

## МОРФОЛОГИЯ ФРОНТАЛЬНЫХ ФИЛАМЕНТОВ У НАУПЛИЕВ *VERRUCA STROEMIA* (MÜLLER, 1776) И *HESPERIBALANUS HESPERIUS* (PILSBRY, 1916) (CIRRIPEDIA: THORACICA)<sup>1</sup>

© 2015 г. А. Л. Обухова<sup>1</sup>, Е. Е. Воронежская<sup>1</sup>, В. В. Малахов<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва 119334;

<sup>2</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва 119991;

<sup>3</sup>Дальневосточный федеральный университет, Владивосток 690950

e-mail: [allobukhova@gmail.com](mailto:allobukhova@gmail.com)

Статья принята к печати 04.06.2015 г.

Методами сканирующей электронной микроскопии изучена тонкая морфология фронтальных филламентов (ФФ) у науплиальных стадий усоногих ракообразных *Verruca stroemia* (Müller, 1776) и *Hesperibalanus hesperius* (Pilsbry, 1916), исследованы изменения строения ФФ в ходе развития. ФФ выявляются у науплиев 2-й стадии и сохраняются на всех последующих науплиальных стадиях. На вершине ФФ у обоих видов обнаружены отверстия, которые могут располагаться апикально или субапикально. На поверхности ФФ присутствуют продольные борозды. ФФ не отчленены от тела, но в основании каждого из них имеется сужение. У обоих видов науплиев ФФ подразделены на широкую проксимальную и тонкую дистальную части, сочленение между которыми у *V. stroemia* представлено кольцевой складкой, а у *H. hesperius* – серией складок в виде гармошки. Отношение длины проксимальной и дистальной частей постоянно на всех науплиальных стадиях, но различается у разных видов: у *V. stroemia* проксимальная часть составляет 20–25% от длины ФФ, у *H. hesperius* проксимальная часть приблизительно равна дистальной. В процессе развития длина ФФ увеличивается пропорционально длине тела личинки. Обсуждаются возможные функции ФФ как чувствительных органов, их распространение среди ракообразных и возможность гомологии с предантенными конечностями.

**Ключевые слова:** фронтальные филламенты, сканирующая электронная микроскопия, науплиальные стадии, усоногие ракообразные, Cirripedia.

**The morphology of the frontal filaments in the nauplii of *Verruca stroemia* (Müller, 1776) and *Hesperibalanus hesperius* (Pilsbry, 1916) (Cirripedia: Thoracica).** A. L. Obukhova<sup>1</sup>, E. E. Voronezhskaya<sup>1</sup>, V. V. Malakhov<sup>2,3</sup> (<sup>1</sup>Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow 119334; <sup>2</sup>Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991; <sup>3</sup>Far Eastern Federal University, Vladivostok 690950)

Scanning electron microscopy was used to investigate the fine morphology of the frontal filaments (FF) in naupliar stages of the barnacles *Verruca stroemia* (Müller, 1776) and *Hesperibalanus hesperius* (Pilsbry, 1916). Changes in the FF structure in the course of development were examined. The FFs were revealed in naupliar stage II and were retained at all the subsequent naupliar stages. Small openings located either apically or subapically were found at the top of each FF in both species. In addition, the surface of FF bears longitudinal grooves. The FFs are not separated from the body, but each of them has a constriction at the base. In the nauplii of both species, the FFs have a wide proximal and a thin distal part. The area between the proximal and distal parts in *V. stroemia* looks like a single crease; in *H. hesperius* it resembles an accordion-shaped series of creases. The proximal/distal parts length ratio remains constant during all naupliar stages, but it varies between species. The proximal part constitutes 20–25% of the filament length in *V. stroemia*, while in *H. hesperius* the proximal and distal parts are approximately equal. The frontal filament length increases proportionally to the length of the larval body in the course of development. The possible functions of FFs (such as being sensitive organs), their occurrence among the crustaceans, and possible homology with the preantennal limbs are discussed. (Biologiya Morya, 2015, vol. 41, no. 5, pp. 331–339).

**Keywords:** frontal filaments, scanning electron microscopy, naupliar stages, barnacles, Cirripedia.

Фронтальные филламенты (ФФ) – загадочные предантенные придатки ракообразных, происхождение и функции которых вызывают большой интерес. ФФ широко распространены у ракообразных и встречаются у личинок и/или у взрослых форм в нескольких таксонах Crustacea, в том числе у личинок Cirripedia (см.: Bate, 1851; Groom, 1894; Kauri, 1962, 1966; Walley, Rees,

1969; Walker, 1974; Grygier, 1987; Ельфинов и др., 1995; Semmler et al., 2008, и др.). Из-за мелких размеров ФФ их морфология слабо изучена. До сих пор неизвестно, имеют ли ФФ Cirripedia какие-либо отверстия или другие модификации поверхности, которые могут оказаться важными для понимания функции этих органов. Нет данных о том, как изменяются длина и строение ФФ

<sup>1</sup> Исследование поддержано грантами РФФИ № 14-04-10153 и Российского научного фонда (проект № 14-50-00034).

на последовательных стадиях личиночного развития. Задачи настоящей работы – исследование тонкой морфологии ФФ, а также анализ изменений ФФ в ходе развития науплиев.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования были личинки двух видов усоногих ракообразных: *Verruca stroemia* (подотряд Verrucomorpha, семейство Verrucidae) и *Hesperibalanus hesperius* (подотряд Balanomorpha, семейство Archaeobalanidae). Материал по *V. stroemia* был собран в окрестностях Беломорской биологической станции Московского университета в Кандалакшском заливе Белого моря, по *H. hesperius* – на Морской биологической станции "Восток" Института биологии моря ДВО РАН в зал. Петра Великого Японского моря. Для получения науплиев первой стадии взрослых особей *V. stroemia* и *H. hesperius* вместе с субстратом помещали в стеклянные аквариумы с морской водой, температура которой составляла 10–12 и 18–20°C соответственно. Кормили животных каждые 2 дня науплиями *Artemia salina*. Личинок после вылупления отбирали пипеткой и фиксировали. Науплиев 2-й и последующих стадий отбирали из планктонных проб, собранных в тех же районах. Для определения вида и возраста личинок использовали атлас-определитель личинок усоногих (Полтаруха, Корн, 2008).

Личинок фиксировали 4% раствором параформальдегида на 0.1 М фосфатном буфере (ФБ), pH = 7.4, при температуре 4°C в течение 8–12 ч. Затем препараты 4–5 раз отмывали ФБ, перекладывали в 0.1 М ФБ с добавлением азид натрия NaN<sub>3</sub> (0.03%) и хранили при 4°C.

