

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, ауто- 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 (Cyclopoida) – 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 поспытку вторжэння ў паразітыцкі (ці камменсальны) образ жыцця з другога, свабоднажывучага образа жыцця астальных цыклопід. Максіла апісаных здысь особей мае морфалагіцкую магчымасць трэма прыкрасіць тэла свайго носьціля да хазяіну сваімі дыстальнымі когтамі (крючэямі). Эці два крюка (с правай і левай староны) верагодна могуць глыбока введрацца ў ткані хазяіна і служыць як гавяны прыкрасіцельны орган. Оні должы іграць рэшаючую функцыянальную ролю ці прыкрасіцельні цыклопа да прадпалагаемай жывце, ці для ўдэржання самай жывцы ці для ўдэржывання копеподы на падвжыной жывце. Оні должы расматрывацца як прэадаптацыі да паразітыцкаму образу жыцця ці адаптацыямі да ўжэ сфарміраваннаму камменсальнаму ці полупаразітыцкаму образу жыцця.

Это наше мненіе палучыла неаджданную падтрыжку са староны коллег (Boxshall, Strong, 2006) ў звязі са апісаннем імі паразітыцкага цыклопа *Eucyclops bathanalicola* са моллюска *Bathania straeleni* із озера Танганьіка. Структура базальнага когта максілы *E. bathanalicola* аказалася пачці ідэнтычнай са апісанымі вышэ. За ідэнтычнай структурай должна скрывацца і ідэнтычная функцыя. В абох случаях функцыя базальнага когта являецца прыкрасіцельні да хазяіну-носьцілю. Такіе максілы, как прадставяецца, являюцца мацным спецыялізаваным прыкрасіцельным механізмам і “нічэго пахожэго на эці мадыфікацыі нідэ не суцствэует сэры *Cyclopidae*” (Boxshall, Strong, 2006, с.281). Тэпер, аказываецца, такжэ суцствэует у расматрэных намі форм.

Фактыцскі *E. bathanalicola*, апісаный двума цытаванымі аўтарамі, наяду са відамі нашэй мадыфікаванай групы являюцца бэзусловным прымерам эвалюцыйнага сдвуга із свабоднажывучага да паразітыцкаму образу жыцця, но в двух разных філагенетыцскых лініях (падсэмействах) *Cyclopidae*. Слабыя чэрты падобнай мадыфікацыі максіл імаюць такжэ тры віда роду *Prehencocyclops* са тыповым відам *P. monchenkoii*, апісаным са полуострова Юкатан в Мэксыке (Rocha et al., 2000). Некотарая мадыфікацыя латэральнага шыпа на дыстальным членіку антэны (Rocha et al., fig. 7,8) у паледняга віда должна быць звязана са ўсыленнем функцыі прыкрасіцельні да хазяіну-носьцілю. Дэйствітэльно, прэобразаванне эцэго шыпа в эцэ бэлее мацны прыкрасіцельны крюк значытэльно ячэнее выражэно у аднаго із абсуджаемых відов *Colpocyclops longispinosus* (Мончэнка, 1974, рыс. 25, 4).

Выводы

У всех чэтырэх абсуджаемых відов падсэмейства *Halicyclopinae* хазяева-носьціля эцэ нэызвэстны. Это абстаятэлыство аднако нэ должы дэлаць мэнее ўбэдытэльным вывод о паразітыцкаму ці камменсальнаму образу жыцця эціх відов. Впрочэм в історыі паразіталогыі нэ раз случалось, что паразітыцкіе органызмы былі сначала апісаны как планктонныя формы (Маркэвч, 1956), напрымер, *Parergasilus rylovi* Markevitch в Каспійском морэ, который тожэ отмечался как свабоднажывучый і в озэре Байкал, пока он позжэ нэ был абнаружэн на некотрых осэтровых і карповых рыбах (Гусэв, 1987). А.П. Маркэвч (1956) такжэ ўпомянаэ і другіе случай, когда прэдставітэлы паразітыцкага сэмейства *Ergasilidae* былі абнаружэны как свабоднажывучыя жывотныя, напрымер, *Ergasilus chautauquaensis* Fellows. Ізвэстно, что полупаразітыцкіе цыклопы роду *Ochridacyclops* із озера Охрыда і *Diacyclops incolotaenia* із озера Байкал (Рылов, 1948; Мазэпова, 1978) чэсто абнаружывалысь вовсэ нэ вблызі прэдпалагаемого хазяіна (губкы). В каждом із эціх случаяв стэпэнь морфалагіцкай мадыфікацыі ротовых конэчностэй была значытэльно мэньшэй, чэм такавая у наших чэтырэх відов: максіла у *Ochridacyclops* і у *D. incolotaenia* сохрanyaла свою аңцэстральную форму са хорощо развжытымі прэкоксальнымы і коксальнымы эндітамі, а максіліпэда абнаружывала нормальное чэтырэхчленістэе состаные.

Можно все жэ расцэновываць как нэдостаток даннаго ісслэдованя, что мы нэкогда нэ вядэлі, чтобы расматрываемыя віды паразітыравалы на каком-лібо жывом абьектэ. Аднако нэтрудно возразыць, что нэкто такжэ нэ вядэл, чтобы весь мыр іскопаемых жывотных вел тот ці іной образ жыцця. Аднако іх образ жыцця іздавна логычно рекапатулуіруэцца із морфалагіцскых особэнностэй самых палэонтологыцскых абьектов са помощью прынцыпов корреляцыі Ж. Кювье і акуталызма Ч. Лайэля.

1. Гусэв 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. Гусэв // Паразітыцкіе многоклеточныя. Ч. 2. – Л. : Наука, 1987. – С. 382–515. – (Определитель паразитов прэсноводных рыб фауны СССР; т. 3).
2. Мазэпова Г.Ф. Цыклопы озера Байкал / Г.Ф. Мазэпова // Тр. Лымнол. ін-та. Сіб. отд. АН СССР. – 1978. – Т. 28, № 49, – 144 с.
3. Маркэвч А.П. Паразітыцкіе веслоногие рыб СССР / А.П. Маркэвч. – К. : Ізд-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 максиллипод 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, максиллипода, 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