

ХАРКІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ В. Н. КАРАЗІНА

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

ТРОХИМЧУК РОМАН РУСЛАНОВИЧ

УДК 595.412:261+268+269.4

ДИСЕРТАЦІЯ

**СИСТЕМАТИКА ТА ЗАКОНОМІРНОСТІ ГЕОГРАФІЧНОГО ПОШИРЕННЯ
ТИХОХОДІВ (TARDIGRADA) АТЛАНТИЧНОГО ОКЕАНУ**

Спеціальність 091 – Біологія

Галузь знань 09 – Біологія

Подається на здобуття наукового ступеня доктора філософії

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

_____ Р. Р. Трохимчук

Науковий керівник: Утевський Сергій Юрійович, доктор біологічних наук, професор

Харків – 2025

АНОТАЦІЯ

Трохимчук Р. Р. Систематика та закономірності географічного поширення тихоходів (*Tardigrada*) Атлантичного океану. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії 091 «Біологія» – Міністерство освіти і науки України. – Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна, Харків, 2025.

Дисертація присвячена дослідженню систематики та патернів поширення морських тихоходів Атлантичного океану. Морські тихоходи належать до типу *Tardigrada Douyère, 1840* та мають представників як у класі *Heterotardigrada Marcus, 1927*, так і у класі *Eutardigrada Richters, 1926*. Вони є компонентом мейобентосу (мейофауни) – групи мікроскопічних організмів, які виступають переважно консументами першого порядку або детритофагами в харчових мережах водних угруповань. Відомий так званий «парадокс мейобентосу», який пов'язаний з широким поширенням деяких видів, проте з відсутністю у представників мейобентосу дисперсійних стадій в життєвому циклі. Морські тихоходи є малодослідженою групою через їх мікроскопічні розміри та складність виявлення видоспецифічних ознак. Знахідки морських тихоходів пов'язані передусім з “мілководними” зразками мейобентосу та мають мозаїчний характер. Дослідження географічного поширення морських тихоходів в літературі нечисельні. Це все зумовлює необхідність проведення дослідження систематики, біорізноманіття та біогеографії з поглибленою увагою до глибоководних зразків, та з використанням найбільш детальних методів морфологічних досліджень.

Для здійснення цієї мети нами було проаналізовано літературні дані про знахідки морських тихоходів Атлантичного океану та його прилеглих вод. В результаті, ми наводимо систематичний список 124 видів з району дослідження. Розглянули також дані про батиметричне поширення цих видів.

Проведено інвентаризацію матеріалів з восьми експедицій: PS101 – з підводної гори Карасік, IceDivA1 – з Іберійського басейну, IceDivA2 – з басейну Ньюфаундленду, BIODIAZ – з Азорських островів, Andeep-I, Andeep-II, Andeep-III та Andeep-Systco – з Південного океану. Зразки збирали з батіально-абісальної глибини, від 294 м глибини (BIODIAZ), до 5194 м глибини (Andeep-I). Загалом проаналізовано 1255 особин морських тихоходів.

Дослідження морфології тихоходів проводили методами світлової мікроскопії (диференційно-інтерференційний контраст) та растрової електронної мікроскопії на базі інституту Зенкенберг ам Мер, Вільгельмсгафен, Німеччина. В ході роботи ми адаптували методику виготовлення постійних мікропрепаратів як для світлової, так і для електронної мікроскопії. Визначення видової приналежності перевіряли за оригінальними описами, вносили авторські зауваження та примітки.

Виявлення патернів географічного поширення проводили з використанням статистичних методів, що застосовуються в біогеографії (кластерного аналізу та неметричного багатовимірного шкалювання). Створена колекція морських тихоходів, зберігається в Зенкенбергському музеї (Франкфурт-на-Майні, Німеччина).

В результаті аналізу літературних джерел та проведення власних досліджень виявлено, що фауна Атлантичного океану налічує 134 види морських тихоходів, які належать до 11 родин класу Heterotardigrada (Anisonychidae, Archechiniscidae, Batillipedidae, Coronarctidae, Halechiniscidae, Neostygarctidae, Renaudarctidae, Stygarctidae, Styraconyxidae, Tanarctidae, Echiniscoididae) та 1 родини класу Eutardigrada (Halobiotidae).

Оригінальними дослідженнями в батіально-абісальній зоні Атлантики виявлено 19 видів тихоходів: *Batillipes wyedeleinorum*, *Coronarctus dissimilis*, *C. tenellus*, *Moebjergarctus clarionclippertonensis*, *Chrysoarctus briandi*, *Quisarctus* sp., *Neostygarctus oceanopolis*, *Angursa abyssalis*, *A. capsula*, *A. antarctica*, *A. lanceolata*, *A.*

lingua, *Rhomboarctus aslaki*, *Styraconyx qivitoq*, *S. nanoqsunguak*, *S. takeshii*, *Tholoarctus oleseni*, *Tanarctus* aff. *gracilis*, *Isoechiniscoides* aff. *sifae* sp. can.

Використання растрової електронної мікроскопії виявило нові ознаки кутикулярної стурктури, кігтиків, сенсорних органів та репродуктивної системи семи видів: *Batillipes wyedeleinorum*, *Moebjergarctus clarionclippertonensis*, *Angursa abyssalis*, *A. capsula*, *A. lanceolata*, *Tholoarctus oleseni*, *Isoechiniscoides* aff. *sifae* sp. can. Тихоходи *Quisarctus* sp. та *Isoechiniscoides* aff. *sifae* sp. can. є кандидатами на нові види з огляду на особливості їхньої морфології. Шість видів (*Moebjergarctus clarionclippertonensis*, *Quisarctus* sp., *Angursa capsula*, *Styraconyx takeshii*, *Tholoarctus oleseni*, *Isoechiniscoides* aff. *sifae* sp. can.) вперше виявлено для регіону дослідження.

Показано, що роди *Angursa* та *Coronarctus* поширені по всій абісали Атлантичного океану. Види *Angursa antarctica*, *Batillipes wyedeleinorum*, *Styraconyx qivitoq*, *Tholoarctus oleseni*, а також роди *Batillipes*, *Styraconyx* і *Isoechiniscoides* та родина Echiniscoididae мають широке батиметричне розповсюдження; вони характерні, зокрема, і для абісальної зони.

На основі результатів кластерного аналізу знахідок морських тихоходів виявили два великі біогеографічні регіони: “Південний океан” та “Абісаль Атлантики”.

Наукова новизна отриманих результатів полягає в отриманні даних фундаментального характеру, пов’язаних з комплексною оцінкою біорізноманіття та географічного поширення морських тихоходів Атлантичного океану. Представлені значні (1255 особин) знахідки глибоководних тихоходів. Здійснено опис нових видів та наведено нові дані щодо морфології вже відомих видів тихоходів. Результати роблять внесок у розумінні біогеографії морських тихоходів та парадоксу мейобентосу в цілому. Результати досліджень можуть бути використані для формування регіональних фауністичних списків та екологічного аналізу мейобентосних угруповань. Матеріали досліджень можуть бути використані під час

викладання курсів “Зоологія безхребетних”, “Навчальна практика з зоології безхребетних”, “Методи мікроскопії в зоології” тощо.

Ключові слова: тихоходи, Tardigrada, мейобентос, мейофауна, Heterotardigrada, Eutardigrada, Атлантичний океан, систематика, таксономія, біогеографія, батіальна зона, абісальна зона.

SUMMARY

Trokhymchuk R. R. Systematics and geographical distribution patterns of the Atlantic Ocean tardigrades (Tardigrada). – Qualifying scientific work on the rights of the manuscript.

Dissertation (thesis) for the degree of Doctor of Philosophy 091 “Biology” – Ministry of education and science of Ukraine. – V. N. Karazin Kharkiv National University, Kharkiv, 2025.

The thesis is devoted to the study of the systematics and distribution patterns of Atlantic marine tardigrades. Marine tardigrades belong to the phylum Tardigrada Doyère, 1840 and have representatives in the class Heterotardigrada Marcus, 1927 and the class Eutardigrada Richters, 1926. They are part of the meiobenthos (meiofauna), a group of microscopic organisms that act mainly as first-order consumers or detritophages in the food webs of aquatic communities. There is a so-called “meiofauna paradox” associated with the widespread distribution of some species, but the absence of dispersal stages in the life cycle of meiobenthos representatives. Marine tardigrades are a poorly studied group due to their microscopic size and the difficulty of identifying species-specific characteristics. Finds of marine tardigrades are primarily associated with “shallow” samples of meiobenthos and are mosaic in nature. Studies of the geographical distribution of marine tardigrades in the literature are few. All of this necessitates a study of systematics, biodiversity, and biogeography with in-depth attention to deep-sea samples, and using the most detailed methods of morphological research.

To accomplish this goal, we analyzed the marine tardigrades literature records from the Atlantic Ocean and its adjacent regions. As a result, we present a systematic list of 124 species from the study area. We also considered data on the bathymetric distribution of these species.

An inventory of materials from eight expeditions was made: PS101 – from the Karasik Seamount, IceDivA1 – from the Iberian Basin, IceDivA2 – from the

Newfoundland Basin, BIODIAZ – from the Azores, Andeep-I, Andeep-II, Andeep-III and Andeep-Systco – from the Southern Ocean. Samples were collected from bathyal-abyssal depths ranging from 294 m depth (BIODIAZ) to 5194 m depth (Andeep-I). A total of 1255 individuals of marine tardigrades were analyzed.

The morphology of the specimens was studied by light microscopy (differential interference contrast) and scanning electron microscopy at the Senckenberg am Meer institute, Wilhelmshaven, Germany. In the course of this work, we adapted the methodology of making permanent microslides for both light and electron microscopy. Species identification was checked against the original descriptions, and the author's comments and notes were made.

Patterns of geographical distribution were identified using statistical methods in biogeography (cluster analysis and non-metric multidimensional scaling). A collection of marine tardigrades was created and is stored in the Senckenberg Museum (Frankfurt am Main, Germany).

As a result of the literature analysis and our own research, it was found that the fauna of the Atlantic Ocean marine tardigrades includes 134 species, which belong to 11 families of the class Heterotardigrada (Anisonychidae, Archechiniscidae, Batillipedidae, Coronarctidae, Halechiniscidae, Neostygarctidae, Renaudarctidae, Stygarctidae, Styraconyxidae, Tanarctidae, Echiniscoididae) and 1 family of the class Eutardigrada (Halobiotidae).

The original research from the bathyal-abyssal zone of the Atlantic revealed 19 species of tardigrades: *Batillipes wydeleiorum*, *Coronarctus dissimilis*, *C. tenellus*, *Moebjergarctus clarionclippertonensis*, *Chrysoarctus briandi*, *Quisarctus* sp, *Neostygarctus oceanopolis*, *Angursa abyssalis*, *A. capsula*, *A. antarctica*, *A. lanceolata*, *A. lingua*, *Rhomboarctus aslaki*, *Styraconyx qivitoq*, *S. nanoqsungvak*, *S. takeshii*, *Tholoarctus oleseni*, *Tanarctus* aff. *gracilis*, *Isoechiniscoides* aff. *sifae* sp. can.

The use of scanning electron microscopy revealed new features of the cuticle structure, claws, sensory organs and reproductive system of seven species: *Batillipes wyedeleinorum*, *Moebjergarctus clarionclippertonensis*, *Angursa abyssalis*, *A. capsula*, *A. lanceolata*, *Tholoarctus oleseni*, *Isoechiniscoides* aff. *sifae* sp. can. *Quisarctus* sp. and *Isoechiniscoides* aff. *sifae* sp. can. are candidates for new species due to their morphology. Six species (*Moebjergarctus clarionclippertonensis*, *Quisarctus* sp., *Angursa capsula*, *Styraconyx takeshii*, *Tholoarctus oleseni*, *Isoechiniscoides* aff. *sifae* sp. can.) were reported first time for the study area. It is shown that the genera *Angursa* and *Coronarctus* are distributed throughout the Atlantic Ocean abyssal zone. The species *Angursa antarctica*, *Batillipes wyedeleinorum*, *Styraconyx qivitoq*, *Tholoarctus oleseni*, as well as the genera *Batillipes*, *Styraconyx* and *Isoechiniscoides* and the family Echiniscoididae have a wide bathymetric distribution; they are present, in particular, in the abyssal zone.

Based on the results of the cluster analysis of the findings of marine tardigrades, two large biogeographic regions were identified: “Southern Ocean” and “Atlantic abyssal zone”.

The scientific novelty of the results obtained is the acquisition of fundamental data related to a comprehensive assessment of the biodiversity and geographical distribution of the Atlantic Ocean marine tardigrades. New species have been described and new data on the morphology of already known species have been presented. The results contribute to the understanding of the biogeography of marine tardigrades and the meiofauna paradox in general. The research results can be used for the creation of regional faunal lists and ecological communities analysis. The research materials can be used in teaching the courses “Invertebrate Zoology”, “Educational Practice in Invertebrate Zoology”, “Microscopy Methods in Zoology”, etc.

Key words: tardigrades, Tardigrada, meiobenthos, meiofauna, Heterotardigrada, Eutardigrada, Atlantic Ocean, systematics, taxonomy, biogeography, bathyal zone, abyssal zone.

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА

Наукові праці, в яких опубліковано основні наукові результати дисертації:

1. Trokhymchuk R. & Kieneke A. (2024). Novel distribution records of marine Tardigrada from abyssal sediments of the Northwest Atlantic Ocean. *Organisms Diversity & Evolution*, Tardigrades in Space and Time - Taxonomy, biogeography and biology. 1-16. <https://doi.org/10.1007/s13127-024-00641-2>

Внесок співавторів

Трохимчук Р.: літературний аналіз, лабораторний аналіз зразків, виготовлення мікропрепаратів, морфологічні дослідження, біогеографічні дослідження, створення каталогу музейної колекції, написання рукопису.

Кінеке А.: нагляд за проведенням лабораторних досліджень, створення каталогу музейної колекції, редагування рукопису.

2. Trokhymchuk R., Schmidt-Rhaesa A., Utevsky S., Kristensen R.M. & Kieneke A. (2024). Towards a better understanding of deep-sea tardigrade biogeography: numerous new records from the Southern Ocean. *Zootaxa*, 5543(1): 1–39. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5543.1.1>

Внесок співавторів

Трохимчук Р.: літературний аналіз, лабораторний аналіз зразків, виготовлення мікропрепаратів, морфологічні дослідження, біогеографічні дослідження, створення каталогу музейної колекції, написання рукопису.

Шмідт-Реза А.: біогеографічні дослідження, аналіз результатів, редагування рукопису.

Утевський С.: біогеографічні дослідження, аналіз результатів, редагування рукопису.

Крістенсен Р.М.: морфологічні дослідження, біогеографічні дослідження, редагування рукопису.

Кінеке А.: нагляд за проведенням лабораторних досліджень, біогеографічні дослідження, аналіз результатів, створення каталогу музейної колекції, редагування рукопису.

3. Trokhymchuk R. & Kieneke A. (2024). New records of deep-sea Gastrotricha and Tardigrada from Iberian and Canary Basins (Northeast Atlantic) with comments on abyssal meiofauna composition and the meiofauna paradox. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, 43, p. 66-84.
<https://doi.org/10.26565/2075-5457-2024-43-6>

Внесок співавторів

Трохимчук Р.: літературний аналіз, лабораторний аналіз зразків, виготовлення мікропрепаратів, морфологічні дослідження, біогеографічні дослідження, створення каталогу музейної колекції, написання рукопису.

Кінеке А.: нагляд за проведенням лабораторних досліджень, морфологічні дослідження, біогеографічні дослідження, створення каталогу музейної колекції, написання та редагування рукопису.

Наукові праці, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації:

1. Trokhymchuk R., Kieneke A., Schmidt-Rhaesa A., & Utevsky S. From pole to pole-biodiversity gradients and biogeographic patterns of marine Tardigrada across the Atlantic.
2. Trokhymchuk R., Kieneke A., Schmidt-Rhaesa A., & Utevsky S. The tardigrade community of the Southern Ocean deep-sea bottom. *25th Annual Meeting of the Society of Biological Systematics: materials of the International Scientific Conference*, 26-29 February 2024, Bonn, Germany.

ЗМІСТ

АНОТАЦІЯ	2
SUMMARY	6
СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА.....	9
ВСТУП.....	13
РОЗДІЛ 1: ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ	17
1.1 Морські тихоходи та мейобентос	17
1.2 Атлантичний океан <i>sensu lato</i>	20
1.3 Попередні знахідки морських тихоходів Атлантичного океану	21
РОЗДІЛ 2: МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ	47
2.1 Матеріали	47
2.1.1 Експедиція PS101	49
2.1.2 Експедиція IceDivA1/SO280	49
2.1.3 Експедиція IceDivA2/SO286	50
2.1.4 Експедиція BIODIAZ/M150	51
2.1.5 Експедиція ANDEEP-I/PS61(3).....	52
2.1.6 Експедиція ANDEEP-II/PS61(4)	52
2.1.7 Експедиція ANDEEP-III/PS67.....	53
2.1.8 Експедиція ANDEEP-SYSTCO/PS71	54
2.2 Методи.....	54
2.2.1 Виготовлення препаратів	54
2.2.2 Методи мікроскопії.....	56
2.2.3 Ідентифікація зразків	58
2.2.4 Методи біогеографічних досліджень	59
РОЗДІЛ 3: СИСТЕМАТИЧНА ЧАСТИНА	60
3.1 Морські тихоходи регіону дослідження	60
3.1.1 Родина Batillipedidae Ramazzotti, 1962.....	60
3.1.2 Родина Coronarctidae Renaud-Mornant, 1974	63
3.1.3 Родина Halechiniscidae Thulin, 1928	67
3.1.4 Родина Neostygarctidae Grimaldi de Zio, d'Addabbo Gallo & Morone de Lucia, 1987.....	73

3.1.5 Родина Styraconyxidae Kristensen & Renaud-Mornant, 1983.....	76
3.1.6 Родина Tanarctidae Renaud-Mornant, 1980.....	96
3.1.7 Ряд Echiniscoidea Richters, 1926.....	98
3.2 Висновки Розділу 3.....	100
РОЗДІЛ 4. ГЕОГРАФІЧНЕ ПОШИРЕННЯ.....	103
4.1 Біогеографічний аналіз результатів.....	103
4.2 Аналіз батиметричного поширення.....	109
5.2 Висновки Розділу 4.....	112
ВИСНОВКИ.....	114
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ЛІТЕРАТУРНИХ ДЖЕРЕЛ.....	116
ДОДАТКИ.....	142
Додаток 1. Список публікацій здобувача.....	142
Додаток 2. Дані з експедицій, матеріал яких досліджували в Розділі 3.....	144
Додаток 3. Поширення всі відомих видів морських тихоходів в Атлантичному океані.....	147

ВСТУП

Обґрунтування вибору теми дослідження. Серед приблизно 1400 видів типу Тихоходи (*Tardigrada Doyère, 1840*), лише 260 відомі як морські представники (Degma & Guidetti 2023). Знахідки морських тихоходів досить мозаїчні та пов'язані переважно з дослідженнями мілководдя та континентального шельфу (Kaczmarek et al. 2015, Bartels et al. 2015).

Морські тихоходи є компонентом мейобентосу, 75% продукції якого поглинається вищими трофічними рівнями (Danovaro et al. 2007). Для цієї екологічної групи відомий “парадокс мейобентосу”, який пов'язаний з інколи косполітичним поширенням видів, що не мають дисперсійних стадій життєвого циклу, наприклад, планктонних личинок (Giere 1993, 2009). Збільшення кількості якісно задокументованих знахідок видів, дозволяє оцінювати патерни їх поширення, а також робити висновки про їх криптичність (в тому числі і на основі морфологічних даних) (Santos et al. 2019, Gašiorek 2023).

Основні проблеми в дослідженні морських тихоходів пов'язана з мікроскопічними розмірами тварин, складністю екстракції з проб, складністю в отриманні молекулярного матеріалу та невеликою кількістю спеціалістів-тардіградологів (Jørgensen et al. 2018, Grollmann et al. 2023).

Сучасні дослідження біорізноманіття та біогеографії стикаються з проблемою мозаїчності даних, відсутності таксономічних робіт в певних групах (велика кількість неописаних видів в колекціях, особливо – морських тихоходів) та незначна кількість біогеографічних досліджень в різних таксонах (Vanreusel et al. 2023).

Все вищеназване зумовлює необхідність дослідження систематики та географічного поширення морських тихоходів в цілому, і, як обрано для цієї роботи, Атлантичного океану зокрема.

Об'єкт дослідження: морські тихоходи (тип *Tardigrada, Doyère, 1840*).

Предмет дослідження: видове різноманіття морських тихоходів та їх географічне поширення.

Мета і завдання. Основною метою дисертаційного дослідження є таксономічна ревізія та аналіз географічного поширення тихоходів Атлантичного океану. Відповідно до поставленої мети були сформульовані наступні завдання:

- 1) проаналізувати систематичне положення тихоходів Атлантичного океану
- 2) провести інвентаризацію колекцій зразків з експедицій в Атлантичному океані
- 3) ретельно дослідити морфологічні ознаки наявних екземплярів
- 4) зробити висновки щодо систематичного положення тихоходів Атлантичного океану
- 5) дослідити патерни географічного поширення тихоходів в Атлантичному океані

Методи дослідження. Морфологічні дослідження тихоходів проводили з використанням світлової та растрової електронної мікроскопії на постійних препаратах, які виготовляли за загальноприйнятою схемою з авторськими доповненнями. Патерни географічного поширення аналізували статистичними методами (кластерним аналізом та неметричним багатовимірним шкалюванням).

Наукова новизна отриманих результатів. Наведена комплексна оцінка різноманіття морських тихоходів Атлантичного океану. Представлені значні (1255 особин) знахідки глибоководних тихоходів. Наведено шість нових видів тихоходів для фауни Атлантичного океану. Здійснено опис нових видів та наведено нові дані щодо морфології вже відомих видів тихоходів. На основі даних про поширення тихоходів запропоновані два біогеографічні регіони: “Південний океан” та “Абісаль Атлантики”.

Особистий внесок здобувача. Робота є самостійним науковим дослідженням здобувача. Автор провів аналіз літературних джерел за темою дисертації. Виготовлення препаратів (та адаптування методик) для світлової та растрової

електронної мікроскопії; аналіз препаратів; дослідження морфології; визначення видів; підготовка для описання нового виду; підготовка музейної колекції; біогеографічний аналіз проводились здобувачем особисто. Вищевказані етапи роботи проведені на базі Німецького центру морського біорізноманіття Зенкенберг ам Меер, Вільгельмсгафен, Німеччина (DZMB, Senckenberg am Meer, Wilhelmshaven). Написання та оформлення публікацій здійснено здобувачем чи за безпосередньої його участі.

Публікації. За темою дисертації вийшли друком три публікації, зокрема дві статті в закордонних наукових виданнях, проіндексованих у базах даних Web of Science та Scopus, та віднесених до першого-третього квартилів (Q1–Q3) відповідно до класифікації SCImago Journal and Country Rank; та одна стаття в науковому виданні, включеному до переліку наукових фахових видань України (категорія “Б”).

Апробація матеріалів дисертації. Участь з постерним захистом у 15th International Symposium on Tardigrada, 22-26 серпня 2022, місто Краків, Польща. Доповідь на звітній конференції DBU (Deutsche Bundesstiftung Umwelt), 17-19 листопада 2023, місто Кассель, Німеччина. Доповідь на 25 щорічній міжнародній конференції Товариства Біологічної Систематики (25th Annual Meeting of the Society of Biological Systematics), 26-29 лютого 2024, місто Бонн, Німеччина. Доповідь за загальними результатами досліджень на колоквиумі Німецького центру морського біорізноманіття Зенкенберг ам Меер, Вільгельмсгафен, Німеччина (DZMB, Senckenberg am Meer), 20 листопада 2024 р.

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційна робота викладена на 155 сторінках, складається з анотації, змісту, основної частини, списку використаних джерел (240 посилань) та 3 додатків. Основна частина складається з: вступу, огляду літератури (розділ 1), матеріалів і методів (розділ 2), результатів і обговорення (розділи 3–4), висновків, та викладена на 103 сторінках. Дисертація містить 35 ілюстрацій та 3 таблиці.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами, грантами.

Дисертаційна робота була виконана за підтримки наступних грантів та стипендій від Senckenberg та Leibniz Association, DBU (№ 30023/027), DAAD (№ 91807908), Senckenberg.

Практичне значення отриманих результатів. Результати досліджень можуть бути використані для формування регіональних фауністичних списків та екологічного аналізу угруповань. Матеріали досліджень можуть бути використані під час викладання курсів “Зоологія безхребетних”, “Навчальна практика з зоології безхребетних”, “Методи мікроскопії в зоології” тощо.

Подяки. Автор висловлює вдячність всім, завдяки кому ця робота стала можливою. Зокрема своєму науковому керівнику Утевському С. Ю. за підтримку та натхнення. А. Schmidt-Rhaesa (Гамбург, Німеччина) за мотивацію до досліджень мікроскопічних організмів та допомогу з проектом. Всім колегам із інституту Senckenberg am Meer (Вільгельмсгафен, Німеччина), особливо Р.М. Arbizu та А. Kieneke, який курував мою роботу та завжди всебічно допомагав. Колегам-тардіградологам, особливо R.M. Kristensen (Копенгаген, Данія), Ł. Kaczmarek (Познань, Польща), Ł. Michalczyk (Краків, Польща) та Кіосі Є. (ХНУ ім. Каразіна). Моїм друзям та колегам (Писареву С., Фоменко К., Дрогваленко М., Писаренко У., Суботі К., Бояринцеву Є., Мещеряковій А., А.К. Minowa) за неосяжну підтримку та натхнення. Всім шкільним та університетським викладачам. Моїй сім'ї, особливо мамі, за становлення мене як біолога.

РОЗДІЛ 1: ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1 Морські тихоходи та мейобентос

Примітка: тут і далі в дисертації використовуються українські терміни та поняття за (Щербак та ін. 1996, Кіюся та Трохимчук, в розробці).

Тихоходи або тардігради (*Tardigrada* Douyère, 1840) – тип безхребетних справжніх багатоклітинних організмів. Філогенетично вони є частиною класу *Panarthropoda* Nielsen, 1995 і найбільш споріднені з оніхофорами (*Onychophora* Grube, 1850) (Schmidt-Rhaesa 2001, Dunn et al. 2014, Park et al. 2018).

Тип *Tardigrada* поділяється на три класи: *Eutardigrada* Richters, 1926, *Mesotardigrada* Rahm, 1937 (*nomen dubium* (Grothman et al. 2017)), *Heterotarigrada* Marcus, 1927 (Degma & Guidetti 2023). До “морських тихоходів” належать представники класів *Eutardigrada* та *Heterotarigrada* (Kaczmarek et al. 2015). Серед евтардіград для морських оселищ відомі декілька видів роду *Halobiotus* Kristensen, 1982, які вторинно пристосувались до життя в солоній воді за допомогою збільшених мальпігієвих судин та цикломорфозу (Kristensen 1982). До ревізії Grollmann et al. 2023, клас *Heterotarigrada* включав в себе два ряди: панцирні тихоходи *Echiniscoidea* Richters, 1926, серед яких є як наземні, так і морські мешканці; та *Arthrotardigrada* Marcus, 1927 (який зараз не є валідним таксоном), що включав в себе виключно морських тихоходів (Kaczmarek et al. 2015). Артротардігради суттєво морфологічно відрізняються від “звичних” евтардіград та панцирних гетеротардіград через наявність в них чисельних, як вважається, адаптивних структур для життя у водному середовищі (Nelson et al. 2015). Серед них є і спеціалізовані сенсорні структури, які можуть мати форму клав, папіл та щетинок; так і різні кутикулярні структури, наприклад, парусоподібні вирости, що сприяють підвищенню плавучості тихохода (Fontoura et al. 2017). І хоча деякі з цих структур важко досліджувати через їх субтильність та мікроскопічні розміри (Bartels et al. 2021, Grollmann et al. 2023), вони відіграють значну роль як таксоноспецифічні та являються основним джерелом визначення видів (Fontoura et al. 2017), на відміну

від ектардіград, важливою таксоноспецифічною ознакою у яких є також глотковий апарат (Bingemer & Hohberg 2017).

Морські тихоходи є компонентом мейобентосу (мейофауни) – групи бентосних організмів, які проходять через сито з вічками в 1 мм та затримуються на вічках в 40 мкм. До таксонів, які належать до мейобентосу відносять представників таксонів Nematoda, Copepoda, Harpacticoida, Gastrotricha, Ostracoda, Kinorhyncha тощо (Higgins & Thiel 1988). Ці організми відіграють значну роль в харчових мережах в ролі консументів перших порядків, слугуючи їжею для вищих трофічних рівнів та споживаючи найменші рештки “морського снігу” на океанічних глибинах (Danovaro et al. 2007, Shimabukuro et al. 2022). Відповідно, відносна біомаса та біорізноманіття мейобентосних угруповань можуть слугувати в якості біоіндикаторів антропогенного впливу (Giere 1993, Zeppilli et al. 2015).

Представників мейобентосу можна знайти не лише в постійних, а й в різних тимчасових водоймах, таких як формують, наприклад, епіфіти чи мохи (Količka 2016, Kreuzinger-Janik et al. 2021). Наземно-водні представники мейобентосу здатні формувати стадії спокою, наприклад, тихоходи формують “стадію барильця”, що дозволяє їм не тільки переживати несприятливі умови, а й сприяє поширенню на далекі відстані, наприклад, птахами чи вітром (Nelson et al. 2015, Fontaneto 2019, Gaşiorek 2023).

Морський ж мейобентос стикається з більшою кількістю перешкод на шляху свого поширення на великі відстані. Це пов'язано з тим, що представники мейобентосу не мають спеціалізованих стадій поширення в життєвому циклі (Giere 1993). Абісальні рівнини, глибоководні течії (Ramirez-Llodra et al. 2010) та підводні гори можуть слугувати потенційними бар'єрами в поширенні цих організмів (George 2013). І все ж таки, деякі види мають широкі ареали та амфі-океанічне чи космополітичне поширення (Kaczmarek et al. 2015). З одного боку, таке поширення можна було б пояснити наявністю криптичних видів; проте, інколи, ці спостереження підтверджуються дослідженнями з використанням молекулярних

методів (Westheide et al. 2002). Цей феномен називається “парадокс мейофауни” (Giere 1993, 2009). Одним із способів наближення до розуміння цього парадоксу є дослідження систематики окремих груп, наприклад, морських тихоходів. Так, в ході ревізій давно описаних таксонів, ми спостерігаємо зведення підвидів до рангу видів (Fujimoto & Hansen 2019) та виділення комплексів видів, в тому числі і на основі якісних комплексних морфологічних досліджень (Darling & Carlton 2018, Santos et al. 2019, Gąsiorek 2023).

1.2 Атлантичний океан *sensu lato*

Для проведення літературного аналізу і подальшого оригінального дослідження, ми використали крайні точки знахідок морських тихоходів за літературними даними Розділу 1.4 та нашими даними Розділу 3 в межах Атлантичного океану, Карибського басейну, Мексиканської затоки та атлантичних частин Північного Льодовитого океану та Південного океану; при цьому Ла-Манш, Північне і Балтійське моря виключені з дослідження через значні відмінності у водних масах (ІНО 1953, 2000, Рис. 1.1). Відповідні кордони (знахідки) наведені в Розділі 1.4.

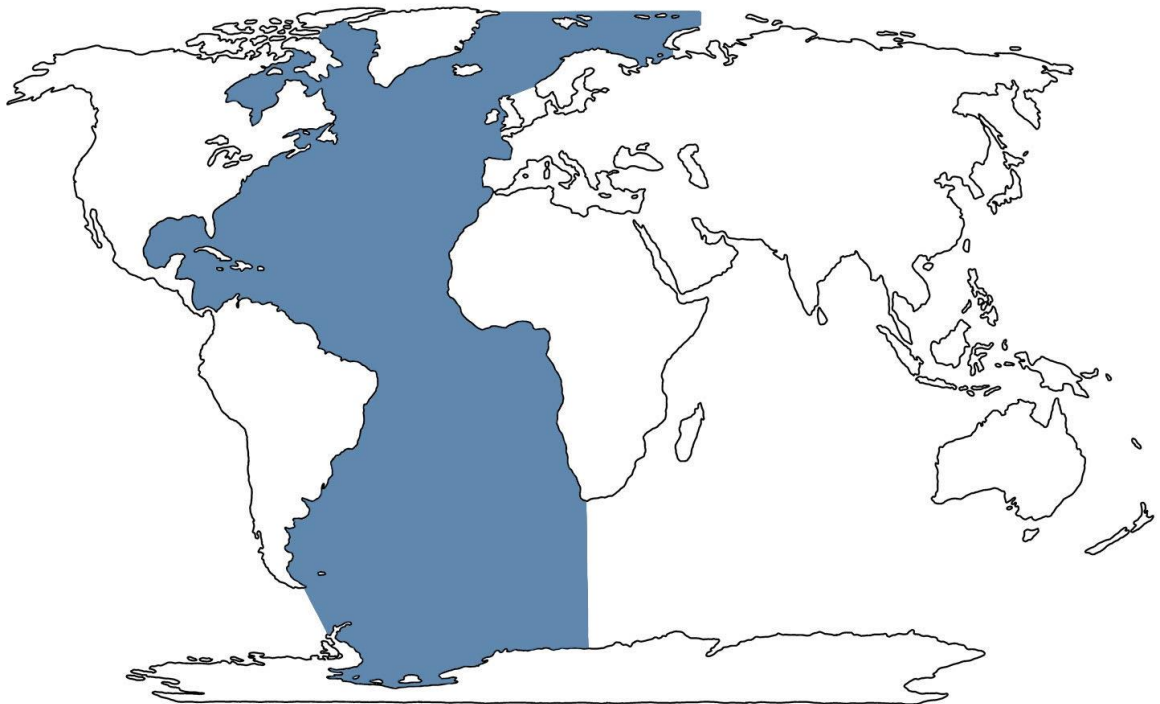


Рисунок 1.1. Мапа-схема кордонів досліджуваної області.

Обґрунтуванням вибору регіону можна назвати те, що чисельні дослідження макрофауни (ракоподібних, головоногих молюсків та кільчастих червів) вказують на відігравання Південного та Північного Льодовитого океану ключової ролі у

еволюції безхребетних (Brandt et al. 2007, Strugnell et al. 2008, Vodil et al. 2011, Utevsky et al. 2023). Також, ми тестували гіпотетичні амфі-океанічні чи біполярні патерни поширення тихоходів. Для цього ми порівнювали наявні локації знахідок морських тихоходів з відомими регіонами, що застосовують в біогеографічному районуванні.

Біогеографічне районування Світового океану пов'язано передусім з дослідженнями та порівняннями фауни риб (Kulbicki et al. 2013), інших пелагічних тварин та мега- і макробентосу (Griffiths et al. 2009). В цій роботі ми використовуємо біогеографічне районування за Costello et al. 2017 для тестування отриманих результатів. Робота Costello et al. 2017 є продовженням відомої Екманівської роботи (Ekman 1953) та аналізом поширення більше 65000 видів. Область нашого дослідження включає повністю чи частково наступні райони: (3) Північно-Східна Атлантика; (4) Норвезьке море; (6) Арктичні моря; (8) бореальна Північна Америка; (11) Кариби та Мексиканська затока; (18) Північна Атлантика; (21) Південна Атлантика; (23) Гвінейська затока; (24) Ріо-де-ла-Плата; (27) Південна Африка; (30) Південний океан (за Costello et al. 2017).

1.3 Попередні знахідки морських тихоходів Атлантичного океану

На основі аналізу оригінальних статей, ревізій та робіт з біогеографії тихоходів, ми наводимо систематичний список видів морських тихоходів Атлантичного океану. Локація знахідки окреслена приблизно, глибина збору проб вказана, відповідно до посилання. Відомості про географічні координати наведені в відповідних посиланнях, тож ми їх не вказуємо. Для області дослідження всього зареєстровано 124 види морських тихоходів, що належать до 12 родин (відомості на основі 154 проаналізованих літературних джерел). Глибоководними ми вважали знахідки, глибші за еуфотичну зону – 200 м (Tett 1990).

Тип Tardigrada Doyère, 1840

Клас Heterotardigrada Marcus, 1927

1.4.1 Родина Anisonychidae Møbjerg, Jørgensen & Kristensen, 2019

Представлена мілководним (до 6 м глибини) родом *Anisonyches* Pollock, 1975.

Anisonyches diakidius Pollock, 1975

Знахідки з Гваделупи, глибиною 0 м (Renaud-Mornant & Gourbault 1981, Renaud-Mornant 1984); Багамських островів, глибиною 0 м (Pollock 1975, Bartels, Fontoura & Nelson 2018); берегу Португалії, глибиною 0 м (Rubal et al. 2016).

Anisonyches eleutherensis Bartels et al., 2018

Знахідки з Багамських островів, глибиною 6 м (Bartels et al. 2018); Коста Ріки, глибиною 0 м (Bartels et al. 2021).

1.4.2 Родина Archechiniscidae Binda, 1978

Представлена мілководним (до 40 м) родом *Archechiniscus* Schulz, 1953.

Archechiniscus bahamensis Bartels et al., 2018

Знахідки з Багамських островів, глибиною 6 м, 9 м, 12 м, 20 м, 26 м, 40 м (Bartels et al. 2018); берегу Мексики, глибиною 3 м (Pérez-Pech et al. 2020).

Archechiniscus biscaynei Miller et al., 2012

Знахідки з берегу Флориди, глибиною 0 м (Miller et al. 2012).

Archechiniscus marci Schulz, 1953

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 20 м (Da Rocha et al. 2013); Багамських островів, глибиною 0 м (Renaud-Debyser 1963).

Archechiniscus minutus Grimaldi de Zio & D'Addabbo Gallo, 1987

Знахідки з Канарських островів, глибиною 0 м (Kaczmarek et al. 2018).

1.4.3 Родина Batillipedidae Ramazzotti, 1962

Представлена мілководним (до 25 м глибини) родом *Batillipes* Richters, 1909.

Batillipes acaudatus Pollock, 1971

Знахідки з берегу Шотландії, глибиною 0 м (Morgan & Lampard 1986).

Batillipes acuticauda Menechella et al., 2015

Знахідки з берегу Аргентини, глибиною 0 м (Menechella et al. 2015).

Batillipes adriaticus Grimaldi de Zio et al., 1979

Знахідки з берегу Португалії, глибиною 2 м (Santos et al. 2018).

Batillipes africanus Morone de Lucia et al., 1988

Знахідки з берегу Ліберії, глибиною 0 м (Morone de Lucia et al. 1988).

Batillipes algharbensis Santos et al., 2018

Знахідки з берегу Іспанії та Португалії, глибиною 2 м (Santos et al. 2018).

Batillipes amblypyge Menechella et al., 2017

Знахідки з берегу Аргентини, глибиною 0 м (Menechella et al. 2017).

Batillipes annulatus de Zio, 1962

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 0 м (da Rocha et al. 2009).

Batillipes brasiliensis Santos et al., 2017

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 2 м (Santos et al. 2017).

Batillipes bullacaudatus McGinty & Higgins, 1968

Знахідки з берегу Шотландії, глибиною 1 м (McIntyre & Murison 1973); берегу Великої Британії, глибиною 0 м (Morgan & Lampard 1986); берегу США, глибиною 0 м (McGinty & Higgins 1968, Lindgren 1971, Pollock 1970, 1975, McKirdy 1975, Marchioro et al. 2013).

Batillipes carnonensis Fize, 1957

Знахідки з берегу США, глибиною 1 м (Fleeger 1978).

Batillipes dandarae Santos et al., 2017

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 0 м, 1 м, 2 м (Santos et al. 2017, Santos et al. 2019, da Silva et al. 2023).

Batillipes dicrocercus Pollock, 1970

Знахідки з берегу США, глибиною 0 м (Pollock 1970, McKirdy 1975, Santos et al. 2018).

Batillipes friaufi Riggin, 1962

Знахідки з берегу Флориди, глибиною 0 м (Riggin 1962, McKirdy 1975).

Batillipes ichthyocercus Bartels & Fontoura, 2021

Знахідки з берегу Коста Ріки, глибиною 0 м, 1 м (Bartels et al. 2021)

Batillipes lesteri Kristensen & Mackness, 2000

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 0 м, 35 м (da Rocha et al. 2013)

Batillipes lingularum Menechella et al., 2017

Знахідки з берегу Аргентини, глибиною 0 м (Menechella et al. 2017).

Batillipes littoralis Renaud-Debyser, 1959

Знахідки з берегу Великої Британії, глибиною 0 м (Morgan & Lampard 1986); берегу Шотландії, глибиною 2 м (McIntyre & Murison 1973); берегу Франції, глибиною 0 м (Renaud-Debyser 1959, Renaud-Debyser & Salvat 1963).

Batillipes lusitanicus Santos et al., 2018

Знахідки з берегу Португалії, глибиною 2 м (Santos et al. 2018).

Batillipes minius Rubal et al., 2016

Західки з берегу Португалії, глибиною 13 м (Rubal et al. 2016).

