

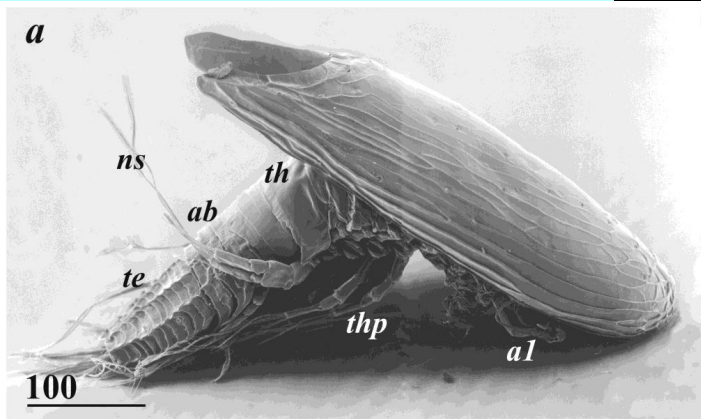
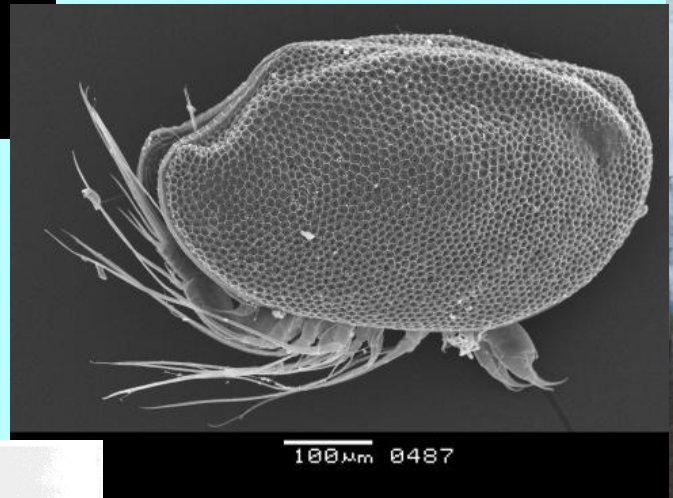


Тайны личинок ракообразных группы Thecostraca.

Колбасов Г.А., Петрунина А.С. Биологический ф-т, МГУ



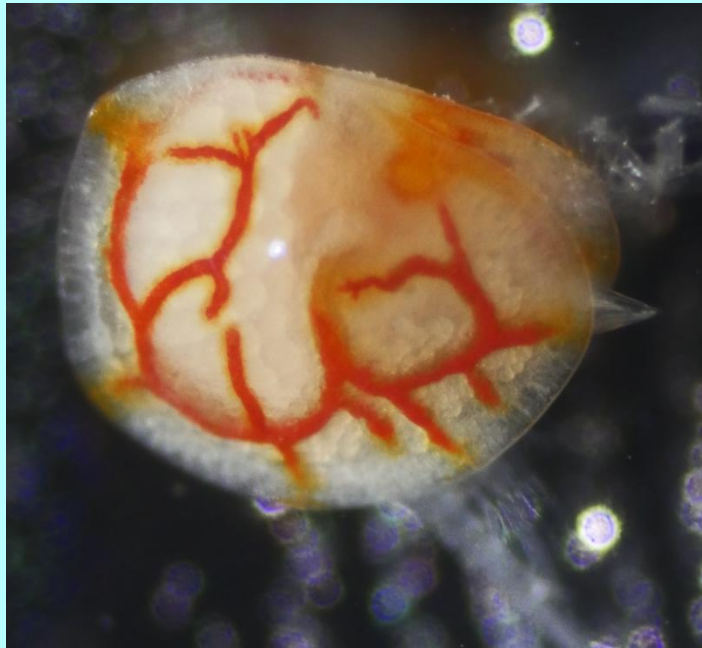
This presentation contains copyright and own unpublished data. If you are going to use them, please contact with Gregory Kolbasov (gakolbasov@gmail.com)



Thecostraca. Кто такие?



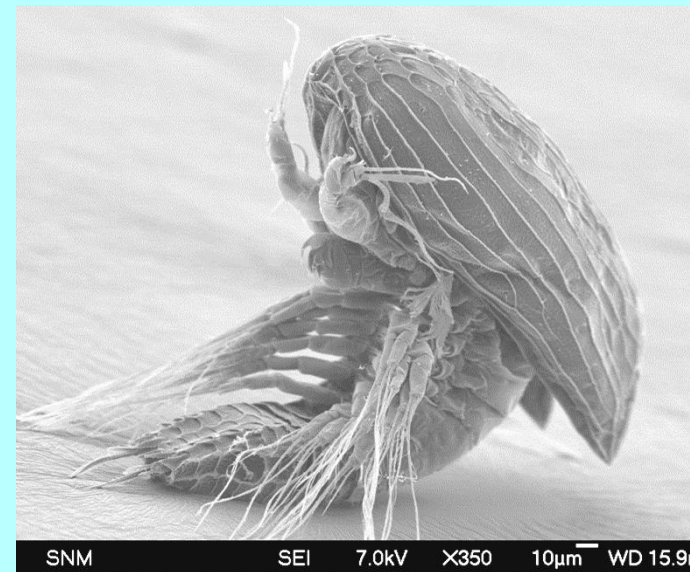
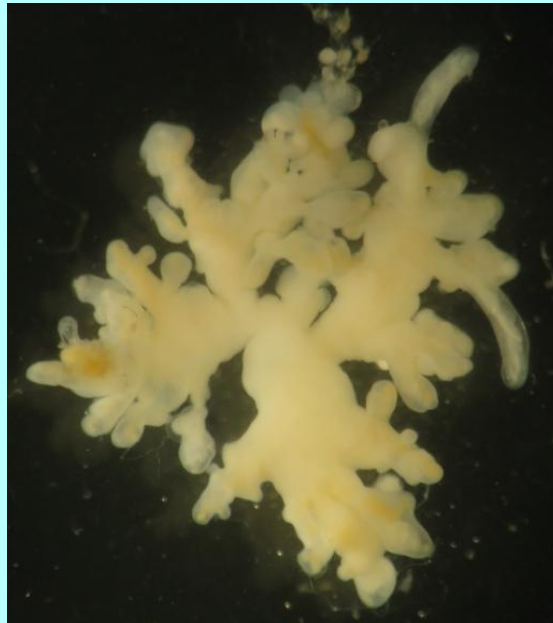
CIRRIPEDIA



ASCOTHORACIDA

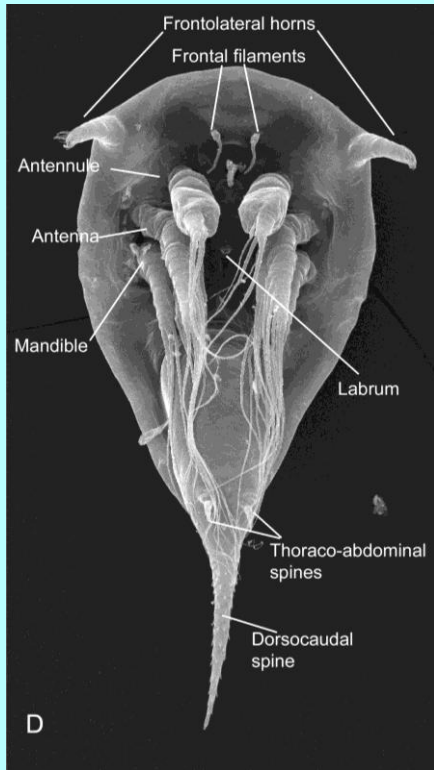


FACETOTECTA



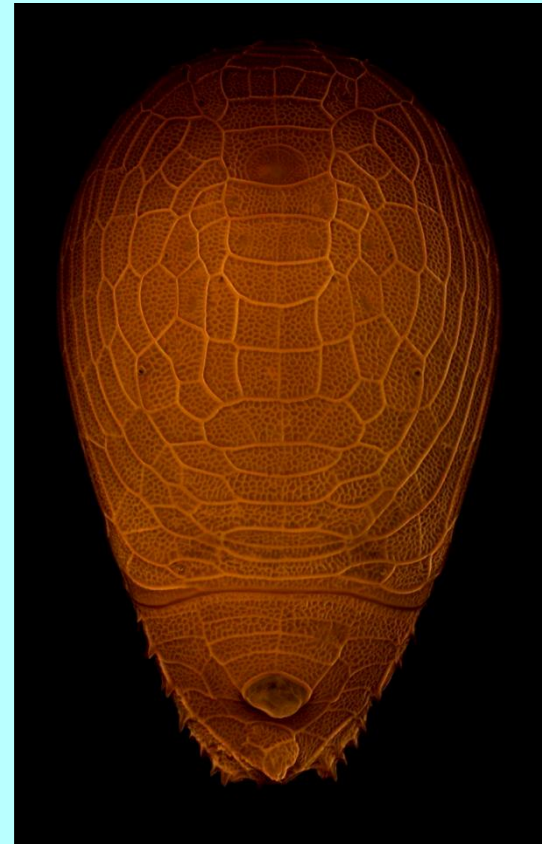
Thecostraca: свободноживущие сидячие, эпibiонты, экзо-, мезо- и эндо- паразиты. Разные эволюционные стратегии, разная морфология взрослых стадий. Что же объединяет кроме привычного тагмозиса? Это личинки и сходные циклы личиночного развития. Прежде всего, у всех есть науплиусы, пусть и немного разные.

Cirripedia



Facetotecta

Ascothoracida



Но, прежде всего, это ципривидные личинки Thecostraca – свободноживущая стадия между науплиусом и взрослым организмом.
Тело покрыто карапаксом.

Одностворчатый, не покрывает тело (Facetotecta)

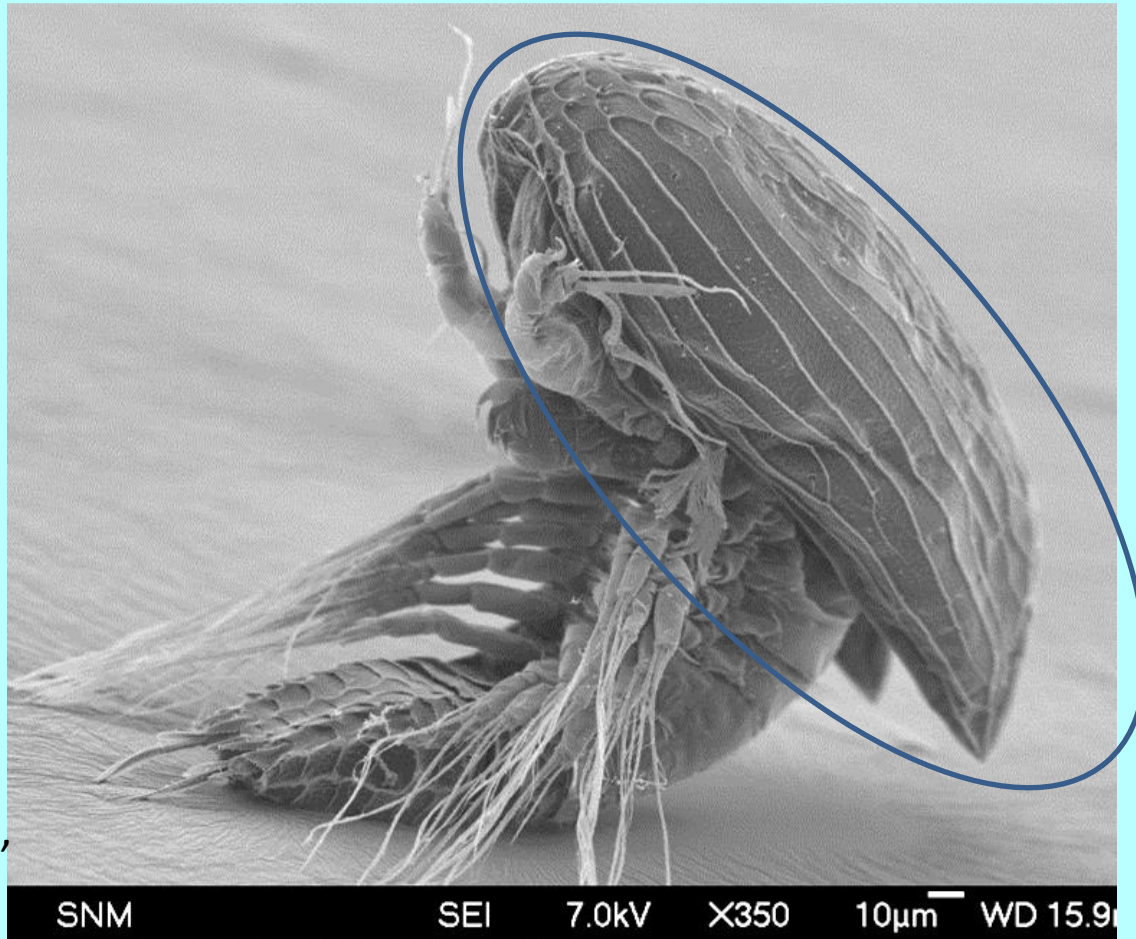
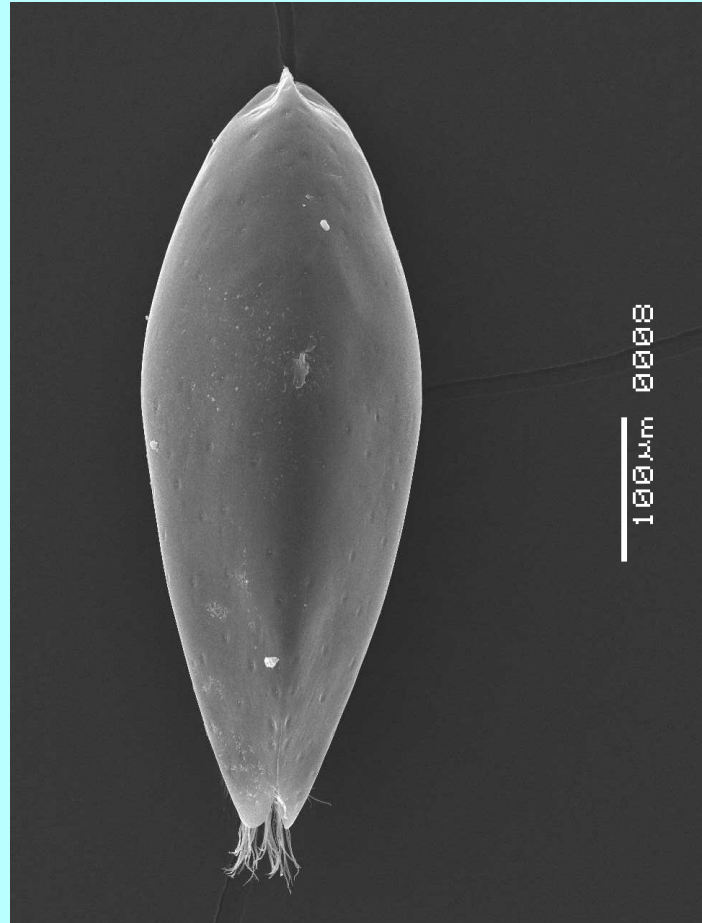
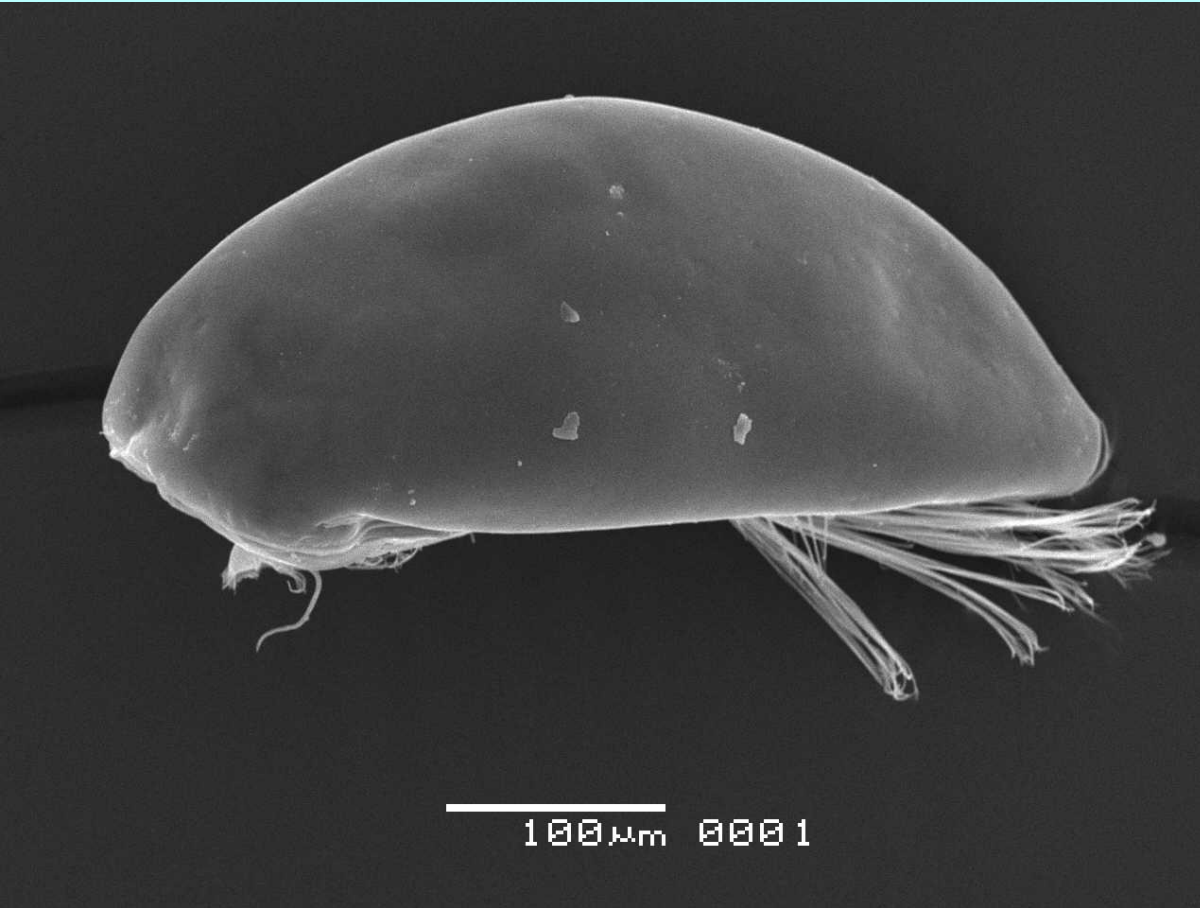
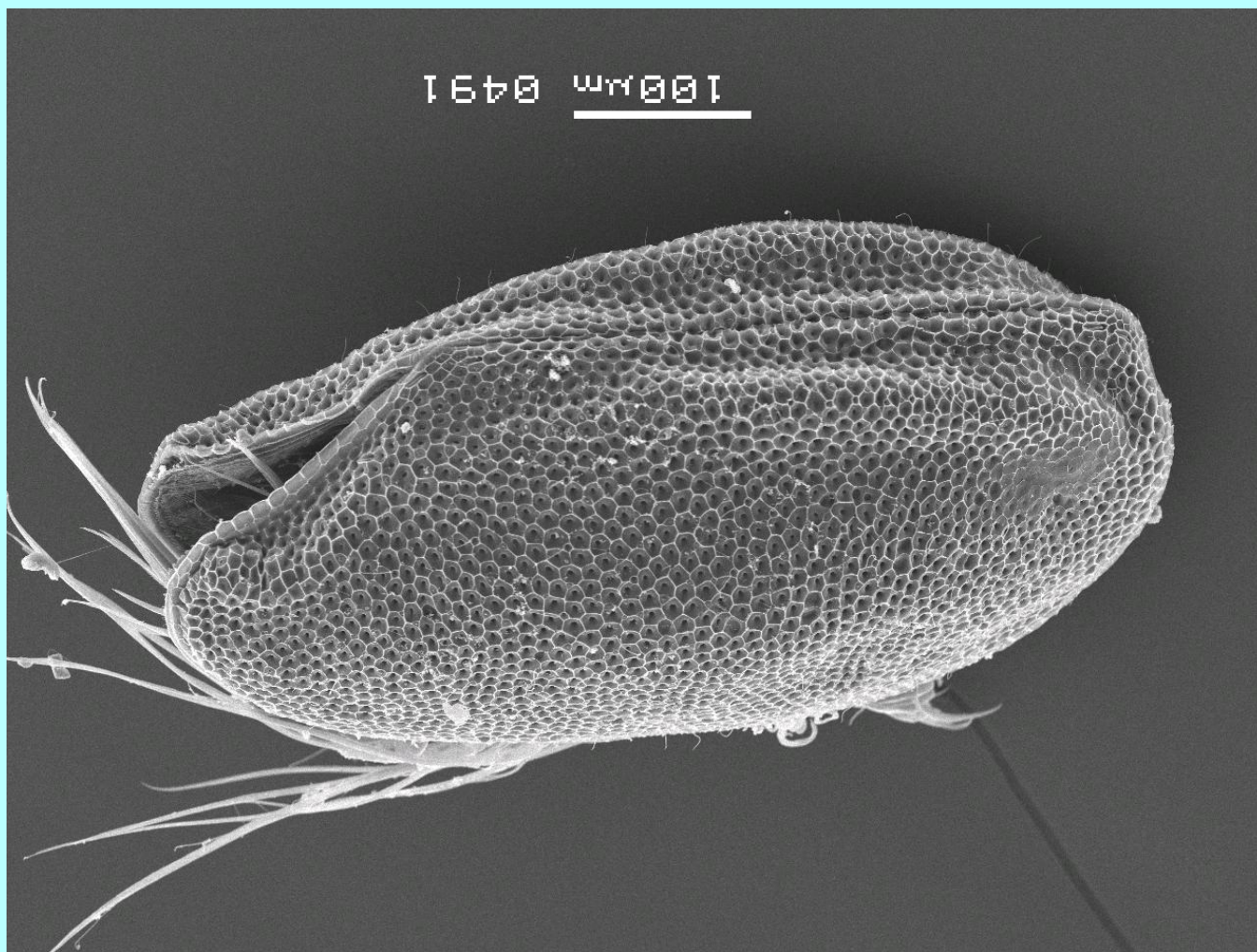


