

Микроскопические паразиты и комменсалы обитателей коралловых сообществ Карибского моря

В.Н. Иваненко, А.В. Чесунов

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ и СІТМА (проект № 18-54-34007).



ПЕРЕС-ГАРСИЯ
Хосе Андрес
Гаванский университет, Куба



ИВАНЕНКО
Вячеслав Николаевич
МГУ им. М.В. Ломоносова

Карибский регион включает сотни островов и представляет значительный интерес для морских биологов в силу длительной изолированности и сложной геологической истории этого региона, а также слабой изученности его обитателей. Изучение уникальных и хрупких коралловых сообществ Карибского моря важно для понимания того, как возникли, эволюционировали и расселились его обитатели, как формировались сами сообщества, как взаимодействуют друг с другом обитающие в нем виды и, наконец, какие болезни и паразиты встречаются у обитателей этих сообществ.



Рис. 1. Типичный вид склона прибрежного рифа Карибского острова, покрытого разнообразными кораллами и губками. Бухта Кочинос острова Кубы по время сбора материала. Глубина 10–15 м. (Подводная фотография: В.Н. Иваненко).

Такие исследования особенно актуальны в условиях наблюдаемых в последние годы изменений температурных условий и других условий среды обитания, активного вылова прибрежных ресурсов и загрязнения сточными водами. На наш взгляд, особый интерес представляют слабо изученные, но массовые и разнообразные микроскопические беспозвоночные, вступившие в особые симбиотические отношения с кораллами, губками и иглокожими, определяющими уникальный облик прибрежных сообществ Карибских островов (рис. 1).

Характер симбиотических отношений морских беспозвоночных во многих случаях остается неисследованным. Однако симбиотические отношения могут быть определены как паразитические (симбионт наносит вред хозяину), комменсальные (симбионт извлекает пользу без нанесения вреда хозяину) и даже мутуалистические (животные приносят взаимную пользу). Очевидно, что изучение особенности симбиотических отношений малоизучен-

ИВАНЕНКО
Вячеслав Николаевич
МГУ им. М.В. Ломоносова



ЧЕСУНОВ
Алексей Валерьевич
МГУ им. М.В. Ломоносова

ных групп беспозвоночных поможет восполнить пробелы в наших представлениях о жизни и устойчивости коралловых сообществ Карибского региона в условиях современной эпохи – Антропоцена.

Следует отметить, при изучении и оценке состояния коралловых и других сообществ Мирового океана обычно исследуют только макрофауну, то есть достаточно крупных животных, хорошо различимых невооруженным глазом. К этим группам относятся такие группы животных, как: кораллы, морские губки, морские ежи, лилии и звезды, крупные моллюски и ракообразные, а также ряд других таксонов беспозвоночных. К наиболее массовым и разнообразным обитателям морских сообществ относятся также наименее исследованные, обнаруживаемые с помощью микроскопа беспозвоночные, такие, как веслоногие ракообразные (копеподы или Copepoda) и круглые черви (нематоды или Nematoda), длина тела которых варьирует от одной десятой до одного-двух миллиметров. Несмотря на мелкие размеры, общая численность этих групп беспозвоночных превышает численность любой другой группы беспозвоночных, обитающих на планете, включая насекомых. Копеподы и нематоды хорошо известны как свободноживущие обитатели и паразиты разнообразных морских рыб и теплокровных животных. Однако, как показали обзоры литературных источников и баз данных, подготовленные нами в ходе российско-кубинского проекта (финансируемого РФФИ и СГТМА), разнообразные копеподы и нематоды обитают внутри и на поверхности практически всех крупных беспозвоночных Карибского моря: madreporовых кораллах, морских веерах, морских губках, звездах, ежах, змеехвостках, лилиях, и т. д.

Среди симбиотических копепод и нематод выявлены разнообразные паразитические формы, питающиеся тканями хозяев, обитающие в тканях хозяина, в некоторых случаях вызы-

вающие у них галловые разрастания. Некоторые из симбионтов, как оказалось, могут вызывать болезни кораллов. Возможно, что микроскопические симбионты, особенно имеющие колюще-сосущий ротовой аппарат (рис. 2), способны переносить болезнетворные бактерии и вирусы, так же, как кровососущие клещи и насекомые.



