

УДК 595.132

## ОБЗОР РОДА *PARATRILOBUS* MICOLETZKY 1922 (NEMATODA, TRIPLONCHIDA)

© 2023 г. В. Г. Гагарин<sup>а</sup>, \*, Т. В. Наумова<sup>б</sup>, \*\*

<sup>а</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,  
Борок Ярославской обл., 152742 Россия

<sup>б</sup>Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, 664033 Россия

\*e-mail: gagarin@ibiw.ru

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

Поступила в редакцию 07.02.2023 г.

После доработки 17.04.2023 г.

Принята к публикации 19.04.2023 г.

Приведен обзор современного состояния мировой фауны нематод рода *Paratrilobus* Micoletzky 1922. В настоящее время известны 10 валидных видов этого рода. Составлена таблица основных морфологических признаков самцов, приведены рисуночный и дихотомический ключи для определения видов.

**Ключевые слова:** свободноживущие нематоды, мировая фауна, Triplonchida, *Paratrilobus*

**DOI:** 10.31857/S0044513423060065, **EDN:** YPZVFN

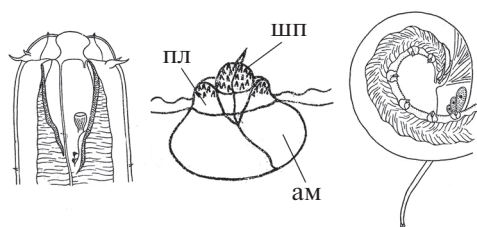
Представители семейства Tobrilidae — основные обитатели мейобентоса и перифитона различных пресных водоемов, в которых они населяют все типы грунтов. Реже тобрилиды встречаются во влажной почве и в солоноватых водах (Гагарин, 1993; Цалолыхин, 1983). Распространены тобрилиды на всех континентах, но при этом в тропических и субтропических пресных водах встречаются редко (Gusakov, Gagarin, 2017).

Род *Paratrilobus* Micoletzky 1922 принадлежит семейству Tobrilidae Filipjev 1918 (de Coninck 1965). Распространение представителей рода *Paratrilobus* приурочено к Палеарктике (Цалолыхин, 1983). В настоящее время в состав рода входят 10 валидных видов: *P. grandipapilloides* Micoletzky 1922, *P. expugnator* (Tsalolichin 1976), *P. brevis* (Tsalolichin 1976), *P. ultimus* (Tsalolichin 1977), *P. ponticus* (Tsalolichin 1981), *P. delicatus* (Shoshin 1988), *P. rapis* Gagarin 1991, *P. granulatus* Gagarin et Naumova 2011, *P. tankhoyensis* Naumova et Gagarin 2020, *P. aquaticus* Naumova et Gagarin 2020 (Zullini, 2005; Andrassy, 2007; Naumova, Gagarin, 2019, 2020; Nemys, 2023). Представители рода характеризуются своеобразным строением стомы, чем отличаются от всех остальных родов тобрилид: стома сравнительно крупная, бокаловидная или бочковидная и оба ее кармана слиты с ротовой полостью. Голова вооружена тремя кругами сенсилл. Шесть внутренних губных сенсилл в форме папилл; шесть внешних губных сенсилл и четыре головные сенсиллы в форме щетинок, причем внешние губные

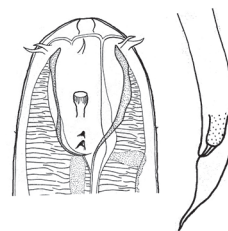
щетинки длиннее головных щетинок и их длина является хорошим диагностическим признаком видов. Самцы имеют две сравнительно длинные, вентрально изогнутые спикулы и один рулек в форме изогнутой пластинки. Длина спикул также является важным диагностическим признаком. Перед клоакой расположены 5–8 (обычно 6) довольно крупных ежевидных супплементов, причем часто первый и последний несколько меньше остальных. По строению супплементов все виды рода можно разделить на две группы: 1) видовая группа “grandipapilloides”, имеющая ежевидные супплементы, у которых хорошо видны плечики (рис. 1), к ней принадлежит большинство видов рода; 2) видовая группа “ultimus”, преклоакальные супплементы видов которой не имеют плечиков (рис. 1). Половая система самок имеет обычное для тобрилид строение (Цалолыхин, 1983). Хвост удлинённо-конический; его размеры и форма важны при таксономической диагностике видов.

