

ПРИРОДА

№ 2, 2005 г.

П.Н. Корнев, А.В. Чесунов

Тантулокариды - микроскопические обитатели Белого моря

© “Природа”

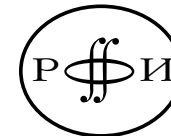
Использование и распространение этого материала
в коммерческих целях
возможно лишь с разрешения редакции



Сетевая образовательная библиотека “VIVOS VOCO!”
(грант РФФИ 03-07-90415)

vivovoco.nns.ru
vivovoco.rsl.ru
www.ibmh.msk.su/vivovoco

Тантулокариды — микроскопические обитатели Белого моря



Ученые нашли, что на блохе
Живет блоху кусающая блошка.
На блошке той — блошинка-крошка.
В блошинку же вонзает зуб сердито
Блошиночка, и так *ad infinitum*.

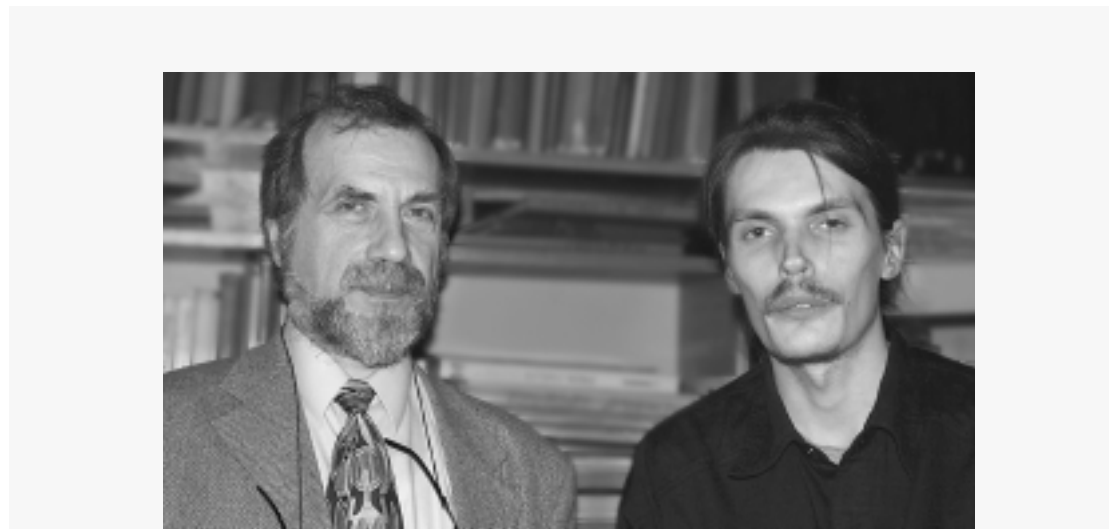
Дж.Свифт

П.Н.Корнев, А.В.Чесунов

Слово «ракообразное» у большинства из нас ассоциируется в первую очередь с речными раками, креветками, крабами и еще, может быть, с дафниями и циклопами. Кажется, что ракообразные по строению очень мало походят на паразитических животных; тем не менее, многие из них — истинные паразиты, причем высокоспециализированные, обитающие как на поверхности (эктопаразиты), так и внутри (эндопаразиты) тела беспозвоночных и позвоночных животных.

Очень богат паразитическими формами таксон максиллопод, объединяющий веслоногих и усконогих рачков, карповых вшей и др. К ним же относятся и тантулокариды — специализированные паразиты ракообразных, которые отличаются от своих сородичей сложным жизненным циклом и рядом особенностей, в частности отсутствием линек и конечностей головного отдела.

Открыты тантулокариды были еще в 1903 г. (их обнаружили на кумовых рачках), и вначале из-за внешнего сходства их отнесли к равноногим ракам (*Isopoda*). Кроме того, среди изопод много паразитических организмов, часть жизненного цикла которых проходит на



Алексей Валерьевич Чесунов, доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета Московского государственного университета им.М.В.Ломоносова. Занимается изучением таксономии и биологии нематод, а также других групп морской интерстициальной фауны.

