

УДК 595.31:591.4

## МИКРОСКОПИЧЕСКИЕ ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ РАКООБРАЗНЫЕ КЛАССА TANTULOCARIDA ИЗ БЕЛОГО МОРЯ. МОРФОЛОГИЯ И РАЗВИТИЕ

Г.А. Колбасов

### Аннотация

В 2004–2006 гг. на ББС МГУ впервые собран материал по двум видам тантулокаррид, включающий их разные жизненные стадии. Исследованы 2 вида: *Arcticotantulus pertzovi* – паразит гарпактицид родов *Bradya* и *Pseudobradya* и *Microdajus tchesunovi* – паразит танаид рода *Typhlotanais*. С помощью электронной микроскопии полностью изучена морфология личинки – тантулюса, «партеногенетической самки» и самца. Цефалон личинки и цефалоторакс самца полностью лишены решетчатых органов – синапоморфии ракообразных класса Thecostraca. Внутри цефалона располагаются стилет, особый хоботок и кутикулярная передняя кишка. Стилет покрыт несколькими слоями толстой кутикулы и расположен внутри кишки. Хоботок располагается в полости над кишкой, открывающейся собственным отверстием выше ротового. Хоботок связан с особыми полостями, его конец покрыт плотной кутикулой.

**Ключевые слова:** Tantulocarida, тантулюс, морфология, развитие, Белое море.

### Введение

Ракообразные класса Tantulocarida являются мельчайшими ракообразными и одними из самых мелких многоклеточных вообще, их размеры колеблются от 80 до 400 мкм. Они были выделены в отдельный класс только в 1983 г. [1], хотя и известны с начала прошлого века. Первые представители тантулокаррид были описаны как паразитические изоподы – роды *Cumoniscus* Bonnier и *Microdajus* Greve [2, 3]. Личинок тантулокаррид также относили к паразитическим копеподам [4, 5] или к представителям надкласса Maxillopoda, родственным усоногим ракообразным [6]. Целый ряд видов и родов Tantulocarida был обнаружен впоследствии. К настоящему времени класс насчитывает около 30 видов, ассоциированных в 20 родов и 5 семейств.

Tantulocarida – эктопаразиты мейобентосных ракообразных, таких, как Copepoda, Tanaidacea, Ostracoda, Isopoda, Cumacea и Amphipoda. Виды этой группы характеризуются сложным жизненным циклом с чередующимися половыми и партеногенетическими стадиями (рис. 1) и отсутствием типичных для остальных ракообразных линек. Микроскопическая свободноплавающая личинка – тантулюс (80–110 мкм в длину) – состоит из слитого цефалона (головы), лишённого каких-либо головных конечностей и несущего оральный диск в форме присоски на переднем конце, и восьми туловищных сегментов (рис. 2, а, 3, b, c, 4, b, c). Внутри цефалона располагается непарный стилет, нехарактерный для других ракообразных. Туловище делится на торакс и односегментный

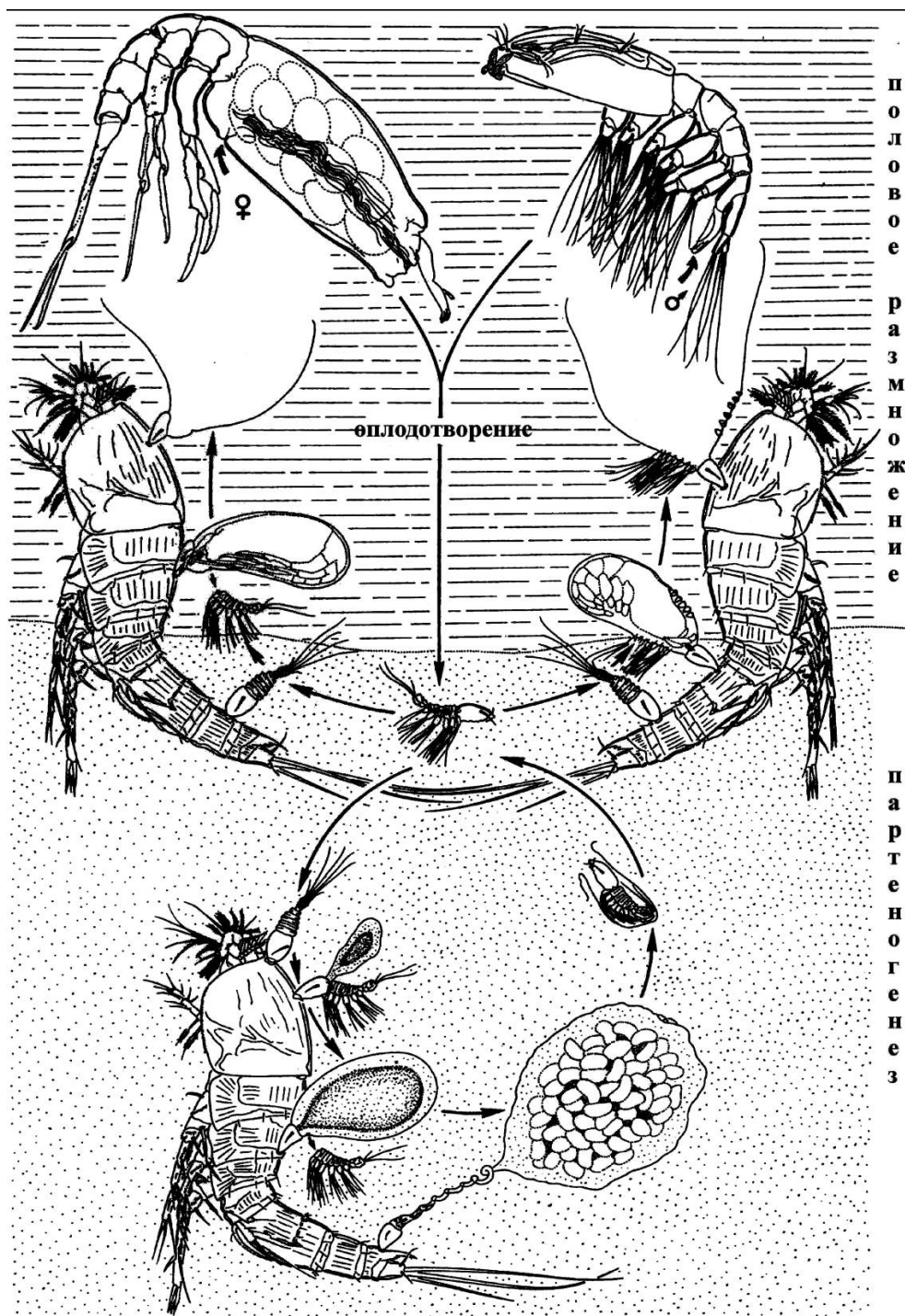


Рис. 1. Жизненный цикл Tantulocarida (по [8])