photo of J. Olesen,
unpubl data

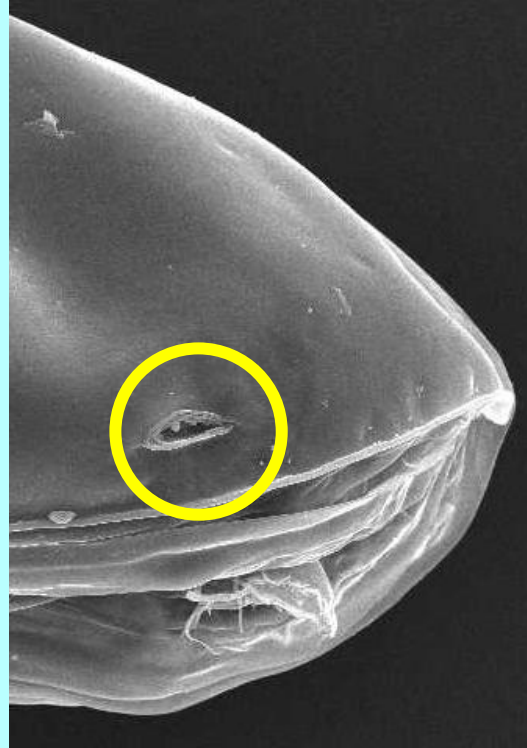
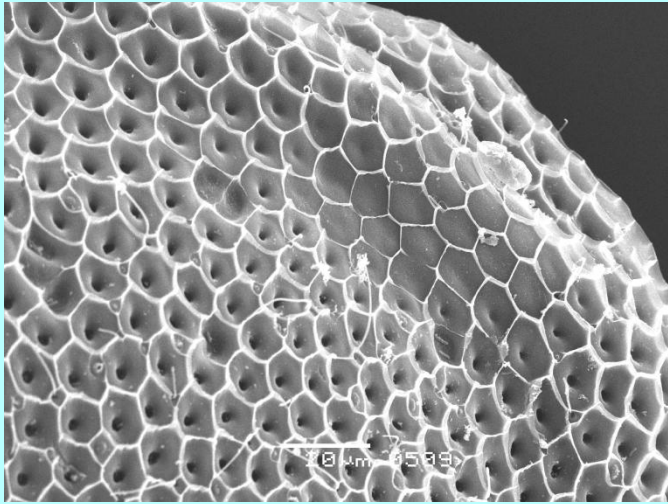
Одностворчатый (согнут вдоль дорсальной линии), покрывает тело личинки - Cirripedia



Двустворчатый, покрывает тело (Ascothoracida)



Карапакс может иметь разную наружную скульптуру: продольные кутикулярные гребни, полигональные ячейки, либо гладкий, нести поры и щетинки. У Cirripedia – большие фронтолатеральные поры.



На дорсальной стороне карапакса расположены 5 пар хемосенсорных структур (2+3) – дериватов науплиальных щетинок – решётчатые органы. Это одна из основных аутапоморфий Thecostraca. Их морфология и число являются важными признаками при реконструкции филогении.

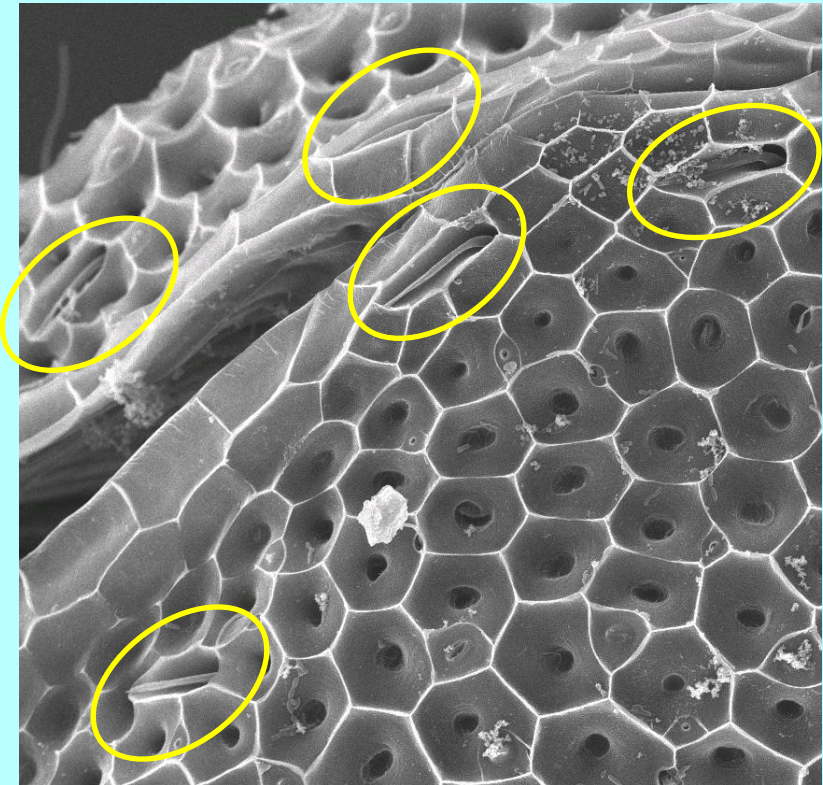


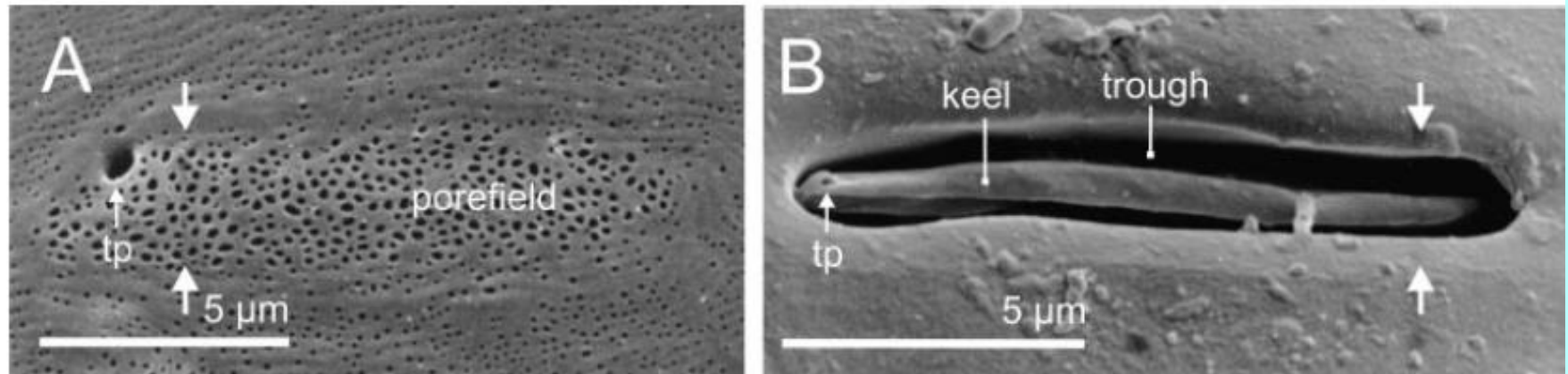
photo of J Hoeg



Изначально (примитивные) решётчатые органы имеют форму кия с терминальной порой в глубоком желобке (Ascothoracida, Facetotecta). У продвинутых Cirripedia (Thoracica, Rhizocerphala) – форма пористого поля. Это два крайних состояния, а между ними масса вариаций в форме и числе.

Lattice organs in y-cyprids of *Facetotecta* • *Høeg and Kolbasov*

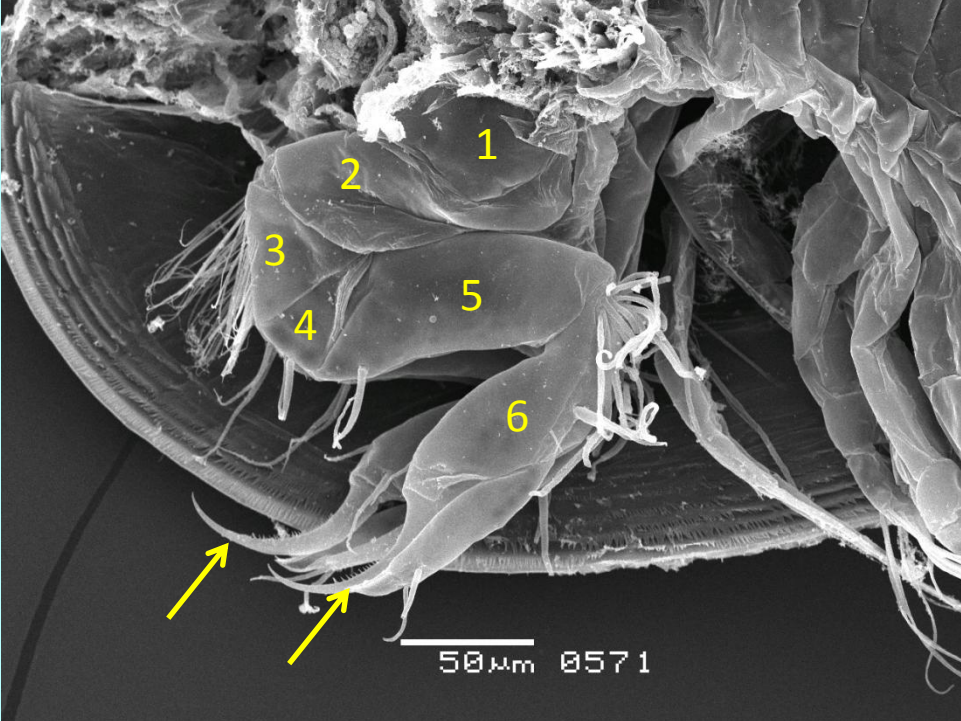
Acta Zoologica (Stockholm) 83: 67–79 (January 2002)



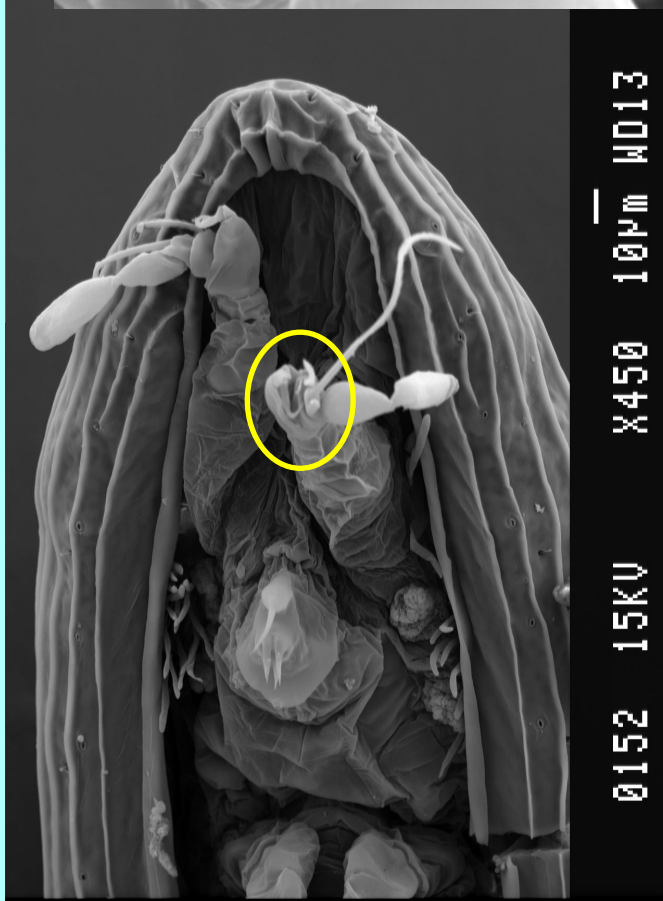
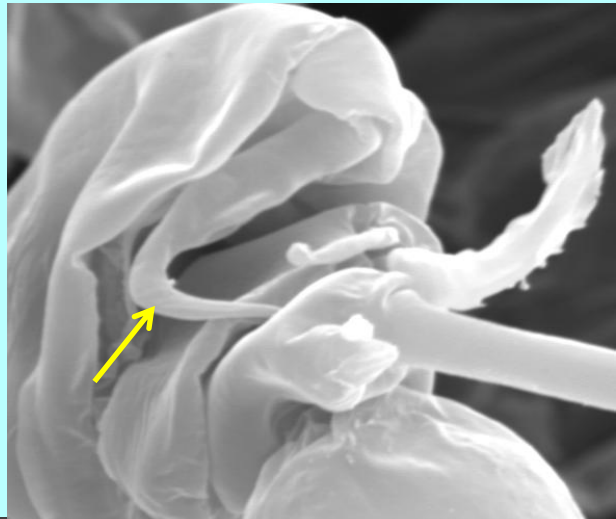
Наличие прикрепительных антеннул – также одна из основных характеристик ципривидных личинок текостраков.

