

УДК 57.01

## СЕНСОРНЫЕ СТРУКТУРЫ КАРАПАКСА САМЦОВ TANTULOCARIDA (CRUSTACEA) НЕ ГОМОЛОГИЧНЫ РЕШЕТЧАТЫМ ОРГАНАМ THECOSTRACA

© 2024 г. А. С. Савченко<sup>1,\*</sup>, Г. А. Колбасов<sup>2</sup>

Поступило 10.11.2023 г.

После доработки 20.11.2023 г.

Принято к публикации 25.11.2023 г.

Впервые проведены ультраструктурные исследования сенсорного аппарата самцов *Tantulocarida* (Crustacea). Сравнение полученных ультраструктурных данных с данными о строении чувствительных органов карапакса ракообразных класса *Thecostraca* позволило сделать выводы о возможных гомологиях и уточнить филогенетическое положение *Tantulocarida*.

*Ключевые слова:* сенсорные структуры, решетчатые органы, филогенетическое положение, *Tantulocarida*, *Thecostraca*

DOI: 10.31857/S2686738924020108, EDN: WFGCWL

*Tantulocarida* – небольшая группа микроскопических паразитических ракообразных, которые используют в качестве хозяев других рачков. Тантулокариды распространены повсеместно, однако до сих пор остаются наименее изученной группой Crustacea. Миниатюризация и паразитический образ жизни привели к существенным морфологическим трансформациям почти всех стадий жизненного цикла тантулокарид. Так, для них характерно практически полное отсутствие головных конечностей. В результате сравнительно-морфологическое определение филогенетического положения *Tantulocarida* затруднено. Единственная попытка использования молекулярно-филогенетических методов показала близкородственные связи *Tantulocarida* и обширного класса *Thecostraca* (*Cirripedia* + *Ascothoracida* + *Facetotecta*), а именно, сестринское положение тантулокарид и усногих ракообразных (*Cirripedia*) [1]. Однако для подтверждения такого родства требуется сравнительно-морфологический анализ, который позволит выявить возможные апоморфии. Монофилия таксона *Thecostraca* подтверждена как по молекулярным, так и по морфологическим критериям. Одной из апоморфий этой группы является наличие на карапаксе личинок специфических сенсорных структур, так называемых решетчатых органов.

Практически постоянным является не только само наличие решетчатых органов у представителей всех таксонов текострак, но и их число (6–5 пар), а также схожее строение и происхождение этих чувствительных органов. Было показано, что решетчатые органы являются дериватами сенсорных щетинок, которые присутствуют на головном щите еще на науплиальной стадии [2]. Если *Tantulocarida* действительно входят в состав *Thecostraca*, встает вопрос о наличии у них решетчатых органов или гомологичных им сенсорных структур. Если такие будут обнаружены, то это позволит убедиться в достоверности полученного по молекулярным данным результата о сестринском положении *Tantulocarida* + *Cirripedia*. Личиночная стадия тантулокарид – тантулюс не имеет характерных решетчатых органов, что подтверждено исследованиями сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии [3]. В то же время у самцов тантулокарид на карапаксе имеются характерные сенсорные структуры в виде пор – ямок с щетинками. Возможно, именно эти структуры являются гомологами решетчатых органов *Thecostraca*?

Целью данной работы было выявление возможных гомологий сенсорных структур, имеющих на карапаксе самцов *Tantulocarida*, и решетчатых органов представителей *Thecostraca*.

Материал был собран в окрестностях ББС МГУ при помощи гипербентосного траления на мягких грунтах на глубинах 30–50 м в районе Крестовых островов. Грунт был промыт пузырьковым методом, что позволяет собрать различных животных,

<sup>1</sup>МГУ им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия

<sup>2</sup>ББС МГУ им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия

\*E-mail: as.savchenko1@gmail.com

прилипающих к поверхностной пленке воды. Пробы были просмотрены при помощи стереомикроскопа для отбора гарпактицид, зараженных тантулокаридами. Непродолжительное содержание копепоид *Bradya typica* Voeseck, 187, зараженных *Arcticotantulus pertzovi* Kornev, Thesunov, Rybnikov 2008, позволило вывести в лабораторных условиях, самцов этого вида тантулокаррид. Материал был зафиксирован 2,5% глутаровым альдегидом на PBS, постфиксирован OsO<sub>4</sub>, дегидратирован и заключен в смолу для исследования на трансмиссионном электронном микроскопе JEOL 1011 в МЛЭМ МГУ. Для сканирующей электронной микроскопии дегидратированный материал был высушен в критической точке и напылен смесью платины и палладия. Образцы исследовали на JEOL JSM-6380 в МЛЭМ МГУ.