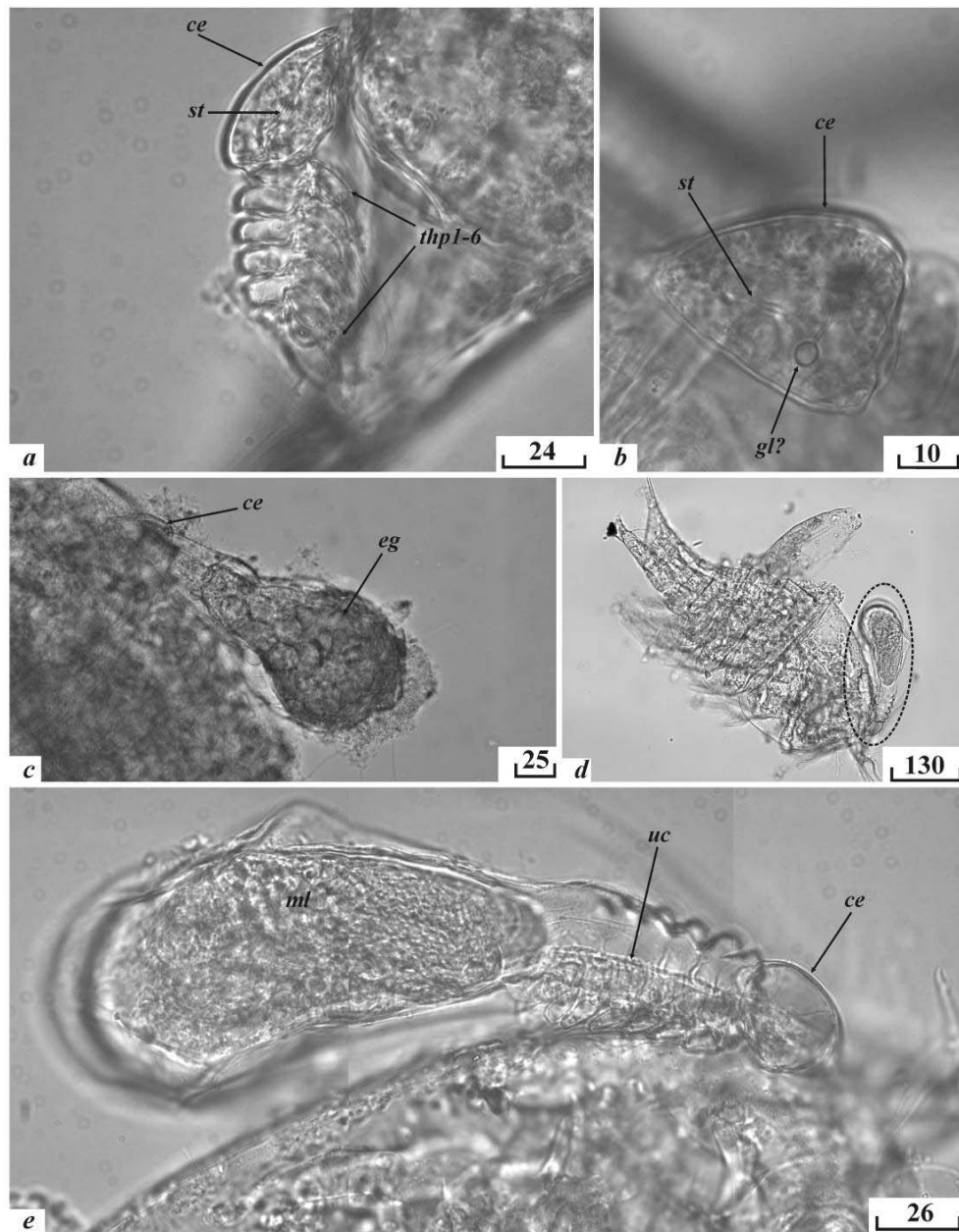


Рис. 2. Морфология Tantulocarida (*A. pertzovi*), световой микроскоп: *a* – прикрепившийся тантулюс, латеральный вид, *b* – цефалон, дорсолатеральный вид, *c* – «партеногенетическая самка», латеральный вид, *d* – гарпактицида с прикрепившимся паразитом (выделен пунктирной линией, развивающийся самец), латеральный вид, *e* – развивающийся самец, латеральный вид. Обозначения: *ce* – цефалон, *eg* – партеногенетические яйца, *gl?* – предполагаемая железа, *st* – стилет, *thp1-6* – торакоподы, *uc* – питающий тяж – «пуповина». Масштаб в мкм

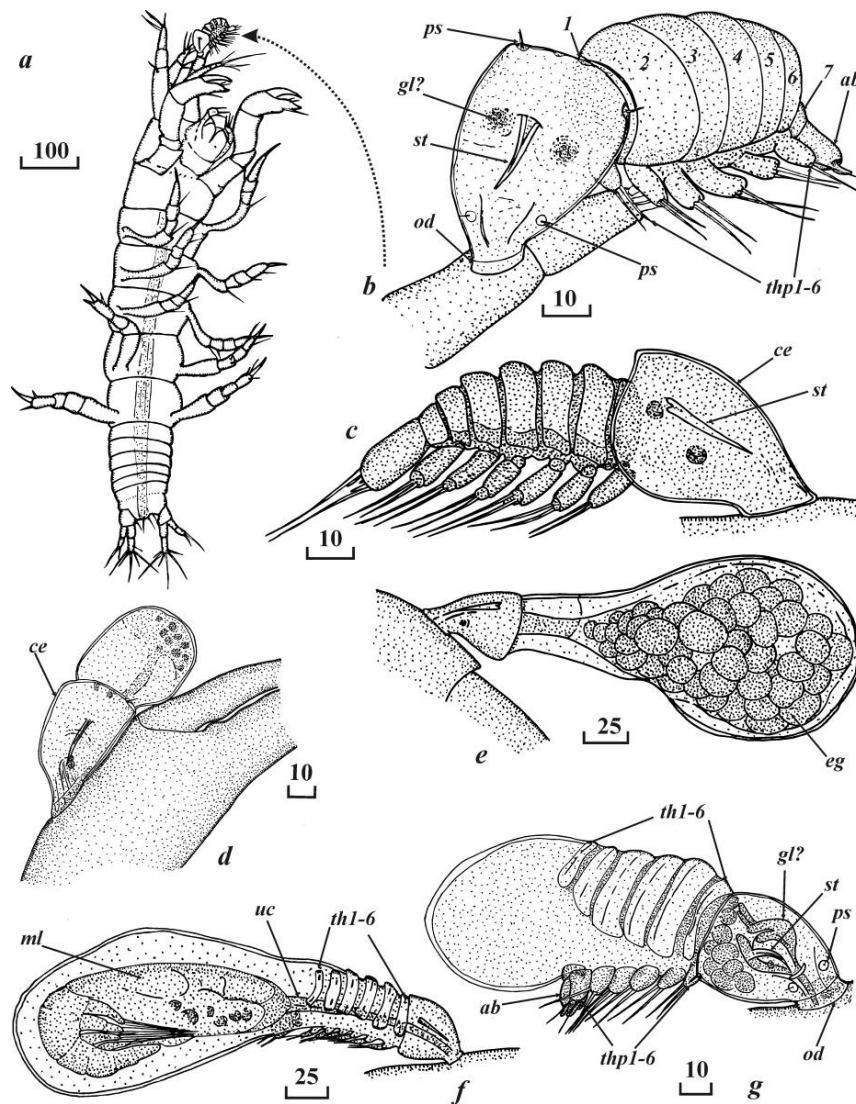


Рис. 3. Морфология Tantulocarida, световой микроскоп; *a, b, d, g* – *M. tchesunovi*, *e, f* – *A. pertzovi*: *a* – хозяин (род *Typhlotanais*) с прикрепившимся тантулюсом, *b* – тантулюс на антенне хозяина (увеличено из «*a*»), дорсолатеральный вид (сегменты торакса пронумерованы), *c* – тантулюс, латеральный вид, *d* – молодая «партеногенетическая самка» на клешне первой пары торакоподов хозяина, латеральный вид, *e* – зрелая «партеногенетическая самка», латеральный вид; *f* – тантулюс с развивающимся самцом внутри, дорсолатеральный вид, *g* – тантулюс, начало образования мешка для развития самца, дорсолатеральный вид (*a, b, d, g* – по [9]). Обозначения: *ab* – abdomen, *ce* – cephalon, *eg* – партеногенетические яйца, *gl?* – предполагаемая железа, *ml* – самец, *od* – оральный диск, *ps* – пора со щетинкой, *st* – стилет, *thl-6* – торакальные тергиты, *thpl-6* – торакоподы, *uc* – питающий тяж – «пуповина». Масштаб в мкм