Рис. 2. Общий вид микроскопической самки веслоногого ракообразного с колюще-сосущим ротовым аппаратом, обнаруженного на рифообразующих кораллах Карибского моря. Сканирующий электронный микроскоп. (Ориг.).

Целью проекта группой морских биологов, включающей сотрудников, аспирантов и студентов МГУ им. М.В. Ломоносова и Университета Гаваны является проведение оценки состояния видового разнообразия и выяснение особенности строения и биологии копепод и нематод, обитающих на массовых видах беспозвоночных коралловых рифов Карибского региона. Для реализации этой цели участникам необходимо провести сбор и анализ данных, накопленных за историю исследований Карибского моря и других регионов Мирового океана. Необходимо также организовать водолазные сборы материала на глубинах до 40 метров в разных частях Кубы и на других островах региона, в также провести исследование молекулярного и морфологического разнообразия собранных копепод, нематод, а также их хозяев. Решение этих задач оказалось возможным благодаря опыту участников проекта в исследовании копепод и нематод, а также благодаря владению методами легководолазных сборов, методами электронной микроскопии и опытом в исследовании ДНК.

В 2019 и 2020 гг. участники проекта провели сбор материала на южном и северном побережье острова Куба (у городов Гавана и Тринидад, в бухте Кочинос), а также вокруг острова Бонэйр, расположенного в южной части Карибского моря, недалеко от Венесуэлы. Данный материал существенно дополнил материал, собранный ранее российскими участниками проекта на карибских островах Синт-Эстатиус и Кюрасао. Весь материал собран с применением легководолазного снаряжения и подводной фототехники и исследуется в научных лабораториях МГУ и Университета Гаваны молекулярными и микроскопическими методами. Все данные об исследованиях и собранном ранее уни-

кальном материале, исследуемом в МГУ, сведены в единую базу данных, доступную через интернет на международном портале GBIF [1]. База данных включает информацию о 390 пробах симбионтов 47 видов 28 семейств кораллов, иглокожих и морских губок, собранных в 63 местах на четырех карибских островах.

Участники проекта подготовили обзорную статью, основанную на анализе оригинальной базы данных обо всех известных находках симбиотических копепод – симбионтов кораллов, морских губок и иглокожих Карибского региона [2]. В общей сложности обнаружено более 500 находок 115 видов симбиотических копепод, найденных на 80 видах 17 семейств беспозвоночных. Показано, что разнообразие и экология симбиотических копепод в Карибском бассейне представлены разнообразными таксонами и жизненными формами копепод. Показано, что симбиотические копеподы этого региона исследованы неравномерно, как по регионам, так и по хозяевам. Наименее изученными в Карибском море оказались копеподы, обитающие на разнообразных демоспонгиевых губках.

Анализ данных, накопленных за всю историю исследования нематод, обитающих на морских беспозвоночных Мирового океана, позволил составить полное представление о разнообразии и состоянии изученности нематод, находящихся в симбиозе с морскими беспозвоночными [3]. Выявлены общие особенности эволюционного освоения нематодами морских беспозвоночных, отличающие их от нематод, связанных с наземными и пресноводными беспозвоночными (рис. 3).

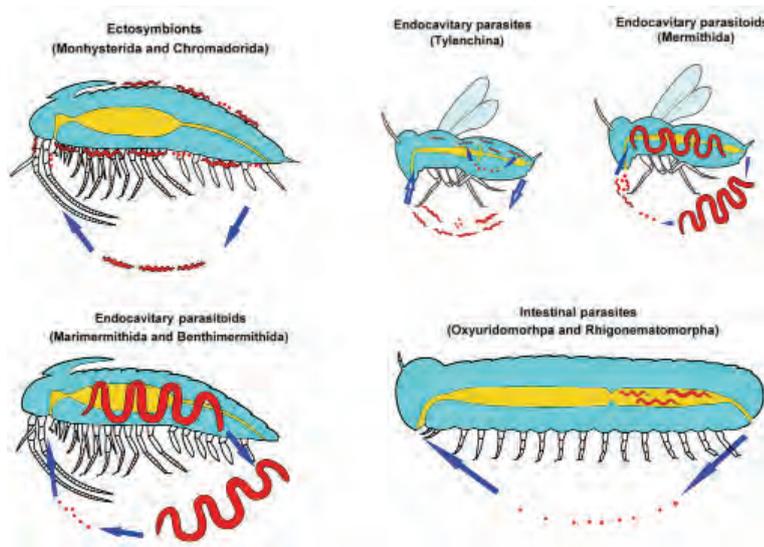


Рис. 3. Сравнение жизненных циклов симбиотических нематод, связанных с морскими (слева) и не морскими беспозвоночными. (Ориг.).

