расположены на уровне пищевода. Средняя длина хвоста 20 мкм.

От всех других видов рода отличается очень маленькими размерами и пропорциями тела.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - юго-вост. Австрия; сфагновые мхи.

2. Род *PARATRIPYLA* Brzeski, 1964

Типовой вид *P. minuta* Brzeski, 1964, по первоначальному обозначению.

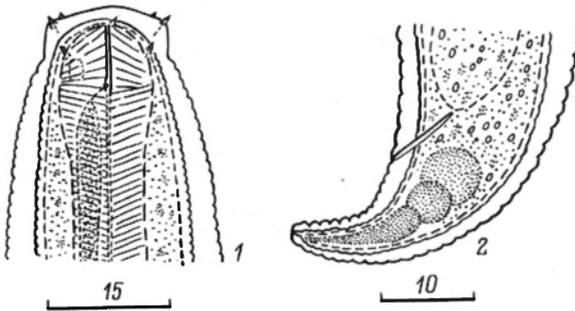


Рис. 104. *Tripyla pygmaea* (по: Brzeski, 1968).

1 - голова, 2 - хвост самки.

Мелкие трипилиды. Длина тела, как правило, не более 1 мм. Кутикула явственно кольчатая. Ширина головы соответствует ширине тела. Головные щетинки (6 длинных и 4 коротких) слиты в один круг. Стома вооружена 2 маленькими онхами, расположенными в карманообразных расширениях. Проток пищеводной железы открывается значительно выше онхов. Пищеводные прикардиальные железы выражены слабо. Женские гонады парные, вагина узкая. Вульва паразкваториальная.

Самцы отсутствуют.

Представители рода в основном обитают в почве, реже встречаются в грунте пресных водоемов. Распространение приурочено к Голарктике и Неотропикам.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- 1(2). Кутикула мелкокольчатая, головные щетинки расположены на вершине головы, онхи находятся в одном кармане
 1. *P. intermedia* (Bütschli)
 2(1). Кутикула ширококольчатая, головные щетинки сдвинуты назад от переднего края головы, онхи находятся в разных карманах 2. *P. minuta* Brzeski

1. *Paratripyla intermedia* (Bütschli, 1873) (рис. 105).

В ü t s c h l i, 1873 : 52, Fig. 34 (*Tripyla*);
 B r z e s k i, 1964 : 174, fig. 31-33.

По Brzeski, 1964 - ♀ (n=10) : 0.8-1.0(0.9) мм, a=18-29(23), b=3.7-4.4(4.1), c=6.3-8.7(7.5), V=47-54(50)%.

Самцы неизвестны.

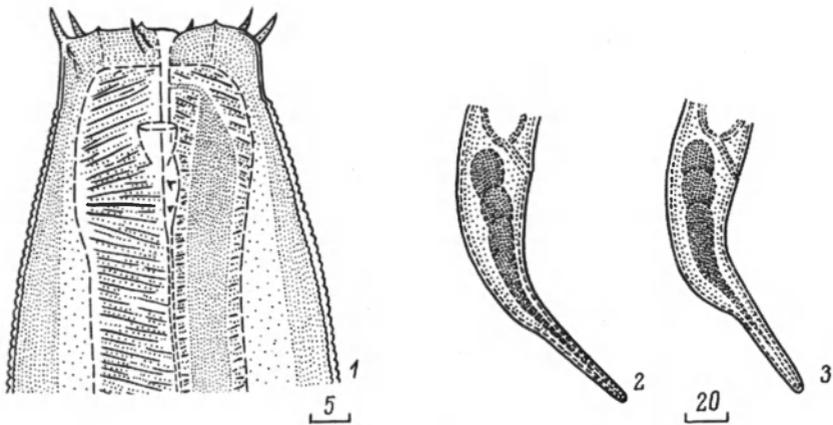


Рис. 105. *Paratripyla intermedia* (по: Brzeski, 1964).

1 - голова, 2, 3 - формы хвоста.

Кутикула мелкокольчатая, толщиной 1-1.5 мкм. Ширина головы около 25 мкм. Круги головных щетинок слиты в один, щетинки расположены на вершине головы; длина больших головных щетинок 7 мкм. Оба онха находятся в одном кармане; расстояние между вершинами онхов не превышает ширины кармана. Отверстия амфидов расположены примерно на середине расстояния между передним концом головы и передним онхом; диаметр отверстия амфида около 5 мкм.

Средняя длина пищевода 211 мкм, средняя ширина тела 37 мкм, средняя длина хвоста 120 мкм.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - окр. г. Франкфурт-на-Майне, ФРГ. Широко распространенный в Европе вид; отмечен в Мексике (Zullini, 1973b) и Чили (Rahm, 1932). Находка в Центр. Африке сомнительна (Schuurmans-Stekhoven, Teunissen, 1938). Встречается в грунте пресных водоемов, влажной почве, на мхах.

2. *Paratripyla minuta* Brzeski, 1964 (рис. 106).

Brzeski, 1964 : 174, Fig. 28-30.

♀ (n=6) : 0.8 мм, a=23-28(25), b=3.8-4.1(4.0), c=7.3-8.0(7.5), V=57-61(59)%.

Самцы неизвестны.

Кутикула ширококольчатая, толщиной 2.5-3 мкм. Ширина головы 20-22 мкм. Круги головных щетинок тесно сближены, щетинки

сдвинуты назад от вершины головы; длина больших щетинок около 7 мкм. Онхи находятся в разных карманах; расстояние между вершинами онхов значительно превышает ширину кармана. Отверстия амфидов расположены под основанием головных щетинок, диаметр отверстия амфида около 7 мкм.

Средняя длина пищевода 200 мкм, средняя ширина тела 32 мкм, средняя длина хвоста 100 мкм.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - штат Флорида, США; почва.

3. Род TRISCHISTOMA Cobb, 1913

Типовой вид *T. pellucidum* Cobb, 1913, по последующему обозначению (Brzeski, 1965).

Трипилиды средних размеров. Кутикула визуальнo гладкая. Ширина головы соответствует ширине тела. Головные щетинки расположены в два круга: верхний, состоящий из 6 длинных щетинок, и нижний, состоящий из 4 коротких щетинок. Стома вооружена только 1 онхом. Пищеводные прикардиальные железы развиты очень слабо. Женские гонады непарные, вагина узкая, направлена под углом к поверхности тела. Вульва расположена недалеко от ануса ($V = 75\%$).

Сампы редки. Супплекменты самцов очень маленькие, бородавчатые, расположены вблизи клоаки. Число супплекментов не превышает 3. Спиккулы короткие (в 40 раз короче тела самца) и широкие.

Представители рода в основном встречаются в почве и значительно реже в грунте пресных водоемов. Распространение приурочено к Палеарктике и Неотропикам.

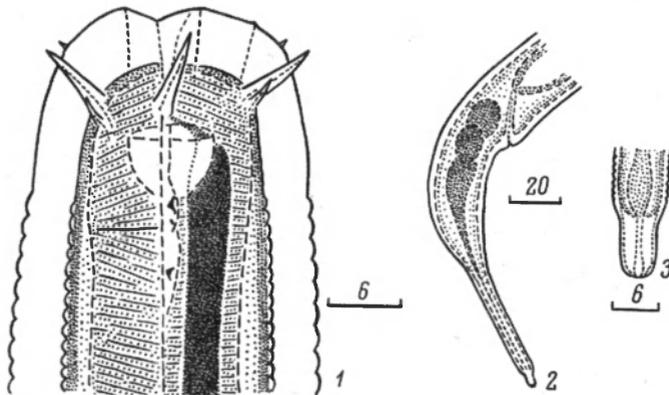


Рис. 106. *Paratripyla minuta* (по: Brzeski, 1964).

1 - голова, 2 - хвост, 3 - терминус хвоста.

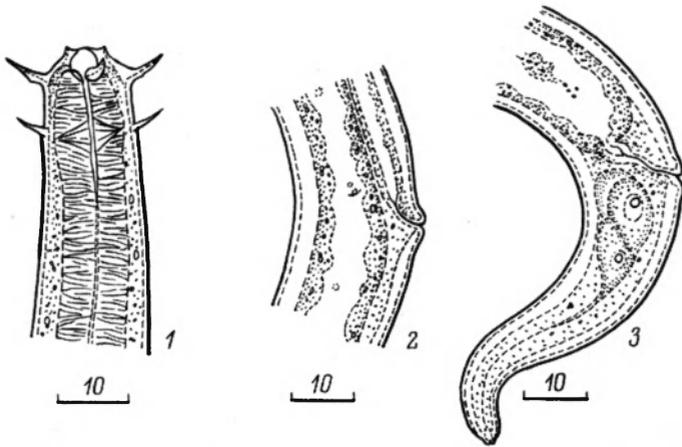


Рис. 107. *Trischistoma pellucidum* (по: Andrassy, 1968).
1 - голова, 2 - вагинальный отдел, 3 - хвост.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- 1(2). Длина тела самок не менее 1 мм, онх расположен на уровне малых головных щетинок, длина хвоста в 5-7 раз превышает анальный диаметр 2. *T. monohystera* (de Man)
2(1). Длина тела самок не более 1 мм, онх расположен ниже уровня малых головных щетинок, длина хвоста в 3-4 раза превышает анальный диаметр 1. *T. pellucidum* Cobb

1. *Trischistoma pellucidum* Cobb, 1913 (рис. 107).

C o b b, 1913 : 444, pl. 1 (*T. pellucida*); M i s o l e t z k y, 1922c : 149 (*Tripyla monohystera* var. *pellucida*); 1925 : 129 (*Tripyla* (*Trischistoma*) *pellucidum*); G o o d e y, 1951 : 385 (*Tripyla*).

По Cobb, 1913 - ♀ : 0.6 мм, a=38, b=4.6, c=12.5, V=80%.

По Andrassy, 1968a - ♀ (n=2) : 0.68-0.85(0.75) мм, a=36-43(39), b=4.4-4.6(4.5), c=13-14(13.2), V=73-74(76)%¹¹

Самцы неизвестны.

¹¹

Для расчета средних использованы также данные Кобба.

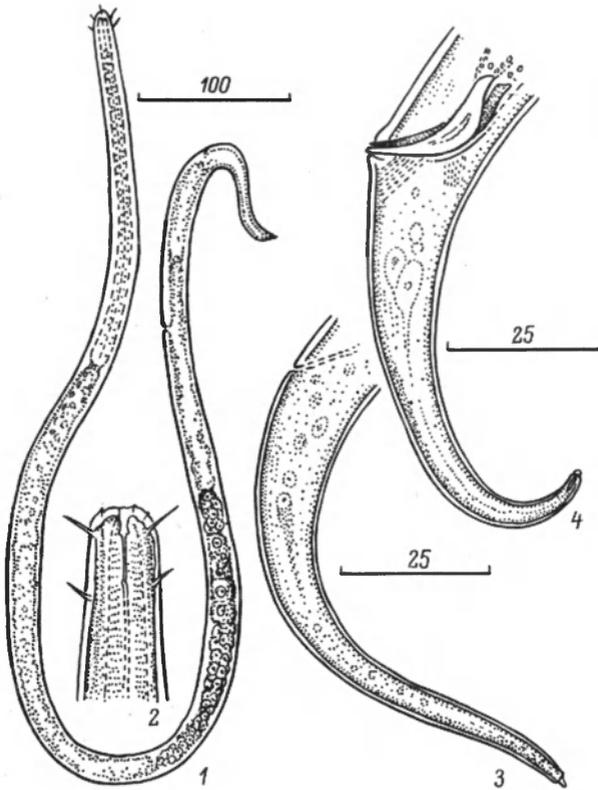


Рис. 108. *Trischistoma monohystera* (по: Нестеров, 1980).

