

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования
«ТЮМЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ
Кафедра зоологии и эволюционной экологии животных

Заведующий кафедрой
д. б. н., профессор
С. Н. Гашев

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА
магистра

**ВОДЯНЫЕ КЛЕЩИ (ACARIFORMES, HYDRACHNIDIA,
HALACAROIDEA) ЗАПОВЕДНИКА МАЛАЯ СОСЬВА**

06.04.01 Биология
Магистерская программа «Зоология позвоночных»

Выполнила работу
студентка 2 курса
очной формы обучения

Филимонова Мария Олеговна

Научный руководитель
к. б. н., доцент

Столбов Виталий Алексеевич

Рецензент
к. б. н, И.о. заместителя директора
по научной работе, ФГБУ
«Государственный заповедник
«Малая Сосьва» имени В.В.
Раевского»

Васина Александра Леонидовна

Тюмень
2020

РЕФЕРАТ

с. 75, рисунков 15, таблиц 2, библи. 62.

Проанализированы литературные данные по фауне, экологии, биологии и особенностям развития водяных клещей и галакарид. Изучен таксономический состав и экологические особенности водяных клещей и галакарид в различных водоёмах заповедника Малая Сосьва. Всего в изученных водоемах было обнаружено 47 видов гидрахнидий и 2 вида галакарид.

Ключевые слова: гидрахнидии, галакариды, Малая Сосьва, индикаторы состояния окружающей среды, эврибионты, видовой состав гидрахнидий.

ВВЕДЕНИЕ

Ханты-Мансийский автономный округ является основным нефтедобывающим регионом России и одним из крупнейших нефтегазоносных районов мира. На данную территорию идет обширная антропогенная нагрузка, но при этом есть и территории, практически не затронутые деятельностью человека. К одной из таких территорий относится заповедник Малая Сосьва, расположенный в западной части региона, в зоне средней тайги.

Водные беспозвоночные заповедника Малая Сосьва практически не изучены, существует лишь несколько работ по зообентосу и составляющим его группам [Винарский], [Загузова, 1986], [Загузова, 1987], [Загузова, 1989]. Изучение водяных клещей в заповеднике началось только в 2017 году [Филимонова, Столбов], ранее эта группа водных беспозвоночных не изучалась как в заповеднике, так и в целом в регионе. А при этом водяные клещи – многочисленная группа пресноводных беспозвоночных, имеющая высокий потенциал для использования в мониторинге состояния пресных водоёмов [Goldschmidt, 2016, с. 21]. Учитывая высокий уровень антропогенной нагрузки на водные объекты ХМАО, весьма важно выявить видовой состав и экологические особенности потенциальных индикаторных групп в свободной от загрязнения части региона для дальнейшего использования в системе регионального экологического мониторинга.

Водяные клещи или гидрахнидии – весьма многочисленная таксономическая группа акариформных клещей. Подавляющее большинство видов населяют пресные водоемы, но встречаются и виды, населяющие солоноватые и морские местообитания. Пресноводные гидрахнидии распространены на всех континентах кроме Антарктиды [Smit, 2002, с. 5], [Di Sabatino, 2008, с. 305].

Водяные клещи имеют сложный цикл развития, включающий три покоящиеся стадии - предличинку, протонимфу, тритонимфу и три активных

стадии - личинку, дейтонимфу и имаго [Di Sabatino, Gerecke, Martin, 2000, с. 44] [Соколов, 1940, с. 12].

Личинки большинства видов являются паразитами членистоногих [Соколов, 1940, с. 15], [Di Sabatino, 2002, с. 130], [Matveev, с. 228], [Smith, 1988, с. 488-505], [Zawal, 2003, с. 3] также известны виды, паразитирующие на амфибиях [Goldschmidt, 2007, с. 87], а также небольшое количество видов, жизненный цикл которых проходит без паразитирования [Smith, 1998, с. 197].

Дейтонимфы и имаго питаются планктонными ракообразными, личинками и яйцами насекомых. При массовом развитии способны регулировать численность своих кормовых объектов, чем составляют конкуренцию промысловым видам рыб. В питании рыб гидрахнидии играют второстепенную роль [Соколов, 1940, с. 16], [Янович, с. 252], [Smith, 1988, с. 488-505], [Bonn, с. 597-598].

Многочисленными исследованиями показано, что гидрахнидии являются чувствительными индикаторами состояния окружающей среды. [Di Sabatino, 2002, с. 110-115], [Young, с. 339], [Gerecke, 2007, с. 444], [Smit, 2000, с. 17], [Тузовский, 2007, с. 226]. Они чувствительны к изменению физико-химических и гидрологических параметров что позволяет использовать их для мониторинга загрязнений водоемов [Gerecke, 1991, с. 23-30].

Halacaridae относятся к группе акариформных клещей. Это очень разнообразная по видовому составу группа организмов. Большинство видов населяет моря и океаны, но существуют так и же пресноводные формы. Являются постоянным компонентом мейобентоса и присутствуют на всех широтах, от полярных до тропических регионов [Bartsch, с. 104].

Живут в самых разных субстратах: на растительных, в пустотах скальных пород, так же встречаются среди поверхностных структур на ракообразных, моллюсках. Несколько видов известны как паразиты, но в основном являются растительноядными или всеядными [Bartsch, с. 104], [Соколов, 1952, с. 25].

Целью работы является изучение фаунистического состава и экологии водных клещей в водоемах заповедника Малая Сосьва.

Для достижения указанной цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Изучить видовой состав водяных клещей в водоемах заповедника Малая Сосьва;
2. Изучить экологические особенности выявленных видов;
3. Изучить количественное распределение водяных клещей в изученных водоемах;
4. Выявить особенности биотопического распределения водных клещей в исследованных водоемах.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА HYDRACHNIDIA

Водяные клещи (гидрахнидии) - группа акариформных клещей (Acariformes) из секции Parasitengona. В настоящее время в мировой фауне известно около 6000 видов гидрахнидий из 420 родов и 50 семейств [Алешина, с. 3], [Бей-Биенко, с. 6]. Для Палеарктики указывается около 1600 видов, относящихся к 131 роду и 42 семействам [Di Sabatino, 2008, с. 303], для России известно свыше 500 видов и 60 родов и 24 семейств [Тузовский, 1997, с. 13], [Тузовский, 1986, с. 70].

Водные клещи являются одними из самых разнообразных организмов, населяющих пресноводные места обитания, и считаются существенной частью видовых сообществ в водоёмах [Blattner, Gerecke, Fumetti, с. 1].

Одной из важных особенностей водных клещей является их неразрывность с водной средой обитания. Представители данной группы заселяют все типы пресных водоемов, а также морскую среду [Соколов, 1940, с 23].

Гидрахнидий делят на 2 группы низшие и высшие. К низшим относятся представители самых древних и примитивных надсемейств: Hydrachnoidea и Eylaiioidea, Wandesiioidea, Hydrovolzoidea, Limnocharioidea. Для них характерны мягкие покровы, преимущественно крупные размеры, слабо развитые и не сливающиеся эпимеры. Личинка воздушная. Все низшие водяные клещи за исключением *Eylaiidea* либо не плавают, либо медленно плавают среди водной растительности, и по типу питания являются преимущественно яйцеедами. К высшим гидрахнидиям относятся представители остальных надсемейств, для которых характерны преимущественно плотные покровы, эпимеры в этой или иной мере сливаются, объединяясь в одну или 2-4 группы, размеры часто мелкие. Личинка водная. Взрослые высшие гидрахнидии являются хорошими пловцами (кроме реофильных видов, живущих на большом течении) и активными хищниками [Соколов, 1940, с 1-3], [Одум, с. 388].

Покровы состоят из двух слоев - гиподермы и хитиновой кутикулы, в которой в свою очередь можно различить внутренний более толстый слой - эндокутикулу и поверхностный, более тонкий - экзокутикулу. Большинство водных клещей обладают мягкой кутикулой, которая является либо совершенно гладкой, либо снабженной различными скульптурными образованиями [Соколов, 1940, с 3-4].

У всех водяных клещей (искл. *Thermacarus*) непосредственно под кожей залегают многочисленные кожные железы (рисунок 1, Glc), наружное отверстие которых обычно окружено хитиновым колечком. Близ самого отверстия располагаются сенсиллы [Соколов, 1940, с 4].

К примеру, у некоторых форм стоячих водоемов окраска достаточно яркая. Большинство представителей *Limnocharae*, *Hydrachnae*, *Hydryphantaе*, а также некоторые *Piona* и *Arrenurus* окрашены в различные оттенки красного цвета. У обитателей текущих вод иногда прослеживаются желтоватые, коричневые и оранжевые тона окраса. Такое разнообразие цветов вызывается наличием тех или иных пигментов в гиподерме. Также необходимо учесть то, что у некоторых видов водных клещей окраска представляет собой систематический признак, у других же видов она может меняться в зависимости от факторов окружающей среды или же от степени наполнения экскреторного органа [Соколов, 1940, с 3].

Окраска водяных клещей чрезвычайно разнообразна, особенно у форм стоячих водоемов, которые демонстрируют поразительно разнообразную морфологию [Gledhil, с. 45]. К примеру, у некоторых форм стоячих водоемов окраска достаточно яркая. Большинство представителей *Limnocharae*, *Hydrachnae*, *Hydryphantaе*, а также некоторые *Piona* и *Arrenurus* окрашены в различные оттенки красного цвета. У обитателей текущих вод иногда прослеживаются желтоватые, коричневые и оранжевые тона окраса. Такое разнообразие цветов вызывается наличием тех или иных пигментов в гиподерме. Также необходимо учесть то, что у некоторых видов водных клещей окраска представляет собой систематический признак, у других же видов она может

меняться в зависимости от факторов окружающей среды или же от степени наполнения экскреторного органа. Изменение окраски может вызываться также различной степенью наполнения экскреторного органа или кишечника [Соколов, 1940, с 3-4].

Средние размеры гидрахнидий составляют 1-2 мм и колеблются от 0,3 мм (*Feltria*) до 8 мм (*Hydrachna geographica*, *Eylais*) [Бесядка, с. 224]. Наибольших размеров достигают многие виды *Eylais* и *Hydrachna*, длина их тела колеблется в пределах 6-8 мм. Самыми мелкими же среди водяных клещей являются некоторые представители рода *Brachypoda*, *Aturus*, *Feltria*, достигающие в длину не больше 0,3-0,5 мм [Соколов, 1940, с 2].

В отличие от других представителей паукообразных, тело гидрахнидий является нечленистым, т.е. головогрудь и брюшко слиты в одно целое. Такая особенность характерна для большинства представителей отряда в целом. Что касается самой формы тела, то, как правило, она округлая или яйцевидная, реже сильно вытянута в длину (*Oxus*, *Gnaphiscus* и др.). Нередко тело может быть вытянуто в дорсовентральном направлении [Соколов, 1940, с 2].

У переднего края головного конца дорсально расположены две пары глаз (рисунок 1, о), заключенные попарно в хитиновые капсулы; у рода *Eylais* обе капсулы соединены мостиком, что придает им вид “очков”. Между глазами сидят две длинные усиковидные щетинки. У ряда родов (*Hydryphantes*, *Thyas*, *Hydrachna*) имеется фронтальный орган, снабженный так же зрительным пигментом [Соколов, 1940, с 4-5], [Соколов, 1956, с. 187], [Тузовский, 1987, с. 14-17].

Гидрахнидии имеют четыре пары ног (рисунок 1, В₁-В₄). Каждая нога состоит из шести свободных члеников (кроме *Thermacarus*). Последний членик заканчивается парой коготков. Все ноги снабжены теми или иными придатками в виде шипов, волосков или щетинок различной величины, как гладких, так и перистых. У представителей рода *Unionicola* развиваются особенно крупные саблевидные щетинки, сидящие подвижно на особых бугорках и играющие при

плавании как бы роль парашюта. Особенно характерны крайне длинные и тонкие щетинки волосовидной формы, которые могут располагаться в ряд или же пучками, как правило, на 4-м и 5-м члениках ног. Эти щетинки известны под названием плавательные волоски, они существенно помогают при плавании. Но наличие подобных волосков прослеживается не у всех пловцов. К примеру, риофильные формы, ведущие ползающий образ жизни, в подобных образованиях просто не нуждаются; зато у них нередко образуются мощные шипы, располагающиеся венчиком на дистальном конце члеников ног. Данное образование служит опорным органом при быстром течении [Соколов, 1940, с. 8].

Ноги прикрепляются к телу с помощью четырех пар эпимеральных пластинок (рисунок 1, 1-4). Позади эпимеральных пластинок лежит продольная половая щель, ограниченная створками и окруженная половыми присосками (ацетабулами) - органами осморегуляции. Ацетабулы у разных видов отличаются по количеству, форме, расположению, что служит диагностическим признаком [Соколов, 1940, с. 8], [Тузовский, 1987, с. 9].

Характер передвижения у разных видов водяных клещей сильно различается. У плавающих видов четвертый, пятый, а иногда второй и третий членики ног покрыты длинными волосками. Так многие виды *Eylais* пользуются при плавании только тремя первыми парами ног, красные виды из рода *Piona* при плавании действуют всеми четырьмя парами ног. Клещи из рода *Hydrachna* плавают медленно и часто останавливаются, уцепившись за какой-нибудь предмет, а клещи из рода *Arrhenurus*, напротив, плавают стремительно. Для *Unionicola crassipes* относящегося к планктобентосу, характерно парение в толще воды вместе с организмами планктона во взвешенном состоянии [Соколов, 1940, с. 8].

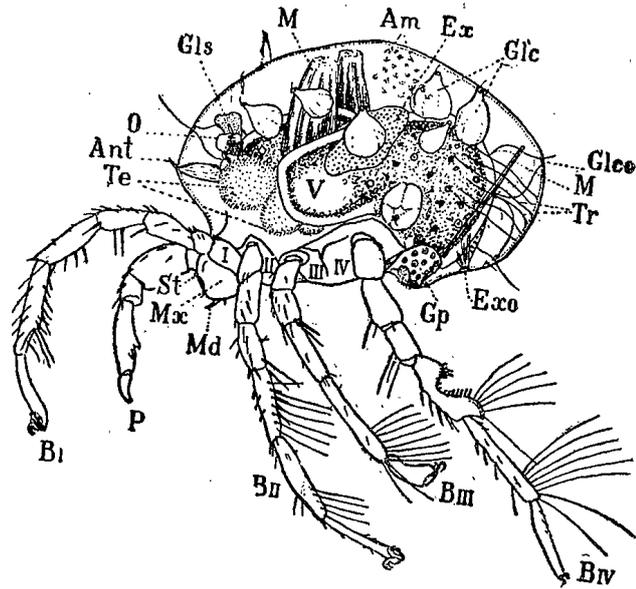


Рис. 1. Анатомия самца водяного клеща *Piona longicornis*: Am – амебоциты; Ant – лобные щетинки; B1-B4 – ноги; Ex – экскреторный орган; Exo – его отверстие; Glco – отверстие кожных желез; Glc – кожные железы; Gls – слюнные железы; Gp – половая пластинка; M – мышцы; Ch – хелицеры; Gn – гнатосома; O – глаза; St – стигма; Ts – семенники; Tr – трахеи; I-IV – эпимеры (по Соколову, 1940).

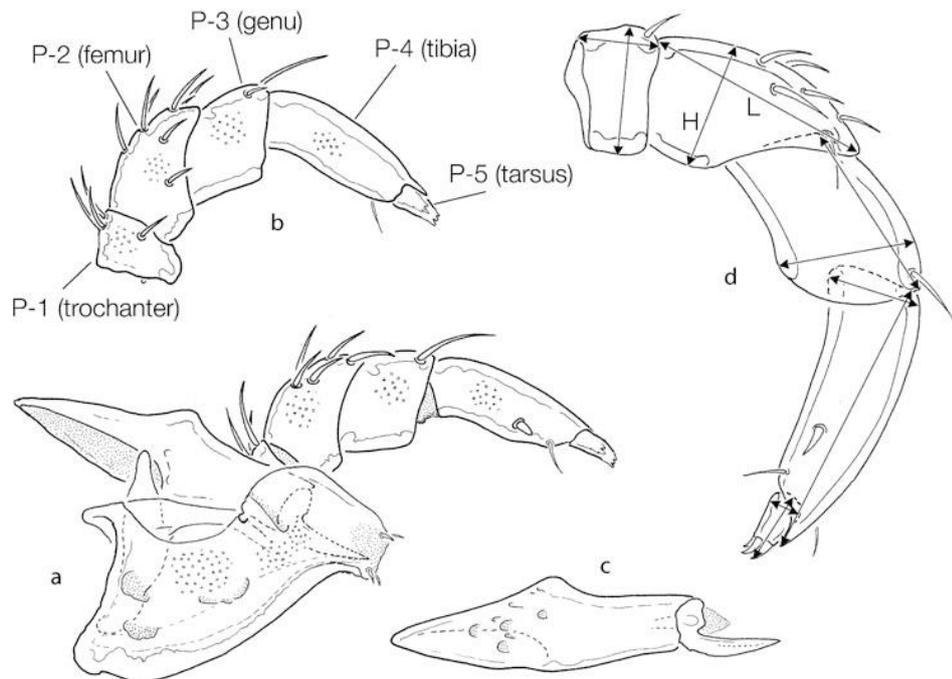


Рис. 2. a-d, Hydrachnidia, гнатосома и ее придатки вид сбоку, пример *Thyopsis cancellata* (Protz, 1896) (Davids et al. 2007) а, гнатосома и левая пальпа; б, правая пальпа (традиционная терминология сегментов); в, хелицера; д, пальпа, указано важное измерение расстояния (L = длина, H = высота).