Фиксированный материал трижды отмывали дистиллированной водой. После отмывки образцы последовательно (через 30, 50, 70% этанол) переводили в 96% этанол и затем через смеси (96% этанол : ацетон) с градациями 3 : 1, 1 : 1 и 1 : 3 переводили в чистый ацетон. На каждой ступени проводки 2 раза с интервалами по 15 мин меняли инкубационную среду. Затем материал перекладывали в чистый ацетон и высушивали по методу критической точки в установке Hitachi HCP-2, 1980. После высушивания образцы наклеивали на предметные столики, затем напыляли Au или Au-Pd на ионно-распылительной установке IB-3 Ion Coater (EIKO, 1980). Препараты изучали при помощи сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) Camscan-S2 (Cambridge Instruments, 1990).

Изображения обрабатывали в программах CorelDRAW X6 (64-Bit) и Corel PHOTO-PAINT X6 (64-Bit). На полученных фотографиях в программе ImageJ 1.38d измеряли длину личинки (расстояние от верхнего края карапакса до вершины каудальной иглы); длину ФФ (от основания ФФ до его вершины); длину проксимальной части ФФ (от основания ФФ до нижней границы структур соединения проксимальной и дистальной частей ФФ); длину дистальной части ФФ (от верхней границы структур соединения проксимальной и дистальной частей ФФ до вершины ФФ). Для измерений брали по 20 личинок каждого вида и возраста. Результаты измерений обрабатывали в программе Excel (Microsoft Office Excel 2003).

### РЕЗУЛЬТАТЫ

У науплия 1-й стадии (в дальнейшем мы будем обозначать науплиев 1-й, 2-й и последующих стадий как N-1, N-2 и т.д.) ФФ незаметны (рис. 1А, Б). Вероятно, они формируются под кутикулой личинки, но остаются незаметными до начала линьки на следующую стадию.

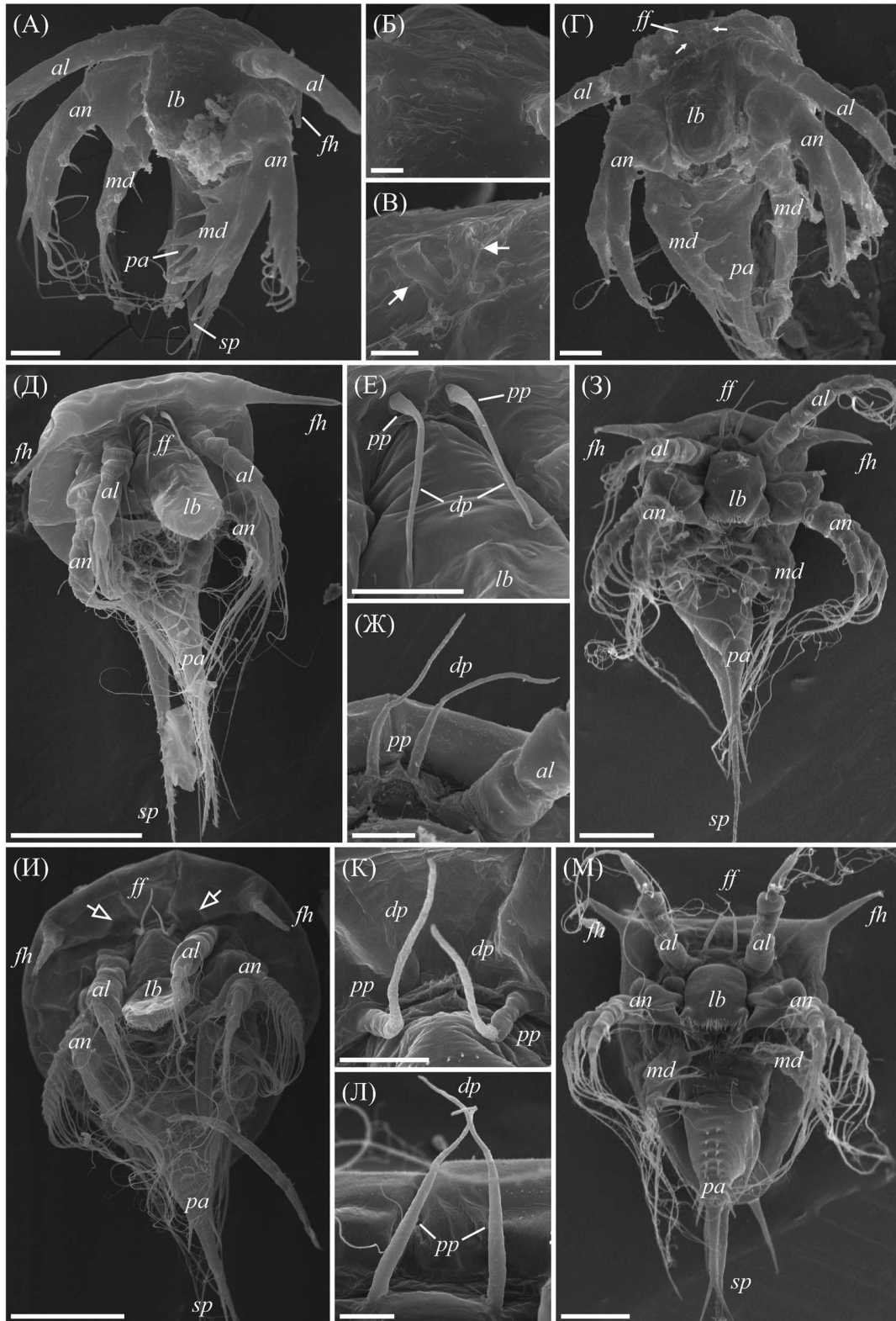
В начале линьки N-1 на N-2 проксимальные части ФФ видны роstralнее основания лабрума (рис. 1В, Г). ФФ полностью освобождаются после сдувания кутикулы N-1 и хорошо видны у N-2 (рис. 1Д–З).

У изученных видов ФФ имеются на всех стадиях, начиная с N-2. Они располагаются симметрично над основанием лабрума и представляют собой нитевидные отростки, сужающиеся к апикальному концу. Каждый ФФ визуальнo обособлен от туловища личинки благодаря выраженному сужению в месте прикрепления (рис. 2М–О). По мере роста расстояние между ФФ увеличивается. При исследовании в оптическом микроскопе у последней науплиальной стадии (N-6) заметны сложные глаза, просвечивающие сквозь кутикулу. При изучении личинки N-6 в сканирующем микроскопе сложные глаза не видны, поскольку они находятся под кутикулой. Области закладки сложных глаз заметны как углубления кутикулы науплия справа и слева от основания лабрума, при этом ФФ располагаются с внутренней стороны зачатков глаз (рис. 1И).