Павел Николаевич Корнев, аспирант той же кафедры. Область научных интересов — систематика, морфология, биология развития веслоногих рачков и тантулокарид.

других ракообразных, а часть — на рыбах. Найденных тантулокарид даже называли — *Microdajus*, что в переводе с латыни означает — маленький *Dajus* (т.е. по имени одного из родов равноногих). Спустя десять лет на теле танаидового ракообразного обнаружили еще одну тан-

тулокариду, которую причислили к паразитическим веслоногим рачкам (*Sopropoda*). Так продолжалось довольно долго: редкие находки тантулокарид определяли то как веслоногих, то как равноногих раков. Некоторое разнообразие внесли исследователи, предположившие,

© Корнев П.Н., Чесунов А.В., 2005

ЗООЛОГИЯ

что это животное не принадлежит ни к той, ни к другой группе, а, скорее всего, «неведома зверушка», возможно, корнеголовое ракообразное.

Лишь в 1983 г. таксономический статус тантулокаррид был окончательно установлен: их выделили в новый класс* ракообразных *Tantulocarida* [1]. В переводе с латинского языка *tantulus* означает маленький, и, действительно, это очень мелкие животные — размер самых крупных половозрелых самцов и самок составляет примерно полмиллиметра, а наиболее часто встречающихся так называемых расселительных стадий и вовсе около 100 мкм. Из многоклеточных животных меньше их, пожалуй, лишь нематоды да гастротрихи. Именно размеры, а также редкая встречаемость тантулокаррид стали главным препятствием для их изучения тантулокаррид.

Тантулокарриды, как и их хозяева, относятся к группе мейобентоса (донных животных размером менее 1 мм). Для ловли таких организмов грунт, на котором они обитают, взмучивают в емкости с водой, затем процеживают сквозь тонкое сито, где и оседают нематоды, киноринхи, микроскопические многощетинковые черви, а также веслоногие, танаидовые и ракушково-рачки. Под микроскопом можно увидеть прикрепившихся к ним паразитов, но можно и не найти, поскольку тантулокарриды обитают далеко не во всех районах Мирового океана и в основном на глубинах трех-четырёх тысяч метров, на мелководье же встречаются очень редко. Тем удивительнее было обнаружить их в Белом море — довольно мелководном водоеме (не более 330 м глубиной) с низкой соленостью и обедненной фауной. Однако на глуби-

* Сейчас многие исследователи рассматривают ракообразных как отдельный подтип или даже тип беспозвоночных, вопреки привычному для нас рангу класса; таким образом, тантулокарриды стали классом внутри типа ракообразных.

нах более 100 м температура воды круглый год не поднимается выше 0°C (так называемая арктическая водная масса), и условия обитания там близки к центральной котловине Северного Ледовитого океана, где глубина составляет около четырех километров. Такой осколок глубоководья, расположенный на континентальном шельфе, назван псевдобатиалью. В 2002 г. при исследовании мейобентоса этого своеобразного биотопа и были найдены тантулокарриды — впервые для Белого моря и вод России в целом.

Жизненный цикл

Как высокоспециализированные паразиты, тантулокарриды имеют сложный жизненный цикл, разделенный на гамогенетическую (с наличием полового размножения) и партеногенетическую части. Промежуточное звено между ними занимает личинка-тантулюс, которая способна развиваться как в самца, так и в самку, причем она может быть гамогенетической (размножающейся с оплодотворением) или даже партеногенети-

ческой (без оплодотворения). Тантулюс свободно плавает в придонном слое воды в поисках хозяина, прикрепляется к нему с помощью ротовой присоски и прокалывает кутикулу стилетом. Предполагают, что сразу после прикрепления у тантулюса разрушается (лизировается) мускулатура плавательных конечностей, поэтому открепиться и поменять хозяина он уже не может.