Андраши в своей монографии по нематодам почвы и пресных вод Венгрии (Andrassy, 2007) в список валидных видов рода *Paratrilobus* включает вид *P. strenuus* (Gagarin 1991) comb. n. Данный вид был описан по 32 самкам из оз. Таймыр (Восточная Сибирь, Россия) как *Eutobrilus strenuus* Gagarin 1991 (Гагарин, 1991). Вид имеет довольно маленькую стому и два кармана с мелкими зубчиками, хорошо обособленными от ротовой полости. Впоследствии Гагарин В.Г. ошибочно перевел

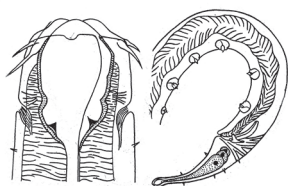
## “grandipapilloides” видовая группа



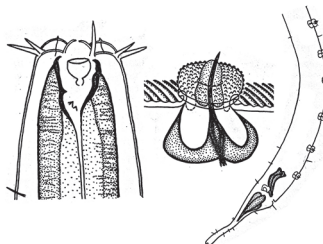
*P. grandipapilloides*  
Micoletzky 1922  
(по: Цалолихин, 1981)



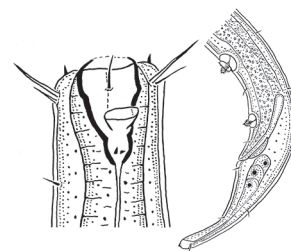
*P. brevis*  
(Tsalolichin 1976)  
(по: Цалолихин, 1976)



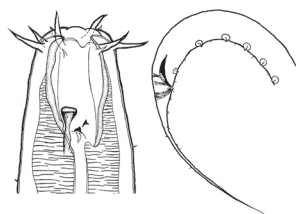
*P. ponticus*  
(Tsalolichin 1981)  
(по: Цалолихин, 1981)



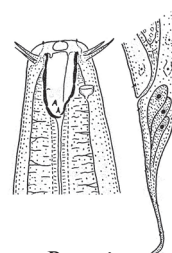
*P. delicatus*  
(Shoshin 1988)  
(по: Шошин, 1988)



*P. tankhoyensis*  
Naumova et Gagarin 2020  
(по: Naumova, Gagarin, 2020)

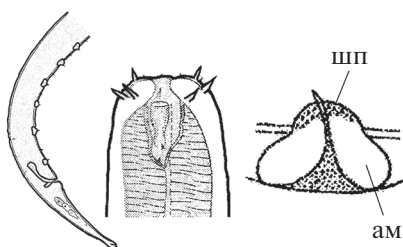


*P. expugnator*  
(Tsalolichin 1976)  
(по: Цалолихин, 1976)

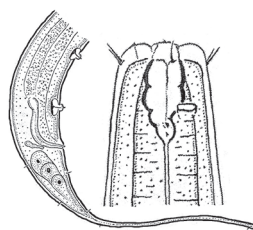


*P. rapis*  
Gagarin 1991  
(по: Гагарин, 1991)

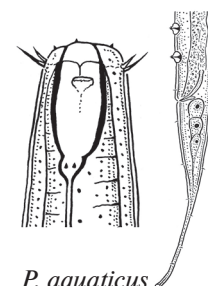
## “ultimus” видовая группа



*P. ultimus*  
(Tsalolichin 1977)  
(по: Цалолихин, 1977)



*P. granulosus*  
Gagarin et Naumova 2011  
(по: Gagarin, Naumova, 2011)



*P. aquaticus*  
Naumova et Gagarin 2020  
(по: Naumova, Gagarin, 2020)

**Рис. 1.** Рисуночный ключ для определения валидных видов рода *Paratrilobus* Micoletzky 1922: шп — шапочка, пл — плечики, ам — ампула.

этот вид в род *Quasibrilus* Tsalolikhin 1976 (у видов данного рода карманы стомы и стомальные зубы отсутствуют) (Гагарин, 1993). Считаем, что И. Андраши ошибочно перевел вид *E. strenuus* в род *Paratrilobus*.