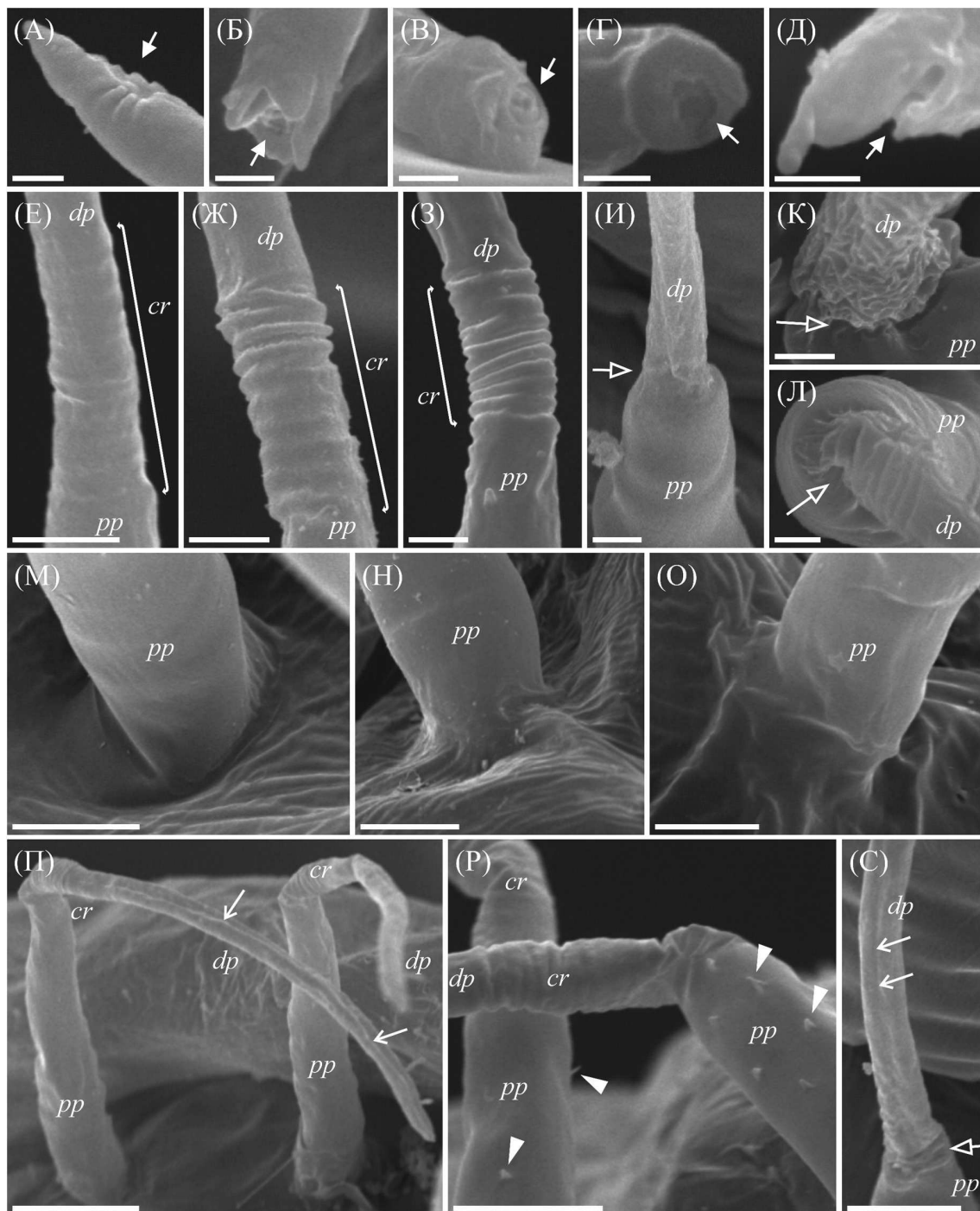
ФФ не отчленены от кутикулы тела: в их основании имеется сужение, но при этом кутикула ФФ плавно переходит в кутикулу туловища. У обоих видов ФФ подразделены на широкую проксимальную и тонкую дистальную части (рис. 1Е, Ж, К, Л), но граница между ними, в отличие от таковой между члениками конечностей науплия, не является суставом, разделяющим членики. У науплиев *Hesperibalanus hesperius* переходная зона между проксимальной и дистальной частями ФФ в виде гармошки, степень складчатости которой варьирует от сильно сжатой до слегка волнистой (рис. 2Е–З). У науплиев *Verruca stroemia* граница между проксимальной и дистальной частями ФФ представляет собой выраженную складку, с одной стороны которой лежит гладкая кутикула проксимальной части, а с другой – "мятая" кутикула дистальной части (рис. 2И–Л).

Апикальные концы ФФ или плавно сужаются, заканчиваясь острием, или обрубленные. В обоих случаях на вершине ФФ имеется отверстие. В случае, когда кончик ФФ сужается, отверстие располагается субапикально (рис. 2А, Д). В других вариантах оно находится в центре апикальной площадки, которой заканчивается ФФ, и может быть окружено более или менее выраженными выростами (рис. 2Б–Г). На дистальной части ФФ у обоих видов имеется продольная борозда (рис. 2П, С). У *H. hesperius* на проксимальной части ФФ присутствуют шипики (рис. 2Р).