В партеногенетической части цикла, после прикрепления тантулюса к хозяину, грудной (торака) и брюшной (абдомен) отделы тантулюса отпадают (на этой стадии развития паразит полностью лишен конечностей), остается лишь головной отдел (цефалон). Из его задней части развивается мешковидный вырост, чуть ли не в десятки раз превосходящий по размеру самого тантулюса. В дальнейшем внутри выроста формируется несколько десятков яйцеклеток, которые без оплодотворения развиваются в новых тантулюсов.

В гамогенетической части цикла внутри прикрепившегося тантулюса чаще всего развивается самец, реже — самка (во

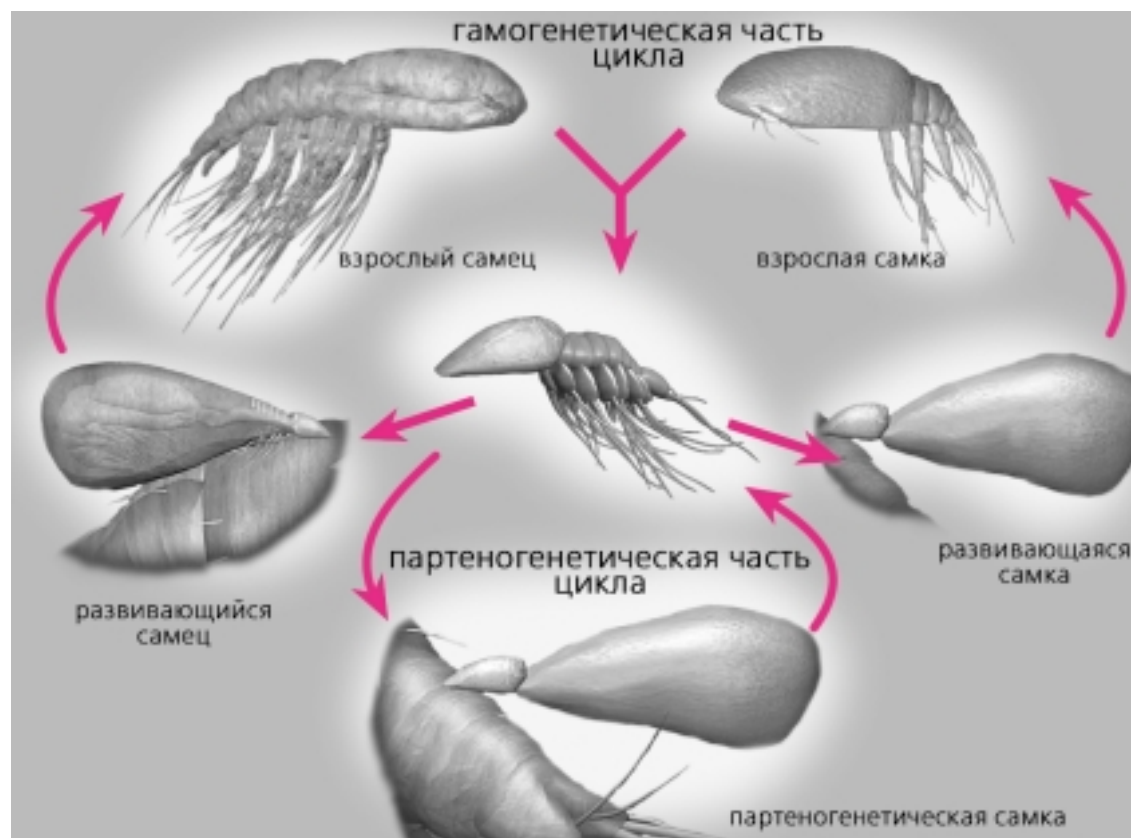


Схема жизненного цикла тантулокаррид.

всяком случае, за все время изучения тантулокарид их обнаруживали лишь дважды). Если зарождается гамогенетическая самка, то она формируется внутри мешковидного выроста цефалона тантулюса, а торакс и абдомен, так же как и при партеногенезе, отпадают. Самец же растет внутри раздувающегося торакса тантулюса, при этом сохраняется не только грудной, но и брюшной его отделы. При выходе половозрелых особей оболочка тантулюса лопаается, на поверхности кутикулы хозяина в течение некоторого времени сохраняется лишь хитиновый скелет головного отдела тантулюса.