Batillipes mirus Richters, 1909

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 0 м (Höfling 1972); Багамських островів, глибиною 0 м (Pollock 1975); берегу США, глибиною 0 м, 9 м, 17 м (Hay 1917, King 1962, McGinty & Higgins 1968, Lindgren 1971, Martinez 1975, Pollock 1975, McKirdy 1975, Kristensen & Neuhaus 1999); берегу Шотландії, глибиною 0 м, 2 м (Pollock 1971, McIntyre & Murison 1973); берегу Великої Британії, глибиною 0 м (Morgan & Lampard 1986); берегу Франції, глибиною 0 м (Renaud-Debyser 1956, Renaud-Debyser & Salvat 1963, Renaud-Mornant & Jouin 1965, Renaud-Mornant & Anselme-Moizan 1969).

Batillipes pennaki Marcus, 1946

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 0 м, 1 м, 2 м (Marcus 1946, Victor-Castro et al. 1999, Santos et al. 2017, Santos et al. 2019, da Rocha et al. 2000, 2004); берегу США, глибиною 0 м, 1 м, 9 м (Marcus 1946, Pollock 1970, 1975, McKirdy 1975, Martinez 1975, Bartels et al. 2017, Santos et al. 2019); берегу Великої Британії, глибиною 0 м

(Morgan & Lampard 1986); берегу Франції, глибиною 0 м (Renaud-Debyser 1959); берегу Іспанії, глибиною 0 м, 1 м (Giere 1979, Santos et al. 2019); берегу Португалії, глибиною 0 м, 1 м, 2 м (Rubal et al. 2016, Santos et al. 2018, Santos et al. 2019).

Batillipes phreaticus Renaud-Debyser, 1959

Знахідки з берегу Португалії, глибиною 2 м (Santos et al. 2018); берегу Франції, глибиною 0 м (Renaud-Debyser 1959, Renaud-Debyser & Salvat 1963).

Batillipes potiguarensis Santos et al., 2017

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 0 м, 2 м, 5 м, 25 м (da Rocha et al. 2009, Santos et al. 2017, Santos et al. 2018).

Batillipes similis Schulz, 1955

Знахідки з локації неподалік від Фарерських островів, глибиною 155 м (Hansen et al. 2001).

Batillipes tubernatis Pollock, 1971

Знахідки з берегу Ірландії, глибиною 0 м (Morgan 1980, Hummon 1994); берегу Шотландії, глибиною 0 м, 2 м (Pollock 1971, McIntyre & Murison 1973); берегу Великої Британії, глибиною 0 м (Morgan & Lampard 1986); берегу Португалії, глибиною 11 м, 13 м, 15 м (Rubal et al. 2016).

Batillipes cf. tubernatis Pollock, 1971

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 0 м (Höfling 1972, Santos et al. 2018); берегу США, глибиною 0 м (McKirby 1975, Hummon 1994, Santos et al. 2017).

Batillipes wyedeleiorum Bartels et al., 2024

Знахідки з Британських Віргінських островів, глибиною 0 м, 2 м, Багамських островів, глибиною 3 м (Bartels et al. 2024).

1.4.4 Родина Coronarctidae Renaud-Mornant, 1974

Представлена глибоководним (від 255 м глибини) родом *Coronarctus* Renaud-Mornant, 1974.

Coronarctus disparilis Renaud-Mornant, 1987

Знахідки з Мексиканської затоки, глибиною 1882 м (Romano III et al. 2011).

Coronarctus dissimilis Gomes-Júnior et al., 2020

Знахідки з узбережжя Бразилії, глибиною 1300 м (Gomes-Júnior et al 2020).

Coronarctus laubieri Renaud-Mornant, 1987

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 2243 м, 2750 м (Gomes-Júnior et al 2020); Мексиканської затоки, глибиною 1888 м (Romano III et al. 2011); Біскайської затоки, глибиною 3600 м, 4110 м, 4125 м, 4140 м, 4190 м (Renaud-Mornant 1987, 1988).

Coronarctus mexicus Romano et al., 2011

Знахідки з Мексиканської затоки, глибиною 800 м, 1810 м, 1847 м, 1888 м, 2487 м (Romano III et al. 2011, Pérez-Pech et al. 2020).

Coronarctus neptunus Gomes-Júnior et al., 2020

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 725 м (Gomes-Júnior et al. 2020).

Coronarctus stylisetus Renaud-Mornant, 1987

Знахідки з берегу США, глибиною 439 м (Renaud-Mornant 1987); Мексиканської затоки, глибиною 300 м (Romano III et al. 2011); Фарерських островів, глибиною 255 м (Hansen et al. 2001).

Coronarctus tenellus Renaud-Mornant, 1974

Знахідки з берегу Намібії, глибиною 3694 м (Renaud-Mornant 1974, 1975).

Coronarctus verrucatus Hansen, 2007

Знахідки з Фарерських островів, глибиною 254 м (Hansen et al. 2007).

Coronarctus yurupari Gomes-Júnior et al., 2020

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 1575 м (Gomes-Júnior et al 2020).

1.4.5 Родина Halechiniscidae Thulin, 1928

Підродина Dipodarctinae Pollock, 1995

Представлена родом з широким батиметричним розповсюдженням (0–155 м глибини) *Dipodarctus* Pollock, 1995.

Dipodarctus subterraneus (Renaud-Debyser, 1959)

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 0 м (da Rocha et al. 2009); Багамських островів, глибиною 0 м, 3 м, 12 м (Renaud-Debyser 1959, Pollock 1975, Bartels et al. 2018); берегу Мексики, глибиною 3 м (Pérez-Pech et al. 2020); Фарерських островів, глибиною 155 м (Hansen et al. 2001).

Підродина Euclavarctinae Renaud-Mornant, 1983

Представлена глибоководними (від 200 м глибини) родами *Euclavarctus* Renaud-Mornant, 1975; *Exoclavarctus* Renaud-Mornant, 1983; *Parmursa* Renaud-Mornant, 1984; *Proclavarctus* Renaud-Mornant, 1983.

Euclavarctus convergens Renaud-Mornant, 1983

Знахідки з Мексиканської затоки, глибиною 2743 м (Romano III et al. 2011).

Euclavarctus thieli Renaud-Mornant, 1975

Знахідки з Біскайської затоки, глибиною 2205 м, 2726 м, 3039 м (Renaud-Mornant 1983); Мексиканської затоки, глибиною 2255 м (Romano III et al. 2011).

Exoclavarctus dineti Renaud-Mornant, 1983

Знахідки з Біскайської затоки, глибиною 1369 м (Renaud-Mornant 1983).

Parmursa torquata Hansen, 2007

Знахідки з локації неподалік від Фарерських островів, глибиною 200 м (Hansen 2007).

Proclavarctus fragilis Renaud-Mornant, 1983

Знахідки з Біскайської затоки, глибиною 3039 м (Renaud-Mornant 1983).

Підродина *Florarctinae* Renaud-Mornant, 1982

Представлена родами з широким батиметричним розповсюдженням (0–400 м глибини) *Florarctus* Delamare et al., 1965; *Higginsarctus* Hansen & Kristensen, 2021; *Ligiarctus* Renaud-Mornant, 1982; *Wingstrandarctus* Kristensen, 1984.

Florarctus antillensis Van der Land, 1968

Знахідки з берегу Гваделупи, глибиною 0 м (Renaud-Mornant & Goubault 1981, 1984).

Florarctus hulingsi Renaud-Mornant, 1976

Знахідки з берегу Бразилії, Сан-Педру-і-Сан-Паулу, глибиною 3 м, 20 м (da Rocha et al. 2013).

Florarctus yucatanensis Anguas-Escalante et al., 2020

Знахідки з берегу Мексики, глибиною 5 м (Anguas-Escalante et al. 2020); Багамських островів, глибиною 3 м (Bartels et al. 2018, 2024).

Higginsarctus alatus (Gomes-Junior et al., 2018)

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 100 м, 150 м (Gomes-Júnior et al 2018, Hansen & Kristensen 2021).

Higginsarctus signea Hansen & Kristensen, 2021

Знахідки з Фарерських островів, глибиною 120 м, 148 м (Hansen & Kristensen 2021).

Ligiarctus eastwardi Renaud-Mornant, 1982

Знахідки з узбережжя США, глибиною 400 м (Renaud-Mornant 1982).

Wingstrandarctus corallinus Kristensen, 1984

Знахідки з берегу Мексики, глибиною 3 м (Pérez-Pech et al. 2020); берегу Флориди, глибиною 0 м (Kristensen 1984); Багамських островів, глибиною 3 м, 6 м, 18 м (Bartels et al. 2018).

Wingstrandarctus intermedius (Renaud-Mornant, 1967)

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 0 м (da Rocha et al. 2009).

Підродина Halechiniscinae (Thulin, 1928)

Представлена родами з широким батиметричним розповсюдженням (0–170 м глибини) *Chrysoarctus* Renaud-Mornant, 1984; *Halechiniscus* Richters, 1908.

Chrysoarctus briandi Renaud-Mornant, 1984

Знахідки з Біскайської затоки, глибиною 170 м (Renaud-Mornant 1984); з берегу Бразилії, глибиною 22 м, 60 м (Renaud-Mornant 1984, da Rocha et al. 2013).

Halechiniscus greveni Renaud-Mornant & Deroux, 1976

Знахідки з берегу Португалії, глибиною 0 м, 2 м (Rubal et al. 2016, Santos et al. 2018).

Halechiniscus perfectus Schulz, 1955

Знахідки з берегу Шотландії, глибиною 16 м (Morgan & O'Reilly 1988); Фарерських островів, глибиною 155 м (Hansen et al. 2001); Сан-Педру-і-Сан-Паулу, глибиною 18 м (Moura et al. 2009); Багамських островів, глибиною 3 м, 6 м, 9 м, 20 м, 26 м, 27 м (Bartels et al. 2018).

Halechiniscus remanei antillensis Renaud-Mornant, 1984

Знахідки з Гваделупи, глибиною 0 м (Renaud-Mornant 1984); берегу Флориди, глибиною 0 м (Renaud-Mornant 1984).

Halechiniscus remanei remanei Schulz, 1955

Знахідки з берегу Франції, глибиною 0 м, 2 м (Renaud-Debyser 1959); берегу Іспанії, глибиною 0 м (Rubal et al. 2023); берегу Коста Ріки, глибиною 0 м (Bartels et al. 2021); берегу США, глибиною 0 м (McGinty & Higgins 1968, Fleeger 1978).

Halechiniscus tuleari Renaud-Mornant, 1979

Знахідки з Сан-Педру-і-Сан-Паулу, глибиною 11 м (da Rocha et al. 2013).

Підродина Orzeliscinae (Schulz, 1963)

Представлена мілководними (до 60 м глибини) родами *Mutaparadoxipus* Gross et al., 2014; *Opydorscus* Renaud-Mornant, 1989; *Orzeliscus* du Bois-Reymond Marcus, 1952; *Paradoxipus* Kristensen & Higgins, 1989;

Mutaparadoxipus duodigifinis Gross et al., 2014

Знахідки з берегу Флориди, глибиною 10 м, 14 м (Gross et al. 2014, Fujimoto et al. 2017).

Opydorscus fonsecae Renaud-Mornant, 1989

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 0 м, 40 м, 60 м (Renaud-Mornant 1989, da Rocha et al. 2013).

Orzeliscus belopus du Bois-Reymond Marcus, 1952

Знахідки з берегу Великої Британії, глибиною 0 м (Morgan & Lampard 1986); берегу Шотландії, глибиною 0 м (Pollock 1971, McIntyre & Murison 1973); берегу Франції, глибиною 0 м (Renaud-Mornant & Jouin 1965); берегу Бразилії, глибиною 0 м, 2 м, 4 м, 60 м (du Bois-Reymond Marcus 1952, da Rocha et al. 2013, Santos et al. 2017); берегу США, глибиною 0 м, 5 м, 15 м (Kristensen & Higgins 1989, Bartels et al. 2017).

Paradoxipus orzeliscoides Kristensen & Higgins, 1989

Знахідки з берегу США, глибиною 5 м, 15 м (Kristensen & Higgins 1989).

1.4.6 Родина Neostygarctidae Grimaldi de Zio, D'Addabbo Gallo & De Lucia Morone, 1987

Представлена глибоководним (від 206 м глибини) родом *Neostygarctus* Grimaldi de Zio et al., 1982.

Neostygarctus grossmeteori Tchesunov, 2018

Знахідки з підводної гори Великий Метеор, глибиною 299 м (Tchesunov 2018).

Neostygarctus oceanopolis Kristensen et al., 2015

Знахідки з локації поряд з Азорськими островами, глибиною 206 м (Kristensen et al. 2015).

1.4.7 Родина Renaudarctidae Kristensen & Higgins, 1984

Представлена мілководним (0 м глибини) родом *Renaudarctus* Kristensen & Higgins, 1984.

Renaudarctus psammocryptus Kristensen & Higgins, 1984

Знахідки з Гваделупи, глибиною 0 м (Renaud-Mornant 1984); берегу Флориди, глибиною 0 м (Renaud-Mornant 1984, Kristensen & Higgins 1984).

1.4.8 Родина Stygarctidae Schulz, 1951

Підродина Megastygarctidinae Bello & de Zio Grimaldi, 1998

Представлена мілководним (16 м глибини) родом *Megastygartides* McKirdy et al., 1976.

Megastygartides setoloso Morgan & O'Reilly, 1988

Знахідки з узбережжя Шотландії, глибиною 16 м (Morgan & O'Reilly 1988).

Підродина *Stygartinae* Schulz, 1951

Представлена родами з широким батиметричним розповсюдженням (0–185 м глибини) *Faroestygartus* Hansen et al., 2012; *Mesostygartus* Renaud-Mornant, 1979; *Parastygartus* Renaud-Debyser, 1965; *Stygartus* Schulz, 1951.

Faroestygartus dezioae Hansen et al., 2012

Знахідки з Фарерських островів, глибиною 185 м (Hansen et al. 2012).

Mesostygartus intermedius Renaud-Mornant, 1979

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 0 м, 60 м (da Rocha et al. 2009, da Rocha et al. 2013).

Parastygartus higginsii Renaud-Debyser, 1965

Знахідки з берегу США, глибиною 0 м (Faurby et al. 2012).

Parastygartus sterreri Renaud-Mornant, 1970

Знахідки з Сан-Педру-і-Сан-Паулу, глибиною 17 м (Moura et al. 2009); берегу Бразилії, глибиною 0 м, 60 м (da Rocha et al. 2013); Гваделупи, глибиною 1 м

(Renaud-Mornant 1984); берегу Коста Ріки, глибиною 0 м (Bartels et al. 2021); берегу Флориди, глибиною 0 м, 15 м (Hansen et al. 2012).

Prostygarcus aculeatus Rubal, Veiga, Fontoura & SousaPinto, 2013

Знахідки з берегу Португалії, глибиною 0 м (Rubal et al. 2013, Rubal et al. 2016).

Stygarcus bradyus Schulz, 1951

Знахідки з берегу Франції, глибиною 0 м (Renaud-Debyser 1959, 1963); берегу Португалії, глибиною 0 м (Rubal et al. 2016); берегу Бразилії, глибиною 0 м (da Rocha et al. 2009, Moura et al. 2009); Багамських островів, глибиною 2 м (Renaud-Debyser 1959); узбережжя США, глибиною 0 м (McGinty & Higgins 1968, Uhlig 1968, Lindgren 1971).

Stygarcus cf. bradyus

Знахідки з берегу США, глибиною 0 м (Bartels et al. 2017).

Stygarcus gorbaultae Renaud-Mornant, 1981

Знахідки з Гваделупи, глибиною 0 м (Renaud-Mornant 1981, 1984); Коста Ріки, глибиною 0 м (Bartels et al. 2021); берегу Флориди, глибиною 0 м (Kristensen & Higgins 1984, Fujimoto et al. 2016).

Stygarcus granulatus Pollock, 1970

Знахідки з узбережжя США, 0 м глибини (Pollock 1970, Lindgren 1971).

1.4.9 Родина Styraconyxidae Kristensen & Renaud-Mornant, 1983

Представлена родами з широким батиметричним розповсюдженням (0–2944 м глибини) *Angursa* Pollock, 1979; *Pleocola* Cantacuzène, 1951; *Raiarctus* Renaud-Mornant, 1981; *Rhomboarctus* Renaud-Mornant, 1984; *Styraconyx* Thulin, 1942; *Tholoarctus* Kristensen & Renaud-Mornant, 1983.

Angursa abyssalis Renaud-Mornant, 1981

Знахідки з локації поряд з берегом Анголи, глибиною 2063 м (Renaud-Mornant 1981, Fujimoto & Hansen 2019); Біскайською затокою, глибиною 2205 м (Renaud-Mornant 1981, Fujimoto & Hansen 2019).

Angursa antarctica VÍllora-Moreno, 1998

Знахідки з Південних Шетландських островів, глибиною 352 м, 416 м (VÍllora-Moreno 1998).

Angursa bicuspis Pollock, 1979

Знахідки з узбережжя США, глибиною 0 м (Pollock 1979, Fujimoto & Hansen 2019).

Angursa lanceolata Renaud-Mornant, 1981

Знахідки з берегу Намібії, глибиною 2800 м, 2944 м (Renaud-Mornant 1981).

Angursa olenevskyi Tchesunov & Fedyaeva, 2024

Знахідки з берегу Карелії, глибиною 0 м (Tchesunov & Fedyaeva 2024).

Angursa lingua Bussau, 1992

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 20 м (da Rocha et al. 2013).

Angursa sp. Renaud-Mornant, 1981

Знахідки з узбережжя США, глибиною 400 м (Pollock 1979, Fujimoto & Hansen 2019); Мексиканської затоки, глибиною 1401 м (Romano III et al. 2011, Fujimoto & Hansen 2019).

Pleocola limnoriae Cantacuzène, 1951

Знахідки з Багамських островів, глибиною 0 м (Pollock 1975).

Raiarctus aureolatus Renaud-Mornant, 1981

Знахідки з Біскайської затоки, глибиною 130 м (Renaud-Mornant 1981); Фарерських островів, глибиною 155 м (Hansen et al. 2001); берегу Бразилії, глибиною 20 м (da Rocha et al. 2013); берегу США, глибиною 15 м (Kristensen & Neuhaus 1999).

Raiarctus colurus Renaud-Mornant, 1981

Знахідки з Гваделупи, глибиною 0 м (Renaud-Mornant 1981); Коста Ріки, глибиною 0 м (Bartels et al. 2021); берегу Флориди, глибиною 0 м (Kristensen & Higgins 1984); Фарерських островів, глибиною 155 м (Hansen et al. 2001).

Rhomboarctus aslaki Hansen et al., 2003

Знахідки з Фарерських островів, глибиною 139 м, 148 м, 200 м, 249 м, 260 м (Hansen et al. 2003).

Styraconyx craticulus (Pollock, 1983)

Знахідки з Вірджинських островів, глибиною 0 м, 1 м, 2 м (Pollock 1983, Kristensen & Higgins 1984, Bartels et al. 2024); Домініканської республіки, глибиною 0 м (Pollock 1983); Багамських островів, глибиною 3 м, 6 м, 18 м (Bartels et al. 2018); берегу Коста Ріки, глибиною 0 м (Bartels et al. 2021); Канарських островів, глибиною 0 м (Kaczmarek et al. 2018).

Styraconyx hallasi Kristensen, 1977

Знахідки з Гренландії, глибиною 0 м (Kristensen 1977, Kristensen & Higgins 1984)

Styraconyx haploceros Thulin, 1942

Знахідки з берегу Португалії, глибиною 0 м (Rubal et al. 2016).

Styraconyx kristenseni kristenseni Renaud-Mornant, 1981

Знахідки з локації поряд з Фарерськими островами, глибиною 155 м (Hansen et al. 2001).

Styraconyx nanoqsunguak Kristensen & Higgins, 1984

Знахідки з Гренландії, глибиною 70 м, 105 м (Kristensen & Higgins 1984); Фарерських островів, глибиною 155 м (Hansen et al. 2001).

Styraconyx qivitoq Kristensen & Higgins, 1984

Знахідки з Гренландії, глибиною 70 м, 90 м (Kristensen & Higgins 1984); Фарерських островів, глибиною 155 м (Hansen et al. 2001).

Styraconyx robertoi Pérez-Pech et al., 2020

Знахідки з берегу Мексики, глибиною 3 м (Pérez-Pech et al. 2020).

Styraconyx sardiniae D'Addabbo Gallo et al., 1989

Знахідки з берегу Португалії, глибиною 0 м (Rubal et al. 2016).

Styraconyx sargassi Thulin, 1942

Знахідки з Іберійського басейну, глибиною 0 м (Marcus 1946, Thulin 1942, du Bois-Reymond Marcus 1960, Kristensen & Higgins 1984); Канарських островів, глибиною 0 м (Kaczmarek et al. 2018); Мексиканської затоки, глибиною 0 м (Chitwood 1951). Всі знахідки асоційовані з дрейфуючим саргасумом.

Tholoarctus natans natans Kristensen & Renaud-Mornant, 1983

Знахідки з Азорських островів, глибиною 340 м (Kristensen & Renaud-Mornant 1983); Бісайської затоки, глибиною 130 м, 1369 м, 2087 м (Kristensen & Renaud-Mornant 1983); Фарерських островів, глибиною 155 м, 249 м (Kristensen & Neuhaus 1999, Hansen et al. 2001); берегу США, глибиною 400 м (Kristensen & Renaud-Mornant 1983).

1.4.10 Родина Tanarctidae Renaud-Mornant, 1980

Представлена родами з широким батиметричним розповсюдженням (0–400 м глибини) *Actinarctus* Schulz, 1935; *Tanarctus* Renaud-Debyser, 1959; *Zioella* Renaud-Mornant, 1987.

Actinarctus doryphorus doryphorus Schulz, 1935

Знахідки з берегу Іспанії, глибиною 16 м, 20 м (Rubal et al. 2023); берегу Бразилії, глибиною 3 м, 20 м (da Rocha et al. 2013).

Actinarctus physophorus Grimaldi de Zio et al., 1982

Знахідки з Фарерських островів, глибиною 103 м, 155 м (Hansen et al. 2001).

Tanarctus arbospinosus Lindgren, 1971

Знахідки з узбережжя США, глибиною 0 м (Lindgren 1971, Renaud-Mornant 1975).

Tanarctus dendriticus Renaud-Mornant, 1980

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 100 м (da Rocha et al. 2013); берегу США, глибиною 400 м (Renaud-Mornant 1980).

Tanarctus gracilis Renaud-Mornant, 1980

Знахідки з берегу США, глибиною 400 м (Renaud-Mornant 1980); Фарерських островів, глибиною 155 м (Hansen et al. 2001).

Tanarctus helleouetae Renaud-Mornant, 1984

Знахідки з Гваделупи, глибиною 0 м (Renaud-Mornant 1984).

Tanarctus heterodactylus Renaud-Mornant, 1980

Знахідки з берегу США, глибиною 4 м, 400 м (Hummon 1994, Renaud-Mornant 1980); берегу Бразилії, глибиною 0 м, 22 м, 60 м (Renaud-Mornant 1980, da Rocha et al. 2013).

Tanarctus ramazzottii Renaud-Mornant, 1975

Знахідки з Біскайської затоки, глибиною 3039 м (Renaud-Mornant 1975).

Tanarctus tauricus Renaud-Debyser, 1959

Знахідки з Гваделупи, глибиною 0 м (Renaud-Mornant & Goubault 1984); Багамських островів, глибиною 0 м (Renaud-Debyser 1959); берегу Флориди, глибиною 0 м (Kristensen & Higgins 1984).

Tanarctus velatus McKirdy et al., 1976

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 60 м (da Rocha et al. 2013); Гваделупи, глибиною 0 м (Renaud-Mornant & Goubault 1981, 1984).

Zioella pavonina Renaud-Mornant, 1987

Знахідки з Гваделупи, глибиною 0 м (Renaud-Mornant 1987).

Ряд Echiniscoidea Richters, 1926

1.4.11 Родина Echiniscoididae Kristensen & Hallas, 1980

Представлена родами, відомими виключно з припливно-відпливної зони (до 1 м глибини) *Echiniscoides* Plate, 1888; *Neoechiniscoides* Møbjerg et al., 2019; *Isoechiniscoides* Møbjerg et al., 2016.

Підродина Echiniscoidinae Kristensen & Hallas, 1980

Echiniscoides costaricensis Bartels et al., 2021

Знахідки з берегу Коста Ріки, глибиною 0 м (Bartels et al. 2021).

Echiniscoides groenlandicus Kristensen & Hallas, 1980

Знахідки з Гренландії, глибиною 0 м (Kristensen & Hallas 1980, Faurby et al. 2011); берегу Норвегії, глибиною 0 м (Kristensen & Hallas 1980); Нової Землі, глибиною 0 м (Biserov 1999); берегу США, глибиною 0 м (Kristensen & Hallas 1980, Hallas & Kristensen 1982).

Echiniscoides hispaniensis Kristensen & Hallas, 1980

Знахідки з узбережжя Іспанії, глибиною 0 м (Kristensen & Hallas 1980).

Echiniscoides hoepneri Kristensen & Hallas, 1980

Знахідки з Гренландії, глибиною 0 м (Kristensen & Hallas 1980, Faurby et al. 2011, 2012); Ісландії, глибиною 0 м (Faurby et al. 2011, 2012); Фарерських островів, глибиною 0 м (Faurby et al. 2011, 2012).

Echiniscoides musa Gąsiorek & Kristensen, 2022

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 0 м (Gąsiorek & Kristensen 2022).

Echiniscoides sigismundi (M. Schultze, 1865)

Знахідки з берегу Бразилії, глибиною 0 м (du Bois-Reymond Marcus 1952); берегу США, глибиною 0 м (Pollock 1970, Pollock 1975, Fleeger 1978, Faurby et al. 2011, Miller et al. 2012); Гренландії, глибиною 0 м (Faurby et al. 2011); Ісландії, глибиною 0 м (Faurby et al. 2011); Фарерських островів, глибиною 0 м (Faurby et al. 2011); Британії та Ірландії, глибиною 0 м (Murray 1911, Crisp & Hobart 1954, Moore 1977, Morgan 1980, Morgan & Lampard 1986); берегу Франції, глибиною 0 м (Faurby et al. 2011); берегу Португалії, глибиною 0 м (Rubal et al. 2016); Канарських островів, глибиною 0 м (Rodriguez-Roda 1946).

Echiniscoides wyethi Perry & Miller, 2015

Знахідки з берегу США, глибиною 0 м (Perry & Miller 2015).

Echiniscoides lichenophilus Gąsiorek & Kristensen, 2022

Знахідки з берегу Домініканської республіки, глибиною 0 м (Gąsiorek & Kristensen 2022).

Neoechiniscoides pollocki (Hallas & Kristensen, 1982)

Знахідки з берегу США, глибиною 0 м (Hallas & Kristensen 1982, Faurby et al. 2012).

Підродина Isoechiniscoidinae Møbjerg, Kristensen & Jørgensen, 2016

Isoechiniscoides higginsi Hallas & Kristensen, 1982

Знахідки з берег США, глибиною 0 м (Hallas & Kristensen 1982, Faurby et al. 2012).

Клас Eutardigrada Richters, 1926

Ряд Parachela Schuster, Nelson, Grigarick & Christenberry, 1980

1.4.12 Родина Halobiotidae Gąsiorek, Stec, Morek & Michalczyk, 2019

Представлена родом, відомим виключно з припливно-відпливної зони (до 1 м глибини) *Halobiotus* Kristensen, 1982.

Halobiotus arcturulus Crisp & Kristensen, 1983

Знахідки з Гренландії, глибиною 0 м (Crisp & Kristensen 1983).

Halobiotus appeloefi (Richters, 1908)

Знахідки з берегу Норвегії, невідомої глибини (Hallas 1971, Gąsiorek et al. 2019).

Halobiotus crispae Kristensen, 1982

Знахідки з Гренландії, глибиною 0 м, 1 м (Kristensen 1982, Eiby-Jacobsen 1996, Kristensen & Neuhaus 1999, Møbjerg et al. 2007); берегу Норвегії, глибиною 0 м (Møbjerg et al. 2007); Шпіцбергену, глибиною 0 м (Smykla et al. 2011).

Halobiotus geddesi (Hallas, 1971)

Знахідки з берегу Норвегії, глибиною 0 м (Hallas 1971, Gąsiorek et al. 2019).

Halobiotus stenostomus (Richters, 1908)

Знахідки з берегу Норвегії, глибиною 0 м (Richters 1908, Geddes 1968, Hallas 1971).

Слід зазначити, що більшість літературних джерел представлена описами видів, а не роботами з фауністики. Нижче ми наводимо графік батиметричного поширення тихоходів Атлантичного океану з вищевказаних знахідок та відповідних посилань на літературні джерела. (Рис. 1.2).

Дослідження глибинного поширення морських тихоходів набуває актуальності через необхідність дослідження впливу екологічних факторів та парадоксу мейобентосу на таксони тихоходів для подальшого аналізу їх біогеографії, філогеографії та еволюції. Розуміння патернів, що лежать в основі батиметричного поширення цих організмів, дозволить не тільки виявити потенційні адаптації до глибоководного існування, а й сприятиме поповненню фауністичних списків морської біоти в цілому.

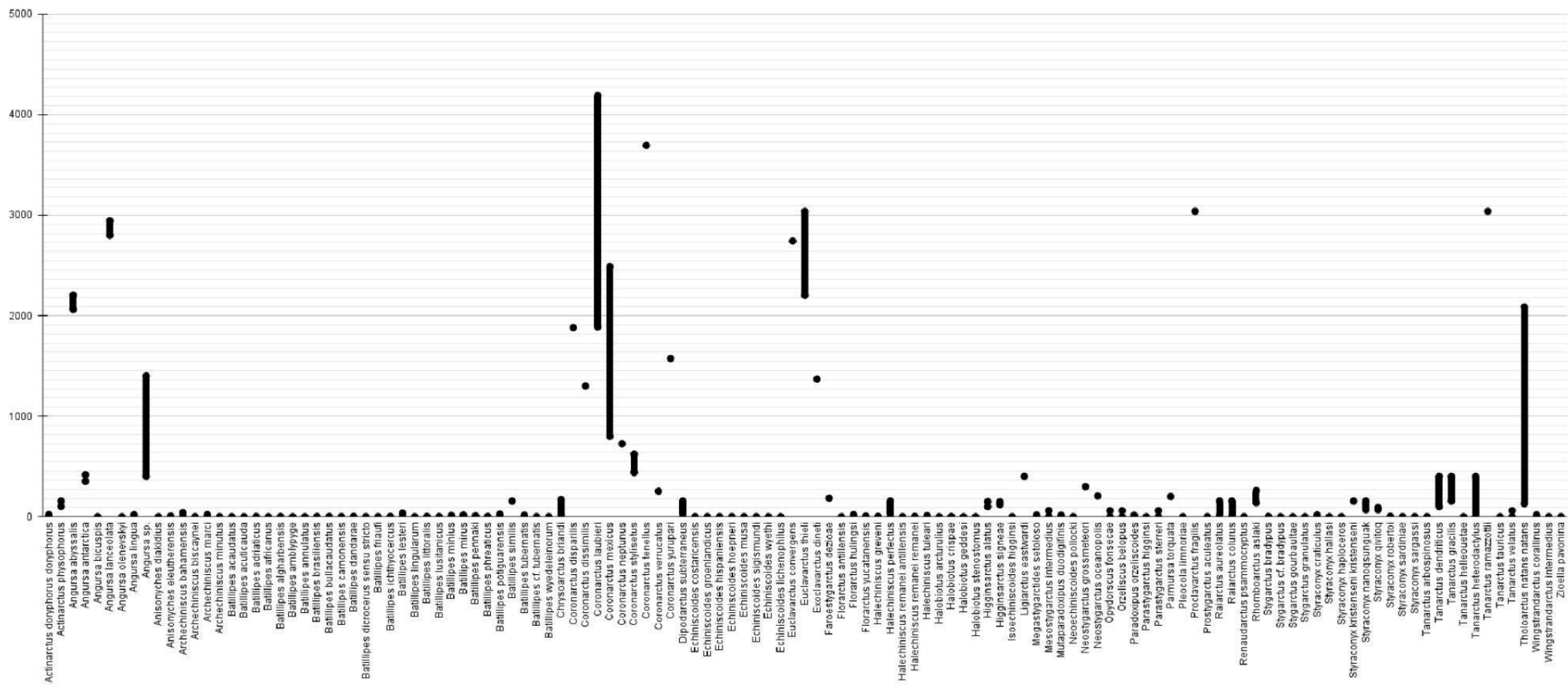


Рисунок 1.2. Батиметричне поширення тихоходів Атлантичного океану. Дані відповідно до цитувань, вказаних в Розділі 1. Чорні крапки та смуги – знахідки. Роди в алфавітному порядку. Вісь Y – глибина в метрах.

Підбиваючи підсумки, можна зауважити, що з регіону досліджень відомо лише 40 видів тихоходів, які відмічені для глибини більше ніж 100 метрів. Представники родів *Angursa*, *Coronarctus*, *Euclavarctus*, *Proclavarctus* та *Tanarctus* зустрічаються в абісальній зоні, що вказує на потенційну обмежену здатність інших родів тихоходів до життя на глибині. Не лише брак зразків з глибоководдя, а й географічна неоднорідність знахідок спонукає до більше детального дослідження таксономії та біогеографії морських тихоходів Атлантичного океану.

РОЗДІЛ 2: МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ

2.1 Матеріали

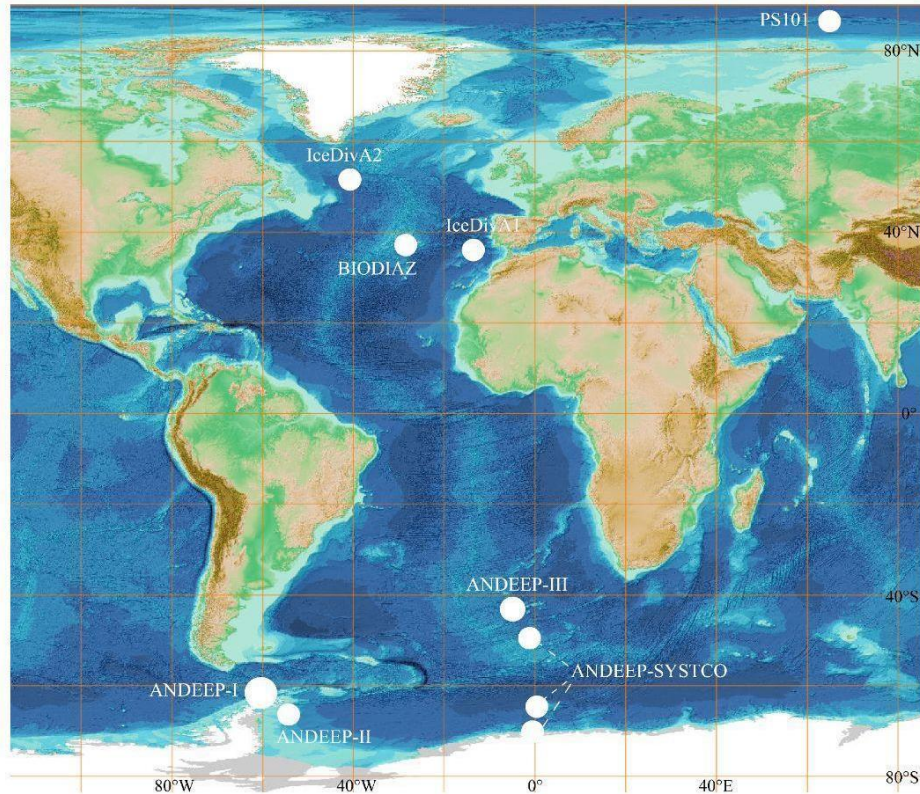


Рисунок 2.1. Мапа, що показує всі локації збору зразків. (Мапа тут і далі в Розділі 2: GEBCO)

Матеріал (1255 особин тихоходів) був зібраний під час восьми експедицій в регіоні досліджень, окресленому в Розділі 1.2: PS101, IceDivA1, IceDivA2, BIODIAZ, ANDEEP-I, ANDEEP-II, ANDEEP-III та ANDEEP-SYSTCO не здобувачем (Рис. 2.1) (Poore 2002, Arenas & Fahrbach 2005, Bathmann 2010, Boetius & Purser 2017, George et al. 2018, Brix & Taylor 2021, Kieneke & Brix 2021). Здобувач працював вже безпосередньо з колекцією тихоходів або зразками мейобентосу дослідницького інституту Зенкенберг ам Мер (Вільгельмсгафен, Німеччина). Опис локацій, методів збору і фіксації проб наведено в підрозділах 2.1.1 – 2.1.8 та представлений у Таблиці 2.1 та в Додатку 2.

Таблиця 2.1. Узагальнена таблиця місць збору зразків

Експедиція	локація	глибина (м)	пристрій	п станцій	п тихоходів
PS101	ПК	651-732	TV-MUC	2	13
IceDivA1/SO280	ІБ	4163	MUC	1	1
IceDivA2/SO286	БС	3675-3685	MUC	2	12
BIODIAZ/M150	БПЕ	294-304	HG	3	19
ANDEEP-I/PS61(3)	БО, ЗРШ, ПШЖ	2274-5194	MUC, GKG	18	638
ANDEEP-II/PS61(4)	МВ	1088-3057	MUC	4	19
ANDEEP-III/PS67	КБ	4559-4726	MUC	4	59
ANDEEP-SYSTCO/PS71	КБ, МЛ	1927-3000	MUC, GKG	13	494
ЗАГАЛОМ				47	1255

Скорочення локацій: ПК – Підводна гора Карасік, ІБ – Іберійський басейн, БС – басейн Ньюфаундленду, БПЕ – банка Принцеси Еліс, БО – басейн Они, ЗРШ – зона Розлому Шаклтона, ПШЖ – Південний Шетландський жолоб, МВ – море Ведделла, КБ – Капський басейн, МЛ – море Лазарєва.

Скорочення пристроїв: TV-MUC – мультикорер, обладнаний камерою, MUC – мультикорер, HG – дночерпак Хенінгу, GKG – боксорер.

2.1.1 Експедиція PS101

Рис. 2.1, 2.2, Табл. 2.1 (Voetius & Purser 2017)

Проби зібрані під час експедиції PS101 німецького судна Polarstern в Північному океані, Лангсетський хребет, підводна гора Карасік. Для збору проб використовували обладнаний камерою мультикорер (TV-MUC) з внутрішнім діаметром трубки 9.5 см (площа 70.85 см²). Відкладення дна представлені мілким базальтним камінням. Верхні 5 см проби зрізали, фільтрували через сито (40 мкм) та виливали в ємність (Kautex[®] 750 мл) з 7% розчином MgCl₂ для розслаблення організмів перед фіксацією (тут і далі за Todaro & Hummon 2008). Таке анастезіювання вкрай важливе при роботі з «м'яким» мейобентосом (не нематодами чи ракоподібними). Через 10 хв додавали 37% розчин формальдегіду і доливали морської води до приблизної концентрації формальдегіду у 4-8%.

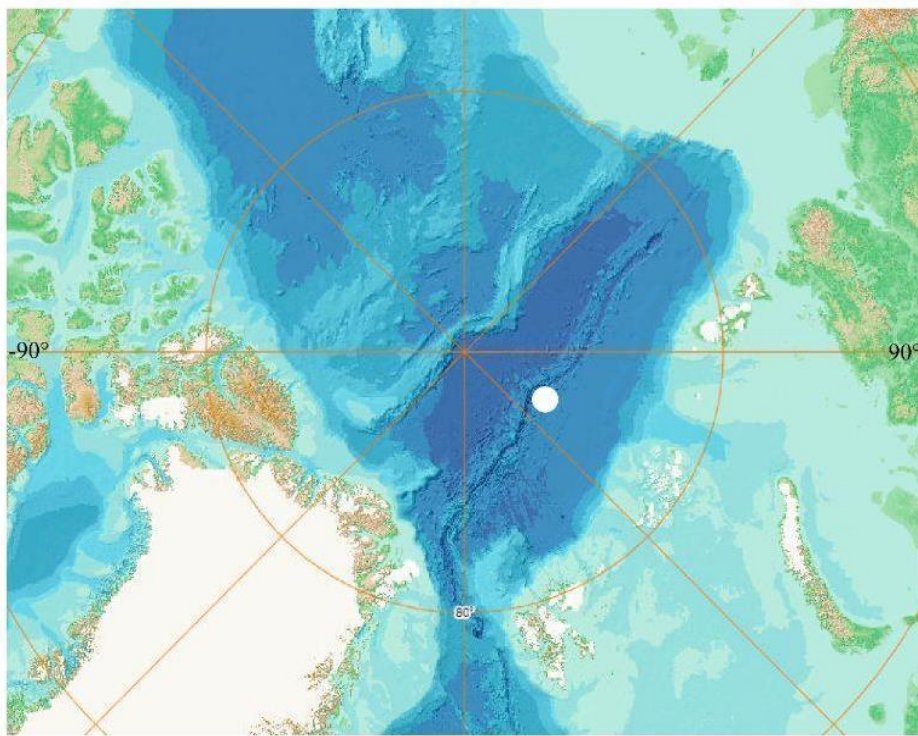


Рисунок 2.2. Станція експедиції PS101, проби якої досліджували

2.1.2 Експедиція IceDivA1/SO280

Рис. 2.1, 2.3, Табл. 2.1 (Kieneke & Brix 2021, Brix et al. 2024)

Проби зібрані під час експедиції IceDivA1/SO280 німецького судна Sonne в північно-східній частині Атлантичного океану. Для збору проб використовували мультикорер з внутрішнім діаметром трубки 9.5 см (площа 70.85 см²). Верхні 5 см проби фільтрували через сито (40 мкм) та виливали в ємність (Kautex[®] 1000 мл), одразу додавали 37% розчин формальдегіду і доливали морської води до приблизно 4% концентрації формальдегіду.