У Ascothoracida и Facetotecta они хватательные, с крюками (subchela), число сегментов может быть разным в зависимости от группы (от 6 до 4).

Механическая фиксация на хозяине



Ascothoracida



F A C E T O T E C T A

У циприсов Cirripedia a1 всегда 4х сегментные, на 3м сегменте – прикрепительный диск, а сбоку маленький 4й с сенсиллами. Крепящий цемент (цементные железы) выделяется на прикрепительном диске. Нет крючков для механической фиксации, м.б. поэтому предпочитают оседать на относительно твёрдые субстраты

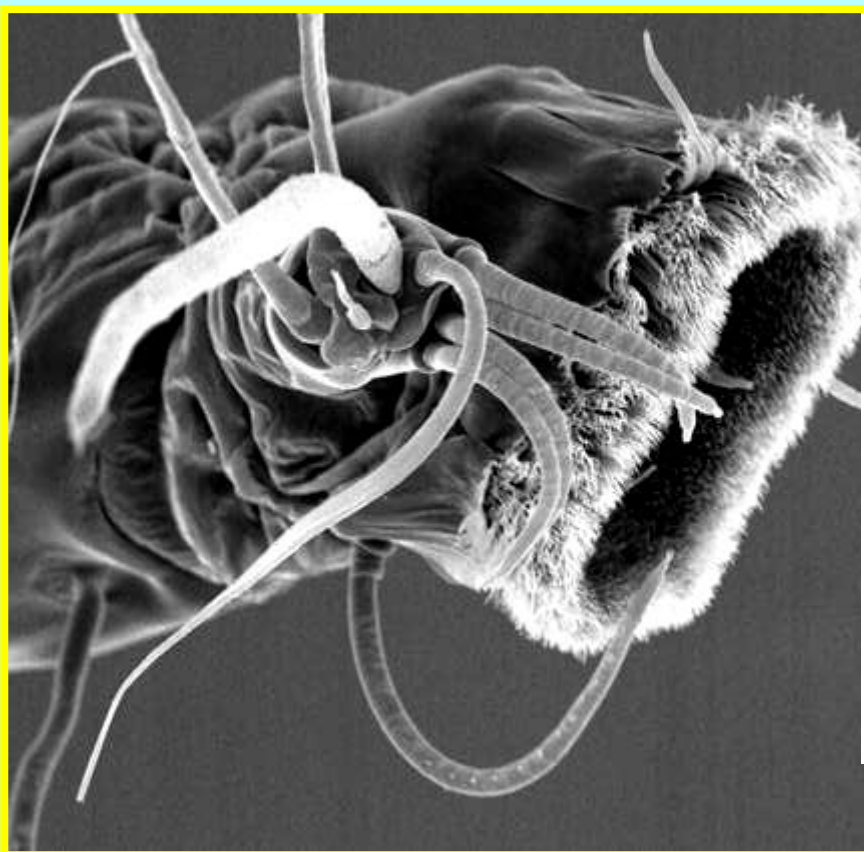
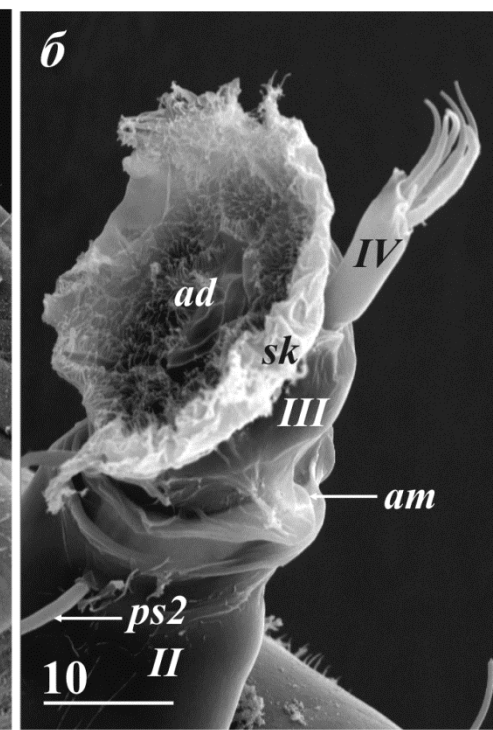
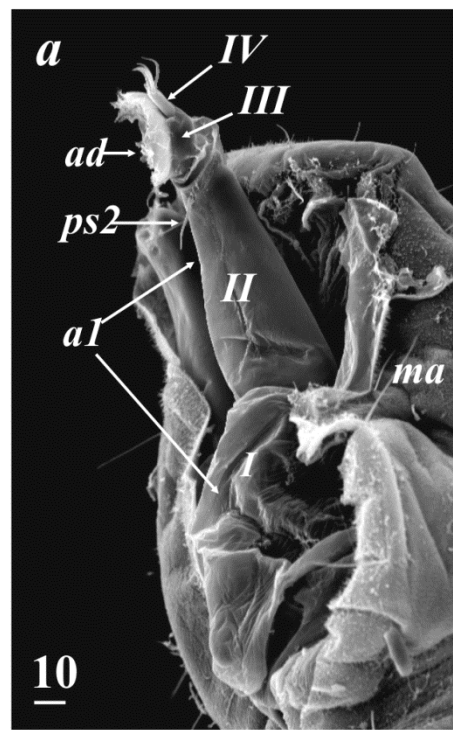


photo of J. Hoeg



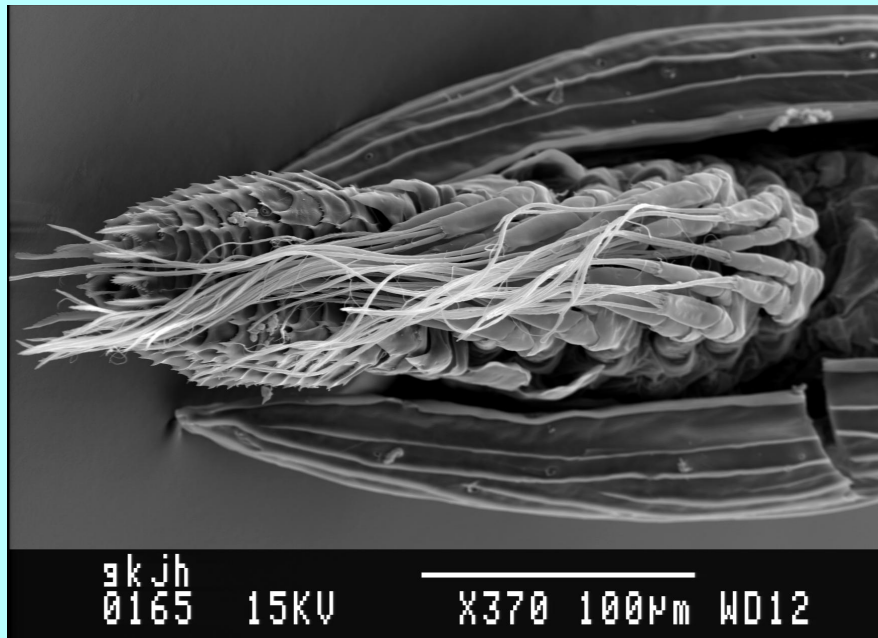
Морфология антеннул (сегментация, число и строение сенсилл и придатков) – важные систематические признаки, используемые для филогении.

Кроме того, ципривидные личинки текостраков несут 6 пар плавательных двуветвистых
торакоподов

Cirripedia



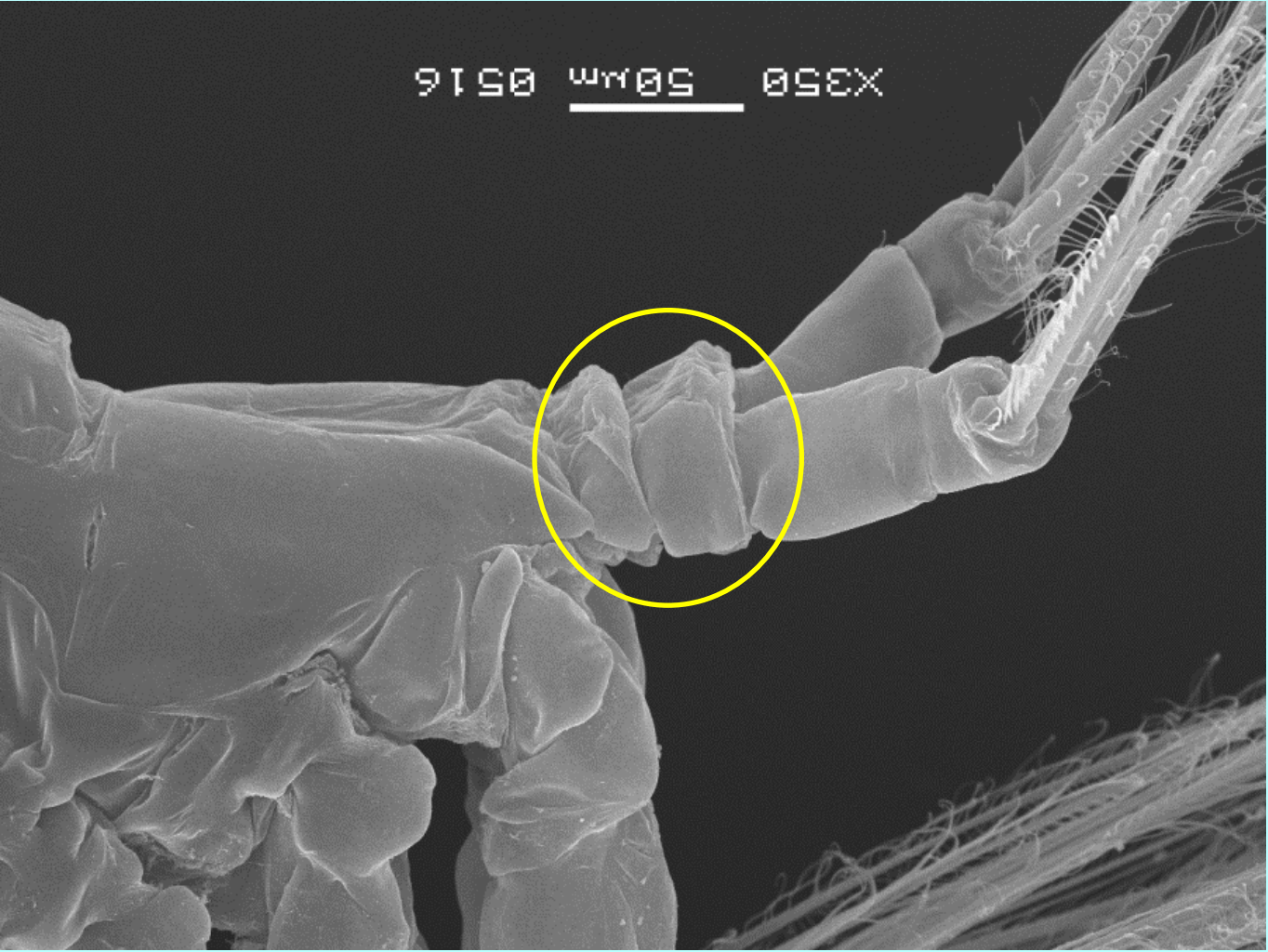
Facetotecta



Ascothoracida



Если у Facetotecta и Ascothoracida – хорошо развитый, сегментированный абдомен, то у Cirripedia он рудиментарен

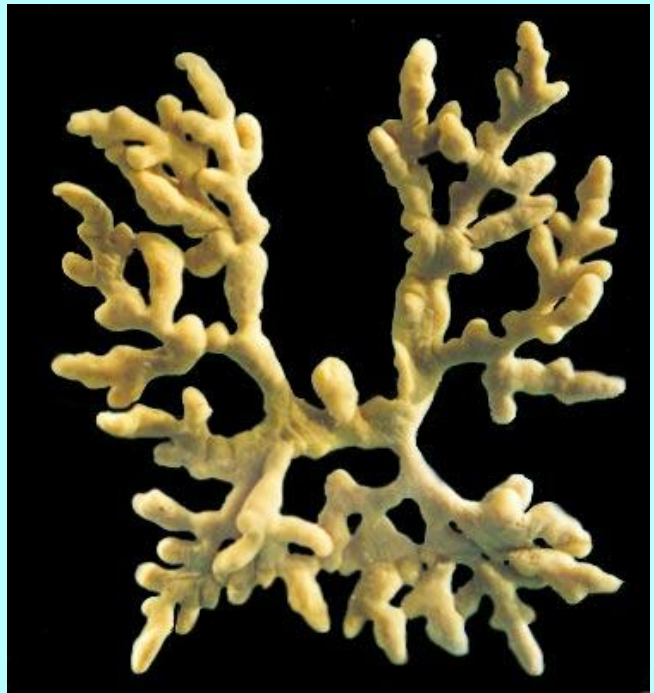


Взрослые стадии Thecostraca очень часто видоизменены сидячим, эпибионтным и паразитическим образом жизни. Затруднительно использовать их признаки для реконструкции филогении и эволюции. Выход – исследование циприсовидных личинок, обладающих нормальными артроподиальными признаками