**Строение и образ жизни самцов тантулокаррид/** Самцы тантулокаррид являются свободноживущей непитающей стадией жизненного цикла. Из 39 видов Tantulocarida самцы известны только для 9. Для описания самцов в основном применялась световая микроскопия [4–6], но для нескольких видов приводятся данные, полученные при помощи СЭМ [7–9]. Для всех самцов характерно наличие цефалоторакса, включающего два грудных сегмента, шесть пар плавательных грудных ног, непарный пенис на седьмом сегменте тела (рис. 1, а). Какие-либо другие конечности на теле самца отсутствуют, на голове есть только рудименты антеннул, представленные пучками эстетасков. Однако, судя по отсутствию нормальных плавательных конечностей у самок тантулокаррид [10], функция поиска полового партнера ложится именно на самцов.

Сенсорный аппарат самцов представлен не только парными кластерами эстетасков на передней части головы (см. рис. 1, а, б), но и специальными порами (ямками) с сенсиллами, которые располагаются на карапаксе [9]. Для всех описанных самцов характерно наличие семи пар таких сенсорных ямок, которые сгруппированы в два кластера — пять передних (A1–A5) и две задние пары (P1–P2) (рис. 1, а, б). Мы впервые провели ультраструктурные исследования сенсорного аппарата тантулокаррид на примере вида *A. pertzovi*.

Нами показано, что чувствительные ямки имеют два типа строения. Первые (например, A5) представляют собой небольшое углубление в кутикуле с широким входом, ведущее в короткий круглый в сечении слепо замкнутый канал, залегающий параллельно поверхности кутикулы и имеющий толстые кутикулярные стенки (см. рис., 1, г–е). От верхней стенки канала, имеющей тонкую кутикулу, отходит одна щетинка диаметром около 1 мкм, которая почти сразу расщепляется на не-

сколько (2–7) сенсилл. В основание щетинки заходит отросток дендрита. Сенсиллы 0,5 мкм в диаметре имеют полость, в которой также располагается тонкий нервный отросток (см. рис. 1, г–е). Другой тип пор (например, A4) характеризуется отсутствием описанного выше канала, такие поры представлены небольшим впячиванием покровов. От дна такой ямки, имеющего тонкую эпикутикулярную выстилку, отходит одна щетинка, имеющая расширенное основание и более тонкую ножку (см. рис. 1, в). Через ножку внутрь щетинки заходит нервный отросток.

Полученные данные позволяют провести сравнение сенсорных структур самцов тантулокаррид и представителей текострак.