1 - общий вид самки, 2 - голова самки, 3 - хвост самки, 4 - хвост самца.

Кутикула толщиной 0.6-0.7 мкм. Ширина головы 12-14 мкм. Длина больших головных щетинок 6-7 мкм, малых 3-4 мкм. Стома очень узкая, с едва заметным расширением в месте расположения единственного очень маленького дорсального онха, находящегося ниже уровня малых головных щетинок. Отверстия амфиодов расположены на уровне онха.

Средняя длина пищевода 155 мкм, средняя ширина тела 18 мкм. Длина гонады в 8-9 раз превышает ширину тела. Средняя длина хвоста 53 мкм; хв/ан=3-4.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - о-в Ямайка; почва. Обнаружен также в Парагвае (Andrassy, 1968a).

2. *Trischistoma monohystera* (de Man, 1880)
(рис. 108).

de Man, 1880 : 13 (Tripyla); 1884 : 49, Fig. 21 (Tripyla); Micolletzky, 1925 : 128 (Tripyla (Trischistoma)); Schuurmans-Stekhoven, 1951 : 38 (Trischistoma); Altherr, 1963b : 13, fig. 3 (T. monohysteroides).

По de Man, 1884 - ♀ : 1.8 мм, a=45-55, b=5, c=12, V=80%.

По Juget, 1969 - ♀ (n=23) : 1.22-1.68(1.45) мм, a=34-77(55), b=4.1-7.0(5.5), c=9.1-15.6(12.3), V=74-79(77)%; ♂ (n=11) : 1.21-1.69(1.45) мм, a=64-88(76), b=5.5-6.6(6.1), c=10.0-13.7(11.8), spic. 23-25 мкм.

Размеры самцов, приводимые другими авторами, заметно отличаются от указанных: 2.19 мм, a=93.7, b=7.2, c=14.15; spic. 37 мкм (Andrassy, 1962) и 0.8-0.9 мм, a=44-60, b=4.1-5.5, c=8.2-12.0, spic. 16 мкм (Meyl, 1954).

Кутикула толщиной до 1.2 мкм. Ширина головы 20 мкм. Длина больших головных щетинок 5-10 мкм, малых 3-7 мкм. Стома в виде узкой трубки, расширяющейся к переднему концу; имеется также поперечное карманообразное расширение с онхом, расположенным на уровне малых головных щетинок. Положение амфида не установлено.

Самка. Средняя длина пищевода 264 мкм, средняя ширина тела 26 мкм. Длина гонады в 7 раз превышает ширину тела. Яйцо 1 с размерами: 85-165 x 18-31 (120 x 24) мкм, индекс яйца 5. Средняя длина хвоста 118 мкм; хв/ан=5-7.

Самец. Средняя длина пищевода 238 мкм, средняя ширина тела 19 мкм. Спикеры трипилоидного типа. Супплементарных органов трипилоидного типа 1-3. Средняя длина хвоста 123 мкм; хв/ан=5-7.

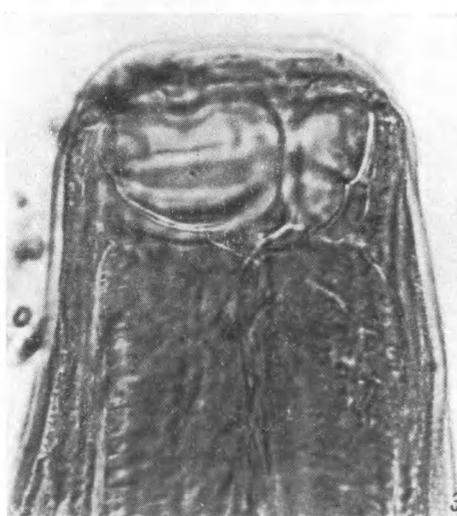
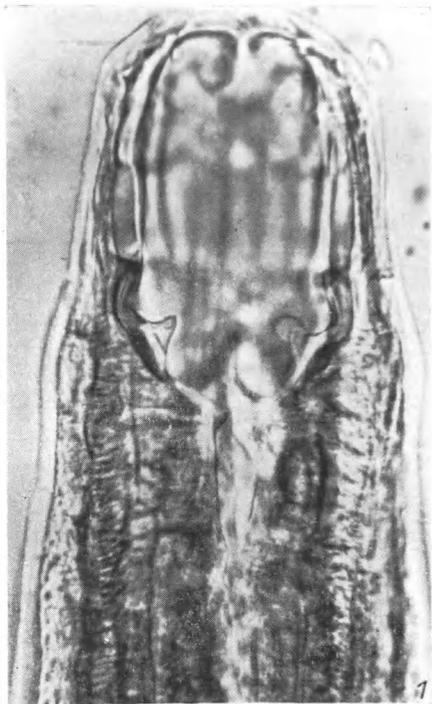
Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - Нидерланды. Имеются находки в Европе, Сев. и Южн. Америке; единичная находка в Сев. Африке (Riemann, 1972); грунт водоемов, почва.

4. Род TRIPYLINA Brzeski, 1963

Типовой вид *T. arenicola* (de Man, 1880), по первоначальному обозначению.

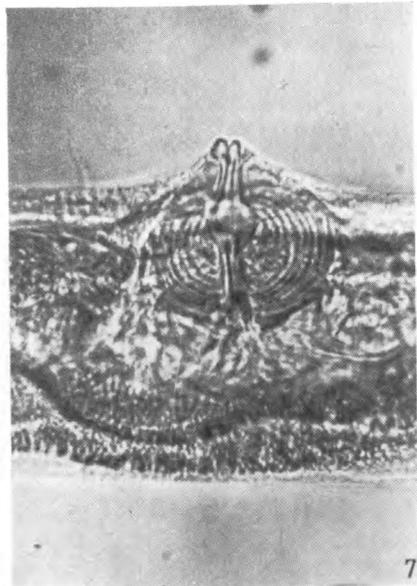
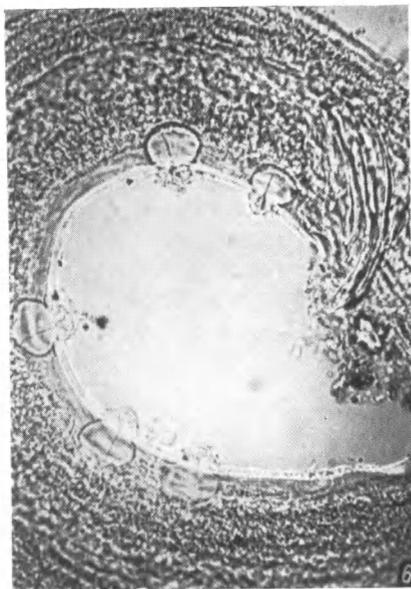
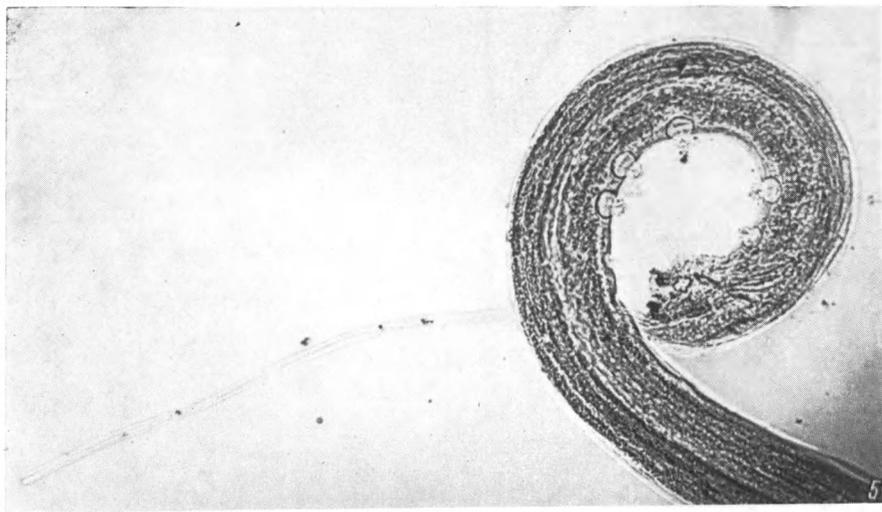
Трипилиды средних размеров. Кутикула визуально гладкая. Ширина головы в 2 раза уже максимальной ширины тела. Головные щетинки (6 длинных и 4 коротких) слиты в один круг. Стома вооружена 2 или 3 онхами, один из которых, как правило, крупнее. Пищеводные прикардиальные железы хорошо развиты, овальной формы.

Таблица I.



1 — стома *Paratrilobus expugnator* дорсально, 2 — то же, латерально, 3 — стома *Kurikania sibirica*, 4 — стома *Lamuania orientalis*.

Таблица II.



5 — хвост *Eutobrilus anguiculus*, 6 — супплементарный аппарат *E. anguiculus*, 7 — вагина *Neotobrilus longus*.

Женские гонады непарные, вагина узкая. Вульва расположена постэкваториально ($V = 63\%$).

Самцы отсутствуют.

Представители рода встречаются во влажной почве и реке в илесто-песчаных и песчаных грунтах пресных водоемов. Распространение всесветное.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- 1(2). Длина хвоста в 4–5 раз превышает анальный диаметр
 2. T. sheri Brzeski
- 2(1). Длина хвоста в 2–3 раза превышает анальный диаметр.
- 3(4). Длина тела не менее 1.5 мм; длина больших головных щетинок не более 10 мкм 3. T. stramenti (Yeates)
- 4(3). Длина тела не более 1.5 мм; длина больших головных щетинок не менее 10 мкм.
- 5(6). Длина гонады в 5 раз превышает ширину тела
 1. T. arenicola (de Man)
- 6(5). Длина гонады в 2–3 раза превышает ширину тела.
- 7(8). Все онхи примерно одинаковых размеров
 4. T. ursulae (Argo et Heyns)
- 8(7). Дорсальный онх значительно крупнее субвентральных
 5. T. macroseta (Vinciguerra et La Fauci)

1. Tripylina arenicola (de Man, 1880) (рис. 109).

de Man, 1880 : 13, Fig. 22 (Tripyla); 1884 : 49 (Tripyla); Cobb, 1893 : 283, fig. 1–7 (Tripyla minor); Micoletzky, 1925 : 128 (Tripyla, Trischistoma); Altherr, 1950 : 29 (Trischistoma); Brzeski, 1963 : 299, fig. 2 (Tripylina).

По de Man, 1880 - ♀ : 1.4 мм, $a=30$, $b=6$, $c=20$, $V=66\%$.

По Brzeski, 1963 - ♂ : ($n=10$) : 0.8–1.1(0.95) мм, $a=18.3$ – $26.7(22.5)$, $b=5.5$ – $6.4(5.95)$, $c=14.0$ – $18.2(16.1)$, $V=62.2$ – $66.0(64.1)\%$.

Самцы неизвестны.