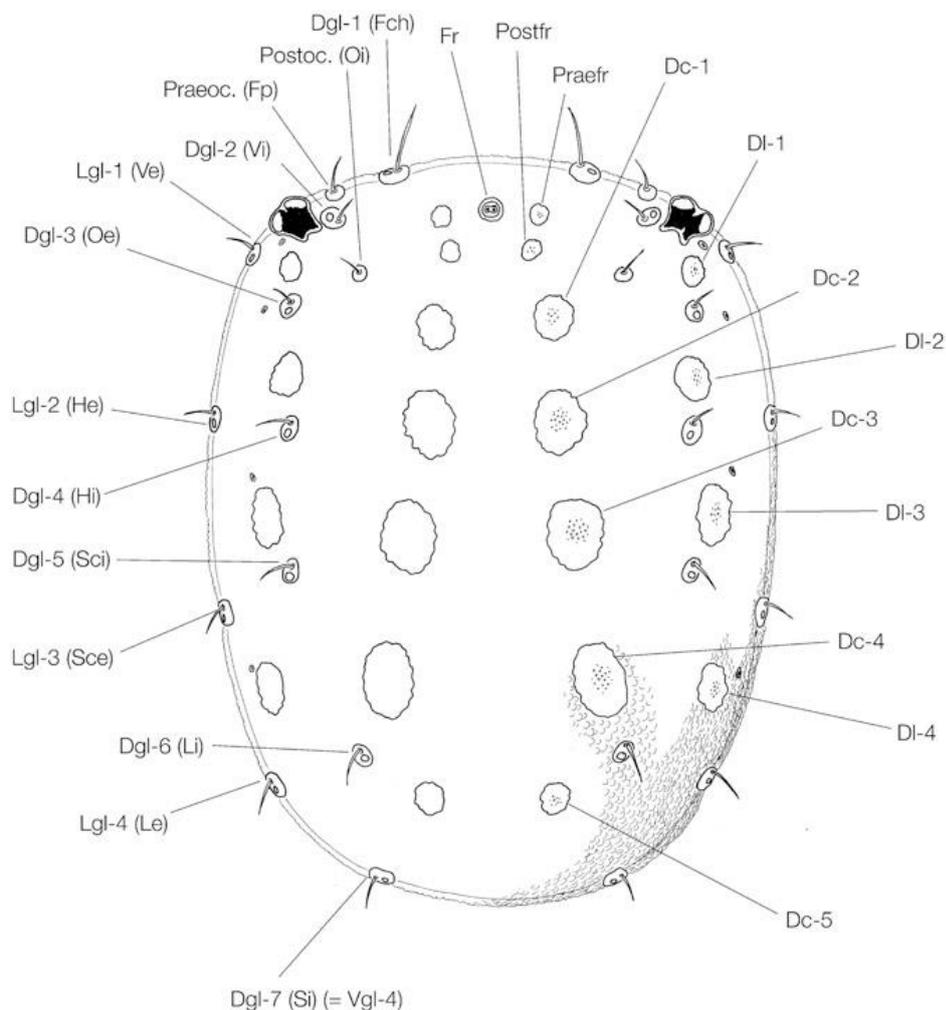


Рис. 3. Общее строение тела Hydrachnidia. Дорсальный вид (Davids et al. 2007). Терминология Ландбланд 1927 (В скобках: Захваткин 1952, позднее Тузовский 1987)

Пояснение сокращений:

Захваткин 1952

-

Fch: *frontalis chelicerarum*

Vi: *verticalis interna*

Oe: *occipitalis externa*

Hi: *humeralis interna*

Sci: *scapularis interna*

Li: *lumbalis interna*

Si: *sacralis interna*

Ve: *verticalis externa*

He: *humeralis externa*

Sce: *scapularis externa*

Le: *lumbalis externa*

Oi: *occipitalis interna*

Fp: *frontalis pedipalporum*

-

-

Ландбланд 1927

Fr: Frontale

Dgl-1: Dorsoglandulare 1 (Antenniforme)

Dgl-2: Dorsoglandulare 2

Dgl-3: Dorsoglandulare 3

Dgl-4: Dorsoglandulare 4

Dgl-5: Dorsoglandulare 5

Dgl-6: Dorsoglandulare 6

Dgl-7: Dorsoglandulare 7 (= Vgl-4, Ventroglandulare 4)

Lgl-1: Lateroglandulare 1

Lgl-2: Lateroglandulare 2

Lgl-3: Lateroglandulare 3

Lgl-4: Lateroglandulare 4

Postoc: Postoculare

Preoc.: Preoculare

Dc-1-4: Dorsocentralia 1-4

DI-1-4: Dorsolateralia 1-4

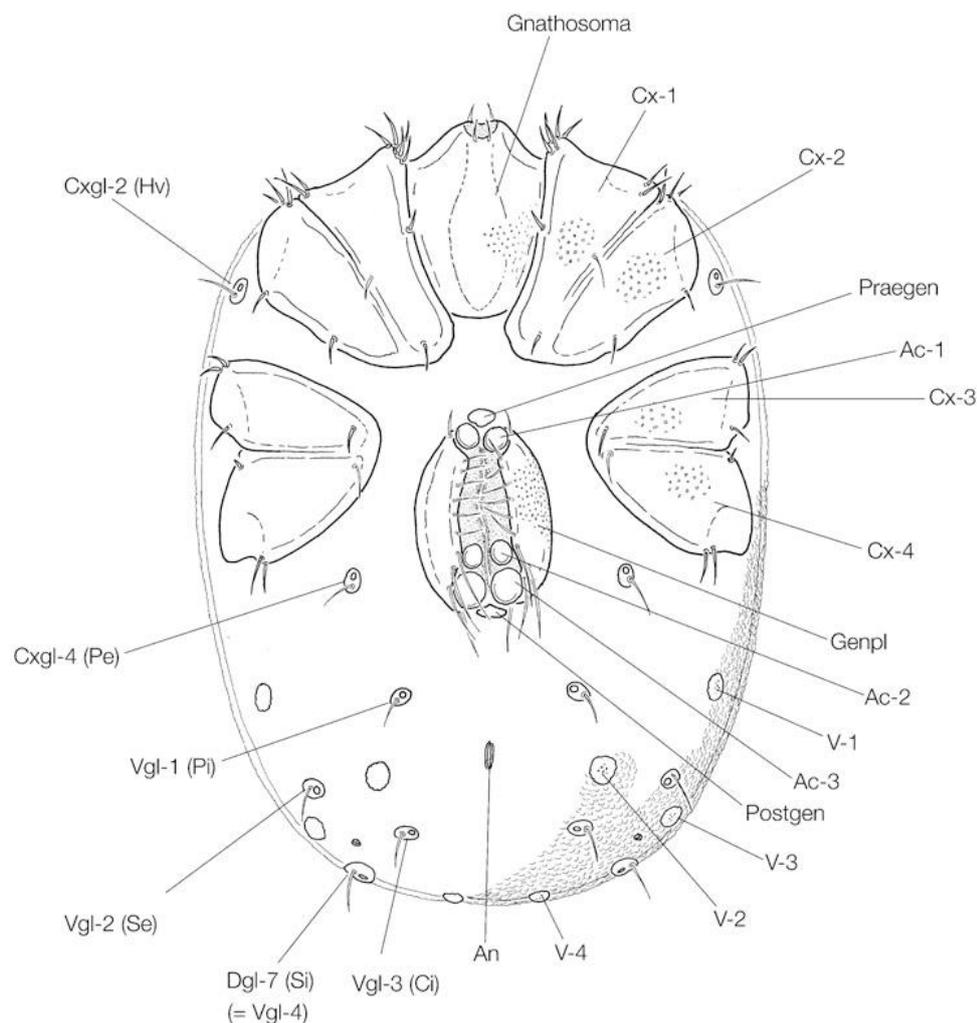


Рис. 4. Общее строение тела Hydrachnidia. Вентральный вид (Davids et al. 2007).
Терминология Ландбланд 1927 (В скобках: Захваткин 1952, позднее Тузовский 1987)

Пояснение сокращений:

Ac-1-3: Acetabulum 1-3
An: Anus
Genpl: Genital plate
Pregen: Pregenital plate
Postgen: Postgenital plate

Захваткин 1952

-

Hv: humeralis ventralis

Sce: scapularis externa

Si: sacralis interna

Pi: praeanal is interna

Se: sacralis externa

Ci: caudalis interna

-

Ландбланд 1927

Cx-1-4: first to fourth coxae

Cxgl-2: Coxoglandulare 2 (Cxgl-1 and -3 not existing)

Cxgl-4: Coxoglandulare 4

Dgl-7: Dorsoglandulare 7 (= Vgl-4: Ventroglandulare 4)

Vgl-1: Ventroglandulare 1

Vgl-2: Ventroglandulare 2

Vgl-3: Ventroglandulare 3

V-1-4: Ventralia 1-4

Водяные клещи, которые обитают в текучих водоемах и на прибойном побережье озер, не могут плавать, а некоторые виды (*Lebertia*) вовсе лишены плавательных волосков. Для ключевых и ручьевых видов характерны сильные и укороченные ноги с цепкими коготками. Для многих из этих видов характерны ползающие движения. Представители рода *Parathyas* медленно двигаются среди водорослей и мхов, опираясь на кончики коготков. *Hygrodates* быстро бегают по камням, пользуясь при этом лишь первыми тремя парами ног и пассивно таща четвертую [Соколов, 1940, с. 8], [Тузовский, 1997, с. 18].

Ротовые конечности приспособлены для прокалывания добычи и её высасывания, расположены на передней части тела, как правило, ближе к вентральной поверхности. Стоит отметить, что у представителей рода *Eylais* ротовое отверстие расположено на брюшной стороне и имеет вид присоски, окруженной венчиком волосков [Соколов, 1940, с. 5].

Ротовой аппарат (гнатема) несет пару челюстей и максиллярный орган, снабженный парой щупиков. У многих родов передний конец максиллярного органа удлиняется, имея при этом вид искривленного хоботка, который несет на своем конце ротовое отверстие. По бокам максиллярного органа расположены пальпы, которые состоят из пяти члеников и служат для удержания добычи. Их размеры и форма сильно варьируют среди представителей различных родов. Внутри максиллярного органа расположена хитинизированная глотка, а также в нем заключена пара подвижных хелицер (рисунок 1, Ch, рисунок 2, с) [Соколов, 1940, с. 5-6]. Хелицеры водяных клещей колюще-режущего типа и состоят из 2 члеников: базального и хилы. Крайне модифицированы хелицеры у Hydrachnidae, оба членика которых срослись между собой, образовав длинный стилет. Клещи рода *Pontarachna* тоже приобрели стилетовидную форму, но членики у них не срастаются, а подвижно соединены друг с другом [Тузовский, 1990, с. 20].

Нижняя часть ротового аппарата водяных клещей образована слившимися между собой коксальными члениками пальп, формирующими гипостомальную

пластинку (рисунок 2, а), которая срастается с эпистомом и несет обычно 2 пары щетинок. Первая пара располагается латерально, вторая – вентрально. Передняя часть гипостомальной пластинки несет соски или ворсинки, которые обрамляют ротовую полость. Соски часто очень многочисленные, располагаются в несколько рядов, различны по величине и могут менять форму, что способствует герметизации и предотвращает попадание воды при писании [Тузовский, 1990, с. 20].

С глоткой непосредственно связаны сильно развитые слюнные железы (рисунок 1, Gls). Такое развитие желез объясняется способом питания гидрахнидий путем высасывания добычи, размеры которой зачастую превышают их собственные. Затем глотка переходит в длинный пищевод, снабженный клапаном (искл. *Arrhenurus*). Он в свою очередь прободает мозг, изгибается затем кверху и впадает в воронкообразное расширение желудка. Желудок имеет вид широкого мешка. От желудка во все стороны отходят так называемые «печеночные отростки» - дивертикулы, их число у разных видов колеблется от 5-ти (*Piona*) и до 34-х (*Eylais*). Стоит отметить, что форма желудка может сильно изменяться даже у одной и той же особи, в зависимости степени заполнения. Средняя кишка отделена от задней кишки, непереваренные остатки пищи диффундируют через тонкую стенку [Соколов, 1940, с. 7].

Дорсально над кишечником расположен выделительный или экскреторный орган, представленный слившейся базально пары мальпигиевых органов, имеющий вид Y-образной фигуры (рисунок 1, Ex). У некоторых видов он может сильно ветвиться. Наружу этот орган открывается вентрально, в задней части тела позади полового отверстия при помощи экскреторного отверстия (анальные поры) (рисунок 1, Exo) [Соколов, 1940, с. 7], [Тузовский, 1987, с. 19]. Полость экскреторного органа наполнена беловатой зернистой жидкой массой, которая время от времени выделяется струйкой наружу [Вайнштейн, с. 13].

Кровеносная система, как правило, отсутствует [Соколов, 1940, с. 7].

Большинство видов обладает трахейной системой и парой стигм. Стигмы представляют собой отверстия, прикрытые сверху тонкой кожицей, через которую происходит резорбция кислорода и располагаются на дорсальной поверхности максиллярного органа. Стигмы ведут в воздушные камеры и трахейные стволы, распадающиеся на множество трахей (рисунок 1, Tr), пронизывающих все тело животного. Воздушные камеры расположены у основания мандибул, при движении которых происходит нагнетание воздуха в полость трахей. Для большинства водяных клещей характерно кожное дыхание и образование связанных с покровами трахеол [Соколов, 1940, с. 7], [Тузовский, 1987, с. 20].

Нервная система гидрахнидий представлена ганглиозным скоплением, окружающим передний отдел пищевода и отходящими от него нервными стволами. Ганглиозная масса состоит из надглоточного и подглоточного ганглиев. Нервы, идущие от первого, осуществляют иннервацию органов зрения, а идущие от второго – иннервируют ротовые конечности и ноги. В качестве органов осязания у гидрахнидий выступают многочисленные волоски и щетинки, разбросанные по телу, в той или иной степени. Органы зрения представлены глазами, расположенными попарно по бокам переднего конца тела, либо у самого лобного края. Глаза могут лежать либо отдельно друг от друга (*Diplodontus*, *Limnesia*), либо же тесно, образуя при этом двойной глаз. У представителей некоторых родов (*Hydryphantes*, *Thyas*, *Hydrachna* и др.) образуется непарный пятый глаз, расположенный, то свободно, то на особом щитке. Его назначение так и не выяснено до конца. Хеморецепторами служат лировидные органы, расположенные по бокам тела [Соколов, 1940, с. 10], [Тузовский, 1987, с. 25].

Все водяные клещи раздельнополые [Соколов, 1940, с. 8].

Позади эпимер на вентральной стороне располагается половая область. Внутренние половые органы представлены в виде яичника или овария, как правило, гроздьевидной или кольцевидной формы с соответствующими

выводными путями у самок; у самцов же это сильно лопастной семенник, снабженный выводными путями, которые ведут непосредственно к сложно устроенному копулятивному органу (penis). У самцов позади полового отверстия есть семенной кармашек, где скапливается сперма во время полового периода. Сперма – это сильно клейкая белая масса, состоящая из булавовидных сперматофоров. Также у обоих полов имеются различные придаточные железы. Половой орган открывается наружу половым отверстием, который имеет вид продольной щели. Отверстие по бокам снабжено двумя губами (vulvae). В большинстве случаев губы прикрыты сильно хитинизированными половыми створками, которые могут быть неподвижными или подвижными. По бокам полового отверстия располагаются ацетабулы. Они имеют различную форму и могут быть в виде простых пор (*Arrenurus*), чашечек (*Piona*), дисков (*Limnesia*, *Hugrobates*), пальцевидных придатков (*Ptotziinae*). Ацетабулы чаще находятся на половых пластинках, но также могут прикрепляться к половым створкам или располагаются на хитиновом покрове тела [Соколов, 1940, с. 8-10], [Тузовский, 1997а, с. 6].

У водяных клещей часто хорошо выражен половой диморфизм. Самец, как правило, отличается более мелкими размерами, с этим связано и более тесное расположение эпимер у самца. Также, весьма часто различается форма и размеры полового отверстия и половых створок, количество и расположение ацетабул. Самцы семейства *Arrenuridea* обладают хорошо развитым задним придатком, различающимся по своей форме у разных видов. Самки же этого семейства практически не различаются и обладают яйцевидной формой. Так же может быть чрезвычайно разнообразно строение конечностей. У самцов конечной членик третьей пары ног может быть сильно видоизменен, что связано с переносом спермы. При этом изменяется и 4-ый членик последней пары ног, служащий для удержания самки во время копуляции [Соколов, 1940, с. 2].

1.2 ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ

Оплодотворение у гидрахнелл всегда внутреннее, но процесс передачи спермы от самца к самке представлен различными способами. Наиболее простой и распространенный способ состоит в том, что самец откладывает сперматозоиды на субстрат, а самка в свою очередь захватывает их половыми створками (Прим. *Limnesia maculata*). Представители рода *Arrhenurus* тоже откладывают сперматозоиды на субстрат, но при этом самец удерживает самку задней парой конечностей и ведет ее за собой для того, чтобы самка могла захватить половыми створками сперматозоиды. У большего числа представителей рода *Hygrobatidae* самцы тоже ведут за собой самку, но делают они это не на субстрате, а свободно плавая в толще воды. У *Piona nobata* сперматозоиды самец переносит непосредственно в половое отверстие самки при помощи специализированных коготков III пары ног. После того как самец находит самку, он своей грудью прикладывает к переднему концу самки, а выемкой четвертого членика задних ног цепляет самку за основание ног I и II пары. После этого самец III парой ног вынимает сперматозоид из семенного кармашка и вкладывает его в половое отверстие самки. Также стоит отметить наличие копуляции у некоторых видов *Eylaidae* и *Hydrachnidae*, при которой сперматозоиды переносятся непосредственно в самку при помощи копулятивного органа [Соколов, 1940, с. 8-10], [Вайнштейн, с. 15].

Жизненный цикл гидрахнелл представлен крайне сложно. В нем наблюдается ряд стадий, часть из которых покоящиеся и часть свободноживущие, таким образом, становится очевиден факт наличия метаморфоза в развитии гидрахнелл. Цикл развития включает в себя три основных периода, в каждом из которых имеется три фазы. В первом периоде охвачено эмбриональное развитие целиком, и заканчивается он появлением шестиногой личинки. Второй период продолжается до появления восьминогой, еще не половозрелой нимфы. Третий же период оканчивается появлением взрослой особи (рисунок 1) [Соколов, 1940, с. 12-13].

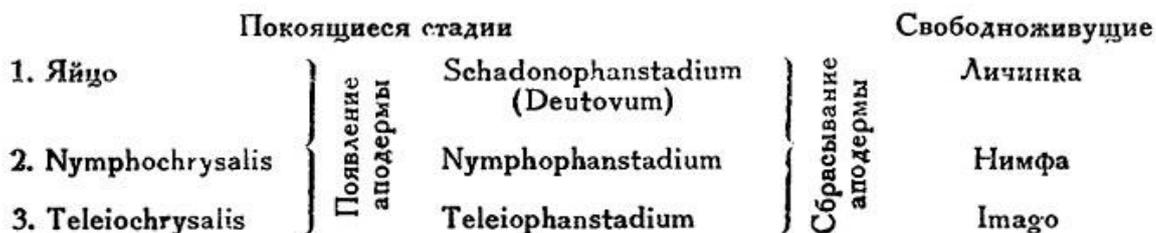


Рис. 5. Основные стадии развития водяных клещей (Заленский, 1869).

Все водяные клещи откладывают яйца преимущественно на поверхность различных подводных предметов (камни, стебли и листья и т.п.). Некоторые паразитические виды *Unionicola* помещают яйца в жабры и мантию пластинчатожаберных, а *Unionicola crassipes* – в пресноводные губки. Редко яйца откладываются по одиночке (*Hydrachna*, *Axonopsis*), чаще кучками, которые могут содержать до нескольких десятков и сотен яиц (*Limnesia*, *Diplodontus* и др.). Нередко самки одного вида откладывают яйца в одном месте [Соколов, 1940, с. 11].

Диаметр яиц может варьировать от 0,04 мм до 0,30 мм. Чаще яйца шаровидной формы. Окраска бывает разной и зависит от пигментов, заключающихся в желтке [Соколов, 1940, с. 12].