На стадии N-2 длина ФФ у обоих видов сопоставима (54.5 ± 5.6 мкм у *V. stroemia* и 66.7 ± 15.5 мкм у *H. hesperius*), в дальнейшем от стадии к стадии она увеличивается приблизительно теми же темпами, что и линейные размеры личинок. Так, у *V. stroemia* размер личинки от стадии N-2 до стадии N-6 увеличивается на 63.9%; длина ФФ увеличивается от 54.5 мкм у N-2 до 82.2 мкм у N-6, т.е. на 50.8%. У *H. hesperius* размер личинки от N-2 до N-6 увеличивается на 83.5%, а длина ФФ увеличива-



**Рис. 1.** Фронтальные филamentos (ФФ) у науплиев разных стадий *Verruca stroemia* и *Hesperibalanus hesperius*, СЭМ. А, Б – N-1 *V. stroemia*: общий вид и область ФФ при большем увеличении соответственно; Г, В – начало линьки N-1 в N-2 *H. hesperius*: общий вид и область ФФ при большем увеличении соответственно (закрашенными стрелками обозначены основания ФФ). Д–З – науплии N-2: Д, Е – *V. stroemia*: общий вид и область ФФ соответственно; З, Ж – *H. hesperius*: общий вид и область ФФ соответственно. И–М – науплии N-6: И, К – *V. stroemia*: общий вид и область ФФ соответственно (пустыми стрелками обозначены области сложных глаз); М, Л – *H. hesperius*: общий вид и область ФФ соответственно. Условные обозначения: *al* – антеннула, *an* – антенна, *dp* – дистальная часть ФФ, *ff* – фронтальные филamentos, *fh* – фронтальные рожки, *lb* – лабрум, *md* – мандибула, *pa* – абдоминальный отросток, *pp* – проксимальная часть ФФ, *sp* – каудальная игла. Масштаб: А, Г, Е, Ж, К, Л – 30 мкм; Б, В – 10 мкм; Д, З – 100 мкм; И, М – 150 мкм.

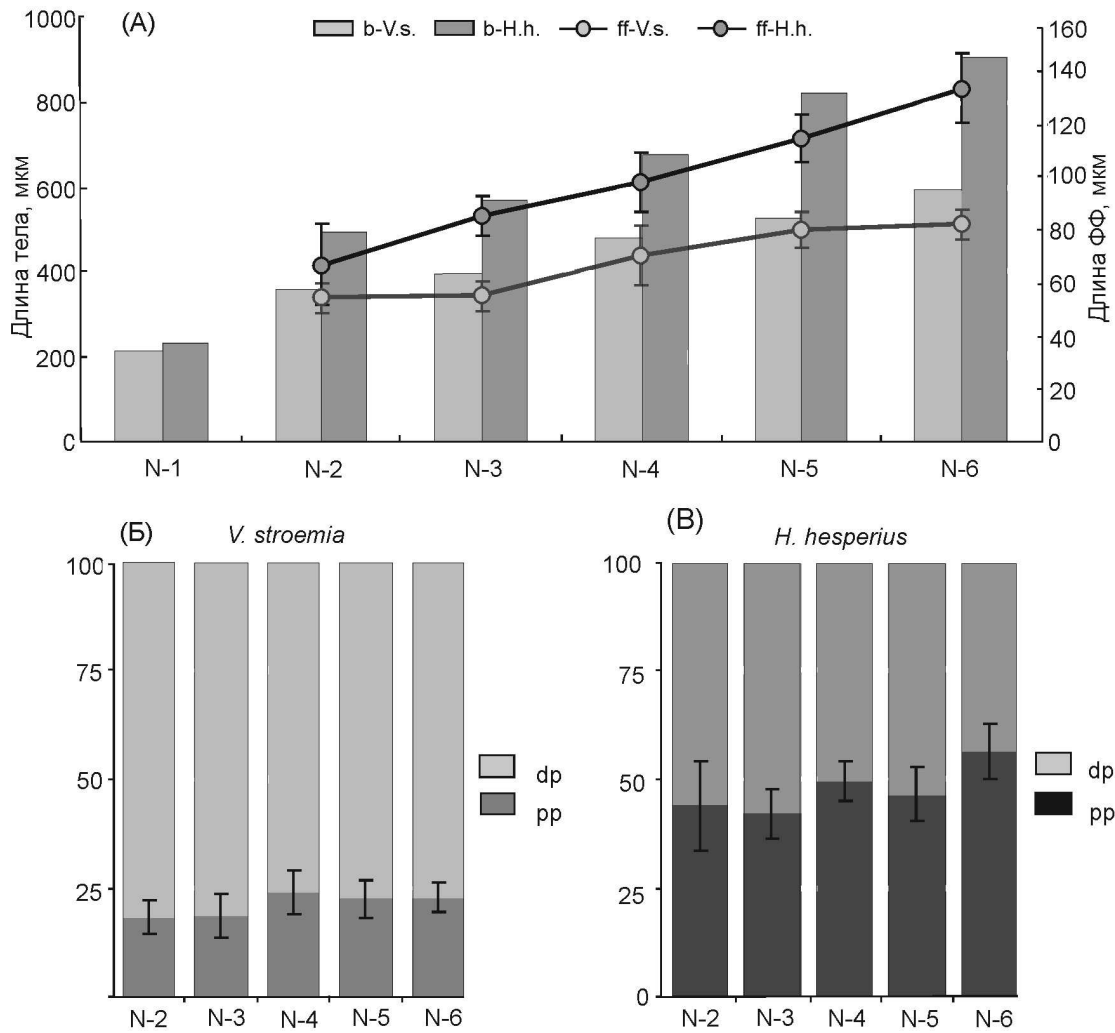


**Рис. 2.** Участки фронтальных филamentos (ФФ) у личинок разных стадий и видов, СЭМ. А–В, Е–З, М, Н, П, Р – *Hesperibalanus hesperius*; Г, Д, И–Л, О, С – *Verruca stroemia*. А–Д – кончики ФФ (закрашенными стрелками обозначены отверстия); Е–Л – примеры структур сочленения между проксимальной и дистальной частями ФФ: Е–З – примеры различной складчатости гармошковидного сочленения между проксимальной и дистальной частями ФФ *H. hesperius*, И–Л – сочленение проксимальной и дистальной частей ФФ *V. stroemia* (пустыми стрелками обозначена граница между проксимальной и дистальной частями ФФ); М–О – примеры оснований ФФ; П–С – борозды и шипики на поверхности ФФ (обычными стрелками обозначена борозда, кончиками стрелок – шипики). Условные обозначения: *dp* – дистальная часть ФФ, *cr* – гармошковидное сочленение дистальной и проксимальной частей ФФ, *pp* – проксимальная часть ФФ. Масштаб: А–Д – 1 мкм; Е–Л – 2 мкм; М–О, Р, С – 6 мкм; П – 15 мкм.

ется от 66.7 мкм у N-2 до 133.3 мкм у N-6, т.е. на 99.8% (рис. 3А).