Кутикула в области вульвы толщиной 0.7 мкм. Ширина головы около 20 мкм. Длина больших головных щетинок 16 мкм, малых 6 мкм. Стома узкая, с легким карманообразным расширением, в котором находятся 2 маленьких субвентральных онха; глубина стомы соответствует ширине головы. Отверстия амфидов расположены на уровне более крупного, чем субвентральные, дорсального онха или несколько ниже; диаметр отверстия амфида 3 мкм.

Средняя длина пищевода 160 мкм, средняя ширина тела 42 мкм. Длина гонады в 5 раз превышает ширину тела. Средняя длина хвоста 59 мкм; $хв/ан=2-3$.

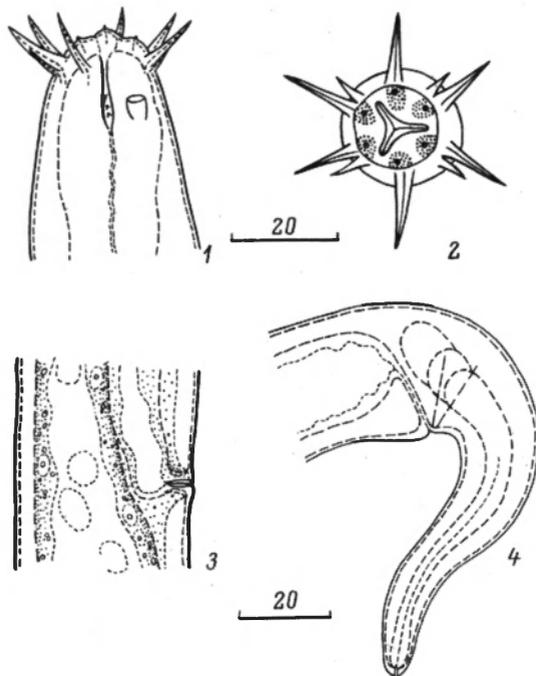


Рис. 109. *Tripylina arenicola* (1, 4 - по: Brzeski, 1963; 2 - по: Mulvey, 1969; 3 - по: Andrassy, 1968).

1 - голова, 2 - голова фронтально, 3 - вагинальный отдел, 4 - хвост самки.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - Нидерланды. Встречается по всей Европе, реже в Сев. и Южн. Америке, единично в Азии; во влажной песчаной почве и иногда в грунте пресноводных водоемов.

2. *Tripylina sheri* Brzeski, 1963 (рис. 110).

Brzeski, 1963 : 229, Fig. 3; 1965 : 449
(*Trischistoma*).

σ ($n=10$) : 0.8-1.3(1.05) мм, $a=22.7-33.0(27.8)$, $b=4.3-6.0(5.2)$, $c=10.6-16.3(13.4)$, $V=56-65(60)\%$.

Самцы неизвестны.

Кутикула в области вульвы толщиной 1-1.5 мкм. Ширина головы 20-22 мкм. Длина больших головных щетинок 12-13 мкм, малых

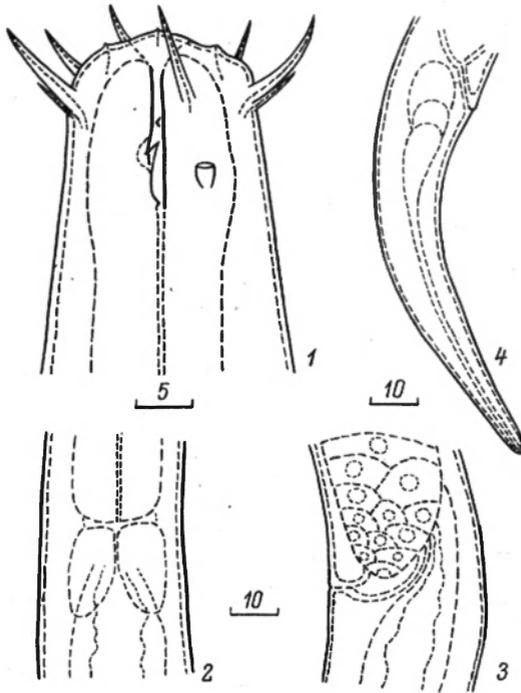


Рис. 110. *Tripylina sheri* (по: Brzeski, 1963).

1 - голова, 2 - эзофаго-интестинальное соединение, 3 - вульварный отдел, 4 - хвост самки.

5 мкм. Стома в виде узкой трубки, с очень слабым карманообразным расширением. Приблизительно посередине стомы расположен довольно мощный, направленный вперед, дорсальный онх, несколько выше расположен еще 1 маленький онх. Отверстия амфидов находятся на уровне карманообразного расширения, чуть ниже дорсального онха; диаметр отверстия амфида 1.5-2 мкм.

Средняя длина пищевода 202 мкм, средняя ширина тела 38 мкм. Длина гонады в 6-7 раз превышает ширину тела. Средняя длина хвоста 78 мкм; хв/ан=4-5.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - штат Калифорния, США; почва.

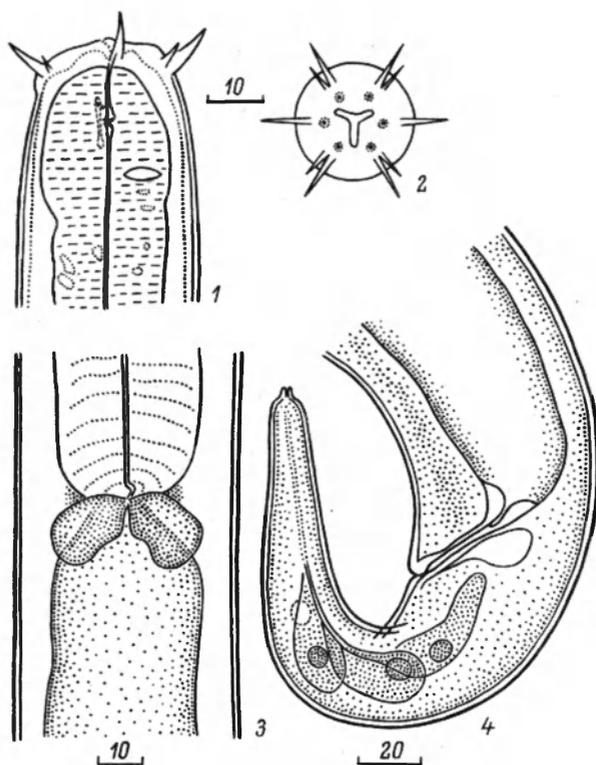


Рис. 111. *Tripylina stramenti* (по: Yeates, 1971).

1 - голова, 2 - голова фронтально, 3 - эзофаго-интестинальное соединение, 4 - хвост.

3. *Tripylina stramenti* (Yeates, 1971), comb. n.
(рис. 111).

Yeates, 1971 : 897, fig. 1 (*Trischistoma*).

♂ (n=4) : 1.49-1.69(1.6) мм, а = 26.0-30.4(28.2), b = 5.7-6.4(6.2), с = 14.4-19.3(16.3), V = 60-64(63)%.

Самцы неизвестны.

Кутикула в области вульвы толщиной 0.9 мкм. Ширина головы 25-28 мкм. Длина больших головных щетинок около 10 мкм, малых около 7 мкм. Стома очень узкая, с небольшим расширением, в котором находится довольно крупный дорсальный онх и 2 едва

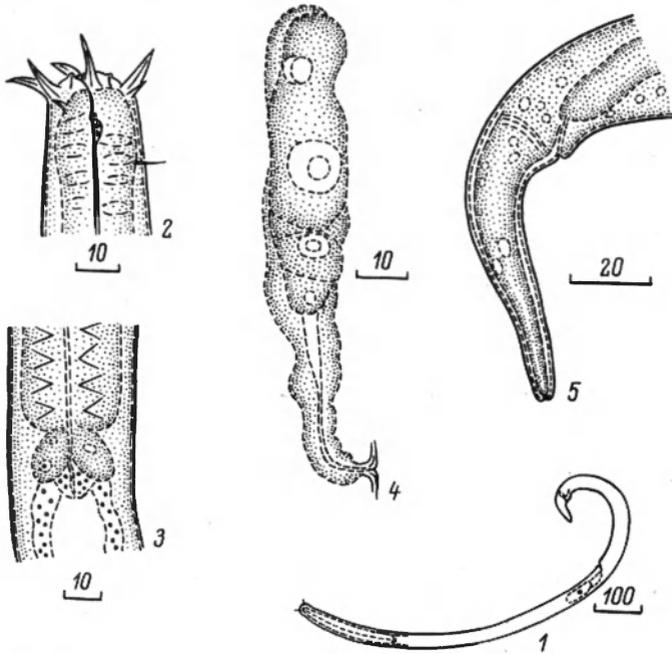


Рис. 112. *Tripylina ursulae* (по: Argo, Heyns, 1973).

1 - общий вид самки, 2 - голова, 3 - эзофаго-интестинальное соединение, 4 - гонада, 5 - хвост.

заметных субвентральных онха. Отверстия амфидов расположены заметно ниже уровня дорсального онха; диаметр отверстия амфида 8 мкм.

Средняя длина пищевода 260 мкм, средняя ширина тела 57 мкм. Длина гонады в 4-5 раз превышает ширину тела. Средняя длина хвоста 98 мкм; хв/ан=2-3.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - окр. г. Лауэк Хатт, Южный о-в Новой Зеландии. Вид выделен из соломы с помощью воронки Бермана.

4. *Tripylina ursulae* (Argo et Heyns, 1973), comb. n. (рис. 112).

Argo, Heyns, 1973 : 149, fig. 1 (*Trischistoma*).

♀ (n=16) : 0.78-1.17(1.05) мм, a=22-26(29), b=4.8-5.7 (5.3), c=13.6-27.2(17.5), V=61-67(64)%.

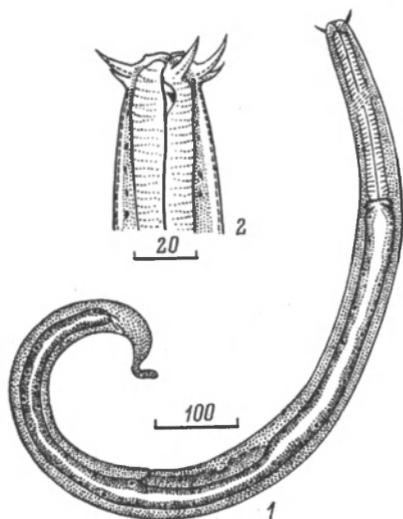


Рис. 113. *Tripylina macroseta* (по: Vinciguerra, La Fauci, 1978).

1 - общий вид самки, 2 - голова.

Самцы неизвестны.

Кутикула толщиной от 0,6 до 1,2 мкм. Ширина головы 20-23 мкм. Длина больших головных щетинок 13-15 мкм, малых 3-4 мкм. Стома узкая, с хорошо выраженным карманобразным расширением, в передней части которого расположен дорсальный онх, а в средней 2 субвентральных онха. Все онхи примерно одинакового размера. Отверстия амфидов

расположены на уровне дорсального онха или чуть ниже; диаметр отверстия амфида 3-4 мкм.

Средняя длина пищевода 200 мкм, средняя ширина тела 36 мкм. Длина гонады в 2-3 раза превышает ширину тела. Средняя длина хвоста 60 мкм; хв/ан=2-3.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - Капская провинция ЮАР; почва.