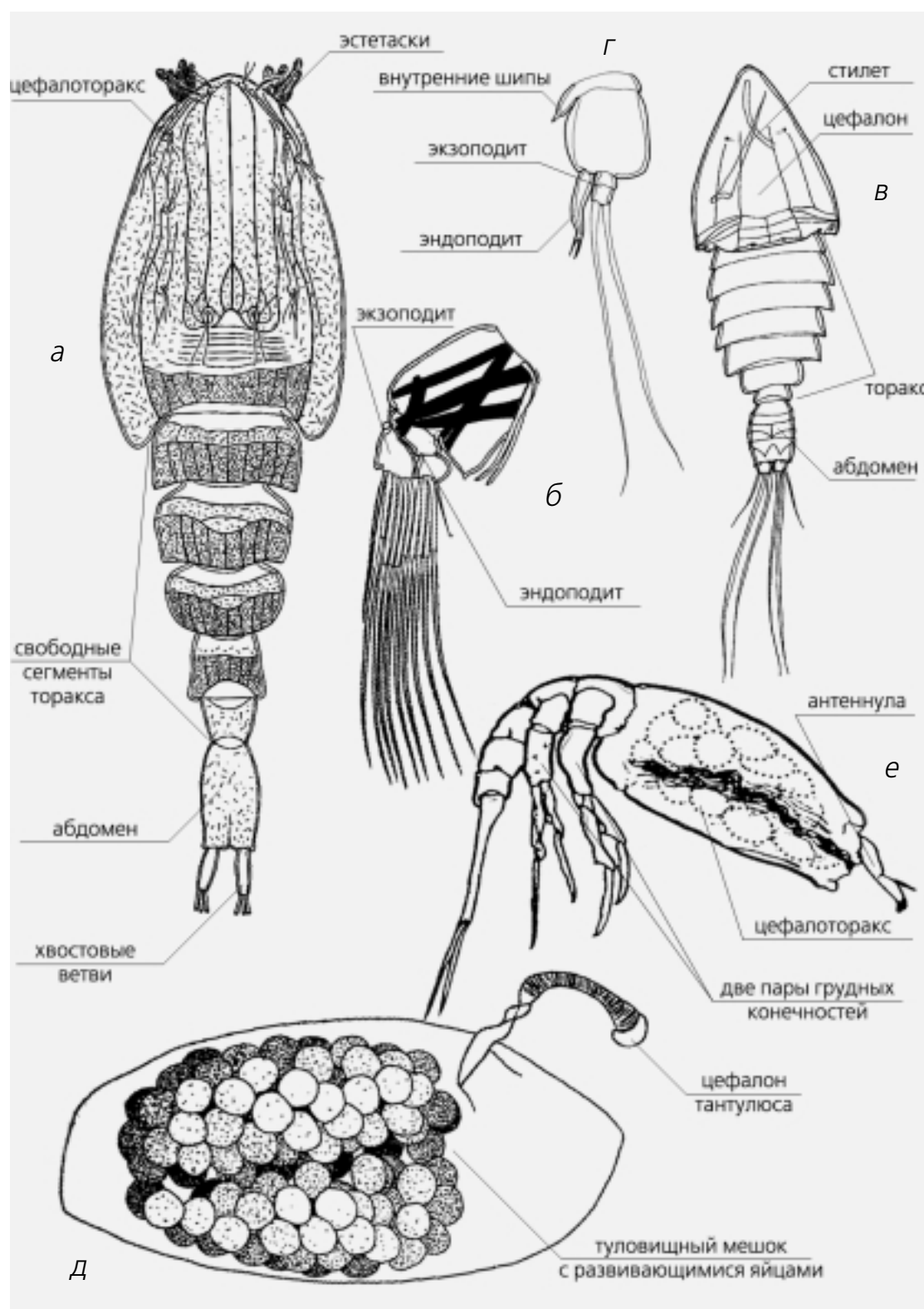
Взрослый самец становится больше личинки примерно в пять раз, а партеногенетическая самка — и того крупнее. Пока точно неизвестно, сколько проходит времени от момента прикрепления тантулюса к хозяину до завершения каждой части цикла; по-видимому, оно длится несколько недель или даже месяцев. Если это так, то у паразита ракообразных должны возникнуть сложности, связанные с возрастной линькой хозяина, поскольку видоизмененная личинка уже не может открепиться и поменять хозяина. Например, гарпактикоидные рачки в процессе развития периодически (с промежутками в три—пять дней) сбрасывают старый кутикулярный покров несколько раз, а вместе с ним и паразит неминуемо должен быть сброшенным. Казалось бы, у тантулокарид есть только один выход — прикрепляться ко взрослым особям, которые больше не линяют, однако в жизни происходит все иначе. Выяснилось, что тантулокариды паразитируют как раз преимущественно на неполовозрелых особях, которые должны сменить покров еще несколько раз. Чтобы этого не произошло, тантулокариды, вероятно, выделяют в тело хозяина гормон, блокирующий линьку и последующее развитие хозяина.