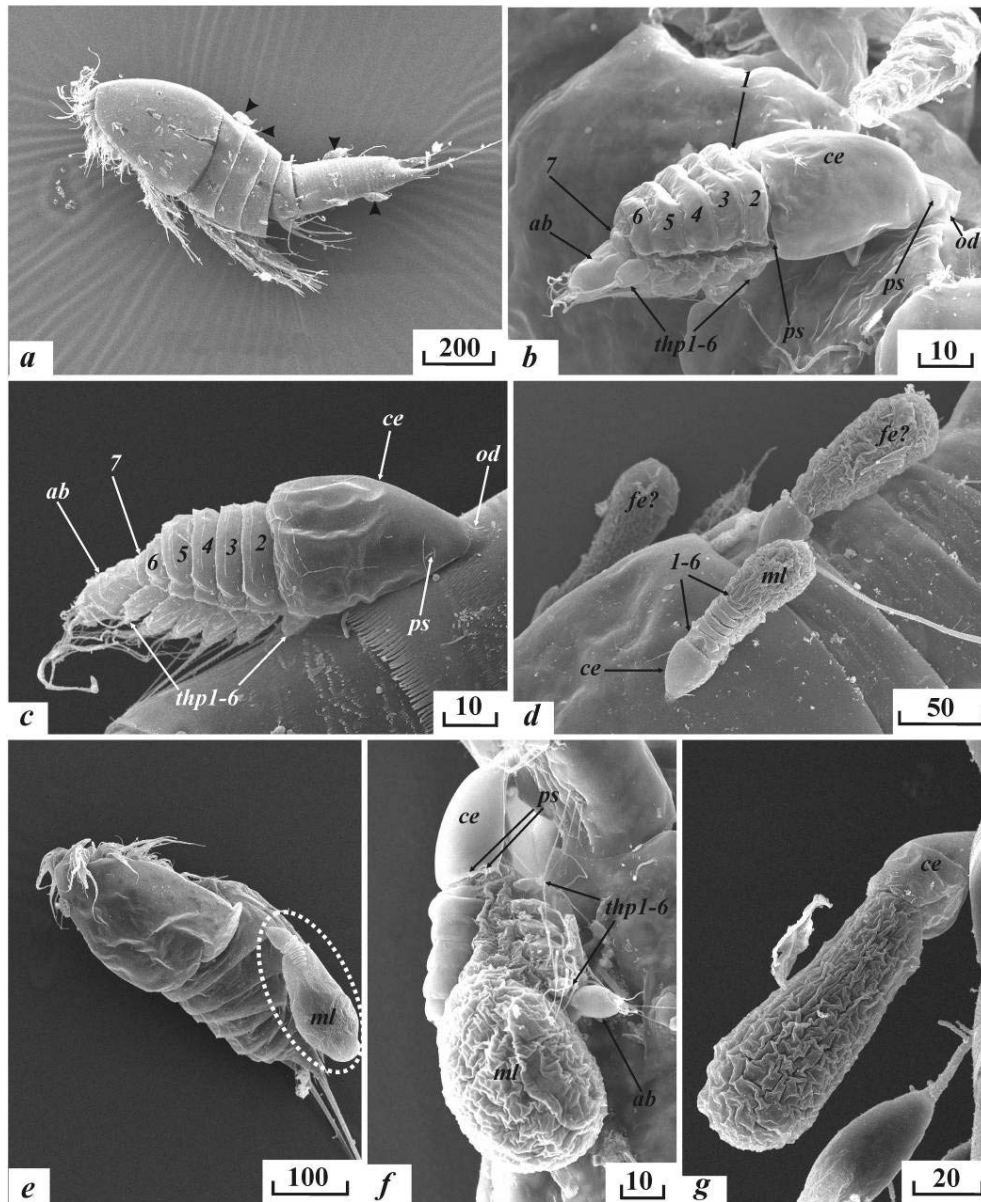


Рис. 4. Морфология Tantulocarida, СЭМ; *a, c-e, g* – *A. pertzovi*, *b, f* – *M. tchesunovi*: *a* – четыре тантулоса (отмечены стрелками), прикрепившиеся к хозяину (род *Bradya*), *b, c* – прикрепившиеся тантулосы, дорсолатеральный и латеральный вид (торакальные сегменты пронумерованы), *d* – тантулосы с развивающимися внутри самцом (тергиты торакса пронумерованы), партеногенетическими яйцами/или самкой, *e, f* – тантулосы с развивающимися самцами (указан пунктиром на «*e*»), дорсальный и латеральный вид, *g* – «партеногенетическая самка»/развивающаяся самка, вентролатеральный вид (*b, f* – по [9]). Обозначения: *ab* – abdomen, *ce* – cephalon, *fe?* – «партеногенетическая самка»/развивающаяся самка, *ml* – самец, *od* – оральный диск, *ps* – пора со щетинкой, *thp1-6* – торакоподы. Масштаб в мкм

абдомен с фуркой. Торакс состоит из шести сегментов с двуветвистыми торакоподами и седьмого сегмента без конечностей. Тантулюс прикрепляется к хозяину с помощью орального диска и прокалывает его покровы стилетом.

В дальнейшем тантулюс претерпевает метаморфоз, который идёт двумя путями (рис. 1). Одни личинки сохраняют туловищные сегменты, и между ними начинает образовываться кутикулярный мешок. Этот мешок может образовываться между шестым торакальным сегментом и уросомой (рис. 3, *f*, *g*, 4, *f*) либо между пятым и шестым сегментами торакса. Способ закладки мешка является основным таксономическим признаком тантулокарид. Вскоре размеры мешка превышают размеры тантулюса в несколько раз, а под его покровами закладывается самец, получающий питание через особый тяж – «пуповину» (рис. 2, *e*, 3, *f*). Для самца (рис. 6) характерен цефалоторакс, образованный слиянием головных и 2-х торакальных сегментов и покрытый карапаксом (головным щитом). Остальные 6 сегментов не слиты. Самец обладает 6-ю парами плавательных торакоподов и непарным penisом на седьмом сегменте. Несегментированный абдомен заканчивается фуркой. Группа мешковидных эстетасков, интерпретируемых как рудименты антеннул, расположена на переднем конце цефалоторакса. Таким образом, развитие самца происходит без линек.

У других тантулюсов сбрасываются все туловищные сегменты и остаётся один цефалон (рис. 2, *c*, 3, *d*, *e*, 4, *d*, *g*). Это своего рода видоизменённая линька, так как ларвальный цефалон, которым прикреплен паразит, не линяет. Кутикулярный мешок начинает расти непосредственно из задней части цефалона. Внутри такого мешка могут закладываться либо партеногенетические яйца, либо самка. Из партеногенетических яиц развиваются тантулюсы, которые выходят в окружающую среду и снова инфицируют нового хозяина. Это партеногенетический жизненный цикл (рис. 1). Стадия, в которой развиваются партеногенетические яйца, ошибочно называется «партеногенетической самкой», так как отсутствует типичная линька и мешок с яйцами развивается из личиночного цефалона.

Развивающаяся самка так же, как и самец, получает питание через особый тяж. Для неё характерен цефалоторакс, образованный слиянием головных и, вероятно, двух торакальных сегментов, затем следуют 2 сегмента с грудными двуветвистыми конечностями, 3 сегмента без конечностей и фурка (рис. 1). Передний конец несёт несегментированные цилиндрические антеннулы. Предположительно, на уровне первого торакального сегмента, на вентральной стороне расположена непарная копуляторная пора. Внутри цефалоторакса самки закладываются яйца. Половые стадии выходят в окружающую среду, вероятно, для оплодотворения, которое никто не наблюдал.