Ascothoracida

Dendrogastrida

Laurida



Cirripedia

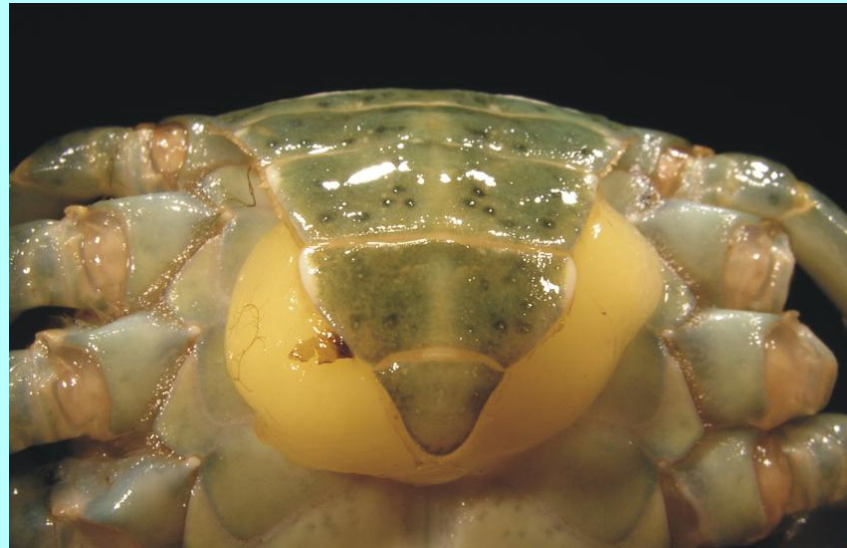
Acrothoracica



Thoracica

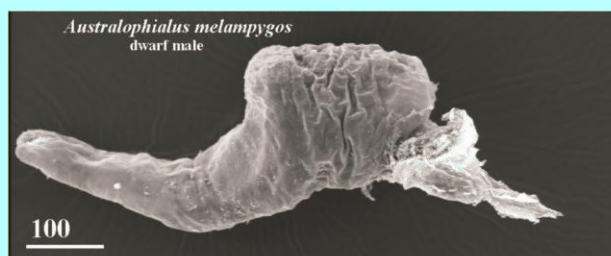
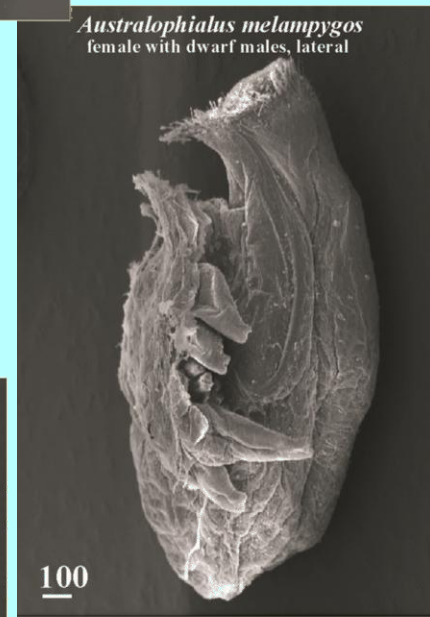
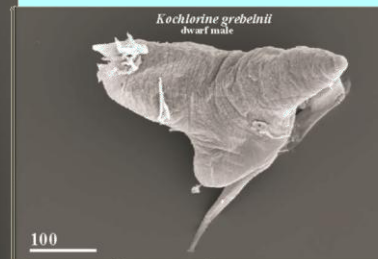
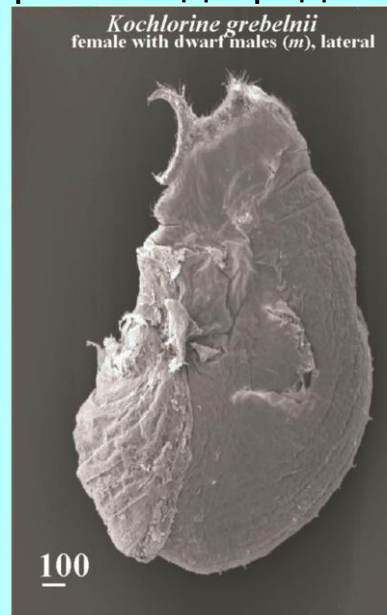


Rhizocephala (photo of J.Hoeg)



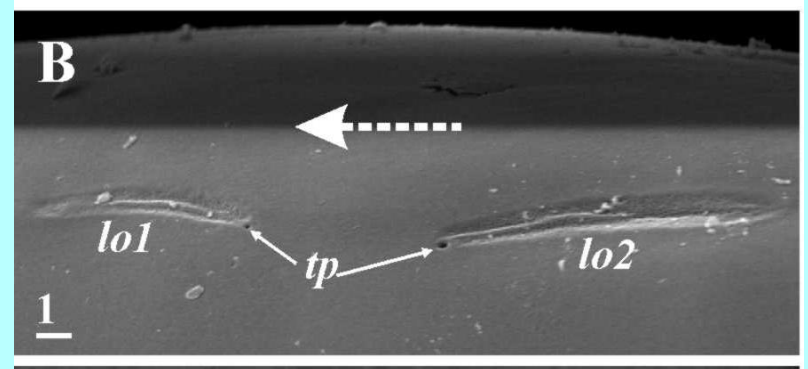
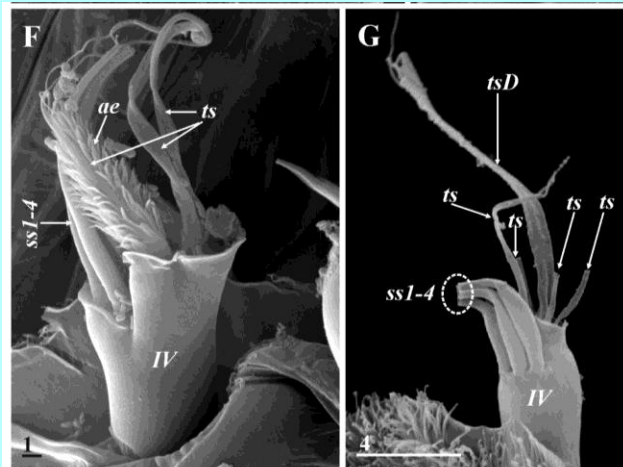
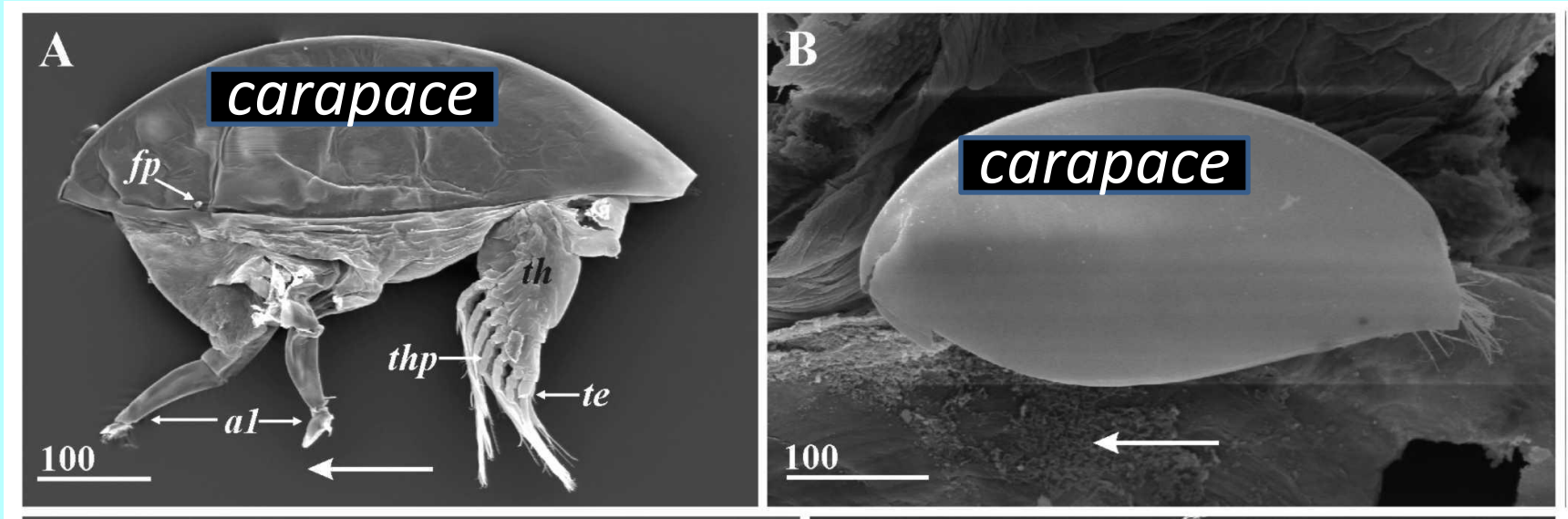
Наши исследования морфологии циприсовидных личинок помогли нам в решении ряда вопросов:

Удалось реконструировать филогению сверлящих Cirripedia надотряда Acrothoracica и создать новую систему (два новых отряда)



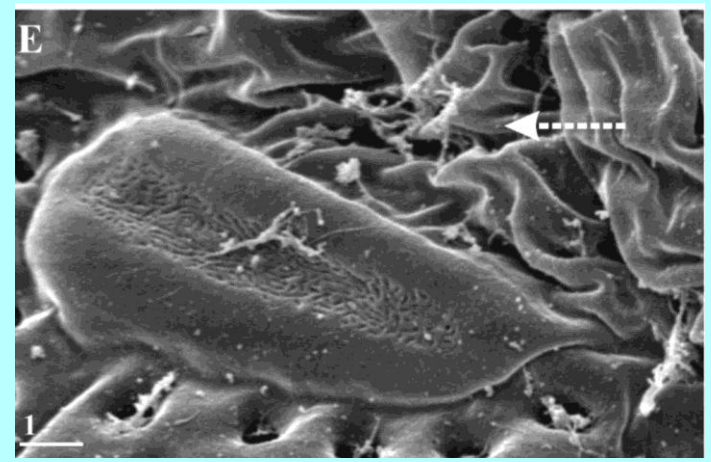
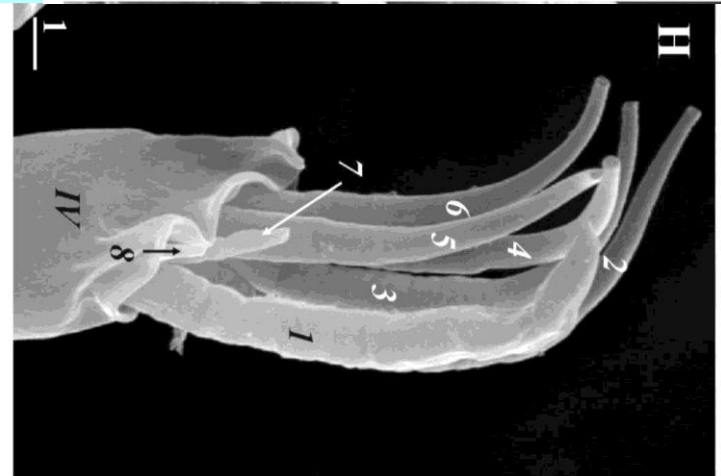
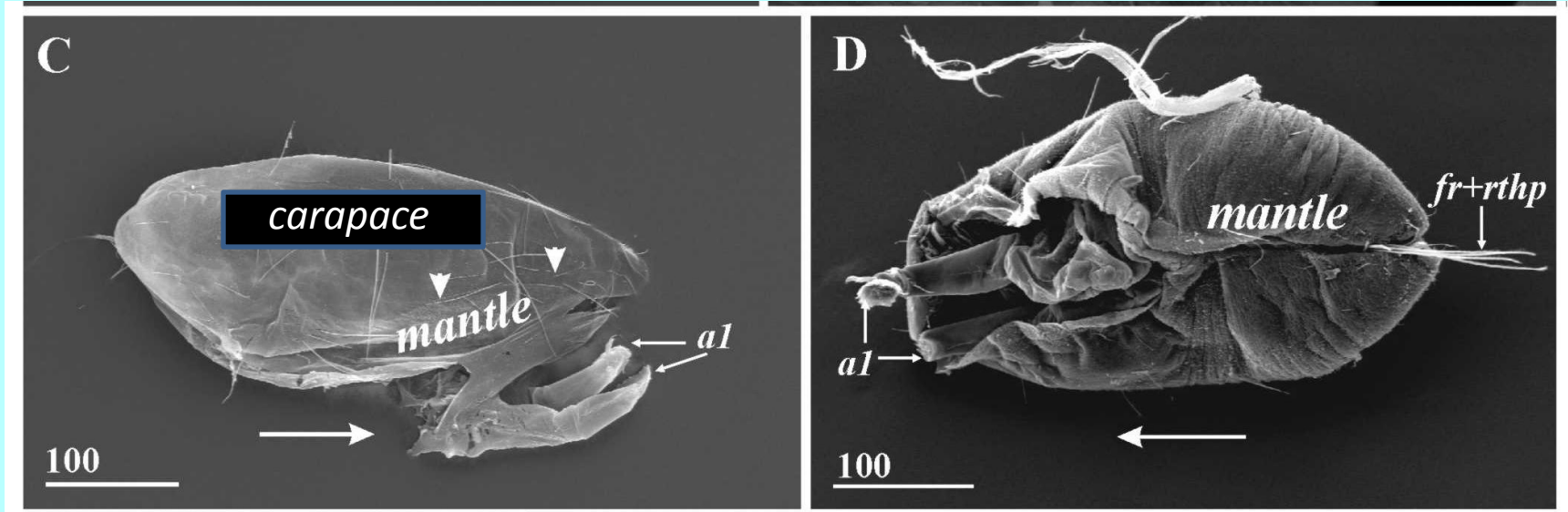
Раздельнополые, лишены домика, карликовые самцы, сверлят норки в известковых субстратах (моллюски, кораллы и т.д.). Старая систематика – на признаках самок (наличие – отсутствие ануса)

Изучив морфологию (ультраструктуру) ципривидных личинок *Acrothoracica* – оказывается формируют 2 чётких морфогруппы:
 1 – веретеновидный карапакс, покрывает тело, решётчатые органы с терминальной порой, без кутикулярного валика, 4й сегмент а1 с терминальными и субтерминальными щетинками, имеются 6 пар развитых торакоподов.



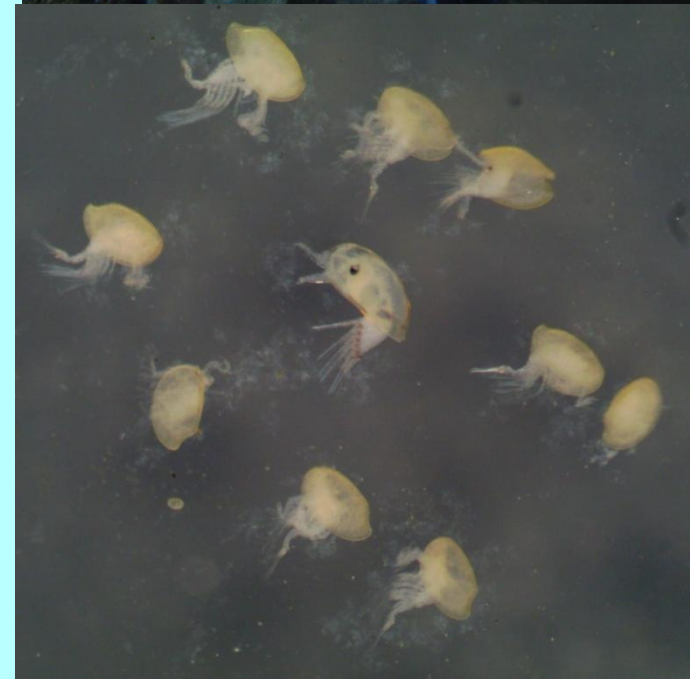
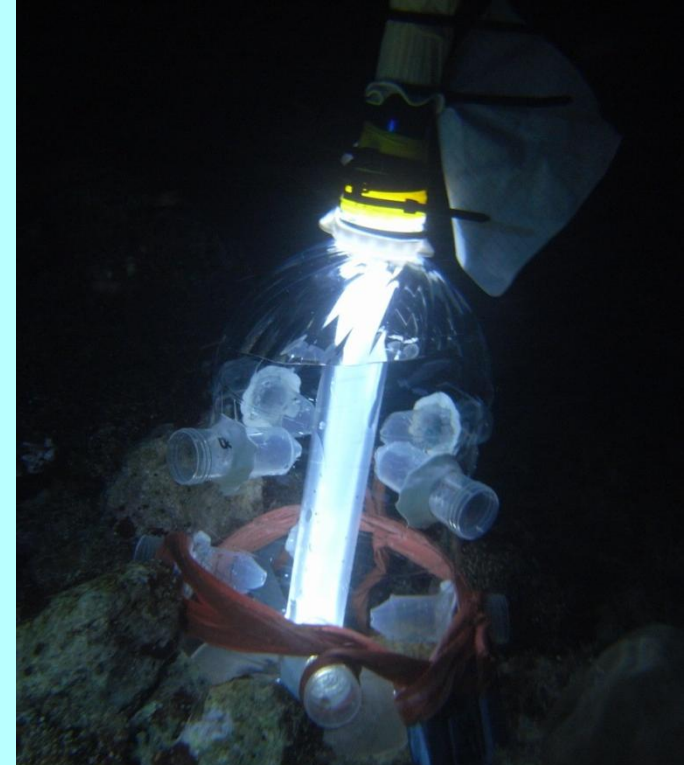
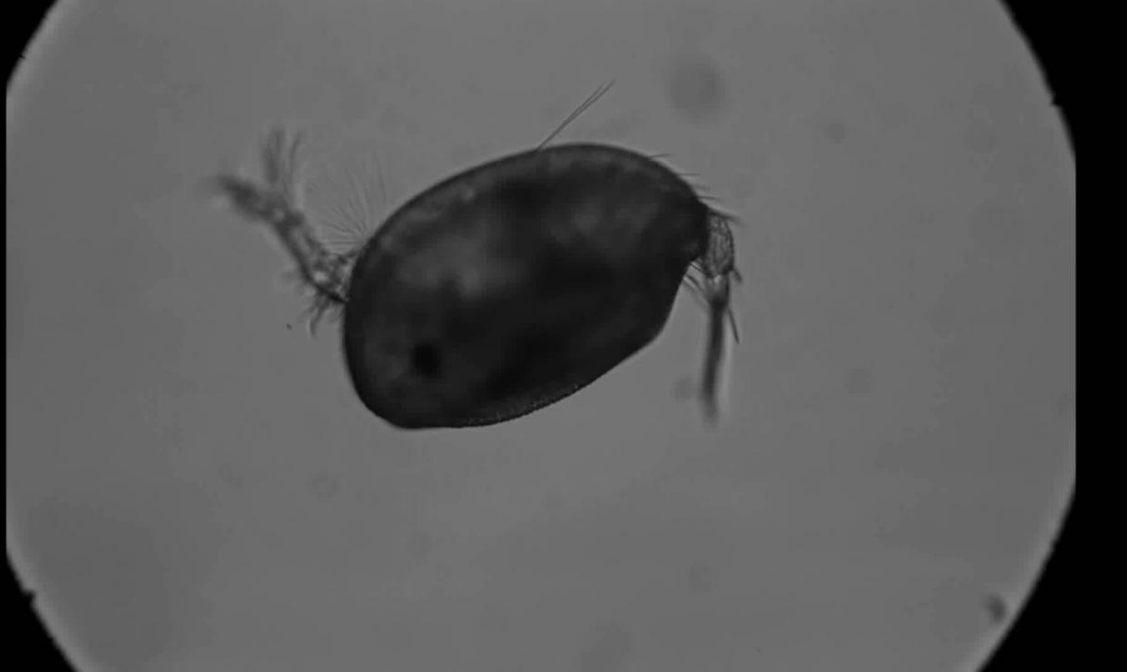
2 – карапакс не покрывает тело, решётчатые органы без терминальной поры, с кутикулярным валиком, 4й сегмент а1 только с терминальными щетинками, торакс и торакоподы рудиментарны.

