

УДК 595.31:591.4

**МИКРОСКОПИЧЕСКИЕ ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ
РАКООБРАЗНЫЕ КЛАССА TANTULOCARIDA.
МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА 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. Нами были исследованы 2 вида: *Arcticotantulus pertzovi* Kornev, Tchesunov et Rybnikov, 2004 (паразит гарпактицид рода *Pseudobradya*) и новый вид из семейства Microdajidae (паразит танаид рода *Typhlotanais*). С помощью электронной микроскопии полностью изучена морфология личинки – тантулюса, партеногенетической самки и самца. Цефалон обоих видов полностью лишён решетчатых органов. Внутри цефалона располагаются стилет, особый хоботок и кутикулярная передняя кишка. Стиллет покрыт несколькими слоями толстой кутикулы, несёт микроскопический центральный канал и расположен в собственной полости внутри кишки. Хоботок также располагается в собственной полости над кишкой, открывающейся собственным отверстием выше ротового. Хоботок связан с особыми полостями, уплощёнными в дорсо-вентральном направлении, его конец покрыт плотной кутикулой.

Ракообразные класса Tantulocarida являются мельчайшими ракообразными и одними из самых мелких многоклеточных вообще, их размеры колеблются от 80 до 400 мкм. Тантулокариды 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 – рода *Cumoniscus* Bonnier и *Microdajus* Greve [2, 3]. Хансен проиллюстрировал личинки тантулокаррид на танаидах, но отнёс их к паразитическим копеподам [4]. Новый род *Basipodella* был также описан как паразитические копеподы [5]. Тантулокариды рода *Deoterthorn* были описаны как ракообразные надкласса Maxillopoda, родственные усоногим ракообразным [6]. Целый ряд видов и родов Tantulocarida были обнаружены 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 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. Внутри цефалона располагается непарный стилет, нетипичный для других ракообразных. Туловище делится на торакс и уросому. Торакс состоит из шести сегментов с двуветвистыми торакоподами. Уросома состоит из двух неравных сегментов, большого и малого, и несет фурку. Тантулюс прикрепляется к хозяину с помощью орального диска и прокалывает его покровы стилетом. Причём пунктура, через которую осуществляется питание паразита, составляет всего около 0.5 мкм.

В дальнейшем тантулюс претерпевает метаморфоз, который идёт двумя путями. Одни личинки сохраняют туловищные сегменты, и между ними начинает образовываться кутикулярный мешок. Этот мешок может образовываться между шестым торакальным сегментом и уросомой либо между пятым и шестым сегментами торакса. Способ закладки мешка является основным таксономическим признаком тантулокарид. Вскоре размеры мешка превышают размеры торакса в несколько раз, а под его покровами закладывается самец, получающий питание через особый тяж – «пуповину». Для самца характерен цефалоторакс, образованный слиянием головных и двух торакальных сегментов и покрытый карапаксом. Остальные шесть сегментов не слиты. Самец обладает шестью парами плавательных двуветвистых торакоподов и непарным penisом на седьмом сегменте. Несегментированный abdomen 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 торакс и уросома, и остаётся один цефалон. 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. 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 самки характерны цефалоторакс, образованный слиянием головных и, вероятно, двух торакальных сегментов, затем следуют два сегмента с грудными двуветвистыми конечностями, три сегмента без конечностей и фурка. Передний конец несёт несегментированные цилиндрические антеннулы. Предположительно на уровне первого торакального сегмента, на вентральной стороне расположена непарная копуляторная пора – признак, также характерный и для ракообразных класса Thecostraca. Внутри цефалоторакса самки закладываются яйца. Половые стадии выходят в окружающую среду, вероятно, для оплодотворения, которое никто не наблюдал.

По расчленению тела *Tantulocarida* принадлежат к надклассу *Maxillopoda*. Для тантулокарид характерна редукция головных конечностей, присутствуют только рудиментарные антеннулы у половых стадий. В силу этого затрудни-

тельно 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.