5. *Tripylina macroseta* (Vinciguerra et La Fauci, 1978), *comb. n.* (рис. 113).

Vinciguerra, La Fauci, 1978: 22, Fig. 7-8 (*Trischistoma*).

♀ (n=2): 0.8-0.94 мм, a=20-24, b=4.8-5.3, c=12-13.3, V=62-65%.

Самцы неизвестны.

Кутикула в области вульвы толщиной 1,4 мкм. Ширина головы 20 мкм. Длина больших головных щетинок 13 мкм, малых 6 мкм. Стома узкая, с хорошо выраженным карманом, в котором расположен 1 довольно мощный дорсальный онх и 2 крошечных субвентральных онха; диаметр отверстия амфида 3 мкм.

Средняя длина пищевода 170 мкм, средняя ширина тела 39 мкм. Длина гонады в 3 раза превышает ширину тела. Средняя длина хвоста 66 мкм; хв/ан=3.

Распространение и места обитания. Типовое местонахождение - о-в Лампедуза (Средиземное море); мхи.

SPECIES ET SUBSPECIES INQUIRENDAE

Tobrilus ornatus Altherr, 1963
Trilobus aequisetata W. Schneider, 1925
Trilobus dryophilus Rahm, 1924
Trilobus gracilis intermedius W. Schneider, 1923
Trilobus gracilis profundus Micoletzky, 1914
Trilobus gracilis punctata Stefanski, 1916
Trilobus hoehnelensis Allgen, 1952
Trilobus lomnickii Grochmalicki, 1911
Trilobus longicauda Linstow, 1876
Trilobus murisieri Altherr, 1938
Trilobus octiespapillatus Linstow, 1876
Tripyla asiatica Rahm, 1938
Tripyla bulbifera Rahm, 1932
Tripyla crassicauda Daday, 1899
Tripyla dentata Daday, 1894
Tripyla filicaudata austriaca Micoletzky, 1922
Tripyla gigantea Daday, 1897
Tripyla gracilis de Cillis, 1917
Tripyla lata Cobb, 1914
Tripyla punctata Stefanski, 1916
Tripyla tenuicauda Cobb, 1893

* * *

Trilobus biroi Daday, 1899 = *Monhystera* sp.
Trilobus imberbis Andrassy, 1953 = *Tobriilia* Andrassy, 1967
Trilobus kirjanovae Karimova, 1957 = *Monhystera* sp.?
Tripyla circulata Micoletzky, 1913 = *Prodesmodora* Micoletzky, 1925
Tripyla marina Bütschli, 1874 = *Tripylodes* de Man, 1886

ДОПОЛНЕНИЕ

После того как рукопись монографии была сдана в печать, появились две работы, посвященные тобрилидам, с описаниями новых видов (*Soni, Nama*, 1981; *Ebsary*, 1982).

Из описания *Tobrilus kherai* *Soni et Nama*, 1981 следует, что этот вид не принадлежит к группе „longus“, т.е. к роду *Neotobrilus* (короткие спикулы и недифференцированная стома), как утверждают авторы. Идентификация этого вида вообще чрезвычайно затруднительна, что заставляет рассматривать его как *species inquirenda*.

Что касается канадских видов, то здесь следует отметить следующее.

1) *Neotobrilus filipjevi* (*Ebsary*, 1982) (= *Tobrilus filipjevi*) близок к *N. longus rossicus*, от которого отличается более длинными спикулами (100-109 мкм) и, что особенно важно, наличием субтерминальной шетинки.

2) *Semitobrilus parapellucidus* (*Ebsary*, 1982) (= *Tobrilus parapellucidus*) близок к *S. pellucidus*, от которого отличается более задним положением вульвы ($V=63-66\%$).

3) *Tobrilus sablensis* *Ebsary*, 1982 = *Raritobrilus steineri* (*Micoletzky*, 1925).

4) *Tobrilus gagarini sensu Ebsary*, 1982 = *Semitobrilus pellucidus*.

ЛИТЕРАТУРА

- Белогуров О.И., Листова Н.П. Морфология спиннереты и рассуждения о ее происхождении у нематод отряда Enoplida. - Журн. общ. биол., 1977, т. 38, № 4, с. 582-594.
- Гагарин В.Г. Новые и редкие виды нематод из Уччинского, Дубоссарского и Мингечаурского водохранилищ. - Зоол. журн., 1971, т. 50, № 7, с. 981-989.
- Гептнер В.Г. Общая зоогеография. М., 1936. 548 с.
- Городницкий А.М., Зоненшайн Л.П., Мирлин Е.Г. Реконструкции положения материков в фанерозое (по палеомагнитным и геологическим данным). М., 1978. 122 с.
- Догель В.А. Олигомеризация гомологичных органов. Л., 1954. 386 с.
- Дроздовский Э.М. Об особенностях дробления яйца и значении преblastулы в эмбриогенезе нематод. - Архив анат., гистол. и эмбриол., 1977, т. 73, № 9, с. 88-94.
- Жадин В.И. Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии. - В кн.: Жизнь пресных вод. М.; Л., 1950, т. 3, с. 7-112.
- Зернов С.А. Общая гидробиология. М.; Л., 1949. 587 с.
- Зоненшайн Л.П. Реконструкции палеозойских океанов. - В кн.: Дрейф континентов. М., 1976, с. 28-71.
- Зоненшайн Л.П., Савостин Л.А. Позднемеловая реконструкция литосферных плит Земли. - Океанология, 1980, т. 20, вып. 3, с. 477-484.
- Калинин Г.П., Клиге Р.К., Шлейников В.А. Основные проблемы палеогидрологии. - В кн.: Проблемы палеогидрологии. М., 1976. с. 7-20.
- Каримова С.М. Нематоды сельскохозяйственных культур левобережья низовьев Амударьи. - В кн.: Паразитические круглые черви - нематоды сельскохозяйственных культур Узбекистана. Ташкент, 1957, с. 133-208.
- Линдберг Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л., 1972. 548 с.
- Малахов В.В. Строение кожно-мышечного мешка некоторых свободноживущих нематод. - ДАН СССР, 1977, т. 236, № 3, с. 766-767.
- Малахов В.В. Строение кожно-нервно-мышечного мешка свободноживущей морской нематоды *Pontonema vulgare*. - Зоол. журн., 1978а, т. 57, № 1, с. 5-18.
- Малахов В.В. Морфология головного конца свободноживущих морских нематод по данным растровой электронной микроскопии. - Биология моря, 1978б, № 4, с. 78-81.
- Монин А.С., Шишков Ю.А. История климата. Л., 1979. 407 с.
- Мухина Т.И. *Multidens montanus* gen. et sp. n. из Приморского края. - Зоол. журн., 1978. т. 57, № 7, с. 1087-1090.
- Нестеров П.И. Фитопаразитические и свободноживущие нематоды юго-запада СССР. Кишинев, 1979. 312 с.

- Парамонов А.А. Свободные нематоды Кинбурнской косы и сопредельных вод. - Тр. Гос. ихтиол. опыт. ст., 1929, т. 4, вып. 1, с. 1-71.
- Платонова Т.А. Низшие Enoplida (свободноживущие морские нематоды) морей СССР. - В кн.: Нематоды и их роль в мейобентосе. Л., 1976, с. 3-164.
- Равич М.Г. Геология Антарктиды - ключ к проблеме Гондваны. - Природа, 1973, № 6, с. 56-64.
- Рысс А.Ю. Эволюционные тенденции подотряда Tobrilinea. - В кн.: Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод. Л., 1981, с. 58-67.
- Тарлинг Д., Тарлинг М. Движущиеся материк. М., 1973, 104 с.
- Филипьев И.Н. Свободноживущие морские нематоды окрестностей Севастополя. Петроград, 1918-1921, 614 с.
- Филипьев И.Н. Свободные нематоды из реки Оки. - Работы Окск. биол. ст., 1928, т. 5, № 2-3, с. 81-112.
- (Филипьев И.Н.) Filipjev I.N. Les Nématodes libres de la baie de la Neva et de l'extrémité orientale du Golfe de Finlande. - Arch. Hydrobiol., 1929, Bd 20, S. 637-699.
- (Филипьев И.Н.) Filipjev I.N. Les Nématodes libres de la baie de la Neva et de l'extrémité orientale du Golfe de Finlande. - Arch. Hydrobiol., 1930, Bd 21, S. 1-64.
- (Филипьев И.Н.) Filipjev I.N. Report on freshwater Nematoda. - Proc. Zool. Soc. London, 1931, pt 2, p. 429-443.
- Хайн В.Е. Древность и молодость рельефа Земли. - Природа, 1976, № 2, с. 18-27.
- Цалолихин С.Я. Фауна и экология свободноживущих нематод озера Долгого Ленинградской области. - Вестн. ЛГУ, 1972а, № 15, биол., вып. 3, с. 27-33.
- Цалолихин С.Я. Новые виды свободноживущих нематод из озера Байкал. - Зоол. журн., 1972б, т. 5, № 10, с. 1559-1567.
- Цалолихин С.Я. Новые виды нематод-комменсалов байкальских губок. - Зоол. журн., 1974, т. 53, № 7, с. 1081-1085.
- Цалолихин С.Я. Новые виды нематод из абиссали озера Байкал. - Зоол. журн., 1975, т. 54, № 5, с. 771-775.
- Цалолихин С.Я. Новые виды байкальских нематод отряда Enoplida. - Зоол. журн., 1976а, т. 55, № 3, с. 346-353.
- Цалолихин С.Я. К познанию рода *Tripyla*. - В кн.: Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. Л., 1976б, с. 134-140.
- Цалолихин С.Я. Нематоды Байкала и проблемы зоогеографии пресноводных нематод. - В кн.: Проблемы зоологии. Л., 1976в, с. 84-86.
- Цалолихин С.Я. Некоторые вопросы филогении нематод в связи с олигомеризацией супплементарных органов. - В кн.: Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л., 1977а, с. 41-43.
- Цалолихин С.Я. Новые виды нематод из озера Байкал. - Зоол. журн., 1977б, т. 56, № 7, с. 989-995.
- Цалолихин С.Я. Происхождение фауны нематод озера Иссык-Куль. - Зоол. журн., 1979, т. 58, № 5, с. 629-636.
- Цалолихин С.Я. Свободноживущие нематоды Байкала. Новосибирск, 1980, 120 с.
- Цалолихин С.Я. Морфометрические исследования супплементарного аппарата тобрилин. - В кн.: Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод. Л., 1981а, с. 86-87.