Эти исследования легли в основу новой филогении – 2 новых отряда, подтверждены молекулярной филогенией.



Последние годы наши усилия концентрируются на двух интересных паразитических группах ракообразных

1. Ascothoracida – паразиты книдарий и иглокожих
2. Facetotecta – паразиты каких-то животных (взрослые стадии неизвестны), но есть многочисленные личинки

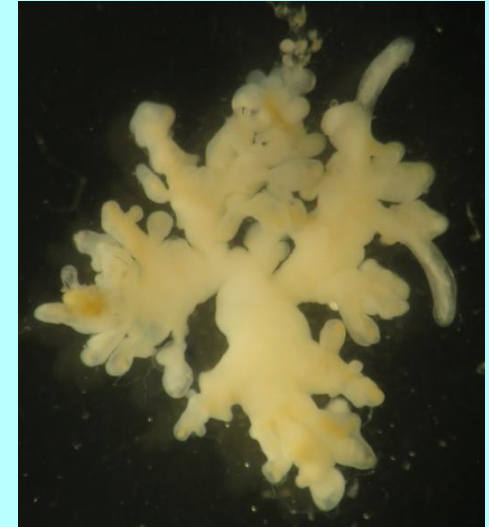
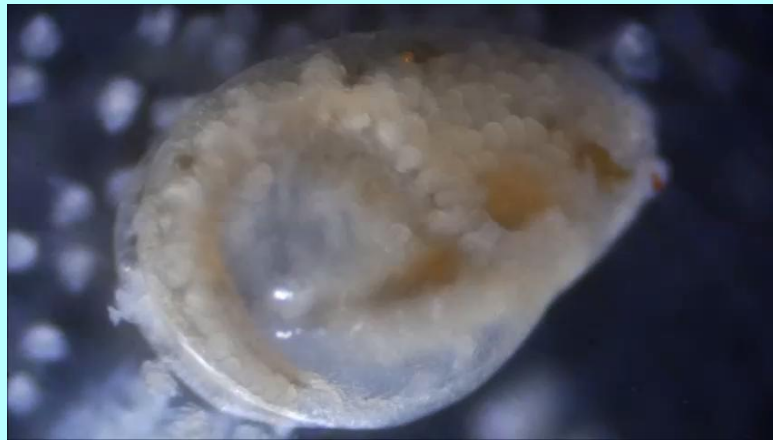


Мешкогудые ракообразные *Ascothoracida* - малоизученные удачливые паразиты книдарий и иглокожих. Отряды: *Laurida* (кораллы, 1 род – морские лилии) и *Dendrogastriida* – иглокожие.

Dendrogaster – целом морских звёзд



Ascothorax – бурсы офиур



Vaccalareus – полипы зоантарий

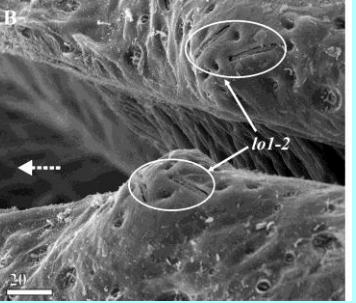
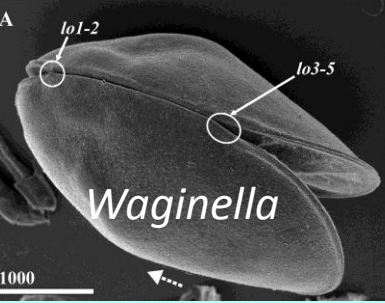
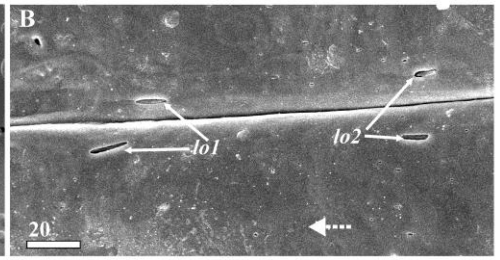
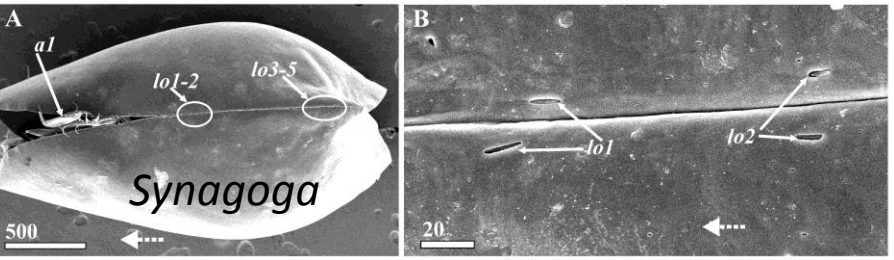
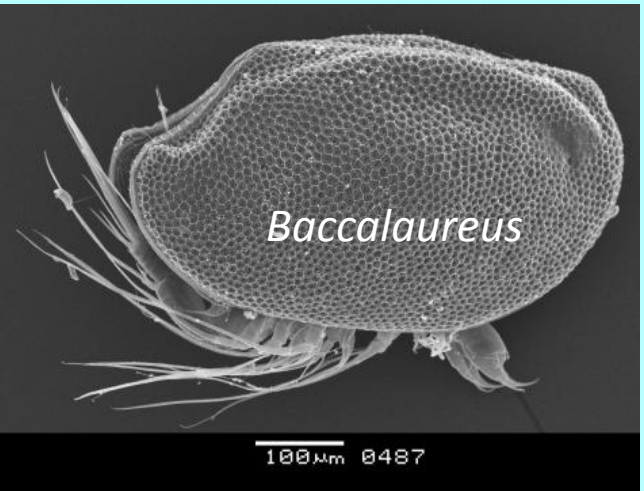


Sesillologoga,
Synagoga –
примитивные
паразиты,
антипатарии

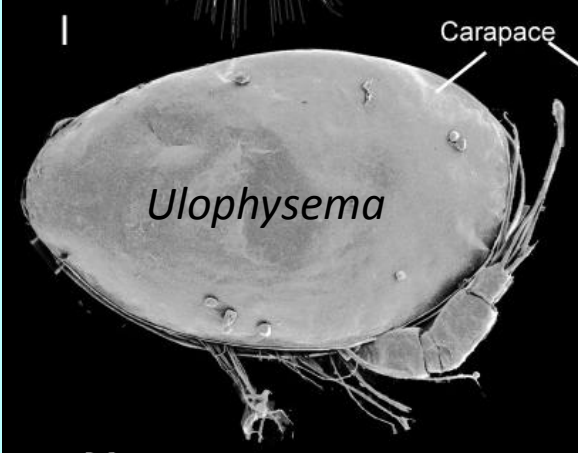


Была детально исследована морфология ципривидных личинок *Ascothoracida* (обоих отрядов) и карликовых самцов, сохраняющих личиночные признаки. Наибольший интерес представляют число и морфология решётчатые органов

Laurida



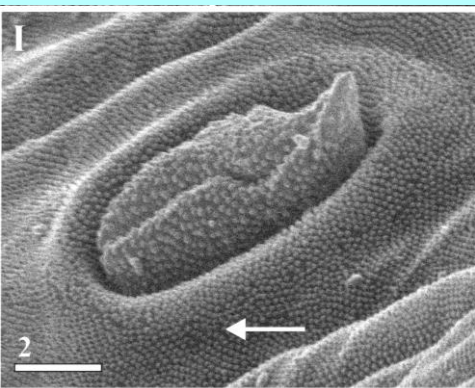
Dendrogastrida



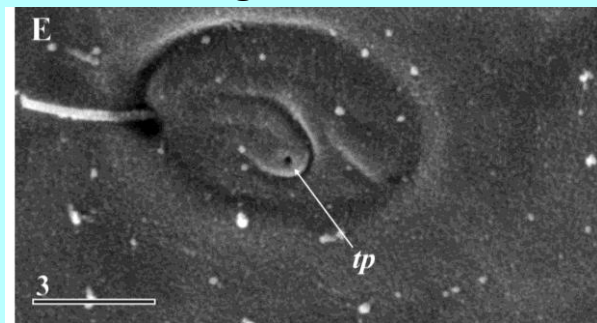
Показано: все представители отряда Dendrogastrida – паразиты иглокожих имеют 4 (5 редуцирована) пар модифицированных р.о. В то время, как все Laurida – 5 пар примитивных килевидных р.о. Но есть нюансы. Всё же 1 род денрагастрид *Ulophysema* (н.м. ежи) имеет 5 пар килевидных р.о., как лауриды. А единственный род лаурид с иглокожих (м лилии) *Waginella* имеет 5 типичных пар лауридных р.о. О чём это может говорить?