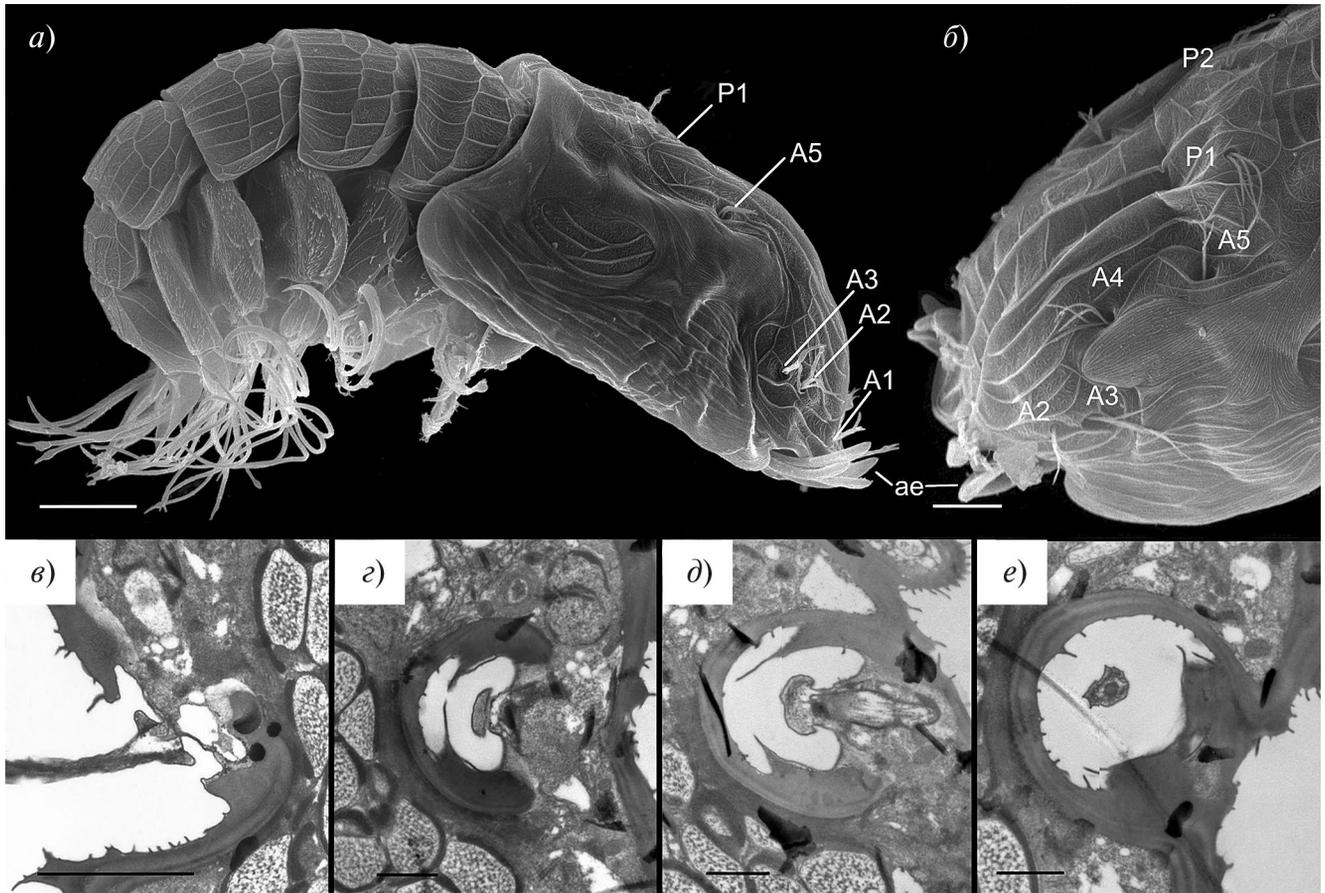
**1. Число сенсорных органов карапакса.** Все ракообразные класса Thecostraca на личиночной, а иногда и на взрослой стадии изначально имеют на поверхности карапакса шесть (Facetotecta) или пять (Ascothoracida, Cirripedia) пар решетчатых органов [11].

Недавно нами было показано, что у фасетотект все же имеется шесть пар решетчатых органов, а не пять, как считалось ранее [11]. Может ли это число коррелировать с числом сегментов тела, входящих в состав переднего отдела (цефалона или цефалоторакса)?

Циприсовидные личинки Cirripedia имеют максимум пять решетчатых органов, что соответствует пяти головным сегментам тела, которые покрыты одностворчатым карапаксом, сложенным вдоль дорсомедиальной линии. Столько же пар решетчатых органов на двустворчатом карапаксе Ascothoracida.

Тагмозис Facetotecta немного отличается — у них также имеется одностворчатый карапакс, который покрывает пять головных сегментов только с дорсальной стороны, а не с боков. В то же время шести парам грудных конечностей, каждая из которых расположена на отдельном вентральном стерните, соответствует всего пять тергитов на дорсальной стороне. Логично было бы предположить слияние первого сегмента груди (тергита) с головными и формирование цефалоторакса. Однако характер прикрепления мускулатуры конечностей указывает на слияние первого и второго грудных сегментов между собой [12]. Таким образом, у фасетотект, как и у других текострак, отсутствует цефалоторакс, а сенсорные структуры карапакса не отражают число сегментов в переднем отделе тела. Тем не менее у фасетотект 6, а не 5, пар решетчатых органов.

У тантулокаррид имеется цефалоторакс, который включает два грудных сегмента, что вместе с головными дает общее число семь. Что характер-



**Рис. 1.** Сенсорные структуры карапакса самцов *A. pertzovi*: *а* – габитус самца, вид сбоку (сканирующая электронная микроскопия, СЭМ); *б* – передняя часть карапакса (СЭМ); *в* – продольный срез через щетинку поры А4 (трансмиссионная электронная микроскопия, ТЭМ); *з* – *е* – последовательные поперечные срезы карапакса через пору А5 (ТЭМ). Обозначения: А1–А5, Р1–Р2 поры с щетинками переднего и заднего кластеров, ае – эстетаски. Масштабные линейки: *а* – 20 мкм; *б* – 10 мкм; *в* – 2 мкм; *з*–*е* – 1 мкм.