Для тантулокарид характерна редукция головных конечностей, присутствуют только рудиментарные антеннулы у половых стадий. В силу этого затруднительно установить филогенетические связи тантулокарид с другими ракообразными. Тем не менее положение гонопоров самца и самки указывает на родство с ракообразными класса Thecostraca [7, 8]. Анатомия тантулокарид абсолютно не изучена.

## 1. Материалы и методы

Материал по двум видам тантулокаррид, включающий их разные жизненные стадии, был собран в окрестностях ББС МГУ (66°31'41" с.ш., 33°11'08" в.д.) в 2004–2007 гг. Пробы грунта брались гипербентосным тралом Оккермана с глубины 25–50 м и затем промывались через мельничный газ с ячейей 50 мкм. Заражённые тантулокарридами гарпактициды и танаиды содержались в культуре для выведения половых стадий. Полученный материал фиксировался глютаральдегидом для электронной микроскопии. Для исследований на световом микроскопе (WILD) изготавливались глицериновые препараты. Материал для электронной микроскопии постфиксировался 2%-ным раствором OsO<sub>4</sub>. Особей, исследованных на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ), дегидратировали в серии спиртов и ацетоне и сушили по методу критической точки в CO<sub>2</sub>. После напыления платино-палладиевой смесью препараты исследовали под микроскопом SCAN JSM 63 LA при рабочем напряжении 15–20 кВ. Материал для исследования на трансмиссионном электронном микроскопе (ТЕМ) дегидратировали в серии спиртов и ацетоне, заключали в смолу Epon и изготавливали тонкие срезы, которые окрашивали уранилацетатом и контрастировали цитратом свинца и изучали на микроскопе JEA JEM 100B.

Были исследованы 2 вида: *Arcticotantulus pertzovi* Kornev, Tchesunov et Rybnikov, 2004 – паразит гарпактицид родов *Bradya* и *Pseudobradya* и *Microdajus tchesunovi* Kolbasov et Savchenko, 2009 – паразит танаид рода *Typhlotanais* [10].

## 2. Результаты

### 2.1. Наружная морфология.

**2.1.2. Тантулюс** (рис. 2, *a, b*, 3, *a–c*, 4, *a–c*). Общая длина тантулюсов обоих видов всего около 80 мкм, половина её (~40 мкм) приходится на цефалон, а другая – на туловищные сегменты, из которых абдомен самый длинный (11 мкм у *M. tchesunovi* и 14 мкм у *A. pertzovi*).

Цефалон (рис. 4, *b–d, f, g*, 5 *a–d*) треугольный, суживается к переднему концу, полукруглый в поперечном сечении. Округлый оральный диск (около 7–8 мкм в диаметре) расположен на переднем конце (рис. 4, *b, c*, 5, *a*). Строение головного щита (наружной поверхности цефалона) различно у обоих видов. Головной щит *A. pertzovi* несёт чёткие продольные и поперечные кутикулярные гребни, которые концентрируются у заднего края, где формируют прямоугольный рисунок (рис. 5, *a, b*). Редкие длинные продольные гребни достигают середины головного щита (рис. 4, *c*, 5, *a*), передняя поверхность лишена гребней, за исключением пары поперечных, расположенных в передней трети за порой со щетинкой (рис. 5, *a*). Поры окружены кутикулярным валиком и распределены на головном щите неравномерно (рис. 5, *a–c*). Головные поры двух типов: поры, несущие одиночную простую щетинку, и простые поры, лишённые щетинки. Большинство пор расположено у заднего края: две пары простых пор на дорсальной стороне головного щита (рис. 5, *b*) и четыре пары на боковых поверхностях (рис. 5, *c*). Кроме того, у заднего края находятся три пары пор со щетинками: две дорсальных (рис. 5, *b*) и одна боковая (рис. 5, *c*). Были также обнаружены: пара простых пор в средней части боковой поверхности (рис. 5, *a*)