- Цалолихин С.Я. Определение веса пресноводных нематод. - В кн.: Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод. Л., 1981б, с. 80-85.
- Цалолихин С.Я. К вопросу о роде *Paratrilobus*. - Зоол. журн., 1981в, т. 60, № 7, с. 1094-1098.
- Цалолихин С.Я. Ревизия рода *Tobrilus*. - Зоол. журн., 1981г, т. 60, № 9, с. 1302-1313.
- Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975, 220 с.
- Allgen C. Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden Schwedens. - Ark. Zool., 1925, Bd 18A, N 5, S. 1-40.
- Allgen C. Über einige freilebende Süßwasser-Nematoden von Mt. Kenya. - Ark. Zool., 1952, Bd 3, N 12, S. 139-157.
- Altherr E. La faune des mines de Bex. - Rev. suisse zool., 1938, vol. 45, N 21, p. 567-720.
- Altherr E. Nematodes du sol du Jura vaudois et français. - Bull. Soc. vaud. sci. nat., 1953, T. 65, p. 429-460.
- Altherr E. Les Nematodes des étangs de Bavois. - Bull. Soc. vaud. sci. nat., 1954, T. 66, p. 33-46.
- Altherr E. Nématodes du bassin inférieur de la Weser et des dunes d'Heligoland. - Mém. Soc. vaud. sci. nat., 1958, T. 12, Fasc. 2, N 74, p. 45-63.
- Altherr E. Contribution a la connaissance de la faune des sables submergés en Lorraine. - Ann. Speleol., 1963a, T. 18, fasc. 1, p. 53-98.
- Altherr E. Nématodes d'eau douce. - In: Biologie de l'Amerique Australe. Paris, 1963b, vol. 2, p. 7-30.
- Altherr E. La faune des sables submergés des rives du Rhin près de Krefeld. - Gewass. Abwäss., 1965, H. 39/40, S. 80-101.
- Altherr E. Contribution a la connaissance des Nématodes cavernicoles de Roumanie. - Bull. Soc. vaud. sci., nat., 1971, T. 71, p. 23-46.
- Altherr E. Nematodes des eaux stygorithrales des Alpes autrichiennes. - Rev. suisse zool., 1976, T. 83, N 3, p. 779-847.
- Altherr E., Delamare Deboutteville C. Nématodes interstitiels des eaux douces des Etats-Unis d'Amerique. - Ann. Speleol., 1972, T. 27, fasc. 4, p. 683-760.
- Andrassy I. Eine neue Art der Gattung *Trilobus*. - Ann. Hist. Natur. Mus. Nat. Hung., 1953, T. 4, S. 71-73.
- Andrassy I. Szabodonelo Fonálfergek Nematoda Libera. Budapest, 1958. 362 l.
- Andrassy I. Neubenennungen einiger homonymen Nematoden-Gattungen. - Nematologica, 1959a, vol. 4, N 1, p. 223-226.
- Andrassy I. Nematoden aus dem Psammon des Adige-Flusses. - Mem. Mus. civ. sto. nat. Verona, 1959b, T. 7, p. 163-181.
- Andrassy I. Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden Chinas. - Ann. Hist. Natur. Mus. Nat. Hung., 1960, T. 52, S. 201-216.

- Andrassy I. Wissenschaftlichen Ergebnisse der ersten ungarischen zoologischen Expedition in Ostafrika. II. Nematoda. - Ann. Hist. Natur. Mus. Nat. Hung., 1961, T. 53, S. 281-297.
- Andrassy I. Nematoden aus dem Ufergrundwasser der Donau von Bratislava bis Budapest. - Arch. Hydrobiol., 1962, Bd 27, Suppl. 1, S. 91-117.
- Andrassy I. Neue und einige seltene Nematoden-Arten aus Argentinien. - Ann. Hist. Natur. Mus. Nat. Hung., 1963, T. 55, S. 243-273.
- Andrassy I. Ein Versuchsschlüssel zur Bestimmung der *Tobrilus*-Arten. - Ann. Univ. Sci. Budapest, 1964a, T. 7, S. 3-18.
- Andrassy I. Süßwasser-Nematoden aus den großen Gebirgsgebenden Ostafrikas. - Acta zool. hung., 1964b, T. 10, fasc. 1-2, S. 1-59.
- Andrassy I. Ergebnisse der zoologischen Forschung von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei. - Opusc. zool. (Budapest), 1967a, T. 6, N 2, S. 203-233.
- Andrassy I. Nematoden aus interstitiellen Biotopen Skandinaviens, gesammelt von Enckell. - Opusc. zool. (Budapest), 1967b, T. 7, N 2, S. 3-36.
- Andrassy I. Nematoden aus den Galeriewäldern des Acaray-Flusses. - Opusc. zool. (Budapest), 1968a, T. 8, N 2, S. 167-312.
- Andrassy I. Wissenschaftliche Ergebnisse der Ungarischen Zoologischen Expedition nach Tansanien. - Acta zool. hung., 1968b, T. 14, S. 239-257.
- Andrassy I. Nematoden aus einigen Fluss-Systemen Südafrikas. - Opusc. zool. (Budapest), 1970, T. 10, N 3-4, S. 179-219.
- Andrassy I. Überprüfung einiger von Micoletzky beschriebener Nematodenarten an Hand der Typenpräparate. - Mitt. zool. Mus. Berlin, 1971, Bd 47, H. 2, S. 241-254.
- Andrassy I. A Nematodak Evolucioja es Rendszerezese. - Magy. tudom. Akad. biol. Osztal. Közl., 1974, N 17, l. 13-58.
- Andrassy I. Evolution as a basis the Systematization of Nematodes. Budapest, 1976. 288 p.
- Andrassy I. Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei. - Opusc. zool. (Budapest), 1977, T. 13, N 1-2, S. 3-24.
- Andrassy I. Fresh-water Nematodes from the Himalayas (Nepal). - Opusc. zool. (Budapest), 1978, T. 5, N 1-2, p. 3-21.
- Argo A., Heyns J. New and little known species of the Nematode families Monhysteridae and Tripylidae from South Africa. - Phytophylactica, 1973, vol. 5, p. 149-154.
- Bastian H. Monograph on the Anguillulidae, or free Nematoids, marine, land and freshwater with descriptions of 100 new species. - Trans. Linn. Soc. London, 1865, vol. 25, p. 73-184.

- Baylis H., Daubney R. A synopsis of the families and genera of Nematoda. London, 1926, 277 p.
- Brakenhoff H. Beitrag zur Kenntnis der Nematodenfauna des nordwestdeutschen Flachlandes. - Abh. Naturwiss. Ver. Bremen, 1914, Bd 22, S. 267-311.
- Brzeski M. *Andrassya vivipara* gen. nov., sp. nov. - Bull. Acad. pol. sci., 1960, ser. biol., vol. 8, N 2, p. 81-84.
- Brzeski M. Nematode genera of the family Tripylidae. - Acta zool. cracov., 1963, T. 8, N 7, S. 295-308.
- Brzeski M. Revision der Gattungen *Tripyla*. - Ann. zool. (Warszawa), 1964, T. 22, N 4, S. 157-178.
- Brzeski M. On the identity of *Trischistoma Cobb* and *Tripylina Brzeski*. - Nematologica, 1965, vol. 11, N 4, p. 449.
- Brzeski M. On the identity of *Tripyla pygmaea*. - Bull. Acad. pol. sci., 1968, ser. biol., vol. 16, p. 507-508.
- Bütschli O. Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. - Nova acta Dt. Acad. Nat., 1873, Bd 36, N 5, S. 1-124.
- Bütschli O. Zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. - Abh. Senckenb. naturforsch. Ges., 1874, Bd 9, S. 236-292.
- Bütschli O. Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung *Chaetonotus*. - Ztschr. wiss. Zool., 1876, Bd 26, S. 363-414.
- Chitwood B.G., Chitwood M.B. An Introduction to Nematology. Baltimore, 1950, 213 p.
- Cillis de O. Nuovi generi e nuove specie di Nematodi liberi d acqua dolce. - Monitore zool. ital., 1917, T. 29, p. 57-62.
- Cobb M.A. Some fresh-water nematodes of the Douglas Lake Region of Michigan, USA. - Trans. Amer. Microsc. Soc., 1915, vol. 34, p. 21-47.
- Cobb N.A. Nematodes, mostly Australian and Fijian. - Maclean Mem. Vol. Linn. Soc. N.S.W. (Sydney), 1893, p. 252-308.
- Cobb N.A. New nematode genera found inhabiting fresh-water and nonbrackish soils. - J. Wash. Acad. Sci., 1913, vol. 3, p. 432-444.
- Cobb N.A. The North American free-living fresh-water nematodes. - Trans. Amer. Microscop. Soc., 1914, vol. 33, p. 69-119.
- Daday E. Ujabb adatok a Balaton mikrofaunájának ismeretehez. - Math. Term.-tud. Ert., 1894, T. 12, l. 122-145.
- Daday E. Die freilebenden Süßwasser-Nematoden Ungarns. - Zool. Jb. Systematic, 1897, Bd 10, S. 92-134.
- Daday E. Uj-guineai szabadon élő nematodok. - Math. Term.-tud. Ert., 1899, T. 17, l. 557-572.
- Daday E. Mikroskopische Süßwassertiere aus Kleinasien. - Sber. Akad. Wiss. Wien math.-nat., 1903, Kl. 112, S. 139-167.
- Daday E. Untersuchungen über die Süßwasser-Mikrofauna Paraguays. - Zoologica (Stuttgart), 1905, Bd 18, H. 44, S. 1-374.

- Daday E. Adatok Német-Kelet-Afrika edesvizi mikrofaunájának ismeretéhez. - *Math. Term.-tud. Ert.*, 1908, T. 26, I, 1-42.
- Daday E. Die Süßwasser-Mikrofauna Deutsch-Ost-Afrikas. - *Zoologica (Stuttgart)*, 1910, Bd 23, H. 59, S. 1-314.
- Daday E. Freilebenden Nematoden. - *Mém. Soc. neuchât. sci. nat.*, 1914, T. 5, p. 664-668.
- De Coninck L.A. Contribution a la connaissance de Nématodes libres du Congo Belge. - *Rev. zool. et bot. afr.*, 1935, T. 26, p. 249-326.
- De Coninck L. Systematique des Nematodes. - In: *Traite de Zoologie*. Paris, 1965, T. 4, fasc. 2, p. 601-681.
- Ditlevsen H. Danish freelifving nematodes. - *Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren.*, 1911, bd 63, s. 213-256.
- Ditlevsen H. Nematological notes. - *Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren.*, 1921, bd 74, s. 57-67.
- Ditlevsen H. Free-living nematodes from Greenland, land and freshwater. - *Meddr. Grønland*, 1927, bd 23 (suppl.), s. 157-198.
- Ebsary B.A. Canadian species of *Tobrilus*. - *Canad. J. Zool.*, 1982, vol. 60, N 12, p. 3048-3062.
- Gadea E. Sobre algunos nematodos libres de agua dulce de la Plana de Castellon. - *Publ. Inst. Biol. Barcelona*, 1952, T. 11, p. 173-186.
- Gadea E. Nematodos dulceacuicolas de Galicia. - *Publ. Inst. Biol. Barcelona*, 1955, T. 20, p. 77-114.
- Gerlach S. Bemerkungen zur Phylogenie der Nematoden. - In: *Beiträge zur Nematodenforschung*, Berlin, 1966, S. 25-40.
- Gerlach S., Meyl A. Freilebende Nematoden aus dem Ohrid-See. - *Beaufortia*, 1957, T. 5, S. 157-170.
- Gerlach S., Riemann F. The Bremerhaven Checklist of Aquatic Nematodes. - *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, 1974, Suppl. 4, H. 2, S. 405-734.
- Goodey T. Soil and Freshwater Nematodes. London; New York, 1951. 390 p.
- Grochmalicki J. *Trilobus lomnickii* n. sp. nowy gatunek nicienia z Siwey Wody. - *Kosmos (Warszawa)*, 1911, T. 36, S. 372-376.
- Hallam A. (edit.). *Atlas Palaeobiogeography*. Amsterdam; London; New York, 1973. 531 p.
- Hoeppli R. Studies of free-living Nematodes from the Thermal Waters of Yellowstone Park. - *Trans. Amer. Microscop. Soc.*, 1926, vol. 45, N 1, p. 234-248.
- Hofmänner B. Contribution a l'étude des nematodes libres du Lac Léman. - *Rev. suisse zool.*, 1913, vol. 21, N 4, p. 589-658.
- Hofmänner B., Menzel R. Neue Arten freilebender Nematoden aus der Schweiz. - *Zool. Anz.*, 1914, Bd 44, S. 80-91.
- Hofmänner B., Menzel R. Die freilebenden Nematoden der Schweiz. - *Rev. suisse zool.*, 1915, vol. 23, N 5, p. 109-243.