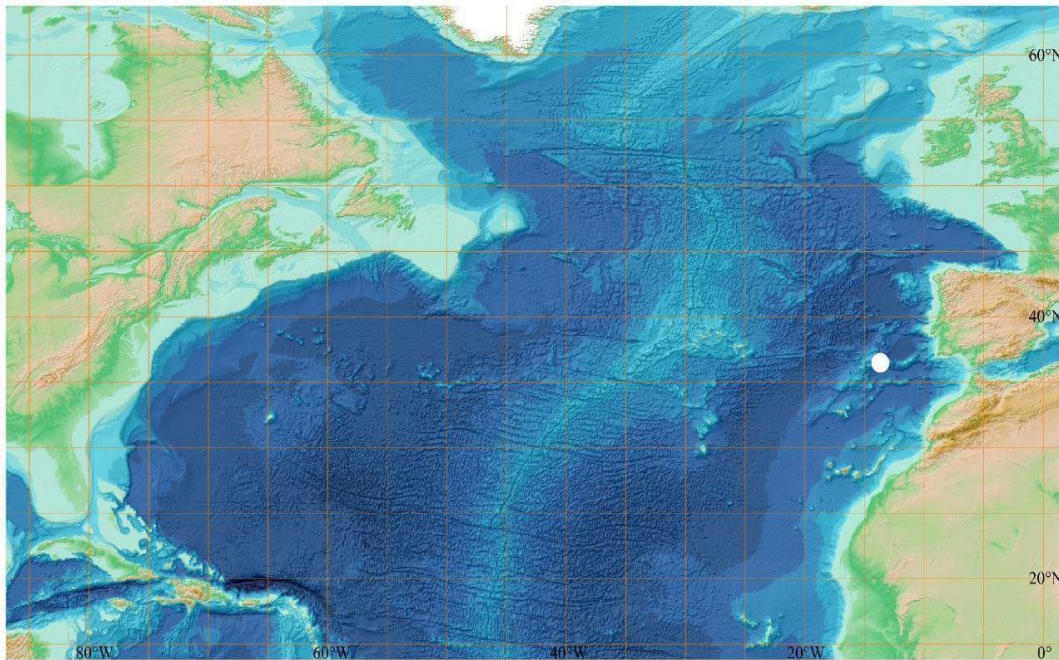


Рисунок 2.3. Станція експедиції IceDivA1, проби якої досліджували

2.1.3 Експедиція IceDivA2/SO286

Рис. 2.1, 2.4, Табл. 2.1 (Brix & Taylor 2021, Brix et al. 2022)

Проби зібрані під час експедиції німецького судна Sonne в північно-західній частині Атлантичного океану. Для збору проб використовували мультикорер з внутрішнім діаметром трубки 9.5 см (площа 70.85 см²). Верхні 5 см проби зрізали, фільтрували через сито (40 мкм) та виливали в ємність (Kautex[®] 1000 мл) з 7% розчином MgCl₂ для розслаблення організмів перед фіксацією. Через 10 хв додавали 37% розчин формальдегіду і доливали морської води до приблизно 4% концентрації формальдегіду.

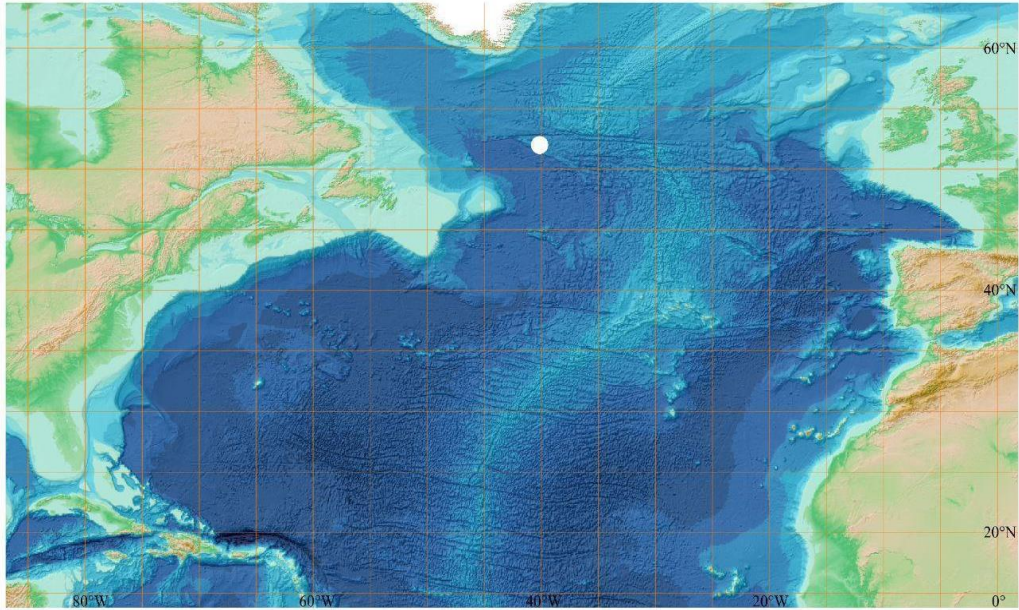


Рисунок 2.4. Станція експедиції IceDivA2, проби якої досліджували

2.1.4 Експедиція BIODIAZ/M150

Рис. 2.1, 2.5, Табл. 2.1 (George et al. 2018)

Проби зібрані під час експедиції M150 німецького судна Meteor в північно-центральної частині Атлантичного океану. Для збору проб використовували дночерпак Хенінгу (Henning 2015). Виділення мейофауни проводили з використанням 7% розчину $MgCl_2$ та сита (40 мкм). Пробу фіксували формальдегідом з кінцевою до концентрації приблизно 4-8%.

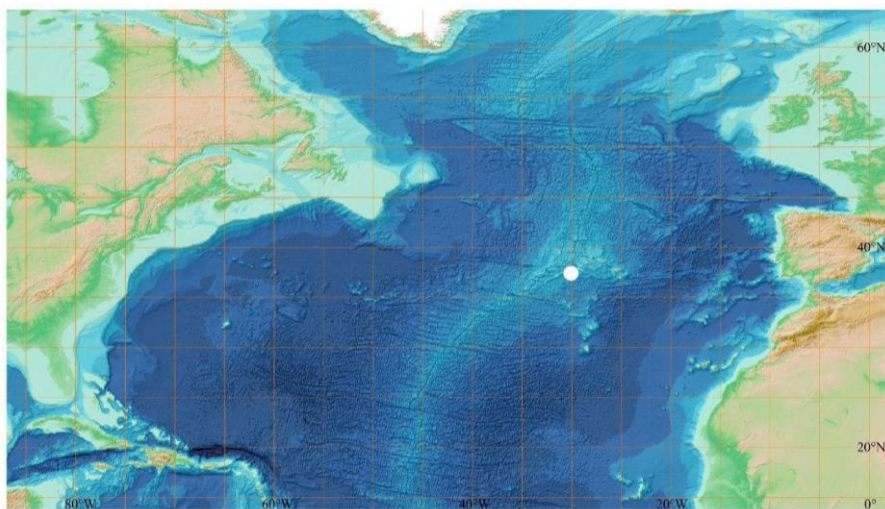


Рисунок 2.5. Станція експедиції BIODIAZ, проби якої досліджували

2.1.5 Експедиція ANDEEP-I/PS61(3)

Рис. 2.1, 2.6, Табл. 2.1 (Poore 2002)

Проби зібрані під час експедиції німецького судна Polarstern в північно-західній частині Атлантичного океану. Для збору проб використовували мультикорер з внутрішнім діаметром трубки 5.7 см (площа 25.5 см²). Верхні 5 см проби фільтрували через сито (40 мкм) та виливали в ємність (Kautex[®] 1000 мл), одразу додавали 37% розчин формальдегіду і доливали морської води до приблизно 4% концентрації формальдегіду. Для експедицій ANDEEP-II/PS61(4), ANDEEP-III/PS67 та ANDEEP-SYSTCO/PS71 проводили таку саму процедуру фіксації проби.

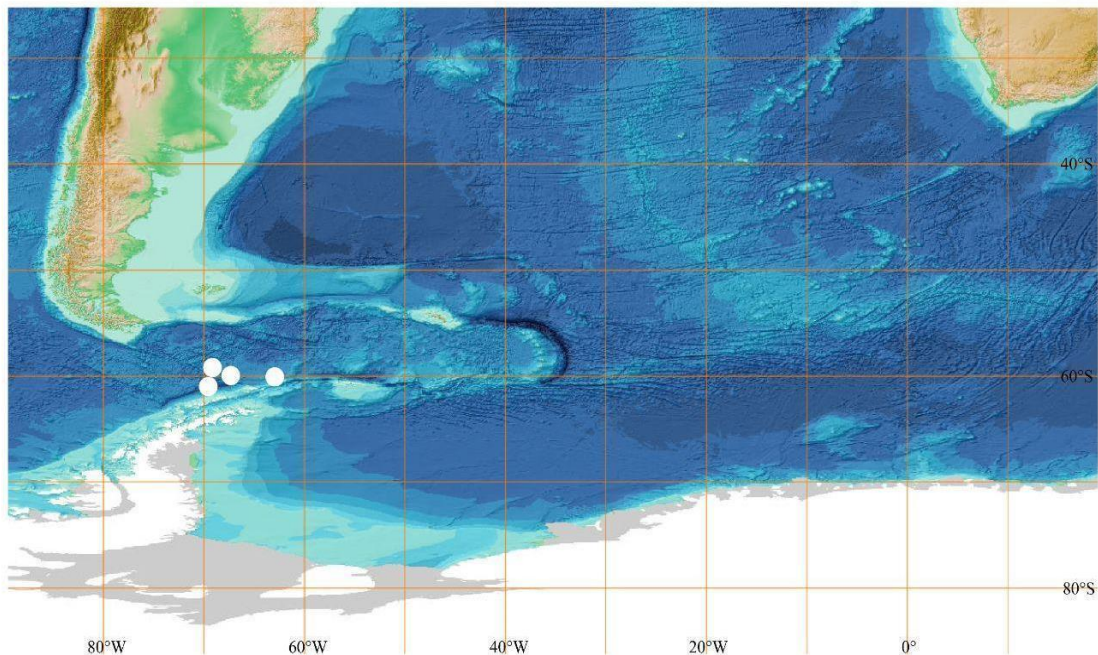


Рисунок 2.6. Станція експедиції ANDEEP-I, проби якої досліджували

2.1.6 Експедиція ANDEEP-II/PS61(4)

Рис. 2.1, 2.7, Табл. 2.1 (Poore 2002)

Проби зібрані під час експедиції німецького судна Polarstern в північно-західній частині Атлантичного океану. Використовували мультикорер з внутрішнім діаметром трубки 5.7 см (площа 25.5 см²).

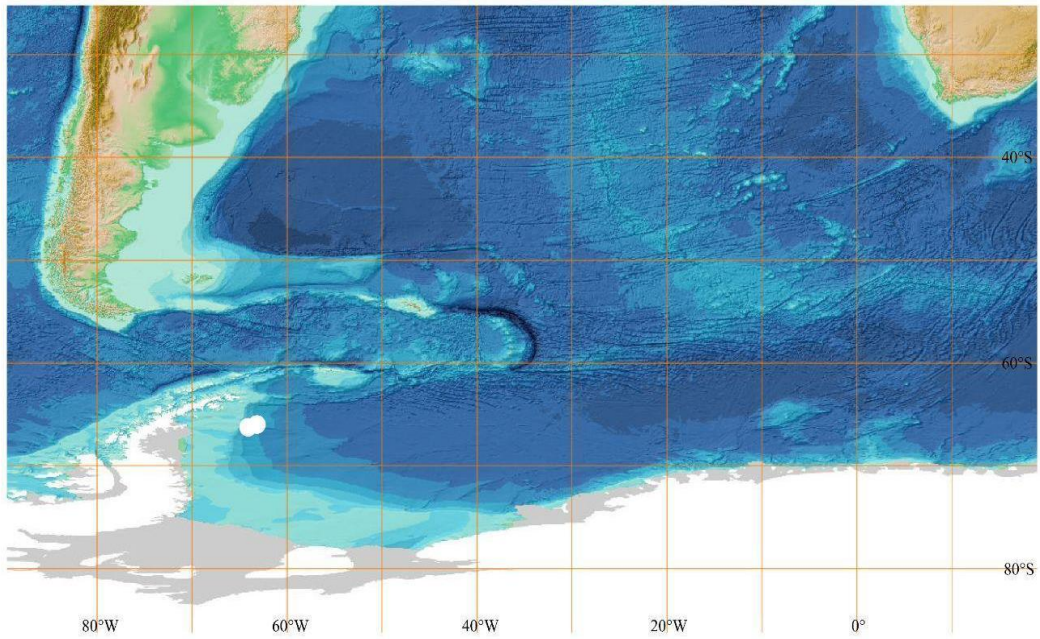


Рисунок 2.7. Станція експедиції ANDEEP-II, проби якої досліджували

2.1.7 Експедиція ANDEEP-III/PS67

Рис. 2.1, 2.8, Табл. 2.1 (Arenas & Fahrbach 2005)

Проби зібрані під час експедиції німецького судна Polarstern в північно-західній частині Атлантичного океану. Використовували мультикорер з внутрішнім діаметром трубки 9.5 см (площа 70.85 см²).

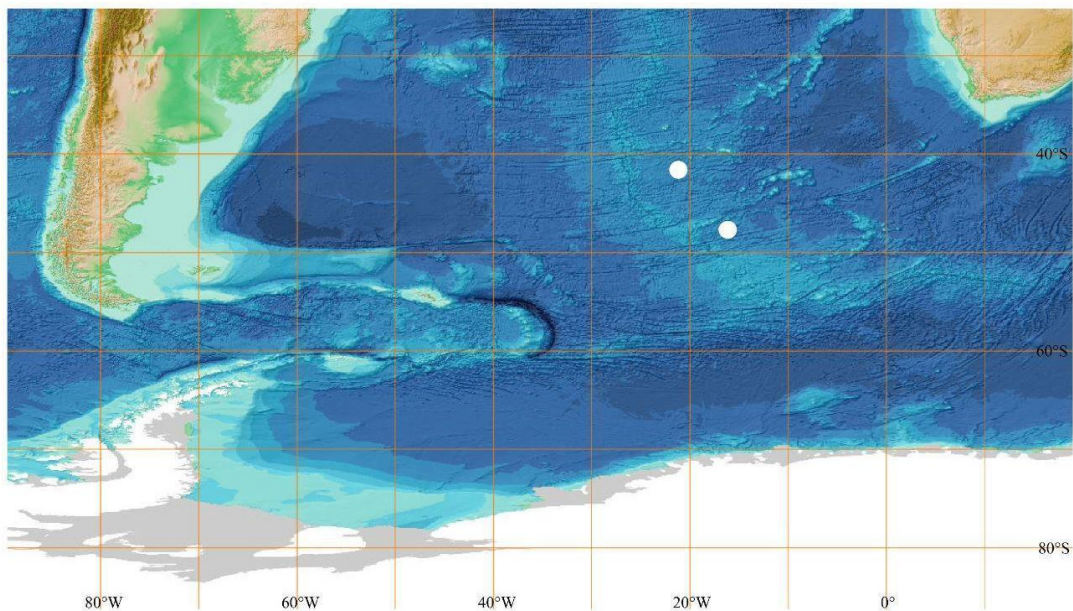


Рисунок 2.8. Станція експедиції ANDEEP-III, проби якої досліджували

2.1.8 Експедиція ANDEEP-SYSTCO/PS71

Рис. 2.1, 2.9, Табл. 2.1 (Bathmann 2010)

Проби зібрані під час експедиції німецького судна Polarstern в північно-західній частині Атлантичного океану. Використовували мультикорер з внутрішнім діаметром трубки 9.4 см (площа 69.36 см²). Проби збирали також за допомогою бокскореру (0.5 x 0.5 м, 2500 см² площею).

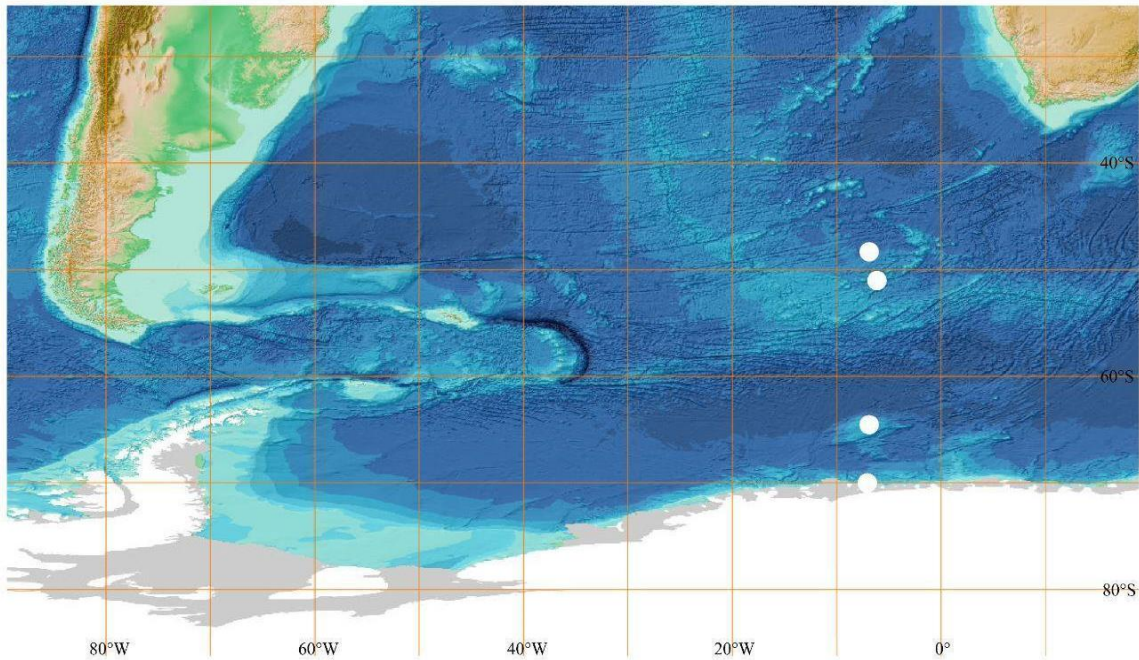


Рисунок 2.9. Станція експедиції ANDEEP-SYSTCO, проби якої досліджували

Екстракцію з проб проводили центрифугуванням за градієнтом щільності (Higgins & Thiel 1988) колоїдами Levasil[®] та Kaolin[®] при 3608 об./хв. тричі. Супернатант фільтрували через сито (40 мкм) та додавали Rose Bengal для полегшення процесу сортування. Проби сортували за Богоровим (1927).

2.2 Методи

2.2.1 Виготовлення препаратів

Постійні препарати для світлової мікроскопії виготовляли за наступним алгоритмом: з проби тихохода діставали паличкою з петлею із тонкого мідного

дроту на кінці, або паличкою із приклеєною до неї вією. Предметне скельце підготовували, наносячи на нього коло з суміші парафіну та бджолиного воску 2:1 (Рис. 2.10А). Тихохода переносили на підготоване предметне скло в краплю гліцерола, нанесеного в центр кола. Далі, накривали покривним скельцем. Такий тимчасовий препарат поміщали на нагрівальний столик (60°C) до розплавлення суміші (приблизно 3 сек) (Рис. 2.10А). Перед формуванням колекції та надсиланням до музею, препарати запечатували, покриваючи края покривного скельця прозорим лаком для нігтів (Trokhymchuk & Kieneke 2024).

Постійні препарати для растрової (сканувальної) електронної мікроскопії (РЕМ, СЕМ) виготовляли лише після детального вивчення та фотографування, відеозйомки постійних препаратів для світлової мікроскопії. Покривне скельце з препарату обережно прибирали; забирали тихохода паличкою з петлею із тонкого мідного дроту на кінці та переносили в спеціальний металевий контейнер (Рис. 2.10С, Trokhymchuk & Kieneke 2024). Цей контейнер поміщали в ємність з 40% етанолом і проводили дегідратацію спиртовою ланкою 40-50-60-70-80-90-100%, витримуючи в кожній концентрації по 15 хвилин (Рис. 2.10D). Останню стовідсоткову концентрацію підмінювали тричі, після чого металеву ємність поміщали в осушувач критичної точки Leica CPD300 (Рис. 2.10Е). Після заміни етанолу вуглекислим газом, зразок виймали з металеві ємності та поміщали на кругле покривне скельце діаметром 12 мм, що було покрито тонким шаром лабораторної смоли (Tempfix mounting resin, Plano GmbH). Смолу розчиняли, наносячи на неї краплю хлороформу та підігриваючи до 120°C в полум'ї, для розгладження поверхні. Після перенесення зразка, підготоване кругле покривне скельце нагрівали на предметному столику (50°C, до 30 с). Це скельце приліплювали клейким стікером до алюмінієвої платформи та покривали золотом-паладієм в Val-Tec SCD 050 при 40 мА 150 с. Перед надсиланням до музею, платорму поміщали в пластикову протиударну капсулу (Trokhymchuk & Kieneke 2024).

Готові постійні препарати (предметні скельця та пластикові капсули з платформами) зберігаються в колекції Зенкенбергського музею (Франкфурт-на-Майні, Німеччина). Каталог колекції розробляв безпосередньо здобувач. Препарати доступні за посиланням (для опублікованих даних зі статей Trokhymchuk & Kieneke 2024, Trokhymchuk et al., Trokhymchuk & Kieneke 2024): <https://search.senckenberg.de/aquila-public-search/search>

2.2.2 Методи мікроскопії

Роботу по сортуванню проб, переміщенню тихходів та роботу із підготовкою препаратів проводили з використанням оптичного стереомікроскопа Leica M80.

Дослідження препаратів та фото-, відеодокументацію проводили з використанням світлового мікроскопа Olympus BX53 з диференціальним інтерференційним контрастом (ДІК). Мікроскоп мав вмонтовану камеру HD-Ultra VC.3036-HDS. Для проведення досліджень використовували переважно об'єктиви x40/0.95 (NA) UPlanX Apo та x100/1.30 (NA) UPlanFL N (імерсійна олія). Для додаткового збільшення використовували збільшувальну трубку Olympus U-SA на x1/x1,25/x1,6/x2 (Рис. 2.10B).

Растрову електронну мікроскопію проводили з використанням TESCAN VEGA3 з прискорювальною напругою в 10 кВ та додатковим детектором електронів (Рис. 2.10F).



Рисунок 2.10. Візуалізація етапів дослідження.

А – нагрівальний столик та предметне скельце з колом із суміші парафіну та воску. В – процес дослідження з використанням світлового мікроскопа. С – металевий контейнер для дегідратації зразка. D – спиртова ланка. Е – осушувач критичної точки. F – процес дослідження з використанням растрового електронного мікроскопа. А, В – етапи підготовки дослідження з використанням світлової мікроскопії. С-F – етапи підготовки дослідження з використанням електронної мікроскопії.

2.2.3 Ідентифікація зразків

Для ідентифікації тихохода розглядали його постійний мікропрепарат для світлової мікроскопії або постійний мікропрепарат для сканувальної електронної мікроскопії (Розділ 2.2.2). Звертали увагу на такі морфологічні ознаки: як війки, клави, сенсорні органи кінцівок, кутикулу, додаткові відростки, букальний та статеві апарати. Вимірювали такі ознаки, як загальна довжина тіла, найбільша ширина тіла, довжина клав, війок, сенсорних органів, пальців, букального апарату (за Fontoura et al. 2017).

Визначення тихоходів до роду проводили за Fontoura et al. (2017) для родів, описаних до 2017 року. Для визначення тихоходів до виду (в тому числі й до роду, якщо він описаний після 2017 р.) використовували статті з оригінальним описанням виду (наприклад Bartels et al. 2024) або ревізії (наприклад Fujimoto & Hansen 2019) та список валідних таксонів Degma & Guidetti 2023. Тихоходів вимірювали за рекомендаціями Fontoura et al. (2017) та оригінальними описами видів (див. посилання в Розділі 3). Основними метричними характеристиками були довжина та ширина тіла. За можливості або необхідності (для підтвердження визначення виду або надання нових даних щодо ознаки) вимірювали також довжину кутикулярних відростків, щетинок, сенсорних органів, клав тощо. Фото- та відеоматеріал вимірювали в програмі FiJi/ImageJ (Schindelin et al. 2012), обробку контрастності та тону робили в Adobe Photoshop CS 5.1. Для отримання світлин, що є в дисертації, використовували Adobe InDesign CS 5.5 та застосунок Procreate.

У випадку, коли особина була пошкоджена, використовувати позначення “cf.” або “aff.” Тихохода невідомого виду позначали родовою назвою з “sp.” (Bengtson 1988). У випадку, коли особина за морфологічними ознаками належала до нового виду але мала недостатні для опису виду кондиції, використовувал “sp. cap.” як в Dey et al. 2024.

2.2.4 Методи біогеографічних досліджень

Для проведення біогеографічного аналізу використали базу даних з літературних даних, вказаних в Розділі 1 та Kaczmarek et al. 2015, оновивши, відповідно до публікацій останніх років (див. Розділ 2.2.3) та до власних даних (Trokhymchuk & Kieneke 2024, Trokhymchuk et al. 2024, неопубліковані дані здобувача). Для виявлення патернів географічного розподілу видів використовували метод ієрархічної кластеризації. Для цього підготували таблицю знахідок всіх видів тихоходів Атлантичного океану (Додаток 2). Локалітети мають назву, пов'язану з регіоном та уособлюють всю сукупність найближчих знахідок, наприклад, “ВІ” відповідає всім знахідкам морських тихоходів з узбережжя Британських островів (див. Розділ 4).

При побудові дендрограми використовували незважений метод середнього зв'язку (unweighted pair group method with arithmetic mean, UPGMA), коефіцієнт Дайса-Соренсена (Dice-Sørensen coefficient) (Dice 1945, Sørensen 1948) та кількість бутстреп ітерацій в 1000. Ця методика була обрана з поглядом на те, що коефіцієнт Дайса-Соренсена гарно показує себе в гетерогенних наборах даних та використовується в дослідженнях на “присутність-відсутність” (Hazel 1972, Veit-Köhler et al. 2010, Vavrek 2016). Для додаткової візуалізації та перевірки повторюваності результатів застосували неметричне багатовимірне шкалювання (MDS) (Veit-Köhler et al. 2010). Вищеназваний статистичний аналіз здійснили в PAST (Paleontological Statistics) 4.03.

РОЗДІЛ 3: СИСТЕМАТИЧНА ЧАСТИНА

3.1 Морські тихоходи регіону дослідження

За період досліджень ми виявили 19 видів тихоходів, які належать до класу *Heterotardigrada* Marcus, 1927. Далі ми наводимо список видів з описами, що базуються на основних видоспецифічних характеристиках та підтверджують наше видове визначення (див. Розділ 2.2.3). Систематика та валідність таксонів відповідно до Degma & Guidetti 2023 та останніх видових описів. Вимірювання наведені в дужках та представлені найбільшим значенням серед всіх особин, округленим до цілого числа.

3.1.1 Родина *Batillipedidae* Ramazzotti, 1962

Batillipes Richters, 1909

Batillipes wyedeleinorum Bartels, Fontoura, Nelson & Kaczmarek, 2024 (Рис. 3.1)

Матеріал: ANDEEP-I (1 особина), ANDEEP-II (1 особина).

Опис: Невеликий *Batillipes* (до 147 мкм довжиною, 46 мкм шириною). Трапеційоподібна голова відділена шиєю з латеральними конічними відростками від тулуба. Відростки між другою і третьою парою ніг конічні. Відростки між першою та другою, третьою і четвертою парами ніг тупі. Тіло пунктуйоване кутикулярними стовпчиками. Головні щетинки закінчуються додатковими філаментами. Щетинки четвертої пари ніг довгі (17 мкм), з додатковими філментами на кінці. Первинна клава трубкоподібна. Вторинна клава непомітна. Ротовий конус виражений. Глоткова цибулина овальна. Сенсорні органи присутні на всіх ніжках. Сенсорні органи четвертої пари ніг (довжина 18 мкм) мають цирофор та закінчуються додатковими філаментами. На першій, другій та третій парах ніг пальчики мають такий патерн за довжиною (перший пальчик – найбільш цефалічний): середній-найкоротший-довгий-короткий-довгий-середній (6-4-10.5-5.5-11-7 мкм відповідно). Патерн пальчиків четвертої пари ніг такий: середній-довгий-найкоротший-

короткий-довгий-середній (11-14.5-6-8-14-11 мкм відповідно). Пальчики закінчуються присосками. Каудальний відросток одиничний, має довжину 8.5 мкм. Між гонопором та анусом є гладенька зона.

Поширення: Багамські острови та Британські Віргінські острови, до 3 м глибини (типове оселище, Bartels et al. 2024); Південний океан, протока Дрейка, 1088-2893 м глибини (Trokhymchuk et al. 2024).

Примітки: для цього виду, відомого раніше тільки з мілководдя, ми приводимо знахідки з батіально-абіссальних зон. Ми розглянули також ювенільну особину, яка має по чотири пальчики на кожній нозі, що є характерним явищем для ювенільних стадій *Batillipes* (Kristensen & Mackness 2000). Ми вперше наводимо дані растрової електронної мікроскопії для цього виду.

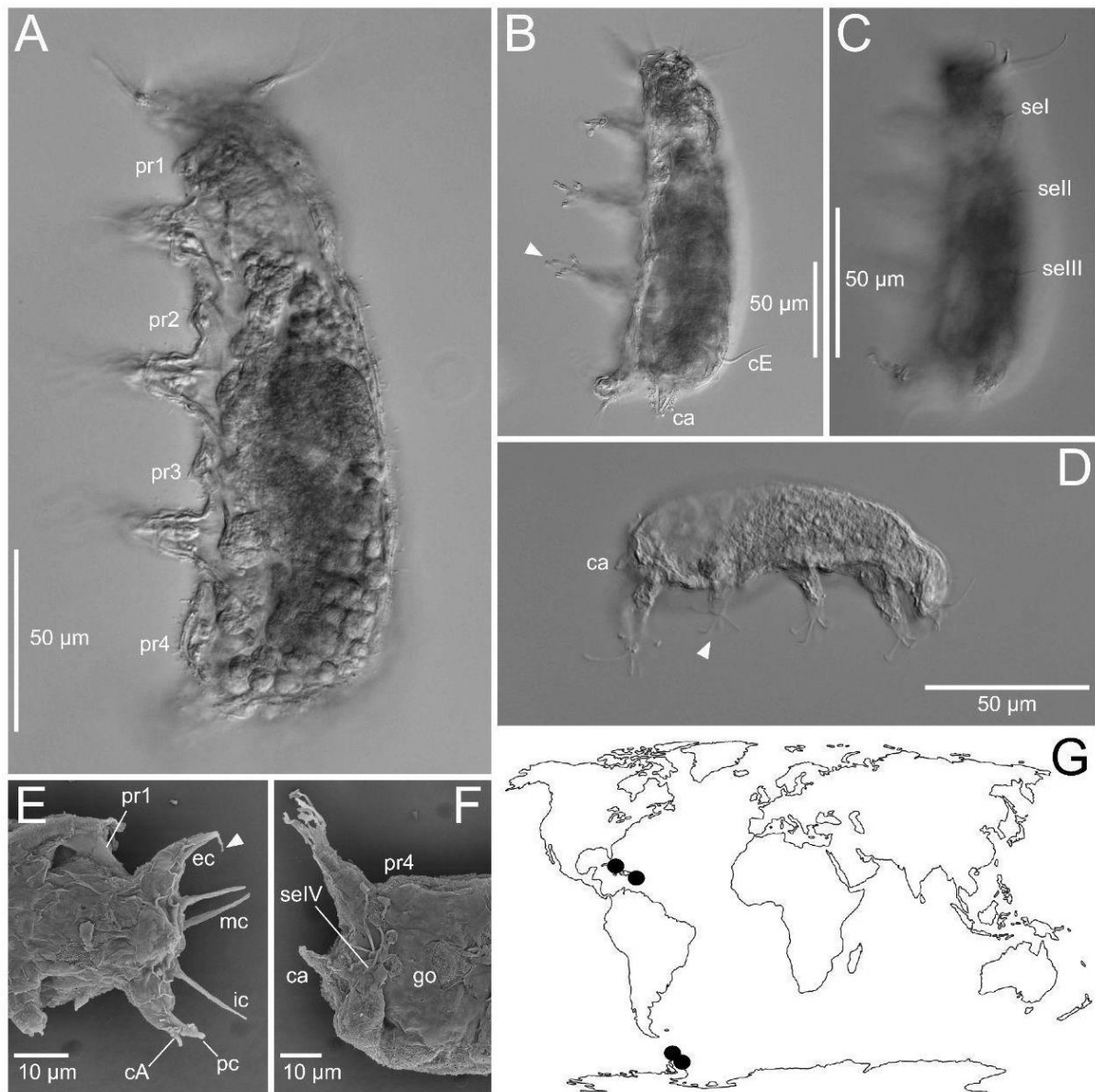


Рисунок 3.1. *Batillipes wyedeleinorum*. Світлова мікроскопія (ДІК) А-Д. Електронна мікроскопія (СЕМ) Е-Ф. А – самиця, габітус, дорсальне положення. В – самиця, габітус, дорсальне положення. Стрілка вказує патерн пальчиків. С – самиця, габітус, вентральне положення. D – ювенільна особина, габітус, латеральне положення. Стрілка вказує на чотири пальчики на нозі. Е – самиця, вентральне положення, цефалічна частина. Стрілка вказує на додаткові філаменти щетинки А. F – самиця, вентральне положення, каудальна частина. G – ареал (див. Поширення). Скорочення: са – каудальний відросток, сА – щетинка А, сЕ – щетинка Е, ес – зовнішня щетинка, го – гонопор, іс – внутрішня щетинка, тс – серединна щетинка, рс – первинна клава, рг – латеральний відросток, се – сенсорний орган.

3.1.2 Родина Coronarctidae Renaud-Mornant, 1974

Рід *Coronarctus* Renaud-Mornant, 1974

Обидва представлені види належать до «групи *Coronarctus tenellus*», бо мають короткі головні щетинки.

Coronarctus dissimilis Gomes-Júnior, Santos, da Rocha, Santos & Fontoura 2020 (Рис. 3.2)

Матеріал: IceDivA1 (1 особина), IceDivA2 (2 особини), ANDEEP-SYSTCO (1 особина)

Опис: Великий тихоход з веретеноподібним тілом довжиною 301-411 мкм та шириною 71-112 мкм. Китукула гладенька, псевдосегментована. Головні щетинки короткі. Первинні клави сферичні, невеликі (до 5 мкм в діаметрі). Вторинні клави з дорсальної сторони розходяться на рівні серединної щетинки на рівні серединної лінії; з вентральної сторони клави оточують зовнішні щетинки та мають вторинний вигин. Глоткова цибулина овальна. На четвертій парі ніг наявні конічні сенсорні органи та коксальні відростки. Кігтики гетероморфні: на кожній ніжці зовнішні кігтики менші за внутрішні. При цьому, на першій парі ніг кігтики більші за кігтики на другій і третій парах. Додаткові шипики присутні на всіх кігтиках всіх ніжок.

Поширення: басейн Кампосу, 1300 м глибини (типове оселище, Gomes-Júnior et al. 2020); басейн Ньюфаундленду, 3685 м глибини (Trokhymchuk & Kieneke 2024); Капський басейн, 2981 м глибини (Trokhymchuk et al. 2024); Іберійський басейн, 4163 м глибини (Trokhymchuk & Kieneke 2024).

Примітки: тихоходи зі статевим диморфізмом. Самиці, окрім наявності розеткового гонопора та сім'яприймачів, довші та ширші за самців.

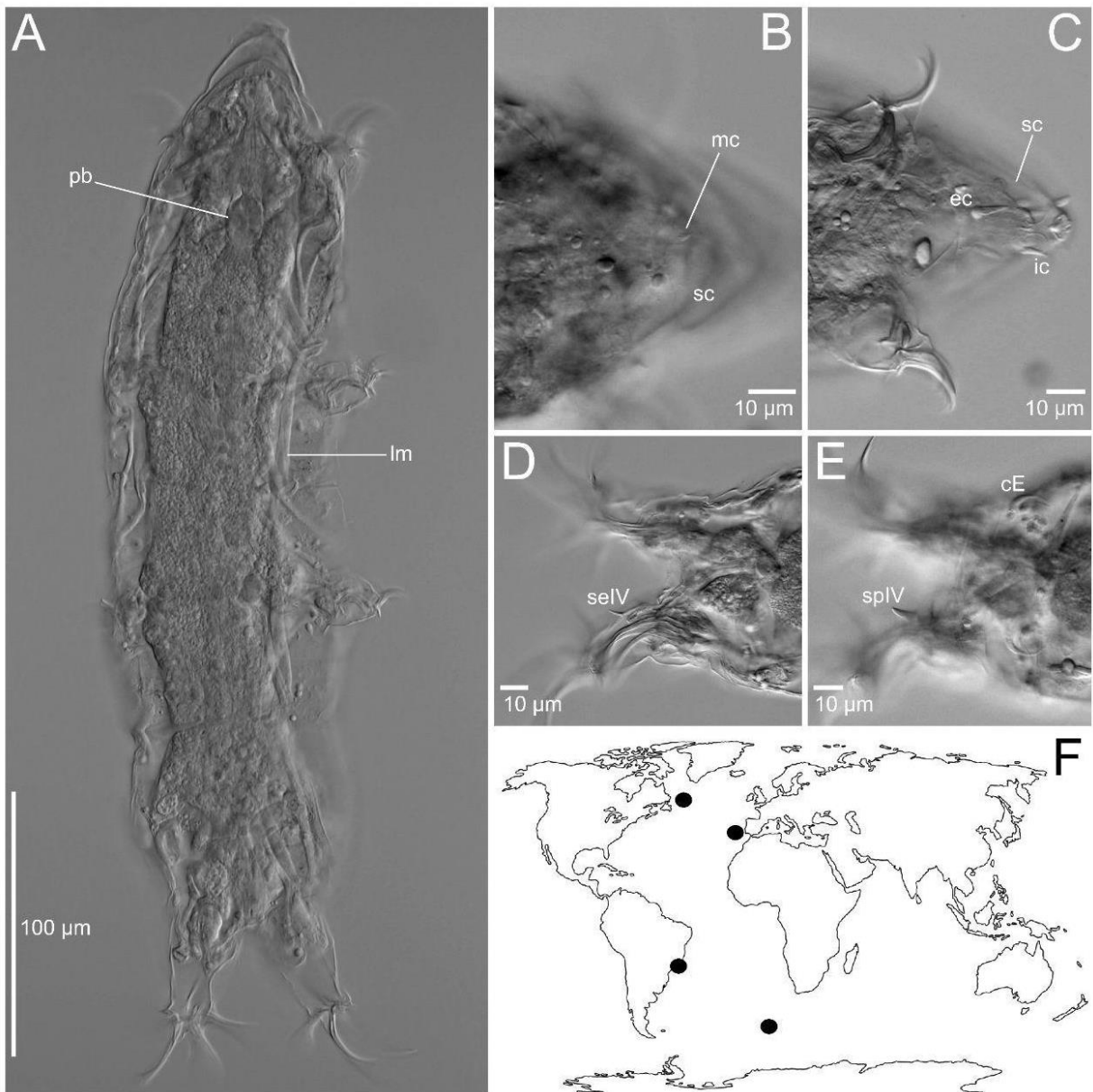


Рисунок 3.2. *Coronarctus dissimilis*. Світлова мікроскопія (ДІК). А – самець, габітус. В – самець, дорсальне положення, цефалічна частина. С – самець, вентральне положення, цефалічна частина. Д – самець, дорсальне положення, каудальна частина. Е – самець, дорсальне положення, каудальна частина. F – ареал (див. Поширення). Скорочення: сЕ – щетинка Е, ес – зовнішня щетинка, іс – внутрішня щетинка, Ім – продольні м'язи, мс – серединна щетинка, рб – глоткова цибулина, sc – вторинна клава, se – сенсорний орган, sp – коксальний відросток.

Coronarctus tenellus Renaud-Mornant, 1974 (Рис. 3.3)

Матеріал: ANDEEP-SYSTCO (3 особини)

Опис: Великий тихоход з веретеноподібним тілом довжиною 205-294 мкм та шириною 35 мкм. Китукула гладенька, псевдосегментована. Головні щетинки короткі. Первинні клави сферичні. Серединна щетинка розташована дорсально між вторинними кладами до їх розходження від серединної лінії. Глоткова цибулина овальна. На четвертій парі ніг наявні конічні сенсорні органи. Кігтики без гетероморфії. Додаткові шипики присутні лише на внутрішніх кігтиках четвертої пари ніг.

Поширення: берег Намібії, 3694 м глибини; берег Сомалі, 1630-4690 м глибини (Renaud-Mornant 1974); Капський басейн, 2981 м глибини (Trokhymchuk et al. 2024).

Примітки: 7 особин з ANDEEP-SYSTCO мали погані кондиції, тому їх визначили як *Coronarctus cf. tenellus*. Ми розглянули також ювенільну особину, яка має по два кігтики на кожній нозі, що є характерним для ювенільних стадій *Coronarctus* (Renaud-Mornant 1988).