Dendrogastrida

Ascothorax

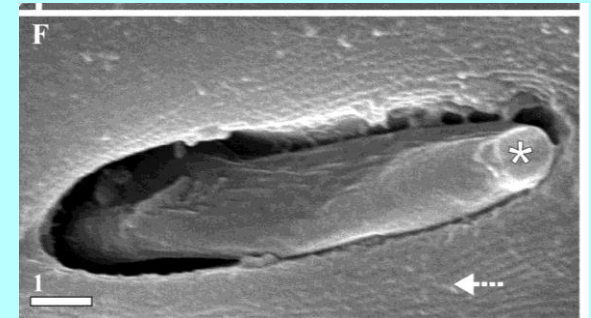


Dendrogaster

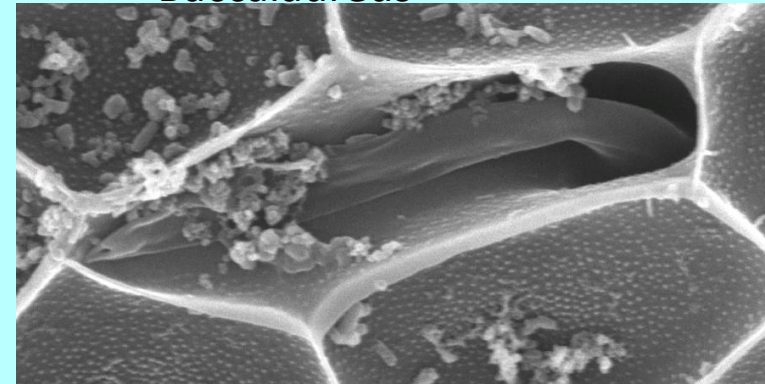


Laurida

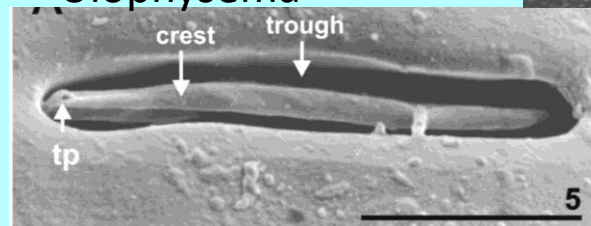
Synagoga+Waginella



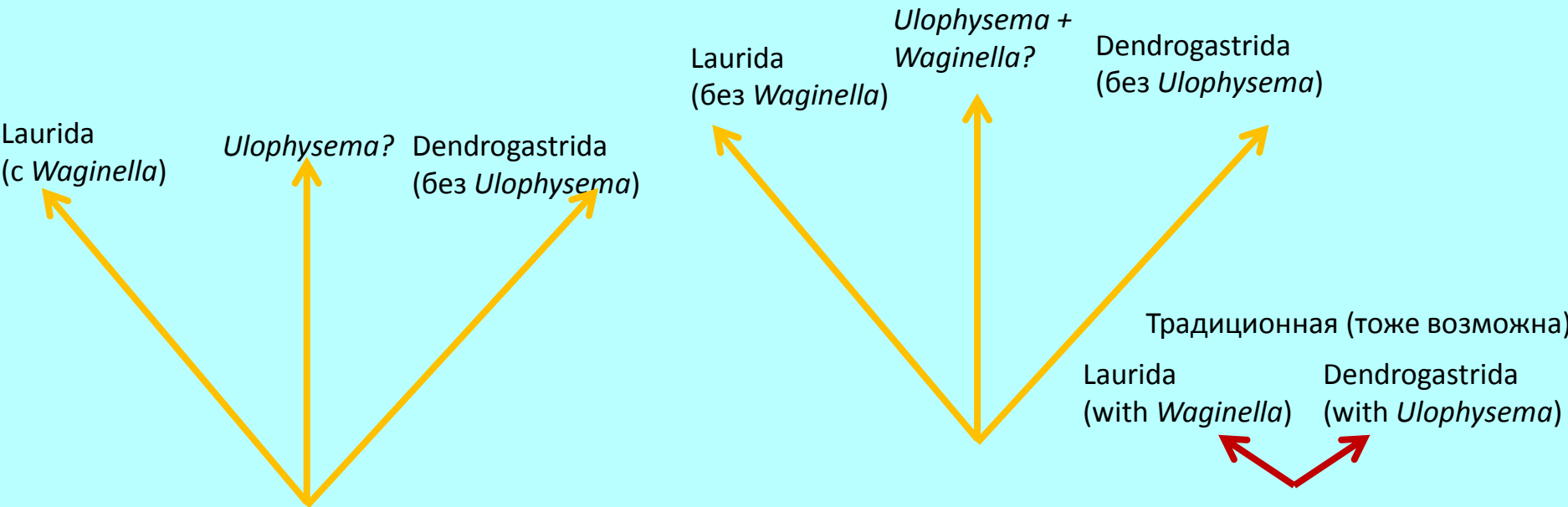
Baccalaureus



Ulophysema



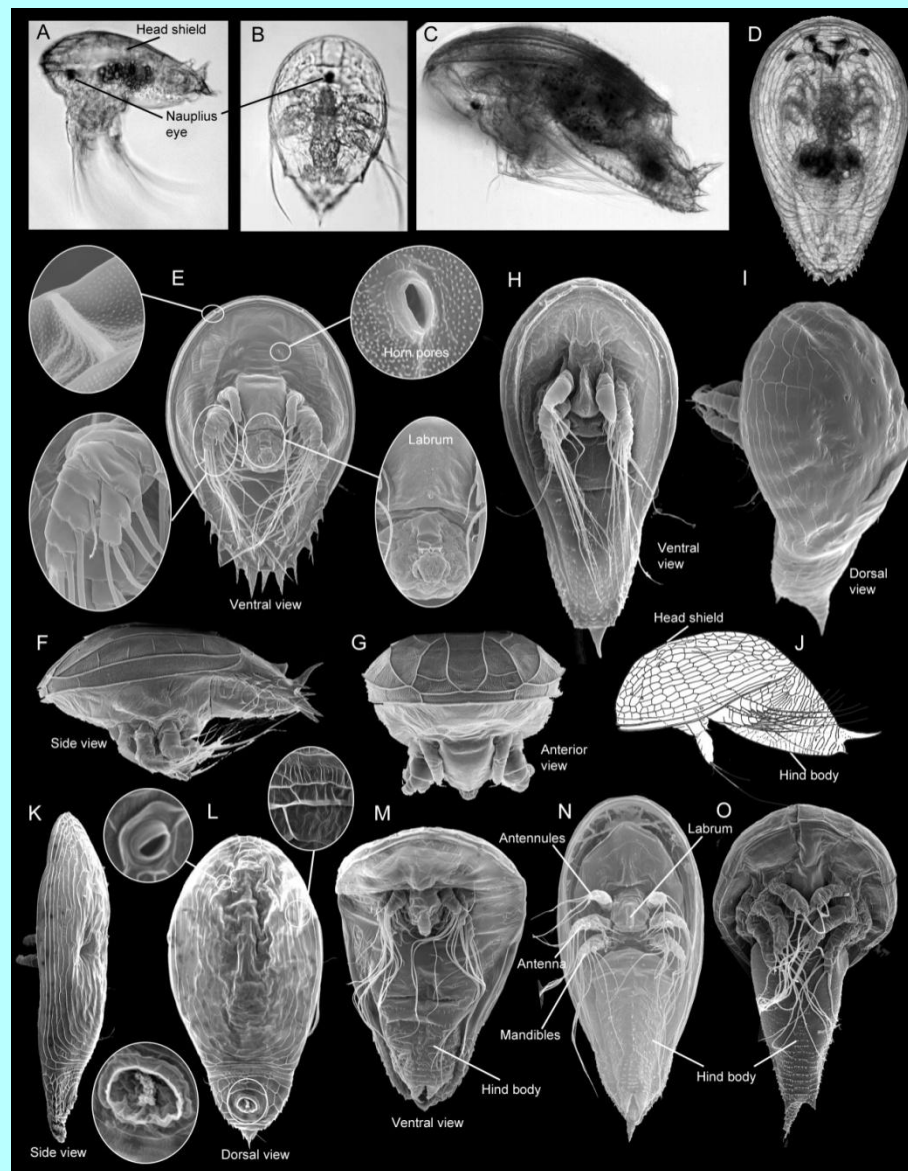
1. Морфология и число р. о. могут свидетельствовать против монофилии отряда Dendrogastrida (исключается *Ulophysema*), т.к. остальные имеют 4 пары модифицированных р.о.
2. Примитивный род *Waginella* (единственный из Laurida паразитирующий на иглокожих), также как и остальные лауриды и «дендрогастридная» *Ulophysema*, обладает 5 парами р.о. примитивного строения, представляющих симплезиоморфию.
3. *Waginella* не образует монофилум с Dendrogastrida (4 пары р.о.). Может располагаться в основании клады Laurida или образовывать отдельную кладу с *Ulophysema*.
4. Филогения и систематика Ascothoracida должна быть изучена с помощью морфологического и молекулярного анализов.



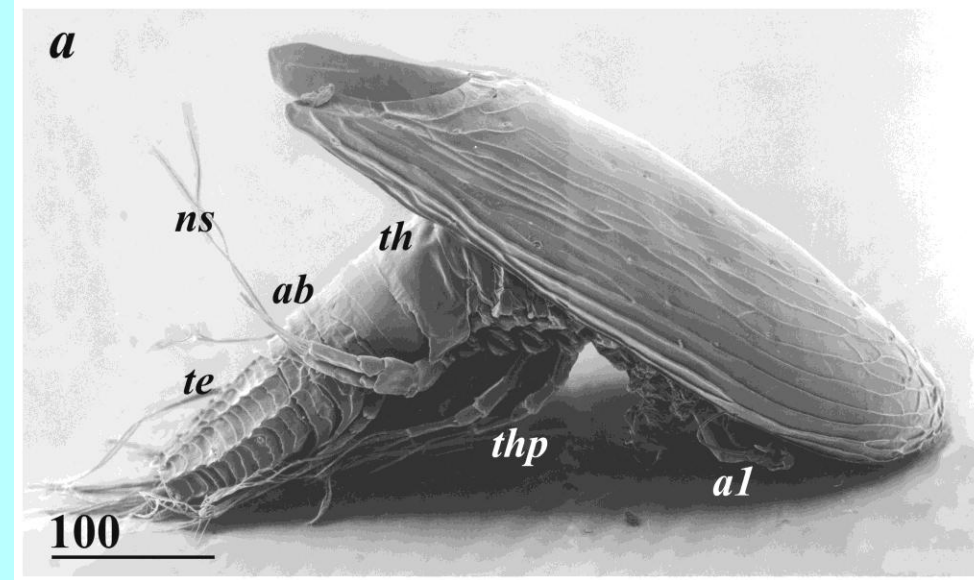
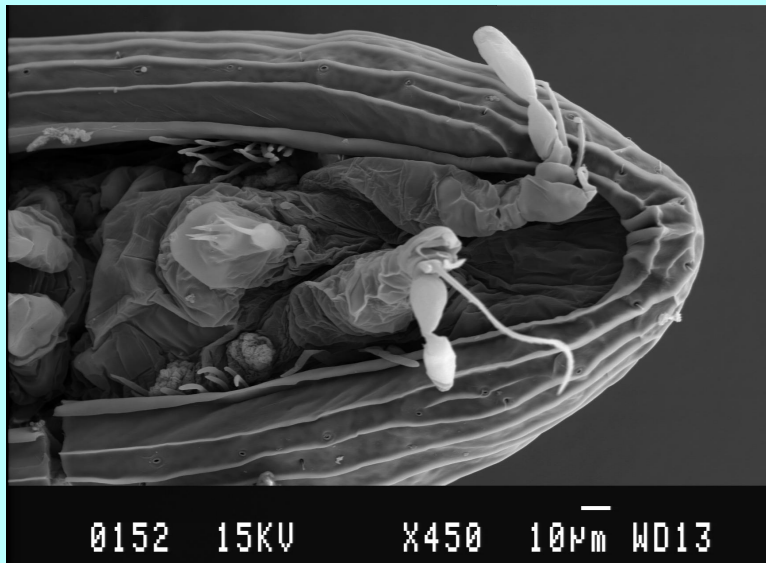
Очень интересна ситуация с ракообразными Facetotecta. Последняя группа Crustacea, для которых неизвестны взрослые стадии. Описаны более 100 лет назад. Находят везде в планктоне, где ищут – всесветные. В тропиках – массовые формы (Тайвань), единичны в холодных водах (Белое море). Несмотря на биоразнообразие – всего 7 валидных видов, 1 род – ревизия систематики и филогении

Поиск возможных хозяев и взрослых стадий (Белое море хорошо тем, что круг возможных хозяев очень узок).

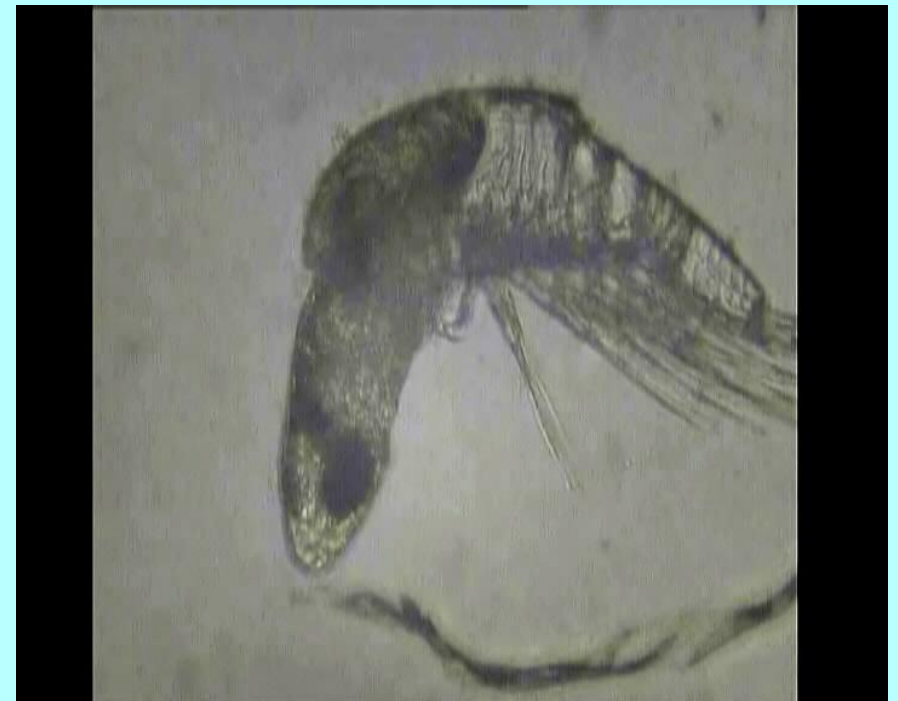
From Glenner et al. 2008



У-циприс – последняя известная личиночная стадия фасетотект.
Одностворчатый карапакс,
прикрепительные антеннулы, 6 пар
плавательных грудных конечностей,
развитый сегментированный абдомен.
Крючья на a1 и lb – паразиты (фиксация)

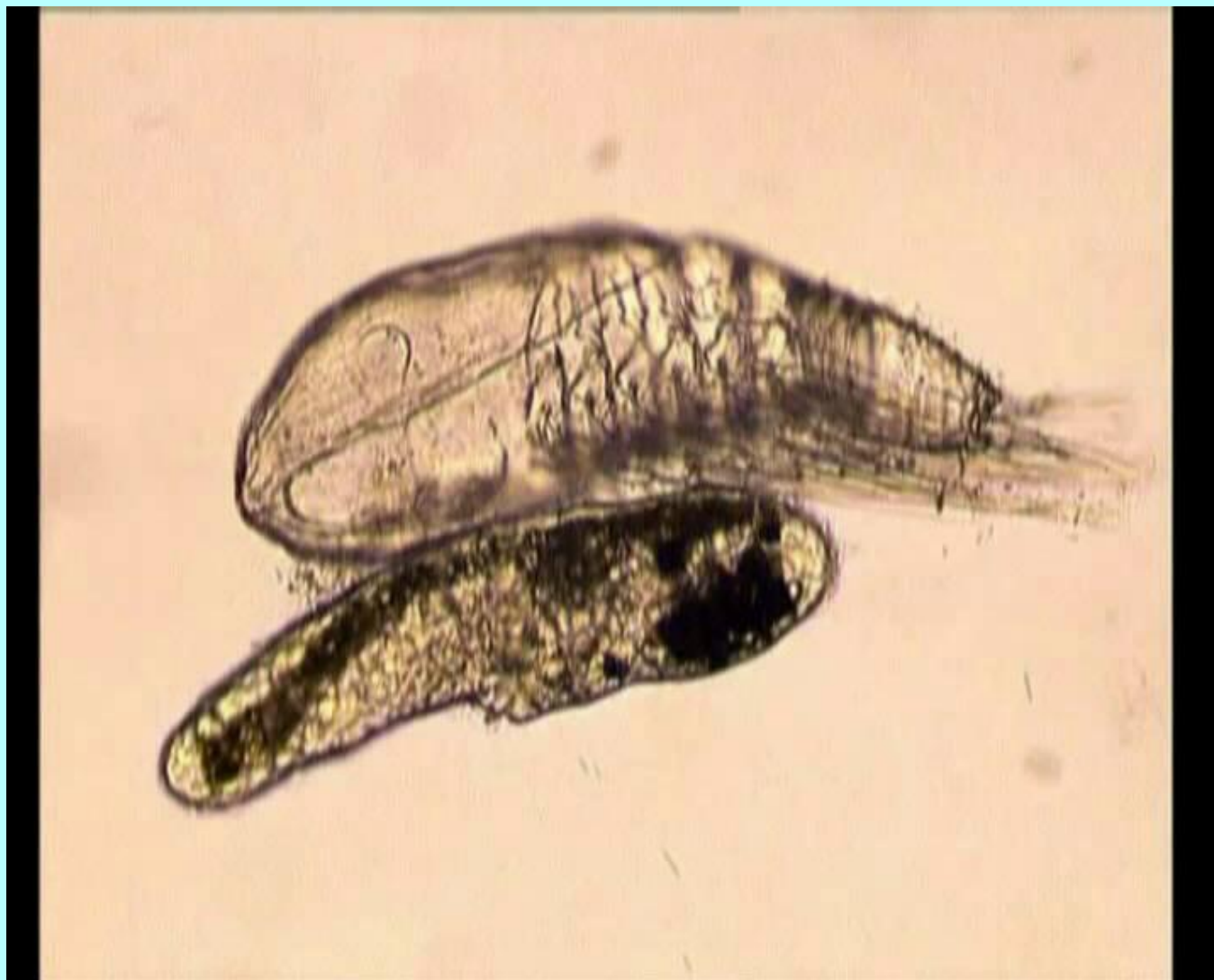


From Glenner et al., 2008



Гормоном линьки ракообразных (20-Hydroхуесcdysone) удалось инициировать линьку У-циприса. Из него выходит червеобразный организм, лишенный конечностей и сегментированного тела, названный 'Ypsigon'

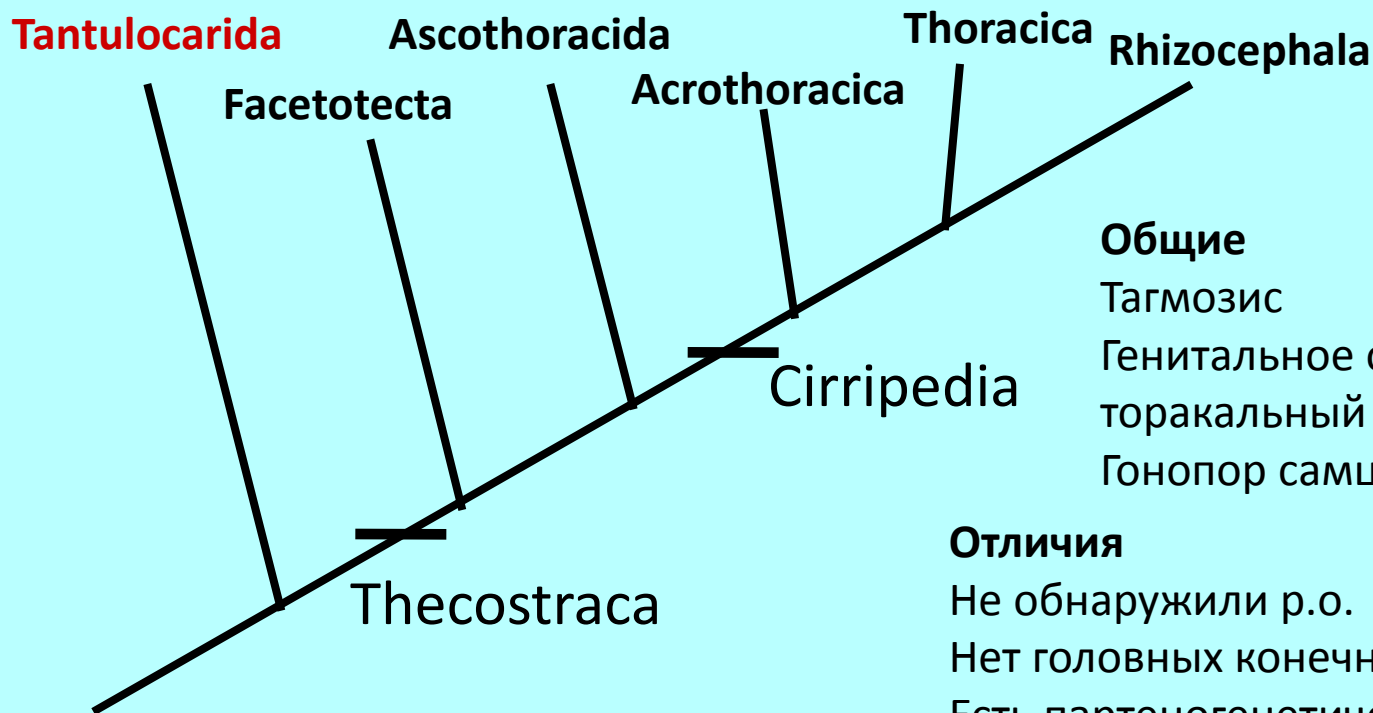
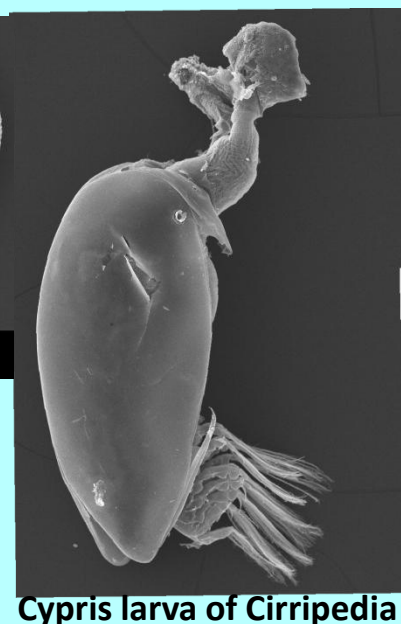
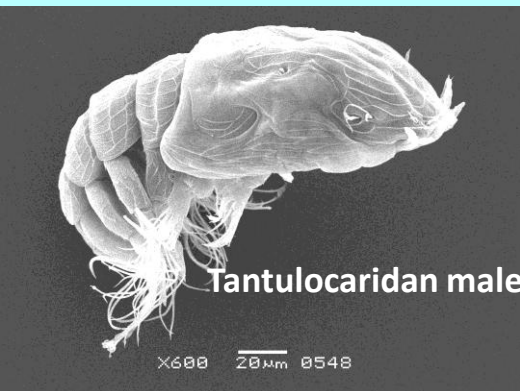
от циприсовидной личинки у ипсигона остаются только сложные фасетчатые глаза, да и те скоро дегенерируют . Строение ипсигона – эндопаразитизм (это плохо).