Только что отложенное яйцо имеет плотную желточную оболочку. К стадии 8-и бластомер происходит активное деление ядер желтка с последующим образованием бластодермы (рисунок 6, b). Следом за последней между зародышем и желточной оболочкой образуется новая особая оболочка, именуемая шадонодермой. С ее появлением принято говорить о наступлении отдельной стадии или шадонофанной стадии. Одновременно с закладкой внутренних органов у зародыша на вентральной стороне тела образуются пять бугорков, дающих затем начало конечностям. Первая пара впоследствии дает пару челюстей, вторая пара срастается в непарный максиллярный орган, а остальные образуют 3 пары ног будущей личинки. Вместе с этим образуются глаза. После завершения всех образований желточная оболочка распадается, и

личинка, прорывая шадондерму, выходит наружу. Общая длительность первого периода развития составляет около 2-6 недель [Соколов, 1940, с. 13].

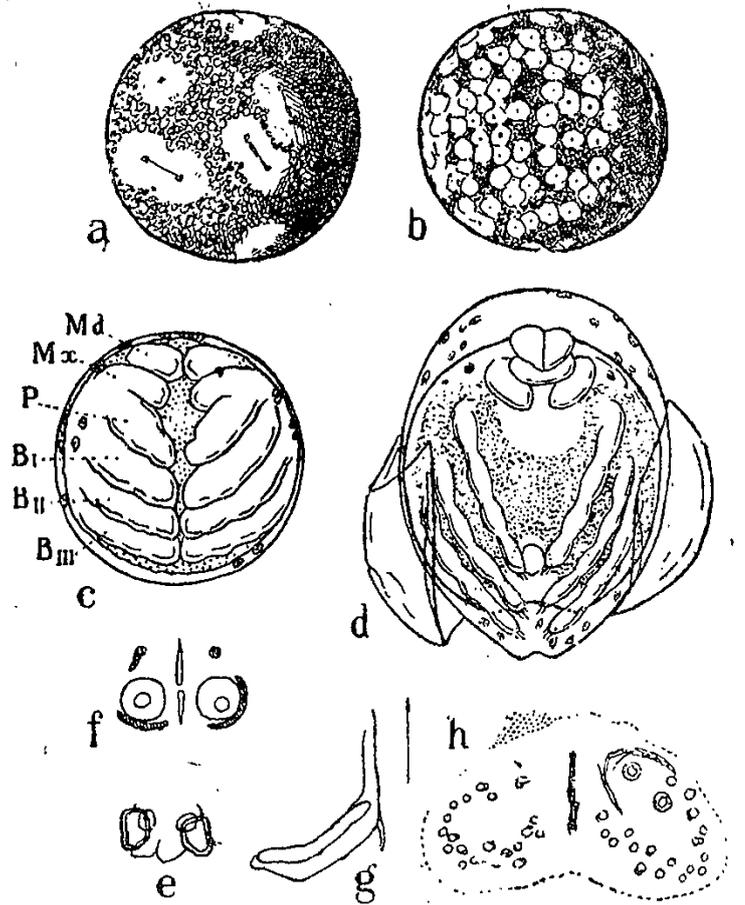


Рис. 6. a-d *Piona carnea*, стадии эмбрионального развития; a и b – дробление, c – закладка конечностей: md – мандибулы, mx – максиллы, P – пальпы, B_I – B_{III} – три пары ног, d – недоразвившаяся еще личинка под шадондермой, по бокам половинки желточного мешка (ориг.); e-g – *Lebertia zschokkei*, e – нимфофальный орган, f – телейофаный орган, g – фарингеальный орган (по Walter, 1922); h – *Piona carnea*, телейофаный орган (по Walter, 1922)

Личинки гидрахнелл во многом имеют схожие морфологические черты, но по некоторым особенностям их можно разделить на две группы: низшие и высшие. Покровы представителей первого типа не смачиваются, и сразу после вылупления из яйца личинка всплывает на поверхность воды, на которой уже отыскивает потенциального хозяина. Личинки данного типа имеют округлую или угловатую форму тела и характеризуются маленьким дорсальным щитком, изолированными друг от друга тазиками ног, шестью свободными сегментами ног. Личинки второй группы не способны самостоятельно преодолеть силы поверхностного натяжения воды, потому отыскивают своего хозяина в водной

среде. В противоположность личинкам низших гидрахнелл у высших наблюдается наличие крупного заднего отростка на дорсальной щитке, слияние бедренных члеников ног (у ноги имеется пять свободных члеников) [Определитель..., с. 13]. Эти личинки имеют эллиптическое или округлое тело и сильно развитые эпимеры. К первому типу личинок следует отнести представителей надсемейства *Limnocharae*, *Hydrachnae*, *Hydryphantae*, а ко второму *Lebertiae* и все остальные [Соколов, 1940, с. 13-14].

Во время паразитического периода личинка высасывает соки своего хозяина и сильно увеличивается в размерах [Соколов, 1940, с. 15].

По окончании паразитической жизни личинка переходит в покоящееся состояние. Личинки ряда видов клещей не паразитируют, и либо не выходят из яйца, либо после непродолжительного свободноживущего периода превращаются в нимфу. Вся внутренняя масса тела личинки в покоящем состоянии, а также и конечности отстают от наружной личиночной кожицы, а в промежутке скопляется жидкость. На поверхности стянувшейся личинки образуется новая аподерма – нимфодерма, и соответствующая стадия получает название протонимфы. На вентральной стороне нимфодермы располагается фарингеальный орган – рудимент глотки; также позади него помещается так называемый нимфофаный орган, который состоит из двух присосок и представляет собой рудиментарный зачаток полового органа. Под нимфодермой появляется новая кожица. Затем уже сформированная дейтонимфа выходит наружу, прорывая при этом нимфодерму и личиножную кожицу. Покоящееся состояние длится около 1-2 недель [Соколов, 1940, с. 15-16].

Организация дейтонимфы схожа с таковой у взрослых особей, особенно самок. У нее также имеется 4 пары ног. Однако отличительными особенностями является сравнительно меньшие размеры, а также наличие недоразвитого провизорного полового органа. Последний лишен полового отверстия, и количество половых присосок намного меньше, нежели у взрослой особи [Определитель..., с. 13-14]. Дейтонимфа зачастую ведет свободный образ жизни,

схожий с таковым у имаго. Продолжительность жизни нимфальной стадии сильно варьирует, составляя в одних случаях 1-2 недели, а в других от одного до нескольких месяцев, особенно, когда ей приходится зимовать. Существуют данные о том, что обильное питание значительно сокращает продолжительность нимфальной стадии [Соколов, 1940, с. 16], [Тузовский, 1987а, с. 17].

Непосредственно перед превращением дейтонимфа отыскивает удобный субстрат, прикрепляясь к нему своими ротовыми конечностями или же ножками, и снова переходит в покоящееся состояние. Иногда большое число нимф избирает одно и то же место для окукления. В покоящемся состоянии вновь повторяются уже известные процессы, характерные для него. Происходит отставание тела и конечностей от хитиновой кожи нимфы, появление новой аподермы (телейодермы), а также осуществляется формирование под последние тела взрослого клеща. На вентральной поверхности телейодермы наблюдается разнообразно развитый зачаток полового органа, т. н. телейофаный орган. Эта покоящая стадия носит название тритонимфы и продолжается в течение 1-2 недель [Соколов, 1940, с. 16].

1.3 ОБЩЕЕ СТРОЕНИЕ ДЕЙТОНИМФ

Дейтонимфы водяных клещей характеризуются монолитным туловищем, лишенным отчетливых следов сегментации или подразделения на крупные отделы (рисунок 7). Тело обычно округлой или яйцевидной формы, часто сплющено в дорсовентральном направлении, а иногда сжато с боков. Длина тела в большинстве случаев чуть больше своей ширины или высоты, но у части клещей (*Wandesiidae* и некоторые другие) оно сильно удлинено и имеет червеобразную форму. Ноги состоят из 6 свободных члеников: тазики, вертлуг, бедро I, бедро II, колено, голень и лапка. Тазики ног обычно хорошо развиты и слиты с вентральной поверхностью (рисунок 7). Концевые членики ноги оканчиваются парными коготками (амбулакрами). В ряде групп клещей (*Oxius*, *Limnesia* и некоторые другие) на лапках IV ноги коготки редуцированы, но на их месте имеются крупные толстые щетинки. Половое отверстие у дейтонимф отсутствует, наружные гениталии представлены 2 или большим числом пар присосок, расположенных на парных половых пластинках, общем щитке или прямо на покровах. У части клещей генитальные присоски прикрыты клапанами или обрамлены снаружи узкими половыми створками. Наружный генитальный аппарат у видов семейств *Hydrovolziidae* и *Pontarachnidae* не развит, но у последних имеются урстигмы (1 пара), прикрепляющиеся в месте срастания покровов с тазиками II. В передней части вентральной поверхности тела, между тазиками I размещаются ротовые органы, состоящие из хелицер, педипальп и гипостомальной пластинки [Тузовский, 1990, с. 10].

Ротовой аппарат у дейтонимф представлен, как и у взрослых клещей гнатемой. Своеобразие строения гнатемы заключается в том, что она представлена окологотовыми конечностями – хелицеры и педипальпы, эпистом с верхней губой и дейтостернумом. Педипальпы и хелицеры видоспецифичны и различаются у разных таксонов по форме, размерам и наличием различных щетинок, наростов, бугров и т.д. [Тузовский, 1990, с. 18-19].

Общее количество ходильных конечностей на разных фазах жизненного цикла различается. Так у личинок водяных клещей 3 пары конечностей, а на последующих стадиях 4 пары ног. Обычно ноги состоят из 7 члеников: тазика, вертлуга, бедра I, бедра II, колена, голени и лапки. Тазики ног приросли к вентральной поверхности и в той или иной мере объединены друг с другом. Чаще всего с каждой стороны объединены тазики I-II и тазики III-IV, тем самым образуя 4 группы. Далее интеграция коксальных щитков шла в следующих направлениях у дейтонимф:

1. Сближение и слияние передних групп тазиков (*Limnochares*, *Ljania*, *Midea*, *Mideopsis*, *Arrenuridae*).
2. Срастание тазиков I-IV с каждой стороны тела в 2 группы (*Torrenticola*, *Frontipoda*, *Gnaphiscus*, *Axonopsis*, *Pontarechnidae*).
3. Слияние всех тазиков в 1 щит (*Oxus*, *Ledertia*).

Ноги дейтонимф часто с плавательными волосками (видоименные тактильные щетинки). Плавательные волоски чаще всего располагаются на коленях и голених задних ног. Ноги взрослых особей, особенно самок, сходны по строению с ногами дейтонимф, отличаясь более крупными размерами [Тузовский, 1990, с. 23-24]

Кутикулярные железы отсутствуют на туловище личинок гидрахнидий. Данные железы появляются у дейтонимф и первоначально сопутствуют всем щетинкам, кроме ботридиальных. Набор кутикулярных желез у взрослых клещей за немногими исключениями обычно такой же, как у дейтонимф [Тузовский, 1990, с. 14].

Обычно кутикулярные железы тесно сближены со щетинками и располагаются на общих склеритах или рядом, но у части клещей наметилась тенденция к их разделению. Отделение желез от щетинок хорошо выражено у самцов *Arrenurus*, хотя у дейтонимф они находятся рядом друг с другом, а у самок разделение едва заметно. Чрезвычайно развито отделение желез от

щетинок и последующее их объединение самым различным образом у *Pontarachna*. У видов *Litarachna* железы C_i , C_e , P_i , а у *Pontarachna punctulum*, кроме того, железы L_i отделены от соответствующих щетинок [Тузовский, 1990, с. 14].

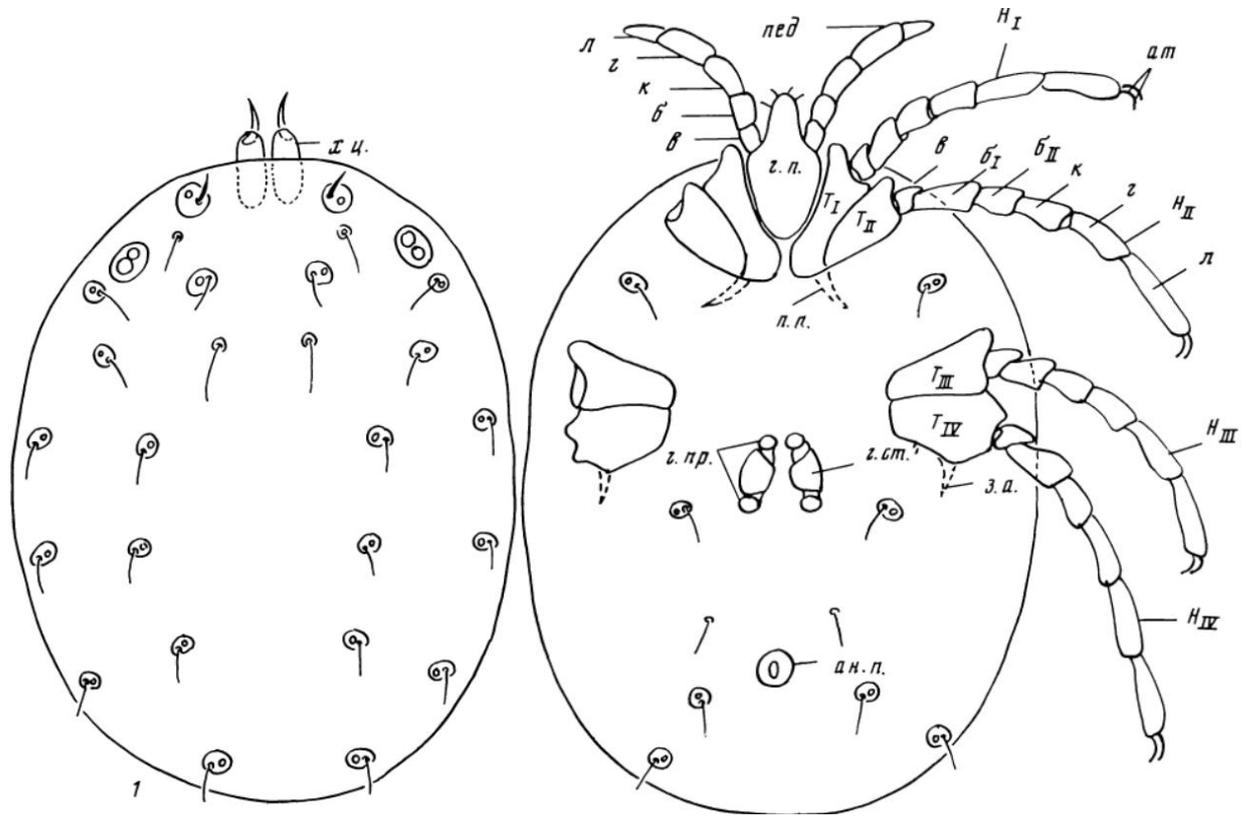


Рис. 7. Общий вид дейтонимф водяных клещей (схема)

1 – дорсальная поверхность, 2 – вентральная поверхность; ам – амбулакры, ан.п. – анальная пластинка, г.л. – глаза, г.п. – гипостомальная пластинка, г.пр. – генитальные присоски, з.а. – задние аподемы, п.а. – передние аподемы, пед – педипальпа, H_I – H_{IV} – ноги I–IV, T_I – T_{IV} – тазики I – IV, в – вертлуг, b_I – бедро I, b_{II} – бедро II, к – колено, г – голень, л – лапка, хц – хелицеры (по Тузовскому, 1990).

Всем туловищным щетинкам, исключая трихоботрии, у дейтонимф и имаго *Eylaidae*, *Piersigiidae*, *Limnocharidae*, *Hydrachnidae* и части *Wandesia* сопутствуют кутикулярные железы. Внутренние преданальные щетинки у имаго *Hydryphantidae* с кутикулярными железами, которые отсутствуют у дейтонимф. Щетинки P_i как у дейтонимф, так и у взрослых клещей *Hygrobatoidea* без сопутствующих желез. У части видов рода *Wandesia* внутренние преданальные щетинки могут быть как с сопутствующими железами, так и без них: иногда у

отдельных видов у дейтонимф они без желез, а у имаго они им сопутствуют [Тузовский, 1990, с. 14].

В разных группах водяных клещей на дейтонимфальной и имагинальной фазах происходит редукция кутикулярных желез. Щетинки Ci у *Mideopsis*, Sci и Li у *Momonia falcipalpis* без сопутствующих желез. Редукция желез особенно хорошо выражена у видов подсемейства *Axonopsinae* и рода *Feltria*, у которых одни и те же щетинки могут быть как с железами, так и без них. Например, у *Brachypoda mutila* щетинки Si с сопутствующими железами, а у *Brachypoda versicolor* они лишены их. Помимо трихоботрий и Pi , у *Ljania macilenta* отсутствуют железы у щетинок Li , Si , Sci , Ci , Se . Туловищные щетинки у большинства видов рода *Feltria*, исключая Fp , Oi , Pi с кутикулярными железами, но у *Feltria morozovensis*, кроме того, они отсутствуют у щетинок Oe , He , Sci , Li , Si [Тузовский, 1990, с. 14].

Часть туловищных щетинок у *Hydrovolziidae* без сопутствующих желез. Полностью они отсутствуют у видов *Acherontacarinae* и *Thermacaridae*. Клещи из семейства *Astacocronotidae* имеют всего пару желез, выходные отверстия которых расположены на задних тазиках [Тузовский, 1990, с. 14].

У водяных клещей лировидные (щелевидные, чашевидные) органы имеются только на туловище. Расположение, число и форма лировидных органов изучены довольно подробно. Лировидные органы представляют собой очень мелкие полости в кутикуле, прикрытые тонкой мембраной, к которым подходят окончания нервных клеток. Функция лировидных органов окончательно не выяснена. Некоторые исследователи считают, что они являются органами химического чувства; другие полагают, что они выполняют роль проприорецепторов или механорецепторов. На теле у личинок по 5 пар лировидных органов ($i_1 - i_5$), которые располагаются метамерно. Исключение составляет личинка *Limnochares aquatica*, у которой метамерный характер размещения лировидных органов нарушен. В личиночной фазе обычно форма лировидных органов кольцевидная или овальная. В ходе онтогенеза у

большинства гидракарин число лировидных органов остается неизменным и лишь у дейтонимф и имаго *Eylais* и *Limnochares* они не обнаружены. Переход от личинки к дейтонимфе всегда сопровождается изменением их формы и размеров. На дейтонимфальной и имагинальной стадиях у низших и многих мягкотелых высших клещей все лировидные органы сходны по форме. В большинстве случаев они ромбовидные (рисунок 8, 1) или эллипсоидные (рисунок 8, 2), иногда почти квадратные (рисунок 8, 3) или округлые (рисунок 8, 4). Нередко у одного вида наблюдается дифференцировка лировидных органов по форме (рисунок 8, 5—18). Склеротизация покровов и образование панциря у взрослых клещей приводит к тому, что лировидные органы приобретают форму щели (*Arrenuridae*, *Mideopsidae* и др.) [Тузовский, 1990, с. 14-15].

Первая пара лировидных органов занимает наиболее стабильное положение на туловище и находится в непосредственной близости от глазных капсул или второй пары глаз. Нередко i_1 сближены с глазами или находятся вместе с ними на общих склеритах. Следующие 3 пары лировидных органов более или менее соответствуют 3 передним сегментам гистеросомы, т.е. плечевому (i_2), лопаточному (i_3) и поясничному (i_4). Пятая пара лировидных органов занимает различное положение у личинки и последующих фаз [Тузовский, 1990, с. 15].

