

УДК 595.34.576.8(262.5+262.81)

В.И. МОНЧЕНКО

Институт зоологии НАН Украины  
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев 01601

## **ПРЕДПОЛАГАЕМЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ПАРАЗИТИЧЕСКОГО ТРЕНДА В ЭВОЛЮЦИИ ПОНТО-КАСПИЙСКИХ CYCLOPIDAE (COPEPODA).**

Морфоеволюційний аналіз модифікованих максил і максиліпед чотирьох видів родів *Sergiosmirnovia* і *Colpocyclops* виявив їх гіпертрофію, олігомеризацію, злиття або редукцію члеників, а також гіпертрофію або редукцію щетинок і шипів. Ці явища пов'язані з унікальними випадками переходу до паразитичного способу життя.

*Ключевые слова:* Cyclopidae, *Sergiosmirnovia*, *Colpocyclops*, максилла, максиллипеда, модификации, паразитизм (комменсализм), Понто-Каспийская область

При всем разнообразии видов и местообитаний веслоногих ракообразных (более 11500 видов мировой фауны) энергия исследователей шла в основном на работу в области таксономии, аут- и синэкологии. Специфичные для группы проблемы эволюции в связи с характером видообразования оставались как бы в стороне. Наши эксперименты по межпопуляционным скрещиваниям, начатые в 1976 г., завершились в 2003 г. монографической сводкой (Монченко, 2003), где представлена гипотеза специфического видообразования у циклопид через этап криптических видов, что в эволюционном плане реализуется в форме анагенеза или кладогенеза. Ныне излагается достаточно редкий случай формообразования по материалам из водоемов Понто-Каспийской солоноватоводной области.

### **Материал и методы исследований**

Морфофункциональному анализу были подвергнуты четыре (ранее описанные нами как новые) вида из двух родов с сильно модифицированной структурой максиллы и максиллипеды, которая оказалась совсем необычной для всех ранее известных циклопов. Род *Sergiosmirnovia* представлен типовым видом *S. reducta* Monchenko, 1977 из Днестровского лимана и *S. unisetosa* Monchenko, 1982 из северо-восточной части Каспийского моря. Род *Colpocyclops* включает два вида: типовой *C. dulcis* Monchenko, 1977 и *C. longispinosus* (Monchenko, 1974), Оба из Днепровско-Бугского и Днестровского лиманов. Библиография по этим видам обобщена в монографии (Монченко, 2003).

В данной статье внимание обращено на функционально-морфологические признаки максиллы, и максиллипеды у четырех упомянутых видов двух родов. Ставится вопрос: "Почему эти структуры так сильно модифицированы и необычно устроены в родах *Sergiosmirnovia* и *Colpocyclops*? Насколько новая структура соответствует обычной трофике циклопид и какая новая функция должна бы быть у описанных структур?"

### **Результаты исследований и их обсуждение**

Анцестральное состояние максиллы у представителей всех четырех подсемейств Cyclopidae (Euryteinae, Halicyclopinae, Eucyclopinae и Cyclopinae) характеризуется одинаковой расчлененностью и вооружением шипами и щетинками. Оно повторяется во всех четырех подсемействах за исключением того, что вся максилла может состоять из 5 или 4 члеников, а ее терминальный членик (эндоподит) может нести от 3 до 5 щетинок.

Напротив, максиллы четырех упомянутых видов одного подсемейства Halicyclopinae естественно объединяются в группу с модифицированными максиллами. В составе этой второй группы тоже можно различить некоторое разнообразие в строении максилл, хотя все виды этой второй группы (с модифицированными максиллами), подчеркнем, принадлежат только к одному из вышеупомянутых подсемейств. Сравнение приводит к удивительным результатам. Все максиллы второй группы имеют примечательные признаки, прежде всего сильно развитый гипертрофированный базис, он преобразован в мощный апикальный коготь прехенсильного типа. Другие морфологические структуры могут, однако, варьировать между таксонами в пределах второй группы. Однако расчлененность в обеих группах, анцестральной и модифицированной наглядно различается по числу члеников.

Максилла состоит из 4 или 5 члеников в группе 1 и из 2–4 члеников в группе 2. В модифицированной (последней) группе четырехчленистое состояние сохранилось только у *S. longispinosus*, 2-членистое состояние – у *S. unisetosa*. У остальных видов этой группы максилла состоит из трех члеников. Редукция количества члеников является результатом слияния двух проксимальных члеников (прекокса и кокса) в синкоксу. Функциональное значение этого эволюционно-морфологического явления (слияния) исследовалось нами ранее, оно способствует функциональной консолидации, укреплению конечности (Monchenko, von Vaupel Klein, 1999), что, вероятно, является следствием приобретения новых адаптаций.