- Husmann S. Untersuchungen über die Grundwasserfauna zwischen Harz und Weser. - Arch. Hydrobiol., 1956, Bd 52, S. 1-184.
- Imamura S. Nematodes in the Paddy Field with Notes on their Population before and after Irrigation. - J. Coll. Agric., 1931, vol. 21, N 2, p. 193-240.
- Joubert A.P., Heyns J. Freshwater nematodes from South Africa. - J. Limnol. Soc. S. Afr., 1979, vol. 5, N 1, p. 17-26.
- Juget J. Description de quelques formes rares ou nouvelles de Nématodes libres du bassin du Léman. - Bull. Soc. vaud. sci. nat., 1969, T. 70, p. 141-173.
- Kaburaki T., Imamura S. Descriptions of two new soil Nemas in the Nikko district. - Proc. Imp. Acad. Japan, 1933, vol. 9, pt 3, p. 134-136.
- Khera S. Nematodes from the banks of still and running water. - Nematologica, 1970, vol. 16, N 4, p. 492-502.
- Khera S. On some Nematodes belonging to the orders Chromadorida and Enoplida from India. - Rec. Zool. Surv. India, 1975, vol. 68, p. 273-286.
- Klekowski R., Wasilewska L., Paplinska E. Oxygen consumption by soil inhabiting nematodes. - Nematologica, 1972, vol. 18, N 4, p. 391-403.
- Kreis H. Reports of an expedition to Paraguay and Brazil in 1926-1927. - J. Linn. Soc. Zool., 1932, vol. 38, p. 55-90.
- Leidy J. Helminthological contributions. - Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1852, vol. 5, p. 224-227.
- Liebermann A. Über die Bodenfauna der Moldau im Gebiete von Prag. - Int. Rev. Hydrobiol. Hydrogr., 1928, Bd 20, S. 103-115.
- Linstow O. Helminthologische Beobachtungen. - Arch. Naturgesch., 1876, Bd 42, S. 1-18.
- Loof P.A.A. Freelifving and plant parasitic nematodes from Spitzbergen. - Meded. Landbouwhoges. Wageningen, 1971, N 71-7, p. 1-86.
- Loof P.A.A. *Tobriloides choii* n. gen., n. sp. - Nematologica, 1973a, vol. 19, N 1, p. 75-79.
- Loof P.A.A. Freshwater Nematodes from Suriname. - Zool. Verh. (Leiden), 1973b, N 129, p. 3-47.
- Loof P.A.A., Riemann F. Taxonomy of the *Tobrilus-longus* group. - Nematologica, 1976, vol. 22, N 1, p. 15-48.
- Lorenzen S. Entwurf eines phylogenetischen Systems der freilebenden Nematoden. Bremen, 1981. 472 S.
- Maggenti A.R. The role of cuticular strata nomenclature in the systematics of nemata. - J. Nematol., 1979, N 1, p. 94-98.
- Man de J.G. Onderzoekingen over vrij in de aarde levende Nematoden. - Tijdschr. nederl. dierk. Vereen, 1876, T. 2, S. 78-196.
- Man de J.G. Die einheimischen, frei in der reinen Erde und im süßen Wasser lebenden Nematoden monographisch bearbeitet. Vorläufiger Bericht und descriptiv-systematischer Theil. - Tijdschr. nederl. dierk. Vereen, 1880, T. 5, S. 1-104.

- Man de J.G. Die frei in der reinen Erde und im süßen Wasser lebenden Nematoden der niederländischen Fauna. Leiden, 1884. 206 S.
- Man de J.G. Anatomische Untersuchungen über freilebende Nordsee-Nematoden. Leipzig, 1886. 82 S.
- Meyl A.H. Die bisher in Italien gefundenen freilebenden Erd- und Süßwasser-Nematoden. - Arch. zool. ital., 1954, T. 39, p. 161-264.
- Meyl A.H. Freilebende Nematoden aus binnenländischen Salzbiotopen zwischen Braunschweig und Magdeburg. - Arch. Hydrobiol., 1955, Bd 50, S. 568-614.
- Meyl A.H. Freelifving nematodes. - In: Exploration Hydrobiologique du Lac Tanganika. Bruxelles, 1957a, T. 3, fasc. 7, p. 27-51.
- Meyl A.H. Über einige Süßwasser-Nematoden aus Peru insbesondere aus dem Nicaragua-See. - Arch. Hydrobiol., 1957b, Bd 53, S. 520-526.
- Meyl A.H. Freilebende Nematoden. - In: Die Tierwelt Mitteleuropas. Leipzig, 1960, Bd 1, Lfg 5a. 165 S.
- Micoletzky H. Die freilebenden Süßwassernematoden der Ostalpen. - Sber. Akad. Wiss. Wien, 1913, Bd 122, S. 111-548.
- Micoletzky H. Freilebende Süßwasser-Nematoden der Ostalpen mit besonderer Berücksichtigung des Lunzer Seengebietes. - Zool. Jb. Systematic, 1914, Bd 36, S. 331-546.
- Micoletzky H. Freilebende Süßwassernematoden der Ost-Alpen. - Zool. Jb. Systematic, 1915, Bd 38, S. 245-274.
- Micoletzky H. Freilebende Süßwasser-Nematoden der Bukowina. - Zool. Jb. Systematic, 1917, Bd 40, S. 441-586.
- Micoletzky H. Freie Nematoden aus dem Grundschlamm norddeutscher Seen. - Arch. Hydrobiol., 1922a, Bd 13, S. 532-560.
- Micoletzky H. Zur Nematodenfauna des Bodensees. - Int. Rev. Ges. Hydrobiol. Hydrogr., 1922b, Bd 10, S. 491-512.
- Micoletzky H. Die freilebenden Erdnematoden. - Arch. Naturgesch., 1922c, Bd 87, A, S. 1-650.
- Micoletzky H. Freilebende Nematoden der Wolga mit besonderer Berücksichtigung der Umgebung von Saratow. - Работы Волжск. биол. ст., 1923, т. 7, № 1-2, с. 1-29.
- Micoletzky H. Die freilebenden Süßwasser- und Moornematoden Dänemarks. - Mem. Acad. Roy. Sci. et Lett. Dänemark, Sec. Sci., 1925, Bd 8, N 2, s. 57-308.
- Mulvey R.H. Soil-inhabiting nematodes of the orders Araeolaimida, Chromadorida, Enoplida and Monhysterida from the Canadian high Arctic. - Canad. J. Zool., 1969, vol. 47, N 3, p. 365-382.
- Pearse A.S. The Emigrations of Animals from the Sea. New York, 1950. 210 p.
- Pieczynska E. *Tobrilus vistula* n. sp. - Bull. Acad. pol. sci., 1960, T. 8, p. 249-251.
- Rahm G. Beitrag zur Moostierwelt der preußischen Rheinlande. - Arch. Naturgesch., 1924, Bd 90, A, S. 153-214.

- Rahm G. Freilebende Nematoden, Rotatorien und Tardigraden aus Südamerika. - Zool. Anz., 1932, Bd 98, S. 94-128.
- Rham G.F. Freilebende und saprophytische Nematoden der Insel Hainan. - Annot. zool. jap., 1938, vol. 17, N 3-4, p. 646-667.
- Riemann F. *Tobrilus longus* in der Elbe. - Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst., 1966a, Bd 63, S. 183-192.
- Riemann F. Die Gattung *Trefusia*. - Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremenhaven, 1966b, Bd 10, H. 2, S. 1-29.
- Riemann F. Freelifving nematodes from the marine-limnetic borders in Columbia. - Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremenhaven, 1970, Bd 12, H. 3, S. 365-412.
- Riemann F. *Corpus gelatum* und ciliäre Strukturen als lichtmikroskopisch sichtbare Bauelemente des Seitenorgans freilebender Nematoden. - Ztschr. Morphol. Tiere, 1972, Bd 72, H. 1, S. 46-76.
- Schiemer F. Diagnose von *Tobrilus findeneggi* n. sp. mit Bemerkungen zur Gattung *Tobrilus*. - Carintia II, 1971, T. 81, N 31, S. 147-157.
- Schiemer F. Verteilung und Systematik der freilebenden Nematoden des Neusiedlersees. - Hydrobiologia, 1978, vol. 58, N 2, p. 167-194.
- Schmiemer F., Duncan A. The oxygen consumption of a freshwater bentic nematode *Tobrilus gracilis*. - Oecologia (Berl.), 1974, vol. 15, p. 121-126.
- Schneider G. Synopsis öfver de i östra, norra och mellersta Europas färskvatten fritt lefvande Nematoderma. - Acta Soc. fauna et flora fenn., 1916, vol. 44, p. 1-83.
- Schneider W. Niederrheinische freilebende Nematoden. - Zool. Anz., 1923, Bd 56, S. 264-281.
- Schneider W. Beiträge zur Kenntnis der Nematodenfauna holsteinischer Quellen. - Arch. Hydrobiol., 1924, Bd 14, H. 3, S. 340-345.
- Schneider W. Freilebende Süßwassernematoden aus ostholsteinischen Seen nebst Bemerkungen über die Nematodenfauna des Müritzer- und Schaalsees. - Arch. Hydrobiol., 1925, Bd 15, S. 536-582.
- Schneider W. Freilebende Nematoden der Deutschen Limnologischen Sundaexpedition nach Sumatra, Java und Bali. - Arch. Hydrobiol., 1938, Bd 15, Suppl. 30-108.
- Schneider W. Freilebende und pflanzenparasitische Nematoden. - In: Die Tierwelt Deutschlands, Jena, 1939, Bd 36. 260 S.
- Schuermans-Stekhoven J.H. Nématodes saprozoaires et libres du Congo Belge. - Mem. Inst. Sci. Nat. Belg., 1951, vol. 2, N 39, p. 1-79.
- Schuermans-Stekhoven J.H., Teunissen R.H. Nématodes libres terrestres. - Explor. Parc. nat. Albert, 1938, fasc. 22, p. 3-229.
- Skwarra E. Diagnosen neuer freilebender Nematoden Ostpreußens. - Zool. Anz., 1921, Bd 53, S. 66-74.

