

Загадочные ракообразные Беломорья

Г. Колбасов



Григорий Колбасов,
7-й выпуск биокласса
(Терапиды), школа № 57
(1984 г.), закончил кафедру
зоологии беспозвоночных
Биофака МГУ (1989 г.),
д.б.н., ведущий научный сот-
рудник Беломорской биоло-
гической станции МГУ,
kolbasov@soil.msu.ru

Когда я в 1983 г. в первый раз оказался на Белом море, кроме замечательной северной природы мне запомнились разнообразие морские животные, увиденные впервые и отсутствующие в теплом, но более бедном Черном море. И, конечно, среди них были разнообразные ракообразные, представленные суетливыми бокоплавами, копеподами и креветками, медлительными и задумчивыми крабами и домоседами баянусами. Тем не менее все эти животные — лишь надводная часть айсберга надкласса Crustacea, подводная часть которого скрывает целый ряд загадочных и малоизученных групп, ждущих своих исследователей. Здесь я расскажу о некоторых из них.

Мешкогрудые ракообразные подкласса Ascothoracida — паразиты кишечнорастных и иглокожих

Мешкогрудые ракообразные подкласса аскоторацид (Ascothoracida) — это дальние родственники баянусов — усногих ракообразных подкласса циррипедий (Cirripedia). Мешкогрудые ракообразные являются экто- или эндопаразитами (наружными или внутренними) иглокожих: морских звезд, морских лилий, морских ежей и офиур (классы Asteroidea, Crinoidea, Echinoidea и Ophiuroidea) и кишечнорастных (отряды Scleractinia, Zoantharia, Antipatharia, Gorgonaria и Alcyonaria). Около ста видов аскоторацид ассоциированы в два отряда — Laurida и Dendrogastrida (Grygier, 1987). Изначально взрослые стадии этих животных сохраняют многие личиночные признаки: двустворчатый щит — карапакс — вырост максиллярного сегмента

головы, покрывающий тело; развитые хватательные антеннулы, вооруженные клешнями; шесть грудных сегментов — торакомеров (от слова торакс — грудь) с двуветвистыми конечностями и пятисегментное брюшко — абдомен с пенисом на первом сегменте. В эволюционно продвинутых группах у самок наблюдается тенденция к гипертрофированному разрастанию карапакса, редукции сегментации антеннул, груди, конечностей и брюшка. Все Ascothoracida, за исключением семейства Petrarciidae, представленного гермафродитами, являются раздельнополыми ракообразными. Карликовые самцы, всегда сохраняющие личиночные признаки, известны для большинства таксонов. Самки большинства Ascothoracida вынашивают эмбрионы внутри мантийной полости, образованной разросшимся карапаксом, хотя некоторые виды обладают свободноживущими планктонными личинками-науплиусами (изначально 6 стадий). Науплиусы линяют в двустворчатых личинок, которые называются циприсовидными аскоторацидными личинками из-за сходства с ракушковыми рачками (Ostracoda) из рода *Cypris*. Эти личинки являются инвазионной стадией (рисунок 2б), то есть стадией, которая заражает новых хозяев.

Род *Dendrogaster* (Knipowitsch, 1890) является самым крупным среди Ascothoracida и включает около 30 видов, паразитирующих в целомической полости морских звезд. Самки (рисунок 1а–е) обладают большой билатерально ветвящейся мантией, в которой находятся: вырост кишки, гонады и выводковая камера; срединный (медианный) вырост мантии несет небольшое отверстие — апертуру, расположенное на его вершине. Собственно тело самки состоит из трех отделов. Головной отдел несет развитые, четырехсегментные антеннулы и ротовые придатки — редуцированные палочковидные мандибулы и максиллулы и гарпуновидные максиллы. Грудной и брюшной отделы сильно редуцированы.