Отношение длин проксимальной и дистальной частей ФФ видоспецифично и почти не изменяется от ста-

дии к стадии (рис. 3Б, В). Так, у *V. stroemia* проксимальная часть ФФ составляет 20–25% от его общей длины на всех стадиях (рис. 3Б). У *H. hesperius* длина проксимальной части ФФ равна или незначительно меньше длины



**Рис. 3.** Данные морфометрии. А – соотношение продольных размеров тела и фронтальных филламентов (ФФ) для личинок *Hesperibalanus hesperius* и *Verruca stroemia* на стадиях N-1–N-6. Условные обозначения: b-V.s. – длина тела науплиев *V. stroemia*, b-H.h. – длина тела науплиев *H. hesperius*, ff-V.s. – длина ФФ у науплиев *V. stroemia*, ff-H.h. – длина ФФ у науплиев *H. hesperius*. Б, В – соотношение длин проксимальной и дистальной частей ФФ (%) у личинок *V. stroemia* и *H. hesperius* соответственно. Условные обозначения: dp – дистальная часть ФФ, pp – проксимальная часть ФФ.

дистальной части (длину переходной зоны не учитывали) (рис. 3В).

**ОБСУЖДЕНИЕ**

Обсуждая распространение ФФ, мы вынуждены придерживаться какой-то определенной классификации Cgustacea и будем опираться на классификацию Мартина и Дэвиса (Martin, Davis, 2001), не касаясь достоинств и недостатков цитированной системы как таковой. Согласно этой системе, усоногие ракообразные входят в состав класса Maxilloroda, в пределах которого ФФ известны у представителей подклассов Thecostraca и Soropoda.

Внутри Thecostraca ФФ характерны для личинок всех трех инфраклассов: Cirripedia, Facetotecta и Ascothoracida. У представителей надотряда Thoracica из инфракласса Cirripedia ФФ были описаны еще в XIX веке (Bate, 1851; Darwin, 1854; Groom, 1894, и др.).

Присутствие этих органов у науплиальных и циприсовидных стадий подтверждено в более поздних работах, посвященных развитию Thoracica (см.: Kauri, 1962, 1966; Walley, Rees, 1969; Walker, 1974; Grygier, 1987; Ельфинов и др., 1995; Полтаруха, Корн, 2008; Semmler et al., 2008; Chan et al., 2014, и др.). Интересно, что у представителей надотряда Rhizocerphala ФФ имеются у видов со свободноплавающими личинками (Høeg, 1985; Glenner et al., 1989; Walker, 1999; Корн и др., 2000), но отсутствуют у видов, личинки которых развиваются в выводковой сумке (Glenner et al., 1989; Andersen et al., 1990). У представителей надотряда Acrothoracica ФФ также найдены у свободноплавающих личинок на науплиальных (в тех случаях, когда они есть) и циприсовидных стадиях развития (Kolbasov et al., 1999, 2014; Kolbasov, Høeg, 2007).

Первые исследователи (Bate, 1851; Darwin, 1854) описывали ФФ личинок Cirripedia как многочленистые придатки. Грум (Groom, 1894) рассматривал ФФ как

двучленистые придатки. В более поздних работах было показано, что кутикула ФФ лишена суставов, следовательно, ФФ не являются членистыми (Kauri, 1962). По нашим данным ФФ науплиальных стадий изученных видов – нитевидные придатки, не отчлененные от тела, хотя при их основании имеется хорошо выраженное сужение. ФФ явственно подразделены на расширенную проксимальную и более тонкую дистальную части, но граница между этими частями отличается от границ между члениками конечностей.

В свое время Ельфимов с соавторами (1995) упоминали о том, что длина ФФ у личинок разных видов сильно различается, хотя и не приводили количественных данных. Детальные исследования показали, что в ходе развития у изученных нами видов размеры ФФ увеличиваются пропорционально размерам личинок. На стадии N-2 у обоих видов размеры личинок и длина ФФ близки. На стадии N-6 личинки *H. hesperius* в 1.5 раза больше, чем личинки *V. stroemia*, при этом ФФ у первого вида в 1.6 раза длиннее, чем у второго. В то же время на науплиальных стадиях развития соотношение проксимальной и дистальной частей ФФ у каждого из изученных видов постоянно, но достоверно различается у разных видов. Не исключено, что наряду с другими признаками эту особенность можно использовать для различения науплиев разных видов Cirripedia, но пока данных для этого недостаточно.

ФФ личинок Cirripedia иннервируются от латеральных участков протоцеребрума и, предположительно, выполняют сенсорную функцию (Groom, 1894; Kauri, 1962, 1966; Walley, Rees, 1969; Walker, 1974; Harrison, Sandeman, 1999; Semmler et al., 2008, 2009). Дендриты, иннервирующие ФФ, могут быть подразделены на две группы (Walker, 1974). Дендриты первой группы заканчиваются в заполненных волокнистым матриксом пузырьвидных вздутиях под кутикулой при основании ФФ. Они несут разветвленные сенсорные реснички, которые формируют многочисленные тонкие выросты, идущие параллельно друг другу (Walker, 1974). Дендриты второй группы проникают внутрь ФФ, некоторые из них оканчиваются в проксимальной части филаментов и несут разветвленные сенсорные реснички, другие продолжают в дистальную часть ФФ и несут неразветвленные сенсорные реснички (Walker, 1974). В основании ФФ у личинок Cirripedia находятся специальные мышцы, которые обеспечивают подвижность этих органов, что также может быть связано с выполнением сенсорных функций (Walley, Rees, 1969; Høeg, 1985; Semmler et al., 2006, 2009).

К сожалению, существующие на сегодняшний день данные не позволяют однозначно определить тип рецепции ФФ. Отверстия на вершине ФФ могут свидетельствовать о хеморецепторной функции. В то же время присутствие в основании ФФ пузырьвидных вздутий с разветвленными дендритными отростками позволяет высказать предположение о их фоторецепторной функ-

ции (Walker, 1974). Неразветвленные реснички, проникающие в дистальные части ФФ, у личинок усоногих напоминают рецепторы давления, описанные у личинок асцидий (см.: Eakin, Kuda, 1971). Известно, что личинки усоногих отвечают на изменение давления (Knight-Jones, Morgan, 1966). В связи с этим высказывалось мнение, что ФФ могут быть рецепторами давления (Walker, 1974).

У науплиев представителей подкласса Facetotecta впереди лабрума располагаются папиллы с терминальными порами, их рассматривают как гомологи ФФ (Grygier, 1987; Høeg et al., 2014). У циприсовидных стадий Facetotecta ФФ представлены двуветвистыми параокулярными отростками (*bifurcate paraocular process*), которые располагаются между основаниями первой пары антенн и сложными глазами (Grygier, 1987; Itô, Takenaka, 1988). У личинок представителей инфракласса Ascothoracida на стадиях N-2–N-6 ФФ нитевидные, по форме и расположению сходные с ФФ Cirripedia (см.: Itô, Grygier, 1990; Høeg et al., 2014). У так называемых аскоторацидных личинок с двустворчатым карапаксом ФФ – это шишковидные или грушевидные органы, снабженные длинным эстетаском (Grygier, 1987, 1991; Itô, Grygier, 1990; Kolbasov et al., 2008); у взрослых самцов Ascothoracida ФФ – это двуветвистые органы с многочисленными эстетасками, придающими им перистый вид (Grygier, 1987, 1991; Grygier, Ohtsuka, 1995; Høeg et al., 2014). У самок ФФ представляют собой короткие двуветвистые придатки без эстетасков или вообще отсутствуют (Grygier, 1987, 1991; Grygier, Ohtsuka, 1995).