Род ***Paratrilobus*** Micoletzky 1922

Syn.: *Baicalobrilus* Tsalolikhin 1976;  
*Mesotobrilus* Tsalolikhin 1981

Диагноз (по: Andr ssy, 2007). Длина тела

**Таблица 1.** Основные морфологические признаки самцов рода *Paratrilobus* Micoletzky 1922

| Вид                                | <i>L</i>  | <i>a</i> | <i>b</i> | <i>c</i>  | <i>c'</i> | w.l.r. | stoma | o.l.s   | o.l.s. % | spic. | gub.  | suppl. |
|------------------------------------|-----------|----------|----------|-----------|-----------|--------|-------|---------|----------|-------|-------|--------|
| “grandipapilloides” видовая группа |           |          |          |           |           |        |       |         |          |       |       |        |
| <i>grandipapilloides</i>           | 2800–3030 | 28–34    | 3.6–3.7  | 10.8–11.2 | 4–5       | 56–67  | 55–69 | 10–11   | 10–12    | 76–77 | 30    | 6      |
| <i>brevis</i>                      | 3300      | 22       | 3.9      | 12.2      | 4.0       | 58–68  | 70–78 | 13–16   | 20–21    | 77    | 31    | 6      |
| <i>delicatus</i>                   | 2500–2800 | 40–50    | 4.8–6.3  | 17.0–20.2 | 2.2–3.5   | 30–33  | 30–33 | 15      | 45–50    | 58–63 | 18–20 | 6      |
| <i>expugnator</i>                  | 4800      | 44       | 5.0      | 8.8       | 7.5       | 51–60  | 70–80 | 25      | 50       | 90    | 40    | 6      |
| <i>ponticus</i>                    | 1900–2900 | 21–29    | 3.6–4.6  | 12.7–21.6 | 2.0       | 39     | 44–45 | 9.0     | 20–25    | 73–75 | 31–32 | 6      |
| <i>tankhoensis</i>                 | 3687–4793 | 59–71    | 5.1–5.9  | 24.6–38.7 | 2.3–3.0   | 45–55  | 45–48 | 27–31   | 54–67    | 70–76 | 34–38 | 6–7    |
| “ultimus” видовая группа           |           |          |          |           |           |        |       |         |          |       |       |        |
| <i>ultimus</i>                     | 1900–2500 | 21–35    | 5.0–5.7  | 11.7–16.4 | 3.5       | 23–25  | 21    | 6–7     | 25–30    | 50–54 | ?     | 6–8    |
| <i>granulosus</i>                  | 2128–2633 | 23–27    | 4.6–5.9  | 8.2–11.1  | 4.2–5.8   | 21–29  | 28–30 | 6.5–8.5 | 30–35    | 54–57 | 15–17 | 6–7    |
| <i>aquaticus</i>                   | 2097      | 28       | 3.9      | 8.9       | 5.5       | 34     | 50    | 18      | 53       | 51    | 20    | 6      |

Примечания. *L* — длина тела, мкм; *a* — отношение длины тела к ее наибольшей ширине; *b* — отношение длины тела к длине фаринкса; *c* — отношение длины тела к длине хвоста; *c'* — отношение длины хвоста к клоакальному диаметру тела; w.l.r. — ширина области губ; stoma — длина стомы, мкм; o.l.s — длина внешних губных щетинок; o.l.s.% — отношение длины внешних губных щетинок к диаметру области губ, %; spic. — длина спикул, мкм; gub. — длина рулька, мкм; suppl. — количество суппLEMENTОВ.

1.9–5.3 мм. Фовеи амфидов расположены на уровне стомы. Стома обширная, бочковидная или бокаловидная, с хорошо склеротизированными стенками. Карманы стомы слиты с ротовой полостью, практически редуцированы. Зубы маленькие, расположены в основании стомы. Преклоакальных суппLEMENTОВ 5–8 (обычно 6), ежевидные, крупные, выступают за контуры тела, первый и последний суппLEMENTЫ в серии обычно меньше остальных.

**Типовой вид** *Paratrilobus grandipapilloides* Micoletzky 1922

Род *Paratrilobus* был обоснован для вида *P. grandipapilloides* Micoletzky 1922, обнаруженного в грунте оз. Медве (Madüsee) на северо-западе Польши (Micoletzky, 1922).