Наш соотечественник, известный ученый, исследователь северных морей и общественный деятель Н.М. Книпович, еще до своего знакомства с большевиками (через свою сестру Л.М. Книпович — подругу Н.К. Крупской) успел описать и детально исследовать анатомию *Dendrogaster astericola* (Knipowitsch, 1890) — типowego

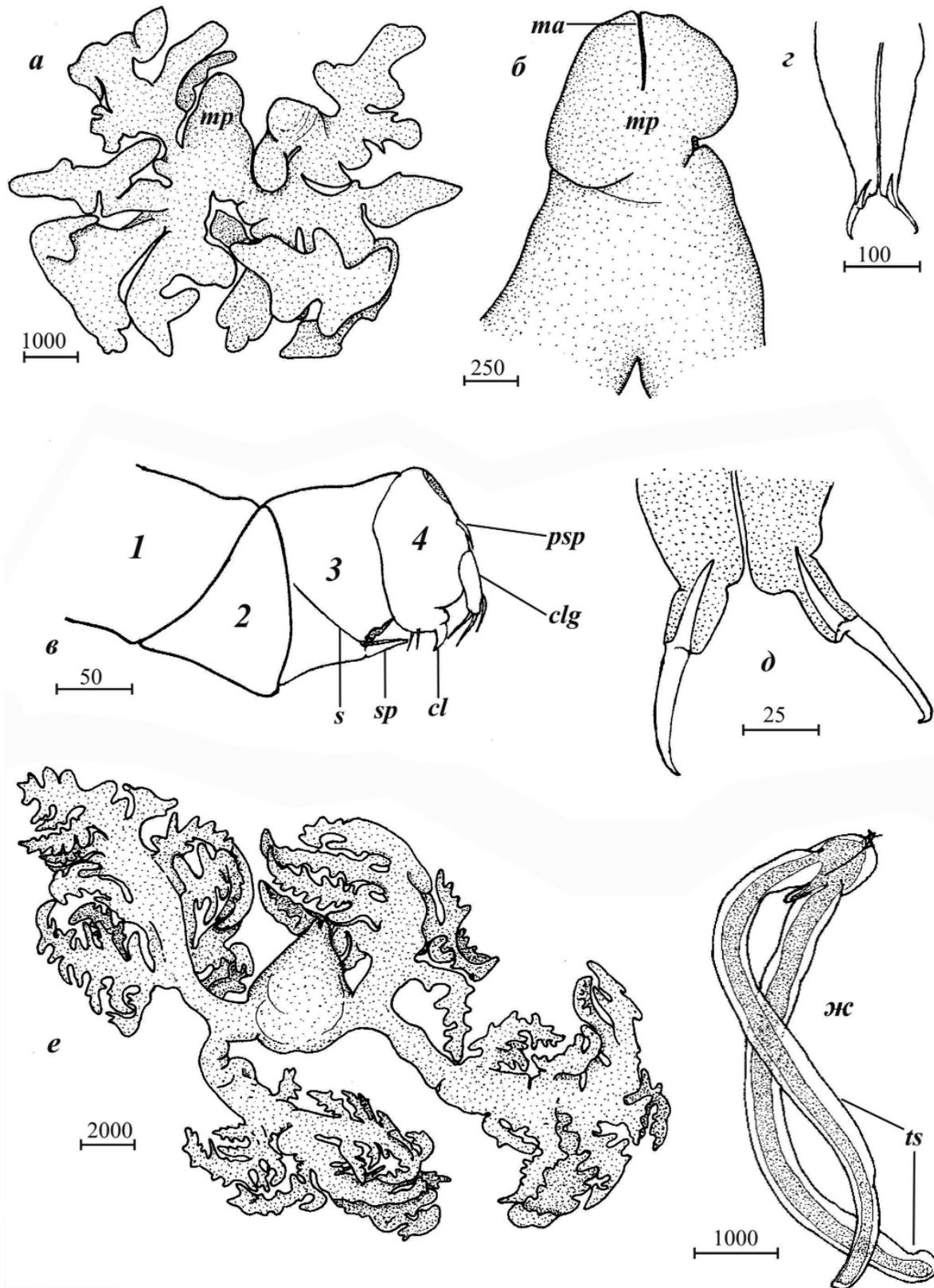


Рисунок 1. Морфология самок и карликовых самцов рода *Dendrogaster*.