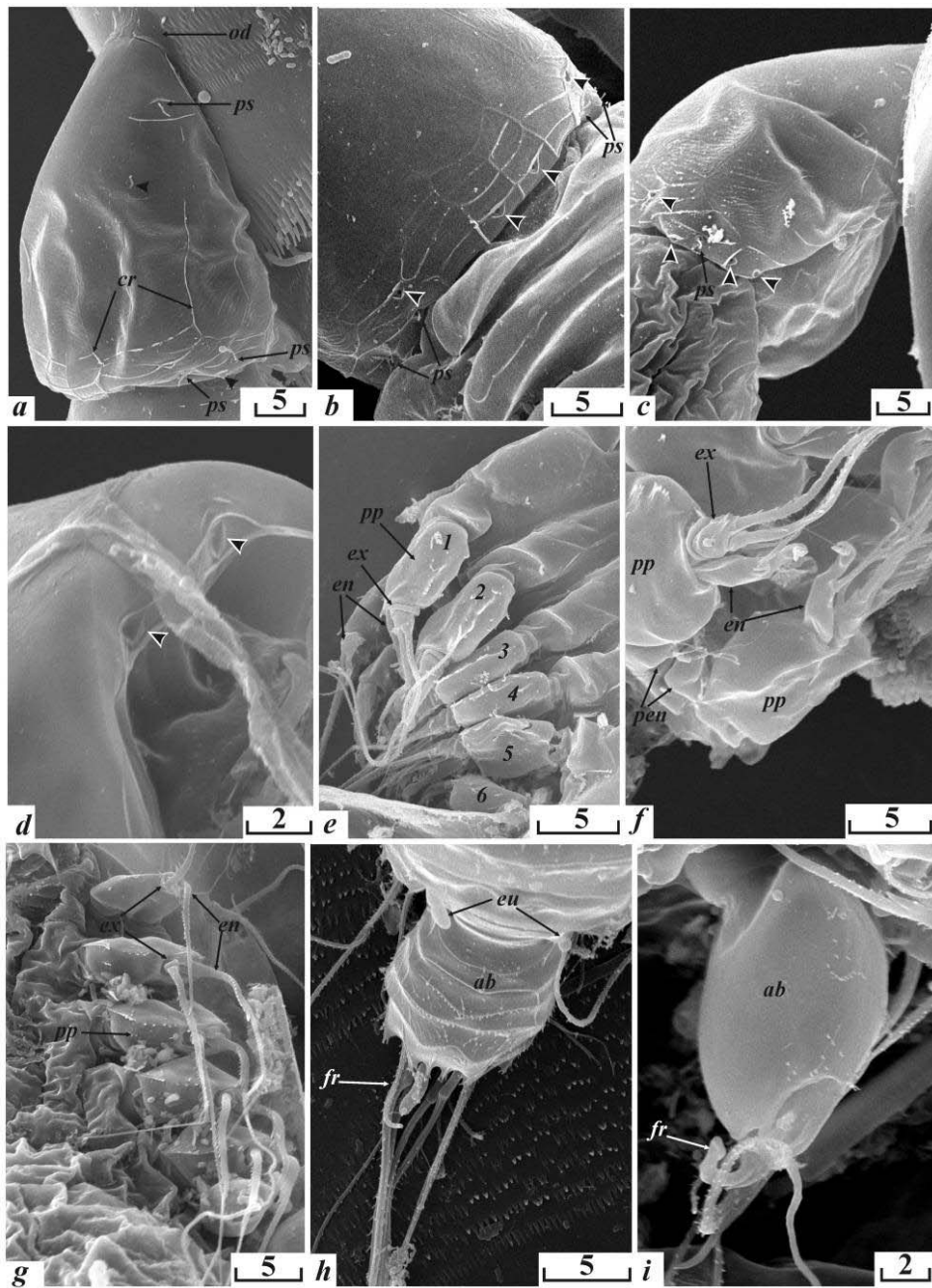


Рис. 5. Морфология отдельных частей тела Tantulocarida, СЭМ; *a-c, e, f, h* – *A. pertzovi*, *d, g, i* – *M. tchesunovi*: *a* – цефалон, латеральный вид (простые поры указаны стрелками), *b* – задний край цефалона, дорсальный вид (простые поры указаны стрелками), *c* – цефалон, вентролатеральный вид (простые поры указаны стрелками), *d* – задний край цефалона (простые поры указаны стрелками), *e* – торакоподы (пронумерованы), латеральный вид, *f* – вторая пара торакоподов, *g* – торакоподы, вентролатеральный вид, *h, i* – abdomen, дорсальный и дорсолатеральный вид (*d, i* – по [9]). Обозначения: *ab* – abdomen, *cr* – кутикулярные гребни, *en* – эндоподит, *ex* – экзоподит, *eu* – эполет, *fr* – фуркальная ветвь, *od* – оральный диск, *pen* – проксимальные эндиты, *pp* – протоподит, *ps* – пора со щетинкой. Масштаб в мкм



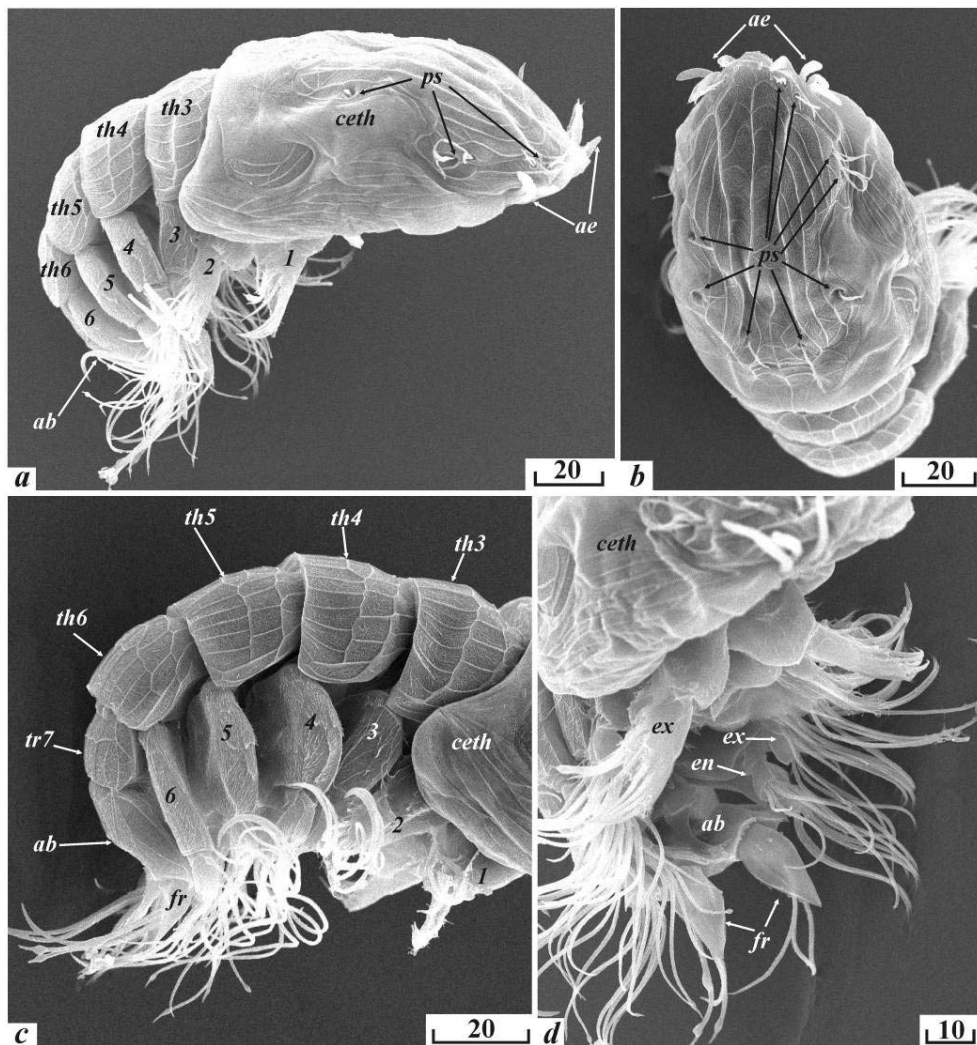


Рис. 6. Морфология самца Tantulocarida (*A. pertzovi*), СЭМ: *a* – внешний вид, латеральный вид (торакоподы пронумерованы), *b* – щит цефалоторакса, дорсальный вид, *c* – туловище (торакоподы пронумерованы), латеральный вид, *d* – туловище, вентролатеральный вид. Обозначения: *ab* – abdomen, *ae* – aesthetascs, *ceth* – cephalothorax, *en* – endopodite, *ex* – exopodite, *fr* – furcal branch, *ps* – pore with seta *th3-6* – free thoracic segments, *tr7* – seventh trunk segment. Масштаб в мкм

и две пары вентральных простых пор у орального диска и в передней трети. Пара характерных пор со щетинкой присутствует по бокам головного щита недалеко от орального диска (рис. 4, *c*, 5, *a*).

Для головного щита *M. tchesunovi* характерна бедная скульптура. Пара продольных кутикулярных гребней присутствует у переднего края на дорсальной стороне (рис. 3, *b*), тогда как остальная поверхность – гладкая (рис. 4, *b*, *f*). Были обнаружены всего три пары пор со щетинками: одна на дорсальной стороне у орального диска (рис. 3, *b*, 4, *b*) и две пары у заднего края (рис. 4, *b*, *f*). Лишь пара простых пор расположена на заднем крае в средней части (рис. 5, *d*).

Торакс (рис. 3, *b, c*, 4, *b, c*) состоит из шести сегментов, несущих торакоподы, и седьмого сегмента лишённого ног, принадлежность которого к тораксу, а не к абдомену, не является очевидной. Дорсальная и боковая поверхности сегментов покрыты развитыми тергитами, у основания торакоподов располагаются четырёхугольные плевральные склериты. Поверхность тергитов может быть гладкой (*M. tchesunovi*, рис. 4, *b, e*) или с поперечными кутикулярными гребнями (*A. pertzovi*, рис. 4, *c*). Первый торакальный сегмент узкий и прикрыт сверху цефаломом у личинки (рис. 3, *b, c*, 4, *b, c*), тергит неправильной формы с срединной вырезкой у переднего края (рис. 3, *g*, 4, *d*, 5, *b*). Размеры торакальных сегментов постепенно уменьшаются от наибольшего второго к наименьшему седьмому. Седьмой сегмент *A. pertzovi* несёт пару небольших боковых выростов – эполетов (рис. 5, *h*).

Торакоподы характеризуются развитыми протоподитами, образованными слиянием коксы и базиса и несущими ветви, которые имеют разную морфологию у изученных видов (рис. 2, *a*, 3, *b, c, g*, 4, *b, c, f*, 5, *e-g*). Наружные края протоподитов обоих видов вооружены рядом небольших кутикулярных шипиков (рис. 5, *e-g*). Кроме того, у основания протоподитов *A. pertzovi* расположены заостренные треугольные проксимальные эндиты с парой терминальных щетинок (рис. 5, *f*), протоподит первой пары с небольшим шипом на внутреннем дистальном углу (рис. 5, *e*). У *A. pertzovi* торакоподы первых пяти пар двуветвистые, экзоподиты двусегментные, базальный сегмент короткий, лишен щетинок, дистальный сегмент вытянут и несёт пару длинных щетинок с сетулами (рис. 5, *e, f*). Эндоподиты односегментные, вытянутые, несут пару субтерминальных щетинок и заканчиваются изогнутой вилочкой (рис. 5, *f*). Торакоподы шестой пары одноветвистые, с односегментным экзоподитом с парой терминальных щетинок.