Покровы у большинства водяных клещей мягкие, снаружи либо совершенно гладкие, либо с различными скульптурными образованиями: полосками, сосочками, ребрышками, морщинками, шипиками, буграми или сетчатым рисунком. Наряду с мягкотелыми формами имеется немало видов, у которых на покровах в той или иной степени развиты склеротизованные участки или щитки [Тузовский, 1990, с. 15].

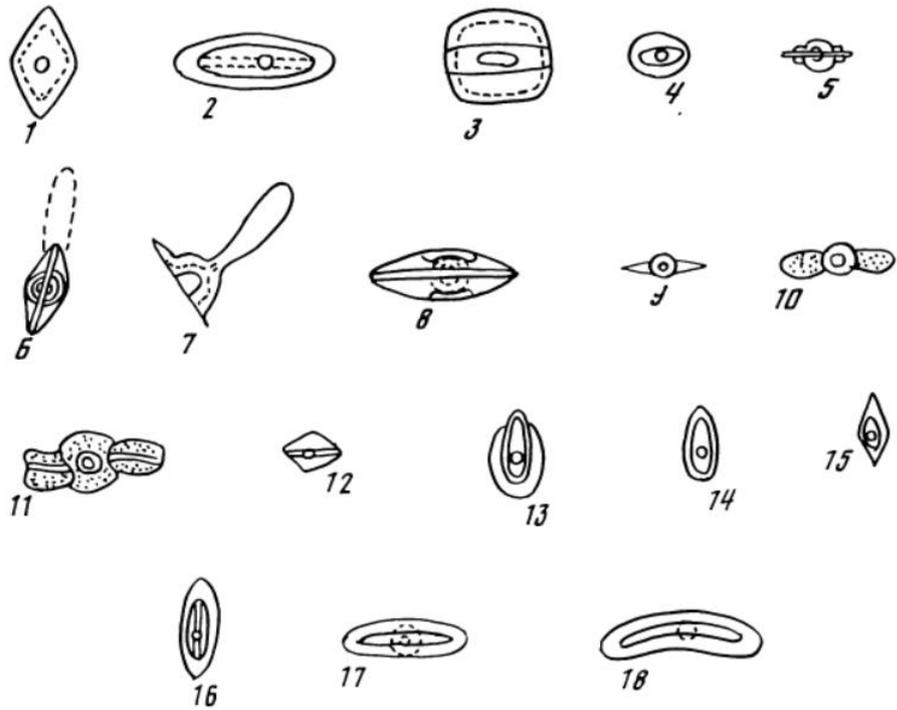


Рис. 8. Лировидные органы водяных клещей (по Тузовскому, 1990)

1 – самка *Lebertia inaequalis*, 2 – самец *Hydrachna leegei*, 3 – дейгонимфа *Euthyas truncate*, 4 – дейгонимфа *Torrenticola amplexa*, 5-8 – *Teutonia cometes*: 5 – i_1 , 6 – i_5 , 7 – i_5 в профиль, 8 – i_5 самца, 5-7 – дейгонимфа; 9-11 – самка *Piona nodata*: 9 – i_5 , 10 – i_4 , 11 – i_3 ; 12-13 – *Barbaxonella angulate*: 12 – дейгонимфа, 13 – самка; 14-18 – *Arrenurus papillator*: 14 – i_1 , 15 – i_4 , 16 – i_5 , 17 – i_1 , 18 – i_4 , 14-16 – дейгонимфа, 17-18 – самка, i_5 – i_5 – лировидные органы.

По строению щитков наиболее сходны между собой личинки, у которых на спине обычно имеется протеросомальный щит, несущий 4, иногда 3 (*Wandesia*) или 2 (*Hydrovozia*) пары щетинок. В большинстве групп гидрахнидий пропельтидий обычно цельный, но у части *Hydriphantidae* он может быть расчлененным на несколько фрагментов. У низших клещей протеросомальный щит невелик и прикрывает только переднюю часть, а у высших – он с крупным задним отростком и занимает почти всю дорсальную поверхность у не питавшихся личинок. На спине у личинок *Piersigia* 3 щитка: крупный передний, образованный слиянием пропельтидия и тергита первого сегмента гистеросомы, и 2 маленьких задних, являющихся тергитами второго и третьего сегмента гистеросомы. Дорсальные щиты личинок *Hydrachidae* и *Eylaidae* также образованы слиянием пропельтидия и спинок первых 3 сегментов гистеросомы. У личинок *Eylaidae*, кроме того, имеется еще 2 пары латеральных щитков. Почти

у всех личинок в той или иной степени развит анальный щиток [Тузовский, 1990, с. 15-16].

Трансформация личинок в дейтонимфы всегда сопровождается изменением склеротизации покровов, которая идет в следующих основных направлениях [Тузовский, 1990, с. 16].

1. Сохранение у дейтонимф и имаго протеросомального щита, хотя форма и размеры его могут существенно отличаться от таковых личинок (*Limnochares*).
2. Редукция пропельтидия и других туловищных щитков, вплоть до полного исчезновения (*Eylais*, *Wandersia*, *Oxus*, *Teutonia* и др.).
3. Возникновение и развитие гистеросомальных щитков при сохранении или редукции пропельтидия.

Последний способ онтогенетических превращений щитков наиболее распространен и отличается многообразием вариантов. В пределах почти всех крупных таксонов – надсемейств, семейств и даже отдельных родов развитие щитков может идти по всем трем направлениям. Исключение, пожалуй, составляют клещи семейства *Eylaidae* у которых индивидуальное развитие сопровождается редукцией щитков. Часто виды одного рода (*Sperchon*, *Feltria*, *Atractides* и др.) могут быть с редуцированными, слабо выраженными и хорошо развитыми щитками, вплоть до полного их объединения на дорсальной и вентральной поверхностях, то есть расположение, число и форма щитков специфичны для каждого отдельного вида. Степень развития туловищных щитков и их интеграция на дейтонифальной стадии всегда выражена меньше, чем у имаго [Тузовский, 1990, с. 16].

У личинок водяных клещей отсутствуют генитальные органы, которые начинают формироваться только на дейтонимфальной фазе и полного развития достигают у взрослых особей. В общих чертах они состоят из наружных гениталий, яичников и яйцекладущего аппарата у самок, семенников и копулятивного аппарата у самцов [Тузовский, 1990, с. 16].

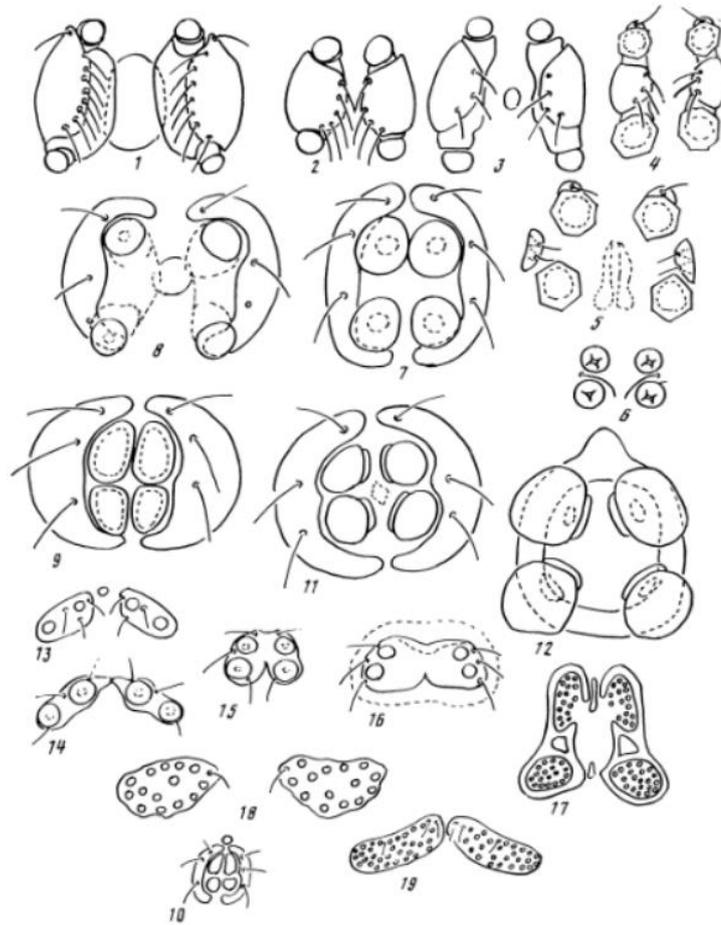


Рис. 9. Наружные гениталии дейтонимф (по Тузовскому, 1990)

1 – *Euthyas truncate*, 2 – *Hydryphantes ruber*, 3 – *Thyas dirempta*, 4 – *Thyopsis cancellata*, 5 – *Paninus michaeli*, 6 – *Hydrodroma despicins*, 7 – *Sperchon questor*, 8 – *Palpisperchon skopetsi*, 9 – *Oxus magnellus*, 10 – *Frontipoda musculus*, 11 – *Lebertia minutipora*, 12 – *Lebertia aborigenica*, 13 – *Piona conglobate*, 14 – *Pionacercus leuckarti*, 15 – *Atractides rectipes*, 16 – *Media orbiculata*, 17 – *Piersigia palustris*, 18 – *Kongsbergia vshivkovaе*, 19 – *Arrenurus papillator*

У дейтонимф половое отверстие отсутствует, имеется лишь наружный генитальный аппарат. Исходный тип строения наружных гениталий прослеживается среди *Hydryphantoidea*. Виды родов *Euthyas*, *Parathyas*, *Thyopsis*, *Hydryphantes* и других характеризуются наличием двух пар присосок, двух створок, прикрывающих присоски и несущие генитальные щетинки (рисунок 9, 1-4). Присоски чаще всего находятся на более или менее развитых ножках или подставках. Дейтонимфы *Paninus* (рисунок 9, 5) с рудиментарными створками, а у *Hydrodroma* (рисунок 9, 6) они и вовсе отсутствуют. Генитальные створки имеются и у *Sperchon*, *Sperchonopsis*, *Lebertia*, *Oxus*, *Gnaphiscus* и других близких к ним групп гидрахнелл, обрамляя с внешней стороны присоски (рисунок 9, 7-11). Створки могут срастаться передними и задними концами (рисунок 9, 12),

образуя генитальное кольцо (часть *Lebertia*, *Teutonia cometes* и другие). У многих высших клещей створки редуцированы, присоски с каждой стороны тела покоятся на небольших склеритах или пластинках, которые могут сближаться и сливаться между собой, образуя непарный генитальный щиток (рис. 9, 13-16). В ряде случаев (*Eylaidae*, *Limnocharidae*) наружные гениталии представлены только присосками, располагающимися прямо на покровах. Генитальные присоски у дейтонимф *Piersigia* обрамлены с каждой стороны узкими, сложной конфигурации полосками (рисунок 9, 17). Не развиты наружные гениталии у дейтонимф *Hydrovolziidae* и *Pontarachnidae* [Тузовский, 1990, с. 16-17].

У низших акариформных клещей в ходе онтогенеза появляются стернальные области генитальных сегментов, причем каждому из них соответствует пара присосок, появляющихся ритмически от линьки к линьке соответственно у прото-, дейто- и тритонимфы. У взрослых клещей обычно такой же набор присосок, как у тритонимф [Тузовский, 1990, с. 16-17], [Соколов, 1940, с. 16].

Набор генитальных присосок у дейтонимф водяных клещей может быть самым разнообразным. Большинство *Hydryphantidae* с 2 парами присосок, что соответствует указанной выше закономерности, но у дейтонимф *Partnunia* и *Protzia* их 3, у *Protzia pachygnata* 10 пар, а у *Eupatrella* они многочисленны. Многие дейтонимфы высших клещей также с 2 парами присосок, но и среди них наблюдаются многочисленные отклонения, которые имеют место не только в пределах семейств, но и отдельных родов. Так, *Neumania deltoides* и *Neumania spinipes* с 2, *Neumania vernalis* и *Neumania limosa* с 6—8, *Neumania martynowi* с 13—18 парами присосок. Большинство *Piona* с 2, но у *Piona inflata*, *Piona coccinoides* и некоторых других по 3 пары присосок. Дейтонимфы *Arrenuridae* с многочисленными присосками (рисунок 9, 19). Особенно много половых присосок у дейтонимф *Eylaidae*, и располагаются они не только в генито-анальном районе, но и на заднем скате тела, в заднелатеральных частях брюшка и в задней части дорсальной поверхности [Тузовский, 1990, с. 17].

Переход дейтонимф во взрослых клещей у гидрахнидий сопряжен с существенной перестройкой наружных гениталий, что проявляется в образовании полового отверстия, в изменении формы, размеров и числа структурных элементов [Тузовский, 1990, с. 17].

1.4 ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ HYDRACHNIDIA

Почти все водяные клещи являются хищниками, питающимися мелкими рачками и личинками насекомых. Главной их пищей являются различные *Cladocera*, *Copepoda*, *Ostracoda* и мелкие личинки *Ephemeroidea* и *Diptera* [Abe, Ohtsuka, Ohba, с 494] Также среди гидрахнидий наблюдается каннибализм, например, виды родов *Limnesia* и *Piona* могут нападать на представителей своего вида или на *Diplodontus*, *Eylais* и других. Жертва захватывается пальпами, прокалывается хелицерами и затем высасывается ее содержимое. При этом стоит сказать о том, что одна часть слюнных желез выделяет пищеварительные ферменты, а другая – ядовитое вещество. После проникновения секрета слюнных желез добыча обездвиживается и её ткани начинают разжижаться [Соколов, 1940, с. 17].

Личинка большинства водяных клещей, как уже говорилось ранее, ведут паразитический образ жизни. Они нападают на клопов и различных водяных жуков, а также на личинок и имаго *Culicidae*, *Perlidae*, *Odonata* и др. [Abe, Ohtsuka, Ohba, с 495]. Ротовые части личинок прокалывают покровы хозяина и довольно часто с ними срастаются. У некоторых личинок имеется гипофаринкс, который выполняет функцию сосательного органа. У большинства видов имеются свои специфические хозяева [Соколов, 1940, с. 17]. Например, водяные клещи рода *Unionicola* являются паразитами пресноводных моллюсков, обитающими на жабрах, мантии и ноге их хозяев, а также использующими эти ткани в качестве мест для яйцекладок [Edwards, с 983].

Специфических врагов у водяных клещей не найдено. Но тем не менее они привлекают внимания различных водяных жуков и клопов, личинок стрекоз и других хищников. Личинки ручейников и вертячек поедают кладки с яйцами [Соколов, 1940, с. 17].

Тело и конечности гидрахнидий покрывают колониальные инфузории, диатомовые или сине-зеленые водоросли (например, *Sokolowia neumaniae* на

Neumani deltoides). Следует отметить споровика *Menzbiria hydrachnae*, которые также паразитирует на водяных клещах [Соколов, 1940, с. 18].

В северных и умеренных широтах гидрахнидии имеют обычно 1 генерацию и живут не больше года. В более теплых широтах у клещей может быть несколько генераций и соответственно продолжительность жизни увеличивается. Некоторые виды, например *Limnochares aqvatica* могут жить до трех лет [Соколов, 1940, с. 21], [Тузовский, 1990, с. 27].

1.5 ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ HYDRACHNIDIA

Гидрахнидии отличаются широким распространением и обитают в различных типах водоемов. Различные типы водоемов обладают до известной степени своим специфическим видовым комплексом форм [Соколов, 1940, с. 20].

Водяных клещей традиционно разделяют на 2 крупные группы: обитатели стоячих и проточных водоемов. Последние имеют свои специфические особенности и составляют большую долю от числа видов водяных клещей [Тузовский, 1997, с 15].

Фауна стоячих водоемов представлена эвритоными видами. Наибольшего богатства, как качественно, так и количественно, достигает фауна водяных клещей в богато заросших прудах, мелких озерах и заросшей литорали крупных озер; экологически ее можно охарактеризовать как «фауну зарослей». В крупных озерах в связи с их расчлененностью на отдельные области обитания выступает уже дифференцировка видового состава в зависимости от глубины. В литоральной зоне, особенно в ее заросших затишных частях, обитает богатая зарослевая фауна и только в открытых прибойных частях обнаруживается значительное обеднение ее. В сублиторальной зоне, ограниченной приблизительно глубинами между 5 (7) – 12 метров и характеризующейся отсутствием макрофитов, население значительно беднее: сюда спускается ряд видов литоральной зоны и, кроме того, предпочтительно именно здесь держатся *Mideopsis orbicularis* и *Arrhenurus nobilis*. Для профундали, начиная от 12 м и вплоть до наибольших глубин, типичными формами в северных озерах являются *Piona paucipora*, *Hluitfeldtia rectipes*, *Neumania callosa*, *Arrhenurus coronator*, *Acalyptonotus* и некоторые другие [Соколов, 1940, с. 20].

Настоящих пелагических форм среди водяных клещей неизвестно. И случайно-планктических можно отметить: *Piona rotunda*, *Piona Variabilis* *Unionicola crassipes*, последний вид можно отнести к планктобентосу [Smith, 1988, с. 502].

Состав родниковой фауны является предметом рассмотрения во многих работах. Одной из самых ранних является работа А. Нильсона (1950). В ней автор указывает, что термин (родниковая фауна) неоднозначен. Во-первых, сюда включается фауна специфических родниковых местообитаний (насыщенные водой подушки мха, мокрые скалы, мокрые листья по берегам родников). Во-вторых, сюда относится и фауна родниковых водотоков, которая «в биологическом отношении не отличается от фауны других (эвритермных) водотоков». Таким образом, фауна родников имеет двойственный генезис. С одной стороны, в родниках обитают эвритоппные виды, с другой - специфически родниковые виды, способные жить на нетривиальных субстратах (например, мокрых листьях) существующих в родниках постоянно. В современных работах население родников делят на несколько групп: кренобионтов, кренофилов, реофилов, убиквистов. При этом указывается, что соотношение различных экологических групп (кренобионтов, кренофилов, реофилов, убиквистов) может варьировать между отдельными родниками в зависимости от гидрологических условий [Smith, 1988, с. 490]. Также выделяется группа креноксенов - видов, попавших в родниковые местообитания в результате случайного заноса [Gerecke, 1994, с. 32]. Для нас представляются субъективными те признаки, по которым можно разделить группы креноксенов и эврибионтов, поэтому в данном исследовании мы придерживаемся следующих определений. Кренобионты – виды для которых характерно обитание исключительно в родниках (*Thyas rivals*, *Hydryphantes fontinalis*, *Rutripalpus limicola*, *Lebertia stigmatifera*, *Xystonotus willmani*). Кренофилы - виды, для которых характерно преимущественное обитание в родниках, однако они могут заселять и другие типы местообитаний, где встречаются реже [Соколов, 1940, с. 20].

Ряд видов может обитать в подземных водах или пещерах [Соколов, 1940, с. 21].

На гидрахнидий оказывают влияние разнообразные факторы среды. Под их влиянием водяные клещи выработали специфические приспособления,

позволяющие существовать в определенном типе водоема. Как известно, многие водяные клещи являются чуткими индикаторами, что подтверждено многими исследованиями. При этом следует учитывать, что водяные клещи, как хищники и паразиты, зависят, прежде всего, от биотических факторов - состояние их кормовых объектов и хозяев паразитических личинок, через которых абиотические факторы воздействуют на клещей опосредованно [Соколов, 1940, с. 20].