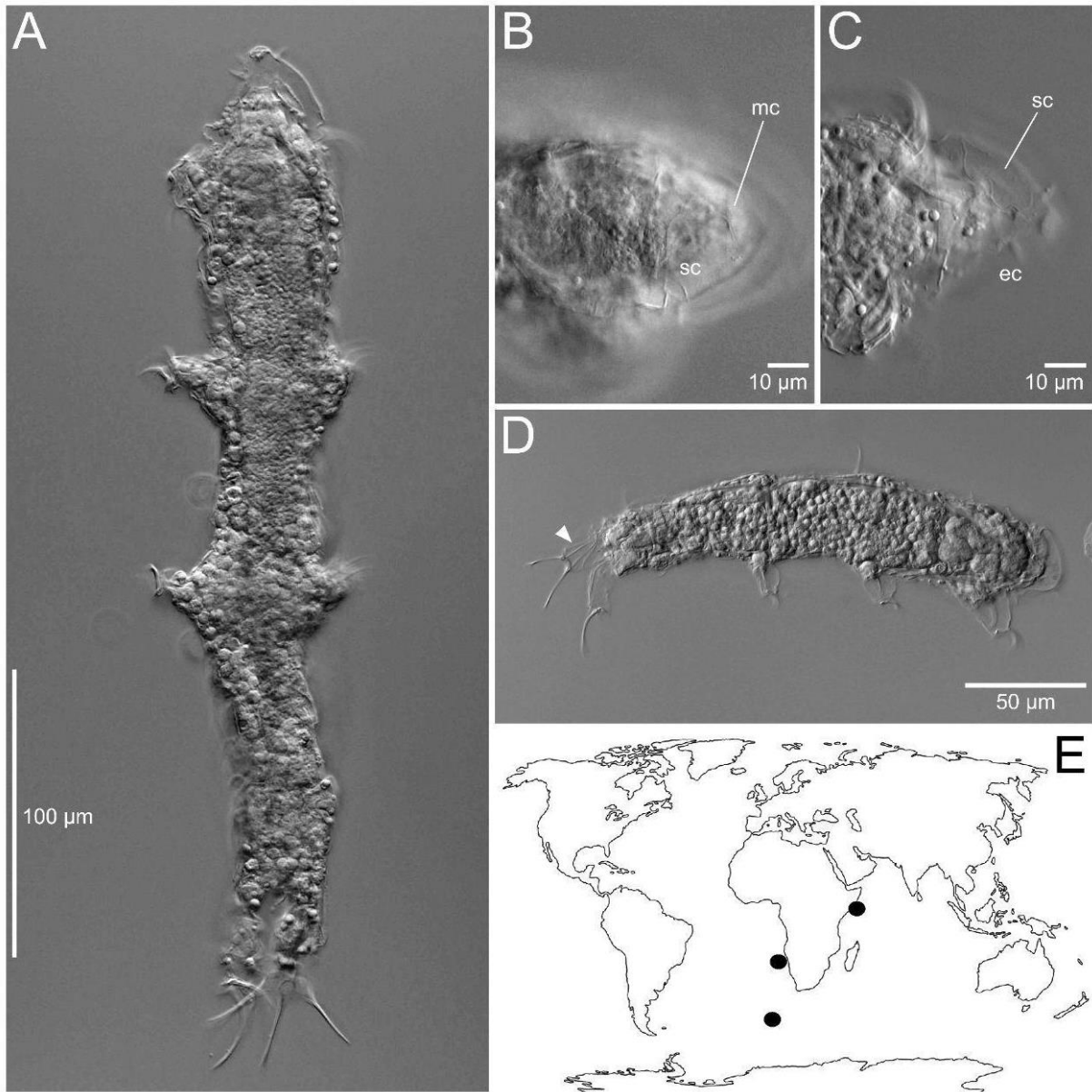


Рисунок 3.3. *Coronarctus tenellus*. Світлова мікроскопія (ДІК). А – самець, габітус. В – самець, дорсальне положення, цефалічна частина. С – самець, вентральне положення, цефалічна частина. D – ювенільна особина, латеральне положення. Стрілка вказує на зовнішні кігті, що ростуть в кігтиковій залозі. E – ареал (див. Поширення). Скорочення: ec – зовнішня щетинка, mc – серединна щетинка, sc – вторинна клава.

3.1.3 Родина Halechiniscidae Thulin, 1928

Рід *Moebjergarctus* Bussau, 1992

Moebjergarctus clarionclippertonensis Bai, Wang, Zhou, Lin, Meng & Fontoura, 2020
(Рис. 3.4)

Матеріал: ANDEEP-I (3 особини), ANDEEP-SYSTCO (1 особина)

Опис: Великий тихоход з діжкоподібним тілом довжиною 148-283 мкм та шириною 52.3-99.7 мкм. Китукула гладенька, псевдосегментована, з дорсальними пластинами, ущільнення кутикули в каудальній області формує характерне для цього виду випинання. Головні щетинки мають наступну будову: сегментований скапус, гладеньку область та короткий трубочкоподібний флагелум. Первинні клави видовжені (до 13 мкм), направлені до ротового конусу. Вторинні клави сферичні. Кігтики на кожній кінцівці рівні за довжиною та мають характерну зморщену кутикулу кігтикової оболонки. Самиці мають характерну пластинку в місці отвору сім'яприймачів.

Поширення: Тихий океан, Кларіон-Клиппертонська зона, 5135-5281 м глибини (типове оселище, Bai et al. 2020); Південний океан, протока Дрейка, 3551-3650 м глибини (Trokhymchuk et al. 2024)

Примітки: пластинка в місці отвору сім'яприймача має нечіткі контури трикутника при дослідженнях навіть з ДІК. Рекомендуємо використовувати РЕМ для чіткого виявлення цих структур у самиць.

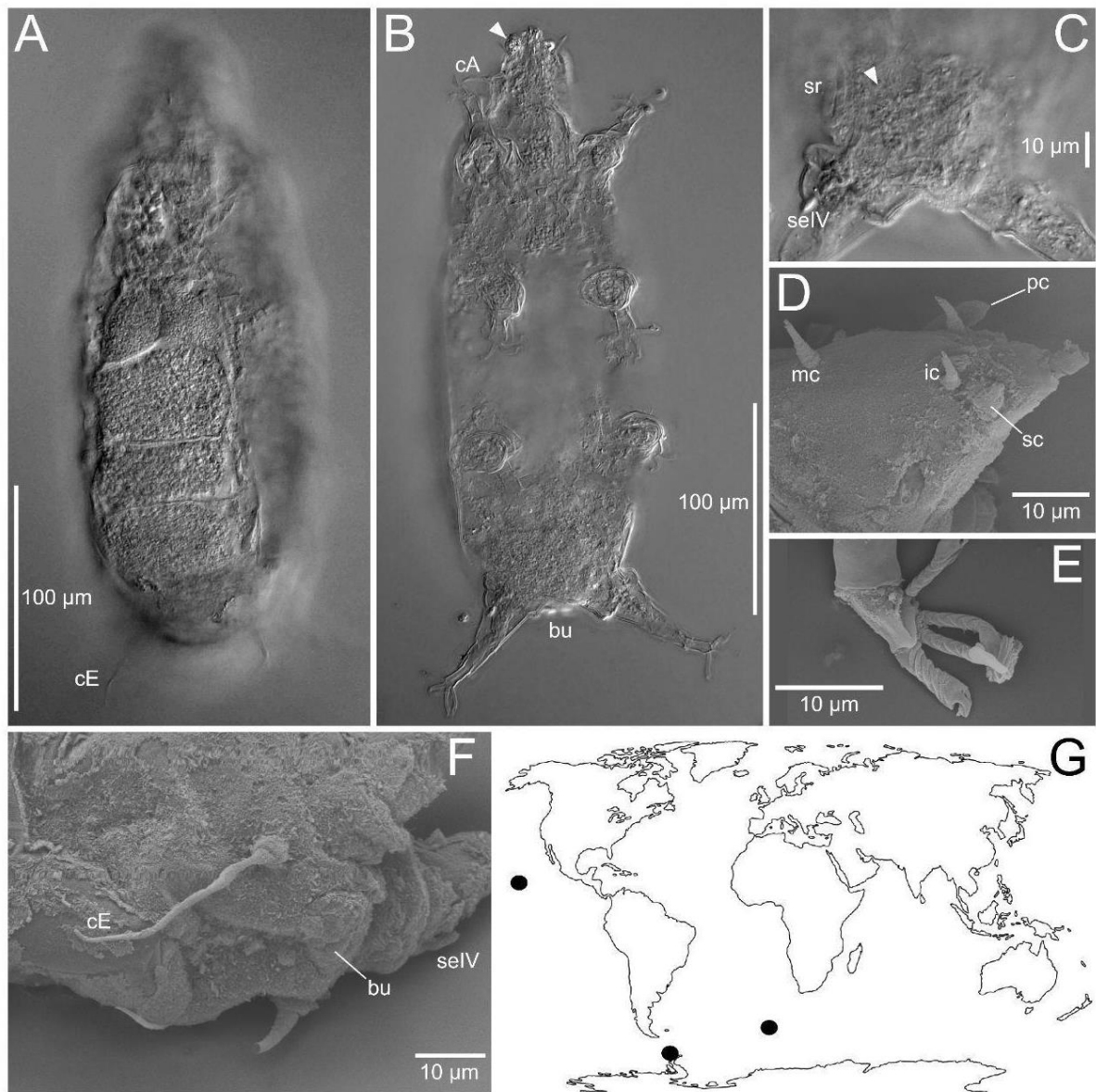


Рисунок 3.4. *Moebjergarctus clarionclippertonensis*. Світлова мікроскопія (ДІК) А-С. Електронна мікроскопія (СЕМ) D-F. А – самиця, габітус, дорсальне положення. В – самиця, габітус, вентральне положення. Стрілка вказує на вторинну клаву. С – самиця, вентральне положення, каудальна частина. Стрілка вказує на отвір сім'яприймача. D – самиця, габітус, дорсальне положення, цефалічна частина. Е – кігтики третьої ніжки. F – самиця, дорсолатеральне положення, каудальна частина. G – ареал (див. Поширення). Скорочення: bu – каудальне випинання, сА – щетинка А, сЕ – щетинка Е, ес – зовнішня щетинка, іс – внутрішня щетинка, тс – серединна щетинка, сс – вторинна клава, се – сенсорний орган, ср – сім'яприймач.

Підродина Halechiniscinae (Thulin, 1928)

Рід *Chrysoarctus* Renaud-Mornant 1984

Chrysoarctus briandi Renaud-Mornant 1984 (Рис. 3.5)

Матеріал: BIODIAZ (5 особин), PS101 (2 особини)

Опис: невеликий представник Halechiniscinae (до 100 мкм) без головних лопастей. Китукула гладенька, пунктуйована. Головні щетинки мають помітний цирофор. Щетинка E довжиною до 25 мкм. Первинні клави видовжені (до 19 мкм). Вторинні клави присутні у вигляді непунктойованої зони біля основи ротового конусу. Глоткова цибулина сферична. Ротовий конус виражений. Сенсорні органи на трьох парах ніг у вигляді щетинок, на четвертій – видовжені папіли (8 мкм). Гомілка пряма, лапка віялоподібна, пальчики розташовані на одному рівні. Кігтики прості, з калькаром.

Поширення: Коморські острови, 770 м глибини (типове оселище, Renaud-Mornant 1984); Біскайська затока, 170 м глибини (Renaud-Mornant 1984); Середземне море, Італія, від 0 до 50 м глибини (Grimaldi de Zio et al. 2003, Accogli et al. 2011); берег Бразилії, 22-60 м глибини (Renaud-Mornant 1984, da Rocha et al. 2013); Арктичний океан, підводна гора Карасік, 651 м глибини; Азорські острови, 295-304 м глибини (неопубліковані дані здобувача).

Примітки: як відмічають Kristensen et al. 2015, є знахідки представників роду *Chrysoarctus* з Азорських островів, що підтверджує наше визначення. Ми вперше наводимо дані ДНК мікроскопії для цього виду та спостереження вторинних клав.

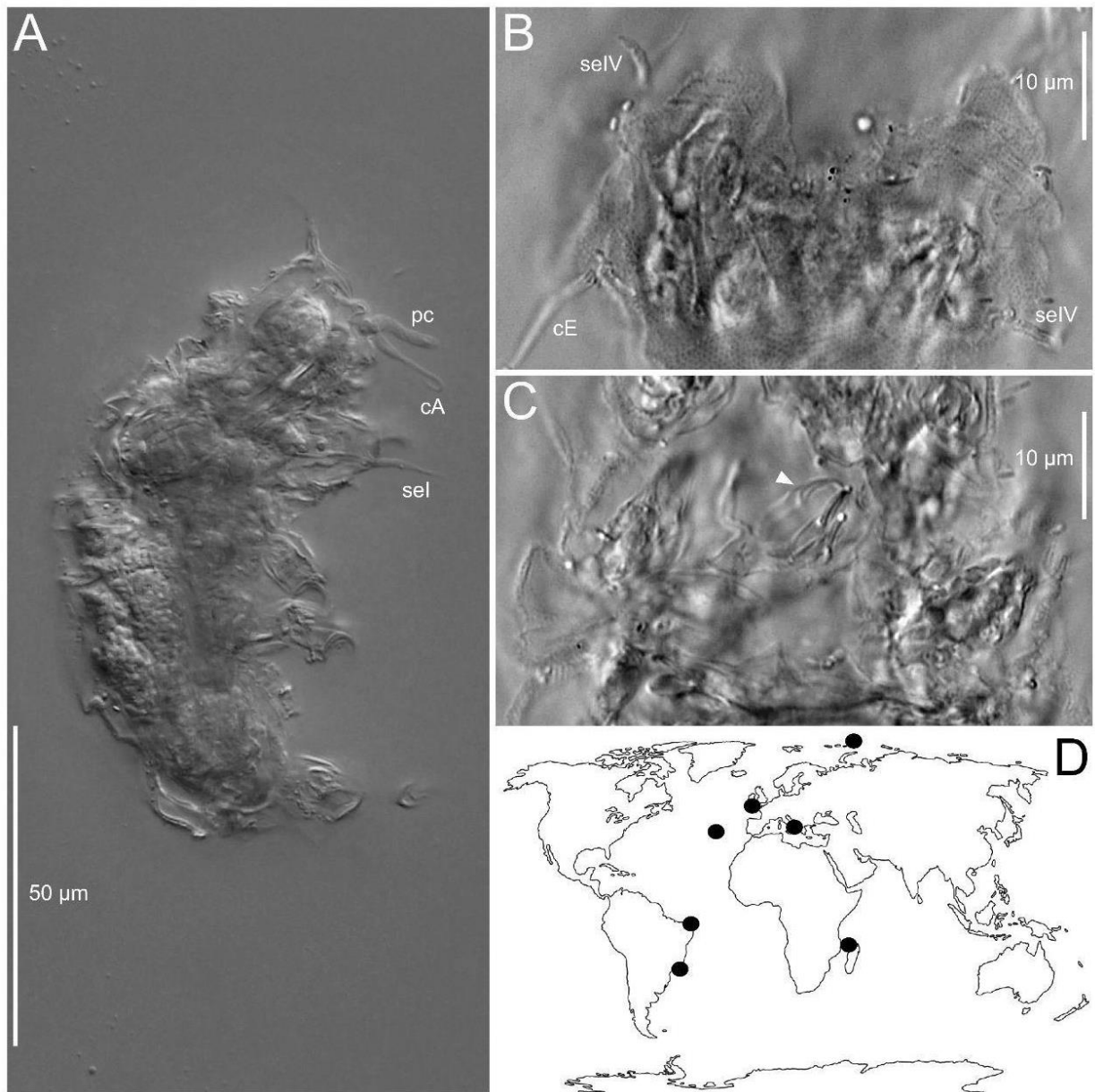


Рисунок 3.5. *Chrysoarctus briandi*. Світлова мікроскопія (ДІК). А – самиця, габітус, дорсолатеральне положення. В – самиця, вентральне положення, каудальна частина. С – самиця, вентральне положення, третя пара ніг. Стрілка вказує на калькар кігтика. D – ареал (див. Поширення). Скорочення: cA – щетинка А, cE – щетинка Е, pc – первинна клава, se – сенсорний орган.

Підродина Quisarctinae Fujimoto, 2015

Рід *Quisarctus* Fujimoto, 2015

***Quisarctus* sp.** (Рис. 3.6)

Матеріал: BIODIAZ (13 особин)

Опис: *Quisarctus* довжиною до 130 мкм та шириною до 40 мкм. Китукула гладенька (дорсальна поверхня хвиляста), слабопунктуйована. Головні щетинки короткі. Щетинка А коротка, довжиною до 9 мкм. Щетинка Е довжиною до 17 мкм. Статевий диморфізм у формі щетинки Е: у самиць вона має вигляд щетинки з трьох сегментів; самці ж мають щетинку з проксимальною базою та дистальним потовщенням у вигляді списа. Ліпоїдні очі присутні у всіх особин. Первинні клави видовжені (20-38 мкм). Вторинні клави відсутні. Глоткова цибулина овальна, з трьома плакоїдами. Стилети довгі. Сенсорні органи на трьох парах ніг у вигляді щетинок, на четвертій – видовжені папіли (до 5 мкм). Внутрішні пальчики на кожній нозі довші за зовнішні. Кігтики прості, з калькаром. Пальчики вкриті кутикулою із складками. Анус у вигляді зигзагоподібної складки кутикули.

Поширення: ендемік Азорських островів, 294-304 м глибини (типове оселище, неопубліковані дані здобувача).

Примітки: вид морфологічно відрізняється від *Q. yasumurai* Fujimoto 2015 (ендемік Японії, підводна печера, 29 м глибини) формою сенсорних органів четвертої пари ніг, наявністю очей та кутикулярними складками пальчиків. Подальші таксономічні дослідження та описання виду планується в наступних роботах здобувача.

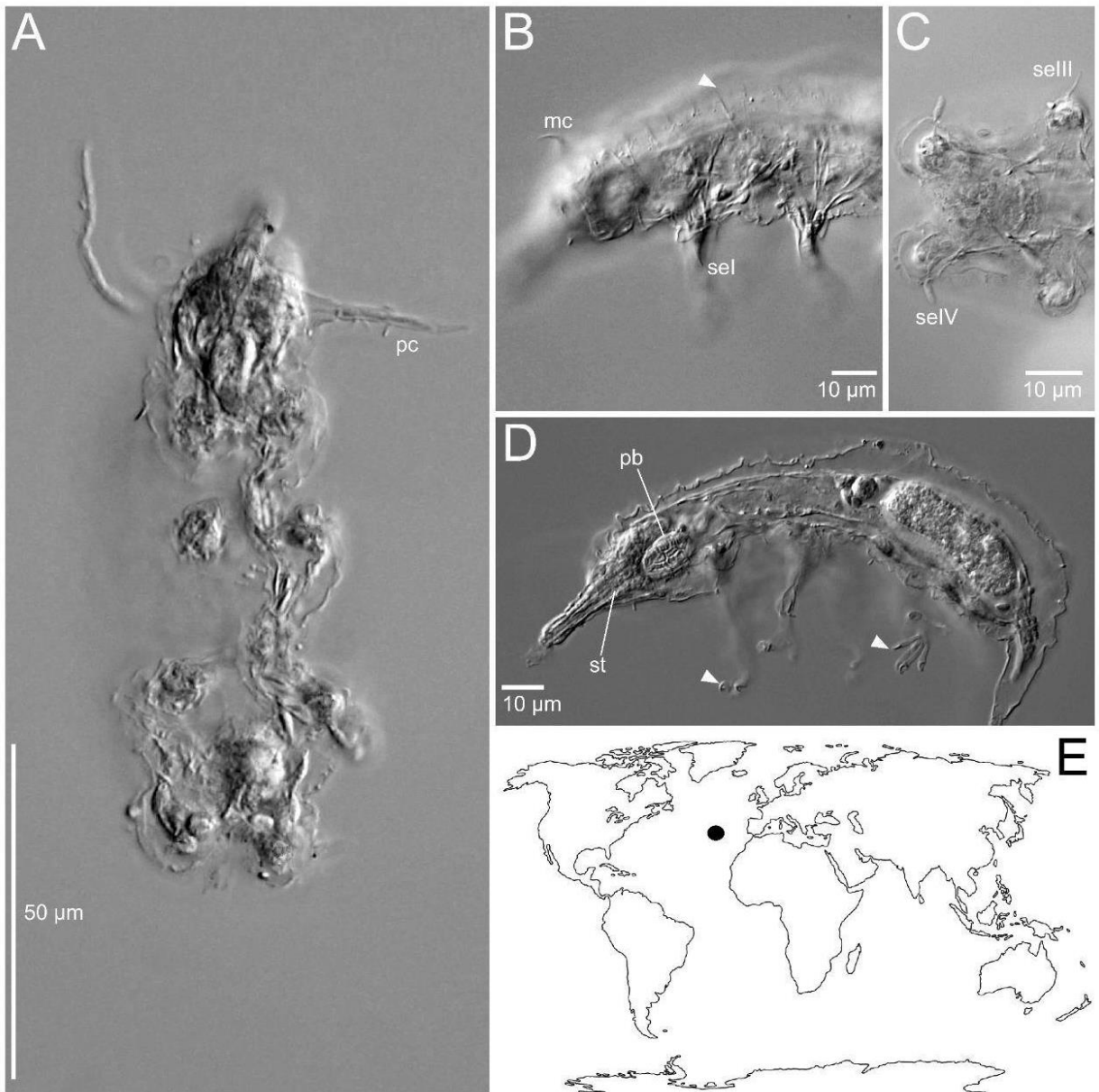


Рис. 3.6. *Quisarctus* sp. Світлова мікроскопія (ДІК). А – самець, габітус. В – самиця, латеральне положення. Стрілка вказує на хвилясту кутикулу. С – самець, вентральне положення, каудальна частина. D – самиця, латеральне положення. Стрілка вказує на довші внутрішні пальчики. E – ареал (див. Поширення). Скорочення: mc – серединна щетинка, pb – глоткова цибулина, pc – первинна клава, se – сенсорний орган, st – стилет.

3.1.4 Родина Neostygarctidae Grimaldi de Zio, d'Addabbo Gallo & Morone de Lucia, 1987

Рід *Neostygarctus* Grimaldi de Zio, d'Addabbo Gallo & Morone de Lucia, 1982

Neostygarctus oceanopolis Kristensen et al., 2015 (Рис. 3.7)

Матеріал: BIODIAZ (1 особина)

Опис: ювенільна особина *Neostygarctus* довжиною 75 мкм. Китукула гладенька, псевдосегментована, пунктуйована. На дорсальній стороні тіла чотири шипики (один з них зламаний). Пучки кутикулярних шипиків також на голові, каудальному сегменті та на четвертій парі ніг. На вентральній стороні тіла три невиражених щитка. Три пари латеральних виростів (30-35 мкм довжиною) з шипиками (по 7-10 шт.) але без мембрани. Голова з розвиненими лопастями. Головні щетинки довгі (зовнішні і внутрішні 23 і 20 мкм відповідно). Щетинка А довжиною 26 мкм. Щетинка Е довжиною 79 мкм та має зморщений скапус. Первинні клави довжиною 4.5 мкм розташовані на видовжених циррофорах з кутикулярними шипиками. Вторинні клави сферичні, мають педестали. Глоткова цибулина слабпомітна. Ротовий конус виражений. Стилети непомітні. Сенсорні органи лише на четвертій парі ніг, схожі на папіли первинних клав, довжиною 3 мкм. Пальчики (по два на кожній нозі) мають дистальне розширення в зоні кігтика. Всі кігтики з додатковою щетинкою.

Поширення: ендемік Азорських островів, 206-295 м глибини (типове оселище, Kristensen et al. 2015, неопубліковані дані здобувача).

Примітки: ми розглянули ювенільну особину (судячи за розмірами та розвитком структур (наявність лише двох пальчиків, відсутність гонопора, неповний набір та кількість шипиків) – першої стадії). Як відмічають Kristensen et al. 2015, для ювенільних особин характерний неповний набір деяких ознак (наприклад, дорсальних шипиків, відсутність шийних шипиків), але мають вентральні щитки.

Ми відмічаємо вентральні щитки, відсутність очей і форму циррофора первинної клави (відрізняється у *N. grossmeteori* Tchesunov, 2018) що підтверджує наше визначення. Це перша знахідка ювенільної особини цього виду.

Відсутність мембрани між шипиками латеральних відростків може бути як причиною її пошкодження під час центрифугування з колоїдом (див. Розділ 2), так і особливістю етапу онтогенезу. Ми припускаємо, що мембрана шипиків латеральних відростків у цього виду формується на більш пізніх стадіях розвитку.

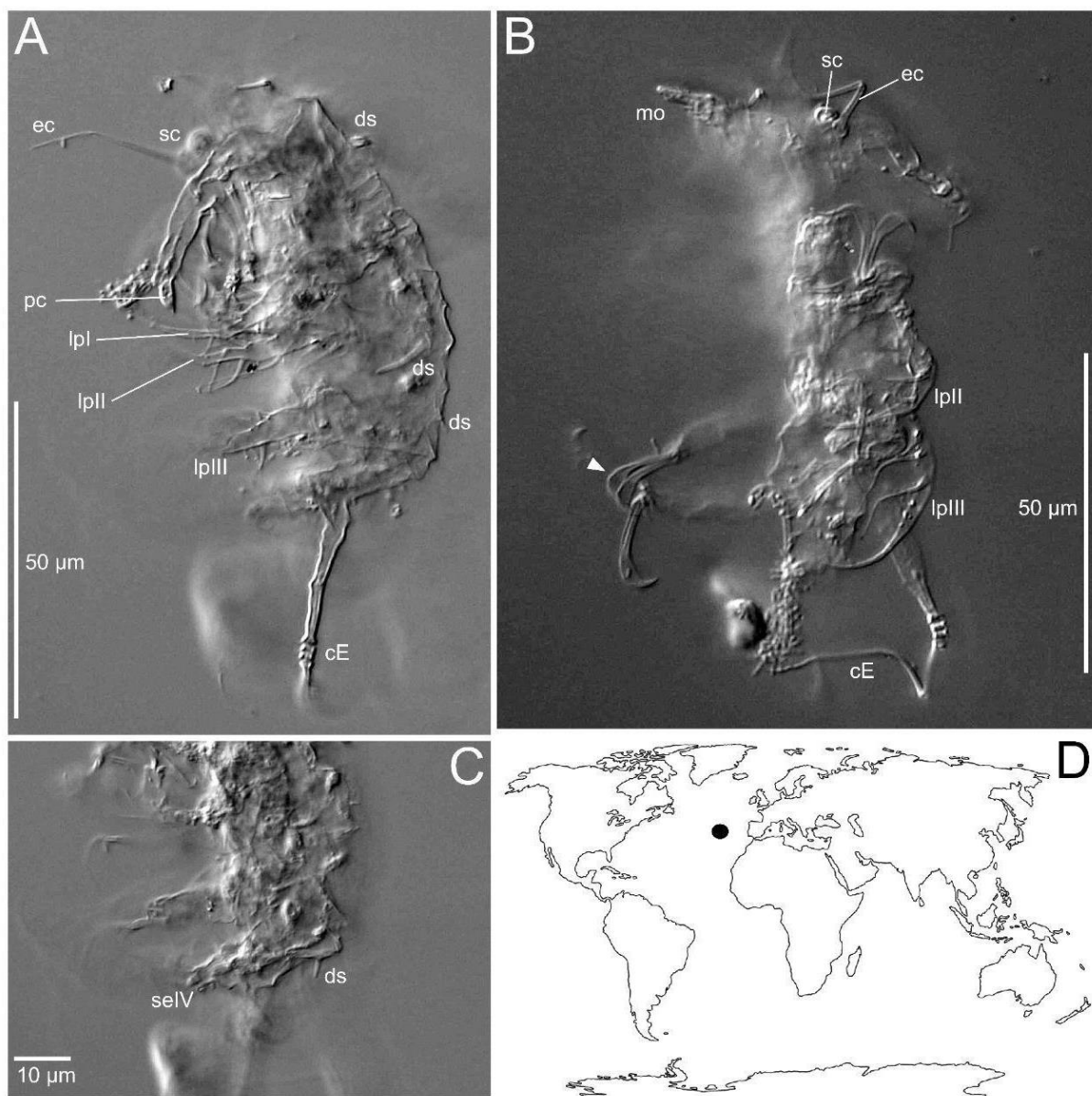


Рис. 3.7. *Neostygarctus oceanopolis*. Світлова мікроскопія (ДІК). А – ювенільна особина, габітус, дорсолатеральне положення. В – ювенільна особина, габітус, вентролатеральне положення. Стілка вказує на дистальне розширення пальчика. С – ювенільна особина, вентральне положення. D – ареал (див. Поширення). Скорочення: сЕ – щетинка Е, ds – дорсальний шипик, ec – зовнішня щетинка, lp – латеральний відросток, мо – ротовий конус, pc – первинна клава, sc – вторинна клава, se – сенсорний орган.

3.1.5 Родина Styraconyxidae Kristensen & Renaud-Mornant, 1983

Рід *Angursa* Pollock, 1979

В роді виділяють дві групи: «група *Angursa bicuspis*», представники якої мають щетинки А коротші за первинні клави; та «група *Angursa lanceolata*», у представників якої щетинки А довші за первинні клави.

Angursa abyssalis Renaud-Mornant, 1981 (Рис. 3.8)

Матеріал: IceDivA2 (5 особин), ANDEEP-I (101 особина), ANDEEP-II (10 особин), ANDEEP-III (2 особини), ANDEEP-SYSTCO (125 особин)

Опис: стрункі тихоходи довжиною від 120 до 180 мкм та шириною до 35 мкм. Кутикула гладка, пунктуйована. Головні щетинки короткі. Щетинка Е довжиною до 12 мкм (в середньому 8 мкм). Первинні клави видовжені. Вторинні клави плоскі, розташовані на відстані до 4 мкм одна від одної на дорсальній стороні голови. Третинні клави овальні, великі, розташовані на вентральній стороні голови, сходяться у напрямі до ротового отвору. Глоткова цибулина овальна. Сенсорні органи на перших (щетинки) і на четвертих (папіли) парах ніг. Кігтики з двома гачками, вкриті оболонкою.

Поширення: берег Анголи, 2063 м глибини (типове оселище, Renaud-Mornant 1981); північносхідна Атлантика, 2205 м глибини (Fujimoto & Hansen 2019); Курилський басейн, 3206-3366 м глибини (Saulenko et al. 2022); басейн Ньюфаундленду, 3685 м глибини (Trokhymchuk & Kieneke 2024); Південний океан, 1088-5194 м глибини (Trokhymchuk et al. 2024).

Примітки: група *Angursa bicuspis*. Під час дослідження морфології на РЕМ, відмітили невеликі сферичні сенсорні органи у вигляді папіл діаметром в 1.5 мкм на другій і третій парі ніг, які непомітні при застосуванні ДІК.

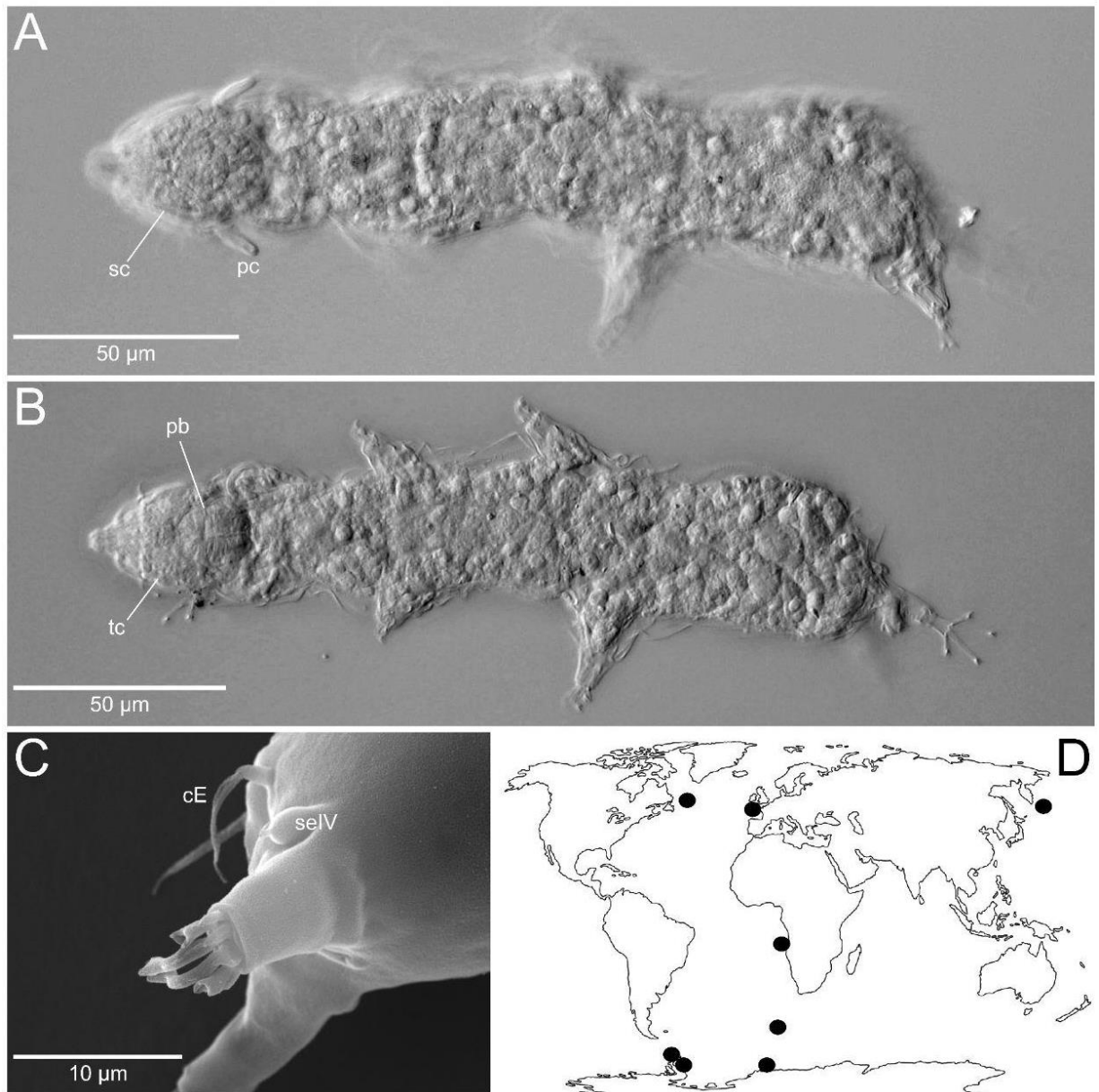


Рисунок 3.8. *Angursa abyssalis*. Світлова мікроскопія (ДІК) А-В. Електронна мікроскопія (СЕМ) С. А – самиця, габітус, дорсальне положення. В – самиця, габітус, вентральне положення. С – самиця, латеральне положення, каудальна частина. D – ареал (див. Поширення). Скорочення: сЕ – щетинка Е, рb – глоткова цибулина, рс – первинна клава, sc – вторинна клава, se – сенсорний орган, tc – третинна клава.

Angursa capsula Bussau, 1992 (Рис. 3.9)

Матеріал: IceDivA2 (4 особин), ANDEEP-I (352 особина), ANDEEP-II (2 особин), ANDEEP-III (14 особини), ANDEEP-SYSTCO (312 особин)

Опис: стрункі тихоходи довжиною від 120 до 189 мкм та шириною до 30 мкм. Кутикула гладка, пунктуйована. Головні щетинки короткі. Щетинка E довга, 13-19 мкм. Первинні клави видовжені. Вторинні клави плоскі, розташовані на відстані 6-11 мкм одна від одної на дорсальній стороні голови. Третинні клави овальні, великі, розташовані на вентральній стороні голови, сходяться у напрямі до ротового отвору. Глоткова цибулина овальна. Сенсорні органи на перших (щетинки) і на четвертих (папіли) парах ніг. Кігтики з двома гачками, вкриті оболонкою.

Поширення: басейн Перу, 4140-4170 м глибини (типове оселище, Bussau 1992); басейн Ньюфаундленду, 3675-3685 м глибини (Trokhymchuk & Kieneke 2024); Південний океан, 1088-5194 м глибини (Trokhymchuk et al. 2024).

Примітки: група *Angursa bicuspis*. Від дуже схожої *A. abyssalis* відрізняється передусім дистанцією між вторинними клавами та довжиною щетинки E. В ході аналізу матеріалу з експедицій в Південному океані ми виявили 91 особину, яких віднесли до *Angursa* sp. через їх незадовільний стан. Проте ми вважаємо на підставі морфологічних ознак, які можна розгледіти, що ці тихоходи належать до групи *Angursa bicuspis*, тобто можуть належати до виду *A. abyssalis*, або – до *Angursa capsula*.

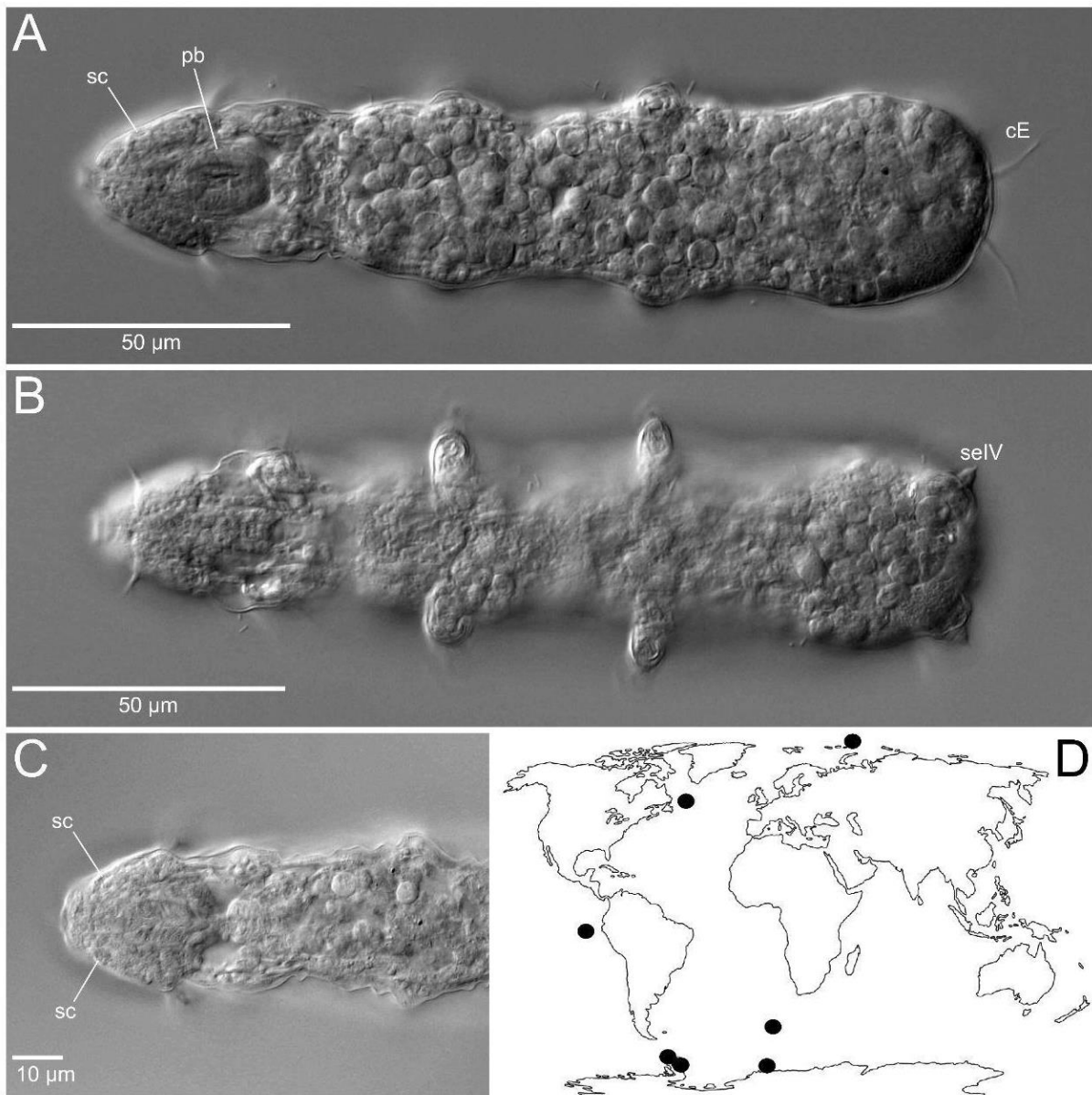


Рисунок 3.9. *Angursa capsula*. Світлова мікроскопія (ДІК). А – самиця, габітус, дорсальне положення. В – самиця, габітус, вентральне положення. С – самиця, дорсальне положення, цефалічна частина. D – ареал (див. Поширення). Скорочення: сЕ – щетинка Е, рb – глоткова цибулина, sc – вторинна клава, se – сенсорний орган.

Angursa antarctica VÍllora-Moreno, 1998 (Рис. 3.10)

Матеріал: ANDEEP-I (62 особини)

Опис: струнки невеликі тихоходи довжиною від 106 до 150 мкм та шириною до 22 мкм. Кутикула гладка, пунктуйована. Головні щетинки довгі, щетинка А 10-13.7 мкм довжиною. Щетинка Е довжиною 11-14.3 мкм. Первинні клави овальні. Вторинні клави плоскі. Третинні клави відсутні. Глоткова цибулина овальна. Сенсорні органи на перших (щетинки) і на четвертих (папіли) парах ніг. Кігтики з двома гачками, вкриті оболонкою.