- Skwarra E. Freilebende Nematoden Ostpreußens. - Schrift phys.-ökon. Ges. Königsberg, 1922, Bd 63, S. 107-112.
- Soni G., Nama H. *Tobrilus kherai* sp. n. - Indian J. Nematol., 1981, vol. 11, N 1, p. 141-146.
- Stefanski W. Recherches sur la faune des nematodes libres du Bassin de Léman. - These Univ. Genev., 1914, N 541, p. 3-72.
- Stefanski W. Freilebende Nematoden aus Polen. - Büll. int. Acad. Sci. Lett. Cracovie, 1916a, Cl. sci. B, p. 173-178.
- Stefanski W. Die freilebenden Nematoden des Inn, ihre Verbreitung und Systematik. - Zool. Anz., 1916b, Bd 46, S. 363-384.
- Stefanski W. Nouvelle contribution a la connaissance de la faune des nematodes libres des environs de Zakopane. - Bull. int. Akad. pol. Sci. Lett., 1924, Cl. sci. B, p. 539-553.
- Stefanski W. Les nematodes libres des Lacs des Tatras Polonaises. - Arch. Hydrobiol., 1938, Bd 33, S. 585-687.
- Steiner G. Die von A. Monard gesammelten Nematoden der Tiefen-fauna des Neuenburger Sees. - Büll. Soc. neuchatel. Sci. nat., 1919, vol. 43, p. 142-240.
- Steiner G. Freilebende Süßwassernematoden aus peruanischen Hochgebirgsseen. - Rev. suisse zool., 1920, T. 28, p. 11-44.
- Sukul N.C. A new species of *Tobrilus* with notes on its biology. - Ind. J. Helminthol., 1967, vol. 19, N 2, p. 113-117.
- Sukul N.C. New free-living nematodes from the Thermal spring of Tantloya. - Ind. J. Helminthol., 1971, vol. 23, N 2, p. 135-145.
- Vinciguerra M.T. Nematodi di Sicilia. - Bollet. delle sed. dell. Accad. Gioenia Sci. Nat. Catania, 1972, ser. 4, vol. 11, fasc. 3-4, p. 3-35.
- Vinciguerra M.T., La Fauci G. Nematodi muscicoli dell'isola di Lampedusa. - Animalia (Catania), 1978, T. 5, N 1/3, p. 13-37.
- Wu H., Hoeppli R. Free-living nematodes from Fookien and Chekiang. - Arch. Schrifts. Tropenhyg., 1929, Bd 33, H. 1, S. 35-43.
- Yeates G.W. *Trischistoma stramenti* n. sp. from leaf litter. - N.Z.J. Sci., 1971, vol. 14, N 4, p. 897-900.
- Zullini A. Osservazioni sui Nematodi di un biotopo fluviale. - Atti Accad. naz. Lincei Rend., 1970, T. 17, N 1-2, p. 109-115.
- Zullini A. Su Alcuni Nematodi di Alta quota del Nepal. - Khumbu Himal, 1973a, Bd 4, Lfg 3, S. 401-412.
- Zullini A. Some soil and freshwater nematodes from Chiapas. - Quadr. Accad. Naz. Lincei, 1973b, N 171, p. 55-96.
- Zullini A. The nematological population of the Po river. - Bollet. Zoologia, 1974, vol. 41, N 3, p. 183-210.
- Zullini A. Some freshwater Nematodes of Southern Mexico and Guatemala. - Quadr. Accad. Naz. Lincei, 1977, N 171, p. 75-85.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ¹²

- aberrans, *Tobrilus* 17, 58, 72,
74*
- aberrans, *Trilobus* 72
- aberrans, *Trilobus gracilis* 72
- Abunema 32
- aequiseta, *Tobrilus* 76
- aequiseta, *Trilobus* 76, 215
- aequiseta, *Trilobus gracilis*
f. *typica* var. 76
- affinis, *Tripyla* 186, 191, 193*
Raritobrilus 26,
127, 131*
- allophysis, *Tobrilus* 131
- allophysis, *Trilobus* 131
- allophysis, *Trilobus gracilis*
131
- allophysoides, *Trilobus* 61, 88
- allophysoides, *Trilobus graci-*
lis allophysis var. 61
- althéri, *Eutobrilus* 81, 88, 89*,
107
- althéri, *Tobrilus* 88
- althéri, *Tobrilus* 88
- amabilis, *Tobrilus* 59, 69, 70*
- americanus, *Neotobrilus lon-*
gus 155, 156*
- ampiei, *Neotobrilus* 155, 172,
173*
- ampiei, *Tobrilus* 172
- andrassy, *Eutobrilus* 81, 86,
87*
- andrassy, *Tobrilus* 86
- Andrassya 32
- annetteae, *Eutobrilus* 81,
106, 108*
- annetteae, *Tobrilus* 106
- anguiculus, *Eutobrilus* 13, 27,
81, 88, 90*, 91*
- anguiculus, *Tobrilus* 88
- Anguillula 9, 155
- antarcticus, *Eutobrilus* 40, 81,
94, 96*
- Araeolaimida 30, 31
- arenicola, *Tripyla* 209
- arenicola, *Tripyla* (*Trischis-*
toma) 209
- arenicola, *Tripylina* 208, 209,
210*
- arenicola, *Trischistoma* 209
- armatus, *Tobrilus* 61
- armatus, *Trilobus* 61
- asiatica, *Tripyla* 215
- austriaca, *Tripyla filicaudata*
215
- Baicalobrilus 112
- Bastianidae 31
- bayonensis, *Tobrilus* 180
- bekmanae, *Tobrilus* 12*, 27,
59, 66, 67*
- biroi, *Trilobus* 215
- breviductus, *Neotobrilus* 155,
165, 166*, 174
- breviductus, *Tobrilus* 165
- brevis, *Baicalobrilus* 116
- brevis, *Paratrilobus* 13, 111,
116, 117*
- brevisetosus, *Tobrilus* 58,
74, 75*
- brevisetosus, *Trilobus* 74

¹² Подчеркнуты номера страниц, на которых начинается описание таксонов; звездочкой (*) отмечены страницы с рисунками.

- brevisetosus, *Trilobus gracilis* 74
Brevitobrilus 16, 19, 21, 33, 36, 41, 42, 44, 47, 50, 56, 140
brzeskii, *Neotobrilus* 26, 154, 164, 165*
brzeski, *Tobrilus* 164
bulbifera, *Tripyla* 215

Chromadora 32
Chromadorida 32
circulata, *Prodesmodora* 215
circulata, *Tripyla* 215
closlongicaudatus, *Tobrilus* 180, 182
confusus, *Brevitobrilus* 141, 147, 148*
confusus, *Tobrilus* 147
conjungens, *Trilobus gracilis* 72
consimilis, *Tobrilus* 142
consimilis, *Trilobus gracilis* 142
consimiloides, *Brevitobrilus* 141, 151*
consimiloides, *Tobrilus* 151
cornuta, *Tripyla* 194
crassicauda, *Monochromadora* 32
crassicauda, *Tripyla* 215
crystallifera, *Tripyla papillata* 187

delamarei, *Eutobrilus* 82, 85, 86*, 110
delamarei, *Tobrilus* 85
dentata, *Tripyla* 215
diversipapillatus, *Neotobrilus* 12*, 21, 27, 155, 157, 161, 162*, 163, 164*
diversipapillatus, *Tobrilus* 161, 163
diversipapillatus, *Trilobus* 161
Dorylaimida 30
dryophilus, *Trilobus* 215
dybowskyi, *Tripyla* 26, 186, 199, 200*

elephas, *Macrotobrilus* 12*, 27, 138, 139*
elephas, *Tobrilus* 139
Enopliida 28, 29, 30, 31, 32
Enoplina 28, 30

Enoploidea 28
Epitobrilus 16, 21, 33, 38, 41, 44, 47, 50, 56, 132
Eutobrilinae 33, 40, 79
Eutobrilini 41, 44, 47, 79
Eutobrilus 12, 13, 14, 15*, 16, 21, 23, 33, 36, 41, 50, 56, 75, 80
expugnator, *Baicalobrilus* 112
expugnator, *Paratrilobus* 27, 111, 112, 114*, 115*

filicaudata, *Tripyla* 27, 186, 190, 191*
filipjevi *Neotobrilus* 216
filipjevi, *Tobrilus* 216
filipjevi, *Promononchus* 187
filipjevi, *Tripyla* 27, 186, 194, 195*
findeneggi, *Brevitobrilus* 141, 152*
findeneggi, *Tobrilus* 152
flagellatus, *Epitobrilus* 12*, 13, 132, 136*
flagellatus, *Tobrilus* 136
floridensis, *Neotobrilus* 154, 174, 175*
floridensis, *Tobrilus* 174
fortis, *Eutobrilus* 27, 82, 94, 95*
fortis, *Tobrilus* 94

gagarini, *Tobrilus* 216
gigantea, *Tripyla* 215
glomerans, *Tripyla* 9, 12*, 27, 186, 187, 188*, 193
graciliformes, *Eutobrilus* 81, 100, 101*
graciliformes, *Tobrilus* 100
gracilis, *Tobrilus* 9, 12*, 23, 24*, 25, 26, 27, 28, 57, 58, 59, 60*
gracilis, *Trilobus* 59
gracilis, *Tripyla* 215
graciloides, *Brevitobrilus* 141, 147, 149*, 151
graciloides, *Tobrilus* 147, 150
graciloides, *Trilobus* 132, 133, 147
grandipapillatus, *Eutobrilus* 80, 81, 82, 83*, 84
grandipapillatus, *Tobrilus* 82
grandipapillatus, *Trilobus* 82
grandipapillatus, *Trilobus gracilis* 82

- grandipapilloides*, *Paratrilobus* 111, 113*
grandipapilloides, *Tobrilus* 112
grandipapilloides, *Trilobus* 111
grandipapilloides, *Trilobus* (Paratrilobus) 111
helveticus, *Tobrilus* 58, 61, 62*
helveticus, *Trilobus* 61
helveticus, *Trilobus gracilis* 61
heptapapillatus, *Eutobrilus* 81, 102, 103*
heptapapillatus, *Tobrilus* 102
hoehnelensis, *Tobrilus* 178
hoehnelensis, *Trilobus* 178, 215
homophysalidis, *Trilobus gracilis* 97
hopei, *Neotobrilus* 26, 154, 159, 160*, 178
hopei, *Tobrilus* 159
husmanni, *Eutobrilus* 81, 84, 85*
husmanni, *Tobrilus* 84
husmanni, *Trilobus* 84
imberbis, *Tobriilia* 215
imberbis, *Trilobus* 215
incognitus, *Tobrilus* 59, 67, 68*
intermedia, *Paratripyla* 12*, 203, 204*
intermedia, *Tripyla* 203
intermedius, *Trilobus gracilis* 215
Ironoidea 30
kherai, *Tobrilus* 216
kirjanovae, *Trilobus* 215
Kurikania 15, 29, 33, 50, 57, 122
Lamuania 17, 33, 50, 57, 121
lata, *Tripyla* 215
latens, *Tobrilus* 58, 69, 71*
Lauratonematidae 30
lemani, *Tobrilus pellucidus* 180, 182
leptosoma, *Trilobus* 179, 180
lomnickii, *Trilobus* 215
longa, *Anguillula* 9
longicauda, *Trilobus* 179, 215
longicaudata, *Tripyla* 186, 190, 192*
longicaudatus, *Semitobrilus* 180, 182, 183*
longicaudatus, *Tobrilus* 179
longicaudatus, *Tobrilus pellucidus* 182
longicaudatus, *Trilobus* 179
longicaudatus, *Trilobus gracilis* f. *typica* subf. 179
longicaudatus, *Trilobus gracilis* f. *typica* var. 179
longicaudus, *Trilobus* 179
longiformis, *Neotobrilus* 154, 166, 169*, 171
longiformis, *Tobrilus* 169
longior, *Tobrilus* 163
longus, *Neotobrilus* 23, 27, 153, 155, 156*, 158*
longus, *Tobrilus* 157, 161, 165, 167
longus, *Trilobus* 155, 157, 163
lunzensis, *Tobrilus* 180
macramphis, *Tobrilus* 21, 59, 72, 73*
macroseta, *Tripylina* 209, 214*
macroseta, *Trischistoma* 214
macrospiculum, *Neotobrilus* 155, 170, 171, 172*
macrospiculum, *Tobrilus* 171
Macrotobrius 16, 29, 33, 40, 42, 44, 50, 56, 138
magna, *Tripyla* 12*, 186, 196*
malayanus, *Brevitobrilus* 141, 150*
malayanus, *Tobrilus* 150
malayanus, *Trilobus* 150
marina, *Tripyla* 215
marinus, *Tripyloides* 215
medius, *Eutobrilus* 23, 25, 27, 38, 40, 80, 97, 98*
medius, *Tobrilus* 97
medius, *Trilobus* 97
medius, *Trilobus gracilis* 97
Mesotobrilus 15, 33, 40, 44, 50, 57, 123
meyli, *Epitobrilus* 132, 134*
minor, *Tripyla* 209
minuta, *Paratripyla* 202, 203, 204, 205*
Monhystera 215
Monhysterida 32
monhysteroides, *Monochromadora* 32
Monhystrella 32
Monochromadora 31
Monochromadorinae 31
monhystera, *Monochromadora* 32