Разные формы клещей отдают предпочтение определенным типам водоемов. Сильно загрязненные водоемы и сточные воды водяными клещами избегаются. По степени загрязненности органическими веществами (сапробности) различают олигосапробные, мезосапробные и полисапробные водоемы. Сапробность водоема определяется по видовому составу обитающих в нем сапробов [Соколов, 1940, с. 20].

Сапробионты по Кольквицу и Марссону были разделены на три группы:

- Полисапробы - животные и растения сточных вод.
- Мезосапробы - животные и растения сильно загрязненных вод.
- Олигосапробы - животные и растения слабозагрязненных вод.

Полисапробов среди гидрахнидии нет, зато есть олигосапробы - *Unionicola crasipes*, *Neumania vernalis*, *Piona nodata*, *P. variabilis*, *Hygrobates nigromaculatus* [Соколов, 1940, с. 20]. Среди мезосапробов различают две большие подгруппы - это альфа-мезосапробы (т.е. полу-анаэробные организмы, которые обитают в более загрязнённых водах со значительным дефицитом O₂) и бета-мезосапробы (т.е. аэробные организмы, которые живут в менее загрязненных водах с незначительным дефицитом O₂). К первой группе относят большинство эвритопных видов, такие клещи как *Hydrachna conjecta*, *Piona longipalpis*, *Thyas rivalis* и др. Ко второй относят, например, *Hygrobates fluviatilis*, *Limnesia maculata*, *P. variabilis* и *Arrhenurus bicuspidator* [Олексив, 124].

Некоторые гидрахнидии могут существовать в соленых водах, однако настоящих галофилов или галобионтов среди них практически нет.

Галобионтами являются лишь немногие морские роды, такие как *Pontarachina* и *Litarachna* [Соколов, 1940, с. 20].

По отношению содержанию кислорода в воде гидрахнидии можно разделить на две большие группы: эвриоксибионтные и стенооксибионтные. В первую группу относят обитателей непроточных водоемов, во вторую обитателей текучих вод и не выносящие больших колебаний содержания кислорода в воде. Известно, что виды, обитающие в родниках, обходятся минимальным количеством растворенного кислорода. Более нуждаются в O_2 формы, живущие на моховых подушках [Соколов, 1940, с. 20], [Тузовский, 1990, с. 25-26].

По отношению к температуре гидрахнидий делятся на следующие две большие группы:

- Эйритермические - обитатели литорали крупных озер, прудов, луж, медленно текучих ручьев;
- Стенотермические - обитатели собственно быстрых ручьев.

Среди стенотермических выделяют группу холоднолюбивых форм, которые подразделяются на гемистенотермических (обитатели глубинной области озер и согреваемых летом горных ручьев) и эустенотермических (обитатели высокогорных озер, и ручьев и холодных ключей). Также существует маленькая группа обитателей горячих источников (*Eylais thermalis*, *Thermacarus*) [Соколов, 1940, с. 20].

Гидрахнидии, обитающие в лужах и во многих временных водоемах, обладают высокой толерантностью к высыханию [Соколов, 1940, с. 21].

1.6 ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА HALACAROIDEA

Группа Halacaroidea, представляет собой совершенно самостоятельный и морфологически хорошо обособленный комплекс водяных клещей. Являются в основном морскими обитателями, где занимают доминирующее положение, но при этом существует целый ряд пресноводных форм [Соколов, 1952, с. 9]. Галакарид насчитывается более 1000 видов из 51 морских родов и 13 пресных. Галакариды встречаются на высотах до 5000 м (пресноводные виды), а также на глубине до 7000 м (морские виды) [Bartsch, 2006, с 1].

Галакариды по сравнению с гидрахнидиями характеризуются в общем своими более мелкими размерами (от 0,25 до 1,7 мм). Тело (идиосома) нечленистое, сплющено в дорсовентральном направлении (рисунок 10). Оно может быть удлинено-овальным как, например, у *Halacarus bisulcus* или же коротким, с более или менее округлыми очертаниями, например, у *Copidognathus fabricii*. Из-за того, что ноги причленяются не с вентральной стороны, а латерально, в особых выемках тела, а также вследствие выступающих углов эпимер – очертания тела приобретают характерный угловатый вид, усугубляемый к тому же резко выдающимся на заднем конце анальным конусом, несущим экскреторное отверстие (рисунок 10, ex). Задний конец тела – опистосома – часто резко отграничивается от просомы, благодаря сильному выступанию последней в латеральном направлении в месте причленения задней пары ног [Соколов, 1952, с. 10-11].

Кожа состоит из гиподермы и хитиновой кутикулы, в которой различают верхний и нижний слой. Участки мягкой кожи располагаются между более хитинизированными частями и обладают либо тонкой параллельной штриховкой, либо являются в различной степени бороздчатыми или морщинистыми. В редких случаях поверхность кутикулы бывает усажена многочисленными мелкими округлыми сосочками, например, у рода *Soldanellonux*. Пористости в мягкой коже не наблюдается. Кожа полностью лишена пигмента и поэтому окраска животных зависит от окраски

просвечивающихся через кожу органов (нервной системы, кишечника и экскреторного органа) [Соколов, 1952, с. 11-12].

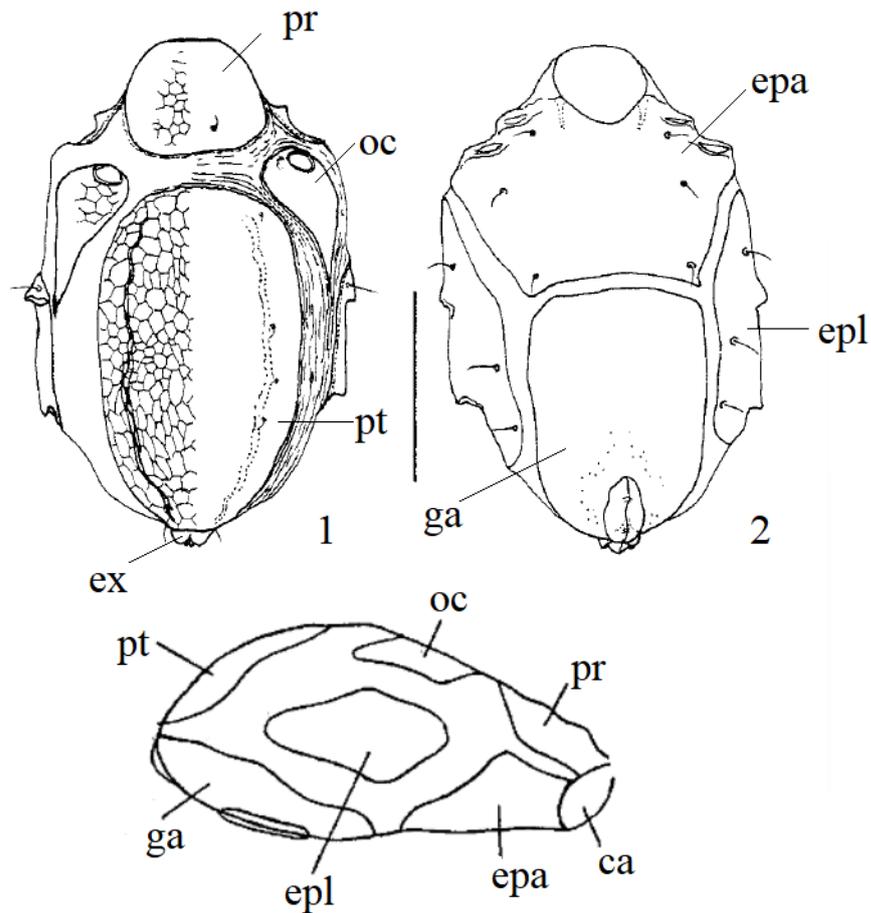


Рис. 10. Внешнее строение Halacaroidea, на примере *Copidognathus xaixaiensis* sp. nov. (Prochesë, 2017)

1 – дорсальная сторона, 2 – вентральная сторона, 3 – вид сбоку; са – камеростом; ера – передняя эпимеральная пластинка; еpl – задняя эпимеральная пластинка; ex – экскреторное отверстие; га – генитально-анальная пластинка; oc – окулярная пластинка; пр – преддорсальная пластинка.

Тело галакарид снабжено более или менее развитым хитиновым панцирем, состоящим из отдельных пластинок или щитков (рисунок 10). Расположение пластинок подчиняется одной схеме, но степень развития и размеры варьируют, в зависимости от вида или возраста. У имаго в типичных случаях наблюдается 8 пластинок – 4 дорсальных и 4 вентральных. Среди дорсальных пластинок различают 1) непарную преддорсальную пластинку (рисунок 10, пр), представляющую собой в своём переднем отделе верхнюю стенку камеростома (рисунок 10, са), то есть отверстия, в котором находится максиллярный орган;

2) непарную постдорсальную пластинку (рисунок 10, pt), являющуюся наиболее крупной из всех; 3) парные окулярные пластинки (рисунок 10, oc), располагающиеся латерально позади преддорсальной пластинки [Соколов, 1952, с. 11-12], [Procheş, с 1000-1001], [Bartsch, 1996, с 2].

Вентральную поверхность тела занимает спереди передняя эпимеральная пластинка (рисунок 10, epa), являющаяся продуктом слияния первой и второй пар эпимер и служащая для прикрепления мышц и двух передних пар ног; граница между эпимерами сохранена на некотором протяжении лишь в наружной части. В редких случаях выпадает срастание названных эпимер как по медиальной линии, так и по бокам, вследствие чего все 4 передние эпимеры лежат изолированно (например, у *Rhombognathus setosus*). Средняя часть переднего края служит нижней стенкой камеростома [Соколов, 1952, с. 12].

По бокам средней части тела располагается пара боковых или задних эпимеральных пластинок (рисунок 10, ep1), обычно заходящих своим верхним краем на дорсальную поверхность (рисунок 10, 1); каждая из них является продуктом полного срастания III и IV эпимеры соответствующей стороны и служит для прикрепления ног обеих задних пар; в редких случаях между этими эпимерами сохраняется шов или даже они могут лежать изолированно друг от друга. От заднего конца тела простирается кпереди, в промежуток между эпимеральными пластинками, непарная генито-анальная пластинка (рисунок 10, ga), несущая в своей срединной части половое отверстие, а терминально располагается экскреторное отверстие (рисунок 10, ex), которое обычно расположено на коническом возвышении, (анальный конус). Экскреторное отверстие имеет вид щели, ограниченной с боков выпуклыми хитиновыми створками. В более редких случаях (например, у *Soldanellonux monardi* и др.) генито-анальная пластинка бывает разделена в поперечном направлении на две части: более крупную — переднюю, генитальную пластинку и меньшую — заднюю, анальную [Соколов, 1952, с. 12].

Панцырные пластинки по большей части пронизаны тонкими порами или канальцами. Кроме того, поверхность пластинок обычно покрыта тонкими полигональными плоскими ямочками с утолщенным хитиновым обрамлением. В каждой ямке тесно сгруппированы поры (рисунок 11); в других случаях поры могут отсутствовать, а хитиновые обрамления пронизываются тогда более крупными канальцами [Соколов, 1952, с. 12].

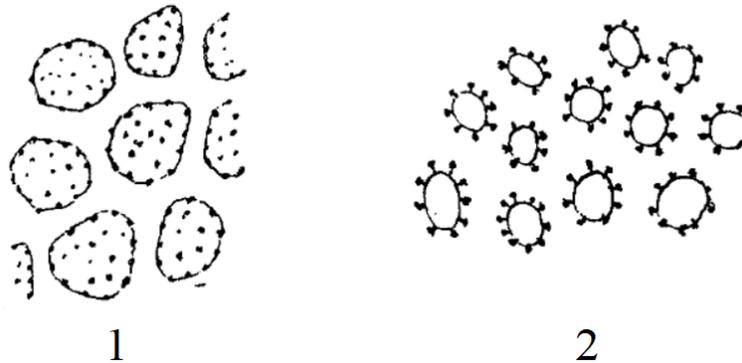


Рис. 11. Строение пор на 1 – эпимерах *Copidohnathus ushakovi*, sp.n.; 2 – на окулярных пластинках *Halacarellus puchellus*

Различного рода выпуклости в виде продорсальных полос, бугров и так далее, комбинируясь создают на поверхности пластинок определенный рисунок, играющий важную роль в систематике [Соколов, 1952, с. 13].

Помимо крупных пластинок часто наблюдаются мелкие подкожные хитиновые утолщения в виде узких полосок, узелков или небольших пластиночек, служащие для прикрепления мышц [Соколов, 1952, с. 13].

У некоторых Halacaredae наружный слой кожи сильно развит и образует гребневидные утолщения, так называемый наружный скелет [Соколов, 1952, с. 13].

Кожные железы в отличие от гидрахнидий слабо развиты или сильно редуцированы. В большинстве случаев наблюдается пара отверстий желез по бокам от анального конуса [Соколов, 1952, с. 13].

Орган осязания представлен щетинками, разбросанными по поверхности тела. Общее число их невелико, однако в расположении наблюдается

определённая закономерность. В общем, на дорсальной поверхности находятся от 4 до 6 пар туловищных щетинок, которые образуют 2 продольных ряда. Первую пару можно считать гомологом антенниформных щетинок гидрахнелл. Самцы характеризуются большим количеством щетинок, по сравнению с самками [Соколов, 1952, с. 13-14].

Глаза располагаются латерально под окулярными пластинками. С каждой стороны находятся по 2 глаза, соединенных в один двойной глаз. Благодаря черному или красному пигменту они четко выделяются на фоне абсолютно прозрачной кожи. На наружной поверхности окулярной пластинки обычно развиваются 1-2 (реже 3) округлые преломляющие свет роговицы, которые, впрочем, иногда могут отсутствовать. Помимо парных глаз, в большинстве случаев наблюдается еще и непарный фронтальный глаз, он представляет собой скопление пигмента и лишен роговицы [Соколов, 1952, с. 14].

Максиллярный орган (рисунок 12, 1—2) состоит из расширенной основной части (рисунок 12, do. w, ve. w) отходящего от нее кпереди или несколько косо вниз более или менее роострума (рисунок 12, r) и пары пальп (рисунок 12, P₂). Роострум представляет собой открытый дорсально желоб, по которому скользят хелицеры. Основная часть максиллярного органа, в отличие от таковой у гидрахнелл, замкнута на дорсальной стороне, представляя собой род короткой трубки; последняя дорсально является значительно короче (рисунок 12, do. w), чем на вентральной стороне (рисунок 12, ve. w). Латерально у переднего края основной части, по бокам роострума, развита пара сочленовых ямок для прикрепления пальп (рисунок 12, p. gr). В задней половине максиллярного органа проходят два светлых канала, продолжающихся далее в туловищный отдел и представляющих собой выводные протоки слюнных желез. Полость максиллярного органа подразделена особой хитиновой перегородкой, так называемым мандибулярным желобком, на два отдела — дорсальный и вентральный (рисунок 12, 4 m. b). В дорсальном отделе помещаются проксимальные концы хелицер, в нижнем отделе по бокам проходят мышцы,

ведущие к пальпам, а посередине находится глотка (рисунок 12, ph). Ротовое отверстие располагается на уровне основания рострума [Соколов, 1952, с. 14-15].

У заднего края мандибулярного желобка, под хелицерами, лежит пара палочковидных хитиновых образований, так называемые трахеальные плоски (рисунок 12, tr). Трахейные полоски соединены с хелицерами и наравне с мышцами участвуют в их движении [Соколов, 1952, с. 15].

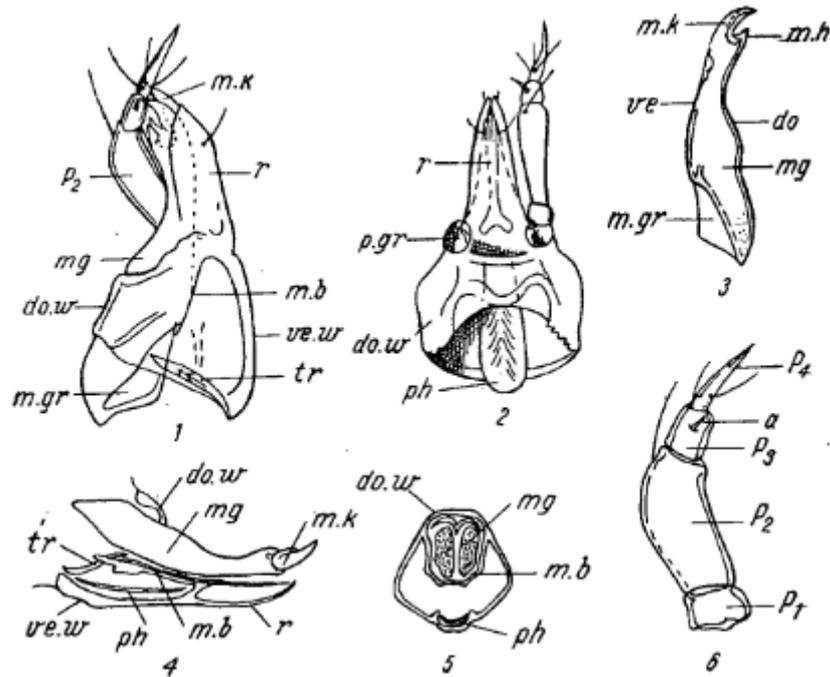


Рис. 12. Ротовые конечности Halacaroidea. 1-5 – *Halacarellus basteri* (Johnst.): 1 – максиллярный орган; 2 – максиллярный орган (вид сверху); 3 – хелицера; 4 – продольный разрез через максиллярный орган; 5 – поперечный разрез через максиллярный орган; 6 – левая пальпа. а – внутренний придаток P₃; do – дорсальный край; do. w. – дорсальная стенка максиллярного органа; m. b. – мандибулярный желобок; mg – основной членик хелицеры; m. gr – мандибулярная ямка; m. h – мандибулярная мембрана; m. k – коготок хелицеры; P₁-P₄ – членики пальпы; p. gr – сочленовная ямка пальп; ph – глотка; r – рострум; tr – трахеальные полоски; ve – вертальный край; ve. w – вентральная стенка максиллярного органа. (1-3, 6 – по Фитсу; 4, 5 – по Ломану)

Хелицеры галакарид по своему строению напоминают хелицеры гидрахнидий. Хелицеры состоят из крупного основного членика (рисунок 12, mg) и из коготкового членика или коготка (рисунок 12, m. k), который имеет вид короткого крючка и расширен у основания. Дистальный конец основного членика имеет придаток – мандибулярную мембрану (рисунок 12, m. h), расположенную напротив коготка. На заднем конце находится крупная ямка (рисунок 12, m. gr), служащая для прикрепления мышц [Соколов, 1952, с. 15-16].