Поширення: Південний океан, море Скоша, 352-416 м глибини (типове оселище, VÍllora-Moreno 1998); затока Лютцов-Хольм, 149 м глибини (Fujimoto et al. 2020); басейн Они, 283 м глибини (Trokhymchuk et al. 2024).

Примітки: група *Angursa lanceolata*.

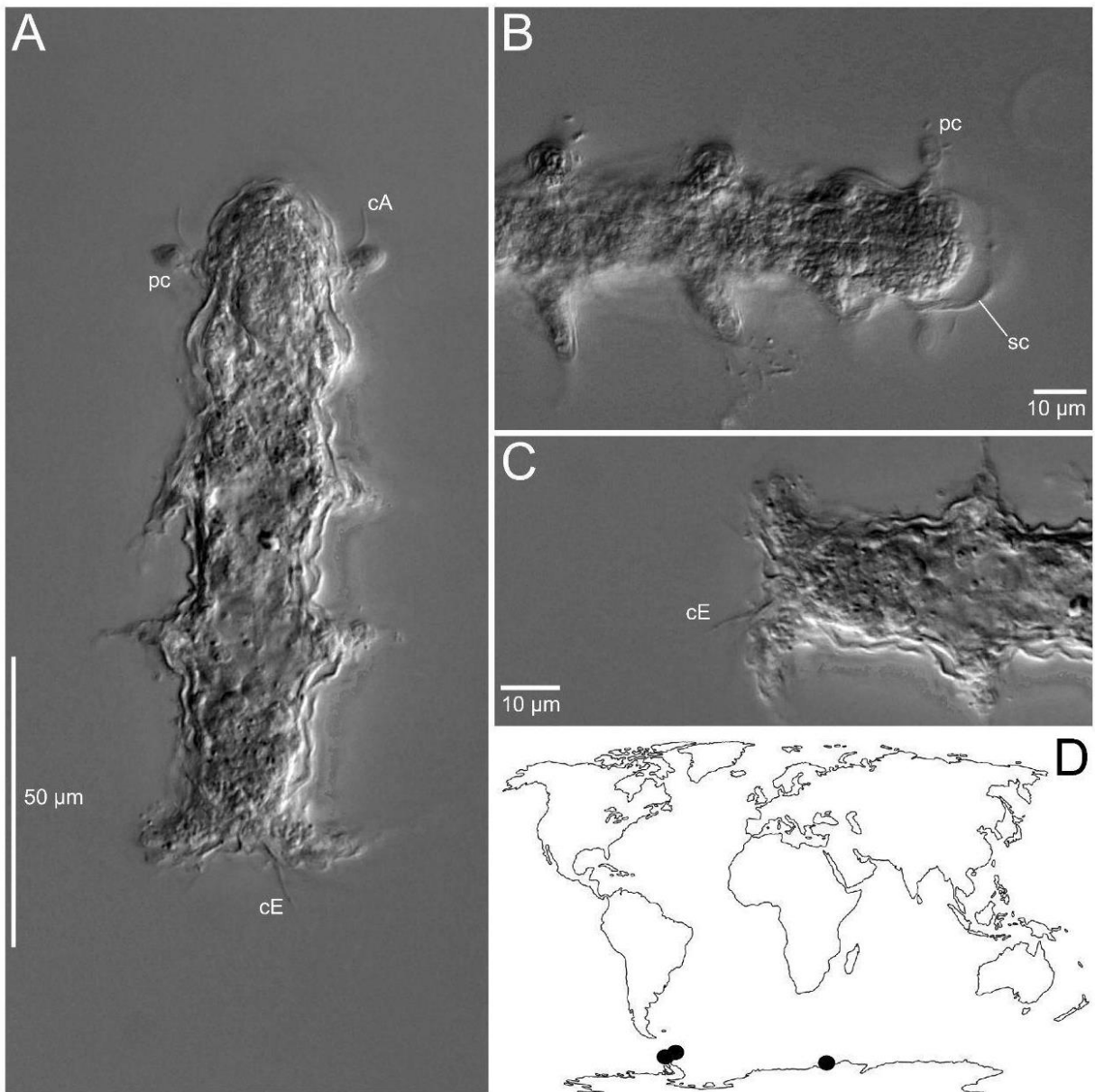


Рисунок 3.10. *Angursa antarctica*. Світлова мікроскопія (ДІК). А – самиця, габітус, дорсальне положення. В – самиця, габітус, дорсальне положення. С – самиця, дорсальне положення, каудальна частина. D – ареал (див. Поширення). Скорочення: сА – щетинка А, сЕ – щетинка Е, рс – первинна клава, sc – вторинна клава.

Angursa lanceolata Renaud-Mornant, 1981 (Рис. 3.11)

Матеріал: IceDivA2 (1 особина), ANDEEP-I (26 особин), ANDEEP-III (2 особини), ANDEEP-SYSTCO (8 особин)

Опис: стрункі тихоходи довжиною від 100.5 до 150 мкм та шириною до 24 мкм. Кутикула гладка, пунктуйована. Головні щетинки довгі, щетинка А 9-10 мкм довжиною. Щетинка Е довжиною 10-13.5 мкм та має форму списа. Первинні клави овальні. Вторинні клави плоскі. Третинні клави бобоподібні, витягнуті. Глоткова цибулина овальна. Сенсорні органи на перших (щетинки) і на четвертих (видовжені папіли) парах ніг. Кігтики з двома гачками, вкриті оболонкою.

Поширення: берег Анголи, 2944 м глибини (типове оселище, Renaud-Mornant 1981); басейн Ньюфаундленду, 3685 м глибини (Trokhymchuk & Kieneke 2024); Південний океан, 1927-5213 м глибини (Trokhymchuk et al. 2024).

Примітки: група *Angursa lanceolata*. Зразки легко ідентифікувати навіть в поганих кондиціях через досить специфічну списоподібну форму щетинки Е. Ми вперше наводимо дані растрової електронної мікроскопії для цього виду та описуємо форму третинних клав.

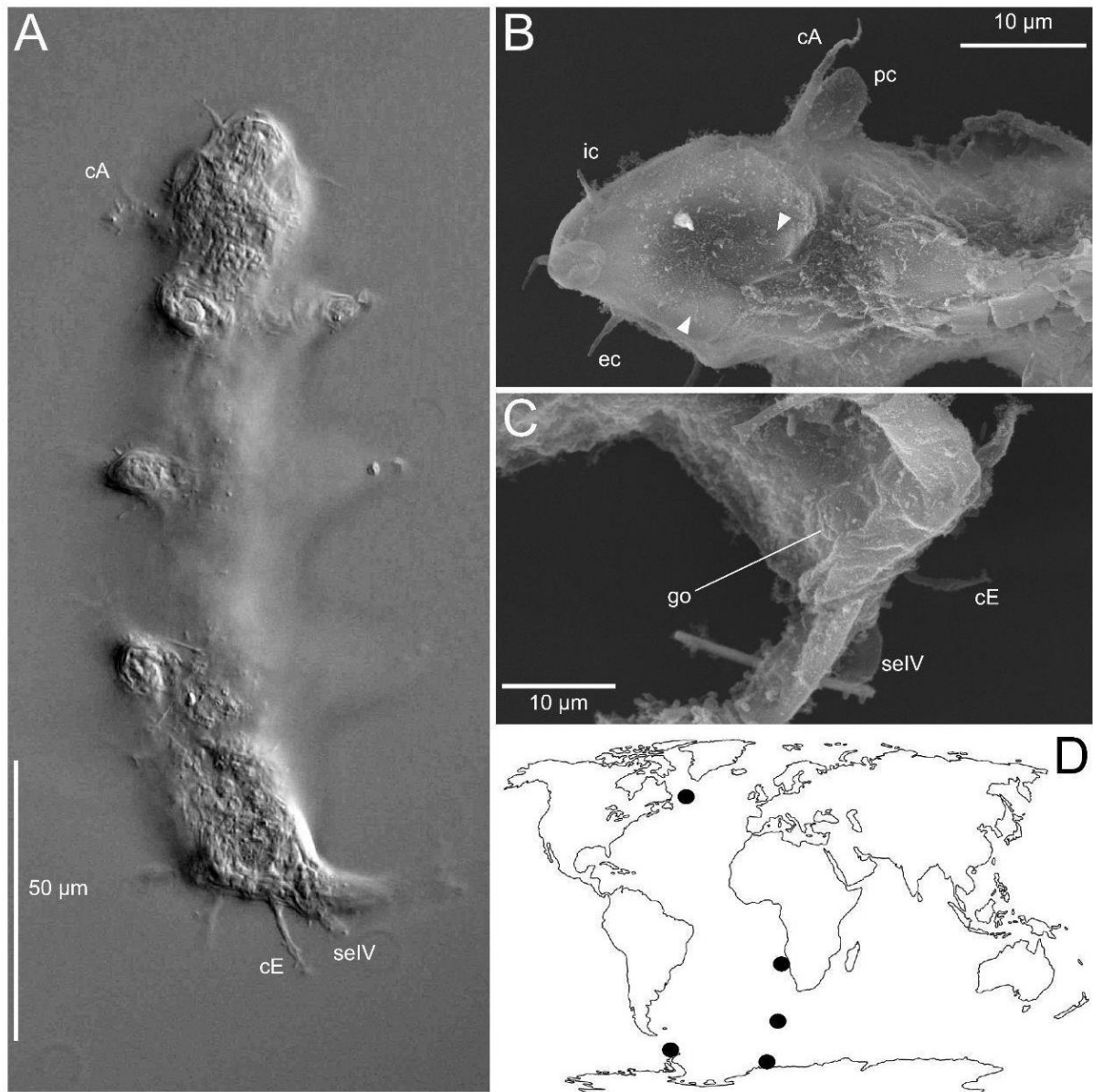


Рисунок 3.11. *Angursa lanceolata*. Світлова мікроскопія (ДІК) А. Електронна мікроскопія (СЕМ) В-С. А – самиця, габітус, вентральне положення. В – самиця, вентральне положення, цефалічна частина. Стрілки вказують на третинні клави. С – самиця, вентральне положення, каудальна частина. Д – ареал (див. Поширення). Скорочення: сА – щетинка А, сЕ – щетинка Е, ес – зовнішня щетинка, го – гонопор, іс – внутрішня щетинка, се – сенсорний орган, тс – третинна клава.

Angursa lingua Bussau, 1992 (Рис. 3.12)

Матеріал: ANDEEP-I (59 особин), ANDEEP-II (2 особини), ANDEEP-SYSTCO (4 особин)

Опис: стрункі тихоходи довжиною від 136.5 до 172.3 мкм та до 34 мкм шириною. Кутикула гладка, пунктуйована. Головні щетинки довгі. Щетинка А довжиною 14-16.3 мкм. Щетинка Е довга, 14.5-20.3 мкм, має дистальне розширення. Первинні клави овальні. Вторинні клави плоскі, помітні погано. Третинні клави овальні, великі. Глоткова цибулина овальна. Сенсорні органи на перших (щетинки) і на четвертих (видовжені папіли) парах ніг. Кігтики з двома гачками, вкриті оболонкою.

Поширення: басейн Перу, 4140-4170 м глибини (типове оселище, Bussau 1992); берег Бразилії, 20 м глибини (da Rocha et al. 2013); Південний океан, 1088-3555 м глибини (Trokhymchuk et al. 2024).

Примітки: група *Angursa lanceolata*. Довгі головні щетинки, як і дистальне розширення щетинки Е – головні ознаки при ідентифікації цього виду та відокремленні від, наприклад, *A. antarctica* у випадку, коли особина ушкоджена і сенсорні органи четвертої пари ніг непомітні.

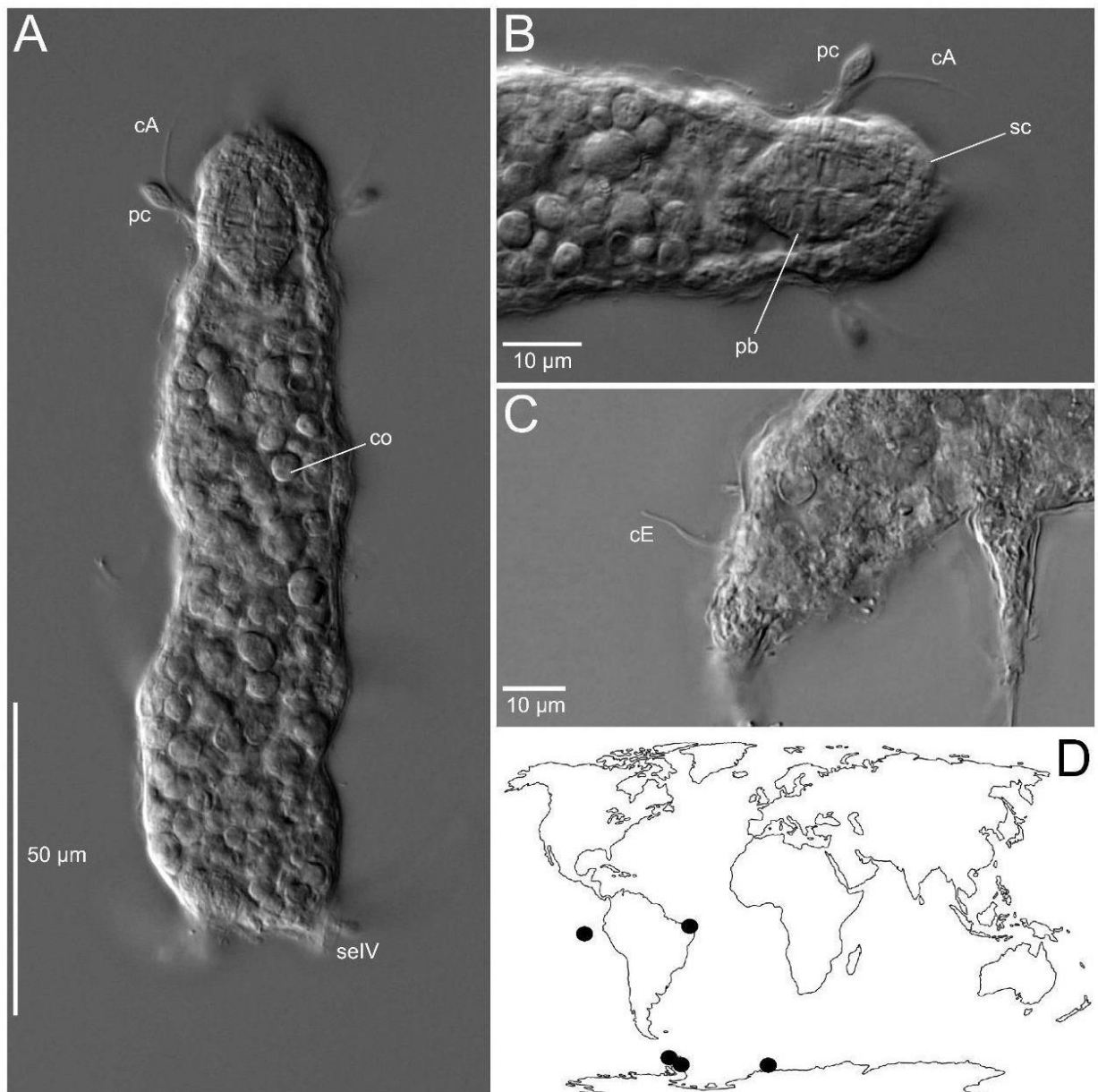


Рисунок 3.12. *Angursa lingua*. Світлова мікроскопія (ДІК). А – самиця, габітус, дорсальне положення. В – самиця, дорсальне положення, цефалічна частина. С – самиця, латеральне положення, каудальна частина. Д – ареал (див. Поширення). Скорочення: сА – щетинка А, сЕ – щетинка Е, со – целомоцит, рв – глоткова цибулина, рс – первинна клава, sc – вторинна клава, se – сенсорний орган.

Rhomboarctus Renaud-Mornant, 1984

Rhomboarctus aslaki Hansen, Gallo D'Addabbo & de Zio Grimaldi, 2003 (Рис. 3.13)

Матеріал: PS101 (1 особина)

Опис: тихохід з довжиною тіла 83.5 мкм та шириною 32.5 мкм. Кутикула гладка, пунктуйована. Кутикулярні крилоподібні вирости (латеральні та каудальний) із стовпчиками. Три амебоцити в цефалічній частині. Головні щетинки довгі, їх флагелуми закінчуються кутикулярним кільцем. Щетинка E довжиною 18.5 мкм. Первинні клави овальні. Вторинні клави витягнуті, овальні, помітні погано. Глоткова цибулина непомітна. Ротовий конус виражений. Сенсорні органи на перших трьох парах ніг у вигляді щетинок, на четвертих – сферичні папіли з щетинкою. Кігтики з двома гачками, вкриті оболонкою.

Поширення: Фарерські острови, 139-260 м глибини (типове оселище, Hansen et al. 2003); Арктичний океан, підводна гора Карасік, 651 м глибини (неопубліковані дані здобувача).

Примітки: ми розглянули не статевозрілу самицю (третьої – четвертої стадії) без сім'яприймачів.

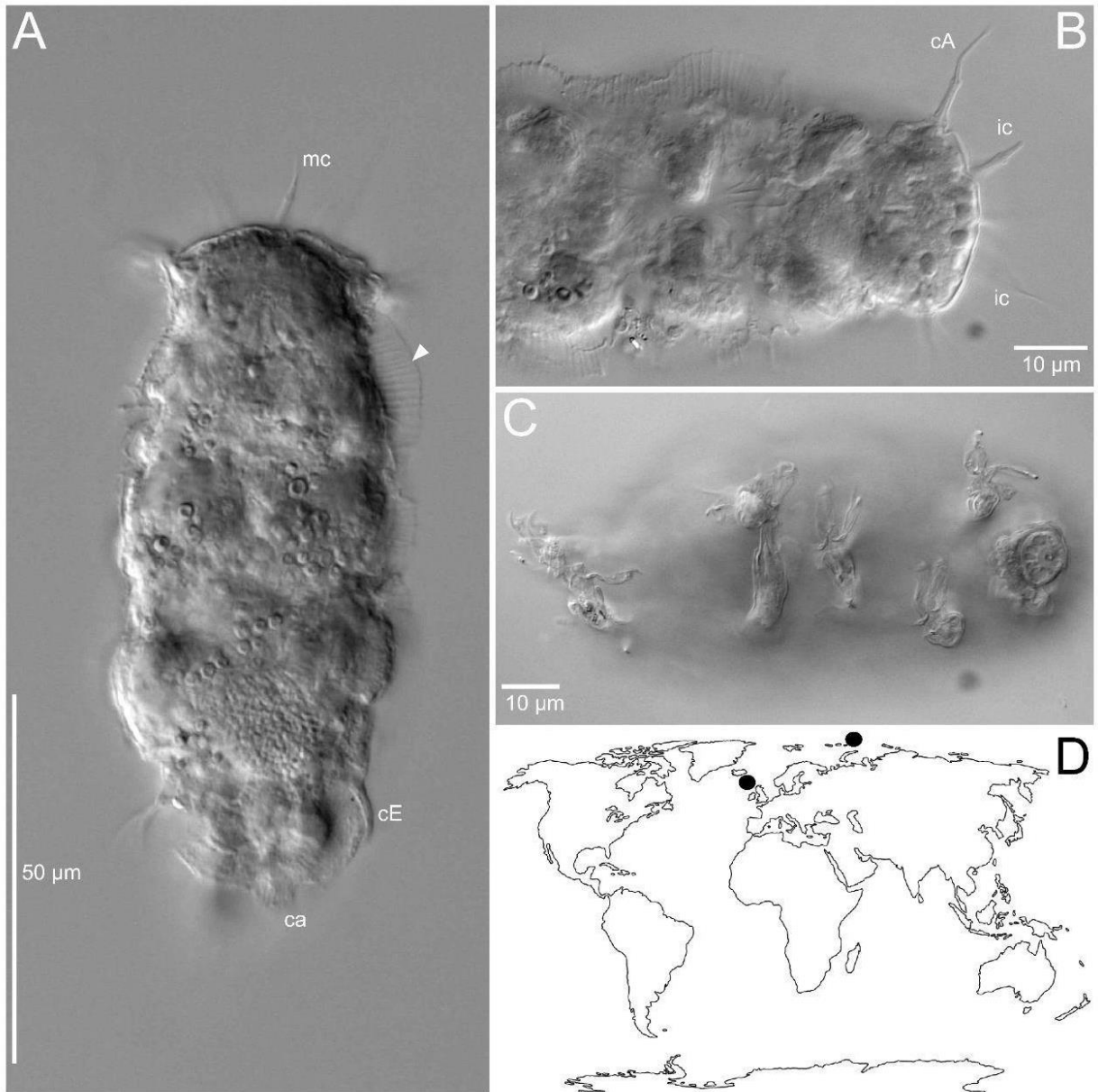


Рисунок 3.13. *Rhomboarctus aslaki*. Світлова мікроскопія (ДК). А – самиця, габітус, дорсальне положення. Стрілка вказує на латеральний крилоподібний вирост. В – самиця, дорсальне положення, цефалічна частина. С – самиця, габітус, вентральне положення. D – ареал (див. Поширення). Скорочення: са – каудальний вирост, сА – щетинка А, сЕ – щетинка Е, іс – внутрішня щетинка, тс – серединна щетинка, се – сенсорний орган.

Styraconyx Thulin, 1942

Styraconyx qivitoq Kristensen & Higgins, 1984 (Рис. 3.14)

Матеріал: ANDEEP-SYSTCO (12 особин)

Опис: невеликі тихоходи довжиною 72-107.5 мкм, шириною 24.5-38 мкм. Кутикула зморщена, пунктуйована. Шийний регіон має багато зморшок. Головні щетинки довгі. Щетинка А довжиною 14-16.3 мкм. Щетинка Е довга, 14.5-20.3 мкм. Первинні клави овальні. Вторинні клави плоскі. Глоткова цибулина овальна. Сенсорні органи на трьох парах ніг у вигляді щетинок, на четвертій парі ніг – овальні папіли. Кігтики з трьома гачками, повністю вкриті оболонкою. Ніжки пальчиків довгі, майже до кігтика.

Поширення: Гренландія, 70-90 м глибини (типове оселище, Kristensen & Higgins 1984); Фарерські острови, 155 м глибини (Hansen et al. 2001); Середземне море, до 50 м глибини (D'Addabbo Gallo et al. 2001, Grimaldi de Zio & D'Addabbo Gallo 2001, Grimaldi et al. 2003, D'Addabbo et al. 2007, Accogli et al. 2011); Чорне море, 12-32 м глибини (Kharkevych 2012); Індійський океан, 37 м глибини (Gallo et al. 2007); Південний океан, затока Лютцов-Хольм, 149 м глибини (у Fujimoto et al. 2020 відмічений як *Styraconyx* cf. *qivitoq*); море Лазарева, 1927-1960 м глибини (Trokhymchuk et al. 2024).

Примітки: ми відмітили лише самців цього виду. Характерною особливістю *S. qivitoq* є його паразитування на мохуватках (Bryozoa). Ми вважаємо цей симбіоз сприяє поширенню виду (Kuklinski & Barnes 2010, Trokhymchuk et al. 2024).

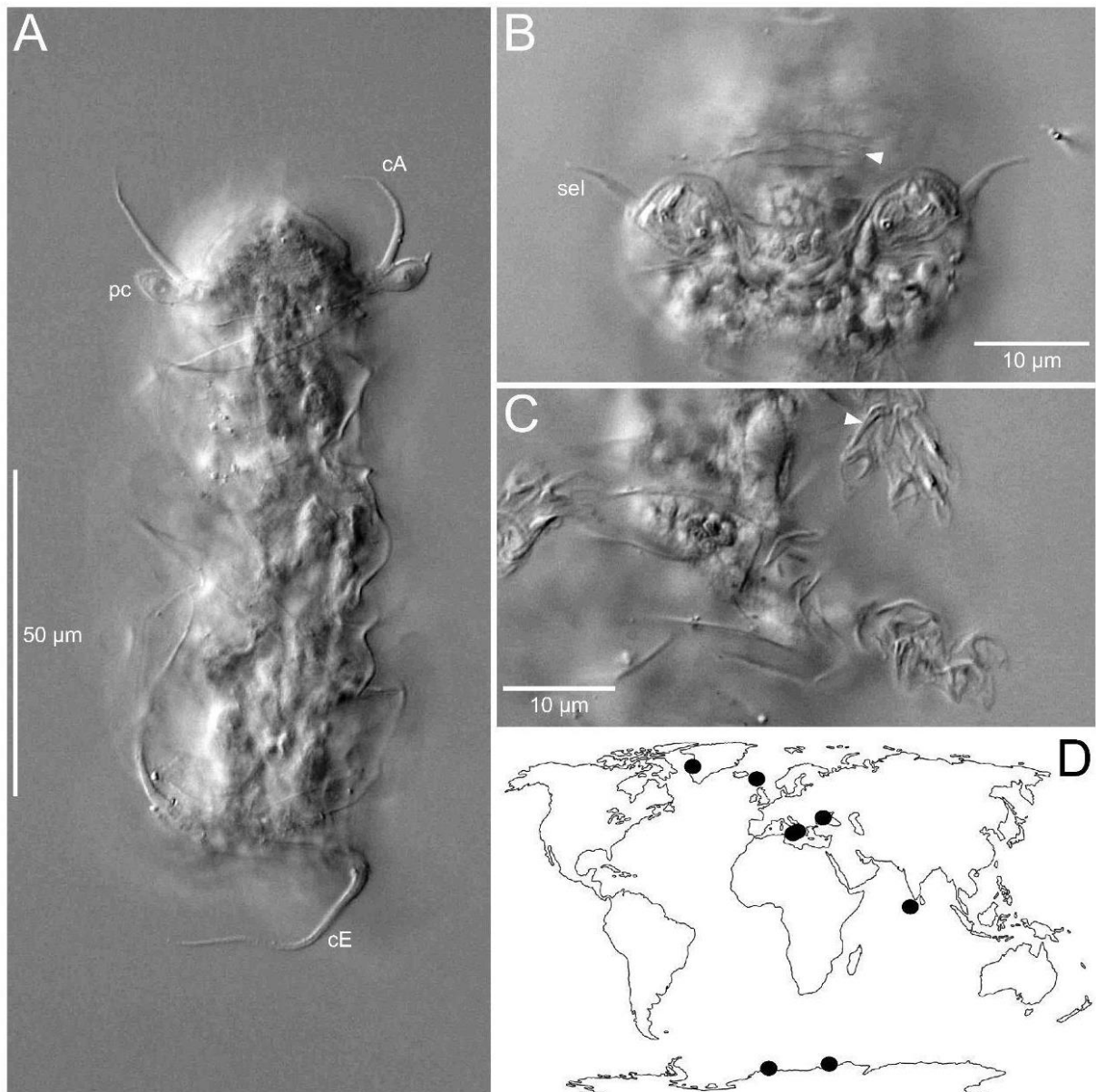


Рисунок 3.14. *Styraconyx qivitoq*. Світлова мікроскопія (ДІК). А – самець, габітус, дорсальне положення. В – самець, вентральне положення, цефалічна частина. Стрілка вказує на зморшки. С – самець, вентральне положення, друга і третя ніжка. Стрілка вказує на ніжку пальчика. D – ареал (див. Поширення). Скорочення: сА – щетинка А, сЕ – щетинка Е, рс – первинна клава, се – сенсорний орган.

Styraconyx nanoqsunguak Kristensen & Higgins, 1984 (Рис. 3.15)

Матеріал: PS101 (2 особини)

Опис: невеликий тихоход довжиною до 80 мкм. Кутикула гладенька (дорсальна поверхня хвиляста), пунктуйована. Головні пігментні гранули наявні. Головні щетинки довгі. Щетинка А довжиною 19-22 мкм. Щетинка Е довжиною 17-20 мкм. Первинні клави видовжені. Вторинні клави бобоподібні, невиразні. Глоткова цибулина сферична. Сенсорні органи на трьох парах ніг у вигляді щетинок з помітним цирофором, на четвертій парі ніг – витягнуті папіли довжиною 8 мкм. Кігтики з трьома гачками. Проксимальні подушечки короткі, серцеподібні. Ніжки пальчиків короткі.

Поширення: західна Гренландія, 70-105 м глибини (типове оселище, Kristensen & Higgins 1984); Фарерські острови, 155 м глибини (Hansen et al. 2001); Середземне море, Італія, від 0 до 50 м (D'Addabbo Gallo et al. 1987, D'Addabbo Gallo et al. 1989, D'Addabbo Gallo et al. 1999, Sandulli et al. 1999, Grimaldi de Zio & D'Addabbo Gallo 2001, Grimaldi de Zio et al. 2003, Accogli et al. 2011); Чорне море, 32 м глибини (Kharkevych 2012); Сейшельські острови, 0 м глибини (Gallo et al. 2007); Мальдівські острови, 23-28 м глибини (Gallo et al. 2007); острови Рюкю (Noda 1994), Арктичний океан, підводна гора Карасік, 651 м глибини (неопубліковані дані здобувача).

Примітки: самиця на Рис. 3.15 не статевозріла, третьої – четвертої стадії.

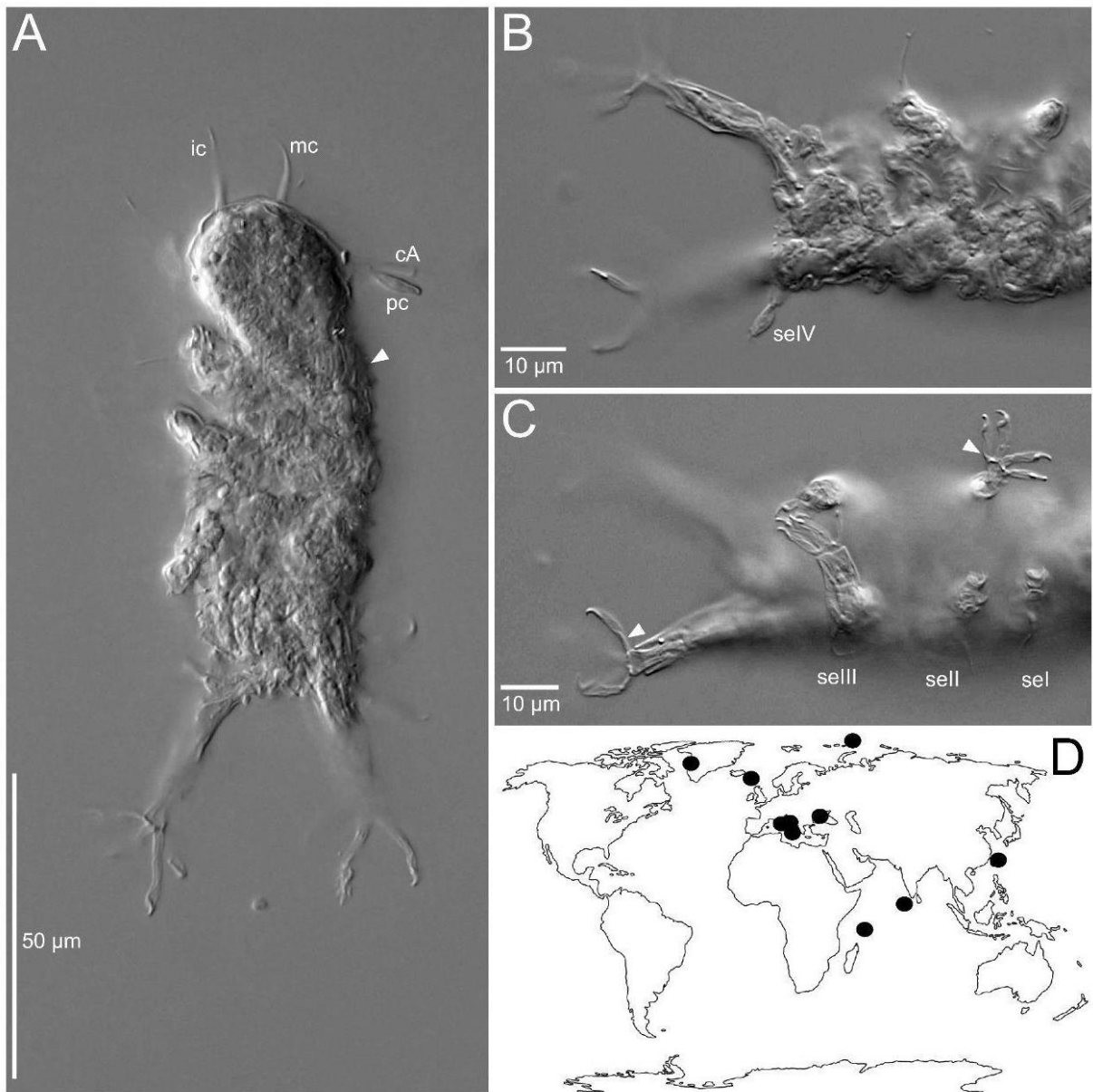


Рисунок 3.15. *Styraconyx nanoqsunguak*. Світлова мікроскопія (ДІК). А – самиця, габітус, вентральне положення. Стрілка вказує на хвилясту кутикулу. В – самиця, вентральне положення, каудальна частина. С – самиця, вентральне положення, каудальна частина. Стрілка вказує на ніжку пальчика. Д – ареал (див. Поширення). Скорочення: сА – щетинка А, іс – внутрішня щетинка, тс – серединна щетинка, рс – первинна клава, се – сенсорний орган.

Styraconyx takeshii Fujimoto, Suzuki, Ito, Tamura & Tsujimoto, 2020 (Рис. 3.16)

Матеріал: ANDEEP II (1 особина)

Опис: невеликий тихоход довжиною 145 мкм. Кутикула гладенька (дорсальна поверхня хвиляста), пунктуйована. Головні щетинки довгі. Щетинка А довжиною 37.5 мкм, має довгий скапус (15 мкм). Щетинка Е довга, 29.5 мкм. Первинні клави видовжені. Вторинні клави плоскі, великі. Глоткова цибулина овальна. Сенсорні органи на трьох парах ніг у вигляді щетинок, на четвертій парі ніг – витягнуті папіли довжиною 8 мкм. Кігтики з трьома гачками, з оболонкою. Ніжки пальчиків короткі. Отвори трубкоподібних проток сім'яприймача відкриваються латерально.

Поширення: Південний океан, 149 м глибини (типове оселище, Fujimoto et al. 2020); море Ведделла, 1109 м глибини (Trokhymchuk et al. 2024)

Примітки: від *S. qivitoq*, який теж мешкає в Південному океані, відрізняється передусім сегментацією головних щетинок, формою первинної клави, кігтиками та їх ніжками.

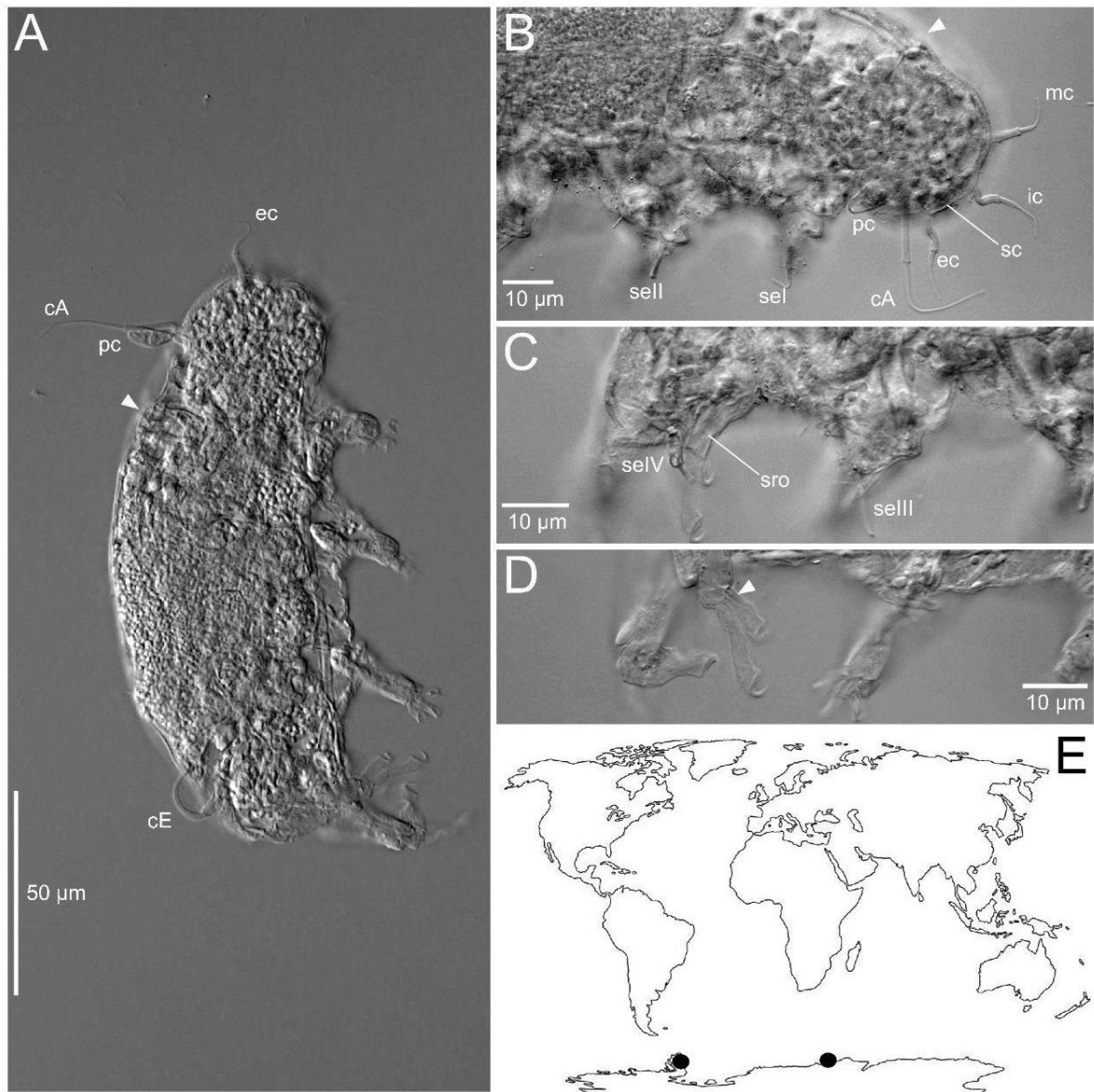


Рисунок 3.16. *Styraconyx takeshii*. Світлова мікроскопія (ДІК). А – самиця, габітус, дорсолатеральне положення. Стрілка вказує на хвилясту кутикулу. В – самиця, дорсолатеральне положення, цефалічна частина. Стрілка вказує на хвилясту кутикулу. С – самиця, дорсолатеральне положення, каудальна частина. D – самиця, дорсолатеральне положення, каудальна частина. Стрілка вказує на ніжку пальчика. Е – ареал (див. Поширення). Скорочення: сА – щетинка А, сЕ – щетинка Е, ес – зовнішня щетинка, іс – внутрішня щетинка, мс – серединна щетинка, рс – первинна клава, sc – вторинна клава, se – сенсорний орган, sro – протока сім'яприймача.

Tholoarctus Kristensen & Renaud-Mornant, 1983

Tholoarctus oleseni Jørgensen, Boesgaard, Møbjerg, & Kristensen, 2014 (Рис. 3.17)

Матеріал: ANDEEP-I (6 особин), ANDEEP-SYSTCO (2 особини)

Опис: великий тихоход довжиною 165-336 мкм, шириною 40-79 мкм. Епікутикула бочкоподібна зморщена, формує оболонку навколо тихохода, кутикула пунктуйована. Головні щетинки короткі, сховані в складки кутикули. Щетинка E довга, 38-50 мкм. Первинні клави овальні, частково сховані в кутикулярні складки. Вторинні клави великі, бобоподібні. Глоткова цибулина овальна, стилети довгі. Сенсорні органи на всіх парах ніг у вигляді щетинок (на другій і третій парі короткі, до 6 мкм), на четвертій парі ніг частково схований у складку кутикули. Кігтики з прості або трьома гачками, сховані в оболонку.

Поширення: Тасманське море, морська печера, 34 м глибини (типове оселище, Jørgensen et al. 2014); Південний океан, 1927-2997 м глибини (Trokhymchuk et al. 2024).

Примітки: тихоходи зі статевим диморфізмом. Самиці, окрім наявності розеткового гонопора та сім'яприймачів, довші та ширші за самців майже вдвічі.