В поисках родственников

Несмотря на чрезвычайно мелкие размеры, тантулокариды организованы весьма сложно. Каждая стадия их жизненного цикла отличается уникальными морфологическими и анатомическими особенностями.

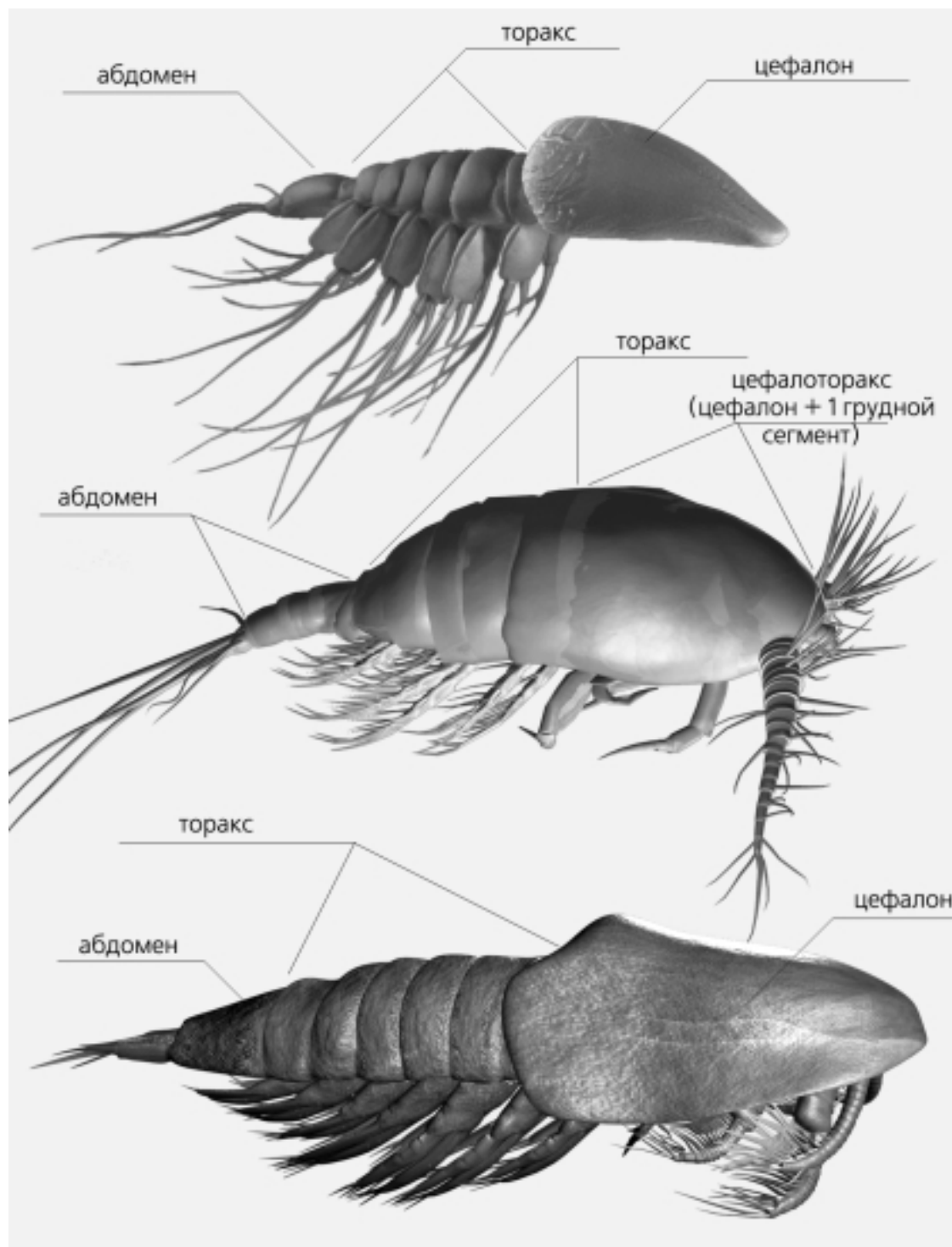
Для личиночной стадии, тантулюса, характерна наиболее полная сегментация тела. Он