Пальпы (рисунок 12, 6) чаще всего прикрепляются по бокам от основания рострума. В некоторых случаях, как, например, у *Lohmannella*, *Soldanellonyx*, они бывают смещены дорсально к медиальной линии, так, что соприкасаются своими внутренними поверхностями. У галакарид, в отличие от гидрахнидий, пальпы состоят из 4 или даже 3 члеников, P_5 подвергается сильной рудиментарности. P_1 и P_3 короткие, P_2 – сильно развит, длина P_4 варьирует в зависимости от вида. Для систематических целей имеет большое значение форма, относительная длина и наличие щетинок или шипов отдельных члеников пальп [Соколов, 1952, с. 16].

Как упоминалось ранее, ноги галакарид отличаются латеральным прикреплением к телу, причем передние 2 пары направлены вперед, а задние – назад. Длина ног сильно варьирует, но по сравнению с гидрахнидиями они более короткие. I пара ног обычно развита сильнее и мощнее чем последняя. Ноги состоят из 6 члеников: вертлуг, бедро I, бедро II, колено, голень, лапка. Лапка имеет наиболее изменчивую величину и форму и оканчивается двумя коготками. Плавательные волоски полностью отсутствуют. В систематике важную роль играют различные придадки: щетинки и шипы [Соколов, 1952, с. 16].

Мускулатура галакарид в общем построена по свойственному всем клещам плану. В туловище развита система дорсовентральных пучков, прикрепляющихся на значительном расстоянии от медиальной линии; при этом они направлены косо снизу вверх и спереди назад. В гнатосоме есть своя система разнообразных мускулов-ретракторов, протракторов, сгибателей и разгибателей. Мускулатура ног построена по единому принципу для всех членистоногих и состоит из ряда сгибателей и разгибателей каждого членика; здесь особенно выражена их поперечная полосатость [Соколов, 1952, с. 18].

Нервная система представлена мозгом, располагающимся вентрально у переднего конца тела, и отходящим от него нервными стволами. Мозг прободается пищеводом, проходящим между надглоточным и подглоточным ганглиями. От надглоточного ганглия отходят: по непарному нерву к медиальному глазу и сосательной мускулатуре, по паре нервов к боковым

глазам, хелицерам и пальпам. От подглоточного ганглия отходят 4 пары нервов, иннервирующие ноги, и еще одна пара идет к половому органу [Соколов, 1952, с. 17-18].

Пищеварительная система начинается глоткой, в которой дорсально открываются протоки слюнных желез. Далее следует пищевод, выстланный внутри хитином. Пищевод прободает нервный узел, загибается кверху и расширяется в так называемый желудок, или среднюю кишку, на границе с которой есть клапан. Желудок представляет собой мешочек, состоящий из более короткой центральной соединительной части, от которой отходят две латеральные лопасти, каждая из которых может образовывать еще выпячивания. Желудок может быть окрашен в зависимости от характера пищи. Задняя кишка, как и у гидрахнидий, отсутствует [Соколов, 1952, с. 19].

Дорсально над кишечником расположен экскреторный орган, который имеет вид удлиненного широкого мешочка, почти полностью прикрывающего медиальную часть желудка. У заднего конца тела он загибается книзу и открывается экскреторным отверстием наружу. Содержимое экскреторного органа состоит из серовато-белой жидкой массы, частью содержащей округлые тельца со слизистой структурой [Соколов, 1952, с. 19].

Настоящих органов дыхания у галакарид нет. Трахеальные полоски рассматривают как остаток трахеальной системы. Как уже упоминалось ранее трахеальные полоски не участвуют в процессе дыхания, а служат рычагами при движении хелицер. Главную роль при дыхании играют кожные покровы и поры, развитые на сильно хитинизированных частях. У пресноводных галакарид трахеальная система имеется [Соколов, 1952, с. 20].

Кровеносная система отсутствует. Её заменяет система лакун. Данная система располагается между внутренними органами и заполнена бесцветной кровяной жидкостью, в которой находятся многочисленные лейкоциты. Циркуляция кровяной жидкости осуществляется благодаря сокращению мышц и движению организма [Соколов, 1952, с. 19-20].

Половая система, по сравнению с гидрахнидиями, построена относительно просто и однообразно. Половое отверстие имеет овальную или эллиптическую форму. Оно прикрывается парой тонких половых створок, на которых могут быть расположены щетинки или шипики. У всех пресноводных форм развиты половые присоски, которые расположены либо на половых створках, либо на генитальной пластинке. Половые присоски варьируют по размеру, числу и расстоянию от полового отверстия. Под половыми створками развиваются особые органы, отвечающие генитальным щупальцам других клещей в двух пар у нимф и трех пар у имаго [Соколов, 1952, с. 20-21].

Внутренние половые органы у самок состоят из яичника, расположенного под желудком и позади его, и яйцеклада. Яичник увеличивается и оттесняет соседние органы к моменту созревания яиц. Яйцеклад представляет собой широкую трубку, на конце которой располагаются несколько лопастных придатков для проведения яйца. Общее число яиц внутри самок галакарид доходит до 20, но яйца при этом находятся на разных стадиях развития. Придатки снабжены на конце пальцевидными сосочками и крючкообразными шипиками [Соколов, 1952, с. 21].

Мужская половая система представлена парой семенников, которые имеют трубковидную изогнутую форму. Проксимальными концами они соединяются с непарным семявыносящим каналом. Клетки в дорсальной части семенников располагаются многослойно, где и происходит сперматогенез. Вентральная и латеральные стенки содержат один слой крупных слизистых клеток. Спермии перемещаются с частью секрета и лежат в заполненном секретом просвете гонады, а также в переднем отделе семявыносящего канала [Соколов, 1952, с. 21].

Как и у гидрахнидий, у галакарид развит хитинизированный пенис, просвечивающий через кожу. Размеры пениса относительно крупные по сравнению с телом [Соколов, 1952, с. 21].

Половой диморфизм отсутствует. Самки и самцы различаются главным образом лишь различием в развитии щетинок вокруг полового отверстия. Часто наблюдаются также различия в форме генитально-анальной пластинки [Соколов, 1952, с. 21].

1.7 БИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ HALACAROIDEA

Из-за латерального причленения ног галакариды могут двигаться преимущественно в одной плоскости вверх и вниз и в следствии этого могут производить только ползающие и лазающие движения. Так как плавательных волосков на ногах нет, а есть лишь щетинки мало пригодные для подобных целей, плавать они не могут. Латеральное прикрепление конечностей обеспечивает более близкое соприкосновение с субстратом за счет большой опорной площади. В сочетании с общей плоской формой тела всё это обеспечивает легкое прохождение через узкие промежутки между плотно растущими водорослями, в густых обрастаниях, в полостях губок и так далее [Соколов, 1952, с. 25].

Передвижение животного носит характер подтягивания тела более сильно развитыми передними конечностями, а задние при этом соответственно толкают тело. По-видимому, галакариды могут одинаково хорошо передвигаться как вперед, так и назад. Сами движения медленные и спокойные [Соколов, 1952, с. 25].

Пассивное распространение играет так же важную роль наравне с активным. С одной стороны, здесь подразумевается перенос при помощи течений. Это может случаться при разнесении обрывков водорослей, к которым были крепко прикреплены галакариды, в особенности это касается покоящихся стадий. Так же возможен перенос с помощью плавучего льда, в который животные могут вмерзать. Другим способом пассивного расселения могут служить другие животные. Так, например, в одном случае на двух экземплярах краба *Hyas araneus* с сильно заросшей поверхностью тела и ног было найдено до 85 экземпляров галакарид, принадлежащих к четырём различным видам [Соколов, 1952, с. 25].

Галакариды способны принимать только жидкую пищу, что подтверждает устройство их ротового аппарата. Некоторые виды являются растительноядными

(например, все *Rhombognathinae*), другие всеядны, третьи плотоядны, питающиеся разлагающимися остатками животных, яйцами беспозвоночных и даже мелкими живыми животными. Хелицерами прокалывается добыча или отдельные клетки и содержимое потребляется клещом [Соколов, 1952, с. 25-26].

Одновременно с механическим принятием пищи совершается и химическая её переработка. Для этой цели служат слюнные железы, которые открываются парным выводным протоком под базальной частью хелицер. Железы вырабатывают два вида секретов – один, служащий для наружного пищеварения, а второй – ядовитый, для умерщвления добычи [Соколов, 1952, с. 26].

Паразитизм среди галакарид явление редкое [Соколов, 1952, с. 26].

В качестве врагов в первую очередь следует упомянуть самих же галакарид, затем клещей из семейства *Parasitidae*, *Anthozoa*, гидроидов, полихет, немертин, некоторых моллюсков и рыб [Соколов, 1952, с. 26-27].

Галакариды встречаются повсеместно [Гельмбольдт, с. 2], [Bartsch, 2016, с. 533]. Учитывая их малоподвижность можно сделать вывод, что это очень древняя в геологическом плане группа организмов [Соколов, 1952, с. 27-28].

Всех галакарид, в зависимости от приуроченности к морским или пресным водоемам можно разделить на две большие экологические группы, что отражается в систематике, а именно: *Halaceridae* и *Porohalacaridae* [Соколов, 1952, с. 28].

Преимущественным местом обитания морских галакарид служит прибрежная зона до глубины 30-40 метров. Здесь наблюдаются наиболее разнообразные условия в отношении фауны и флоры, характера грунта, солености, температуры, освещения, смены отливов и приливов и течений. В своем распространении галакариды могут достигать значительных глубин, спускаясь в абиссальную область [Соколов, 1952, с. 28].

Пресноводные виды галакарид скорее всего являются потомками первоначально морских форм. На это указывает вся совокупность морфологических, анатомических и генетических признаков, а также наличие тех же двух стадии нимф между личиночной и имагинальной фазами, как у морских галакарид. Скорее всего переход от моря к пресным водам достигался с помощью геологических событий. Например, отделение от моря водоемов, которые вследствие обильного притока пресных вод постепенно опреснялись и становились, таким образом, центрами приспособления, откуда уже совершилась фактическая иммиграция приспособившихся форм в современные водоемы [Соколов, 1952, с. 28].

1.8 МЕТОДЫ СБОРА И ХРАНЕНИЯ КЛЕЩЕЙ

Для сбора водяных клещей используются различные методы. Методы сбора напрямую зависят от характера и типа водоема. При исследовании мелких заросших водоемов (лужи, болота, пруды, прибрежные участки водохранилищ и озер) используют обыкновенный гидробиологический сачок. Водоемы или участки, лишенные растительности, удобнее облавливать гидробиологическим скребком, которым срезается поверхность грунта. Содержимое пробы промывается и помещается в емкости с водой (самое простое и удобное – ведро с крышкой), а затем просматривается невооруженным глазом на белом фоне или под биноклем. Клещей выбирают пипеткой или пинцетом и помещают в пронумерованные банки или пробирки. На больших глубинах клещей стоит отлавливать дночерпателями различных конструкций, салазочными травами или драгами.

В проточных водоемах гидрахнидий собирают с помощью гидробиологических скребков, дрейфовых ловушек или бентометров. Очень результативным способом является качественный сбор материала в мелких водотоках методом взмучивания грунта перед погруженным в воду сачком, планктонной сеткой или гидробиологическим скребком.

После разбора проб приступают к приготовлению препаратов из свежего материала или фиксируют клещей для длительного хранения. Наиболее подходящим средством для фиксации гидрахнидий является жидкость Удеманса, которая состоит из 87 частей 70% спирта, 8 частей уксусной кислоты и 5 частей глицерина. При ее отсутствии можно воспользоваться формалином или 70%-ным спиртом. Клещей удобнее хранить в полиэтиленовых пробирках (не повреждаются при транспортировке), снабдив их этикетками и запечатав парафином [Тузовский, 1990, с. 9].

Постоянные препараты готовят, помещая клещей в жидкость Фора – Берлезе, которая состоит из следующих компонентов: хлоргидрат – 200, дистиллированная вода – 50, гуммиарабик или вишневый клей – 30, глицерин –

20. При изготовлении препарата отделяют ротовые органы и располагают их так, чтобы педипальпы и хелицеры можно было рассматривать в профиль. При наличии свежего материала удаляют вначале ротовой аппарат, следом накрывают клеща покровным стеклом и выдавливают внутренности в направлении от заднего конца тела к переднему. После данной процедуры кутикулу очищают препаровальными иглами, промывают в воде или 70%-ом спирте и монтируют на предметном стекле вместе с ротовыми частями. Если материал хранился в фиксирующей жидкости, то сначала следует разрезать клеща по боковой линии, очистить кутикулу от внутренностей, промыть и затем смонтировать ротовые органы, дорсальную и вентральную части на одном предметном стекле. Готовые препараты следует хранить в горизонтальном положении в специальных ящиках, коробках, боксах или на планшетах. По мере просыхания и образования воздушных полостей следует добавлять консервирующую жидкость и удалять пузырьки воздуха [Тузовский, 1990, с. 9-10].

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Заповедник «Малая Сосьва» расположен в Северном Зауралье на территории Западно-Сибирской равнины в пределах 61 град. 45 мин. – 62 град. 25 мин. северной широты и 63 град. 40 мин. – 64 град. 45 мин. Восточной долготы. Протяженность территории заповедника с юга на север составляет около 85 км, с запада на восток в средней части – 23 км, а в наиболее широкой южной части – около 50 км [Васин, Васина, с. 4].

Заповедник находится в Кондо-Сосьвинской среднетаежной провинции Обь-Иртышской физико-географической области. По геоморфологическому районированию Сосьвинского Приобья заповедник охватывает морфоструктурное поднятие Малососьвинский амфитеатр, принадлежащее Северо-Сосьвинской возвышенности, и аккумулятивную равнину Нижне-Обской впадины [Васин, Васина, с. 4].

Территория заповедника характеризуется в целом расчлененным рельефом, значительным врезом речных долин, развитой речной системой. Равнинные места чередуются с возвышенностями, так называемыми увалами. Максимальная высота в заповеднике – 154 м над уровнем моря. Избыточное увлажнение связано преимущественно с плоскими формами рельефа, депрессиями, тяжелыми почвообразующими породами [Васин, Васина, с. 4].

Мерзлота в районе заповедника встречается в настоящее время только в торфяниках. Под болотными грядами встречаются линзы длительносезонной мерзлоты [Васин, Васина, с. 4].

Территория заповедника расположена в бассейне р. Малая Сосьва – правого притока р. Северная Сосьва, которая впадает в р. Обь. Общая протяженность реки около 600 км, из которых 300 км ее среднего и верхнего течения находится в пределах заповедника. Русло реки извилистое с многочисленными валунно-галечными перекатами. Некоторые речные петли почти смыкаются концами, образуя узкие перешейки. Некоторые каменистые

перекаты в малую воду бурные и опасные. На реке довольно часто встречаются песчаные заносы. В результате речной эрозии на Малой Сосьве и некоторых ее притоках часто происходит подмывание берегов, и нередко образуются крутые, иногда отвесные, обрывы в десятки метров. Некоторые из них называются «горами» и даже имеют свои названия – Васькина Гора, Гора Тунх-Вещ, Белая Гора [Васин, Васина, с. 4-5].

Многочисленные правые притоки Малой Сосьвы берут начало на водоразделе с Кондой, из которых самые крупные реки Ем-Еган, Потлох, Него-Супр-Еган, Онжас, Сотэ-Еган. Левыми притоками Малой Сосьвы в пределах заповедника являются Ян-Еган, Большой и Малый Вошлынг-Еган, Узюм-Еган, Рось-Еган и др. Многочисленные реки, речки и ручьи, озера и старицы образуют густую водную сеть заповедника [Васин, Васина, с. 5].

Климат континентальный, достаточно влажный, формирующийся под воздействием одновременного проявления океанических и континентальных воздушных масс, под влиянием интенсивной циклонической деятельности. По многолетним данным метеостанции «Хангокурт» средняя годовая температура воздуха составляет $-2,4^{\circ}\text{C}$, а средняя максимальная $+3,3^{\circ}\text{C}$ и средняя минимальная $-8,1^{\circ}\text{C}$. Наиболее характерной чертой проявления континентального климата является яркая контрастность сезонных явлений. Зима суровая и продолжительная с сильными ветрами и метелями. В конце весны и начале лета характерны возвраты холодов. Лето короткое, довольно теплое с возможными заморозками и повторяющимися периодами сухости. Осень ранняя, с инеями в августе и первым снегопадом в сентябре. Средняя годовая сумма осадков 500,2 мм. Период устойчивого снежного покрова составляет 184 дня (с 23.10 по 25.04), безморозный период (от последнего заморозка весной до первого осенью) – 90 дней (с 6.06 по 4.09) [Васин, Васина, с. 6].

Почвенный покров сложный и мозаичный по составу. Наиболее распространенными почвами являются подзолы иллювиально-железистые

средние, болотные верховые торфянисто-глеевые и глееземы таежные слабоподзоллистые [Васин, Васина, с. 6].

Район исследований приурочен к четырём кордонам заповедника Малая Сосьва:

1. кордон Белая Гора (N 61°47'25.9" E 64°31'00.1"),
2. кордон Западный (N 61°54'70" E 63°41'87.9"),
3. кордон Хангокорт (N 61°57'34,1" E 64°14'23,2"),
4. кордон Шухтунгорт (N 62°21'56,9" E 64°05'12,3")

Для исследования были выбраны основные типы водных объектов в пойменной зоне реки Ем-Еган (Нижнеобский бассейновый округ) и реки Малая Сосьва (бассейн Оби).

Всего было исследовано 39 наиболее типичных для данной местности водных объектов: озера, старица, временные водоемы, осоково-сфагновые и пушицево-сфагновые низинные болота, и реки.

Для проведения дальнейшего анализа мы сочли возможным объединить исследованные водоемы в несколько групп, при этом внутри групп фауна клещей оказалась схожей. Было выделено пять групп водоемов:

I. Материковые озера (n = 6). Площадь составляла примерно от 0,075 до 2 км² с небольшим количеством высшей водной растительности (кубышка), чистой водой и песчаными грунтами. Максимальная глубина озер до 11 м.

II. Пойменные водоемы (n = 18). Были изучены различные старицы рек Малая Сосьва, Ёва-Еган и Ем-Еган. Характеризовались песчаным грунтом и чистой водой, у берега развит осоковый пояс.

III. Временные водоемы (n = 6). Малые неглубокие водоемы, обильно заросшие растительностью (осока, калужница болотная, касандра болотная) и мхами.

IV. Осоково-сфагновые, сабельниково-осоково-сфагновые и пушицево-сфагновые болота ($n = 7$). Эвтрофного типа, глубина в большинстве случаев составляет 20-50 см. Также занимают берега озер.

V. Реки Малая Сосьва и Ёва-Еган, характеризовались песчаным дном и чистой водой.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛИ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пробы водяных клещей отбирали с 20 июня по 3 июля 2017 г., с 23 мая по 2 июня 2018 года и с 6 июля по 14 июля 2019 года. Всего за 3 года было исследовано 39 водных объектов из которых отобрано 84 пробы и извлечено 613 экземпляров водяных клещей.

Для отбора проб использовали стандартные гидробиологические методы. Гидробиологическим скребком, облавливали водоем от поверхности до дна с захватом верхней части грунта (площадь около 3 м²).