ФФ известны у некоторых взрослых представителей подкласса Copepoda – это пара тонких щетинок, расположенных на переднем конце тела над протоцеребральными долями мозга (Elofsson, 1971). ФФ веслоногих ракообразных иннервируются от латеральных частей протоцеребрума, при этом часть дендритных отростков проникает в ФФ, тогда как другие разветвляются под кутикулой в основании ФФ (Elofsson, 1971).

ФФ обнаружены у представителей всех отрядов внутри класса Branchiopoda, который в большинстве систем рассматривается как наиболее примитивная группа ракообразных. У личинок представителей отряда Aptostraca ФФ появляются сначала как пара углублений, на месте которых позднее формируются выросты, расположенные между зачатками сложных глаз (Elofsson, 1966; Elofsson, Lake, 1971; Møller et al., 2004). В отряде Notostraca ФФ были впервые описаны Клаусом (Claus, 1873) у личинок *Triops cancriformis* как пара грифелеобразных придатков, что было подтверждено современными методами СЭМ (Olesen, Møller, 2014). В отряде Diplostraca ФФ описаны у представителей трех подотрядов: Laevicaudata, Spinicaudata и Cyclotherida (Fritsch, Richter, 2012; Fritsch et al., 2013; Olesen et al., 2013). ФФ Branchiopoda иннервируются от латеральных участков и, вероятно, выполняют чувствительные функции (Fritsch, Richter, 2010; Fritsch et al., 2013; Olesen et al.,

2013). В области расположения ФФ у *Artemia* описаны субкутикулярные полости, в которые проникают дендриты сенсорных нейронов, несущие чувствительные реснички (Elofsson, Lake, 1971).

Класс Remipedia объединяет реликтовых пещерных ракообразных, обладающих рядом архаичных признаков. Фронтальные филаменты у них впервые появляются на стадии метанауплиуса в виде бугорков над протоцеребральными долями мозга; у предъювенильной стадии ФФ превращаются в относительно крупные цилиндрические придатки, раздваивающиеся на вершине (Koenemann et al., 2009). У всех Remipedia ФФ сохраняются во взрослом состоянии (см.: Yager, 1981; Fanenbruck, Harzsch, 2005; Koenemann et al., 2009, и др.). ФФ ремипедий иннервируются от латеральных долей протоцеребрума и, предположительно, выполняют сенсорную функцию (Fanenbruck, Harzsch, 2005).

Внутри класса Ostracoda ФФ обнаружены у взрослых представителей подкласса Myodocora. У части видов отряда Halocyprida ФФ представлены двумя полностью обособленными перистыми щетинками, у других видов основания ФФ слиты в общий цилиндрический базис, тогда как их перистые апикальные участки свободны (см.: Andersson, 1980; Kornicker, Piffé, 1989). У представителей отряда Myodocorida исходно парные ФФ сливаются в непарный орган Беллончи (Andersson, 1977; Kornicker, Piffé, 1989; Karanovic, Laperousaz, 2009, и др.). И парные ФФ, и непарный орган Беллончи иннервируются парными нервами, выходящими из латеральных участков протоцеребрума (Andersson, 1977, 1980). В ФФ и в орган Беллончи проникают дендритные отростки, несущие ветвящиеся чувствительные реснички (Andersson, 1977, 1980).

Среди представителей класса Malacostraca ФФ известны в отряде Euphausiacea у личиночных стадий. Впервые их заметил и изобразил Мечников (Metschnikoff, 1869). Нам известны еще только две работы, в которых на рисунках метанауплиусов изображены ФФ в виде каплевидных телец (Fraser, 1936; Зеликман, 1961). У метанауплиусов *Thysanoessa rashii* ФФ представляют собой продолговатые тельца с выраженным сужением при основании, тогда как у калиптописов – это булавовидные придатки с узкой базальной и расширенной апикальной частями (Малахов и др., 1998). По нашим неопубликованным данным, ФФ имеются и у личинок других видов Euphausiacea.

В других группах Malacostraca гомологом ФФ являются так называемые SPX-органы, т.е. сенсорные поры или папиллы X-органов. Последние связаны с синусными железами, которые расположены на глазных стебельках и продуцируют гормоны, регулирующие важнейшие физиологические процессы ракообразных, такие как изменение окраски, сердечный ритм, миграция пигмента в глазах, углеводный обмен, а также процессы линьки (Carlisle, Knowles, 1953; Carlisle, Passano, 1953; Knowles, Carlisle, 1956; Kauri, 1966; Иванова-Казас, 1979; Fingerman, 1987; Landau et al., 2011; Hopkins, 2012).

Учитывая широкое распространение ФФ среди неродственных групп ракообразных, можно предположить, что они представляют собой остатки древних органов, свойственных общим предкам всех Crustacea и, возможно, предковым формам Panarthropoda. В последние годы это мнение возобладало благодаря новым данным по иннервации конечностей головного конца у Onychophora. Оказалось, что так называемые антенны онихофор иннервируются от протоцеребрума и потому гомологичны не антеннам многоножек, ракообразных и насекомых, а предантенным придаткам предков Panarthropoda, в качестве рудиментарных гомологов которых рассматриваются ФФ ракообразных (Scholtz, Edgecombe, 2006; Whittington, Mayer, 2011; Frase, Richter, 2013; Richter et al., 2013). Это обстоятельство подчеркивает необходимость дальнейших исследований строения ФФ у ракообразных.