Все торакоподы *M. tchesunovi* двуветвистые, шестая пара наименьшая (рис. 5, *g*). Экзо- и эндоподиты односегментные, очень короткие сегменты ветвей несут единственную щетинку с боковыми сетулами.

Абдомен и фуркальные ветви обоих видов имеют разную морфологию (рис. 5, *h, i*). Абдомен *A. pertzovi* покрыт пятью неправильными концентрическими складками, ряды небольших зубчиков расположены вдоль третьей, четвертой и пятой складок (рис. 5, *h*). Задний край абдомена на дорсальной стороне с шестью симметричными шиповидными выростами с раздвоенными или тройными концами. Фуркальные ветви короткие, односегментные, по всей видимости, несут четыре терминальных щетинки с сетулами: короткую щетинку у наружного края и три длинных щетинки. Из них две внутренних щетинки составные, с утолщёнными основаниями и длинными дистальными частями, наружная щетинка несоставная (рис. 5, *h*).

Поверхность абдомена *M. tchesunovi* гладкая, лишена каких-либо кутикулярных складок и зубчиков (рис. 5, *i*). Фуркальные ветви односегментные, по видимому, несут три щетинки разной морфологии: наружная щетинка короткая, простая, центральная щетинка массивная, короткая, крючковидная, загнута на дорсальную сторону, внутренняя щетинка длинная, с редкими сетулами (рис. 5, *i*).

**2.1.3. Самец *Arcticotantulus pertzovi*, предварительные данные** (рис. 2, *e*, 3, *f*, 6). Развитие самца характерно для Tantulocarida, он развивается внутри мешка – особого разрастания тела тантулюса (рис. 2, *e*, 3, *f*, *g*, 4, *d–f*). Следует отметить, что у обоих видов мешок закладывается между шестым и седьмым тергитами торакса – характерный признак семейств Basipodellidae (*A. pertzovi*) и Microdajidae. Сам самец получает питательные вещества через особый тяж – «пуповину», который тянется от его переднего конца к переднему концу тантулюса (рис. 2, *e*, 3, *f*). Очевидно, что через тяж происходит транспорт питательных веществ, полученных от хозяина. Задний конец тела созревающего самца подвёрнут под переднюю половину. Созревший самец прорывает оболочку мешка и выходит в окружающую среду.

Дефинитивный самец около 260 мкм длиной, состоит из цефалоторакса, свободных торакальных сегментов и абдомена (рис. 6, *a*). Цефалоторакс около 110 мкм в длину, состоит из слившихся головных и первых двух торакальных сегментов и прикрыт сверху и с боков головным щитом (рис. 6, *a*, *b*). Первые шесть торакальных сегментов, включая слившиеся с цефалоном, несут развитые плавательные торакоподы (рис. 6, *c*, *d*). Седьмой туловищный (торакальный?) сегмент лишён торакоподов, несёт рудиментарный вентральный вырост, интерпретируемый как пенис.

На переднем конце самца расположены парные пучки эстетасков (по четыре в каждом), которые отходят прямо от тела (рис. 6, *a*, *b*). Головные конечности отсутствуют. Головной щит покрыт чёткими кутикулярными гребнями, формирующими полигональные ячейки. Поверхность головного щита несёт заметные одиночные или парные поры со щетинками (рис. 6, *a*, *b*). Поры расположены симметрично с правой и левой сторон щита. Парные поры расположены у переднего конца и на расстоянии 1/3 от него. Две пары одиночных пор расположены в средней части щита и одна – у заднего края. Таким образом, головной щит несёт семь пар пор. Структуры, сходные с решётчатыми органами ракообразных класса Thecostraca, отсутствуют.

Свободные торакальные сегменты с развитыми тергитами, вся поверхность которых покрыта кутикулярными гребнями, формирующими правильные прямоугольные ячейки, организованные в три поперечных ряда (рис. 6, *c*). Размеры сегментов уменьшаются от третьего к седьмому.

Торакоподы с развитыми, крупными протоподитами, покрытыми частыми и мелкими кутикулярными шипиками (рис. 6, *c*). Первые пять пар торакоподов двуветвистые, односегментные экзоподиты несут шесть щетинок, размеры которых увеличиваются у задних пар. Эндоподиты двусегментные, базальный сегмент лишён щетинок, дистальный несёт четыре щетинки. Торакоподы шестой пары одноветвистые, экзоподит с пятью щетинками (рис. 6, *c*, *d*).

Абдомен односегментный, вытянут, его задний конец несёт ланцетовидные несегментированные фуркальные ветви 25 мкм в длину, с тремя субтерминальными щетинками (рис. 6, *c*, *d*).

**2.2. Внутреннее строение. Предварительные данные.** Исследования тантулокарид на световом микроскопе дают крайне скудную информацию об их внутреннем строении. Внутри цефалона можно наблюдать стилет, парные

округлые или вытянутые структуры, напоминающие железы (рис. 2, *b*, 3, *b*, *g*), иногда трубковидный орган или хоботок. Нами с помощью ТЭМ было исследовано внутреннее строение молодой «партеногенетической самки» *A. pertzovi* (рис. 7). Данные о внутреннем строении получены впервые для тантулокаррид. Приводимая здесь информация носит предварительный характер.

Наибольшее число структур располагается внутри цефалона (рис. 7, *a*, *b*). Края орального диска образованы тонкой кутикулярной складкой, образующей присоску (рис. 7, *b*). Внутренняя поверхность орального диска неровная, с многочисленными микроскопическими выростами неправильной формы (рис. 7, *b*). На ней располагаются два отверстия: ротовое, около 0.8–1.0 мкм в диаметре, открывающееся ближе к вентральной стороне, и отверстие хоботка, около 0.9 мкм в диаметре, открывающееся над ротовым, ближе к дорсальному краю (рис. 7, *b*, *f*). От ротового отверстия вглубь цефалона отходит кутикулярная выстилка, которая, вероятно, представляет стенки передней кишки (рис. 7, *b*, *f*). Эта кутикула отсутствует в задней половине цефалона. В передней части кишки располагается не клеточная масса, скорее всего, представляющая гемолимфу или тканевую жидкость хозяина. Стилет находится в полости кишки (рис. 7, *b*). Он около 0.7 мкм в диаметре и покрыт несколькими слоями кутикулы (рис. 7, *e*). Наружный слой более плотный, чем внутренний, в центре располагается микроскопическая продольная полость, напоминающая канал, размеры которого слишком малы, чтобы рассматриваться как проток железы.

Над кишкой в собственной полости располагается хоботок, способный высовываться наружу (рис. 7, *b*, *f*). Дистальная часть хоботка покрыта плотной кутикулой, округлая (около 2.5 мкм в диаметре), воронковидная, вероятно, с центральным отверстием. Особые уплощенные полости, напоминающие железы, связаны с хоботком (рис. 7, *c*). Стенки полостей с частыми и равномерными утолщениями.

Основное пространство цефалона заполнено клетками, которые могут быть сильно вакуолизированы в задней половине (рис. 7, *a*). Некоторые клетки представляют зачатки яиц, которые затем перемещаются в мешок, где и созревают (рис. 7, *a*). Следует отметить, что многослойная кутикула мешка разной толщины, в районах складок она гораздо толще и может представлять так называемые зоны роста (рис. 7, *d*).