Пробы фиксировали 70% этиловым спиртом, после чего разбирали в лаборатории под стереомикроскопом Stemi DV4 (Karl Zeiss). Для определения клещей их препарировали. Для этого особь помещали в каплю консервирующей жидкости на предметном стекле под стереомикроскопом спинной поверхностью вниз. При помощи препаровальной иглы выдирали гнатосому из выемки, образованной передним краем первой пары эпимер. Затем от гнатосомы отделяли пальпы. Для изучения структуры кожи, эпимер и полового органа особь разрезали надвое и удаляли все внутренности. Для этого экземпляр под стереомикроскопом кладут на бок и разрезают тонким скальпелем по боковой линии. После разрезания все внутренности осторожно удаляли тонкой иглой. Затем отпрепарированную особь заливали в тотальные препараты в жидкости Фора-Берлезе [Толстикова, с 3].

Определение проводили под микроскопом Karl Zeiss Axio Lab A1 с помощью следующих определителей:

Соколов, 1940; Di Sabatino et al., 2008, 2010; Тузовский, 1990; Тузовский, 1997а; Определитель..., 1997; Gerecke, 2016; Соколов, 1952; Tuzovsky, 2011; Tuzovskij, 2013; Tuzovsky, 2015.

Данные по экологическим преферендумам видов и их географическому распространению брали из следующих источников:

Соколов, 1940; Тузовский, 1990; Cook, 1970; Di Sabatino et al., 2008, 2010.

Для построения дендрограмм фаунистического сходства использовали метод одиночного присоединения на основе расчета коэффициента Сёренсена в программе PAST 3.01.

ГЛАВА 4. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

4.1 ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ФАУНЫ ВОДЯНЫХ КЛЕЩЕЙ
ИССЛЕДОВАННЫХ ВОДОЕМОВ

Всего в результате исследования было выявлено 48 видов водяных клещей из 12 семейств (таблица 1). Из найденных видов следует отметить 2 вида галакарид. Галакариды в морях занимают доминирующее положение в мейобентосе [Столбов, Попова, с. 220], [Гельмбольдт, с. 2], хотя в пресных водоемах они достаточно редки. Вид *Porolohmannella violacea* наиболее широко распространён в России и встречается в разнообразных открытых водоёмах и сфагновых болотах [определитель..., 1997, с. 37]. Этот вид был отмечен в большинстве болот и в старице (таблица 1). Второй встреченный нами вид галакарид *Soldanellonux monardi*, был обнаружен только в 4 группе (болота), но из литературных данных известно, что встречается в разнообразных водоёмах на глубине до 3 метров [Соколов, 1952 с. 185].

Наиболее богато в видовом составе было семейство *Pionidae* (31% общего видового богатства клещей). Наименее богаты видами семейства *Hydrodromidae*, *Atractideidae*, *Mideidae* и *Mideopsidae* представленные каждое одним видом (таблица 1).

Количество видов водяных клещей колебалась от 2 видов в V группе (реки) до 28 видов во II группе (старицы) (таблица 1).

В четырех группах водоемов был встречен вид *Limnochares aquatica*, который является обычным представителем в стоячих и отчасти текущих водоёмах [Соколов, 1940, с. 58].

Таксономический состав водяных клещей в исследуемых водоёмах

Список видов	Группы водоемов				
	I	II	III	IV	V
Семейство Limnocharidae					
<i>Elais</i> sp.		*			
<i>Limnochares aquatica</i> (Linnaeus, 1758)	*	*	*	*	
Семейство Hydrodromidae					
<i>Hydrodroma despiciens</i> (Muller, 1776)	*				
Семейство Hydryphantidae					
<i>Parathyas barbiger</i> a (Viets, 1908)			*		
<i>Parathyas bruzelii</i> (Lundblad, 1926)			*		
<i>Parathyas dirempta</i> (Koenike, 1912)			*		
Семейство Lebertiidae					
<i>Lebertia (mixolebertia) dubia</i> (S. Thor, 1899)		*			
<i>Lebertia (pilolebertia)</i> sp.		*			
<i>Oxus nodigerus</i> (Koenike, 1898)		*			
<i>Oxus oblongus</i> (Kramer, 1879)	*				
<i>Oxus</i> sp.1					*
<i>Oxus</i> sp.2	*				
<i>Oxus</i> sp.3				*	
Семейство Atractideidae					
<i>Atractides robustus</i> (Sokolow, 1940)					*
Семейство Limnesiidae					
<i>Limnesia maculata</i> (O.F.Muller, 1776)	*	*			
<i>Limnesia media</i> (Tuzovskij, 1997)		*			
<i>Limnesia connata</i> Koenike, 1895	*	*			
<i>Limnesia curvipalpis</i> Tuzovskij, 1997		*			
<i>Limnesia koenikei</i> Piersig, 1894	*	*	*		
Семейство Unionicolidae					
<i>Neumania callosa</i> (Koenike 1895)		*			
<i>Neumania</i> sp.	*				
<i>Unionicola crassipes</i> (O.F.Muller, 1776)	*	*			
<i>Unionicola gracilipalpis</i> (Viets, 1908)	*	*			
Семейство Pionidae					
<i>Forelia liliacea</i> (Müller, 1776)	*			*	
<i>Forelia variegator</i> (Koch, 1837)		*			
<i>Piona alpicola</i> (Neuman, 1880)		*			
<i>Piona carnea</i> (Koch, 1836)	*	*	*		
<i>Piona coccinea</i> (Koch, 1836)	*	*			
<i>Piona conglobata</i> (C.L. Koch, 1836)	*	*			
<i>Piona dispersa</i> (Sokolow, 1926)	*				
<i>Piona inflata</i> (Sokolow, 1927)			*		

Список видов	Группы водоемов				
	I	II	III	IV	V
<i>Piona pusilla</i> (Neumann, 1875)		*			
<i>Piona rotundoides</i> (S.Thor, 1897)		*			
<i>Piona stjordalensis</i> (S. Thor, 1897)		*			
<i>Piona variabilis</i> (Koch, 1836)		*		*	
<i>Pionacercus tundrosus</i> Tuzovskij, 2001			*	*	
<i>Tiphys scaurus</i> (Koenikei, 1892)		*			
<i>Tiphys ornatus</i> Koch, 1836		*			
Семейство Mideidae					
<i>Midea orbiculata</i> (O.F. Müller, 1776)	*				
Семейство Mideopsidae					
<i>Mideopsis orbicularis</i> (Müller, 1776)	*				
Семейство Arrenuridae					
<i>Arrenurus albator</i> (O.F. Müller, 1776)	*				
<i>Arrenurus buccinator</i> (O.F. Müller, 1776)		*			
<i>Arrenurus crassicaudatus</i> Kramer, 1875		*			
<i>Arrenurus neumani</i> Piersig, 1895	*				
<i>Arrenurus sinuator</i> (O.F.Müller, 1776)	*				
<i>Arrenurus stecki</i> (Koenike, 1894)		*		*	
Halacaroidea					
Семейство Halacaridae					
<i>Porolohmannella violacea</i> (Kramer, 1879)		*		*	
<i>Soldanellonyx monardi</i> (Walter, 1919)				*	
Видовое богатство	20	27	8	8	2

I - Материковые озера; II - пойменные водоемы; III - временные водоемы; IV - осоково-сфагновые, сабельниково-осоково-сфагновые и пушицево-сфагновые болота; V - реки Малая Сосьва и Ёва-Еган.

4.2 ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ФАУНЫ ВОДЯНЫХ КЛЕЩЕЙ В ИССЛЕДУЕМЫХ ВОДОЕМАХ

Для изучения экологической структуры фауны клещей исследуемых водоемах, мы разделили изученные виды на отдельные экологические группы согласно литературным источникам. Среди изученных клещей удалось выделить четыре группы: эврибионтов, встречающихся как в стоячих, так и в медленно текущих водоемах; стагнобионтов, характерных для стоячих вод; тельмато-полюстробионтов, обитающих во временных водоемах и болотах, и ритробионтов, обитающие в быстротоках [Прокин, 2004, с. 141], [Вшинкова].

Среди изученных видов большинство относится к эврибионтам (59,5 %). На долю стагнобионтов приходится 26,2 %. Остальные виды представлены тельмато-полюстробионтами (11,9%) и риобионтами (2,4%) (рисунок 13).

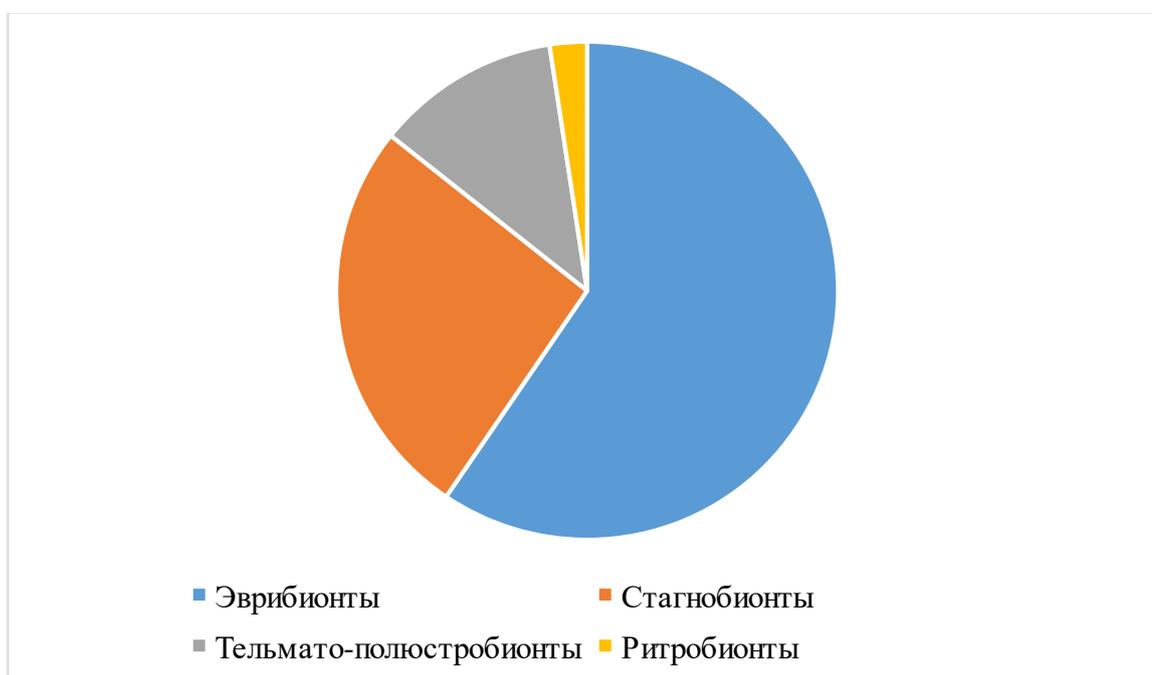


Рис. 13. Диаграмма экологической структуры фауны клещей исследуемых водоемах

В разных типах исследованных водоемов состав и экологическая структура водяных клещей различались.

В озерах (группа I) доля эврибионтов составляла 66,7 %, стагнобионты 33,3% (рисунок 14). В старицах (группа II) также присутствовали только эврибионты (69,2 %) и стагнобионты (30,8 %). В третьей группе водоёмов доля

эврибионтов снижена до 37,5 %, в тоже время растет доля тельмато-палюстробионтов (62,5 %), стагнобионтов и ритробионтов здесь не обнаружено. В болотах (группа IV) эврибионты занимают доминирующее положение и составляют 85,7 % а доля тельмато-палюстробионтов составляет 14,3 %. В реках были обнаружены виды, относящиеся только к ритробионтам.

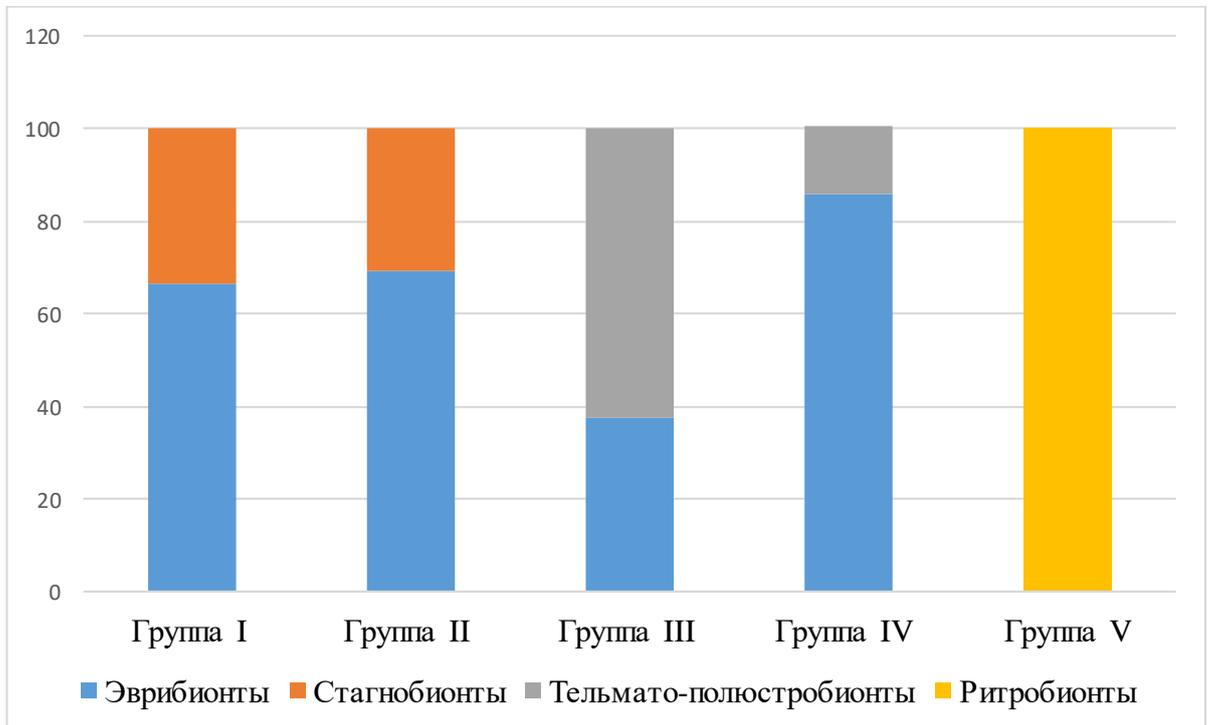


Рис. 14. Экологическая структура фауны в различных группа водоемов

I - Материковые озера; II - пойменные водоемы; III - временные водоемы; IV - осоково-сфагновые, сабельниково-осоково-сфагновые и пушицево-сфагновые болота; V - реки Малая Сосьва и Ёва-Еган.

4.3 КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВОДЯНЫХ КЛЕЩЕЙ В ИССЛЕДОВАННЫХ ВОДОЕМАХ.

Клещи были встречены во всех исследованных водоемах. Наибольшей встречаемостью обладал вид *Piona carnea* (33,3 %) и *Limnesia koenikei* (23,1 %) (таблица 2). По численности же преобладали *Piona coccinea* (19,33 экз/м²) и *Piona pusilla* (15,17 экз/м²). Редкими, то есть представленными небольшим количеством экземпляром в одном водоеме были 21 вид.

В материковых озерах (группа I) Общая численность клещей составила 64,26 экз/м² (таблица 2). Наибольшей встречаемостью в этой группе отличались *Limnochares aquatica*, *Limnesia maculata* и *Unionicola gracilipalpis* по 50 % каждый вид.

Самые высокие показатели видового богатства отмечены в старицах (группа II) (таблица 1), но виды по количественным характеристикам были немногочисленны, отличался только *Piona pusilla* (15,17 экз/м²). Общая численность клещей в этой группе составила 51,14 экз/м² (таблица 2). Высокие показатели встречаемости для данной группы отмечены для эврибионтного вида *Piona carnea* и составляли 44,4 %.

Во временных водоёмах (группа III) видовое разнообразие клещей было невысоким, возможно это связано с тем, что пробы отбирались в весенний период, когда и численность, и видовое разнообразие клещей не столь высоки по сравнению с летним периодом. Общая численность клещей составляла 14,4 экз./м² (таблица 2). преобладал вид *Parathyas bruzelii* и по частоте встречаемости, и по численности. *Parathyas bruzelii* является типичным представителем весенней фауны. Представители данного рода достаточно устойчивы к пересыханию водоемов, им хватает минимального количества воды в мхе или осадке на дне чтобы вести нормальную жизнедеятельность [Zawal, 2018].

Частота встречаемости (%) и средняя численность (экз./м²) водяных клещей

Вид	Группы водоемов										Общая встречаемость, %
	I		II		III		IV		V		
	%	экз./м ²	%	экз./м ²	%	экз./м ²	%	экз./м ²	%	экз./м ²	
<i>Elais</i> sp.			5,6	0,33							2,6
<i>Limnochares aquatica</i> (Linnaeus, 1758)	50	3,9	22,2	0,41	16,7	0,33	42,8	1,1			20,5
<i>Hydrodroma despiciens</i> (Muller, 1776)	16,7	1,33									2,6
<i>Parathyas barbiger</i> (Viets, 1908)					16,7	0,67					2,6
<i>Parathyas bruzelii</i> (Lundblad, 1926)					66,7	5,41					10,3
<i>Parathyas dirempta</i> (Koenike, 1912)					33,3	1,16					5,1
<i>Lebertia (mixolebertia) dubia</i> (S. Thor, 1899)			5,6	0,33							2,6
<i>Lebertia (pilolebertia) sp.</i>			5,6	0,33							2,6
<i>Oxus nodigerus</i> (Koenike, 1898)			5,6	0,33							2,6
<i>Oxus oblongus</i> (Kramer, 1879)	16,7	2,67									2,6
<i>Oxus</i> sp.1									50	0,33	2,6
<i>Oxus</i> sp.2	16,7	0,33									2,6
<i>Oxus</i> sp.3							14,3	0,67			2,6
<i>Atractides robustus</i> (Sokolow, 1940)									50	0,67	2,6
<i>Limnesia maculata</i> (O.F.Muller, 1776)	50	2,44	5,6	0,33							10,3
<i>Limnesia media</i> (Tuzovskij, 1997)			5,6	0,33							2,6
<i>Limnesia connata</i> Koenike, 1895	33,3	5,5	5,6	0,67							7,7
<i>Limnesia curvipalpis</i> Tuzovskij, 1997			22,2	1,33							10,3
<i>Limnesia koenikei</i> Piersig, 1894	16,7	1	33,3	8,05	33,3	4,17					23,1
<i>Neumania callosa</i> (Koenike 1895)			5,6	0,33							2,6
<i>Neumania</i> sp.	16,7	0,33									2,6
<i>Unionicola crassipes</i> (O.F.Muller, 1776)	33,3	0,5	5,6	1							7,7
<i>Unionicola gracilipalpis</i> (Viets, 1908)	50	1,44	22,2	0,83							17,9
<i>Forelia liliacea</i> (Müller, 1776)	33,3	0,33					14,3	0,67			7,7
<i>Forelia variegator</i> (Koch, 1837)			5,6	0,33							2,6
<i>Piona alpicola</i> (Piersig, 1897)			5,6	3							2,6
<i>Piona carnea</i> (Koch, 1836)	33,3	13	44,4	2,83	50	1					33,3
<i>Piona coccinea</i> (Koch, 1836)	16,7	19,33	5,6	7,67							5,1
<i>Piona conglobata</i> (C.L. Koch, 1836)	33,3	7,83	11,1	0,5							10,3
<i>Piona dispersa</i> (Sokolow, 1926)	16,7	0,33									2,6
<i>Piona inflata</i> (Thor, 1901)					16,7	0,33					2,6
<i>Piona pusilla</i> (Neumann, 1875)			33,3	15,17							15,4
<i>Piona rotundoides</i> (S.Thor, 1897)			5,6	0,33							2,6
<i>Piona stjordalensis</i> (S. Thor, 1897)			16,7	1,44							7,7
<i>Piona variabilis</i> (Koch, 1836)			5,6	2			14,3	0,67			5,1
<i>Pionacercus tundrosum</i> Tuzovskij, 2001					16,7	1,33	14,3	0,33			5,1
<i>Tiphys scaurus</i> (Koenikei, 1892)			11,1	0,5							5,1
<i>Tiphys ornatus</i> Koch, 1836			5,6	0,33							2,6
<i>Midea orbiculata</i> (O.F. Müller, 1776)	16,7	0,33									2,6
<i>Mideopsis orbicularis</i> (Müller, 1776)	16,7	0,67									2,6
<i>Arrenurus albator</i> (O.F. Müller, 1776)	16,7	1									2,6
<i>Arrenurus buccinator</i> (O.F. Müller, 1776)			11,1	0,67							5,1
<i>Arrenurus crassicaudatus</i> Kramer, 1875			5,6	0,33							2,6
<i>Arrenurus neumani</i> Piersig, 1895	16,7	0,33									2,6
<i>Arrenurus sinuator</i> (O.F.Muller, 1776)	16,7	1,67									2,6
<i>Arrenurus stecki</i> (Koenike, 1894)			5,6	0,33			14,3	0,67			5,1
Halacaroidea											
<i>Porolohmannella violacea</i> (Kramer, 1879)			5,6	0,33			85,7	7			17,9
<i>Soldanellonyx monardi</i> (Walter, 1919)							28,6	5			5,1
Общая численность клещей (экз./м²)	64,26		51,14		14,4		16,11		1		

В четвертой группе водоёмов (осоково-сфагновые и пушицево-сфагновые болота) общая численность клещей также была невысока преобладал вид *Porolohmannella violacea*, который был встречен в 6 из 7 водоемах. Этот вид преобладал и по частоте встречаемости (85,7 %) (таблица 2).