Нами в 2004–2006 гг. на ББС МГУ впервые собран материал по двум видам тантулокарид, включающий их разные жизненные стадии. Живые тантулокариды содержались в культуре и затем фиксировались для электронной микроскопии. Были исследованы 2 вида: *Arcticotantulus pertzovi* Kornev, Tchesunov et Rybnikov, 2004 (паразит гарпактицид рода *Pseudobradya*) и новый вид из семейства Microdajidae (паразит танаид рода *Typhlotanais*). С помощью электронной микроскопии полностью изучена морфология личинки – тантулюса, «партеногенетической самки» и самца.

Для цефалона *A. pertzovi* характерны слабые продольные и развитые в задней части поперечные кутикулярные гребни. Кроме того, цефалон несёт поры, в некоторых из которых располагаются щетинки. Цефалон нового вида, напротив, характеризуется отсутствием кутикулярных гребней и меньшим количеством пор и щетинок. Цефалон обоих видов полностью лишён решетчатых органов (или гомологичных им структур) – синапоморфии ракообразных класса Thecostraca. Внутри цефалона располагаются стилет, особый хоботок и кутикулярная передняя кишка (глотка или пищевод). Ротовое отверстие менее 1 мкм в диаметре открывается на оральном диске, обладающем волнистой поверхностью. Стиллет покрыт несколькими слоями толстой кутикулы, несёт микроскопический центральный канал и расположен в собственной полости внутри кишки. Хоботок также располагается в собственной полости над кишкой, открывающейся собственным отверстием выше ротового. Хоботок связан с особыми полостями, уплощёнными в дорсо-вентральном направлении, его конец покрыт плотной кутикулой. Вероятно, хоботок участвует в обнаружении хозяина и первичном прикреплении к нему, так как у прикрепившейся особи он располагается внутри цефалона.

Шестисегментный торака тантулюса несёт шесть пар торакоподов с редуцированными экзо- и эндоподитами. Особо сильна редукция ветвей торакоподов у нового вида.

Интересно отметить, что кутикула яйцевого мешка «партеногенетической самки» разной толщины. Можно выделить так называемые зоны роста – участки утолщенной многослойной кутикулы. Следует также указать, что партеногенетические яйца закладываются непосредственно из головных клеток.

Анатомия Tantulocarida и их развитие уникальны для ракообразных и указывают на то, что они не являются группой внутри класса Thecostraca, а представляют сестринский таксон.

Исследования поддержаны РФФИ (проект № 06-04-4).

Summary

G.A. Kolbasov. Parasitic microcrustacean of the class Tantulocarida. Morphology, taxonomy 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* Kornev, Tchesunov et Rybnikov, 2004, parasite of the harpacticoid *Pseudobradya* sp. and a new species of family Microdajidae, parasite of the tanaid *Typhlotanais* sp. The morphology of tantulus, 'parthenogenetic female' and male was studied with SEM and TEM. Cephalon of tantulus of both species lacks the lattice organs (or homologous structures), 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, has a fine central canal and situated in special cavity inside the gut. A funnel-shaped organ with heavily cuticulated tip, lies inside an own chamber above the gut, and having a separate opening above mouth aperture. A funnel-shaped organ is connected with peculiar cavities flattened dorso-ventrally.

Литература

1. *Boxshall G.A., Lincoln R.J.* Tantulocarida, a new class of Crustacea ectoparasitic on other crustaceans // *J. Crustacean Biol.* – 1983. – V. 3. – 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.* – 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. – P. 69–72.
7. *Boxshall G.A., Lincoln R.J.* The life cycle of the Tantulocarida (Crustacea) // *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B. Biological Sciences.* – 1987. – V. 315. – 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. – P. 432–442.
9. *Kornev P.N., Tchesunov 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.

Поступила в редакцию
27.06.07

Колбасов Григорий Александрович – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Московского государственного университета.

E-mail: kolbasov@soil.msu.ru