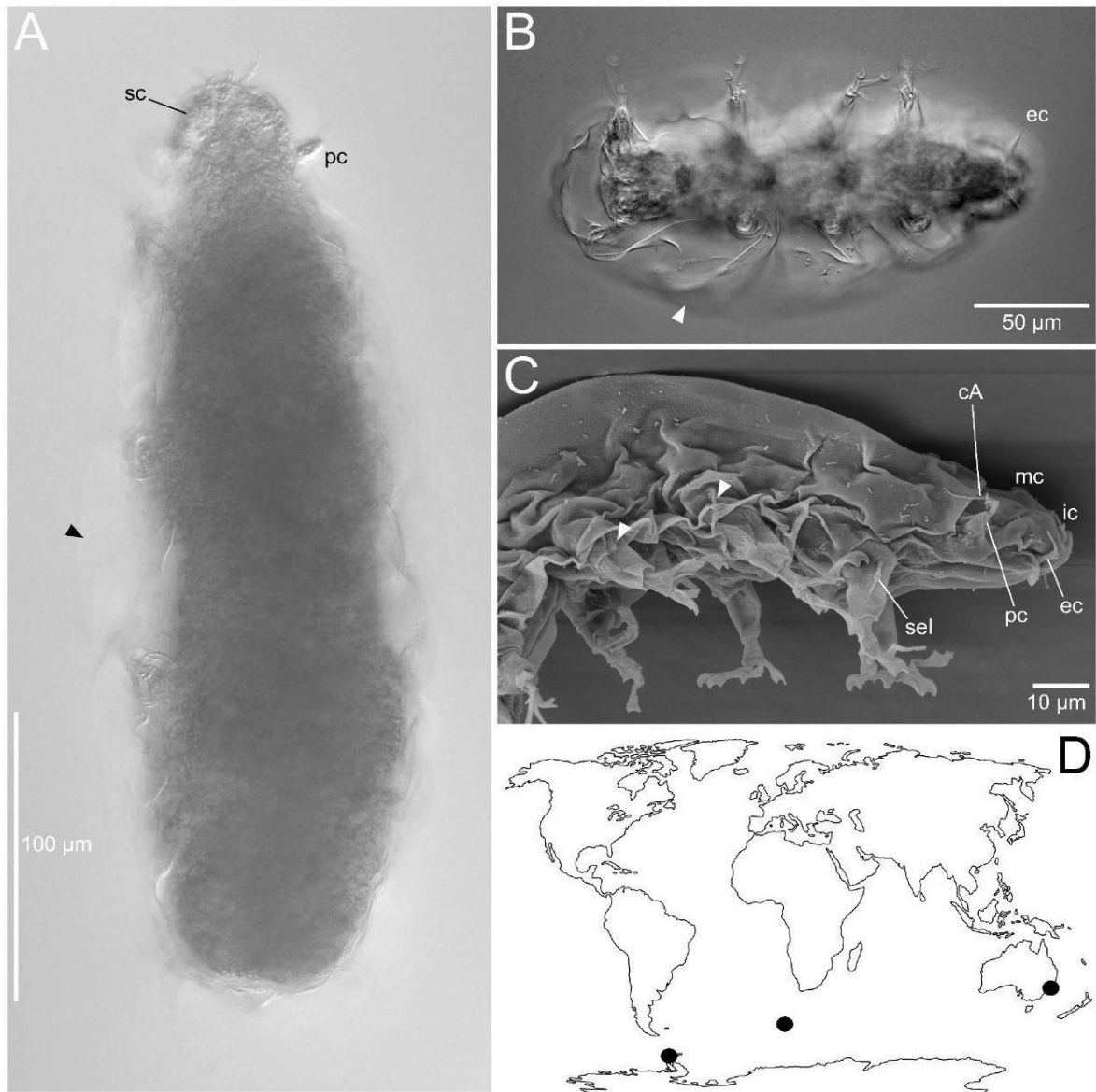


Рисунок 3.17. *Tholoarctus oleseni*. Світлова мікроскопія (ДІК) А-В. Електронна мікроскопія (СЕМ) С. А – самиця, габітус. Стрілка вказує на епікутикулу. В – самець, габітус, вентральне положення. Стрілка вказує на епікутикулу. С – самець, латеральне положення. Стрілки вказують на сенсорні органи другої і третьої ніжки. D – ареал (див. Поширення). Скорочення: сА – щетинка А, ес – зовнішня щетинка, іс – внутрішня щетинка, тс – серединна щетинка, рс – первинна клава, sc – вторинна клава, se – сенсорний орган.

3.1.6 Родина Tanarctidae Renaud-Mornant, 1980

Рід *Tanarctus* Renaud-Debyser, 1979

Tanarctus aff. gracilis (Рис. 3.18) Renaud-Mornant, 1980

Матеріал: PS101 (6 особин)

Опис: невеликі тихоходи довжиною 48-84.5 мкм, шириною 24-29 мкм з гладкою кутикулою. До 8 амебоцитів в цефалічній частині. Фронтальна лопасть порожня від бактерій. Головні щетинки довгі. Щетинка А 13-17 мкм довжиною. Щетинка Е довга, 18-25 мкм. Первинні клави видовжені (довжиною до 84 мкм). Вторинні клави відсутні. Глоткова цибулина сферична, малопомітна. Ротовий конус виражений. Сенсорні органи на всіх парах ніг у вигляді щетинок (до 9, 12, 14 і 136 мкм відповідно для кожної пари ніг). Пальчики (внутрішні довші за зовнішні) з простими кігтками.

Поширення: берег США, 400 м глибини (типове оселище, Renaud-Mornant 1980); Фарерські острови, 104-260 м глибини (Hansen et al. 2001); Індійський океан, 19-625 м глибини (Gallo et al. 2007, Renaud-Mornant 1984); Середземне море (Accogli et al. 2011, D'Addabbo Gallo et al. 2007, Grimaldi de Zio et al. 2003, Grimaldi de Zio & D'Addabbo Gallo 2001); підводна гора Карасік, 651-732 м глибини (неопубліковані дані здобувача).

Примітки: Вид дуже схожий морфологічно на *Tanarctus gracilis*. На жаль, зразки не дозволяють (через незадовільний вид) чітко розгледіти цефалічну частину, проте подальші дослідження плануються в наступних роботах здобувача.

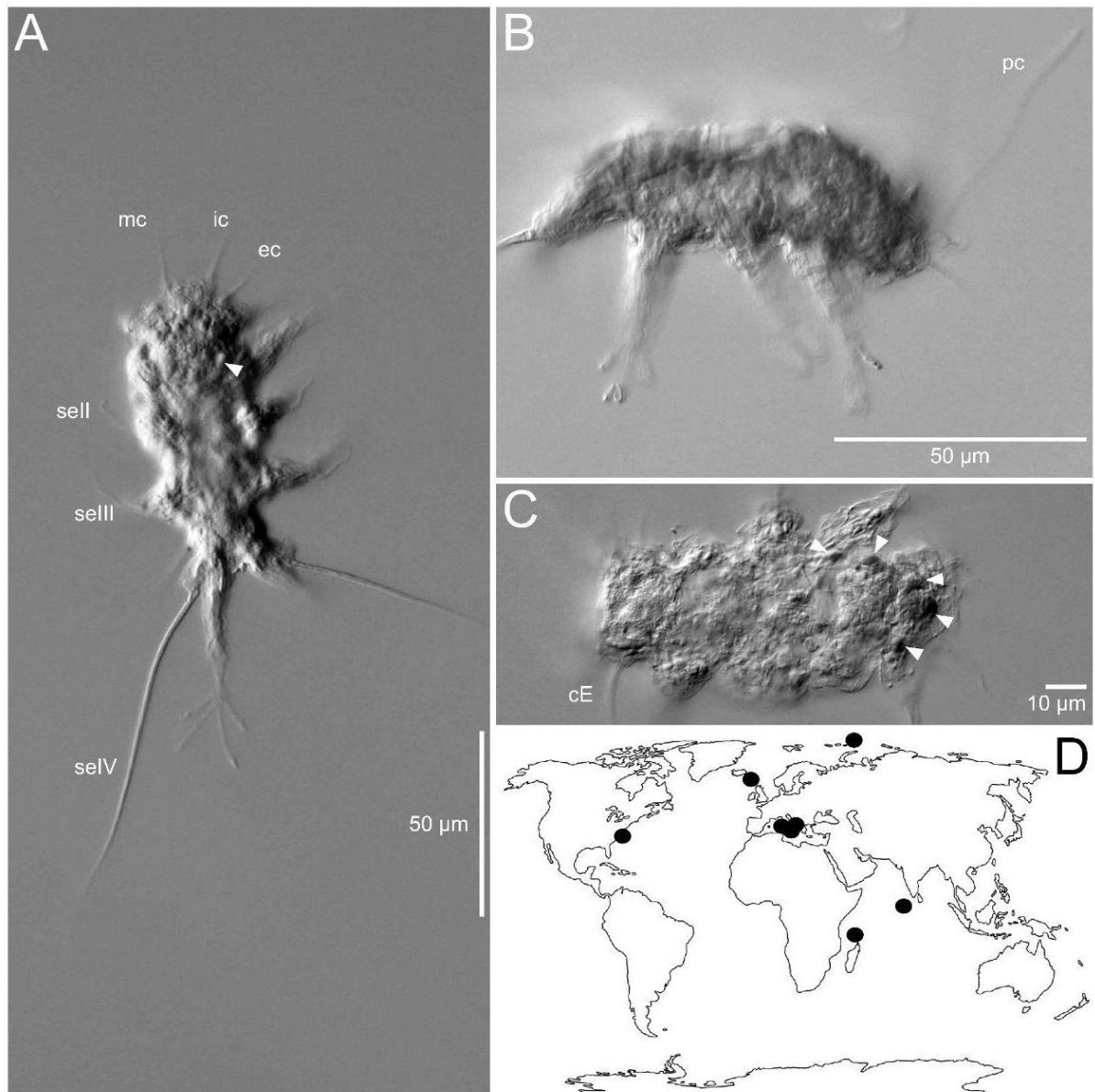


Рисунок 3.18. *Tanarctus* aff. *gracilis*. Світлова мікроскопія (ДІК). А – статъ невизначена, габітус, дорсальне положення. Стрілка вказує на амебоцит. В – статъ невизначена, габітус, латеральне положення. С – самиця, дорсальне положення. Стрілки вказують на амебоцити. D – ареал (див. Поширення). Скорочення: сЕ – щетинка Е, ес – зовнішня щетинка, іс – внутрішня щетинка, тс – серединна щетинка, рс – первинна клава, се – сенсорний орган.

3.1.7 Ряд Echiniscoidea Richters, 1926

Родина Echiniscoididae Kristensen & Hallas, 1980

Isoechiniscoidinae Møbjerg, Kristensen, & Jørgensen, 2016

Isoechiniscoides Møbjerg, Kristensen, & Jørgensen, 2016

***Isoechiniscoides* aff. *sifae* sp. can.** (Рис. 3.19)

Матеріал: ANDEEP I (1 особина)

Опис: невеликий *Isoechiniscoides* довжиною 113 мкм та шириною 46 мкм. Дорсальна кутикула покрита бородавками з епікутикулярними стовпчиками. Дві гладкі пластинки розташовані на дорсальній поверхні, в каудальній частині. Головні щетинки короткі. Щетинки А та Е мають зморщений цирофор Первинні клави овальні, з порою. У основи первинних клав лежить гладенька пластинка, що є специфічною ознакою. Вторинні клави овальні. Ротовий отвір оточують пластини. Глоткова цибулина непомітна. Сенсорні органи на першій парі ніг у вигляді папіл; на другій і третій парі – короткі щетинки; на четвертій парі ніг – сферична папіла. Кігтики прості, серпоподібні, з кутикулярною складкою, по 6 на кожній нозі. Анус помітний слабо, трилопатевий.

Поширення: Південний океан, басейн Они, 3958 м глибини (Trokhymchuk et al. 2024).

Примітки: ендемічний вид-кандидат, який, на відміну від інших двох видів роду (*I. higginsi* Hallas & Kristensen 1982 *I. sifae* Møbjerg et al. 2016), мешкає в абісальній зоні.

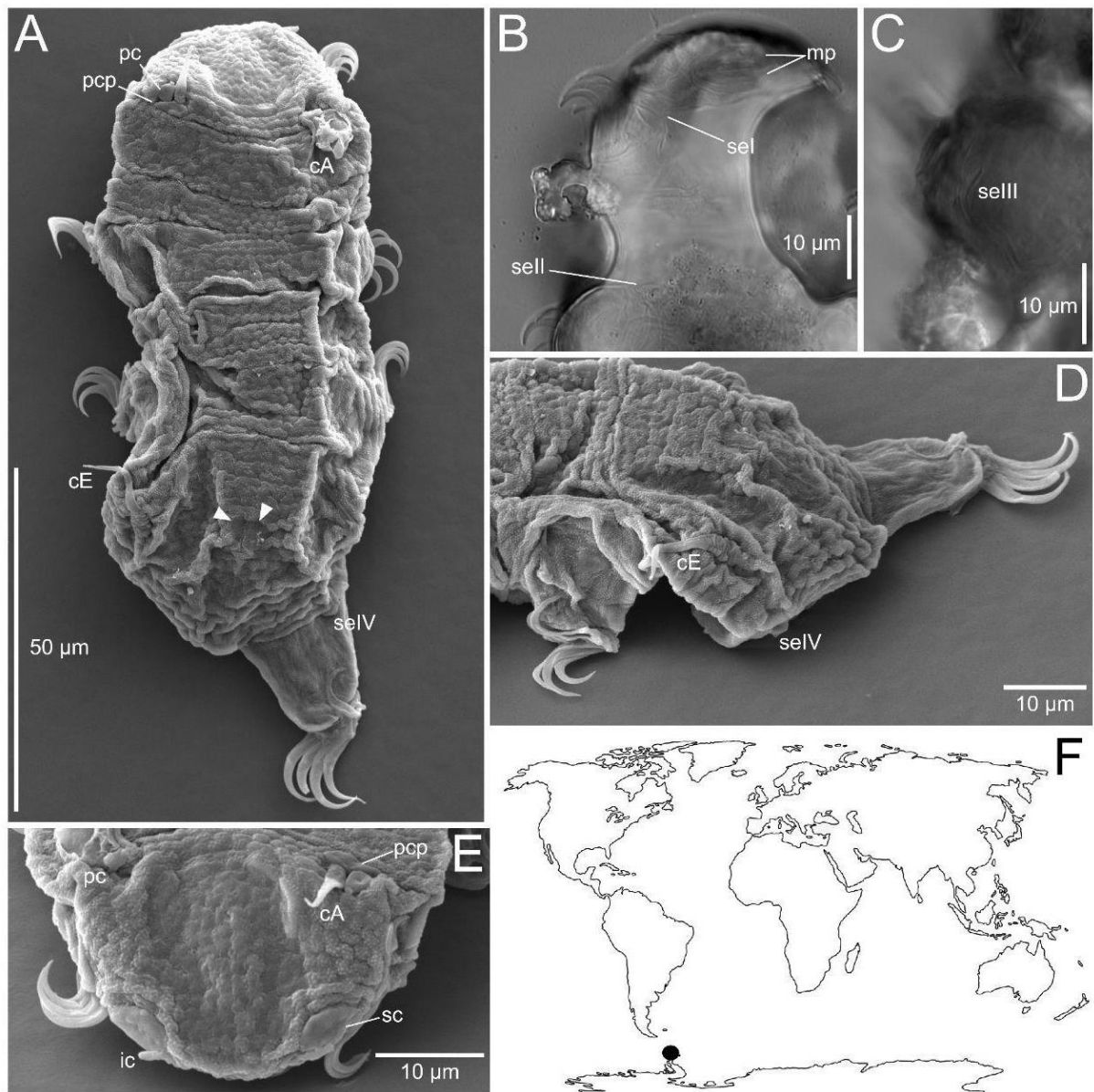


Рисунок 3.19. *Isoechiniscoides* aff. *sifae* sp. nov. Світлова мікроскопія (ДІК) В-С. Електронна мікроскопія (СЕМ) А, D, Е. А – самиця, габітус, дорсальне положення. Стрілки вказують на гладкі пластинки. В – самиця, вентральне положення, цефалічна частина. С – самиця, третя ніжка. D – самиця, дорсолатеральне положення, каудальна частина. Е – самиця, дорсофронтальне положення, цефалічна частина. F – ареал (див. Поширення). Скорочення: сА – щетинка А, сЕ – щетинка Е, іс – внутрішня щетинка, тр – ротові пластини, рс – первинна клава, рср – пластинка первинної клави, сс – вторинна клава, се – сенсорний орган.

3.2 Висновки Розділу 3

З території досліджень ми визначили 19 видів тихоходів, які належать до класу Heterotardigrada. Шість родин належать до невалідного ряду Arthrotardigrada та одна родина – до ряду Echiniscoidea.

Родина Batillipedidae представлена одним видом *Batillipes wyedeleinorum*.

До родини Coronarctidae належить два види: *Coronarctus dissimilis* та *C. tenellus*.

До родини Halechiniscidae належить два види: *Moebjergarctus clarionclippertonensis*, *Chrysoarctus briandi* та один неописаний вид *Quisarctus* sp.

Родина Neostygarctidae представлена одним видом *Neostygarctus oceanopolis*.

До родини Styraconyxidae належить 10 видів: *Angursa abyssalis*, *A. capsula*, *A. antarctica*, *A. lanceolata*, *A. lingua*, *Rhomboarctus aslaki*, *Styraconyx qivitoq*, *S. nanoqsunguak*, *S. takeshii* та *Tholoarctus oleseni*.

До родини Tanarctidae належить один вид *Tanarctus* aff. *gracilis*.

Родина Echiniscoididae представлена одним видом-кандидатом *Isoechiniscoides* aff. *sifae* sp. can.

Подальші таксономічні дослідження та описання нових видів плануються в наступних роботах здобувача.

З огляду на ареали видів, що ми розглянули, наводимо таблицю патернів поширення тихоходів (Табл. 3.1).

Таблиця 3.1. Патерни поширення досліджених тихоходів

Патерн поширення	Родина	Рід	Вид
Ендемічний	Styraconyxidae	<i>Angursa</i>	<i>Angursa antarctica</i>
		<i>Styraconyx</i>	<i>Styraconyx takeshii</i>
	Neostygarctidae	<i>Neostygarctus</i>	<i>Neostygarctus oceanopolis</i>
	Halechiniscidae	<i>Quisarctus</i>	<i>Quisarctus</i> sp.
	Echiniscoididae	<i>Isoechiniscoides</i>	<i>Isoechiniscoides</i> aff. <i>sifae</i> sp. can.
Амфі-атлантичний	Styraconyxidae	<i>Angursa</i>	<i>Angursa lanceolata</i>
		<i>Rhomboarctus</i>	<i>Rhomboarctus aslaki</i>
	Batillipedidae	<i>Batillipes</i>	<i>Batillipes wyedeleiorum</i>
	Coronarctidae	<i>Coronarctus</i>	<i>Coronarctus dissimilis</i>
Космополітичний	Styraconyxidae	<i>Angursa</i>	<i>Angursa capsula</i>
			<i>Angursa abyssalis</i>
			<i>Angursa lingua</i>
		<i>Styraconyx</i>	<i>Styraconyx nanoqsunguak</i>
			<i>Styraconyx qivitoq</i>
		<i>Tholoarctus</i>	<i>Tholoarctus oleseni</i>
	Coronarctidae	<i>Coronarctus</i>	<i>Coronarctus tenellus</i>
	Halechiniscidae	<i>Chrysoarctus</i>	<i>Chrysoarctus briandi</i>
		<i>Moebjergarctus</i>	<i>Moebjergarctus clarionclippertonensis</i>
	Tanarctidae	<i>Tanarctus</i>	<i>Tanarctus</i> aff. <i>gracilis</i>

Angursa capsula та *A. lanceolata* до цього дослідження були відомі лише з типових оселищ, проте ми розширили розуміння патернів їх поширення до космополітичного та амфі-атлантичного відповідно. Схожі дослідження інших представників мейобентосу вказують на те, що космополітичні патерни поширення, наприклад, в

Тихому та Атлантичному океанах є частим випадком для гарпактикоїдних копепод (Menzel et al. 2011).

Ми вважаємо відкритим питання морфологічних адаптацій морських тихоходів до життя в глибоководних зонах. Результати досліджень з використанням растрової електронної мікроскопії надало ряд нових даних щодо особливостей морфології тихоходів. Так, пристосування *Batillipes* у вигляді присосок на пальчиках, скоріше за все, передбачають утримування тихохода на субстраті як під час руху припливів, так і глибоководних течій. Цікавим є також відсутність помітних додаткових морфологічних адаптацій у мілководних представників роду *Styraconyx*, яких ми зареєстрували для глибоководдя.

З іншого боку, ми наводимо дані про гіпотетичний хемосенсорний орган у *Isoechiniscoides* aff. *sifae* sp. can., який розташований поряд з первинною клавою (хемосенсорним органом) та має вигляд кутикулярної пластинки без пор. Знахідка лише з глибини 3958 м може вказувати на адаптивну функцію пластинки. Ця структура могла би бути елементом сенсорної системи тихохода, адже мілководні представники цього роду не мають подібних структур.

Підсумовуючи вищесказане, можна вважати, що морфологічні ознаки морських тихоходів не завжди пов'язані з їх адаптаціями. В такому випадку ми не рекомендуємо використовувати їх для проведення філогенетичних аналізів в середині класу Heterotardigrada.

РОЗДІЛ 4. ГЕОГРАФІЧНЕ ПОШИРЕННЯ

Інформація щодо поширення морських тихоходів досі носить мозаїчний характер. Так, регіональні мілководні фауни, наприклад, Італії вивчені достатньо глибоко, наприклад, узбережжя Італії (D'Addabbo Gallo et al. 2001, Grimaldi de Zio & D'Addabbo Gallo 2001, Grimaldi et al. 2003, D'Addabbo et al. 2007, Accogli et al. 2011). Значним внеском в дослідженні географічного поширення морських тихоходів є монографія Kaczmarek et al. (2015), в якій не тільки надаються всі відомі місця знахідок морських тихоходів, а й поширення, з погляду на формальним районування Світового океану (за FAO www.fao.org/fishery). У висновках цієї роботи вказується, що приблизно 68% фауни морських тихоходів мають ендемічне поширення, а лише 11% – космополітичне. В той же час наголошується, що південна півкуля та глибоководдя Світового океану досліджені погано. Автори не пропонують власне біогеографічне районування з погляду на брак інформації та її мозаїчність, та зазначають, що районування за FAO не відображає наявної картини біогеографічного поширення морських тихоходів. (Kaczmarek et al. 2015).

4.1 Біогеографічний аналіз результатів

(Рис. 5.1 та 5.2)

Всі знахідки тихоходів з літературних джерел (Розділ 1.3) та наших досліджень (Розділ 3) ми згрупували по 26 умовним локаціям (Рис. 4.1), які базуються за щільністю знахідок морських тихоходів поблизу (*Примітка* до Рис. 4.2). Після цього провели два статистичні біогеографічні аналізи (Розділ 2.2.4, Рис. 4.2, 4.3), враховуючи “присутність-відсутність” видів в локаціях (Додаток 3). Результати аналізів представлені нижче.

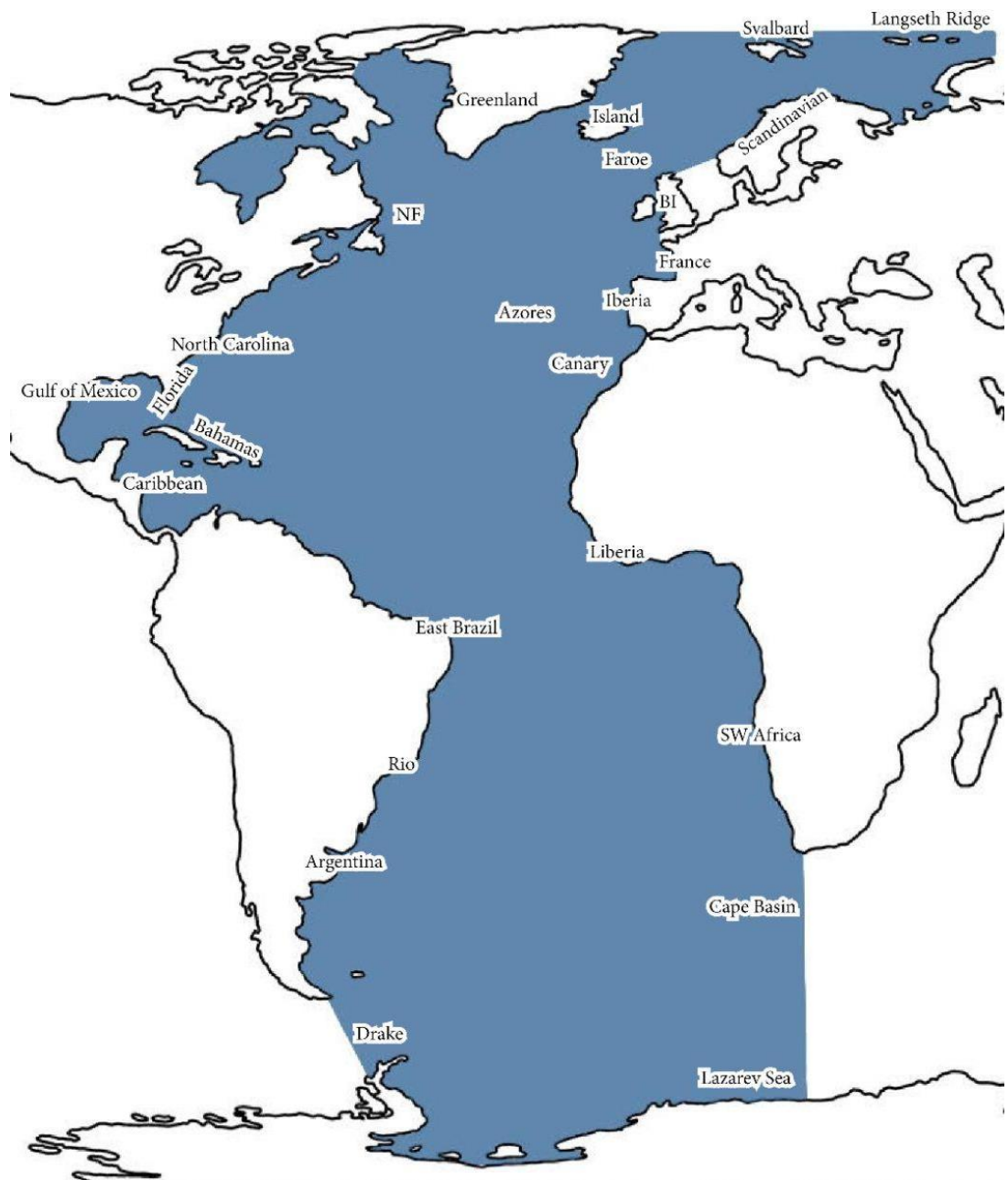


Рисунок 4.1. Зона дослідження та 26 локацій, які ми виділили та використали для проведення біогеографічного аналізу. Межі біогеографічних районів не вказані з погляду на мозаїчність знахідок. Назва кожної локації відповідає центру концентрації знахідок тихоходів.

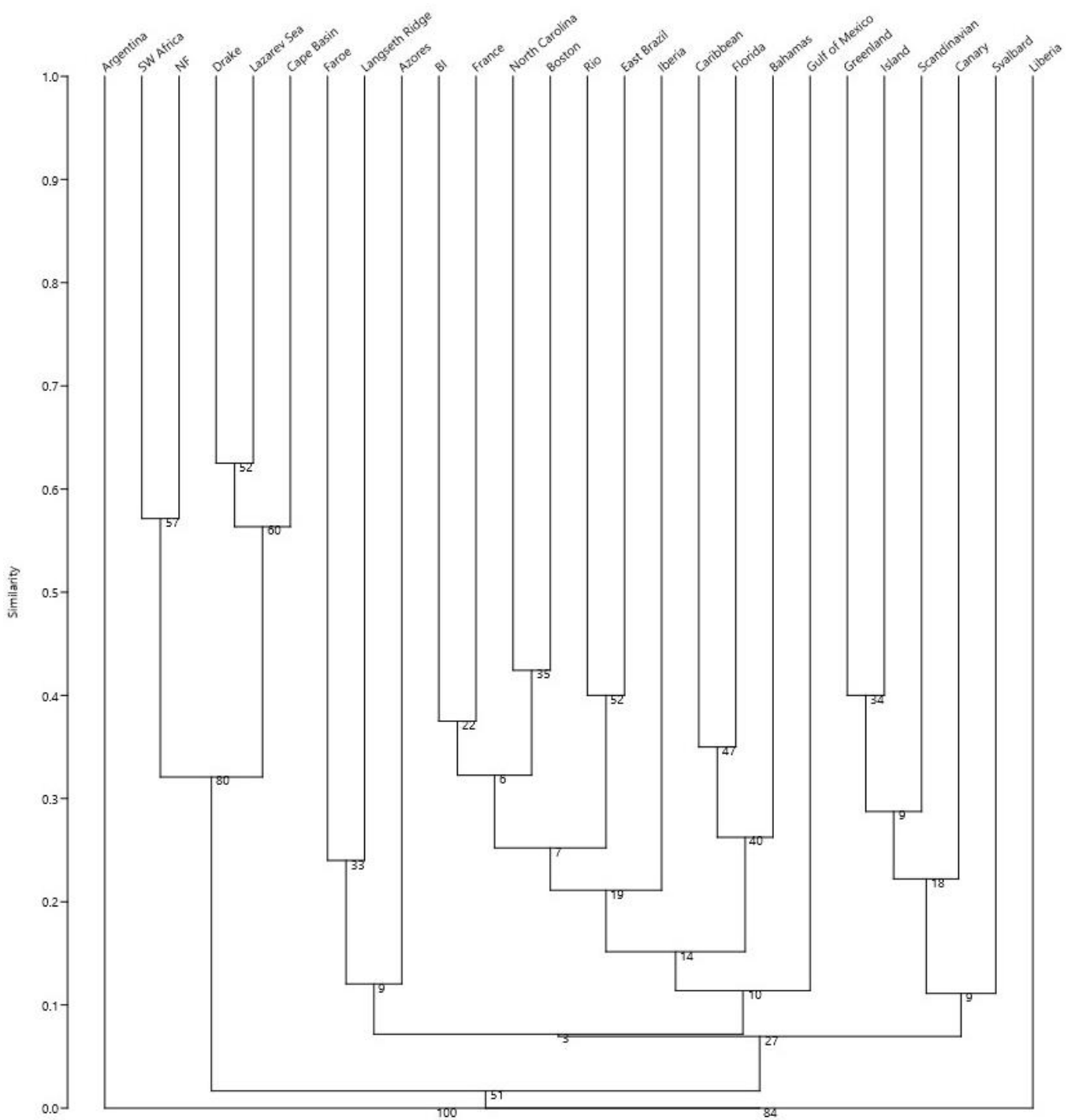


Рисунок 4.2. Кластерний аналіз схожості фауни тихоходів Атлантичного океану за локалітетами. UPGMA, бутстреп ітерацій 1000, коефіцієнт Дайса-Соренсена.

Примітка: Langseth Ridge – Лангсетський хребет, Svalbard – Шпіцберген, Greenland – Гренландія, Island – Ісландія, Scandinavian – узбережжя Скандинавського півострова, Faroe – Фарерські острови, BI – Британські острови, France – берег Франції та Біскайська затока, Iberia – берег Іспанії, Португалії та Іберійський басейн,

Azores – Азорські острови, Canary – Канарські острови, Liberia – берег Ліберії, SW Africa – південно-західний берег Африки, Drake – протока Дрейка, Cape Basin – Капський басейн, Lazarev Sea – море Лазарєва, Argentina – берег Аргентини, Rio – берег Бразилії, біля Ріо-де-Жанейро, East Brazil – берег Бразилії, біля міста Натал, Caribbean – Карибський басейн, Gulf of Mexico – Мексиканська затока, Bahamas – Багамські острови, Florida – атлантичний берег Флориди, North Carolina – берег США, біля міста Вілмінгтон, Boston – берег США, біля міста Бостон, NF – басейн Ньюфаундленду.

В результаті кластерного аналізу методом UPGMA Argentina (3 ендеміки всього) та Liberia (1 ендемік всього) мають найменшу схожість фаун, тож відділились з високими бутстреп підтримками 100 та 84 відповідно. Ми не включали ці дані в спробу виділення біогеографічних регіонів через знахідки в цих локаціях лише видів-ендемиків (Додаток 3).

Коефіцієнт Дайса-Соренсена, починаючи з 50, вказує на значущу подібність у біорізноманітті досліджуваних локацій. Враховуючи значення коефіцієнту, за результатами аналізу, ми отримали такі кластери (групи) з показником коефіцієнту, вищим за 50:

- 1) SW Africa та NF. Цей кластер утворився через наявність таких спільних видів як *Angursa abyssalis* та *A. lanceolata*. Важливо відмітити, що знахідки з цих локацій є глибоководними. Бутстреп підтримка 57. Кластер можна умовно назвати “Абісаль Атлантики”.
- 2) Drake та Lazarev Sea об’єднались через такі спільні види як *Angursa abyssalis*, *A. capsula*, *A. lingua*, та *A. lanceolata* (Додаток 3). Важливо відмітити, що знахідки з цих локацій є переважно глибоководними. Бутстреп підтримка 52.
- 3) Кластер 2) з Cape Basin має найвищу бутстреп підтримку (80). В основному знахідки цього кластеру належать до глибоководдя. Ми вважаємо, цей кластер потенційно може відображати патерн розповсюдження тихоходів в

Південному океані (ІНО 2000). Зона цього кластера підпадає під атлантичну частину біогеографічного району (30) за Costello et al. 2017. Кластер умовно можна назвати “Південний океан”.

За результатами кластерного аналізу, інші локації, хоча і мали в деяких випадках високі бутстреп підтримки, мали невисокий показник коефіцієнта Дайса-Соренсена. Це може бути викликано рядом обставин: вплив парадокса мейобентоса на морських тихоходів Атлантичного океану, недостатня кількість та мозаїчність даних про поширення видів, переважаюча кількість публікацій – статі опису нових видів, без обговорення фауни тихоходів. Високий рівень ендемізму, відомий для морських тихоходів (Світового океану), який зазначено Kaczmarek et al. 2015, може бути викликаний в тому числі і вищевказаними помилками.

Результати неметричного багатовимірного шкалювання показали такі самі викиди: Argentina та Liberia, проте також Rio, що, при перегляді списку видів, схоже на помилку, пов’язану з меншою чутливістю методу до роботи з типом даних “присутність-відсутність”. Drake та Lazarev Sea також об’єднались в близьку групу, проте Cape Basin розташований від них достатньо далеко, ймовірно через вищевказану проблему з чутливістю методу. Тож, для нашого дослідження результати неметричного багатовимірного шкалювання не можна вважати достовірними.

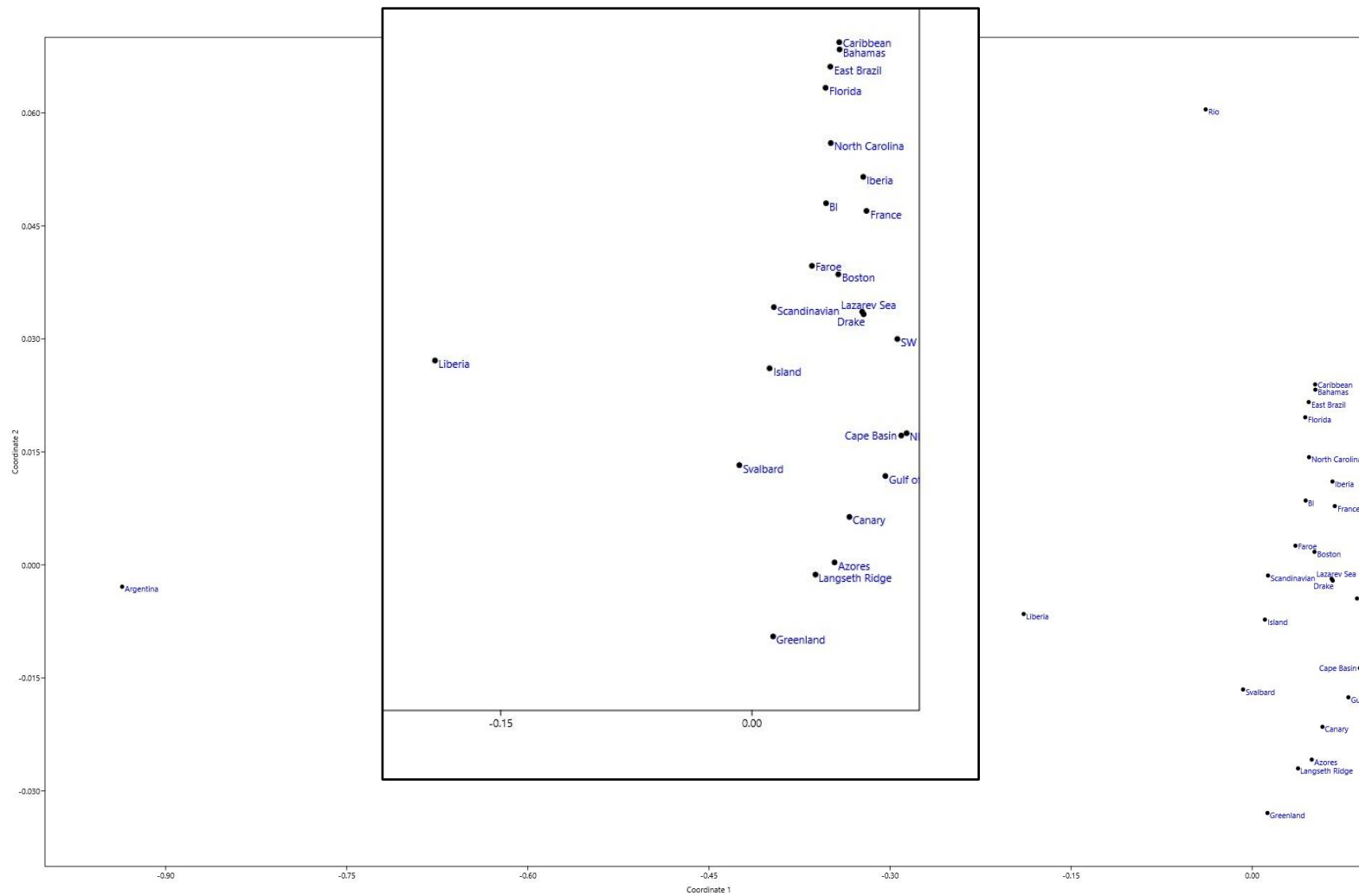


Рисунок 4.3. Неметричне багатовимірне шкалювання (MDS) локалітетів за знахідками тихходів. *Примітка:* див. Примітка до Рис. 4.1. Збільшене зображення основної групи вставлено в графік.

4.2 Аналіз батиметричного поширення

Внеском в розумінні про поширення тихоходів в нашому дослідженні є розширення батиметричного ареалу для видів, що ми розглянули в Розділі 3 (Рис. 4.4). Для актуалізації даних про екологію тихоходів, ми також наводимо таблицю присутності родів в трьох екологічних батиметричних зонах: припливно-відпливній, фотичній (до 200 м) та афотичній зонах (Табл. 4.1).

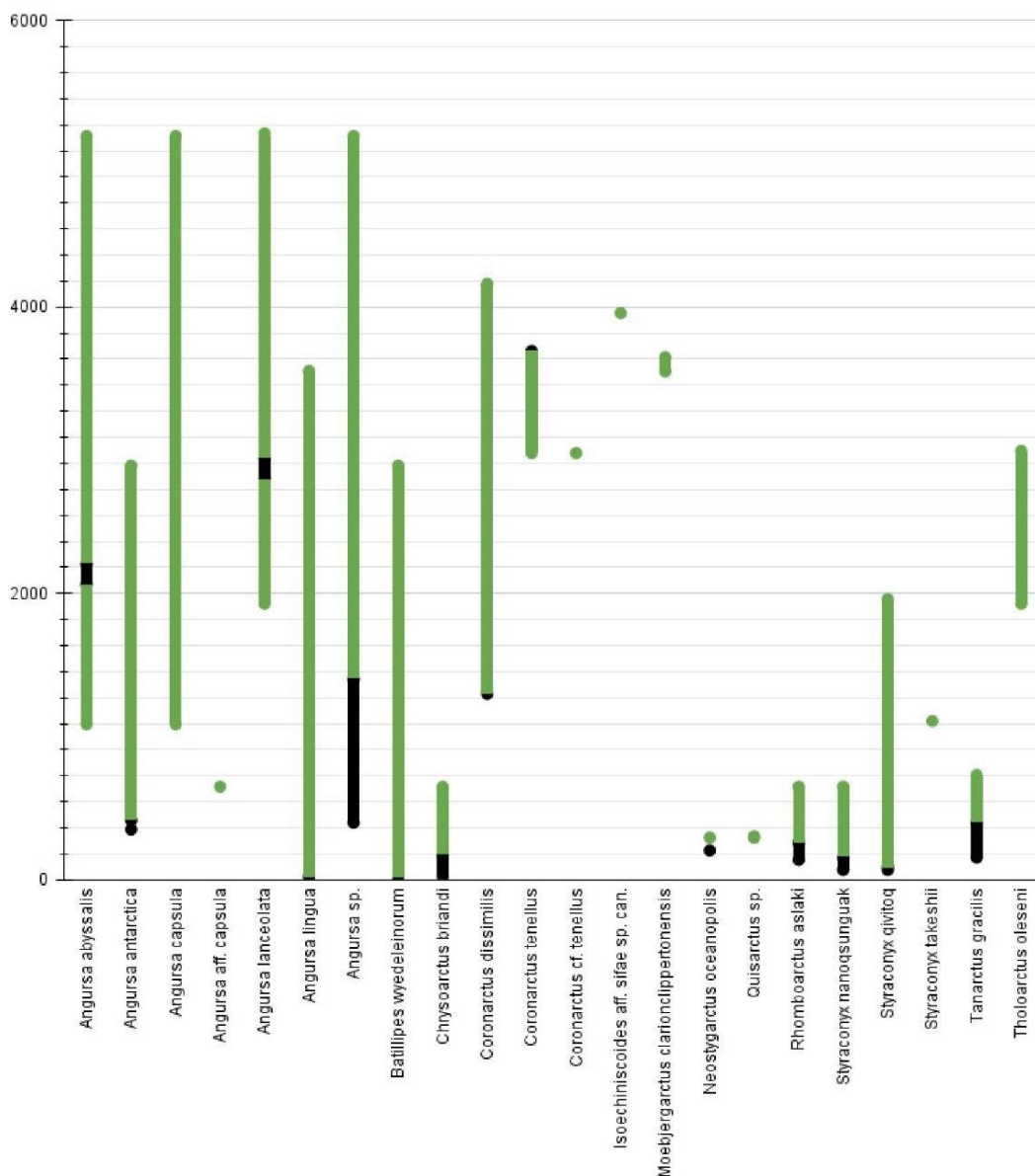


Рисунок 4.4. Батиметричне поширення тихоходів Атлантичного океану, видів, яких ми дослідили в Розділі 3. Чорні крапки та смуги – літературні дані (див. Розділ 1), зелені крапки та смуги – наші дані. Вісь Y: дані наведені в м глибини.