В реках (группа V) обнаружено всего 2 риофильных вида. По количественным показателям преобладал *Atractides robustus* (0,67 экз./м²) (таблица 2). Виды рода *Atractides* отличаются большим распространением в северном полушарии [Pesic, Smit].

4.4 БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВОДЯНЫХ КЛЕЩЕЙ В ИССЛЕДОВАННЫХ ВОДОЕМАХ

Наиболее сходными по фауне клещей (рисунок 15), оказались I и II группы водоёмов – материковые озера, отличающиеся относительно стабильным режимом и старицы с песчаным грунтом и чистой водой. Фаунистический состав в болотах и временных водоёмах (группы III и IV) так же был сходен, так как в данных местах обитания населяет сходная в экологическом плане фауна, способная выживать длительное время при пересыхании водоёмов. Сходство между этими парами групп тоже было велико. V же группа водоёмов абсолютно отличилась от остальных, так как в реках наиболее специфическая фауна из-за течения. Сходство между V группой водоёмов и другими группами была равна нулю, что свидетельствует о независимом формировании фаунистических комплексов клещей.

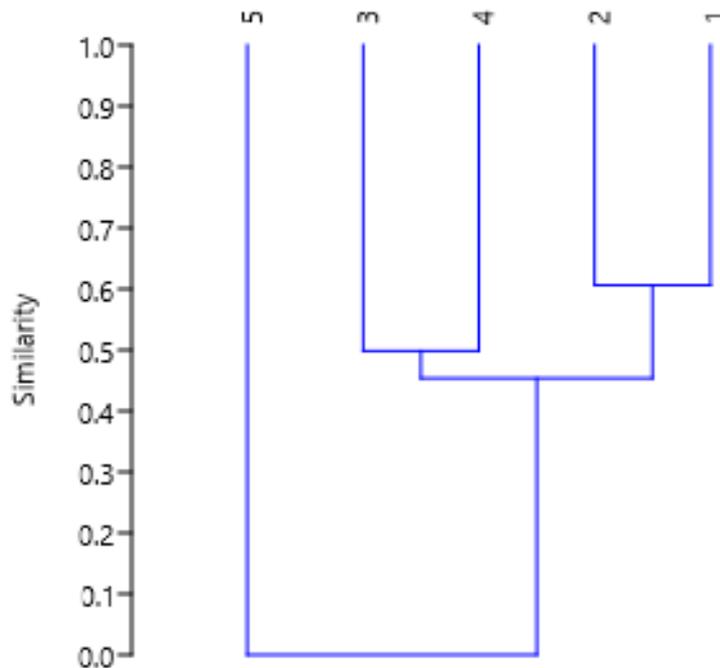


Рис. 15. Дендрограмма фаунистического сходства таксонов водяных клещей водоёмов разных типов (на основе коэффициента Сёренсена)

ВЫВОДЫ

1. В результате проведенных исследований в заповеднике Малая Сосьва было выявлено 48 видов водяных клещей из 11 семейств.
2. Большая часть выявленных видов водяных клещей являются эврибионтами, населяющими разнообразные стоячие и слабопроточные водоемы.
3. По числу видов и количественному развитию преобладали представители семейства *Pionidae* и рода *Piona*, которые доминировали в большинстве водоемов
4. Клещи были встречены во всех исследованных водоемах, наибольших показателей численности и видового богатства они достигали в озерах с чистой водой и песчаными грунтами.
5. По видовому сходству наиболее близки друг с другом материковые озера и пойменные водоемы. Фауны водяных клещей временных водоемов и болот, а также рек отличались наибольшей специфичностью видового состава, а также наиболее низкой численностью.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Abe H., Ohtsuka Y., Ohba S. Water mites (Acari: Hydrachnidae) parasitic on aquatic hemipterans in Japan, with reference to host preferences and selection sites // *International Journal of Acarology*. Vol. 41. Is.6. 2015. P. 494-506
2. Bartsch I. Arhodeoporus, Camactognathus, Plegadognathus, and Winlundia (Acari: Halacaridae), re-evaluation and geographical distribution // *Acarologia*. Vol. 57. France, 2016. P. 533-571.
3. Bartsch I. Halacarines (Acari: Halacaridae) from Rottneest Island, Western Australia: the genera *Agauopsis* Viets and *Halacaropsis* gen. novo // *Records of the Western Australian Museum* Vol. 18. 1996. P. 1-18.
4. Bartsch I. Halacaroida (Acari): a guide to marine genera // *Organisms Diversity Evolution*. Vol. 6. Is. 2. 2006. P. 125
5. Blattner L., Gerecke R., Fumetti S. Hidden biodiversity revealed by integrated morphology and genetic species delimitation of spring dwelling water mite species (Acari, Parasitengona: Hydrachnida) // *Biomedcentral*: [сайт]. 2019 URL: <https://doi.org/10.1186/s13071-019-3750-y> (дата обращения 13.05.2019).
6. Bonn A. Increased fluctuating asymmetry in the damselfly *Coenagrion puella* is correlated with ectoparasitic water mites: implications for fluctuating asymmetry theory // *Oecologia*. Vol. 108. 1996. P. 596-598.
7. Chelicerata: Acari II Süßwasserfauna von Mitteleuropa. / A. Di Sabatino, R. Gerecke, T. Gledhill, H. Smit // Heidelberg: Spektrum Akadem. Verlag. 2010. P. 234.
8. Chelicerata: Acari III. Süßwasserfauna von Mitteleuropa / R. Gerecke, T. Gledhill, V. Pesic, H. Smit. München: Library of Congress. 2016. P. 429.
9. Cook D.R. Water mites of the genus *Stygomomonium* in North America (Acarina, Momoniidae) // *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 1968. Vol. 70, № 3. P. 210-224.
10. Di Sabatino A, Gerecke R, Martin P. The biology and ecology of lotic water mites (Hydrachnida) // *Freshw Biol*. 2000. P. 47–62.
11. Di Sabatino A. Boggero A., Miccoli F.P., Cicolani B. Diversity, distribution and ecology of water mites (Acari: Hydrachnida and Halacaridae) in high Alpine lakes

- (Central Alps, Italy) // *Experimental & Applied Acarology*. Leiden: Backhuys Publishers. Vol. 34. 2002. P. 199-210.
12. Di Sabatino A., Smit H., Goldschmidt T. Global diversity of water mites (Acari, Hydrachnidia; Arachnida) in freshwater // *Hydrobiologia*. 2008. Vol. 595. P. 303-315.
 13. Edwards D.D., Vidrine M.F. Host specificity among *Unionicola* spp. (Acari: Unionicolidae) parasitizing freshwater mussels // *Journal of Parasitology* Vol. 92. № 5. 2006. P. 977-985.
 14. Gerecke R. Systematische, faunistische und ökologische Untersuchungen an Wassermilben aus Sizilien, unter Berücksichtigung anderer aquatischer Invertebraten. *Lauterbornia*. 1991. P. 1–303.
 15. Gerecke R. The water mites of the genus *Atractides* Koch, 1837 (Acari, Hydrachnidia: Hygrobatidae) in Corsica and Sardinia // *Zoosystema* 36 (4). 2014. P. 735-759.
 16. Gerecke R. Untersuchungen über Wassermilben der Familie Hydryphantidae (Acari, Actinedida) in der Westpaläarktis, II. Die Wassermilben der Familie Goldschmidt T. Studies on Latin American water mites of the genus *Torrenticola* Piersig (Torrenticolidae, Hydrachnidia, Acari) // *Zool. J. Linn. Soc.* 2007. Vol. 150. P. 443-678.
 17. Gerecke, R. Süßwassermilben (Hydrachnella) Ein Hydrachnellae mit einer einführenden Übersicht über die im Wasservorkommen den Milben // *Laeterbornia*. Vol. 18. 1994. P. 1-84.
 18. Gledhill, T. Water mites – predators and parasites // *Freshwater biological association*. № 53. 1985. P. 45-60.
 19. Goldschmidt T. Water mites (Acari, Hydrachnidia): powerful but widely neglected bioindicators – a review // *Neotropical Biodiversity*. Vol. 2. No. 1. 2016. P. 12–25.
 20. Goldschmidt T., Koehler G. New species of the *Hygrobat*es salamandarum-group (Acari, Hydrachnidia, Hygrobatidae) from Southeast Asia // *Zool. Anz*. Vol. 246. № 2. 2007. P. 73-89.

21. Lanciani C. The Influence of Parasitic Water Mites on the Instantaneous Death Rate of Their Hosts // *Oecologia*. Vol. 44 (1). 1979. P.60-62.
22. Matveev V. F., Martinez C. Can water mites control populations of planktonic Cladocera // *Hydrobiologia*. Vol. 198. N. 1. 1990. P. 227-231.
23. Pesic V., Smit H. A new species of *Atractides* Koch, 1837 (Acari, Hydrachnidia, Hygrobatidae) from Ethiopia, with a discussion on the biodiversity of the genus *Atractides* in the Afrotropical region. // *ZooKeys*. Vol. 86. 2011. P. 1-10.
24. Procheş, Ş. New species of Copidognathinae (Acari: Halacaridae) from southern Africa // *Journal of Natural History*. Vol. 36. 2002. P. 999-1007.
25. Smit H. Two new water mite species from New Zealand (Acari: Hydrachnidia) // *Zootaxa*. N61. 2002. P. 1-10.
26. Smit H., Van der Hammen H. A remarkable assemblage of water mites in quagfens and carr in The Netherlands (Acari: Hydrachnellae) // *Ent. Ber., Amst.* Vol. 56. 1996. P. 28-32.
27. Smit H., Van Der Hammen H. Atlas van de Nederlandse water mites (Acari: Hydrachnidia) // *Nederlandse Faunistische Mededelingen*. Vol. 13. 2000. P. 1-272.
28. Smith B.P. Host-parasite interaction and impact of larval water mites on insects // *Ann. Rev. Entomol.* 1988. Vol. 33. P. 487-507.
29. Smith B.P. Loss of larval parasitism in parasitengonine mites // *Exp. Appl. Acarol.* Vol. 22. 1998. P. 187-199.
30. Tuzovskij P.V. Water mites of the genus *Pionacercus* Piersig, 1894 (Acari: Hydrachnidia, Pionidae) in Russia // *Amurian zoological journal*. Vol. 3. 2013. P. 256-278.
31. Tuzovsky P.V. Water mites of the genus *Hydrodroma* Koch, 1837 (Acari: Hydrachnidia, Hydrodromidae) in Russia // *Acarina*. Vol. 23. 2015. P. 25-39
32. Tuzovsky P.V. Water mites of the genus *Tiphys* Koch, 1836 (Acariformes: Pionidae) in Russia // *Acarina*. Vol. 19. 2011 P. 113-212
33. Water mites (Acari, Hydrachnidia) of riparian springs in a small lowland river valley: what are the key factors for species distribution? / Zawal A, Stryjecki R, Buczyńska E, [et. al.] // *Europe PMC [сайт]* <https://europepmc.org/Peerj>. 2018.

34. Young W.C. Ecological distribution of Hydraearina in north central Colorado // Amer. Midi. Nat. 1969. Vol. 82. P. 367-401.
35. Zawal A. The role of insects in the dispersion of water mites // Acta Biol Univ Daugavp. 2003. P. 9–14.
36. Алешина О.А., Янкова Н.В. Зообентос. Природа биостанции Тюменского государственного университета «Озеро Кучак»: Монография. Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2005. 112 с.
37. Бей-Биенко, Г.Я. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип // Журнал общей биологии. 1966. Т.27. № 1. С. 5-21.
38. Водные клещи (Acari, Hydracarina) ландшафтного заказника «Ольманские болота» (Белоруссия) / Е. Бесядка, М. Цихоцка, М.Д.Мороз, Ю.Ф. Мухин // Энтомологическое обозрение. 2005. Т.84, вып. 1. С. 223-226.
39. Вайнштейн Б.А. Определитель личинок водяных клещей Л.: Наука, 1980. 238 с.
40. Винарский М.В., Каримов А.В. Брюхоногие моллюски (Gastropoda) водоемов заповедника «Малая Сосьва» (Западная Сибирь) // Ruthenica. 2015. Т. 25. № 2. С. 25-35.
41. Введение в биомониторинг пресных вод: Учебное пособие для студентов направления подготовки 05.03.06. Экология и природопользование (бакалавриат) / Т.С. Вшивкова, Н.В. Иваненко, Л.В. Якименко, К.А. Дроздов. Владивосток: Изд-во ВГУЭС, 2019. 214 с.
42. Гельмбольдт М.В. Морські кліщі (Halacaridae: Acari) північно-західної частини чорного моря: видова різноманітність та екологія: спеціальність 03.00.17 Гідробіологія: автореферат дис. канд. биол. наук. Севастополь, 2002. 17 с.
43. Загузова Т.В. Бентосток притоков реки Малая Сосьва // Водные экосистемы Урала, их охрана и рациональное использование: информационные материалы. Свердловск: Ин-т экологии растений и животных // Свердловск, 1986. С. 49.

44. Загузова Т.В. Дрифт в ручьях - притоках р. Малая Сосьва // Экологические системы Урала: изучение, охрана, эксплуатация: тез. докл. областной молодежной научно-практической школы-конференции, 16-21 марта, 1987 г. Свердловск, 1987. С. 40-43
45. Загузова Т.В. Пиявки Кондо-Сосьвинского Приобья // Водные экосистемы Урала, их охрана и рациональное использование: Информационные материалы. Свердловск: АН СССР, УрО, Всесоюзное гидробиологическое общество, Ин-т экологии растений и животных. 1989. С. 42.
46. Васин А.М., Васина А.Л. Научно-популярное издание. Государственный природный заповедник «Малая Сосьва». Советский: Изд. «Ассорти». 2016. 214 с.
47. Одум Ю. Основы экологии пер. с англ. М.: Мир, 1975. 733 с.
48. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Том 3. Паукообразные. Низшие насекомые / Жильцова Л.А., Канюкова Е.В., Ключе Н.Ю. [и др.]. Санкт-Петербург, 1997. 444 с.
49. Олексив И.Т. Показатели качества природных вод с экологических позиций. Львов: Свит, 1992. 232 с.
50. Прокин А.А., Голуб В.Б. Зоогеографические и экологические особенности фауны водных клопов и водомерок (Heteroptera) среднерусской лесостепи // Фауна, вопросы экологии, морфологии и эволюции амфибиотических и водных насекомых России: матер. II Всеросс. симпоз. по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж, 2004. С. 139–147.
51. Соколов И.И. Фауна СССР. Паукообразные. Водяные клещи (Часть II: Halacarinae). М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 5. Вып. 5. 201 с.
52. Соколов И.И. Фауна СССР. Паукообразные. Hydracarina – водяные клещи (Часть 1: Hydrachnellae). М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940. Т.5, Вып. 2. 511с.
53. Соколов И.И. К познанию фауны гидрахнелл Забайкалья // Известия биолого-географического НИИ при Иркутском гос. Университете. 1956. Т.16, вып. 1-4. С. 185-194.

54. Столбов В.А, Попова В.В. К изучению водяных клещей (Hydrachnidia, Halacaroidea) болот подтаёжной зоны Тюменской области // Труды ИБВВ РАН, Вып. 79. 2017. С. 218-221.
55. Толстикова А.В., Петрова-Никитина А.Д. Руководство по сбору и определению акариформных клещей континентальных пресных водоемов (Часть1). Тюмень: Изд-во ТюмГУ. 1997. 19 с.
56. Тузовский П.В. Водяные клещи Кемеровской области // Биология и систематика пресноводных беспозвоночных, 1976. Вып. 34 (37). С. 70-87.
57. Тузовский П.В. Морфология и постэмбриональное развитие водяных клещей. М.: Наука. 1987а. 172 с.
58. Тузовский П.В. Определитель дейтонимф водяных клещей. М.: Наука, 1990. 238с.
59. Тузовский П.В. Водяные клещи рода *Limnesia* (Acariformes, Limnesiidae) фауны России. Тольятти: ИЭВБ, 1997а. 90 с.
60. Тузовский П.В. Водяные клещи (Hydrachnidia, Acariformes) // Биоиндикация экологического состояния равнинных рек, 2007. С. 255-261.
61. Филимонова М.О., Столбов В.А. Первые сведения о водяных клещах (Acariformes, Hydrachnidia) заповедника Малая Сосьва // Человек и север. Антропология, археология, экология. Материалы всероссийской конференции г. Тюмень, 2-6 апреля 2018 г. Вып. 4. Тюмень: ФИЦ Тюменский научный центр СО РАН. 2018. С. 586-589.
62. Янович Л.Н., Шевчук Т.В. Зараженность моллюсков (Molluska: Bivalvia: Unionidae) водяными клещами рода *Unionicola* (Acari: Hydrachnidia: Unionicolidae) на территории Украины // Гидроэнтомология в России и сопредельных странах: материалы V Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Я., 2013. С. 250-254