Авторы выражают благодарность Г.М. Колбасову и О.М. Корн. Исследования *V. stroemia* выполнены при поддержке РФФИ в ЦКП ЛЭМ МГУ, ЦКП ИБР РАН и ЦКП "Дальневосточный центр электронной микроскопии", исследования *H. hesperius* – при поддержке РФФИ.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ельфинов А.С., Зевина Г.Б., Шалаева Е.А. Биология усоногих раков. М.: Изд-во МГУ. 1995. 128 с.
- Зеликман Э.А. Морфология ранних стадий развития массовых видов баренцевоморских эуфаузиид // Тр. Мурманск. мор. биол. ин-та. 1961. Вып. 3(7). С. 23–35.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Членистоногие. М.: Наука. 1979. 224 с.
- Корн О.М., Рыбаков А.В., Кащенко С.Д. Развитие личинок корнеголового рака *Sacculina polygenea* // Биол. моря. 2000. Т. 26, № 5. С. 353–356.
- Малахов В.В., Ноздрань А.В., Спиридонов В.А. Предантенальные придатки у личинок эуфаузиевых ракообразных (Crustacea, Euphausiacea) // Докл. РАН. 1998. Т. 360, № 5. С. 714–716.
- Полтаруха О.П., Корн О.М. Атлас-определитель личинок усоногих раков (Cirripedia: Thoracica) прибрежных вод России. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2008. 152 с.
- Andersen M.L., Bohn M., Høeg J.T., Jensen P.G. Cyprid ultrastructure and adult morphology in *Ptychascus barnwelli*, new species, and *P. glaber* (Cirripedia: Rhizocephala), parasites on semiterrestrial crabs // J. Crustacean Biol. 1990. Vol. 10. P. 20–28.
- Andersson A. The organ of Bellonci in ostracodes: an ultrastructural study of the rod-shaped, or frontal, organ // Acta Zool. (Stockholm). 1977. Vol. 58. P. 197–204.
- Andersson A. The fine structure of a sensory organ of a cladocop ostracode (Crustacea) belonging to the organ of Bellonci (sensory pore) complex // Acta Zool. (Stockholm). 1980. Vol. 61. P. 51–58.
- Bate C.S. On the development of the Cirripedia // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 2. 1851. Vol. 8. P. 324–332.
- Carlisle D.B., Knowles F.G.W. Neurohaemal organs in crustaceans // Nature. 1953. Vol. 172. P. 404–405.
- Carlisle D.B., Passano L.M. The X-organ of Crustacea // Nature. 1953. Vol. 171. P. 1070–1071.



- Chan B.K.K., Høeg J.T., Kado R. Thoracica // Atlas of crustacean larvae. Baltimore: John Hopkins Univ. Press. 2014. P. 116–121.
- Claus C. Zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung von *Branchipus stagnalis* und *Apus cancriformis* // Abh. Kgl. Ges. Wiss. Göttingen. 1873. Bd. 18. S. 1–48.
- Darwin Ch. A monograph on the subclass Cirripedia, with figures of all the species. The Balanidae, the Verrucidae, etc. London: Printed for the Ray Society. 1854. 419 p.
- Eakin R.M., Kuda A. Ultrastructure of sensory receptors in ascidian tadpoles // Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 1971. Vol. 112. P. 287–312.
- Elofsson R. The nauplius eye and frontal organs of the non-Malacostraca (Crustacea) // Sarsia. 1966. Vol. 25. P. 1–128.
- Elofsson R. The ultrastructure of a chemoreceptor organ in the head of copepod crustaceans // Acta Zool. 1971. Vol. 52. P. 299–315.
- Elofsson R., Lake P.S. On the cavity receptor organ (X-organ or organ of Bellonci) of *Artemia salina* (Crustacea: Anostraca) // Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 1971. Vol. 121. P. 319–326.
- Fanenbruck M., Harzsch S. A brain atlas of *Godzilliognomus frondosus* Yager, 1989 (Remipedia, Godzilliidae) and comparison with the brain of *Speleonectes tulumensis* Yager, 1987 (Remipedia, Speleonectidae): implications for arthropod relationships // Arthropod Struct. Dev. 2005. Vol. 34. P. 343–378.
- Fingerman M. The endocrine mechanisms of crustaceans // J. Crustacean Biol. 1987. Vol. 7. P. 1–24.
- Fraser F.C. On the development and distribution of the young stages of krill (*Euphausia superba*) // Discovery Rep. 1936. Vol. 14. P. 1–192.
- Frase Th., Richter S. The fate of the onychophoran antenna // Dev. Genes Evol. 2013. Vol. 223. P. 247–251.
- Fritsch M., Kaji T., Olesen J., Richter S. The development of the nervous system in Laevicaudata (Crustacea, Branchiopoda): insights into the evolution and homologies of branchiopod limbs and 'frontal organs' // Zoomorphology. 2013. Vol. 132. P. 163–181.
- Fritsch M., Richter S. The formation of the nervous system during larval development in *Triops cancriformis* (Bosc) (Crustacea, Branchiopoda): an immunohistochemical survey // J. Morphol. 2010. Vol. 271. P. 1457–1481.
- Fritsch M., Richter S. Nervous system development in Spinicaudata and Cyclestherida (Crustacea, Branchiopoda) – comparing two different modes of indirect development by using an event pairing approach // J. Morphol. 2012. Vol. 273. P. 672–695.
- Glenner H., Høeg J.T., Klynsner A., Larsen B.B. Cypris ultrastructure, metamorphosis and sex in seven families of parasitic barnacles (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // Acta Zool. 1989. Vol. 70. P. 229–242.
- Groom Th.T. On the early development of Cirripedia // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1894. Vol. 185. P. 119–232.
- Grygier M.J. New records, external and internal anatomy, and systematic position of Hansen's Y-larvae (Crustacea: Maxillopoda: Facetotecta) // Sarsia. 1987. Vol. 72. P. 261–278.
- Grygier M.J. Additions to the ascothoracidan fauna of Australia and south-east Asia (Crustacea: Maxillopoda): Synagogidae (part), Lauridae and Petraridae // Rec. Austral. Mus. 1991. Vol. 43. P. 1–46.
- Grygier M.J., Ohtsuka S. New species of *Synagoga* (Crustacea: Ascothoracida) from plankton off Okinawa, Japan, with a SEM study of the carapace // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 1995. Vol. 36. P. 293–311.
- Harrison P.J.H., Sandeman D.C. Morphology of the nervous system of the barnacle cypris larva (*Balanus amphitrite* Darwin) revealed by light and electron microscopy // Biol. Bull. 1999. Vol. 197. P. 144–158.
- Høeg J.T. Cypris settlement, kentrogen formation and host invasion in the parasitic barnacle *Lernaediscus porcellanae* (Müller) (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // Acta Zool. (Stockholm). 1985. Vol. 66. P. 1–45.
- Høeg J.T., Chan B.K.K., Kolbasov G.A., Grygier M.A. Facetotecta, Ascothoracida // Atlas of crustacean larvae. Baltimore: John Hopkins Univ. Press. 2014. P. 100–106.
- Hopkins P.M. The eyes have it: a brief history of crustacean neuroendocrinology // Gen. Comp. Endocrinol. 2012. Vol. 175. P. 357–366.
- Itô T., Grygier M.J. Description and complete larval development of a new species of *Baccalaureus* (Crustacea: Ascothoracida) parasitic in a zoanthid from Tanabe Bay, Honshu, Japan: taxonomy and systematics // Zool. Sci. 1990. Vol. 7. P. 485–515.
- Itô T., Takenaka M. Identification of bifurcate paraocular process and postocular filamentary tuft of facetotectan cyprids (Crustacea: Maxillopoda) // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 1988. Vol. 33. P. 19–38.
- Karanovic I., Laperousaz T. Two new species of the subfamily Cypridininae (Myodocopa, Ostracoda) from South Australia // Mar. Biodiv. 2009. Vol. 39. P. 235–250.
- Kauri T. On the frontal filaments and nauplius eye in *Balanus* // Crustaceana. 1962. Vol. 4. P. 131–142.
- Kauri T. On the sensory papilla X-organ in cirriped larvae // Crustaceana. 1966. Vol. 11. P. 115–122.
- Knight-Jones E.W., Morgan E. Responses of marine animals to changes in hydrostatic pressure // Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 1966. Vol. 4. P. 267–300.
- Knowles F.G.W., Carlisle D.B. Endocrine control in the Crustacea // Biol. Rev. 1956. Vol. 31. P. 396–473.
- Koenemann S., Olesen J., Alwes F. et al. The post-embryonic development of Remipedia (Crustacea) – additional results and new insights // Dev. Genes Evol. 2009. Vol. 219. P. 131–145.
- Kolbasov G.A., Chan B.K.K., Høeg J.T. Acrothoracida // Atlas of crustacean larvae. Baltimore: John Hopkins Univ. Press. 2014. P. 107–110.
- Kolbasov G.A., Grygier M.J., Høeg J.T., Klepal W. External morphology of the two cypridiform ascothoracid-larva instars of *Dendrogaster*. The evolutionary significance of the two-step metamorphosis and comparison of lattice organs between larvae and adult males (Crustacea, Thecostraca, Ascothoracida) // Zool. Anz. 2008. Vol. 247. P. 159–183.
- Kolbasov G.A., Høeg J.T. Cypris larvae of acrothoracican barnacles (Thecostraca: Cirripedia: Acrothoracica) // Zool. Anz. 2007. Vol. 246. P. 127–151.
- Kolbasov G.A., Høeg J.T., Elfimov A.S. Cypris morphology in two species of *Lithoglyptes* using scanning electron microscopy (Crustacea, Thecostraca, Cirripedia, Acrothoracica, Lithoglyptidae) // Contrib. Zool. 1999. Vol. 68. P. 143–160.
- Kornicker L.S., Iliffe Th.M. Ostracoda (Myodocopina, Cladocopina, Halocypridina) mainly from anchialine caves in Bermuda // Smithson. Contrib. Zool. 1989. No. 475. P. 1–88.
- Landau M., Biggers W.J., Lauffer H. Invertebrate endocrinology // Comprehensive physiology. Published for the American