Основным морфологическим признаком для обоснования нового рода является строение стомы: карманы стомы слиты с ротовой полостью. Этим род *Paratrilobus* отличается от всех остальных родов семейства Tobrilidae.

Род *Baicalobrilus* был обоснован Цалолихиным для двух видов нематод из озера Байкал: *B. expugnator* Tsalolikhin 1976 и *B. brevis* Tsalolikhin 1976 (Цалолихин, 1976). У обоих данных видов карманы стомы слиты с ротовой полостью. Впоследствии Цалолихин свел род *Baicalobrilus* в синоним рода *Paratrilobus* Micoletzky 1922 (Цалолихин, 1981). Род *Mesotobrilus* обоснован Цалолихиным для байкальского вида *M. ultimus* Tsalolikhin 1981 (Цалолихин, 1981a). У данного вида карманы стомы слиты с ротовой полостью. В 1988 г. Шошин также описал вид, морфологически близкий к *M. ultimus*, и отнес его к роду *Mesotobrilus*: *M. deli-*

*catus* Shoshin 1988 (Шошин, 1988). Андраши в своей монографии по фауне нематод почвы и пресных водоемов Венгрии (Andrássy, 2007) свел род *Mesotobrilus* Tsalolikhin 1981 в синоним рода *Paratrilobus* на основании сходного строения стомы у данных родов. Мы присоединяемся к этой синонимизации.

Вид *P. grandipapilloides* Micoletzky 1922 является наиболее распространенным видом рода *Paratrilobus*. Он обнаружен в озерах Польши, Германии, Ладожском и Онежском озерах, Таймырском оз. и оз. Байкал (Gerlach, Riemann, 1973; Zullini, 2005; Andrassy, 2007; Naumova, Gagarin, 2019; Цалолихин, 1981, 2011). В оз. Байкал этот палеарктический вид освоил как литораль, так и супраабиссаль и абиссаль (глубина 189–904 м). Это достаточно уникальное явление, поскольку еще Г.Ю. Верещагин (1935) установил, что для байкальской и общесибирской фаун характерна “несмешиваемость”, при которой широко распространенные виды фауны живут только в сорах и заливах, а в открытый Байкал не заходят.

*P. ponticus* (Tsalolikhin 1981) найден в Днепробугском лимане. Вид характеризуется сравнительно короткими внешними губными щетинками (9 мкм, 20–25% диаметра области губ) и сравнительно коротким и толстым хвостом (*c* = 12.7–21.6, *c'* = 2.0) (Цалолихин, 1981; табл. 1).

*P. rapis* Gagarin 1991 описан по двум самкам из оз. Таймыр (Восточная Сибирь, Россия) (Гегарин, 1991). 2 ♀♀ *L* = 5.03, 4.62 мм; *a* = 29, 26; *b* = 4.0, 4.4; *c* = 13.3, 11.0, *c'* = 4.1, 4.3; *V* = 53.8, 54.9%, длина внешних губных щетинок 28 и 30 мкм. На основании строения стомы (ее карманы слиты

с ротовой полостью), помещение данного вида возможно только в род *Paratrilobus*. *P. rapis* морфологически близок к видам *P. grandipapilloides* Micoletzky 1922 и *P. expugnator* Tsalolikhin 1976 и отличается от них по ряду морфометрических признаков (Гагарин, 1991).

*P. expugnator* (Tsalolikhin 1976) является крупным видом рода ( $L = 4.14\text{--}4.92$  мм) и имеет сравнительно длинный и стройный хвост ( $c = 8.2\text{--}10.4$ ,  $c' = 5.0\text{--}7.5$ ) (Цалолихин, 1976). Найден в литоральной, супраабиссальной и абиссальной зонах (глубина 11–1350 м) оз. Байкал.

*P. tankhoensis* Naumova et Gagarin 2020 обитает в р. Переемная на глубине 20 см, входящей в водосборный бассейн оз. Байкал. Вид имеет длинное и самое стройное среди представителей рода тело ( $L = 4.13\text{--}5.46$  мм,  $a = 57\text{--}71$ ), а также наиболее длинные головные щетинки (27–33 мкм) (Naumova, Gagarin, 2020).