состоит из цефалона, семи торакальных сегментов (все они, за исключением последнего, несут конечности) и абдомена, который у некоторых видов имеет пятисегментное расчленение. Очень широкие конечности (плавательные ноги) заканчиваются небольшими ветвями со щетинками. Наличие внутренних выростов в основании конечностей тантулюса свидетельствует о близости тантуло-



Строение тантулокарид: *а* — взрослый самец, вид со спинной стороны [2]; *б* — плавательная конечность самца [2]; *в* — тантулюс, вид со спинной стороны; *г* — плавательная конечность тантулюса; *д* — развитая партеногенетическая самка [3]; *е* — гамогенетическая самка, внутри цефалоторакса видны развивающиеся яйцеклетки [4].

ЗООЛОГИЯ



Сравнение строения тантулюса тантулокарид (вверху), взрослого веслоногого рачка (в центре) и вымершей кембрийской формы *Bredocaris admirabilis* (внизу).

карид к примитивным ракообразным, которые используют фильтрационный способ питания (с помощью выростов пища подгоняется ко рту). У тантулокарид выросты служат для сочленения ног одной пары: чтобы при плавании их движения были согласованы, вырост на левой ноге специальными зазубренными шипами сцеплен с выростом на правой.

У взрослого самца первые два торакальных сегмента срастаются с цефалоном, образуя цефалоторакс (головогрудь),

а на последнем (седьмом) торакальном сегменте располагается непарный пенис. Конечности самца снабжены множеством щетинок, что, видимо, позволяет ему активно плавать в толще воды. Правда, свободно плавающие самцы до сих пор не были найдены, обнаружен лишь самец, еще связанный пуповиной с тантулюсом, но уже полностью сформированный и вышедший из лопнувшей шкурки.

Туловище гамогенетической самки состоит из лишенного конечностей (за исключением ан-

теннул) цефалоторакса (включающего цефалон и, вероятно, два последующих сегмента), двух сегментов с конечностями и трех — без них. Поскольку конечности самки лишены длинных плавательных щетинок, предполагается, что они необходимы ей лишь для удерживания самца при копуляции. Напомним, что нам за все время наблюдений удалось найти только двух гамогенетических самок, но и те были еще внутри тантулюса, а в свободном состоянии их вовсе никто еще не встречал. Учитывая, что самцы плавают, очевидно, очень недолго и не могут перемещаться на большие расстояния в поисках самок, трудно даже представить, как им удастся встретиться и спариться. Правда, на цефалоне гамогенетической самки есть антеннулы, на которых у ракообразных располагаются органы чувств, а на передней части цефалоторакса самца расположена группа эстетасков (органов обоняния), которые, вероятно, представляют собой рудименты антеннул. Однако ни второй пары антенн, ни мандибул и двух пар максилл (ротовых конечностей), которые есть у большинства ракообразных, у тантулокарид нет на всех стадиях жизненного цикла.