Таблиця 4.1. Поширення родів тихохідів Атлантичного океану по екологічним батиметричним зонам. Роди подані за алфавітним порядком. + – присутність представників роду в цій зоні.

Рід	Припливно-відпливна зона	Фотична зона	Афотична зона
<i>Actinarctus</i>		+	
<i>Angursa</i>	+	+	+
<i>Anisonyches</i>	+	+	
<i>Archechiniscus</i>	+	+	
<i>Batillipes</i>	+	+	+
<i>Chrysoarctus</i>		+	+
<i>Coronarctus</i>			+
<i>Dipodarctus</i>	+	+	
<i>Echiniscoides</i>	+		
<i>Euclavarctus</i>			+
<i>Exoclavarctus</i>			+
<i>Faroestygarctus</i>		+	
<i>Florarctus</i>	+	+	
<i>Halechiniscus</i>	+	+	
<i>Halobiotus</i>	+		
<i>Higginsarctus</i>		+	
<i>Isoechiniscoides</i>	+		+
<i>Ligiarctus</i>		+	
<i>Megastygarctides</i>	+	+	
<i>Moebjergarctus</i>			+
<i>Mutaparadoxipus</i>		+	
<i>Neoechiniscoides</i>	+		
<i>Neostygarctus</i>			+
<i>Opydorscus</i>	+	+	
<i>Orzeliscus</i>	+	+	
<i>Paradoxipus</i>		+	

Продовження Таблиці 4.1			
<i>Parastygarctus</i>	+	+	
<i>Parmursa</i>		+	
<i>Pleocola</i>	+		
<i>Proclavarctus</i>			+
<i>Prostygarctus</i>	+		
<i>Quisarctus</i>			+
<i>Raiarctus</i>		+	
<i>Renaudarctus</i>	+		
<i>Rhomboarctus</i>		+	+
<i>Stygarctus</i>	+		
<i>Styraconyx</i>	+	+	+
<i>Tanarctus</i>	+	+	+
<i>Tholoarctus</i>		+	+
<i>Wingstrandarctus</i>	+	+	
<i>Zioella</i>	+		

Важливим результатом є знахідки представників роду *Batillipes*, *Styraconyx*, *Isoechiniscoides* (та родини Echiniscoididae) в абісальній зоні. Це може вказувати на достатньо високу екологічну пластичність цих тихоходів, раніше невідому (Nelson et al. 2015). Ті морфологічні особливості, наприклад, присоски на пальчиках *Batillipes*, схоже однаково підходять як для життя в припливно-відпливній зоні, так і в мулистих глибоководних субстратах, що раніше не було підтверджено (Giere 2009, Nelson et al. 2015, Kaczmarek et al. 2015). Схожі результати спостерігали, наприклад, при дослідженні мілководних та глибоководних нематод (Bik et al. 2010). З іншого боку, наші дослідження підтвердили “глибоководність” таких родів як *Angursa*, *Coronarctus* та *Moebjergarctus*, представники яких відомі лише для батіально-абісальної зони, що може свідчити черговим підтвердженням архаїчності цих тихоходів (Kaczmarek et al. 2015, Bartels et al. 2015 та посилання, наведені в Розділі 3).

5.2 Висновки Розділу 4.

Результати нашого біогеографічного аналізу знаходять відображення в роботах попередників. Помітно, що види з широкими ареалами вносять значні похибки в статистичні аналізи, що унеможлиблює (принаймні на даному етапі) формування біогеографічного районування. Важливо відмітити, що висновки деяких досліджень, які висловлюються на підтримку наявності у тихоходів чітких біогеографічних патернів, наприклад, як у Fontaneto 2019, пов'язані з дослідженнями виключно наземних тихоходів, тому не можуть бути застосовані для морських тихоходів.

Кластер з високою бутстреп підтримкою, який можна назвати “Абісаль Атлантики” сформований між знахідками з Південно-Західної Африки та басейну Ньюфаундленду можуть вказувати на одноманітність глибоководної фауни Атлантичного океану та потенційну відсутність впливу абіотичних факторів (таких як глибоководні течії чи форми рельєфу дна) на поширення мейобентосу. Подібні результати отримали й під час біогеографічних досліджень глибоководних нематод та гарпактикоїдних копепод Атлантики (Sebastian et al. 2007, Menzel et al. 2011, Lins et al. 2018). Кластер “Південного океану” є явищем, сформованим як великим об'ємом зразків (Trokhymchuk et al. 2024), так і подібністю фауни цього регіону. Утворення цього кластеру також відповідає біогеографічному районуванню за Costello et al. 2017. На жаль, мозаїчність і неповнота даних в поширенні морських тихоходів досі є проблемою, що не дозволяє повноцінно реконструювати їх біогеографію або відповісти на вплив парадокса мейобентоса на них.

Для видів *Angursa antarctica*, *Batillipes wyedeleinorum*, *Styraconyx qivitoq*, *Tholoarctus oleseni*; родів *Batillipes*, *Styraconyx* та *Isoechiniscoides*; родини Echiniscoididae ареал розширено до абісальної зони. Ці знахідки значно розширюють наше розуміння впливу парадоксу мейобентоса на морських тихоходів та на межі їх екологічної пластичності. Сформована таблиця батиметричного поширення родів

морських тихоходів в трьох екологічних зонах. Можна відмітити мозаїчність в батиметричному поширенні деяких родів. Наприклад, *Isoechiniscoides* відмічений як в припливно-відпливній зоні, так і в абісальній.

Лише п'ять видів (26%) тихоходів, з експедицій, які ми дослідили в Розділі 3 є ендеміками, в той час як 14 видів (74%) мають амфі-атлантичне або космополітичне поширення. Ці результати не перегукуються з аналізом Kaczmarek et al. 2015 щодо 68% видів-ендемів та 11% видів-космополітів. Ми вважаємо, що причиною цього є наша вибірка – глибоководдя та полярні регіони – місця з найменшою кількістю даних про фауну тихоходів в минулих дослідженнях. Визначення чітких біогеографічних районів морських тихоходів ускладнено як високою кількістю ендемів, так і наявністю видів-космополітів, які можуть займати різні батиметричні рівні (наприклад, як показано для *Styraconyx qivitoq*). Проте, з огляду на наявні дані, можна зробити висновки, що абісальна зона Атлантичного океану заселена передусім представниками родів *Angursa* та *Coronarctus*, оскільки вони відмічені найбільш широко.

Вектор цієї роботи відповідає сучасним напрямкам в дослідженнях біорізноманіття та біогеографії (Vanreusel et al. 2023). Ми пропонуємо збільшити фокус саме на дослідженні глибоководної фауни морських тихоходів для кращого розуміння їх еволюції та біогеографії. Також слід переглянути наше розуміння морфологічних адаптацій морських тихоходів, викликане знахідками в абісальній зоні представників, які весь час вважались “класичними мілководними” тихоходами. Ми також рекомендуємо проводити фауністичні дослідження під час описання нових видів тихоходів, щоб в подальшому зменшити кількість «штучних ендемічних зон».

ВИСНОВКИ

Цю роботу присвячено дослідженню систематики та географічного поширення тихоходів Атлантичного океану. Викладені нижче висновки ґрунтуються на аналізі фауни зазначеного регіону, таксономічних та біогеографічних дослідженнях зі значною увагою до глибоководних таксонів.

1. Фауна морських тихоходів (Tardigrada) Атлантичного океану налічує 134 види, які належать до 11 родин класу Heterotardigrada (Anisonychidae, Archechiniscidae, Batillipedidae, Coronarctidae, Halechiniscidae, Neostygarctidae, Renaudarctidae, Stygarctidae, Styraconyxidae, Tanarctidae, Echiniscoididae) та 1 родини класу Eutardigrada (Halobiotidae).
2. У батіально-абісальній зоні Атлантичного океану виявлено 19 видів тихоходів, що належать до класу Heterotardigrada: *Batillipes wyedeleinorum*, *Coronarctus dissimilis*, *C. tenellus*, *Moebjergarctus clarionclippertonensis*, *Chrysoarctus briandi*, *Quisarctus* sp., *Neostygarctus oceanopolis*, *Angursa abyssalis*, *A. capsula*, *A. antarctica*, *A. lanceolata*, *A. lingua*, *Rhomboarctus aslaki*, *Styraconyx qivitoq*, *S. nanoqsunguak*, *S. takeshii*, *Tholoarctus oleseni*, *Tanarctus* aff. *gracilis*, *Isoechiniscoides* aff. *sifae* sp. can.
3. Використання растрової електронної мікроскопії виявило нові ознаки кутикули, кігтиків, сенсорних органів та репродуктивної системи семи видів: *Batillipes wyedeleinorum*, *Moebjergarctus clarionclippertonensis*, *Angursa abyssalis*, *A. capsula*, *A. lanceolata*, *Tholoarctus oleseni*, *Isoechiniscoides* aff. *sifae* sp. can.
4. Тихоходи *Quisarctus* sp. та *Isoechiniscoides* aff. *sifae* sp. can. є кандидатами на нові види з огляду на особливості їхньої морфології – будову сенсорних органів та кутикулярної структури.
5. Шість видів (*Moebjergarctus clarionclippertonensis*, *Quisarctus* sp., *Angursa capsula*, *Styraconyx takeshii*, *Tholoarctus oleseni*, *Isoechiniscoides* aff. *sifae* sp. can.) вперше виявлено для регіону дослідження. Роди *Angursa* та *Coronarctus* поширені по всій абісали Атлантичного океану.

6. Види *Angursa antarctica*, *Batillipes wyedeleinorum*, *Styraconyx qivitoq*, *Tholoarctus oleseni*, а також роди *Batillipes*, *Styraconyx* і *Isoechiniscoides* та родина Echiniscoididae мають широке батиметричне розповсюдження; вони характерні, зокрема, і для абісальної зони.
7. Кластерний аналіз знахідок морських тихоходів виявив два великі біогеографічні регіони: “Південний океан” та “Абісаль Атлантики”.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ЛІТЕРАТУРНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Кіюся Є., Трохимчук Р. Англо-український термінологічний словник з морфології, анатомії та екології тихоходів (Tardigrada). В розробці.
2. Щербак, Г. Й.; Царичкова, Д. Б.; Вєрвєс, Ю. Г. (1996). Зоологія безхребетних: Підручник у 3 кн. Кн. 2, К.: Либідь, с. 313.
3. Accogli, G., Gallo, M., D'Addabbo, R. & Hansen, J.G. (2011). Diversity and ecology of the marine tardigrades along the Apulian Coast. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 49 (Suppl. 1), 53–57.
4. Anguas-Escalante, A.; de Jesus-Navarrete, A.; DeMilio, E.; Perez-Pech W. A.; Guldberg Hansen, J. (2020). A new species of Tardigrada from a Caribbean reef lagoon, *Florarctus yucatanensis* sp. nov. (Halechiniscidae: Florarctinae). *Cahiers de Biologie Marine*. 1(62):377-385.
5. Arenas, C. T. P., & Fahrbach, E. (2005). ANT-XXII/3.
6. Bai, L.; Wang, X.; Zhou, Y.; Lin, S.; Meng, F.; Fontoura, P. (2020). *Moebjergarctus clarionclippertonensis*, a new abyssal tardigrade (Arthrotardigrada, Halechiniscidae, Euclavarctinae) from the Clarion-Clipperton Fracture Zone, North-East Pacific. *Zootaxa*. 4755(3): 561-575.
7. Bartels, P.J., Kaczmarek, Ł., Roszkowska, M. & Nelson, D.R. (2015). Interactive map of marine tardigrades of the world. Available from: <https://paul-bartels.shinyapps.io/marine-tardigrades>
8. Bartels, P. J., Bradbury, L. J., & Nelson, D. R. (2017). Marine tardigrades from South Carolina, USA. *Journal of the South Carolina Academy of Science*, 15(1), 7.
9. Bartels, P. J., Fontoura, P., Nelson, D. R., & Kaczmarek, Ł. (2024). Intertidal and shallow subtidal marine tardigrades from the British Virgin Islands with a description of a new *Batillipes* (Heterotardigrada: Batillipedidae). *Marine Biodiversity*, 54(4), 60.
10. Bartels, P. J.; Fontoura, P.; Nelson, D. R.; Orozco-Cubero, S.; Mioduchowska, M.; Gawlak, M.; Kaczmarek, Ł.; Cortés, J. (2021). A trans-isthmus survey of marine

- tardigrades from Costa Rica (Central America) with descriptions of seven new species. *Marine Biology Research*. 17(2): 120-166.
11. Bartels, P. J.; Fontoura, P.; Nelson, D. R. (2018). Marine tardigrades of the Bahamas with the description of two new species and updated keys to the species of *Anisonyches* and *Archechiniscus*. *Zootaxa*. 4420(1): 43.
 12. Bathmann, U. (2010). The expedition of the research vessel "Polarstern" to the Antarctic in 2007/2008 (ANT-XXIV/2). *Berichte zur Polar-und Meeresforschung (Reports on Polar and Marine Research)*, 604.
 13. Bello, G. & Grimaldi de Zio, S. (1998). Phylogeny of the genera of the Stygarctidae and related families. (Tardigrada: Heterotardigrada). *Zoologischer Anzeiger*. 237, 171–183.
 14. Bengtson, P. (1988) Open nomenclature. *Palaeontology*, 31(1), 223–227.
 15. Bik, H. M., Thomas, W. K., Lunt, D. H., & Lamshead, P. J. D. (2010). Low endemism, continued deep-shallow interchanges, and evidence for cosmopolitan distributions in free-living marine nematodes (order Enoplida). *BMC Evolutionary Biology*, 10, 1-10.
 16. Binda, M.G. (1978). Risistemazione di alcuni Tardigradi con l'istituzione de un nuovo genere di Oreellidae e della nuova famiglia Archechiniscidae. *Animalia*. 5, 307– 314.
 17. Bingemer, J., & Hohberg, K. (2017). An illustrated identification key to the eutardigrade species (Tardigrada, Eutardigrada) presently known from European soils. *Soil organisms*, 89(3), 127-149.
 18. Biserov, V. I. (1999) A review of the Tardigrada from Novaya Zemlya; with description of three new species and an evaluation of the state of the environment in the region. *Zoologischer Anzeiger*, 238, 169 - 182.
 19. Bodil, B. A., Ambrose, W. G., Bergmann, M., Clough, L. M., Gebruk, A. V., Hasemann, C., ... & Włodarska-Kowalczyk, M. (2011). Diversity of the arctic deep-sea benthos. *Marine Biodiversity*, 41, 87-107.

20. Boetius, A., & Purser, A. (2017). The expedition PS101 of the research vessel POLARSTERN to the Arctic Ocean in 2016. *Berichte zur Polar-und Meeresforschung= Reports on polar and marine research*, 706.
21. Brandt, A., De Broyer, C., De Mesel, I., Ellingsen, K. E., Gooday, A. J., Hilbig, B., Linse, K., Thomson, M. R. A. & Tyler, P. A. (2007). The biodiversity of the deep Southern Ocean benthos. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1477), 39-66.
22. Brix, S. & Taylor, J. (2021). Short Cruise Report RV SONNE, cruise SO286.
23. Brix, S., Taylor, J., Kieneke, A., Linse, K. & Martínez Arbizu, P. (2022). Icelandic marine Animals: Genetics and Ecology meets Diversity along latitudinal gradients in the deep sea of the Atlantic Ocean 2. SONNE-Berichte Cruise No. SO286, pp. 1-42.
24. Brix, S., Taylor, J., George, K. H., Tewes, S., Jenssen, C., & Shipboard Scientific Party. (2024). Icelandic marine Animals: Genetics and Ecology meets Diversity along latitudinal gradients in the deep sea of the Atlantic Ocean, Cruise No. SO280, 08.01.2021 - 07.02.2021, Emden (Germany) - Emden (Germany). In SONNE-Berichte (SO280, pp. 1-36). Begutachtungspanel Forschungsschiffe.
25. Bussau, C. (1992). New deep-sea Tardigrada (Arthrotardigrada, Halechiniscidae) from manganese nodule area of the eastern South Pacific. *Zoologica Scripta*. 21, 79-91.
26. Cantacuzène, A. (1951). *Pleocola limnoriae* n. gen. n. sp. tardigrade marin nouveau, commensal de *Limnoria lignorum* (Rathke). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*. 232: 1699–1700.
27. Costello, M.J., Tsai, P., Wong, P.S. et al. Marine biogeographic realms and species endemism. *Nat Commun* 8, 1057 (2017).
28. Crisp, D. J., & Hobart, J. (1954). LXVIII.—A note on the habitat of the marine tardigrade *Echiniscoides sigismundi* (Schultze). *Annals and Magazine of Natural History*, 7(79), 554-560.

29. Crisp, M., & Kristensen, R.M. (1983). A new marine interstitial eutardigrade from East Greenland, with comments on habitat and biology. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening*. 144, 99–114.
30. D'Addabbo Gallo, M., Morone de Lucia, M.R. & Grimaldi de Zio, S. (1989). Two new species of the genus *Styraconyx* (Tardigrada: Heterotardigrada). *Cahiers de Biologie Marine*. 30, 17–33.
31. D'Addabbo Gallo, M., Grimaldi de Zio, S. & Sandulli, R. (2001). Heterotardigrada of two submarine caves in S. Domino Island (Tremiti Islands) in the Mediterranean Sea with the description of two species of Stygarctidae. *Zoologischer Anzeiger*, 240, 361–369.
32. D'Addabbo Gallo, M., Leonardis, C. de, Sandulli, R. & Grimaldi de Zio, S. (2007). Further studies on the marine tardigrade fauna from Sardinia (Italy). *Journal of Limnology*, 66 (Suppl. 1), 56–59.
33. Da Rocha, C. M., Verçosa, M. M., Dos Santos, E. C. L., Barbosa, D. F., Oliveira, D. A. S., & Souza, J. R. B. (2009). Marine tardigrades from the coast of Pernambuco, Brazil. *Meiofauna Marina*, 17, 97-101.
34. Da Rocha, C. M. C., Fonsêca-Genevois, V., Victor-Castro, F. J., Bezerra, T. N. C., Venekey, V., & Botelho, A. P. (2004). Environmental interactions of *Batillipes pennaki* (Tardigrada, Heterotardigrada) in a tropical sandy beach (Itamaracá, Pernambuco, Brazil). *Meiofauna Marina*, 13, 79-86.
35. Da Rocha, C. M. C., Santos, E. C. L., Gomes Jr, E. L., Moura, J. D. R., Silva, L. G. S., & Barbosa, D. F. (2013). New records of marine tardigrades from Brazil. *Journal of Limnology*, 72(S1), 102-107.
36. Da Silva, M. P., Santos, E., & Garraffoni, A. R. (2023). New record of *Batillipes dandarae* Santos, Rocha, Gomes Jr. & Fontoura, 2017 (Tardigrada, Heterotardigrada) from the southeast Brazilian coast. *Check List*, 19(6), 1055-1060.
37. Danovaro, R., Scopa, M., Gambi, C., & Fraschetti, S. (2007). Trophic importance of subtidal metazoan meiofauna: evidence from in situ exclusion experiments on soft and rocky substrates. *Marine Biology*, 152(2), 339-350.

38. Darling, J.A. & Carlton, J.T. (2018). A framework for understanding marine cosmopolitanism in the Anthropocene. *Frontiers in Marine Science*, 5, 293.
39. De Zio, S. G., Gallo, M. D. A., de Lucia, M. R. M., & Daddabbo, L. (1987). Marine Arthrotardigrada and Echiniscoidea (Tardigrada, Heterotardigrada) from the Indian Ocean. *Italian Journal of Zoology*, 54(4), 347-357.
40. Degma, P. & Guidetti, R. (2023). Actual checklist of Tardigrada species. 2009–2023. 42nd Edition. 09 January 2023.
41. Delamare Deboutteville, C. & J. Renaud-Mornant. (1965). Zoologie.–Un remarquable genre de Tardigrades des sables coralliens de Nouvelle-Calédonie. *Comptes Rendus de l' Academie des Sciences*, Paris. 260: 2581-2583.
42. Dey, P. K., Gašiorek, P. & Michalczyk, Ł. (2024) Convergent evolution of dark, ultraviolet-absorbing cuticular pigmentation in a new Afro-Oriental *Echiniscus brunus* species complex (Heterotardigrada: Echiniscidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 200(1), 34-59.
43. Dice, Lee R. (1945). "Measures of the Amount of Ecologic Association Between Species". *Ecology*. 26(3), 297-302.
44. Doyère, L. M. F. (1840). Memoire sur les Tardigrades. I. (*No Title*), 14, 269.
45. Du Bois-Reymond Marcus, E. (1952). On South American Malacopoda. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciencias e Letras da Universidade de São Paulo, serie Zoologia*. 17: 189–209.
46. Du Bois-Reymond Marcus, E. (1960). Tardigrada from Curaçao, Bonaire and Los Testigos. *Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands*, 10(1), 52-57.
47. Dunn, C. W., Giribet, G., Edgecombe, G. D., & Hejnol, A. (2014). Animal phylogeny and its evolutionary implications. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 45(1), 371-395.
48. Eibye-Jacobsen, J. (1996). On the nature of pharyngeal muscle cells in the Tardigrada. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 116(1-2), 123-138.
49. Ekman S. Zoogeography of the Sea (1953). Sidgwick and Jackson, 417 p.

50. Faurby, S., Jørgensen, A., Kristensen, R. M., & Funch, P. (2011). Phylogeography of North Atlantic intertidal tardigrades: refugia, cryptic speciation and the history of the Mid-Atlantic Islands. *Journal of Biogeography*, 38(8), 1613-1624.
51. Faurby, S., Jørgensen, A., Kristensen, R. M., & Funch, P. (2012). Distribution and speciation in marine intertidal tardigrades: testing the roles of climatic and geographical isolation. *Journal of Biogeography*, 39(9), 1596-1607.
52. Fize, A. (1957). Description d'une espece nouvelle de Tardigrade *Batillipes carnonensis* n. sp. *Bulletin de la Société Zoologique de France*. 32, 430–433.
53. Fleeger, J.W. (1978) Phylum Tardigrada. In: R.G. Zingmark, editor. An annotated checklist of the biota of the coastal zone of South Carolina. *University of South Carolina Press*, Columbia, South Carolina, p. 224.
54. Fontaneto, D., & Hortal, J. (2008). Do microorganisms have biogeography. *IBS Newsletter*, 6(2), 3-8.
55. Fontaneto, D. (2019). Long-distance passive dispersal in microscopic aquatic animals. *Movement ecology*, 7(1), 10.
56. Fontoura, P., Bartels, P. J., Jørgensen, A., Kristensen, R. M., & Hansen, J. G. (2017). A dichotomous key to the genera of the marine heterotardigrades (Tardigrada). *Zootaxa*, 4294(1), 1-45.
57. Fujimoto, S. (2015). *Quisarctus yasumurai* gen. et sp. nov. (Arthrotardigrada: Halechiniscidae) from a submarine cave, off Iejima, Ryukyu Islands, Japan. *Zootaxa*, 3948(1), 145-150.
58. Fujimoto, S., Jørgensen, A., & Hansen, J. G. (2017). A molecular approach to arthrotardigrade phylogeny (Heterotardigrada, Tardigrada). *Zoologica Scripta*, 46(4), 496-505.
59. Fujimoto, S.; Hansen, J. G. (2019). Revision of *Angursa* (Arthrotardigrada: Styraconyxidae) with the description of a new species from Japan. *European Journal of Taxonomy*. (510): 1-19.

60. Fujimoto, S., Suzuki, A. C., Ito, M., Tamura, T., & Tsujimoto, M. (2020). Marine tardigrades from Lützow-Holm Bay, East Antarctica with the description of a new species. *Polar Biology*, 43, 679-693.
61. Gallo, M., D'Addabbo, M., De Leonardis, C., Sandulli, R. & Grimaldi de Zio, S. (2007) The diversity of Indian Ocean Heterotardigrada. *Journal of Limnology*, 66 (Suppl. 1), 60–64.
62. Gašiorek, P.; Kristensen, R. M. (2022). New marine heterotardigrade lineages (Echiniscoididae) from the tropics. *The European Zoological Journal*. 89(1): 719-754.
63. Gašiorek, P.; Stec, D.; Morek, W.; Michalczyk, Ł. (2019). Deceptive conservatism of claws: distinct phyletic lineages concealed within Isohypsibioidea (Eutardigrada) revealed by molecular and morphological evidence. *Contributions to Zoology*. 88(1): 78-132.
64. Gašiorek, P. (2023). Catch me if you can, or how paradigms of tardigrade biogeography evolved from cosmopolitanism to 'localism'. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 202(2), zlad191.
65. Geddes, D. C. (1968). A note on the marine tardigrade *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *stenostomus* (Richters) from the Tromsø area, Northern Norway.
66. George, K. H. (2013). Faunistic research on metazoan meiofauna from seamounts—a review. *Meiofauna marina*, 20(February), 1-32.
67. George, K. H., Arndt, H., Wehrmann, A., Baptista, A., Berning, B., Bruhn, M., Carvalho, F., Cordeiro, R., Creemers, M., Defise, A., Domingues, A., Hermanns, K., Hohlfeld, M., Iwan, F., Janßen, T., Jeskulke, K., Kargerer, M., Kaufmann, M., Kieneke, A., Loureiro, C., Madeira, P., Meyer, C., Narciso, A. C. M., Ostmann, A., Pieper, C., Pointner, K., Raeke, A., Silva, T., Springer, B., Wilsenack, M. (2018). METEOR-Berichte. Controls in benthic and pelagic BIODiversity of the AZores BIODIAZ. Cruise No. M150. Universität Hamburg, *Leitstelle Deutsche Forschungsschiffe*, 74pp.

68. Giere, O. (1979) The impact of oil pollution on intertidal meiofauna. Field Studies after the La Coruna-Spill, May 1976. *Cahiers de Biologie Marine*, 10, 231 - 251.
69. Giere, O. (1993). Meiobenthology, the Microscopic Fauna in Aquatic Sediments. *Springer-Verlag*, Berlin.
70. Giere, O. (2009). Meiofauna Taxa: A systematic account. Meiobenthology: the microscopic motile fauna of aquatic sediments, 103-234.
71. Gomes-Júnior, E., Santos, É., da Rocha, C. M., Santos, P. J., & Fontoura, P. (2018). A new species of *Ligiarctus* (Tardigrada, Arthrotardigrada) from the Brazilian continental shelf, Southwestern Atlantic Ocean. *Marine Biodiversity*, 48, 5-12.
72. Gomes-Júnior, E.; Santos, É.; Da Rocha, C. M.; Santos, P. J. P.; Fontoura, P. (2020). The Deep-Sea Genus *Coronarctus* (Tardigrada, Arthrotardigrada) in Brazil, South-Western Atlantic Ocean, with the Description of Three New Species. *Diversity*. 12(2): 63.
73. Griffiths, H. J., Barnes, D. K., & Linse, K. (2009). Towards a generalized biogeography of the Southern Ocean benthos. *Journal of Biogeography*, 36(1), 162-177.
74. Grimaldi de Zio, S. & D'Addabbo Gallo, M. (1987). *Archechiniscus minutus* n. sp. and its systematic position within Arthrotardigrada (Tardigrada: Heterotardigrada). In: Bertolani, R. (Ed.), *Biology of Tardigrades. Selected Symposia and Monographs U.Z.I.*, 1. Mucchi, Modena, Italy. pp. 253–260.
75. Grimaldi de Zio, S., D'Addabbo Gallo, M., Morone De Lucia, R. M., Vaccarella, R., & Grimaldi, P. (1982). Quattro nuove specie di Halechiniscidae rinvenute in due grotte sottomarine dell'Italia meridionale (Tardigrada: Heterotardigrada). *Cahiers de Biologie Marine*, 23, 415–426.
76. Grimaldi de Zio, S., Morone de Lucia, M.R., D'Addabbo Gallo, M. & Grimaldi, P. (1979). Osservazioni su alcuni Tardigradi di una spiaggia pugliese e descrizione di *Batillipes adriaticus* sp. nov. (Heterotardigrada). *Thalassia Salentina*. 9, 37–50.
77. Grimaldi de Zio, S. & D'Addabbo Gallo, M. (2001). Further data on the Mediterranean Sea tardigrade fauna. *Zoologischer Anzeiger*, 240, 345–360.

78. Grimaldi de Zio, S., Gallo D'Addabbo, M., Sandulli, R. & D'Addabbo, R. (2003). Checklist of the Italian marine Tardigrada. *Meiofauna Marina*, 12, 97–135.
79. Grollmann, M.M., Jørgensen, A. & Møbjerg, N. (2023). *Actinarctus doryphorus* (Tanarctidae) DNA barcodes and phylogenetic reinvestigation of Arthrotardigrada with new *A. doryphorus* and Echiniscoididae sequences. *Zootaxa*, 5284(2): 351–363.
80. Gross, V.; Miller, W. R.; Hochberg, R. (2014). A new tardigrade, *Mutaparadoxipus duodigifinis* gen. nov., sp. nov. (Heterotardigrada: Arthrotardigrada), from the Southeastern United States. *Zootaxa*. 3835(2): 263.
81. Grothman, G.T., Johansson, C., Chilton, G., Kagoshima, H., Tsujimoto, M. & Suzuki, A.C. (2017). Gilbert Rahm and the status of Mesotardigrada Rahm, 1937. *Zoological Science*, 34, 5–10.
82. Grube, E. (1853) Über den Bau von *Peripatus edwardsii*. *Müller's Archives of Anatomy and Physiology*, [1853], 322–360.
83. Hallas, T.E. (1971). Notes on the marine *Hypsibius stenostomus*-complex, with a description of a new species (Tardigrada, Macrobiotidae). *Steenstrupia*. 1, 201–206.
84. Hallas, T.E. & Kristensen, R.M. (1982). Two new species of the tidal genus *Echiniscoides* from Rhode Island, U.S.A. (Echiniscoididae, Heterotardigrada). In: Nelson, D. (Ed.), *Proceedings of the Third International Symposium on Tardigrada*. East Tennessee State University Press, Johnson City, Tennessee. pp. 179–192.
85. Hansen, J. G., & Kristensen, R. M. (2021). A new genus and five new species of the subfamily Florarctinae (Tardigrada, Arthrotardigrada). *European journal of taxonomy*, 762, 149-184.
86. Hansen, J.G., D'Addabbo Gallo, M. & Grimaldi De Zio, S. (2003). A comparison of morphological characters within the genus *Rhomboarctus* (Tardigrada: Heterotardigrada) with the description of two new species. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*. 242(1): 83-96.
87. Hansen, J. G., Jørgensen, A. & Kristensen, R. M. (2001) Preliminary studies of the tardigrade fauna of the Faroe Bank. *Zoologischer Anzeiger*, 240, 385 - 393.

- 88.Hansen, J. G., Kristensen, R. M. & Jørgensen, A. (2012). The armoured marine tardigrades (Arthrotardigrada, Tardigrada). *Scientia Danica, series B Biologica 2, The Royal Danish Academy of Sciences and Letters*. pp. 91.
- 89.Hansen, J.G. (2007). The deep sea elements of the Faroe Bank tardigrade fauna with a description of two new species. *Journal of Limnology*. 66(1s): 12.
- 90.Hay, W. P. (1917) A new species of bear-animalcule from the coast of North Carolina. *Proceedings of the United States National Museum*, 53, 251 - 254.
- 91.Hazel, J. E. (1972) On the use of cluster analysis in biogeography. *Systematic Zoology*, Vol. 21, No. 2, pp. 240-242.
- 92.Henning, M. (2015). Entwicklung eines Bodengreifers zum quantitativen Beprobieren von Meiofauna. Bachelor thesis, Jade Hochschule Wilhelmshaven, 90 pp.
- 93.Higgins, R. P., & Thiel, H. (1988). Introduction to the study of meiofauna. *Smithsonian Institution Press*.
- 94.Hofling, E. (1972) Ocorrencia de Batillipes mirus Richters, 1909 e B. tubernatis Pollock, 1971 (Tardigrada) no litoral brasileiro. In: Reuniao Anual da Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciencia, 1972, Sao Paulo. *Ciencia & Cultura. Sao Paulo: Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciencia*, 24, 358 - 359.
- 95.Hummon, W. D. (1994) Trans- and cis-Atlantic distributions of three marine heterotardigrades. *Transactions of the American Microscopical Society*, 113 (3), 333 - 342.
- 96.IHO (International Hydrographic Organization), 1953. Limits of Oceans and Seas, 3rd edition. Special Publication No. 23 (S-23). Monaco: International Hydrographic Organization.
- 97.IHO (International Hydrographic Organization), 2000. Report of the International Hydrographic Organisation. Working Paper No. 57 (WP 57). 20th Session of the United Nations Group of Experts on Geographical Names, (New York), 17–28 January 2000.

98. Jørgensen, A., Boesgaard, T. M., Møbjerg, N., & Kristensen, R. M. (2014). The tardigrade fauna of Australian marine caves: With descriptions of nine new species of Arthrotardigrada. *Zootaxa*, 3802(4), 401-443.
99. Jørgensen, A., Kristensen, R. M., & Møbjerg, N. (2018). Phylogeny and integrative taxonomy of Tardigrada. *Water bears: The biology of tardigrades*, 95-114.
100. Kaczmarek, Ł., Bartels, P. J., Roszkowska, M., & Nelson, D. R. (2015). The zoogeography of marine Tardigrada. *Zootaxa*, 4037(1), 1-189.
101. Kaczmarek, Ł., Bartels, P., & Roszkowska, M. (2018). First records of marine tardigrades (Arthrotardigrada) from Fuerteventura (Canary Islands, Spain). *African Zoology*, 53(2), 75-81.
102. Kharkevych, K.O. (2012). The first investigation of fauna and ecology of tardigrades (Tardigrada) of Karkinitsky Bay (Crimea, Black Sea). *Optimization and Protection of Ecosystems, Simferopol*, 7 (26), 45–54.
103. Kieneke, Alexander & Brix, Saskia. (2021). IceDivA (SO280) Eine Tiefseeexpedition zur Vernetzung langjähriger Messdaten und Proben (GfBS newsletter 39). 39, 16-23.
104. King, C. E. (1962) The occurrence of *Batillipes mirus* Richters (Tardigrada) in the Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean*, 12, 201 - 203.
105. Kolicka, M. (2016). Gastrotrichs in bromeliads—newly recorded *Chaetonotus* (*Hystricochaetonotus*) *furcatus* Kisielewski, 1991 (Chaetonotida) from the Łódź Palm House. *Zoosystema*, 38(1), 141-155.
106. Kreuzinger-Janik, B., Majdi, N., & Traunspurger, W. (2021). Distribution and diversity of meiofauna along an aquatic-terrestrial moss ecotone. *Nematology*, 23(6), 695-714.
107. Kristensen, R. M., & Higgins, R. P. (1989). Marine Tardigrada from the southeastern United States coastal waters I. *Paradoxipus orzeliscoides* n. gen., n. sp. (Arthrotardigrada: Halechiniscidae). *Transactions of the American Microscopical Society*, 262-282.

108. Kristensen, R. M., Sørensen, M. V., Hansen, J. G., & Zeppilli, D. (2015). A new species of *Neostygarctus* (Arthrotardigrada) from the Condor Seamount in the Azores, Northeast Atlantic. *Marine Biodiversity*, 45, 453-467.
109. Kristensen, R. M.; Mackness, B. S. (2000). First record of the marine tardigrade genus *Batillipes* (Arthrotardigrada: Batillipedidae) from South Australia with a description of a new species. *Records of the south Australian Museum*. 33(2): 73-87.
110. Kristensen, R.M. (1977). On the marine genus *Styraconyx* (Tardigrada, Heterotardigrada, Halechiniscidae) with description of a new species from a warm spring on Disco Island. *Astarte*. 10: 87–91.
111. Kristensen, R.M. (1982). The first record of cyclomorphosis in Tardigrada based on a new genus and species from Arctic meiobenthos. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolution Forschung*. 20, 249–270.
112. Kristensen, R. M. (1984). On the biology of *Wingstrandarctus corallinus* nov. gen. et spec., with notes on the symbiotic bacteria in the subfamily Florarctinae (Arthrotardigrada). *Videnskabelige Meddelelser Naturhistorisk Forening*. 145: 201-218.
113. Kristensen, R.M. & Hallas, T.E. (1980). The tidal genus *Echiniscoides* and its variability, with erection of *Echiniscoididae* fam. n. (Tardigrada). *Zoologica Scripta*. 9, 113–127.
114. Kristensen, R.M. & Higgins, R.P. (1984). A new family of Arthrotardigrada (Tardigrada: Heterotardigrada) from the Atlantic coast of Florida, U.S.A. *Transactions of the American Microscopical Society*. 103, 295–311.
115. Kristensen, R.M. & Higgins, R.P. (1984). Revision of *Styraconyx* (Tardigrada: Halechiniscidae) with description of two new species from Disko Bay, West Greenland. *Smithsonian Contributions to Zoology*. 391: 1-40.
116. Kristensen, R. M., & Mackness, B. S. (2000). First record of the marine tardigrade genus *Batillipes* (Arthrotardigrada: Batillipedidae) from South Australia

- with a description of a new species. *Records of the South Australian Museum*, 33(2), 73-87.
117. Kristensen, R. M. & Neuhaus, B. (1999) The ultrastructure of the tardigrade cuticle with special attention to marine species. *Zoologischer Anzeiger*, 238, 261 - 281.
118. Kristensen, R.M. & Renaud-Mornant, J. (1983). Existence d'Arthrotardigrades semi-benthiques de genres nouveaux de la sousfamille des Styraconyxinae subfam. nov. *Cahiers de Biologie Marine*. 24: 337-353.
119. Kuklinski, P., & Barnes, D. K. (2010) First bipolar benthic brooder. *Marine Ecology Progress Series*, 401, 15-20.
120. Kulbicki, M., Parravicini, V., Bellwood, D. R., Arias-González, E., Chabanet, P., Floeter, S. R., ... & Mouillot, D. (2013). Global biogeography of reef fishes: a hierarchical quantitative delineation of regions. *PloS one*, 8(12), e81847.
121. Land, J. Van der. (1968). *Florarctus antillensis*, a new tardigrade from the coral sand of Curaçao. *Studies on the Fauna of Curaçao and other Carribean Islands*. 25: 140–156.
122. Lindgren, E.W. (1971). Psammolittoral marine tardigrades from North Carolina and their conformity to worldwide zonation patterns. *Cahiers de Biologie Marine*. 12: 481–496.
123. Lins, L., da Silva, M. C., Neres, P., Esteves, A. M., & Vanreusel, A. (2018). Testing deep-sea biodiversity paradigms on abyssal nematode genera and *Acantholaimus* species. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 148, 208-222.
124. Marcus, E. (1927). Zur Anatomie und Ökologie mariner Tardigraden. *Zool Jahrb Abt Syst Ökol Geogr Tiere*, 53, 487-558.
125. Marcus, E. (1946) *Batillipes pennaki*, a new marine tardigrade from the North and South American Atlantic coasts. *Comunicaciones Zoologicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 2, 1 - 3.