- Physiological Society by Wiley-Blackwell. 2011. P. 1291–1390.
- Martin J.W., Davis G.E. An updated classification of the recent Crustacea // Nat. Hist. Mus. Los Angeles County. Sci. Ser. 2001. No. 39. P. 1–124.
- Metschnikoff E. Über ein Larvenstadium von *Euphausia* // Z. Wiss. Zool. 1869. Bd. 19. S. 479–481.
- Møller O.S., Olesen J., Høeg J.T. On the larval development of *Eubbranchipus grubii* (Crustacea, Branchiopoda, Anostraca), with notes on the basal phylogeny of the Branchiopoda // Zoomorphology. 2004. Vol. 123. P. 107–123.
- Olesen J., Fritsch M., Grygier M.J. Larval development of Japanese "conchostracans": Part 3. Larval development of *Lynceus bififormis* (Crustacea, Branchiopoda, Laevicaudata) based on scanning electron microscopy and fluorescence microscopy // J. Morphol. 2013. Vol. 274. P. 229–242.
- Olesen J., Møller O.S. Notostraca // Atlas of crustacean larvae. Baltimore: John Hopkins Univ. Press. 2014. P. 40–46.
- Richter S., Stein M., Frase Th., Szucsich N.U. The arthropod head // Arthropod biology and evolution. Berlin: Springer-Verlag. 2013. P. 223–240.
- Scholtz G., Edgecombe G.D. The evolution of arthropod heads: reconciling morphological, developmental and paleontological evidence // Dev. Genes Evol. 2006. Vol. 216. P. 395–415.
- Semmler H., Høeg J.T., Scholtz G., Wanninger A. Preliminary results on the anatomy of the larval musculature of *Balanus improvisus* (Crustacea: Cirripedia: Thecostraca) using phalloidin staining in combination with confocal laser scanning microscopy // Invertebr. Reprod. Dev. 2006. Vol. 49. P. 207–212.
- Semmler H., Wanninger A., Høeg J.T., Scholtz G. Immunocytochemical studies on the naupliar nervous system of *Balanus improvisus* (Crustacea, Cirripedia, Thecostraca) // Arthropod Struct. Dev. 2008. Vol. 37. P. 383–395.
- Semmler H., Wanninger A., Høeg J.T., Scholtz G. Three-dimensional reconstruction of the naupliar musculature and a scanning electron microscopy atlas of nauplius development of *Balanus improvisus* (Crustacea: Cirripedia: Thoracica) // Arthropod Struct. Dev. 2009. Vol. 38. P. 1–11.
- Walker G. The fine structure of the frontal filament complex of barnacle larvae (Crustacea: Cirripedia) // Cell Tiss. Res. 1974. Vol. 152. P. 449–465.
- Walker G. The cypris larvae of the rhizocephalan barnacle *Heterosaccus lunatus* with particular reference to antennular morphology // Acta Zool. 1999. Vol. 80. P. 209–217.
- Walley J.L., Rees E.I.S. Studies on the larval structure and metamorphosis of *Balanus balanoides* (L.) // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1969. Vol. 256. P. 237–280.
- Whittington P.M., Mayer G. The origins of the arthropod nervous system: insights from the Onychophora // Arthropod Struct. Dev. 2011. Vol. 40. P. 193–209.
- Yager J. A new class of Crustacea from a marine cave in the Bahamas // J. Crustacean Biol. 1981. Vol. 1. P. 328–333.