### 3. Обсуждение

Морфология и развитие исследованных особей характерны для тантулокаррид семейств Basipodellidae (*A. pertzovi*) и Microdajidae (*M. tchesunovi*) [11]. Проведенные исследования морфологии тантулюсов *A. pertzovi* дополняют описание этого вида [12], сделанное на основе световой микроскопии. Так, полученные данные позволили уточнить количество и строение головных пор, а также морфологию торакоподов и абдомена.

Следует обратить внимание на мозаику признаков исследованных видов. Такие признаки, как редукция числа головных пор, отсутствие кутикулярных гребней на цефалоне и абдомене, редукция сегментов ветвей торакоподов и числа их щетинок, несомненно, следует отнести к апоморфиям *M. tchesunovi*. В то же время для *A. pertzovi*, у которого все эти признаки выражены и носят

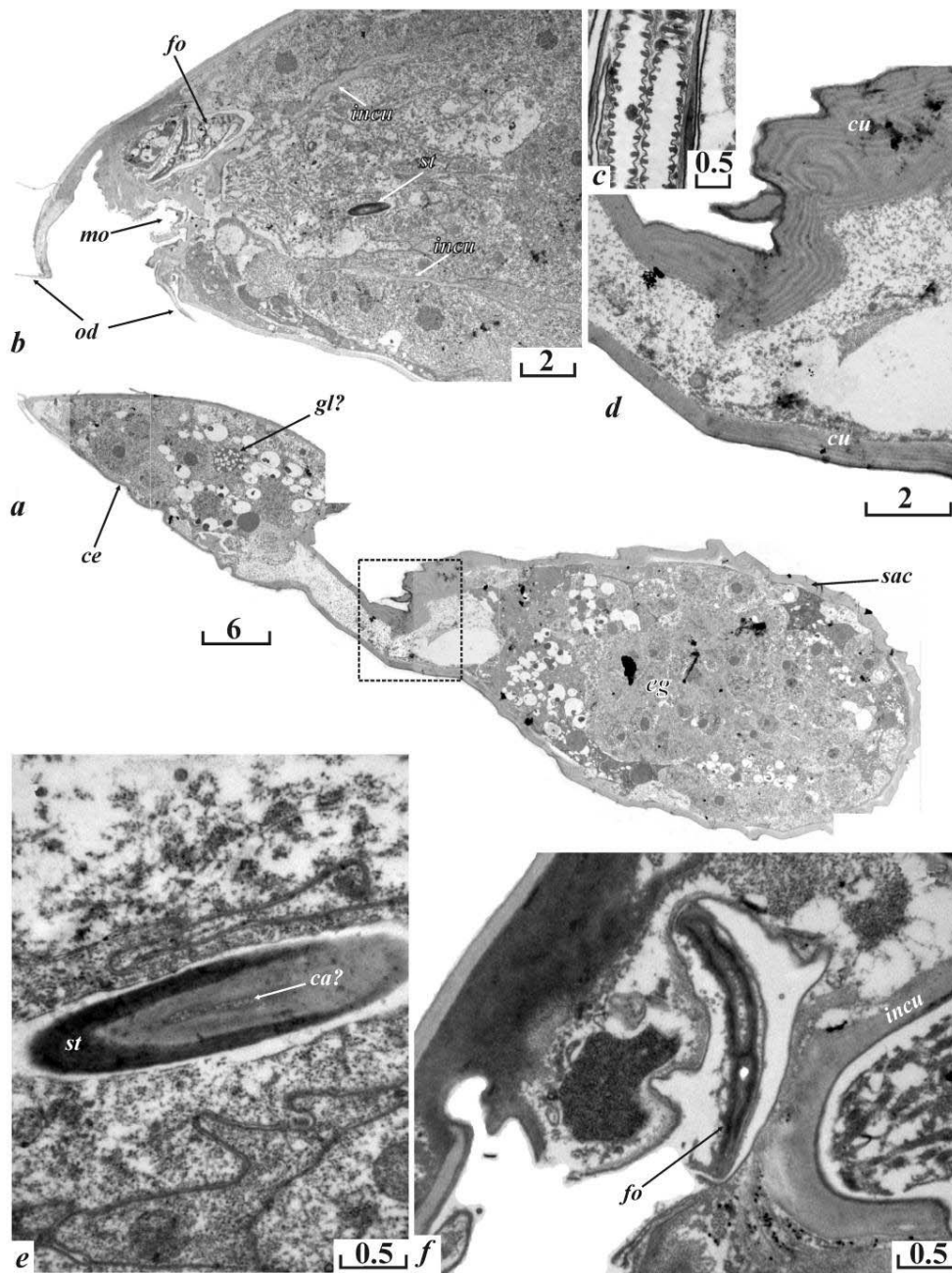


Рис. 7. Внутреннее строение Tantulocarida («партеногенетическая самка» *A. pertzovi*), ТЭМ, продольные срезы: *a* – общий вид, панорама, *b* – цефалон, передняя половина, *c* – полости, соединённые с хоботком, *d* – участок кутикулы яйцевого мешка, выделенного пунктирной линией на *a*, *e* – стилет, *f* – дистальная часть хоботка в собственной полости, открывающейся на оральном диске. Обозначения: *ca?* – внутренняя полость/канал? стилета, *ce* – цефалон, *cu* – наружная кутикула, *eg* – партеногенетические яйца, *fo* – хоботок, *gl?* – предполагаемая железа, *incu* – кутикула кишки, *mo* – ротовое отверстие, *od* – оральный диск, *st* – стилет. Масштаб в мкм

характер плезиоморфий, характерна редукция эндоподита шестой пары торакоподов, которую следует рассматривать как апоморфный признак. Тем не менее по количеству плезиоморфий *A. pertzovi* следует рассматривать как более генерализованный таксон.

Нам впервые удалось вывести зрелого свободноплавающего самца тантулокарид, в то время как все предыдущие описания основывались на морфологии созревающих самцов, извлечённых из тантулюсов [7, 13–17].

Детальная морфология дефинитивного самца изучена впервые с помощью СЭМ. Следует отметить, что морфология самца *A. pertzovi* во многом соответствует описаниям других самцов. Кутикулярные гребни и поры со щетинками характерны для щита цефалоторакса остальных видов. Более того, расположение пор идентично. Семь пар аналогичных пор описаны для самца *Microdajus pectinatus* [13]. Для самца *Paradoryphallophora inusitata* указаны шесть пар пор, расположение которых сходно с таковыми у исследованного вида.

По сегментации тела: шесть пар торакоподов на первых шести торакальных сегментах, наличие пениса на седьмом туловищном сегменте и женского гонопора на первом торакальном сегменте – класс Tantulocarida следует рассматривать сестринским таксоном классу Thecostraca (Facetotecta, Ascothoracida, Cirripedia) [8]. Кроме того, внешний вид половых стадий (особенно самцов) тантулокарид напоминает таковой циприсовидных личинок текострак. Неудивительно, что некоторые авторы относили тантулокарид к текостракам [18]. Тем не менее для всех текострак характерна синапоморфия – наличие пяти пар сенсорных решётчатых органов на головном щите [19]. Эти структуры отсутствуют у всех стадий тантулокарид, которые несомненно представляют отдельный таксон. Следует отметить, что решётчатые органы текострак являются дериватами науплиальных щетинок, расположенных в особых порах [20]. Таким образом, нельзя отрицать возможность гомологии между порами со щетинками у тантулокарид и решётчатыми органами текострак.

Результаты, полученные при изучении внутреннего строения тантулокарид, позволяют сделать ряд интересных выводов о функции некоторых органов тантулюсов. Наличие отверстий на оральном диске, а также особого трубковидного органа («funnel-shaped organ») описывалось и для других видов [1, 11, 21, 22]. Теперь с уверенностью можно сказать, что тантулокариды обладают двумя отдельными отверстиями на оральном диске. Вентральное ротовое ведёт в рудиментарную кишку, а дорсальное служит для выхода трубчатого органа. Морфология стилета говорит о том, что он может служить лишь для механического прокалывания покровов хозяина. Таким образом, питание паразита осуществляется через пунктуру в диаметре менее 1 мкм. Можно предположить, что гемолимфа и тканевая жидкость составляют основной рацион тантулокарид.