(а-д) — *D. beringensis*, самка; (е) — *D. astropectinis*, самка; (ж) — *Dendrogaster dichotoma*, карликовый самец. (а, е) — общий вид, дорсальная сторона; (б) — медианный вырост с апертурой, вентральная сторона; (в) — антеннула (сегменты пронумерованы); (г) — максиллы; (д) — дистальные части максиллы; (ж) — общий вид, вентральная сторона. Обозначения: *cl* — крюк; *clg* — дистальный сенсорный вырост; *ma* — мантийная апертура; *mp* — медианный вырост; *psp* — проксимальный сенсорный вырост; *s* — шов, обозначающий границу слившихся сегментов; *sp* — шипы третьего сегмента антеннул; *ts* — семенники. Масштаб в мкм.

Ракообразные Беломорья

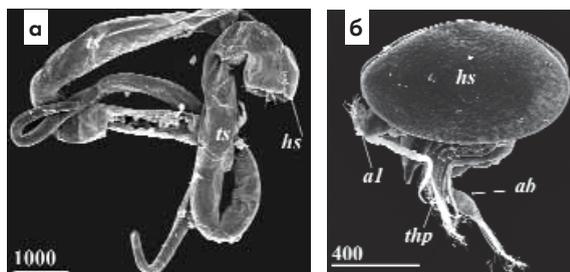


Рисунок 2. Морфология карликового самца и аскоторацидной личинки рода *Dendrogaster*.

(а) — *D. astropectinis*; (б) — *D. astericola*: (а) — карликовый самец, общий вид сбоку; (б) — аскоторацидная личинка второй стадии, общий вид сбоку. Обозначения: а1 — антеннула; аб — абдомен; hs — головной щит (карапакс); thp — грудные конечности; ts — семенники. Масштаб в мкм.

вида рода из целома (внутренней полости) беломорских морских звезд *Henricia sanguinolenta* (О.Ф. Mueller, 1776; Книпович, 1890, 1892). Исследование таксономии, развития и биологии рода связано с именем другого российского ученого — профессора Казанского университета В.Л. Вагина, описавшего 12 видов *Dendrogaster* (Вагин, 1976).

Самки этого рода, как правило, вынашивают личинок внутри мантийной полости, где также располагаются карликовые самцы (рисунки 1ж; 2а), морфология которых мало отличается от морфологии аскоторацидных личинок, за исключением длинных цилиндрических задних выростов внутренней поверхности карапакса, в которых находятся вырост кишки и семенники (Вагин, 1976). Науплиальные стадии *D. astericola* развиваются внутри яичевой оболочки, так что из яйца выходит аскоторацидная личинка первой стадии, которая внутри материнской мантийной полости линяет в аскоторацидную личинку второй стадии, являющуюся инвазионной. Для этой личинки характерны двустворчатый карапакс, хватательные четырехсегментные антеннулы с клешней на последнем сегменте, пять, а не шесть пар плавательных двуветвистых конечностей (первая пара редуцирована) и пятисегментное брюшко. Такая личинка попадает в планктон и, проплавав некоторое время во внешней среде, находит организм хозяина — морской звезды. Затем, через протоки половых желез хозяина, личинки самок проникают в его половые железы — гонады, где и происходит метаморфоз, сопровождающийся редуцией груди и брюшка. Створки карапакса личинки разрастаются в огромный мантийный мешок. Так формируется самка, которая мигрирует из гонады в целомическую полость звезды. Затем внутрь мантийной полости самки через отверстие на переднем конце, попадают аскоторацид-

ные личинки самцов. Питается самка клетками целома хозяина и окружающими ее тканями.