From Glenner
et al. 2008

Создана международная команда, которая проводит всесторонние исследования Facetotecta на Тайване, Белом море и Японии.

В последнюю декаду – интенсивные исследования Tantulocarida, как предполагаемого сестринского таксона Thecostraca. Неизвестны: анатомия, филогения, нет молекулярных данных, плохо изучена наружная морфология



Общие

Тагмозис

Генитальное отверстие самки – 1й торакальный сомит

Гонопор самца -7й туловищный сомит

Отличия

Не обнаружили р.о.

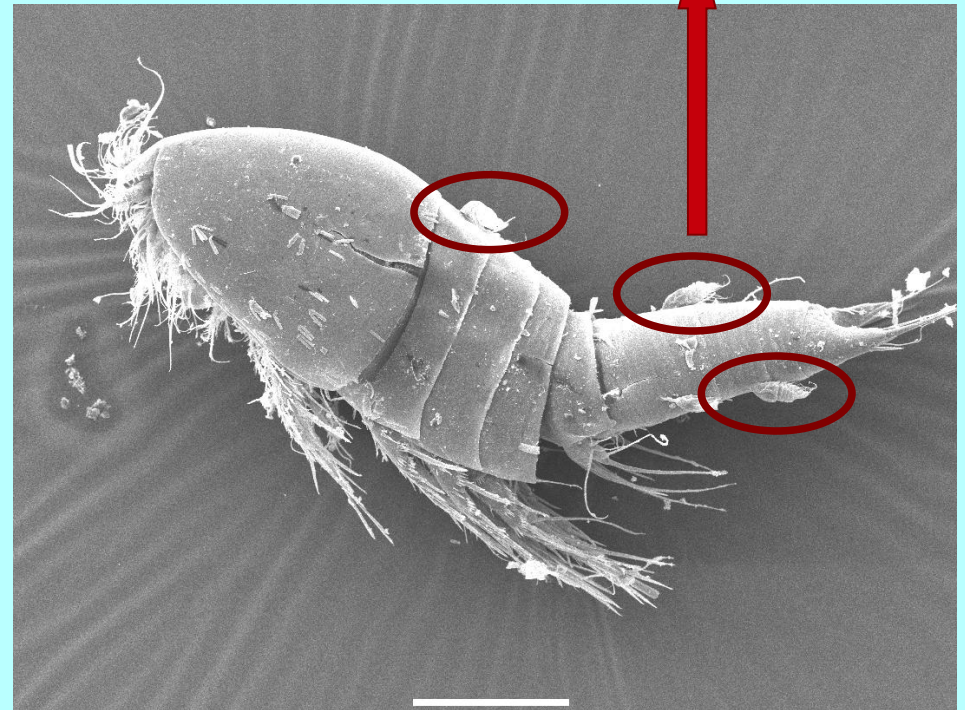
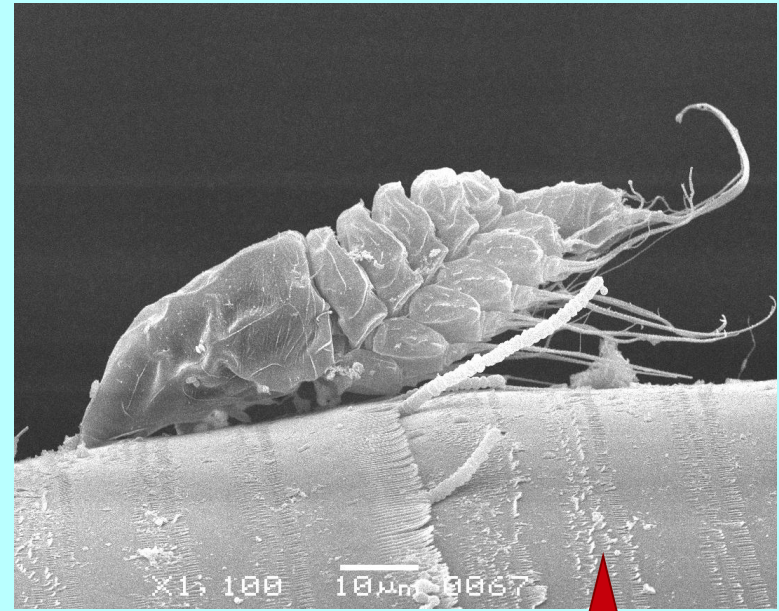
Нет головных конечностей (a1 рудиментарны)

Есть партеногенетическая фаза

Кто такие?

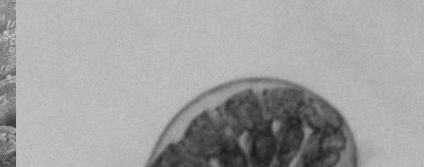
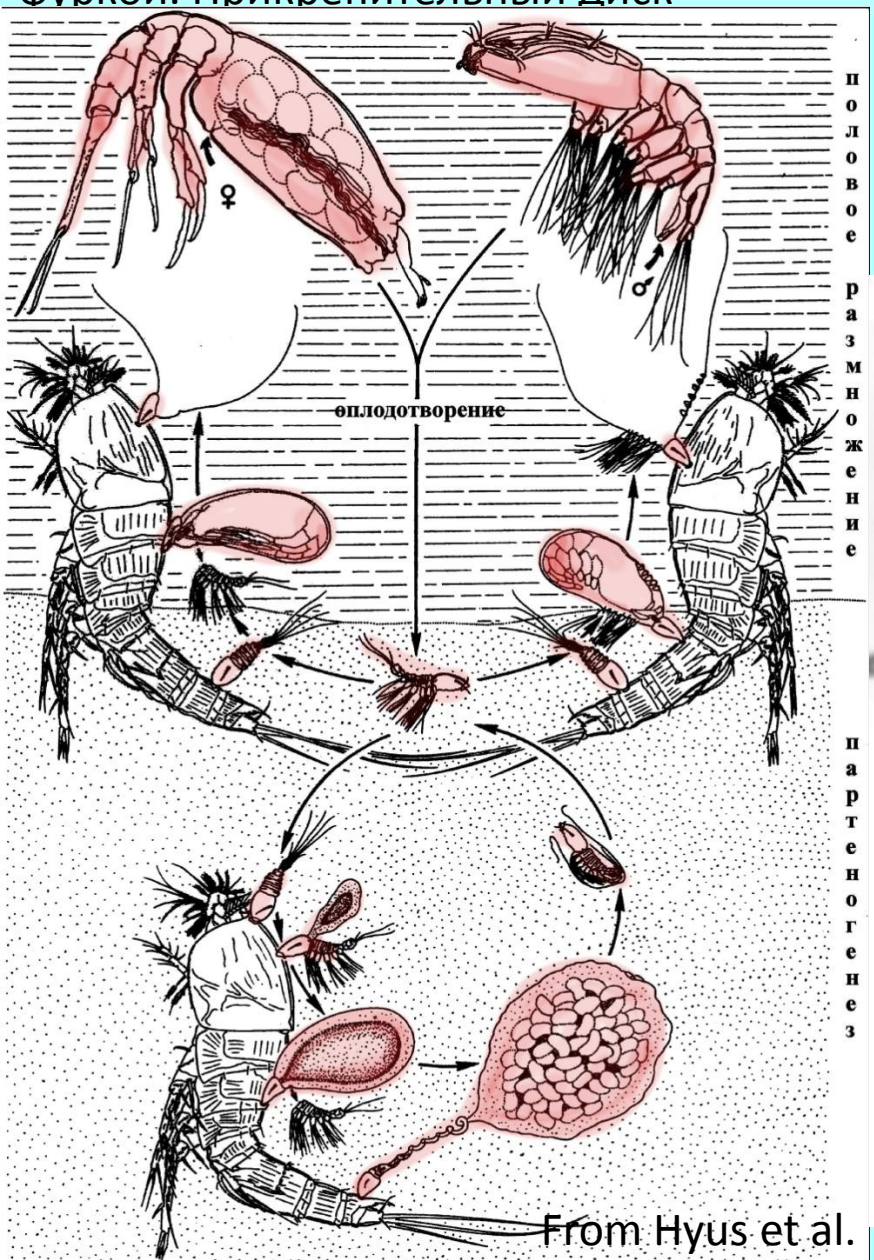
Очень мелкие (70-500 μm) эктопаразиты других ракообразных (копеподы, танаиды, изоподы, остракоды, амфиподы, кумовые).

Описаны всего 36 видов

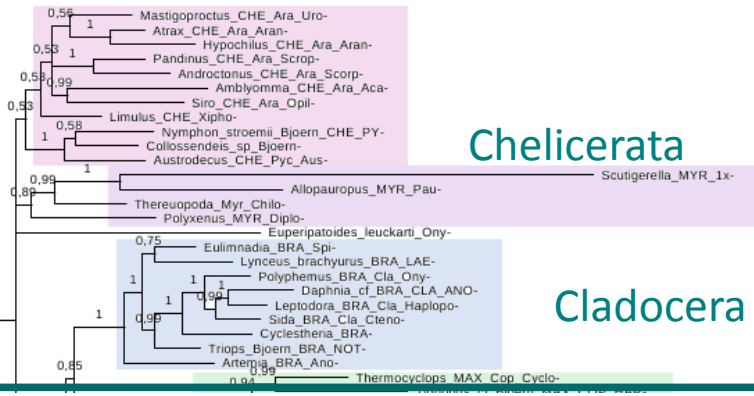


Жизненный цикл – чередование половой и партеногенетической фаз. Свободноплавающая личинка – тантулюс: цефалон со стилетом, торакс с торакоподами (6) и абдомен (2) с фуркой. Прикрепительный диск

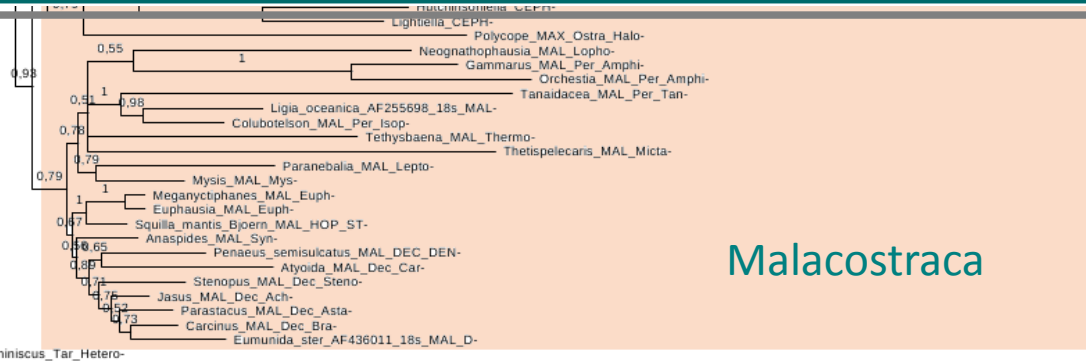
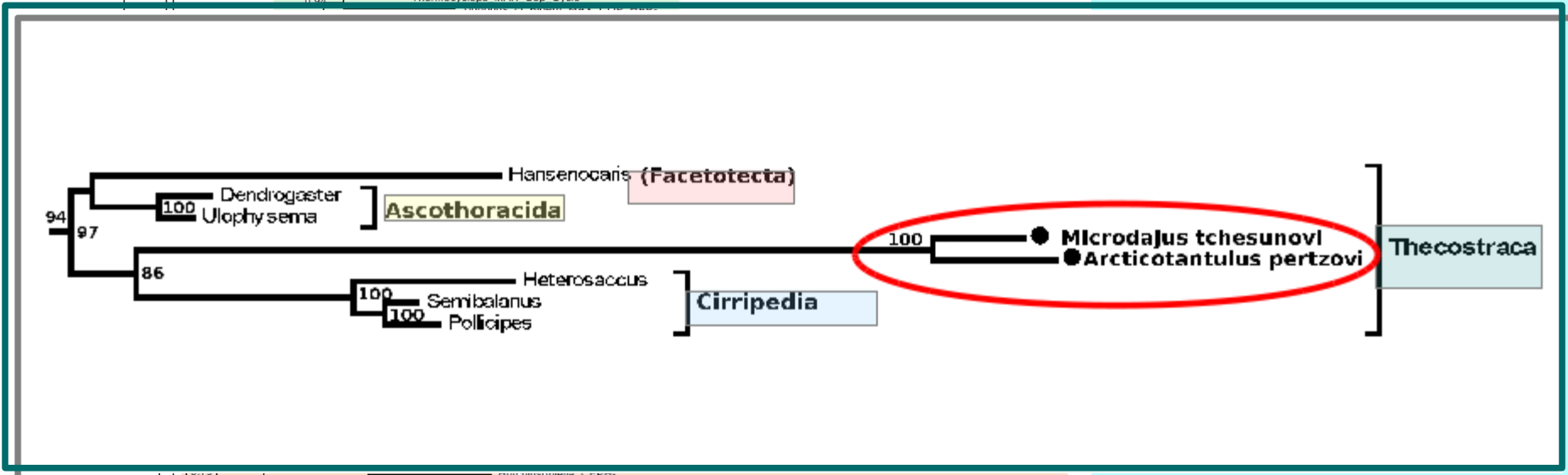
Личинка тантулюс – гомолог циприса?



Нами детально исследованы анатомия и наружная ультраструктура. Впервые получены данные по 18S и 28S.
И что же?