Базис в группе 2 (с модифицированной максиллой) сильно гипертрофирован, он превратился в мощный апикальный крюк, при этом проксимальный когтевидный шип, который хорошо развит в первой группе, тут редуцирован до мелкой щетинки. Такая модификация является, вероятно, важной адаптацией к новому образу жизни (см. далее).

Максиллипеда в группе 1 (у прочих циклопид) сильно расчленена (чаще 4, редко 2 членика) и обильное вооружение (8–10 щетинок, редко 6).

Максиллипеда у *Sergiosmirnovia* (в отличие от анцестральных максиллипед одночленистая или вообще отсутствует (у *Colpocyclops*). Их модификация заключается в резкой редукции числа члеников до единственного у *S. unisetosa* или двух при неясной границе между первым и вторым члеником у *S. reducta* и их вооружения (всего две щетинки или они вообще отсутствуют у *Colpocyclops*). Однако мы не усматриваем в этой количественной редукции специфических морфологических модификаций, связанных с резким изменением образа жизни (паразитическим или комменсальным) или с другими своеобразными функциями. Все изменения сводятся к редукции числа члеников или щетинок до одночленистой или полного ее отсутствия, а числа щетинок до двух или до их полного отсутствия.

С какой новой функцией может быть связана такая модификация максиллы, структура которой вообще не была ранее известна и описана нами впервые? Отличия в морфологии максилл между двумя рассмотренными выше группами удивительны и, по-видимому, должны быть связаны с трофическими особенностями организмов. Образ жизни циклопид, принадлежащих к первой (анцестральной) группе, хорошо известен. Всемирно распространенные в пресных и морских водах, они являются типично свободноживущими циклопидами с соответствующей структурой ротовых конечностей. В данном случае речь идет только о трех свободноживущих семействах отряда циклопообразных (Cyclopoidea) – Oithonidae, Cyclopinidae и Cyclopidae. Хотя их виды освоили различные морские и пресноводные биоценозы, они в общем остаются типичными избирательно захватывающими животными. Они только несколько отличаются в спектрах захватываемых организмов. Все пары их ротовых конечностей адаптированы к активному избирательному захватыванию одноклеточных водорослей, мелких беспозвоночных, иногда для нападения на мелких позвоночных (мальки рыб, аксолотли) (Монченко, 1974; Dussart et Defaye, 2001, etc.). В этих группах никогда не наблюдается фильтровального способа питания. Как результат этого общего консервативного пищевого поведения, структура максиллы и максиллипеды едва ли отличается у большинства из 55 известных родов циклопид (Boxshall, Hulsey, 2005). Хотелось бы особо подчеркнуть, что селективное питание, типичное для циклопид, остается неотъемлемой частью свободноживущего образа жизни, с соответствующей структурой ротовых конечностей, детально описанных во многих монографиях (Kiefer, 1978; Dussart & Defaye, 2001, etc.). Все эти виды ведут эпибентический или планктонный образ жизни, имеют хорошо развитые максиллу и максиллипеду описанного анцестрального типа.

Напротив, рассмотренные особенности морфологии сильно модифицированных максилл четырех видов циклопид из двух описанных родов и редукция (за ненадобностью?) максиллипед должны, по-видимому, быть связанными с другим образом жизни, в котором они должны иметь преимущества или неудобства от новоприобретений. Наверяд ли неудобства были бы подхвачены дарвиновским отбором. Упомянутые выше структурные изменения максиллы включают, как указывалось, необычайное развитие (гипертрофию), олигомеризацию, слияние или редукцию некоторых члеников, редукцию числа щетинок на этих конечностях или гипертрофированное развитие некоторых из них. Из большинства щетинок сохранились только некоторые из тактильных. Столь серьезные морфологические изменения должны иметь экологическую и функциональную причину.