- monohystera, Tripyla 208, 207*
 monohysteroides, Trischistoma 208
 Multidens 185
 murisieri, Trilobus 215
- nannostomus, Quasibrilus 12*,
 19, 27, 40, 119, 120*
 naumovi, Eutobrilus 16, 21,
 26, 41, 81, 104*, 105
 Neotobrilini 36, 41, 44, 47,
125
 Neotobrilus 12, 13, 16, 19, 20,
 21, 23, 33, 36, 42, 44, 47,
 56, 153
 nepalensis, Tobrilus 14, 58,
 76, 77*, 78
 nicaraguensis, Neotobrilus
 155, 167, 168*
 nicaraguensis, Tobrilus 167
 nicasimilis, Tobrilus 167
- occidentalis, Neotobrilus di-
 versipapillatus 155, 161,
 162*
 octiespapillatus, Trilobus 215
 Oncholaimina 28
 Onchulidae 30, 31, 54
 Onchulus 31
 orientala, Lamuania 121
 orientalis, Lamuania 13, 26,
121, 122*
 orientalis, Neotobrilus diver-
 sipapillatus 155, 163, 164*
 ornatus, Tobrilus 215
 Oxystomina 37
 Oxystominidae 32, 37
 Oxystominoidea 30
- paludicola, Tobrilus 142
 paludicola, Trilobus 142
 paludicola, Trilobus stefan-
 skii 142
 papillata, Tripyla 25, 187
 papillicaudatus, Eutobrilus
 82, 101*, 102
 papillicaudatus, Tobrilus 102
 parapellucidus, Neotobrilus
 216
 parapellucidus, Tobrilus 216
 Paratrilobus 15, 16, 19, 25,
 33, 50, 57, 111
 Paratripyla 15, 16, 20, 26, 33,
 185, 202
- parvipapillatus, Epitobrilus
 132, 137, 138*
 parvipapillatus, Trilobus 137
 pellucida, Trischistoma 206
 pellucidum, Trischistoma 26,
 205, 206*
 pellucidus, Semitobrilus 27,
 178, 180, 181*
 pellucidus, Tobrilus 9, 180
 pellucidus, Trilobus 179, 180
 peregrinator, Eutobrilus 81,
 109*, 110
 phantasus, Tobrilus 58, 78, 79*
 ponticus, Paratrilobus 111, 117,
 118*
 Prismatolaimidae 30, 31, 54
 Prodesmodora 215
 profundus, Trilobus gracilis 215
 Promononchus 187
 pseudoalophysis, Trilobus 61
 punctata, Trilobus gracilis 215
 punctata, Tripyla 215
 pygmaea, Tripyla 12*, 27, 29,
 186, 202, 203*
- Quasibrilus 17, 19, 29, 33, 38,
 39, 50, 57, 119
- Raritobrilus 16, 33, 41, 50, 56, 125
 Rhabdolaimidae 31, 32
 rossicus, Neotobrilus longus
157, 158*
 rotundicapitatus, Eutobrilus
 82, 108*, 109
 rotundicapitatus, Tobrilus 109
- sablensis, Tobrilus 216
 savaryi, Tobrilus 163
 scallensis, Raritobrilus 127,
129, 130*
 scallensis, Tobrilus 129
 scallensis, Trilobus gracilis 129
 selengaensis, Eutobrilus 12*,
 21, 27, 81, 92, 93*, 110
 selengaensis, Tobrilus 92
 Semitobrilus 21, 23, 33, 56, 178
 setifera, Tripyla 27, 28, 186,
187, 189*
 setosus, Epitobrilus 132, 133,
 135*
 setosus, Tobrilus 133

- sexsetiferous, *Brevitobrilus*
142, 144, 146*
- sexsetiferous, *Tobrilus* 144
- sheri, *Tripylina* 209, 210, 211*
- sheri, *Trischistoma* 210
- sibirica, *Kurikania* 13, 16, 26,
123, 124*
- Sinanema* 32
- stefanskii, *Brevitobrilus* 12*,
27, 140, 142, 143*, 152
- stefanskii, *Tobrilus* 142
- stefanskii, *Trilobus* 142
- steineri, *Raritobrilus* 27, 125,
127, 128*, 130
- steineri, *Tobrilus* 127
- steineri, *Trilobus* 127
- Stenonchulus* 31
- stenurus, *Trilobus stefanskii*
142
- stramenti, *Tripylina* 209, 212*
- stramenti, *Trischistoma* 212
- subterranea, *Tripyla* 186, 200,
201*
- tansaniensis, *Eutobrilus* 82,
106, 107*
- tantloyi, *Neotobrilus* 154, 174,
175*
- atricia, *Tripyla* 191
- telekiensis, *Neotobrilus* 155,
176, 177*, 178
- telekiensis, *Tobrilus* 176
- telekiensis, *Trilobus* 176
- tenuicauda, *Tripyla* 215
- tenuicaudatus, *Trilobus* 180
- tenuicaudatus, *Udonchus* 32
- tenuis, *Tripyla* 186, 197*
- Tobrilia* 31
- Tobrilidae* 9, 12, 30, 31, 32, 33,
36, 37, 38, 42*, 43*, 44, 45,
47, 54, 55
- Tobriiliinae* 31, 32
- Tobrilina* 28, 29, 30, 31, 37
- Tobrilinae* 33, 41, 44, 47
- Tobriloides* 31
- Tobriloidinae* 31
- Tobrilus* 3, 9, 12, 16, 20, 21, 23,
33, 36, 38, 40, 41, 44, 46, 47,
50, 56, 57
- Trefusia* 37
- Trefusiidae* 30, 31, 40
- Trilobus* 9
- Tripyla* 9, 12, 15, 16, 18*, 19,
20, 37, 184, 185
- Tripylidae* 9, 12, 30, 31, 32, 33,
36, 37, 55, 184
- Tripylina* (genus) 15, 16, 20,
26, 33, 185, 208
- Tripylina* (subordo) 28, 30
- Tripyloidea* 30
- Tripyloides* 215
- Tripyloididae* 31
- Trischistoma* 15, 16, 20, 33,
185, 205
- Udonchus* 32
- ultimus, *Mesotobrilus* 27, 123,
125, 126*
- ultimus, *Tobrilus* 125
- ursulae, *Tripylina* 209, 213*
- ursulae, *Trischistoma* 213
- vibratus, *Brevitobrilus* 142, 144,
145*
- vibratus, *Tobrilus* 144
- vicinus, *Neotobrilus* 155, 169*,
170
- vicinus, *Tobrilus* 170
- vistula, *Eutobrilus* 81, 99*
- vistula, *Tobrilus* 99
- vivipara, *Andrassya* 32
- vulvata, *Tripyla* 26, 186, 198,
199*
- wesenbergi' *Tobrilus* 59, 63,
64*
- wesenbergi *Trilobus* 63
- zakopanensis, *Tobrilus* 58, 64,
65*
- zakopanensis, *Trilobus* 64
- zakopanensis, *Trilobus graci-*
lis 64



СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Предисловие	3
Систематический указатель видов	5
О б щ а я ч а с т ь	9
История изучения	9
Морфология, физиология и экология	10
Форма тела и покровы (10). - Строение головного конца и стомы (13). - Пищевод и кишечник (17). - Женская половая система (20). - Мужская половая система (21). - Онтогенез (23). - Экология (26).	
Положение в системе и классификация	28
Эволюция и филогения	37
Историческое становление группы и ее географическое распространение	45
С и с т е м а т и ч е с к а я ч а с т ь	54
I. Сем. TOBRILIDAE	55
Таблица для определения родов	56
I. Подсем. TOBRILINAE	57
1. Род TOBRILUS Andrassy	57
II. Подсем. EUTOBRILINAE	79
I. Триба EUTOBRILINI	79
2. Род EUTOBRILUS	80
3. Род PARATRILOBUS	111
4. Род QUASIBRILUS	119
5. Род LAMUANIA	121
6. Род KURIKANIA	122
7. Род MESOTOBRIUS	123
II. Триба NEOTOBRIINI	125
8. Род RARITOBRIUS	125
9. Род EPITOBRIUS	132
10. Род MACROTOBRILUS	138
11. Род BREVITOBRIUS	140
12. Род NEOTOBRIUS	153
13. Род SEMITOBRIUS	178
II. Сем. TRIPYLIDAE	184
Таблица для определения родов	185
1. Род TRIPYLA	185
2. Род PARATRIPYLA	202
3. Род TRISCHISTOMA	205
4. Род TRIPYLINA	208
Species et subspecies inquirendae	215
Дополнение	215
Литература	216
Указатель латинских названий	226

Семен Яковлевич Цалолыхин
НЕМАТОДЫ СЕМЕЙСТВ TOBRILIDAE И TRIPYLIDAE
МИРОВОЙ ФАУНЫ

Утверждено к печати
Зоологическим институтом Академии наук СССР

Редактор издательства Е.И. Васьковская
Художник Г.В. Смирнов
Технический редактор В.В. Шиханова
Корректоры О.М. Бобылева, А.З. Лакомская и Т.Д. Эдельман

ИБ № 20669

Подписано к печати 13.12.83. М-19402. Формат 60x90 1/16.
Бумага для глубокой печати. Печать офсетная. 14,62 усл. печ. л. +
+1/8 печ. л. вкл. Усл. кр.-отт. 14,62. Уч.-изд. л. 14,73. Тираж 650.
Тип. зак. № 781. Цена 2р. 70 к.

Издательство „Наука“. Ленинградское отделение.
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1.

Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства „Наука“.
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12.

2 p. 70 K.

28054

K.4534

138)

9/2