но, именно семь пар сенсорных ямок с сенсиллами присутствует у самцов тантулокарид.

Таким образом, невозможно сделать однозначный вывод по поводу связи числа парных сенсорных структур и числа сегментов, формирующих передний отдел тела у Thecostraca и Tantulocarida.

Важно отметить, что решетчатые органы отсутствуют и у личинок тантулокарид – тантулюсов [3], стадии, вероятно, аналогичной ципривидной личинке усонюгих и других текострак.

**2. Ультраструктура и происхождение.** Решетчатые органы были обнаружены и исследованы у всех крупных таксонов Thecostraca [13–15]. Их наличие характерно для постнауплиальной стадии жизненного цикла – ципривидной личинки усонюгих, Y- ципривидной личинки фасетотект и аскоторацидной личинки мешкогрудых раков (Ascothoracida). Ультраструктурные исследования с применением ТЭМ позволили описать единый план строения – наличие кутикулярной полости, распола-

гающейся параллельно поверхности карапакса, куда заходят отростки дендритов. У решетчатых органов также изначально имеется терминальная пора, которая может располагаться в передней или в задней части. У некоторых таксонов (Cirripedia) поверхность над субкутикулярной полостью несет многочисленные мельчайшие перфорации (поровое поле). У базальной группы (Ascothoracida) над камерой имеется киль, залегающий в продольном углублении кутикулы. Важно отметить, что все решетчатые органы у особой одного вида текострак имеют одинаковое строение.

Рыбаковым с соавторами было показано, что решетчатые органы у всех текострак имеют схожее происхождение и являются дериватами специализированных сенсилл головного щита науплиальной стадии [2]. Эволюция этих сенсорных органов связана с перемещением терминальной поры на передний конец, а также с формированием порового поля.

Ракообразные класса Thecostraca на взрослой стадии ведут либо прикрепленный (Cirripedia), либо паразитический (Ascothoracida, Facetotecta) образ жизни. Ципривидная личинка усонюгих и аналагичные ципрису личинки аскоторацид и фасетотект являются расселительной стадией и участвуют в поиске подходящего для оседания субстрата или специфического хозяина. По-видимому, именно с этим связано возникновение у этих ракообразных таких оригинальных органов чувств, как решетчатые органы [15].

Подводя итоги проведенного сравнения, мы можем отметить схожие черты сенсорных структур тантулокарид и текострак: парный характер, постоянное число, локализация на дорсальной поверхности карапакса, а также некоторые ультраструктурные особенности – наличие в основе одной щетинки, которая выходит из углубления в покровах.

Однако общий план строения решетчатых органов сильно отличается от такового у сенсорных ямок самцов тантулокарид, у последних отсутствуют типичные структуры – терминальная пора и поровое поле. Существенные различия в строении сенсорных ямок у самцов одного вида также не позволяют сделать вывод о гомологии этого сенсорного аппарата с решетчатыми органами Thecostaca.

Таким образом, наши данные, скорее, не подтверждают гомологию между сенсорными ямками карапакса самцов Tantulocarida и решетчатыми органами Thecostraca. Молекулярные данные о включении тантулокарид в состав текострак и отсутствие у них решетчатых органов вступают в противоречие с тезисом о монофилии Thecostraca по этому признаку. Мы не можем исключать, что структуры, гомологичные решетчатым органам, будут обнаружены у половой самки тантулокарид – стадии, которая остается совершенно не изученной. Однако до тех пор мы можем констатировать, что результаты молекулярного анализа о сестринском положении Tantulocarida и Cirripedia не подтверждаются морфологически и должны быть пересмотрены.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам ББС МГУ за содействие в получении материала, микроскопические исследования проводились на оборудовании Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии МГУ.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы не имеют конфликта интересов.

#### ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ.

Исследование поддержано грантом РНФ 22-24-00182

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ И СТАНДАРТОВ

В соответствии с пунктом 3 главы 1 Директивы 2010/63/ЕС от 22 сентября 2010 г. о защите животных, используемых в научных целях, требования биоэтики не распространяются на объект данного исследования.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Petrunina A.S., Neretina T.V., Mugue N.S., Kolbasov G.A.* Tantulocarida vs Thecostraca: inside or outside. First attempts to resolve phylogenetic position of this parasitic taxon using gene sequences // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 2014. V. 52. P. 100–108.
2. *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. V. 242. P. 1–20.
3. *Petrunina A.S., Høeg J.T., Kolbasov G.A.* Anatomy of the Tantulocarida: first results obtained using TEM and CLSM. Part 1: tantulus larva // *Organisms Diversity and Evolution*. 2018. V. 18. № 4. P. 459–477.
4. *Boxshall G.A., Huys R.* New tantulocarid, *Stygotantulus stocki*, parasitic on harpacticoid copepods, with an analysis of the phylogenetic relationships within the Maxillopoda // *Journal of Crustacean Biology*. 1989. V. 9. № 1. P. 126–140.
5. *Huys R.* *Coralliotantulus coomansi* gen. et sp.n.: First record of a tantulocaridan (Crustacea: Maxillopoda) from shallow subtidal sands in tropical waters // *Stygologia*. 1990. V. 5. № 3. P. 183–198.
6. *Ohtsuka S., Boxshall G.A.* Two new genera of Tantulocarida (Crustacea) infesting asellote isopods and siphonostomatoid copepods from western Japan // *Journal of Natural History*. 1998. V. 32. P. 683–699.
7. *Boxshall G.A., Lincoln R.J.* The life cycle of the Tantulocarida (Crustacea) // *Philosophical Transaction of the Royal Society of London. B. Biological Sciences*. 1987. V. 315. P. 267–303.
8. *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 // *Systematic Parasitology*. 1989. V. 14. P. 17–30.
9. *Petrunina A.S., Kolbasov G.A.* Morphology and ultrastructure of definitive males of *Arcticotantulus pertzovi* and *Microdajus tchesunovi* (Crustacea: Tantulocarida) // *Zoologischer Anzeiger*. 2012. V. 251. P. 223–236.
10. *Huys R., Boxshall G.A., Lincoln R.J.* The tantulocaridan life cycle: the circle closed? // *Journal of Crustacean Biology*. 1993. V. 13. P. 432–442.

11. Kolbasov G.A., Savchenko A.S., Dreyer N., Chan B.K.K., Høeg, J.T. A synthesis of the external morphology of cypriidiform larvae of Facetotecta (Crustacea: Thecostraca) and the limits of the genus *Hansenocaris* // Ecology and Evolution. 2022. V. 12. № 11. P. 1–21.
12. Grygier M.J. New records, external and internal anatomy, and systematic position of Hansen's Y-larvae (Crustacea: Maxillopoda: Facetotecta) // Sarsia. 1987. V. 72. P. 261–278.
13. Elfimov A.S. Morphology of the carapace of cypris larva of the barnacle *Heteralepas mystacophora* // Sov. J. Mar. Biol. 1986. V. 12. P. 152–156.
14. Jensen P.G., Moyses J., Høeg J.T. & Al-Yahya, H. Comparative SEM studies of lattice organs: putative sensory structures on the carapace of larvae from Ascothoracida and Cirripedia (Crustacea Maxillopoda Thecostraca) // Acta Zoologica. 1994. V. 75. P. 125–142.
15. Høeg J.T. Kolbasov G.A. Lattice organs in y-cyprids of Facetotecta and their significance in the phylogeny of the Crustacea Thecostraca // Acta Zoologica (Stockholm). 2002. V. 83. P. 67–69.

## THE SENSORY STRUCTURES OF THE CARAPACE OF MALE TANTULOCARIDA ARE NOT HOMOLOGOUS TO THE LATTICE ORGANS OF THECOSTRACA

A. S. Savchenko<sup>a, #</sup>, G. A. Kolbasov<sup>b</sup>

<sup>a</sup> *Invertebrate zoology department, Biological faculty, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation*

<sup>b</sup> *White Sea Biological Station, Biological faculty Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation*

<sup>#</sup> *E-mail: as.savchenko1@gmail.com*

For the first time, ultrastructural studies have been conducted on the sensory apparatus of male Tantulocarida (Crustacea). Comparative morphological analysis with specialized sensory structures of Thecostraca, known as lattice organs, has allowed for conclusions about possible homologies and further clarification of the phylogenetic position of Tantulocarida

*Keywords:* sensory structures, lattice organs, phylogenetic position, Tantulocarida, Thecostraca.