Остальные 5 видов рода эндемичны для оз. Байкал, где они являются обычными и постоянными обитателями сообщества мейобентоса.

*P. brevis* (Tsalolikhin 1976) встречается в сублиторальной, супраабиссальной и абиссальной зонах озера Байкал (глубина 44–1400 м). Отличается очень обширной бочкообразной стомой ( $70\text{--}78 \times 39\text{--}48$  мкм) с мощными стенками (Цалолихин, 1976).

*P. ultimus* (Tsalolikhin 1977) найден в дельте р. Селенги и в литорали залива Мухор (Малое Море) на глубине 2–12 м. Для вида характерны самые короткие головные щетинки (6–7 мкм) и наибольшее количество супплементов (6–8 шт.) (Цалолихин, 1983).

*P. delicatus* (Shoshin 1988) найден в литоральной зоне бухты Песчаная и мыса Горевой Утес (глубина 5–20 м). Тело очень стройное ( $a = 40\text{--}50$  мкм), хвост короткий ( $c = 17\text{--}20$ ) (Шошин, 1988).

*P. granulosus* Gagarin et Naumova 2011 найден в абиссальной зоне в районе Посольской банки и Горевой Утес, в зонах залежей метановых газогидратов и нефтяных выходов (глубина 335–900 м). Вся полость тела червя заполнена кристаллами, что легко отличает его от других видов рода, наряду с этим у вида имеется длинный нитевидный хвост (самцы  $c = 8.2\text{--}11.1$ ) (Gagarin, Naumova, 2011).

*P. aquaticus* Naumova et Gagarin 2020 найден в районе Посольской банки на глубине 51 м. Головные щетинки занимают 53–58% от ширины головы, спикулы и рулек относительно небольшие (50 и 20 мкм, соответственно).

Ниже приведены рисуночный ключ (рис. 1) для определения видов нематод рода *Paratrilobus* и дихотомический ключ для определения самцов данного рода.

#### Дихотомический ключ для определения видов рода *Paratrilobus* Micoletzky 1922

- 1 Длина тела в пределах 3.7–5.0 мм ..... 2
- Длина тела в пределах 1.9–3.0 мм ..... 4
- 2  $c > 11$ ,  $c' < 5$  ..... 3
- $c = 8.2\text{--}10.4$ ,  $c' = 5.0\text{--}7.5$ . Самцы имеют преклоакальные супплементы с плечиками, спикулы длиной 90 мкм ..... *expugnator*
- 3  $c = 11.2\text{--}13.3$ ,  $c' = 4.1\text{--}4.2$ . Самцы не найдены ..... *rapis*
- $c = 23.0\text{--}38.7$ ,  $c' = 2.3\text{--}3.7$ . Самцы имеются, преклоакальные супплементы с плечиками, спикулы длиной 70–76 мкм ..... *tankhoensis*
- 4 Преклоакальные супплементы с плечиками ... 5
- Преклоакальные супплементы без плечиков ..... 8
- 5 Длина внешних губных щетинок 9 мкм,  $c' = 2.0$  ..... *ponticus*
- Длина внешних губных щетинок более 10 мкм,  $c' > 2.0$  ..... 6
- 6 Ширина области губ 30–33 мкм, длина спикул 58–63 мкм ..... *delicatus*
- Ширина области губ более 55 мкм, длина спикул 76–77 мкм ..... 7
- 7 Длина стомы 70–78 мкм,  $a = 22$  ..... *brevis*
- Длина стомы 55–69 мкм,  $a = 28\text{--}34$  ... *grandipapilloides*
- 8 Длина стомы 21 мкм,  $c' = 3.5$  ..... *ultimus*
- Длина стомы более 25 мкм,  $c' > 4.0$  ..... 9
- 9 Длина головных щетинок 18 мкм, длина стомы 50 мкм ..... *aquaticus*
- Длина головных щетинок 6.5–8.5 мкм, длина стомы 28–30 мкм ..... *granulosus*