126. Martinez, E. A. (1975) Marine meiofauna of a New York City beach, with particular reference to Tardigrada. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 3, 337 - 348.
127. McGinty, M. M.; Higgins, R. P. (1968). Ontogenetic Variation of Taxonomic Characters of Two Marine Tardigrades with the Description of *Batillipes bullacaudatus* n. sp. *Transactions of the American Microscopical Society*. 87(2): 252.
128. McIntyre, A. D. & Murison, D. J. (1973) The meiofauna of a flatfish nursery ground. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 53 (01), 93 - 118.
129. McKirdy, D.J., Schmidt, P. & McGinty-Bayly, M. (1976). Interstitielle Fauna von Galapagos XVI. Tardigrada. *Mikrofauna des Meeresbodens*. 58, 409–449.
130. McKirdy, D. J. (1975) *Batillipes* (Heterotardigrada): Comparison of six species from Florida (USA) and a discussion of taxonomic characters within the genus. *Memorie dell ' Istituto Italiano di Idrobiologia*, Pallanza, 32 (Suppl.), 177 - 223.
131. Menechella, A. G., Bulnes, V. N., & Cazzaniga, N. J. (2018). Two new species of *Batillipes* (Tardigrada, Arthrotardigrada, Batillipedidae) from the Argentinean Atlantic coast, and a key to all known species. *Marine Biodiversity*, 48, 239-247.
132. Menechella, A. G.; Bulnes, V. N.; Cazzaniga, N. J. (2015). A new Batillipedidae (Tardigrada, Arthrotardigrada) from Argentina. *Zootaxa*. 4032(3): 339-344.
133. Menzel L, George KH, Arbizu PM (2011). Submarine ridges do not prevent large-scale dispersal of abyssal fauna: a case study of Mesocletodes (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida). *Deep Sea Res Part I* 58:839–864.
134. Miller, W. R.; Clark, T.; Miller, C. (2012). Tardigrades of North America: *Archechiniscus biscaynei* , nov. sp. (Arthrotardigrada: Archechiniscidae), a Marine

- Tardigrade from Biscayne National Park, Florida. *Southeastern Naturalist*. 11(2): 279-286.
135. Moore, P. G. (1977). Additions to the littoral fauna of Rockall, with a description of *Araeolaimus penelope* sp. nov. (Nematoda: Axonolaimidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 57(1), 191-200.
136. Morgan, C. I. (1980). Notes on the distribution and abundance of the Irish marine Tardigrada, including two additions to the Irish fauna. *The Irish Naturalists' Journal*, 148-152.
137. Morgan, C. I. & Lampard, D. J. (1986) The fauna of the Clyde Sea area: Phylum Tardigrada. University Marine Biological Station: Millport, 40 pp.
138. Morgan, C. I. & Lampard, D. J. (1986) A wealth of water bears. *The Arran Naturalist*, 9, 24 - 30.
139. Morgan, C.I. & O'Reilly, M. (1988). Additions to the Scottish tardigrade fauna, including a description of *Megastygarcoides setoloso* new species, with a revised key for identification of Scottish marine species. *Glasgow Naturalist*. 21, 445–454.
140. Morone de Lucia, R.M., D'Addabbo Gallo, M. & Grimaldi de Zio, S. (1988). Descrizione di due nuove specie di Batillipedidae (Tardigrada: Heterotardigrada). *Cahiers de Biologie Marine*. 29(3): 361-373.
141. Moura, J. R., Verçosa, M. M., dos Santos, É. C. L., Santana, L. G., do Amaral, F. M. D., & da Costa, C. M. C. (2009). Ocorrência de *Parastygarcus sterreri* Renaud-mornant, 1970 e *Halechiniscus perfectus* Schulz, 1955 (Tardigrada, Heterotardigrada) no arquipélago de São Pedro e São Paulo, RN, Brasil. *Atlântica (Rio Grande)*, 31(2), 213-216.
142. Murray, J. (1911). Water-bears, or Tardigrada (supplementary notes). *Journal of the Quekett Microscopical Club*, 11, 181-198.
143. Møbjerg, N., Jørgensen, A., Eibye-Jacobsen, J., Halberg, K. A., Persson, D., & Kristensen, R. M. (2007). New records on cyclomorphosis in the marine

- eutardigrade *Halobiotus crispae* (Eutardigrada: Hypsibiidae). *Journal of Limnology*, 66, 132.
144. Møbjerg, N.; Jørgensen, A.; Kristensen, R. M. (2019). Ongoing revision of Echiniscoididae (Heterotardigrada: Echiniscoidea), with the description of a new interstitial species and genus with unique anal structures. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 188(3): 663-680.
145. Møbjerg, N.; Kristensen, R. M.; Jørgensen, A. (2016). Data from new taxa infer *Isoechiniscoides* gen. nov. and increase the phylogenetic and evolutionary understanding of echiniscoidid tardigrades (Echiniscoidea: Tardigrada). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 178(4): 804-818.
146. Nelson, D. R., Guidetti, R., & Rebecchi, L. (2015). Phylum tardigrada. In Thorp and Covich's Freshwater invertebrates (pp. 347-380). *Academic Press*.
147. Nielsen, C. (1995). Animal evolution: interrelationships of the living phyla. *Oxford University Press*.
148. Noda, H. (1994). Tardigrades from sand beaches in Okinawa. *Proceedings of Japanese Society of Systematic Zoology*, 51, 79.
149. Park, T. Y. S., Kihm, J. H., Woo, J., Park, C., Lee, W. Y., Smith, M. P., ... & Vinther, J. (2018). Brain and eyes of *Kerygmachela* reveal protocerebral ancestry of the panarthropod head. *Nature communications*, 9(1), 1019.
150. Pérez-Pech, W. A., Demilio, E., Anguas-Escalante, A., & Hansen, J. G. (2020). Marine Tardigrada from the Mexican Caribbean with the description of *Styraconyx robertoi* sp. nov.(Arthrotardigrada: Styraconyxidae). *Zootaxa*, 4731(4), zootaxa-4731.
151. Pérez-Pech W.A., Hansen J.G., DeMilio E., de Jesús-Navarrete A., Mendoza I.M., Olivares A.R., Vargas-Espositos A. (2020). First records of marine tardigrades of the genus *Coronarctus* (Tardigrada, Heterotardigrada, Arthrotardigrada) from Mexico. *Check List* 16(1): 1-7.

152. Perry, E. S.; Miller, W. R. (2015). *Echiniscoides wyethi*, a new marine tardigrade from Maine, U.S.A. (Heterotardigrada: Echiniscoidea: Echiniscoididae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 128(1): 103-110.
153. Plate, L. (1888). Beiträge zur Naturgeschichte der Tardigraden. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*. 3, 487–550.
154. Pollock, L.W. (1970). *Batillipes dicrocercus* n. sp., *Stygarctus granulatus* n. sp. and other Tardigrada from Woods Hole, Massachusetts, USA. *Transactions of the American Microscopical Society*. 89, 38–52.
155. Pollock, L. W. (1970) Distribution and dynamics of interstitial Tardigrada at Woods Hole, Massachusetts, U. S. A. *Ophelia*, 7, 145 - 166.
156. Pollock, L. W. (1971). On Some British Marine Tardigrada, Including two New Species of *Batillipes*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 51(01): 93.
157. Pollock, L. W. (1975). Observations on marine Heterotardigrada including a new genus from the western Atlantic Ocean. *Cahiers de biologie marine*, 16(1), 121-132.
158. Pollock, L. W. (1975) The role of three environmental factors in the distribution of the interstitial tardigrade *Batillipes mirus* Richters. *Memorie dell ' Istituto Italiano di Idrobiologia*, Pallanza, 32 (Suppl.), 305 - 324.
159. Pollock, L.W. (1979). *Angursa bicuspis* n. g., n. sp., a new marine Arthrotardigrada from the western North Atlantic. *Transactions of the American Microscopical Society*. 98: 558-562.
160. Pollock, L. W. (1983). A closer look at some marine Heterotardigrada, II: The morphology and taxonomy of *Bathyechiniscus*, with a description of *B. craticulus* n. sp. from the Caribbean. *Bulletin of Marine Science*. 33 (1): 109–117.
161. Pollock, L. W. (1995). New Marine Tardigrades from Hawaiian Beach Sand and Phylogeny of the Family Halechiniscidae. *Invertebrate Biology*. 114(3): 220.

162. Poore, G. C. (2002). The Expeditions ANTARKTIS-XIW3-4 of the Research Vessel POLARSTERN in 2002 (ANDEEP I and 11: Antarctic benthic deep-sea biodiversity-colonization history and recent community patterns).
163. Ramazzotti, G. (1962). Il Phylum Tardigrada. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia*, Pallanza. 16, 1–595.
164. Ramirez-Llodra, E., Brandt, A., Danovaro, R., De Mol, B., Escobar, E., German, C. R., ... & Vecchione, M. (2010). Deep, diverse and definitely different: unique attributes of the world's largest ecosystem. *Biogeosciences*, 7(9), 2851-2899.
165. Renaud-Debyser, J. (1956) Repartition de deux Tardigrades *Batillipes mirus* Richters et *Stygarctus bradypus* Schultz dans un segment de plage du Bassin d'Archachon. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences*, 243, 1365 - 1369.
166. Renaud-Debyser, J. (1959). Etudes sur la faune interstitielle des Iles Bahamas. III. Tardigrades. *Vie et Milieu*. 10: 297–302.
167. Renaud-Debyser, J. (1959). Sur quelques Tardigrades du Bassin d'Arcachon. *Vie et Milieu*. 10: 135–146.
168. Renaud-Debyser, J. (1963). Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables: Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas. *FeniXX*.
169. Renaud-Debyser, J. (1965). *Parastygarctus higginsii* n. g., n. sp., Tardigrade marin Interstitiel de Madagascar. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*. 260, 955–957.
170. Renaud-Debyser, J. & Salvat, B. (1963) Elements de prosperité des biotopes des sédiments meubles intertidaux et écologie de leurs populations en microfaune et macrofaune. *Vie Milieu*, 14, 463 - 550.
171. Renaud-Mornant, J., & Goubault, N. (1984). Premières prospections meiofaunistiques en Guadeloupe: II: Communautés des sables littoraux. *Hydrobiologia*, 118, 113-118.
172. Renaud-Mornant, J. (1967). Tardigrades de la Baie Saint-Vincent, Nouvelle-Calédonie. In: Expédition française sur les récifs coralliens de la Nouvelle-Calédonie. *Fondation Singer-Polignac, Paris*. 12: 103–118.

173. Renaud-Mornant, J. (1970). *Parastygarctus sterreri* n. sp., Tardigrade marine nouveau de l'Adriatique. *Cahiers de Biologie Marine*. 11, 355–360.
174. Renaud-Mornant, J. (1974). Une nouvelle famille de Tardigrades marins abyssaux: les Coronarctidae fam. nov. (Heterotardigrada). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*. 278: 3087-3090.
175. Renaud-Mornant, J. (1975). Occurrence of the genus *Tanarctus* Renaud-Debyser, 1959 in Northeastern Atlantic waters with a description of *T. ramazzotti* n. sp. (Arthrotardigrada). *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia, Pallanza*. 32(Suppl.), 325–332.
176. Renaud-Mornant, J. (1975). Deep-sea Tardigrada from the Meteor Indian Ocean Expedition. *Meteor Foesch. - Ergebnisse, D. Nc*, 21, 54 - 61.
177. Renaud-Mornant, J. (1976). Le genre *Florarctus* Delamare Deboutteville et Renaud-Mornant, 1965 en Méditerranée; description de deux espèces nouvelles (Arthrotardigrada). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*. Série 4e, 3, 257, 325–333.
178. Renaud-Mornant, J. (1979). Tardigrades marins de Madagascar. II. Stygarctidae et Orellidae, III. Considérations écologiques générales. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*. Série 4e, 1 (2), 339–351.
179. Renaud-Mornant, J. (1980). Description de trois espèces nouvelles du genre *Tanarctus* Renaud-Debyser, 1959, et création de la sous-famille des Tanarctinae subfam. nov. (Tardigrada, Heterotardigrada). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*. Série 4e, 2, 129–141.
180. Renaud-Mornant, J. (1981). Deux nouveaux *Angursa* Pollock, 1979, du domaine abyssal (Tardigrada, Arthrotardigrada). *Tethys*. 10, 161–164.
181. Renaud-Mornant, J. (1981). *Raiarctus colurus* n. g., n. sp., et *R. aureolatus* n. sp., Tardigrades (Arthrotardigrada) marins nouveaux de sédiments calcaires. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*. Série 4e, 3, 512–522

182. Renaud-Mornant, J. (1981). *Stygarctus goubaultae* n. sp. un nouveau Tardigrade marin (Arthrotardigrada) del la Guadeloupe. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris. Série 4e, 3 (1), 175–180.
183. Renaud-Mornant, J. (1981). Tardigrades marins (Arthrotardigrada) du Pacifique Sud. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris. Série 4e, 3, 799–813.
184. Renaud-Mornant, J. (1982). Sous-famille et genre nouveaux de Tardigrades marins (Arthrotardigrada). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris. Série 4e, 4, 89–94.
185. Renaud-Mornant, J. (1983). Tardigrades abyssaux nouveaux de la sous-famille des Euclavarctinae n. subfam(Arthrotardigrada,Halechiniscidae). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Section A. Zoologie Biologie et Ecologie Animales*. 5 (1): 201–219.
186. Renaud-Mornant, J. (1984). Halechiniscidae (Heterotardigrada) de la campagne Benthedi, canal du Mozambique. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris. Série 4e, 6 (1), 67–88.
187. Renaud-Mornant, J. (1984). Nouveaux Arthrotardigrades des Antilles. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris. Série 4e, 6 , 975–988.
188. Renaud-Mornant, J. (1987). Bathyal and abyssal Coronarctidae (Tardigrada), descriptions of new species and phylogenetical significance. In: R. Bertolani, editor. *Biology of Tardigrades. Selected Symposia and Monographs U.Z.I., 1. Mucchi*, Modena, Italy. 93–101.
189. Renaud-Mornant, J. (1987). Halechiniscidae nouveaux de sables coralliens tropicaux (Tardigrada, Arthrotardigrada). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris. Série 4e, 9 (2), 353–373.
190. Renaud-Mornant, J. (1988) Developement postembryonnaire du Tardigrade abyssal *Coronarctus laubieri* Renaud-Mornant, 1987 (Tardigrada, Heterotardigrada). *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, Paris, Serie 4 e, 10 (2), 327 - 345.

191. Renaud-Mornant, J. (1989). *Opydorscus*, un nouveau genre d'Orzeliscinae et sa signification phylogénique (Tardigrada, Arthrotardigrada). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris. Série 4e, 11 (4), 763–771.
192. Renaud-Mornant, J. & Anselme-Moizan, M. N. (1969) Stades larvaires du tardigrade marin *Stygarctus bradypus* Schulz et position systematique des Stygarctidae. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, Paris, Serie 2 e, 41, 883 - 893.
193. Renaud-Mornant, J. & Deroux, G. (1976). *Halechiniscus greveni* n. sp. Tardigrade marin nouveau de Roscoff (Arthrotardigrada). *Cahiers de Biologie Marine*. 17: 131-137.
194. Renaud-Mornant, J. & Goubault, N. (1981) Premières prospections meiofaunistiques en Guadeloupe I Les biotopes et leurs peuplements. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, Paris, Serie 3, 4, 1011 - 1034.
195. Renaud-Mornant, J. & Jouin, C. (1965) Note sur la microfaune du fond a *Amphioxus* de Graveyron et d'autres stations du Bassin d'Arcachon. Actes de la Societe Linneienne de Bordeaux, 102 (4), 1 - 7.
196. Richters, F. (1908). Marine Tardigraden. *Zoologischer Anzeiger*. 33: 77-85.
197. Richters, F. (1909). Tardigraden-Studien. *Bericht der Senckenbergische Naturforschenden Gesellschaft*. 40: 28–45.
198. Richters, F. (1926). Tardigrada. In: *Kükenthal, W. & Krumbach, T. (Eds.), Handbuch der Zoologie*. Vol. 3. Walter de Gruyter & Co. Berlin & Leipzig, pp.1–68.
199. Riggin, G.T. (1962). Tardigrada of Southwest Virginia: with the addition of a new marine tardigrade species from Florida. *Virginia Agricultural Experiment Station Technical Bulletin*. 152: 1-145.
200. Rodríguez-Roda Compaired J. 1946. Contribución al estudio de los Tardígrados de Espana. Nota previa sobre los encontrados en la Sierra de Aralar. In: Margalef R, Rambla de San Miguel M, Rodríguez-Roda Compaired J (eds), Aportacion al estudio de la fauna y flora vasco-navarras (Sierra de Aralar).

- Zaragoza: Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Estación de Estudios Pirenaicos. pp 67–82.
201. Romano Iii, F., Gallo, M., D'Addabbo, R., Accogli, G., Baguley, J., & Montagna, P. (2011). Deep-sea tardigrades in the northern Gulf of Mexico with a description of a new species of Coronarctidae (Tardigrada: Arthrotardigrada), *Coronarctus mexicus*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 49, 48-52.
 202. Rubal, M., Fontoura, P., & Veiga, P. (2023). New Records of Marine Tardigrades (Arthrotardigrada) from the Iberian Peninsula: Biogeographical Implications. *Diversity*, 15(2), 210.
 203. Rubal, M., Veiga, P., Fontoura, P., & Sousa-Pinto, I. (2016). A new *Batillipes* (Tardigrada, Heterotardigrada, Batillipedidae) from North Portugal (Atlantic Ocean). *Marine Biodiversity*, 47, 921-928.
 204. Rubal, M.; Veiga, P.; Fontoura, P.; Sousa-Pinto, I. (2013). A new intertidal arthrotardigrade, *Prostygarctus aculeatus* gen. nov., sp. nov. (Tardigrada: Heterotardigrada) from the North of Portugal (Atlantic ocean). *Journal of Limnology*. 72(1s).
 205. Sandulli, R., D'Addabbo, M.G., Morone de Lucia, M.R., D'Addabbo, R., Pietanza, R. & Grimaldi de Zio, S. (1999). Preliminary investigations on meiofauna of two caves in San Domino Island (Tremi Archipelago). *Biologia Marina Mediterranea*, 6, 437–440.
 206. Santos, E., Rubal, M., Veiga, P., da Rocha, C. M., & Fontoura, P. (2018). *Batillipes* (Tardigrada, Arthrotardigrada) from the Portuguese coast with the description of two new species and a new dichotomous key for all species. *European Journal of Taxonomy*, (425).
 207. Santos, E.; Rocha, C. M. C. D.; Gomes, E. J.; Fontoura, P. (2017). Three new *Batillipes* species (Arthrotardigrada: Batillipedidae) from the Brazilian coast. *Zootaxa*. 4243(3): 483-502.

208. Santos, E., Veiga, P., Rubal, M., Bartels, P. J., CMC, D. R., & Fontoura, P. (2019). *Batillipes pennaki* Marcus, 1946 (Arthrotardigrada: Batillipedidae): deciphering a species complex. *Zootaxa*, 4648(3), zootaxa-4648.
209. Saulenko, A. A., Maiorova, A. S., Martínez Arbizu, P., & Mordukhovich, V. V. (2022). Deep-Sea tardigrades from the North-Western Pacific, with descriptions of two new species. *Diversity*, 14(12), 1086.
210. Schmidt-Rhaesa, A. (2001). Tardigrades—are they really miniaturized dwarfs?. *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, 240(3-4), 549-555.
211. Schultze, M. (1865). *Echiniscus sigismundi*, ein Arctiscoide der Nordsee. *Archiv für Mikroskopische Anatomie*. 1, 428–436.
212. Schulz, E. (1935). *Actinarctus doryphorus*, nov. gen. nov. spec. ein merkwürdiger Tardigrad aus der Nordsee. *Zoologischer Anzeiger*. 111: 285-288.
213. Schulz, E. (1951). Über *Stygarctos bradypus* n. g. n. sp., einen Tardigraden aus dem Küstengrundwasser, und seine phylogenetische Bedeutung. *Kieler Meeresforsch.* 8: 86-97.
214. Schulz, E. (1955). Studien an marinen Tardigraden. *Kieler Meeresforschungen*. 11: 73-79.
215. Schulz, E. (1963). Über die Tardigraden. *Zoologischer Anzeiger*. 171, 3–12.
216. Schuster, R. O., Nelson, D. R., Grigarick, A. A., & Christenberry, D. (1980). Systematic criteria of the Eutardigrada. *Transactions of the American Microscopical Society*. 284-303.
217. Sebastian, S., Raes, M., De Mesel, I., & Vanreusel, A. (2007). Comparison of the nematode fauna from the Weddell Sea Abyssal Plain with two North Atlantic abyssal sites. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54(16-17), 1727-1736.
218. Shimabukuro, M., Zeppilli, D., Leduc, D., Wenzhöfer, F., Berg, P., Rowden, A. A., & Glud, R. N. (2022). Intra-and inter-spatial variability of meiofauna in hadal

- trenches is linked to microbial activity and food availability. *Scientific reports*, 12(1), 4338.
219. Schindelin, J., Arganda-Carreras, I., Frise, E., Kaynig, V., Longair, M., Pietzsch, T., Preibisch, S., Rueden, C., Saalfeld, S., Schmid, B., Tinevez, J.-Y., White, D. J., Hartenstein, V., Eliceiri, K., Tomancak, P. & Cardona, A. (2012). Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nature Methods* 9, 676–682.
220. Smykla, J., Kaczmarek, Ł., Huzarska, K., & Michalczyk, Ł. (2011). The first record of a rare marine tardigrade, *Halobiotus crispae* Kristensen, 1982 (Eutardigrada: Hypsibiidae), from the Svalbard Archipelago. *Polar Biology*, 34, 1243-1247.
221. Sørensen, T. (1948). "A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons". *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab*. 5(4), 1–34.
222. Strugnell, J. M., Rogers, A. D., Prodöhl, P. A., Collins, M. A. & Allcock, A. L. (2008). The thermohaline expressway: the Southern Ocean as a centre of origin for deep-sea octopuses. *Cladistics*, 24(6), 853-860.
223. Tchesunov, A. V., & Fedyaeva, M. A. (2024). A new species of *Angursa* (Tardigrada, Heterotardigrada) from the White Sea, North Russia. *Zootaxa*, 5486(1), 121-128.
224. Tchesunov, A. V. (2018). A new tardigrade species of the genus *Neostygarctus* Grimaldi de Zio et al., 1982 (Tardigrada, Arthrotardigrada) from the Great Meteor Seamount, Northeast Atlantic. *European Journal of Taxonomy*. (479):1-17.
225. Tett, P. (1990). The photic zone. *Light and Life in the Sea*, 59-87.
226. Thulin, G. (1928). Über die Phylogenie und das System der Tardigraden. *Hereditas*. 11(2-3): 207-266.
227. Thulin, G. (1942). Ein neuer mariner Tardigrad. *Meddel Goteborg Museum of Zoology*. 99: 1–10.

228. Trokhymchuk, R., & Kieneke, A. (2024). Novel distribution records of marine Tardigrada from abyssal sediments of the Northwest Atlantic Ocean. *Organisms Diversity & Evolution*, 1-16.
229. Trokhymchuk, R., Schmidt-Rhaesa, A., Utevsky, S., Kristensen, R.M., Kieneke, A. (2024). Towards a better understanding of deep-sea tardigrade biogeography: numerous new records from the Southern Ocean. *Zootaxa* 5543(1): 1–39.
230. Trokhymchuk R., Kieneke A. (2024). New records of deep-sea Gastrotricha and Tardigrada from Iberian and Canary Basins (Northeast Atlantic) with comments on abyssal meiofauna composition and the meiofauna paradox. *The Journal of V N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, 43, p. 66-84.
231. Uhlig, G. (1968). Quantitative methods in the study of interstitial fauna. *Transactions of the American Microscopical Society*, 226-232.
232. Utevsky, A., Utevsky, S., Cichocka, J. M., Bielecki, A., Santoro, M. & Trontelj, P. (2023). Return of the prodigal son: morphology and molecular phylogenetic relationships of a new Antarctic fish leech (Hirudinea: Piscicolidae) imply a bipolar biogeographic pattern. *Systematics and Biodiversity*, 21(1), 2246476.
233. Vanreusel, A., Arbizu, P. M., & Yasuhara, M. (2023). Marine Meiofauna Diversity and Biogeography—Paradigms and Challenges. In *New Horizons in Meiobenthos Research: Profiles, Patterns and Potentials* (pp. 121-151). Cham: Springer International Publishing.
234. Vavrek, M. J. (2016). A comparison of clustering methods for biogeography with fossil datasets. *PeerJ*, 4, e1720.
235. Veit-Köhler, G., De Troch, M., Grego, M., Bezerra, T. N., Bonne, W., De Smet, G., ... & Vandepitte, L. (2010). Large-scale diversity and biogeography of benthic copepods in European waters. *Marine Biology*, 157, 1819-1835.
236. Victor-Castro, F. J., Fonseca-Genevois, V., Lira, L. & da Rocha, C. M. C. (1999) Efeito da Sedimentacao sobre a Distribuicao de Batillipes pennaki Marcus,

- (1946) em Zona Tropical Tipica: Restinga do Paiva, Pernambuco, Brasil. *Trabalhos Oceanograficos da Universidade Federal de Pernambuco*, 27 (2), 89 - 102.
237. Villora-Moreno, S. (1998). Deep-sea Tardigrada from South Shetland Islands (Antarctica) with description of *Angursa antarctica* sp. nov. (Arthrotardigrada, Halechiniscidae). *Polar Biology*. 19: 336-341.
238. Westheide, W., Haß-Cordes, E., Krabusch, M., & Müller, M. (2003). *Ctenodrilus serratus* (Polychaeta: Ctenodrilidae) is a truly amphi-Atlantic meiofauna species—evidence from molecular data. *Marine Biology*, 142, 637-642.
239. Zeppilli, D., Sarrazin, J., Leduc, D., Arbizu, P. M., Fontaneto, D., Fontanier, C., ... & Fernandes, D. (2015). Is the meiofauna a good indicator for climate change and anthropogenic impacts?. *Marine Biodiversity*, 45, 505-535.
240. Zio, S.De. (1962). Descrizione di *Batillipes annulatus* n. sp. e note su *Batillipes pennaki* Marcus, nuovo rinvenimento nel Mediterraneo (Heterotardigrada). *Annuario dell'Istituto e Museo di Zoologia dell'Universita di Napoli*. 14: 1-7.

ДОДАТКИ

Додаток 1. Список публікацій здобувача.

Наукові праці, в яких опубліковано основні наукові результати дисертації:

1. Trokhymchuk R. & Kieneke A. (2024). Novel distribution records of marine Tardigrada from abyssal sediments of the Northwest Atlantic Ocean. *Organisms Diversity & Evolution*, Tardigrades in Space and Time - Taxonomy, biogeography and biology. 1-16. <https://doi.org/10.1007/s13127-024-00641-2>

Внесок співавторів

Трохимчук Р.: літературний аналіз, лабораторний аналіз зразків, виготовлення мікропрепаратів, морфологічні дослідження, біогеографічні дослідження, створення каталогу музейної колекції, написання рукопису.

Кінеке А.: нагляд за проведенням лабораторних досліджень, створення каталогу музейної колекції, редагування рукопису.

2. Trokhymchuk R., Schmidt-Rhaesa A., Utevsky S., Kristensen R.M. & Kieneke A. (2024). Towards a better understanding of deep-sea tardigrade biogeography: numerous new records from the Southern Ocean. *Zootaxa*, 5543(1): 1–39. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5543.1.1>

Внесок співавторів

Трохимчук Р.: літературний аналіз, лабораторний аналіз зразків, виготовлення мікропрепаратів, морфологічні дослідження, біогеографічні дослідження, створення каталогу музейної колекції, написання рукопису.

Шмідт-Реза А.: біогеографічні дослідження, аналіз результатів, редагування рукопису.

Утевський С.: біогеографічні дослідження, аналіз результатів, редагування рукопису.

Крістенсен Р.М.: морфологічні дослідження, біогеографічні дослідження, редагування рукопису.

Кінеке А.: нагляд за проведенням лабораторних досліджень, біогеографічні дослідження, аналіз результатів, створення каталогу музейної колекції, редагування рукопису.

3. Trokhymchuk R. & Kieneke A. (2024). New records of deep-sea Gastrotricha and Tardigrada from Iberian and Canary Basins (Northeast Atlantic) with comments on abyssal meiofauna composition and the meiofauna paradox. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, 43, p. 66-84.
<https://doi.org/10.26565/2075-5457-2024-43-6>

Внесок співавторів

Трохимчук Р.: літературний аналіз, лабораторний аналіз зразків, виготовлення мікропрепаратів, морфологічні дослідження, біогеографічні дослідження, створення каталогу музейної колекції, написання рукопису.

Кінеке А.: нагляд за проведенням лабораторних досліджень, морфологічні дослідження, біогеографічні дослідження, створення каталогу музейної колекції, написання та редагування рукопису.

Наукові праці, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації:

3. Trokhymchuk R., Kieneke A., Schmidt-Rhaesa A., & Utevsky S. From pole to pole-biodiversity gradients and biogeographic patterns of marine Tardigrada across the Atlantic.
4. Trokhymchuk R., Kieneke A., Schmidt-Rhaesa A., & Utevsky S. The tardigrade community of the Southern Ocean deep-sea bottom. *25th Annual Meeting of the Society of Biological Systematics: materials of the International Scientific Conference*, 26-29 February 2024, Bonn, Germany.

Додаток 2. Дані з експедицій, матеріал яких досліджували в Розділі 3.

Примітка: Скорочення локацій: ПК – Підводна гора Карасік, ІБ – Іберійський басейн, БС – басейн Ньюфаундленду, БПЕ – банка Принцеси Еліс, БО – басейн Они, ЗРШ – зона Розлому Шаклтона, ПШЖ – Південний Шетландський жолоб, МВ – море Ведделла, КБ – Капський басейн, МЛ – море Лазарева. Скорочення пристроїв: TV-MUC – мультикорер, обладнаний камерою, MUC – мультикорер, НГ – дночерпак Хенінгу, GKG – боксорер.

Експедиція	локація	широта	довгота	глибина (м)	пристрій	субстрат	дата	R/V
PS101								Polarstern
PS101-123	ПК	86° 43.83' N	061° 36.95' E	651	TV-MUC	базальтне каміння	22.09.2016	
PS101-194	ПК	86° 51.22' N	061° 34.87' E	732	TV-MUC	базальтне скло та каміння	06.10.2016	
IceDivA1/SO280								Sonne
SO280-80	ІБ	36° 26.006' N	014° 00.025' W	4163	MUC	глинисто-піщаний	28.01.2021	
IceDivA2/SO286								Sonne
SO286-42	БС	51° 58.255' N	038° 59.534' W	3685	MUC	мул, утворений Globigerina	26.11.2021	
SO286-47	БС	51° 57.454' N	038° 59.325' W	3675	MUC	мул, утворений Globigerina	27.11.2021	
BIODIAZ/M150								Meteor
M150-160	БПЕ	38° 01.058' N	029° 19.690' W	304	НГ	мулисто-піщаний та біокластовий	06.09.2018	
M150-223	БПЕ	37° 59.425' N	029° 18.577' W	294	НГ	мулисто-піщаний та біокластовий	09.09.2018	
M150-226	БПЕ	37° 59.427' N	029° 18.573' W	295	НГ	мулисто-піщаний та біокластовий	09.09.2018	
ANDEEP-I/PS61(3)								Polarstern
PS61-42-5	БО	59°40.39'S	57°35.74'W	3695	MUC	мулисто-піщаний	28.01.2002	
PS61-42-7	БО	59°39.49'S	57°34.51'W	3650	MUC	мулисто-піщаний	28.01.2002	
PS61-43-4	БО	60°27.05'S	56°04.77'W	3958	MUC	мулисто-піщаний	03.02.2002	
PS61-43-6	БО	60°27.00'S	56°04.24'W	3954	MUC	мулисто-піщаний	03.02.2002	

Продовження Додатку 2

Продовження Додатку 2								
PS61-46-4	БО	60°38.12'S	53°57.67'W	2893	MUC	мулисто-піщаний	30.01.2002	
PS61-46-6	БО	60°38.64'S	53°57.27'W	2893	MUC	мулисто-піщаний	30.10.2002	
PS61-129-5	ЗРШ	59°52.39'S	59°57.78'W	3597	MUC	мулисто-піщаний	23.02.2002	
PS61-129-7	ЗРШ	59°52.30'S	59°57.63'W	3614	MUC	мулисто-піщаний	23.02.2002	
PS61-99-5	ПШЖ	61°07.09'S	59°16.50'W	5191	MUC	мулисто-піщаний	12.02.2002	
PS61-99-7	ПШЖ	61°07.06'S	59°15.53'W	5194	MUC	мулисто-піщаний	12.02.2002	
PS61-105-2	ПШЖ	61°24.14'S	58°51.15'W	2290	MUC	мулисто-піщаний	14.02.2002	
PS61-105-4	ПШЖ	61°23.81'S	58°50.24'W	2274	MUC	мулисто-піщаний	14.02.2002	
PS61-105-6	ПШЖ	61°23.73'S	58°50.26'W	2274	MUC	мулисто-піщаний	14.02.2002	
PS61-114-5	ПШЖ	61°43.52'S	60°44.13'W	2917	MUC	мулисто-піщаний	18.02.2002	
PS61-114-6	ПШЖ	61°43.57'S	60°43.97'W	2873	GKG	мулисто-піщаний	18.02.2002	
PS61-114-7	ПШЖ	61°43.48'S	60°43.50'W	2900	MUC	мулисто-піщаний	18.02.2002	
PS61-114-9	ПШЖ	61°43.58'S	60°43.22'W	2875	MUC	мулисто-піщаний	19.02.2002	
PS61-129-4	ПШЖ	59°52.40'S	59°57.88'W	3598	MUC	мулисто-піщаний	23.02.2002	
ANDEEP-II/PS61(4)								Polarstern
PS61-131-7	МВ	65°19.45'S	51°30.97'W	3057	MUC	мулисто-піщаний	06.03.2002	
PS61-133-6	МВ	65°20.18'S	54°14.36'W	1120	MUC	мулисто-піщаний	07.03.2002	
PS61-133-8	МВ	65°20.09'S	54°14.72'W	1088	MUC	мулисто-піщаний	07.03.2002	
PS61-133-10	МВ	65°20.30'S	54°14.67'W	1109	MUC	мулисто-піщаний	07.03.2002	
ANDEEP-III/PS67								Polarstern
PS67-016-6	КБ	41°7.61'S	9°56.05'W	4719	MUC	піщаний	25.01.2005	
PS67-016-8	КБ	41°7.82'S	9°56.11'W	4726	MUC	піщаний	26.01.2005	
PS67-021-4	КБ	47°40.00'S	4°15.13'W	4559	MUC	піщаний	29.01.2005	

Продовження Додатку 2

PS67-021-6	КБ	47°39.36'S	4°15.66'W	4564	MUC	піщаний	29.01.2005	
ANDEEP-SYSTCO/PS71								Polarstern
PS71-90-2	КБ	49°0.95'S	0°0.03'E	n.a.	MUC	мулистий	29.01.2008	
PS71-013-12	КБ	52°2.22'S	0°1.04'W	3000	MUC	мулистий	06.12.2007	
PS71-013-14	КБ	52°2.25'S	0°1.11'W	2997	MUC	мулистий	06.12.2007	
PS71-85-5	КБ	52° 1.20' S	0° 0.20' E	2981	MUC	мулистий	26.01.2008	
PS71-85-7	КБ	52° 1.53' S	0° 0.16' E	2996	MUC	мулистий	27.01.2008	
PS71-019-12	КБ	n.a.	n.a.	n.a.	MUC	мулистий	n.a.	
PS71-0187-12	КБ	n.a.	n.a.	n.a.	MUC	мулистий	n.a.	
PS71-39-10	МЛ	64°28.83'S	2°52.48'E	2151	MUC	мулистий	03.01.2008	
PS71-39-12	МЛ	64°28.83'S	2°52.53'E	2151	MUC	мулистий	03.01.2008	
PS71-39-14	МЛ	64°28.84'S	2°52.49'E	2151	MUC	мулистий	03.01.2008	
PS71-017-12	МЛ	70°4.86'S	3°22.59'W	1927	MUC	мулистий	22.12.2007	
PS71-017-13	МЛ	70°4.97'S	3°21.54'W	1977	GKG	мулистий	22.12.2007	
PS71-017-14	МЛ	70°4.80'S	3°22.71'W	1960	MUC	мулистий	22.12.2007	

Додаток 3. Поширення всі відомих видів морських тихоходів в Атлантичному океані.

Примітка: Langseth Ridge – Лангсетський хребет, Svalbard – Шпіцберген, Greenland – Гренландія, Island – Ісландія, Scandinavian – Скандинавській півострів, Faroe – Фарерські острови, BI – Британські острови, France – берег Франції та Біскайська затока, Iberia – берег Іспанії, Португалії та Іберійський басейн, Azores – Азорські острови, Canary – Канарські острови, Liberia – берег Ліберії, SW Africa – південно-західний берег Африки, Drake – протока Дрейка, Cape Basin – Капський басейн, Lazarev Sea – море Лазарева, Argentina – берег Аргентини, Rio – берег Бразилії, біля Ріо-де-Жанейро, East Brazil – берег Бразилії, біля міста Натал, Caribbean – Карибський басейн, Gulf of Mexico – Мексиканська затока, Bahamas – Багамські острови, Florida – атлантичний берег Флориди, North Carolina – берег США, біля міста Вілмінгтон, Boston – берег США, біля міста Бостон, NF – басейн Ньюфаундленду.

	Langseth Ridge	Svalbard	Greenland	Island	Scandinavian	Faroe	BI	France	Iberia	Azores	Canary	Liberia	SW Africa	Drake	Cape Basin	Lazarev Sea	Argentina	Rio	East Brasil	Caribbean	Gulf of Mexico	Bahamas	Florida	North Carolina	Boston	NF
<i>Actinartus doryphorus doryphorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Actinartus physophorus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Angursa abyssalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Angursa antarctica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Angursa bicuspis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Angursa capsula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Angursa aff. capsula</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Angursa lanceolata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Angursa olenevskyi</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Продовження Додатку 3

<i>Angursa lingua</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Angursa sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Anisonyches diakidius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Anisonyches eleutherensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Archechiniscus bahamensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Archechiniscus biscaynei</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Archechiniscus marci</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Archechiniscus minutus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Batillipes acaudatus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Batillipes acuticauda</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Batillipes adriaticus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Batillipes africanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Batillipes algharbensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Batillipes amblypyge</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Batillipes annulatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Batillipes brasiliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Batillipes bullacaudatus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>Batillipes carnonesis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0

Продовження Додатку 3

<i>Batillipes dandarae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Batillipes dicrocerus sensu stricto</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Batillipes friaufi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Batillipes ichthyocercus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Batillipes lesteri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Batillipes lingularum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Batillipes littoralis</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Batillipes lusitanicus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Batillipes minius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Batillipes mirus</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Batillipes pennaki</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Batillipes phreaticus</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Batillipes potiguarensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Batillipes similis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Batillipes tubernatis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Batillipes cf. tubernatis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Batillipes wyedeleinorum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0

Продовження Додатку 3

<i>Chrysoarctus briandi</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coronarctus disparilis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
<i>Coronarctus dissimilis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Coronarctus laubieri</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Coronarctus mexicus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Coronarctus neptunus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coronarctus stylisetus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Coronarctus tenellus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coronarctus cf. tenellus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coronarctus verrucatus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coronarctus yurupari</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dipodarctus subterraneus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Echinoscoides costaricensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Echinoscoides groenlandicus</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Echinoscoides hispaniensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Echinoscoides hoepneri</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Echinoscoides musa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Echinoscoides sigismundi</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0

Продовження Додатку 3

<i>Echiniscoides wyethi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Echiniscoides lichenophilus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Euclavarctus convergens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Euclavarctus thieli</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Exoclavarctus dineti</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Faroestygartus dezioae</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Florarctus antillensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Florarctus hulingsi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Florarctus yucatanensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Halechiniscus greveni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Halechiniscus perfectus</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Halechiniscus remanei antillensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Halechiniscus remanei remanei</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Halechiniscus tuleari</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Halobiotus arcturulus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Halobiotus appelloefi</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Halobiotus crispae</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Продовження Додатку 3

<i>Halobiotus geddesi</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Halobiotus stenostomus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Higginsarctus alatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Higginsarctus signeeae</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Isoechiniscoides higginsi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Isoechiniscoides aff. sifae sp. can.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ligiartus eastwardi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Megastygartides setoloso</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mesostygartus intermedius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Moebjergartus clarionclippertonensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mutaparadoxipus duodigifinis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Neoechiniscoides pollocki</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Neostygartus grossmeteori</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neostygartus oceanopolis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Opydorscus fonsecae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Orzeliscus belopus</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0

Продовження Додатку 3

<i>Paradoxipus orzeliscoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Parastygarctus higginsii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Parastygarctus sterreri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	
<i>Parmursa torquata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pleocola limnoriae</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Proclavarctus fragilis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Prostygarctus aculeatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Quisarctus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Raiarctus aureolatus</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	
<i>Raiarctus colurus</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	
<i>Renaudarctus psammocryptus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	
<i>Rhomboarctus aslaki</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Stygarctus bradypus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	
<i>Stygarctus</i> cf. <i>bradypus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Stygarctus goubaultae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	
<i>Stygarctus granulatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	
<i>Styraconyx craticulus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	

Онлайн сервіс створення та перевірки кваліфікованого та удосконаленого електронного підпису

ПРОТОКОЛ
створення та перевірки кваліфікованого та удосконаленого електронного підпису

Дата та час: 16:14:19 07.02.2025

Назва файлу з підписом: Trokhymchuk_diss.pdf.asice
Розмір файлу з підписом: 6.7 МБ

Перевірені файли:
Назва файлу без підпису: Trokhymchuk_diss.pdf
Розмір файлу без підпису: 7.4 МБ

Результат перевірки підпису: Підпис створено та перевірено успішно. Цілісність даних підтверджено

Підписувач: Трохимчук Роман Русланович

П.І.Б.: Трохимчук Роман Русланович

Країна: Україна

РНОКПП: 3576402457

Час підпису (підтверджено кваліфікованою позначкою часу для підпису від Надавача): 17:14:11
07.02.2025

Сертифікат виданий: "Дія". Кваліфікований надавач електронних довірчих послуг

Серійний номер: 382367105294AF97040000008E122E007731E002

Тип носія особистого ключа: ЗНКІ криптомодуль ІІТ Гряда-301

Алгоритм підпису: ДСТУ 4145

Тип підпису: Кваліфікований

Тип контейнера: Підпис та дані в архіві (розширений) (ASiC-E)

Формат підпису: З повними даними ЦСК для перевірки (CAdES-X Long)

Сертифікат: Кваліфікований

Версія від: 2025.02.05 13:00