Филогения Arthropoda, включая Tantulocarida

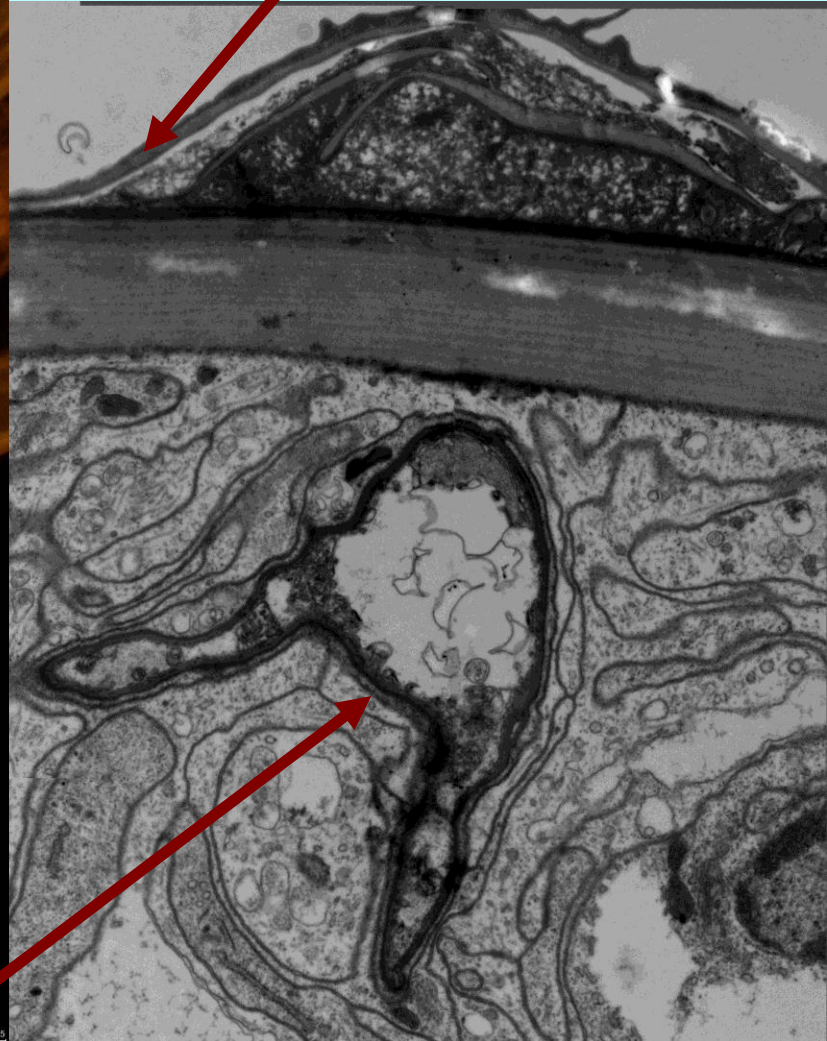


Petrulina et al., 2014

0.2

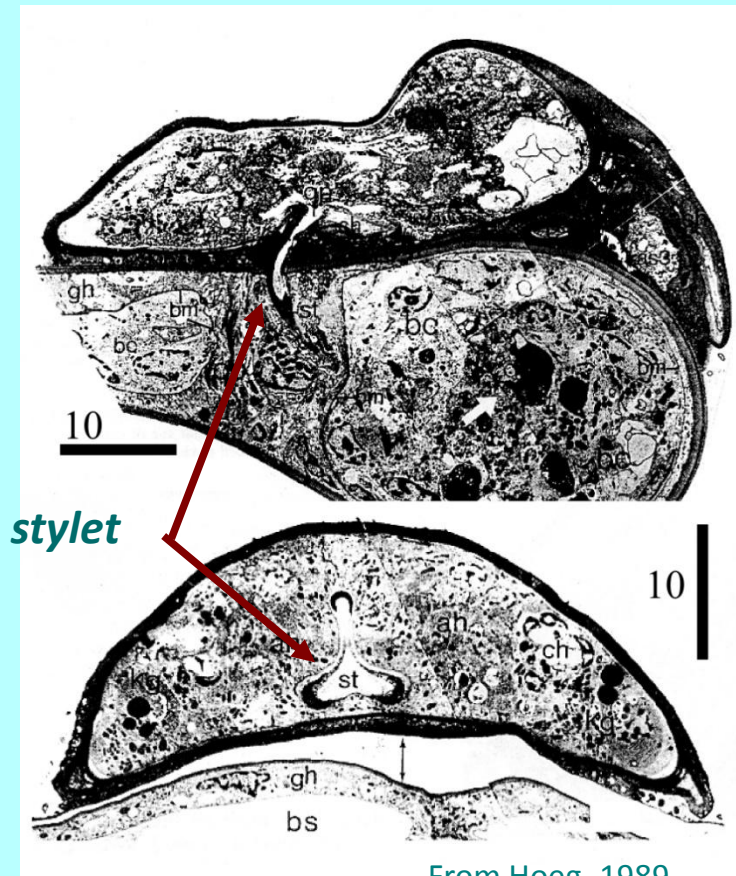
Действительно формируют корневую систему как *Cirripedia Rhizocерphala*.
Гомология?

Прикрепительный диск

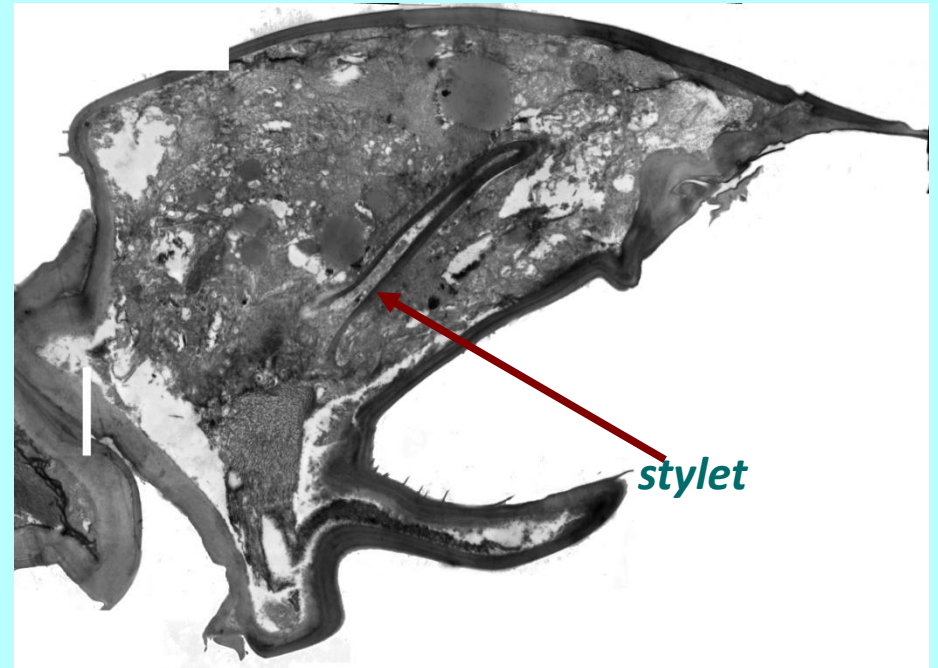


Корневая система

У обеих групп есть особый стилет. Опять гомология?

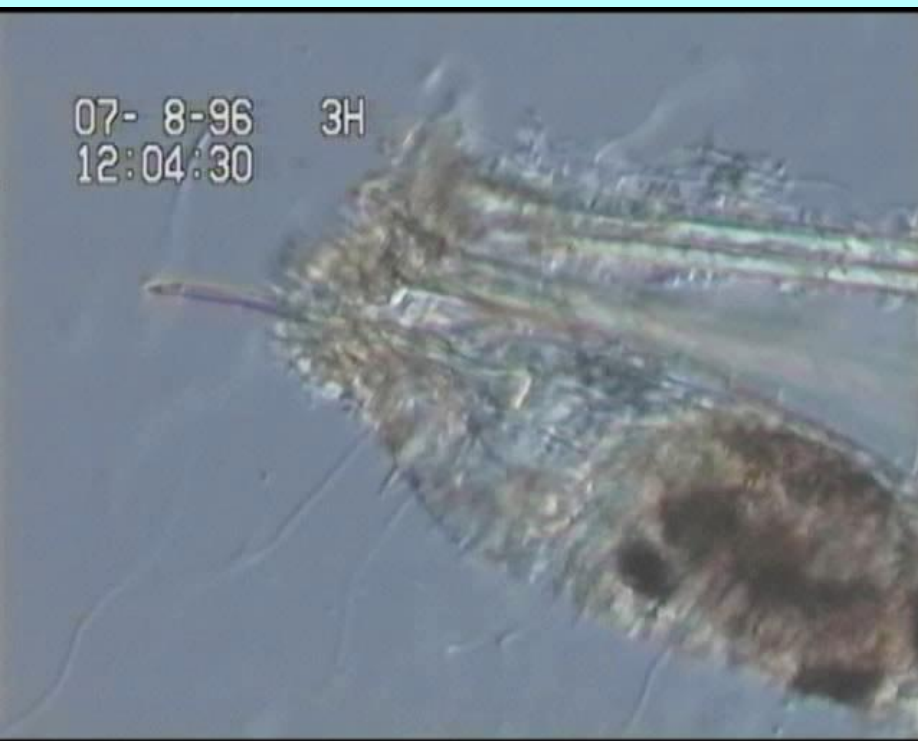


From Hoeg, 1989



Но у ризоцефал стилет полый и служит для впрыскивания внутрь хозяина клеточного содержимого паразита. У тантулокаррид нет отверстия на стилете, служит для механического прокалывания покровов хозяина – питание. Функции не гомологичные

Video of J. Hoeg

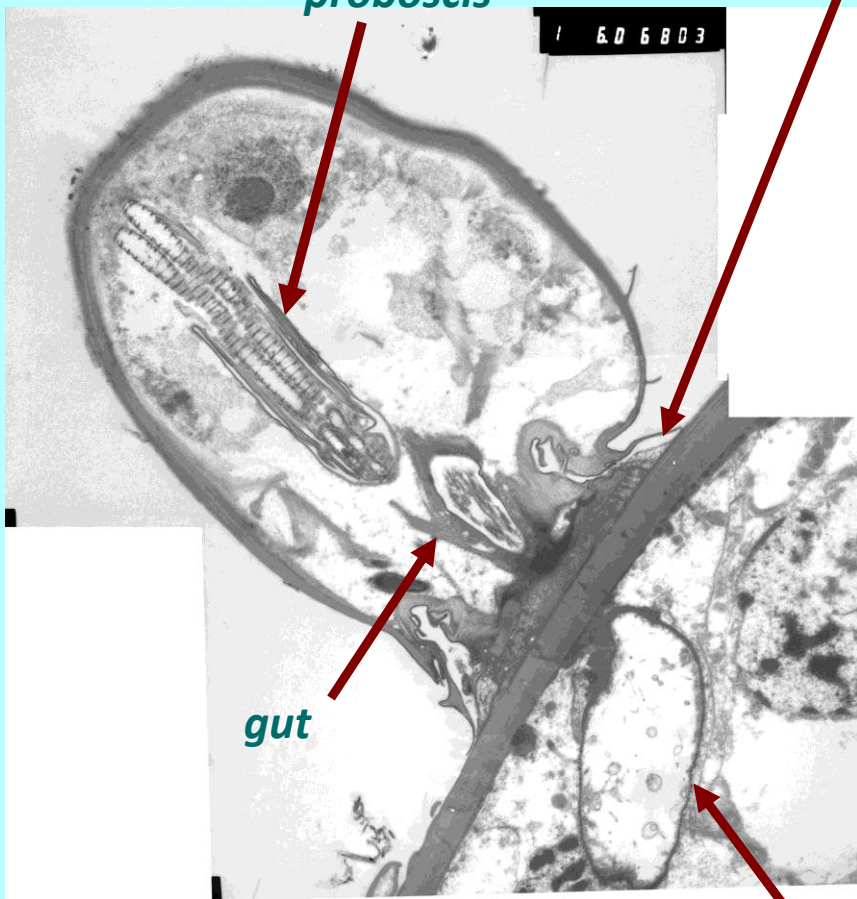


Корневая система ризоцефал развивается деново из 1 или нескольких впрыснутых клеток, а у тантулокарид – разрастание передней кишки. Негомологичные структуры

Tantulocarida

proboscis

Attachment disc



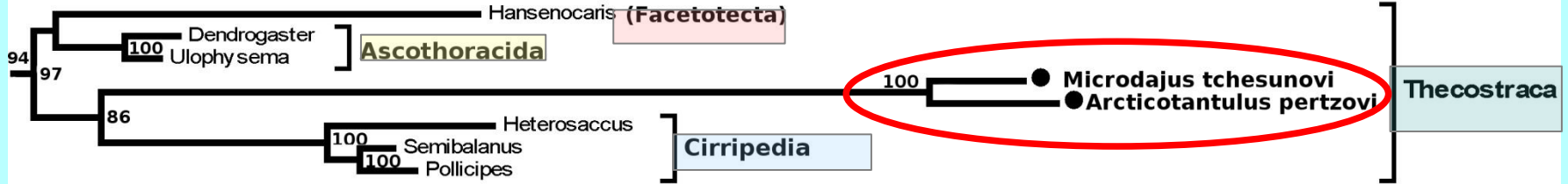
gut

Rootlet system

Rhizocephala

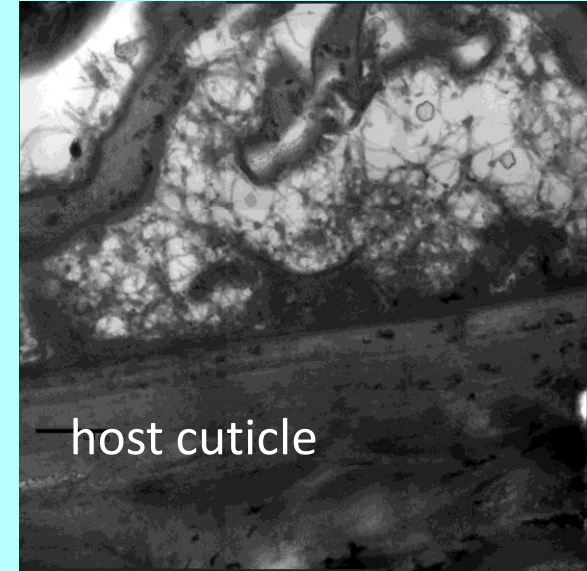


From J. Hoeg, 1989



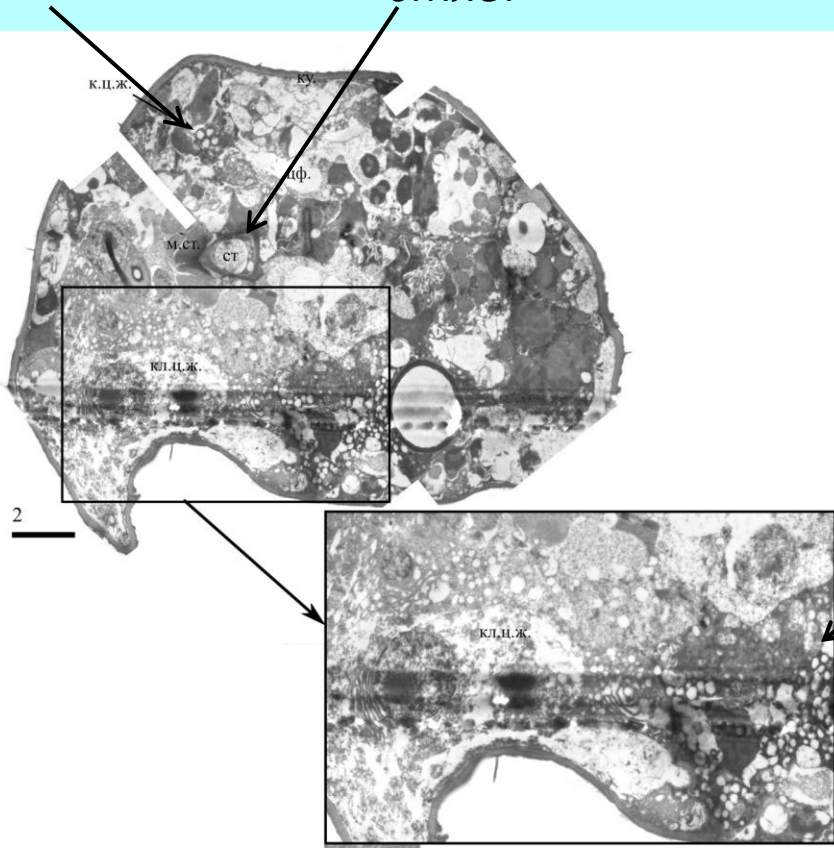
Есть ли вообще морфологические гомологии между усоногими и тантулокаридами?

Возможно, это способ прикрепления к субстрату Cirripedia и Tantulocarida. С помощью особого цемента. Выделяется специальной цементной железой расположенной в голове цирприса и тантулюса.

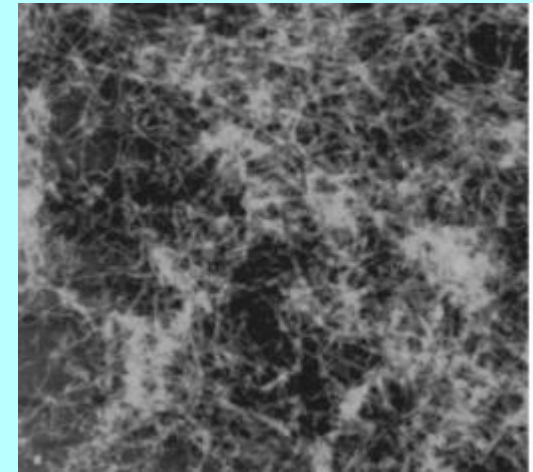


Цемент Tantulocarida

каналы ц.ж. стилет



клетки ц.ж.



Цемент Cirripedia Sullan et al. 2009



Спасибо за внимание.

Исследования поддержаны грантами РФФИ
15-04-00259а и 17-54-52006 МНТ_а