Загадочные Y-личинки

Представители подкласса фасетотект (*Facetotecta*) — наиболее загадочная группа ракообразных. Описанные в 1899 г. Хансенем (Hansen, 1899), они до сих пор известны нам как Y-личинки, т.к. взрослые особи этих ракообразных еще не найдены. Прикрепительные антеннулы и крючковидный лабрум, или верхняя губа, — свидетельства в пользу паразитизма взрослых. Эти животные, скорее всего, встречаются в планктоне во всех районах Мирового океана. Найдены они и в Белом море, где описан вид *Hansenocaris itoi* (Kolbasov, Hoeg, 2003).

Науплиальные стадии фасетотект (рисунок 3а, б) по своей морфологии напоминают таковые усоногих ракообразных (*Cirripedia*), поэтому многие авторы сначала относили их к одному из отрядов циррипедий. Однако открытие более поздней личиночной стадии этих ракообразных (Bresciani, 1965), названной Y-циприсом (рисунок 3в), показало, что эти животные образуют отдельный таксон, являющийся лишь сестринской группой усоногим ракообразным.

Поверхность карапакса науплиусов и циприсовидной личинки покрыта кутикулярными гребнями, формирующими так называемые таблички. Науплиусы с тремя парами конечностей: антеннулами, антеннами и мандибулами,

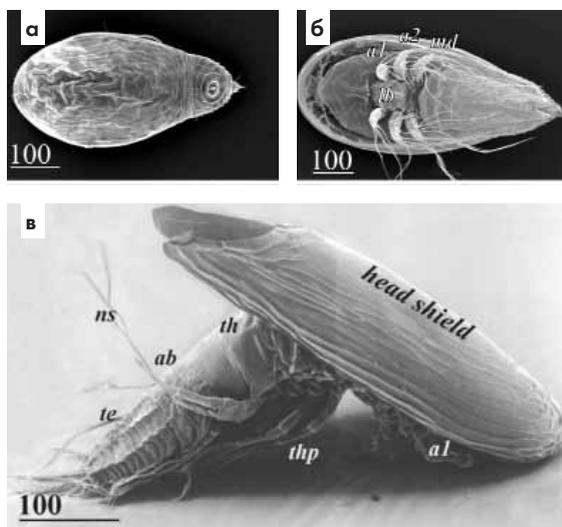


Рисунок 3. Личиночные стадии *Facetotecta* (*Hansenocaris itoi*; Kolbasov, Hoeg, 2003).

(а, б) — науплиусы, дорсальная и вентральная стороны; (в) — циприсовидная личинка, вид сбоку. Обозначения: а1 — антеннула; а2 — антенна; аб — абдомен; lb — лабрум; md — мандибула; ns — плавательные щетинки; te — тельсон; th — торакс; thp — торакоподы. Масштаб в мкм.

служащими для плавания и питания, и верхней губой — лабрумом. Циприсовидная личинка — с лодковидным одностовчатым карапаксом, который лишь частично покрывает тело со спинной (дорсальной) стороны. Антеннулы четырехсегментные, с крюком на третьем сегменте. Торакс несет шесть пар двуветвистых плавательных конечностей. Абдомен развит, с четырьмя сегментами, из которых последний — тельсон, наибольший, с несегментированной вилкой — фуркой.

Большинство авторов использовали неформальную таксономию фасетотект, описывая различные типы личинок и не указывая их видовой принадлежности, пока японский исследователь Татсунори Ито не предложил новый род *Hansenocaris* для трех новых видов, описанных на основании морфологии циприсовидной стадии (Ито, 1985). Впоследствии Ито описал еще несколько новых видов фасетотект, но неудачные попытки обнаружить их взрослые стадии довели этого талантливого ученого до суицида.