Дело в том, что на суше стартовым биотопом в эволюции паразитизма нематод были сапробиотические очаги (гниющая растительность, компост, навоз) с повышенной плотностью бактериального населения. Обитая в таких субстратах, предки современных паразитических нематод освоили

задние отделы кишечника наземных беспозвоночных и позвоночных, где условия сходны с сапробиотическими (высокая концентрация бактерий, дефицит кислорода, часто – усиленная активность ферментов и повышенная температура), а также выработали специальную расселительную личинку, выдерживающую длительные периоды обезвоживания. Из заднего отдела кишки нематоды освоили физиологически более активные отделы средней кишки и смогли проникнуть во внутренние органы. В море эволюция паразитизма нематод шла по другой траектории. Поскольку морская среда гораздо более гомогенна, и даже внутренние жидкости тела беспозвоночных по составу и концентрации солей мало отличаются от окружающей воды, то переход из внешней среды в полость тела животного-хозяина, минуя агрессивную среду желудка и кишечника, происходил сравнительно легко и не потребовал специальных физиологических и морфологических преобразований. В море у нематод наибольшее распространение получили два типа ассоциаций с крупными организмами-хозяевами – эктокомменсализм/эктопаразитизм на поверхности тела хозяина (явление, невозможное в наземной среде) и паразитирование в полости тела и внутренних органах, но не в кишечнике. Интересные особенности приспособления нематод к симбиозу с морскими беспозвоночными отличаются от таковых у копепод и, очевидно, обусловлены разными условиями среды обитания их предков, обитавших в, а не у поверхности донных грунтов.

Сбор и исследование материала позволил участникам проекта существенно дополнить представление о распространении Синдрома множественных пурпурных пятен у морского веера *Gorgonia ventalina* (рис. 4), который вызван, как оказалось, комплексом ранее неизвестных видов галлообразующих паразитических копепод семейства Lamippidae [4].



Рис. 4. Морской веер *Gorgonia ventalina* с проявлением Синдрома множественных пурпурных пятен (красные стрелки), вызванного присутствием паразитических копепод. Первая находка проявлений данного синдрома на Кубе. Береговая линия Гаваны, глубина 5–10 м. (Подводная фотография: В.Н. Иваненко).

Следует подчеркнуть, что данный синдром было описано в Карибском море уже много лет назад и, как утверждалось, вызывается грибковой инфекцией. Однако только работа участников проекта наглядно показала, что данные пятнистые образования вызывают именно копеподы нового комплекса видов [5]. Более тщательное изучение ДНК и морфологии этих копепод, проведенное в ходе проекта, выявило наличие не одного, а не менее трех ранее неизвестных видов копепод *Sphaerippe*, а также ранее неизвестные для копепод особенности строения их конечностей и кутикулы. Анализ выявил неполную изоляцию двух из трех видов копепод, обитающих на северном и южном побережье Кубы, и отсутствие неполной изоляции у копепод третьего вида, обитающего в западной части Карибского бассейна. Эти, необычные для Карибского моря, зоогеографические отличия паразитических копепод при довольно однородной ДНК их хозяина могут быть объяснены более слабой способностью к распространению у личинок этих копепод.