Все упомянутые выше модификации максиллы и резкая олигомеризация максиллипед связаны, по нашему мнению, с приспособлением к паразитическому образу жизни. Ключевым эволюционным морфологическим моментом новой адаптации является прежде всего модификация гипертрофированного базиса максиллы. Как члены семейства Cyclopidae эти виды представляют

унікальну спробу вторгнення в паразитический (или комменсальний) образ жизни из другого, свободноживущего образа жизни остальных циклопид. Максилла описанных здесь особей имеет морфологическую возможность крепко прикрепить тело своего носителя к хозяину своими дистальными когтями (крючьями). Эти два крюка (с правой и левой стороны) вероятно могут глубоко внедряться в ткани хозяина и служить как главный прикрепительный орган. Они должны играть решающую функциональную роль или в прикреплении циклопа к предполагаемой жертве, или для удержания самой жертвы или для удерживания копеподы на подвижной жертве. Они должны рассматриваться как преадаптации к паразитическому образу жизни или адаптациями к уже сформированному комменсальному или полупаразитическому образу жизни.

Это наше мнение получило неожиданную поддержку со стороны коллег (Boxshall, Strong, 2006) в связи с описанием ими паразитического циклопа *Eucyclops bathanalicola* с моллюска *Bathania straeleni* из озера Танганьика. Структура базального когтя максиллы *E. bathanalicola* оказалась почти идентичной с описанными выше. За идентичной структурой должна скрываться и идентичная функция. В обоих случаях функцией базального когтя является прикрепление к хозяину-носителю. Такие максиллы, как представляется, являются мощным специализированным прикрепительным механизмом и “ничего похожего на эти модификации нигде не существует среди Cyclopidae” (Boxshall, Strong, 2006, с.281). Теперь, оказывается, также существует у рассмотренных нами форм.

Фактически *E. bathanalicola*, описанный двумя цитированными авторами, наряду с видами нашей модифицированной группы являются безусловным примером эволюционного сдвига из свободноживущего к паразитическому образу жизни, но в двух разных филогенетических линиях (подсемействах) Cyclopidae. Слабые черты подобной модификации максилл имеют также три вида рода *Prehendocyclops* с типовым видом *P. monchenkoii*, описанным с полуострова Юкатан в Мексике (Rocha et al., 2000). Некоторая модификация латерального шипа на дистальном членике антенны (Rocha et al., fig. 7,8) у последнего вида должна быть связана с усилением функции прикрепления к хозяину-носителю. Действительно, преобразование этого шипа в еще более мощный прикрепительный крюк значительно яснее выражено у одного из обсуждаемых видов *Colpocyclops longispinosus* (Монченко, 1974, рис. 25, 4).

### Выводы

У всех четырех обсуждаемых видов подсемейства Halicyclopinae хозяева-носители еще неизвестны. Это обстоятельство однако не должно делать менее убедительным вывод о паразитическом или комменсальном образе жизни этих видов. Впрочем в истории паразитологии не раз случалось, что паразитические организмы были сначала описаны как планктонные формы (Маркевич, 1956), например, *Parergasilus rylovi* Markevitsch в Каспийском море, который тоже отмечался как свободноживущий и в озере Байкал, пока он позже не был обнаружен на некоторых осетровых и карповых рыбах (Гусев, 1987). А.П. Маркевич (1956) также упоминает и другие случаи, когда представители паразитического семейства Ergasilidae были обнаружены как свободноживущие животные, например, *Ergasilus chautauquaensis* Fellows. Известно, что полупаразитические циклопы рода *Ochridacyclops* из озера Охрида и *Diacyclops incolotaenia* из озера Байкал (Рылов, 1948; Мазепова, 1978) часто обнаруживались вовсе не вблизи предполагаемого хозяина (губки). В каждом из этих случаев степень морфологической модификации ротовых конечностей была значительно меньше, чем таковая у наших четырех видов: максилла у *Ochridacyclops* и у *D. incolotaenia* сохраняла свою анцестральную форму с хорошо развитыми прекоксальными и коксальными эндитами, а максиллипеда обнаруживала нормальное четырехчленистое состояние.

Можно все же расценивать как недостаток данного исследования, что мы никогда не видели, чтобы рассматриваемые виды паразитировали на каком-либо живом объекте. Однако нетрудно возразить, что никто также не видел, чтобы весь мир ископаемых животных вел тот или иной образ жизни. Однако их образ жизни издавна логично рекапитулируется из морфологических особенностей самих палеонтологических объектов с помощью принципов корреляции Ж. Кювье и актуализма Ч. Лайеля.