Тем не менее к ближайшим родственным группам тантулокарид можно отнести усконогих ракообразных и ископаемую кембрийскую форму *Bredocaris admirabilis*; более далеким — веслоногих рачков. Их тело имеет одинаковое расчленение на отделы, при этом усконогие рачки и *Bredocaris* также имеют непарный пенис на седьмом туловищном сегменте. Однако в полной мере сблизить эти группы ракообразных с тантулокаритами не позволяет отсутствие у них ротовых конечностей (мандибул, максилл). Вместо этого для питания у тантулюса развивается стилет, прокалывающий кутикулу хозяина, и воронковидный орган, погружающийся в тело хозяина, которым

тантулюс, очевидно, заглатывает гемолимфу. Самцы и гамогенетические самки, развивающиеся внутри тела тантулюса, соединены с его головной областью пуповиной; во взрослом свободном состоянии они не питаются вовсе.

Стоит отметить, что все сведения о морфологии и анатомии тантулокаррид получены исключительно с использованием световой и сканирующей электронной микроскопии. Основной же метод исследования животных подобного размера — трансмиссионная микроскопия — до сих пор не применялся, хотя такие данные представляли бы чрезвычайный интерес: помимо актуальных лишь для зоосистематиков вопросов гомологии отдельных образований (кутикулярных пор, стилета) существует также общебиологическая проблема построения тела столь мелких организмов. Дело в том, что эволюция, направленная на уменьшение размеров тела, происходит в основном не за счет уменьшения самих клеток (их размер уже ограничен величиной внутриклеточных структур), а за счет сокращения их числа. Какими же должны быть клетки у тантулокаррид, которые при довольно сложной организации и сами невелики (к примеру, размер всей конечности тантулюса сравним с размером эритроцита человека)?

Верхушка айсберга?

В настоящее время описано 28 видов тантулокаррид. Все они чрезвычайно похожи по строению, отличаются лишь положением развивающегося самца, расчленением конечностей и абдомена, орнаментацией кутикулы. Похоже, описанные виды — лишь верхушка айсберга. Несмотря на редкость находок тантулокаррид, обнаружены они в самых разных морях от Антарктики до высокой Арктики и на хозяевах из различных

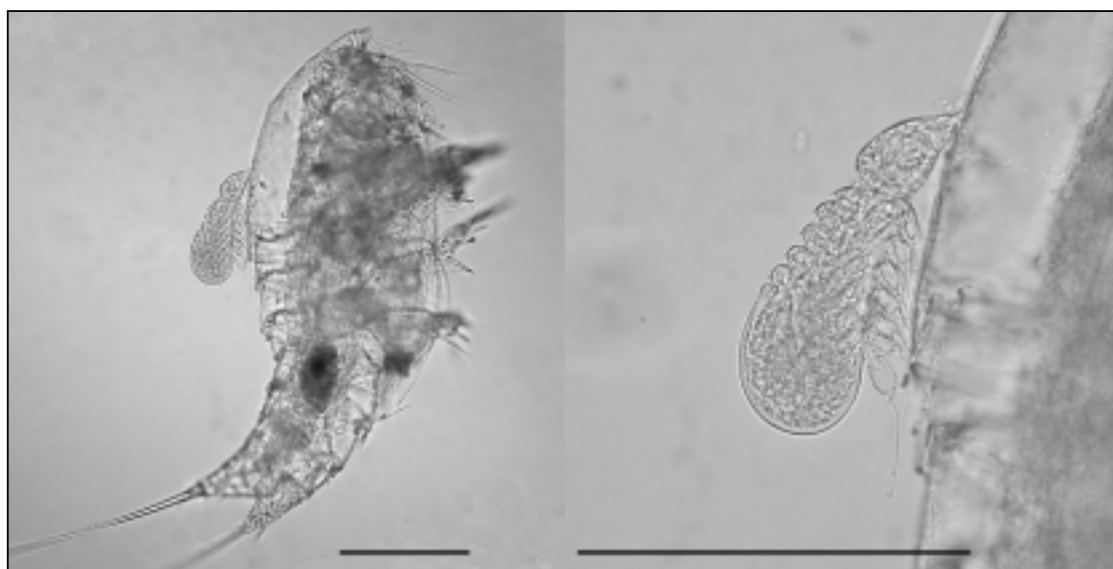


Карта распространения найденных к настоящему времени тантулокаррид. Цветом выделены места находок.