Участники проекта провели исследование таксономического, молекулярного и морфологического разнообразия, а также исследование происхождения копепод большого семейства *Asterocheridae*, отличающихся колюще-сосущим ротовым аппаратом и обитающих на карибских губках и рифообразующих кораллах. Выявлен целый ряд новых для науки видов и родов копепод. Значительный интерес представляют микроскопические копеподы, найденные в гигантских ярко-оранжевых и мясистых губках рода *Agelas* и описываемые как новый вид и род. Исследование тонкой морфологии половозрелых самцов и самок этих копепод крайне затруднено их размерами (менее 400 микрон), что требует активного использования электронной микроскопии. Выявлено обособленное положение карибских астерохерид на эволюционном древе копепод, а также однократный эволюционный переход астерохерид к симбиозу с рифообразующими кораллами Карибского моря от предков, обитающих на губках. Значительное разнообразие и обилие симбиотических копепод в пробах, собранных на губках, указывают на длительную коэволюцию копепод с морскими губками и их, до сих пор невыясненное, значение для жизнедеятельности хозяев.

Исследование образцов губок – хозяев симбиотических копепод позволило уточнить молекулярные признаки, а также выявить ранее неизвестные особенности строения их скелетов, включающих трехмерные хитиновые каркасы и биологические активные вещества. Результаты опубликованы в двух статьях журнала *Marine Drugs* [6, 7].

Исследование разнообразия и деталей строения нематод, собранных на демоспонгиевых губках острова Куба, выявило отсутствие крупных представителей семейства *Leptosomatidae*, обычных в губках умеренной широты Северного и Южного полушария. Оказалось, что в тропических губках преобладают мелкие виды других отрядов. Интересно, что в карибских губках видовое разнообразие нематод ниже, чем в окружающем песчаном грунте, но количественное обилие нематод очень высокое; преобладают виды семейств *Desmodoridae* и *Chromadoridae*. Наличие в пробах зрелых яиц в матках самок и многочисленных ювенильных стадий указывают на успешное размножение нематод в губках. Преобладающие в пробах виды (например, представители родов *Acanthopharynx*, *Desmodora*, *Hypodontolaimus*), судя по наличию в ротовой полости мощного подвижного зуба, питаются клетками разнообразных одноклеточных водорослей, грибов и протистов (рисунки 5). Однако у исследованных нами особей кишки оказались пустые, что может свидетельствовать и о роли растворенных веществ в питании этих нематод.

Интересным открытием может оказаться и находка пигментированных, по-видимому, фототрофных, одноклеточных организмов на поверхности нематоды рода *Hypodontolaimus*. Подобные ассоциации фотосинтезирующих водорослей с нематодами ранее не отмечали, и они заслуживают отдельного исследования.

Участники проекта продолжают исследование микроскопических обитателей коралловых сообществ Кубинского архипелага и других районов Карибского региона. Продолжаются работы по описанию новых таксонов, изучению тонкой морфологии и анализу ДНК образцов, собранных на разных хозяевах. Особое внимание при этом уделяется поиску скрытого (криптического) разнообразия и зоогеографических отличий микроскопических симбионтов из разных районов Карибского моря. На базе МГУ при участии кубинских коллег проведены работы по анализу ДНК симбиотических копепоид, позволяющие определить их эволюционное происхождение и наиболее вероятный путь проникновения в Карибский регион. Ведутся работы по уточнению дифференциальных диагнозов и исследованию приспособлений симбионтов к обитанию на морских губках, кораллах и иглокожих. По результатам работ будет дана наиболее полная оценка разнообразия и роли микросимбионтов в жизни обитателей коралловых сообществ Карибского моря, а также определены наиболее важные направления дальнейших исследований. Результаты российско-кубинского проекта с участием морских биологов, а также студентов и аспирантов двух стран апробированы на конференциях, представлены в коллекциях и базах данных, опубликованных и готовящихся к печати статьях. Сотрудничество морских биологов России и Кубы, на наш взгляд, целесообразно продолжать и после завершения проекта.