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках тем государственных заданий (121051100109-1 и 121032300180-7).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вережагин Г.Ю., 1935. Два типа биологических комплексов Байкала // Труды Байкальской лимнологической станции АН СССР. Т. 6. С. 199–212.
- Гагарин В.Г., 1991. Нематоды семейства Tobrilidae (Enoplida) из водоемов Заполярья // Зоологический журнал. Т. 70. Вып. 9. С. 11–21.
- Гагарин В.Г., 1993. Свободноживущие нематоды пресных вод России и сопредельных стран. Санкт-Петербург: Гидрометеиздат. 351 с.
- Цалолихин С.Я., 1976. Новые виды байкальских нематод отряда Enoplida // Зоологический журнал. Т. 55. Вып. 3. С. 346–353.
- Цалолихин С.Я., 1981. К вопросу о роде *Paratrilobus* // Зоологический журнал. Т. 55. Вып. 7. С. 1084–1098.

- Цалолихин С.Я., 1981а. Ревизия рода *Tobrilus* // Зоологический журнал. Т. 60. Вып. 9. С. 1302–1313.
- Цалолихин С.Я., 1983. Нематоды семейств Tobrilidae и Tripylidae мировой фауны. Ленинград: Наука. 230 С.
- Цалолихин С.Я., 2011. К фауне свободноживущих нематод бассейна р. Невы // Сборник “Биологическое разнообразие водных беспозвоночных континентальных водоемов”. ЗИН РАН. С. 86–124.
- Шошин А.В., 1988. Новые виды байкальских нематод семейства Tobrilidae // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 180. С. 43–58.
- Andrássy I., 2007. Free-living nematodes of Hungary (Nematoda Errantia) II // Hungarian Natural History Museum and Systematic Zoology Research Group of the Hungarian Academy of Sciences, Budapest. P. 1–496.
- Gagarin V.G., Naumova T.V., 2011. Two new nematode species of the family Tobrilidae (Enoplida) de Coninck, 1965 from Lake Baikal, Russia // Zootaxa. V. 2815. P. 59–68.
- Gerlach S., Riemann F., 1973. Bremerhaven checklist of aquatic nematodes // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven. Suppl. 4. P. 1–404.
- Gusakov V.A., Gagarin V.G., 2017. An annotated checklist of the main representatives of meiobenthos from inland water bodies of Central and Southern Vietnam. I. Roundworms (Nematoda) // Zootaxa. V. 4300 (1). P. 1–43. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4300.1.1>
- Micoletzky H., 1922. Freie Nematoden aus dem Grundschlamm norddeutscher Seen // Archiv für Hydrobiologie. Bd. 13. S. 532–560.
- Naumova T.V., Gagarin V.G., 2019. Review of the free-living Nematode (Nematoda) fauna of Lake Baikal // Zootaxa. V. 4608 (1). P. 101–118. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4608.1.5>
- Naumova T.V., Gagarin V.G., 2020. Two new nematode species of the genus *Paratrilobus* Micoletzky, 1922 (Nematoda, Triplondida) from the water area of Lake Baikal (Russia) // European Journal of Taxonomy. V. 732. P. 159–172. <https://doi.org/10.5852/ejt.2020.723.1151>
- Nemys eds., 2023. Nemys: World Database of Nematodes. Accessed at <https://nemys.ugent.be> on 2023-01-13. <https://doi.org/10.14284/366>
- Zullini A., 2005. Order Triplonchida // Freshwater nematodes: Ecology and taxonomy. Wallingford: CABI Publishing. P. 293–325.

## REVIEW OF THE GENUS *PARATRILOBUS* MICOLETZKY 1922 (NEMATODA, TRIPLONCHIDA)

V. G. Gagarin<sup>1, \*</sup>, T. V. Naumova<sup>2, \*\*</sup>

<sup>1</sup>Papanin Institute for the Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl Region, 152742 Russia

<sup>2</sup>Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, 664033 Russia

\*e-mail: [gagarin@ibiw.ru](mailto:gagarin@ibiw.ru)

\*\*e-mail: [tvnaum@lin.irk.ru](mailto:tvnaum@lin.irk.ru)

The world fauna of the nematode genus *Paratrilobus* Micoletzky 1922 is reviewed. At present, 10 valid species of this genus are recognized. A character matrix using the main morphological features of males is compiled. Pictorial and dichotomous keys for species identification are given.

**Keywords:** free-living nematodes, world fauna, taxonomy, character matrix, key