1. Гусев А.В. 1. Подкласс веслоногие ракообразные Copepoda. Отр. Podoplea. 1. Сем. Ergasilidae. 2. Сем. Lernaecidae. 3. Сем. Caligidae. 4. Сем. Dichelesteiidae. 5. Сем. Lernaepodidae / А.В. Гусев // Паразитические многоклеточные. Ч. 2. – Л. : Наука, 1987. – С. 382–515. – (Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР; т. 3).
2. Мазепова Г.Ф. Циклопы озера Байкал / Г.Ф. Мазепова // Тр. Лимнол. ин-та. Сиб. отд. АН СССР. – 1978. – Т. 28, № 49, – 144 с.
3. Маркевич А.П. Паразитические веслоногие рыб СССР / А.П. Маркевич. – К. : Изд-во АН УССР, 1956. – 159 с.

4. *Монченко В.И.* Челюстноротые циклопообразные. Циклопы / В.И. Монченко. – К. : Наук. думка, 1974. – 450 с. – (Фауна Украины; т. 27, вып. 3).
5. *Монченко В.И.* Свободноживущие циклопообразные копеподы Понто-Каспийского бассейна / В.И. Монченко. – К.: Наук. думка, 2003. – 351 с.
6. *Рылов В.М.* Cyclopoida пресных вод / В.М. Рылов. — М.-Л. : Изд-во АН СССР, 1948. – 318 с. – (Фауна СССР. Ракообразные; т. 3, вып. 3).
7. *Boxshall G.A.* An extraordinary shift in life habit within a genus of cyclopoid copepods in Lake Tanganyika / G.A. Boxshall, E.E. Strong // Zool. Journ. Linnean Soc. – 2006. – Vol. 146. – P. 275–285.
8. *Boxshall G.A.* An Introduction to Copepod diversity / Boxshall G.A., Halsey S.H. – London : The Ray Society. – 2005. – 966 pp.
9. *Dussart B.H.* Introduction to the Copepoda / Dussart B.H., Defaye D.. – [2nd ed.]. – Leiden: Backhuis Publishers, 2001. – 344 p.
10. *Kiefer F.* Freilebenden Copepoda / F. Kiefer. – 1978. – 343 s. – (Binnengewässer Bd. 26, teil 2).
11. *Monchenko V.I.* Oligomerization in Copepoda Cyclopoida as a kind of orthogenetic evolution in the animal kingdom / V.I. Monchenko, von Vaupel Klein // Crustaceana. – 1999. – Vol. 72, N 3. – P. 241–264.
12. *Prehendocyclops*, a new genus of the subfamily Halicyclopiniae (Copepoda, Cyclopoida, Cyclopidae) from cenotes of the Yucatan Peninsula, Mexico / C.E.F. Rocha, T.M. Iliffe, J.W. Reid, E. Suarez-Morales // Sarsia. – 2000. – Vol. 85. – P. 119–140.

*В.И. Монченко*

Институт зоологии НАН Украины, Киев

#### ПРЕДПОЛАГАЕМЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ПАРАЗИТИЧЕСКОГО ТРЕНДА В ЭВОЛЮЦИИ ПОНТО-КАСПИЙСКИХ СУЦЛОПИДАЕ (СОПЕРОДА)

Морфо-эволюционный анализ модифицированных максилл и максиллипед четырех видов родов *Sergiosmirnovia* и *Colpocyclops* обнаружил их гипертрофию, олигомеризацию, слияние или редукцию члеников, а также гипертрофию или редукцию щетинок и шипов. Эти явления связаны с уникальными случаями перехода к паразитическому образу жизни

*Ключевые слова:* Cyclopidae, *Sergiosmirnovia*, *Colpocyclops*, максилла, максиллипеда, модификации, паразитизм (комменсализм), Понто-Каспийская область

*V.I. Monchenko*

Institute Zoology of NAS of Ukraine, Kyiv

#### HYPOTHZIED PREREQUISITES OF PARASITIC TREND IN EVOLUTION OF PONTO-CASPIAN CYCLOPIDAE (COPEPODA)

Morpho-evolutional analysis of highly modified maxillae and maxillipeds of four species of the genera *Sergiosmirnovia* and *Colpocyclops* (Halicyclopiniae) revealed their hypertrophy, oligomerization, mergence of the segments, and hypertrophy or reduction of setae number and spines. These events are related with unique foray into parasitic mode of life.

*Key words:* Cyclopidae, *Sergiosmirnovia*, *Colpocyclops*, maxilla, maxilliped, modification, parasitism (commensalism), Ponto-Caspian region