К настоящему времени описаны 10 видов *Facetotecta*, из них 6 — на основании морфологии циприсовидной личинки и 4 — по науплиальным стадиям.

Тантулокариды — самые мелкие ракообразные

Ракообразные класса тантулокарин (Tantulocarida) являются наименьшими из всех известных ракообразных (их размеры колеблются от 80 до 400 микрометров), ведущими эктопаразитический образ жизни. Тантулокариды используют других бентосных ракообразных, таких как *Copepoda*, *Isopoda*, *Tanaidacea*, *Ostracoda*, *Cumacea* и *Amphipoda*, в качестве хозяев. Изучение *Tantulocarida* началось в начале прошлого века, когда французский натуралист Жюль Боннье (Jules Bonnier, 1903) описал из вод Лигурийского моря ракообразных рода *Cumoniscus*, паразитирующих на кумовых раках, рассматривая их как представителей нового семейства паразитических изопод. Впоследствии представители тантулокарин были обнаружены на конечностях *Tanaidacea* (Hansen, 1913) и отнесены к паразитическим копеподам. Через полвека эти ракообразные были вновь обнаружены на танаидах, для них был предложен новый вид *Microdajus langi* (Greve, 1965). Бекер описал несколько жизненных стадий нового рода микроскопических ракообразных, паразитирующих на глубоководных копеподах, гарпактицидах, из района Перуанской котловины (Becker, 1975). Он также

поместил новый вид *Basipodella harpacticola* среди *Copepoda*.

При более тщательном исследовании морфологии этих паразитических ракообразных и описании других таксонов было установлено, что все они могут быть объединены в новый класс *Tantulocarida* (Boxshall, Loncoln, 1983). Исследования этих ракообразных показали, что по сегментации тела (5–7–4) они представляют один из таксонов надкласса *Maxillopoda*.

К настоящему времени класс насчитывает около 30 видов, ассоциированных в 20 родов и 5 семейств.

Жизненный цикл *Tantulocarida* уникален отсутствием типичных линек, характерных для всех ракообразных, и состоит из чередующихся половых и партеногенетических поколений (Huys *et al.*, 1993). Микроскопические личинки тантулюсы (80–100 микрометров длиной) оседают на ракообразных-хозяев, к которым прикрепляются головным концом (рисунок 4а,в). Головной конец несет мембрановидный оральный диск, очевидно служащий как присоска. Прокалывание покровов хозяина происходит с помощью крошечного острого стилета, расположенного в голове тантулюсы. Питание паразита осуществляется через микроскопическую пунктуру (отверстие 2–4 микрометра в диаметре) в покровах хозяина. Механизм питания совершенно неясен. Неизвестно, имеется ли пищеварительная система у личинок, как они поглощают ткани или гемолимфу хозяев. Абсолютно не ясно, связан ли стилет с какими-либо железами.

Дальнейшее развитие идет двумя путями. В первом случае от задней части головного щита начинает расти особый мешок, при этом торакс и абдомен личинки сбрасываются. По мере роста мешка в нем происходит закладка яиц, из которых впоследствии выходят свободноплавающие личинки — тантулюсы. Такая жизненная стадия рассматривается как партеногенетическая самка, что не совсем верно, т.к. не происходит настоящей линьки личинки (головной конец не линяет). Таким образом, партеногенетические яйца созревают непосредственно в личинке. Поэтому этот процесс можно рассматривать как неотеническое развитие, при котором личиночная стадия способна к размножению, т.е. функционирует как взрослая.