Структуры цефалона, описываемые как железы, часто ассоциируются со стилетом [11, 22]. Это кажется неверным, мы считаем, что эти образования являются железами трубчатого органа, функция которого может состоять в выделении особого цемента, крепящего паразита к хозяину. Следует отметить, что у неприкрепившихся тантулюсов он находится снаружи [22], а у осевших – внутри цефалона. Кроме того, полости трубковидного органа у осевших особей – пустые (вероятно, цемент был выделен наружу). Функционально трубковид-

ный орган напоминает антеннулы усоногих ракообразных, также выделяющих цемент для прикрепления.

Автор признателен Е.С. Сколотневой и П.Н. Корневу за помощь в сборе материала, также благодарен анонимным рецензентам за критику. Выражаю особую благодарность сотрудникам кафедры зоологии беспозвоночных КГУ, организовавшим замечательные чтения памяти проф. В.Л. Вагина.

Исследования поддержаны РФФИ (проект № 06-04-48921).

### Summary

*G.A. Kolbasov. Parasitic Microcrustaceans of the Class Tantulocarida from the White Sea. Morphology and Development.*

The material on two tantulocarid species including different instars was collected at the White Sea (White Sea Biological Station of Moscow State University) during 2004–2006. These are *Arcticotantulus pertzovi* parasite of the harpacticoid genera *Bradya* and *Pseudobradya* and *Microdajus tchesunovi* parasite of the tanaid genus *Typhlotanais*. The morphology of tantulus, «parthenogenetic female» and male was studied with SEM and TEM. Cephalon of tantulus and cephalothorax of male lack the lattice organs, representing a synapomorphy for the class Thecostraca. Stylet, a funnel-shaped organ and cuticular gut were observed inside the cephalon. Stylet is covered by several layers of thick cuticle and situated inside the gut. A funnel-shaped organ lies inside an own chamber above the gut, having a separate opening above mouth aperture. A funnel-shaped organ is connected with specific cavities; its tip is covered by dense cuticle.

**Key words:** Tantulocarida, tantulus, morphology, development, White Sea.

### Литература

1. *Boxshall G.A., Lincoln R.J.* Tantulocarida, a new class of Crustacea ectoparasitic on other crustaceans // *J. Crustacean Biol.* – 1983. – V. 3, No 1. – P. 1–16.
2. *Bonnier J.* Sur deux types nouveaux d'Epicarides parasites d'un Cumacé et d'un Schizopode // *Compte Rendu Hebdomadaire des Séances de l'Académie des Sciences.* – Paris, 1903. – T. 136. – P. 102–103.
3. *Greve L.* A new epicaridean from western Norway, parasite on Tanaidacea // *Sarsia.* – 1965. – V. 20. – P. 15–19.
4. *Hansen H.J.* Crustacea Malacostraca II., IV. The order Tanaidacea // *Danish Ingolf-Expedition.* – 1913. – V. 3. – P. 1–145.
5. *Becker K.-H.* *Basipodella harpacticola* n. gen., n. sp. (Crustacea, Copepoda) // *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen.* – 1975. – Bd. 27. – S. 96–100.
6. *Bradford J.M., Hewitt G.C.* A new maxillopodan crustacean, parasitic on a myodocopid ostracod // *Crustaceana.* – 1980. – V. 38, No 1. – P. 69–72.
7. *Boxshall G.A., Lincoln R.J.* The life cycle of the Tantulocarida (Crustacea) // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* – 1987. – V. 315, No 1173. – P. 267–303.
8. *Huys R., Boxshall G.A., Lincoln R.J.* The tantulocaridan life cycle: the circle closed? // *J. Crustacean Biol.* – 1993. – V. 13, No 3. – P. 432–442.
9. *Kolbasov G.A., Savchenko A.S.* *Microdajus tchesunovi* sp. n. (Tantulocarida, Microdajidae) – A new crustacean parasite of from the White Sea // *Exp. Parasitol.* – 2009. – doi:10.1016/j.exppara.2009.08.009.

10. Колбасов Г.А. Микроскопические паразитические ракообразные класса Tantulocarida. Морфология, систематика и развитие // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2007. – Т. 149, кн. 3. – С. 89–92
11. Huys R. Tantulocarida (Crustacea: Maxillopoda): a new taxon from the temporary meiobenthos // Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli I: Marine Ecology. – 1991. – V. 12, No 1. – P. 1–34.
12. Kornev P.N., Tchessunov A.V., Rybnikov P.V. *Arcticotantulus pertzovi* gen. et sp. n. (Tantulocarida, Crustacea) – a new tantulocaridan from the pseudobathyal region of the White Sea // Sarsia. – 2004. – V. 89. – P. 355–361.
13. Boxshall G.A., Huys R., Lincoln R.J. A new species of the *Microdajus* (Crustacea: Tantulocarida) parasitic on a tanaid in the northeastern Atlantic, with observations on *M. langi* Greve // System. Parasitol. – 1989. – V. 14. – P. 17–30.
14. Grygier M.J., Sieg J. *Microdajus* (Crustacea: Tantulocarida) parasitic on an Antarctic tanaidacean, and a range extension of *M. langi* Greve // J. Natural History. – 1988. – V. 22. – P. 1495–1505.
15. Boxshall G.A., Huys R. New tantulocarid, *Stygotantulus stocki*, parasitic on harpacticoid copepods, with an analysis of the phylogenetic relationships within the Maxillopoda // J. Crustacean Biol. – 1989. – V. 9, No 1. – P. 126–140.
16. Boxshall G.A. A review of the biology and phylogenetic relationships of the Tantulocarida, a subclass of Crustacea recognized in 1983 // Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft. – 1991. – Bd. 84. – S. 271–279.
17. Ohtsuka S., Boxshall G.A. Two new genera of Tantulocarida (Crustacea) infesting aselote isopods and siphonostomatoid copepods from western Japan // J. Natural History – 1998. – V. 32. – P. 683–699.
18. Newman W.A. Origin of Maxillopoda // Acta Zoologica. – 1992. – V. 73. – P. 319–322.
19. Høeg J.T., Kolbasov G.A. Lattice organs in y-cyprids of the Facetotecta and their significance in the phylogeny of the Crustacea Thecostraca // Acta Zoologica. – 2002. – V. 83. – P. 67–79.
20. Rybakov A.V., Høeg J.T., Jensen P.G., Kolbasov G.A. The chemoreceptive lattice organs in cypris larvae develop from naupliar setae (Thecostraca: Cirripedia, Ascothoracida and Facetotecta) // Zoologischer Anzeiger. – 2003. – Bd. 242. – S. 1–20.
21. Huys R. *Dicrotrichura tricineta* gen. et spec. nov.: a new tantulocaridan (Crustacea: Maxillopoda) from Mediterranean deep waters off Corsica // Bijdragen tot de Dierkunde – 1989. – V. 59, No 4. – P. 243–249.
22. Huys R., Andersen P.F., Kristensen R.M. *Tantulacus hoegi* gen. et sp. nov. (Tantulocarida: Deoterthridae) from the meiobenthos of the Faroe Bank, North Atlantic // Sarsia. – 1992. – V. 76. – P. 287–297.

Поступила в редакцию  
24.06.08

---

**Колбасов Григорий Александрович** – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

E-mail: [gakolbasov@gmail.com](mailto:gakolbasov@gmail.com)