биотопов (от гидротермальных источников до интерстициали). Поэтому весьма вероятно, что тантулокаррид можно встретить практически везде, где вода имеет необходимую для них соленость.

Спектр хозяев тантулокаррид, напротив, довольно узок, и все они из числа ракообразных: гарпактикоидные копеподы — весьма многочисленная группа, включающая более трех тысяч видов самой разнообразной

морфологии, сифоностомовые копеподы — группа преимущественно паразитических рачков (в данном случае тантулокарриды выступают в роли гиперпаразитов, т.е. паразитов паразитов), каланоидные и циклопоидные копеподы, ракушковые рачки (Ostracoda), танаидовые рачки (их еще называют клешненосными осликами), кумовые, равноногие (Isopoda) и разноногие (Amphipoda) ракообразные. Это все бентосные животные, т.е.



Микрофотографии тантулокаррид, найденных в Белом море: развивающийся внутри тантулюса самец, паразитирующий на веслоногом рачке (слева), и отдельно крупным планом. Размер масштабной линейки 150 мкм.



Микрофотографии веслоногого рачка (слева), найденного на Белом море, с прикрепившимся тантулюсом (выделено цветной рамкой) и тантулюс крупным планом.

обитатели поверхности дна. Как правило, один вид тантулокариды специфичен для одного или нескольких близких видов хозяев, однако известно пока единственное исключение — тантулокарида, паразитирующая на копеподах, принадлежащих к трем подотрядам.

На одной особи хозяина, если это крупная танаида или изопода, может поселиться несколько десятков паразитов. Но даже к мелким копеподам умудряется прикрепиться десяток тантулюсов; конечно, не все из них потом разовьются во взрослых особей величиной чуть ли не с хозяина.

* * *

Исследования беспозвоночных животных на Белом море ведутся более 120 лет. И как ни странно, именно в местообитаниях тантулокарид регулярно проводится сбор животных для практических занятий студентов на Беломорской биостанции им.Н.А.Перцова МГУ. Тем не менее, тантулокариды были найдены лишь недавно, причем оба вида, судя по всему, новые для науки, а один из них, вероятно, даже принадлежит к новому роду [5]. Оба вида обнаружены в пробах, взятых с глубин 30—100 м, в зонах, где вода даже летом не прогревается выше 0°C. Оба — высокоспециализированные паразиты (один вид предпочитает селиться исключительно на гарпактикоидных, другой — на танаидовых рачках). Как оказалось, тантулокариды на таких глубинах вполне обычные животные — зараженность тантулюсами ракообразных (численность которых весьма велика) составляет около 7%.

Интересно что, когда в 1898 г. решалась судьба биостанции на Соловецких о-вах, одним из оснований для ее закрытия было: «биологическая станция <...> уже исполнила свое назначение <...> в последнее время <...> не найдено ни одной новой разновидности уже известных видов». Можно надеяться, что и через 100 лет в Белом море неожиданные находки будут ждать своих исследователей. ■

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований. Проект № 03-04-49152.

Литература

1. Boxshall G.A., Lincoln R.J. // Journal of Crustacean Biology. 1983. №3. P.1—16.
2. Boxshall G.A., Huys R., Lincoln R.J. // Systematic Parasitology. 1989. №14. P.17—30.
3. Grygier M.J., Sieg J. // Journal of Natural History. 1988. №22. P.1495—1505.
4. Huys R. // Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli I: Marine Ecology. 1991. №12. P.1—34.
5. Корнев П.Н. // Зоология беспозвоночных. 2004. №1. С.73—78.