Второй путь развития — половой, когда из тантулюсов образуются самки и самцы. Самка развивается следующим образом. Осевший тантулюс также сбрасывает торакс с абдоменом, а из задней части головы начинает расти мешковидный вырост, в котором формируется самка. Тело самки состоит из большого цефалоторакса — головогруды, двух сегментов, несущих конечно-

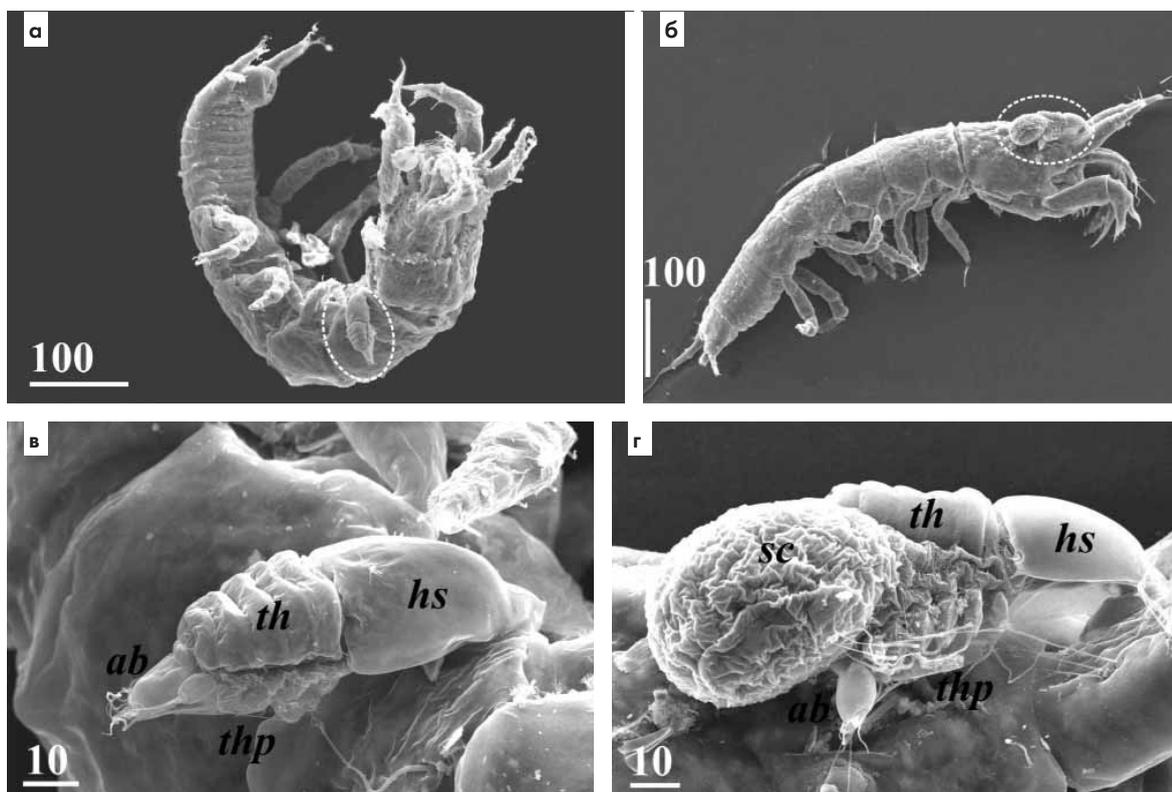


Рисунок 4. Паразитические ракообразные класса *Tantulocarida* (*Microdajus* sp.) на клешненоносных осликах *Tanaidae*. (а, б) — тантулокариды, прикрепленные к хозяевам (выделены пунктирной линией); (в) — только что прикрепившийся тантулюс, вид сбоку, увеличено с (а); (г) — развивающийся самец, вид сбоку, увеличено с (б). Обозначения: *ab* — abdomen; *hs* — головной щит/цефалон; *sc* — мешковидный вырост; *th* — торакс/грудь; *thp* — грудные конечности. Масштаб в мкм.

сти и трех сегментов, лишенных конечностей и заканчивающихся каудальными (хвостовыми) ветвями. Тело самки соединено с тантулюсом особым тяжом — пуповиной, через который, вероятно, происходит ее питание. Внутри цефалоторакса происходит закладка яиц. Дальнейшая судьба этой стадии неизвестна. Некоторые прикрепившиеся тантулюсы не сбрасывают торакс с абдоменом, а мешок начинает закладываться между пятым и шестым или после шестого сегмента торакса (рисунок 4б,г). В этом случае в мешке формируется самец, тело которого состоит из цефалоторакса (голова и первые два сегмента торакса сливаются), пяти свободных торакальных сегментов и несегментированного абдомена с парой каудальных ветвей. Шесть торакальных сегментов (в том числе и слившиеся с головой) несут двуветвистые плавательные конечности, седьмой торакальный сегмент несет непарный пенис на вентральной стороне. Считается, что самки и самцы выходят ненадолго в окружающую среду, где, по-видимому, происходит процесс оплодотворения.

Для всех жизненных стадий тантулокарид предполагается отсутствие ротовых конечнос-

тей. Хотя так ли это, может показать только изучение срезов на электронном микроскопе.

Недавно нами в Белом море впервые были обнаружены два новых вида тантулокарид, паразитирующие на копеподах — гарпактицидах и клешненоносных осликах — танаидах. Их исследование только начинается.

Благодарности

Я хочу выразить огромную признательность моему первому Учителю — Г.А. Соколовой, заложившей тот фундамент, который определил всю мою последующую жизнь, причем — не только научную.

Литература

- Вагин В.Л.** 1976. Мешкогрудые раки. — Казань: Изд-во Казанского Университета. 141 с.
- Книпович Н.М.** 1890. *Dendrogaster astericola* n. gen. n. spec. новая форма паразитических Cirripedia из группы Ascothogastida // Вестник естествознания, 1 (8): 353–359.
- Книпович Н.М.** 1892. Материалы к познанию группы Asco-

- thoracida // Труды об-ва естествоиспытателей, 23 (4): 1–155.
- Becker K.-H.** 1975. *Basipodella harpacticola* n. gen., n. sp. (Crustacea, Copepoda) // Helgolander Wiss. Meeresunters, 27: 96–100.
- Bonnier J.** 1903. Sur deux types nouveaux d'Epicarides parasites d'un Cumace et d'un Schizopode // C. r. hebd. Seanc. Acad. Sci., Paris, 136: 102–103.
- Boxshall G.A., Lincoln R.J.** 1983. A comparative functional analysis of the major maxillopodan groups // Crustacean phylogeny. F.R. Schram (ed.), Rotterdam: A.A. Balkema: 121–143.
- Bresciani J.** 1965. Nauplius «Y» Hansen: Its distribution and relationship with a new cypris larva // Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening, 128: 245–258.
- Greve L.** 1965. A new epicaridean from western Norway, parasite of Tanaidacea // Sarsia, 20: 15–19.
- Grygier M.J.** 1987. New records, external and internal anatomy, and systematic position of Hansen's y larvae (Crustacea: Maxillopoda: Facetotecta) // Sarsia, 72: 261–278.
- Hansen H.J.** 1899. Die Cladoceren und Cirripedien der Plankton Expedition // Ergebnisse der Plankton Expedition der Humboldt Stiftung, 2 (G, d): 1–58, pls. 1–4.
- Hansen H.J. 1913. Crustacea Malacostraca II., IV. The order Tanaidacea // Sarsia, 20: 15–19.
- Huys R., Boxshall G.A., Lincoln R.J.** 1993. The tantulocarid life cycle: the circle closed? // J. of Crustacean Biology, 13: 432–442.
- Ito T.** 1985. Contributions to the knowledge of cypris y (Crustacea: Maxillopoda) with reference to a new genus and three new species from Japan // Special Publication of the Mukaishima Marine Biological Station, 1985: 113–122.
- Kolbasov G.A., Hoeg J.T.** 2003. Facetotectan larvae from the White Sea with the description of a new species (Crustacea: Thecostraca) // Sarsia, 88: 1–15.