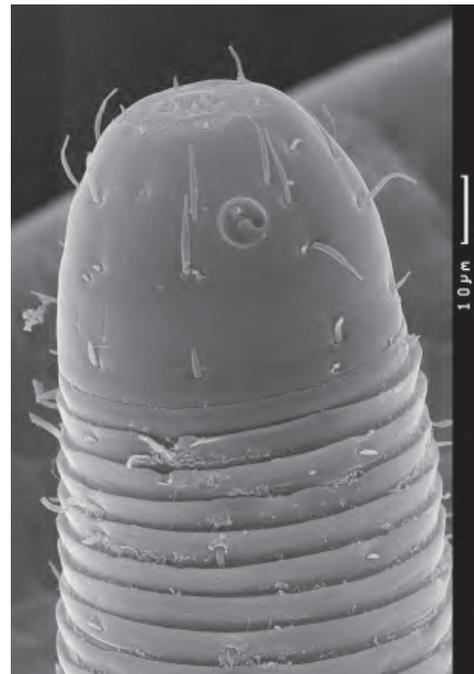


Рис. 5. Голова микроскопической нематоды еще не описанного вида *Desmodora*, обитающего в одной из карибских губок, собранных у города Тринидад, Куба. Сканирующий электронный микроскоп. (Ориг.).

Литература

1. O. Korzhavina, B. Hoeksema, M. Armenteros, P. Rodríguez García, J. García-Hernandez, V. Ivanenko
GBIF: Collection of symbiotic copepods associated with Caribbean invertebrates: Occurrence dataset, Ver. 1.14, Publ. Lomonosov MSU, Russia, 2020. DOI: 10.15468/7seoi4.
2. O.A. Korzhavina, B.W. Hoeksema, V.N. Ivanenko
Contrib. Zool., 2019, **88**(3), 297. DOI: 10.1163/18759866-20191411.
3. A.V. Tchesunov, V.N. Ivanenko
Integr. Zool., 2021. DOI: 10.1111/1749-4877.12595.
4. O.A. Korzhavina, J.D. Reimer, H. Ehrlich, V.N. Ivanenko
Symbiosis, 2021, **83**, 265. DOI: 10.1007/s13199-021-00750-y.
5. V.N. Ivanenko, M.A. Nikitin, B.W. Hoeksema
Mar. Biodivers., 2017, **47**(1), 79. DOI: 10.1007/s12526-015-0428-3.
6. M. Wysokowski, T. Machalowski, Ia. Petrenko, C. Schimpf, D. Rafaja, R. Galli, J. Ziętek, S. Pantović, A. Voronkina, V. Kovalchuk, V.N. Ivanenko, B.W. Hoeksema, C. Diaz, Yu. Khrunyk, A.L. Stelling, M. Giovine, T. Jesionowski, H. Ehrlich
Mar. Drugs, 2020, **18**(2), 123. DOI: 10.3390/md18020123.
7. C. Klinger, S. Żóttowska-Aksamitowska, M. Wysokowski, M.V. Tsurkan, R. Galli, Ia. Petrenko, T. Machalowski, A. Ereskovsky, R. Martinović, L. Muzychka, O.B. Smolii, N. Bechmann, V. Ivanenko, P.J. Schupp, T. Jesionowski, M. Giovine, Y. Joseph, S.R. Bornstein, A. Voronkina, H. Ehrlich
Mar. Drugs, 2019, **17**(2), 131. DOI: 10.3390/md17020131.

English

Microscopic Parasites and Commensals of Caribbean Coral Communities

Viatcheslav N. Ivanenko

Lomonosov Moscow State University
1-12 Leninskie Gory, GSP-1, Moscow, 119992, Russia
ivanenko@mail.bio.msu.ru

Alexei V. Tchesunov

Lomonosov Moscow State University
1-12 Leninskie Gory, GSP-1, Moscow, 119992, Russia
AVTchesunov@yandex.ru

* The work was financially supported by RFBR–CITMA (project 18-54-34007).

Project leaders:

José Andrés Pérez-Garsía
Havana University, Cuba

Viatcheslav N. Ivanenko
Lomonosov Moscow State University, Russia

Abstract

The study of microscopic symbionts (copepods and nematodes) of the Caribbean region, and especially of the Cuban Archipelago, is necessary to have a better picture for making decisions for conservation and wise use of these unique communities. The full range of planned activities aimed at the study of symbiotic copepods and nematodes living on invertebrates of coral communities of the Cuban Archipelago and other areas of the Caribbean Sea have been carried out. The analysis of literary records of symbiotic copepods and nematodes and samples present in the collection of the Lomonosov Moscow State University is conducted. Together with Cuban colleagues sampling of new material was conducted in the north-west and south-west coasts of Cuba. A molecular and microscopic study of gall-forming copepods of the family Lamippidae parasitizing on the sea fan *Gorgonia ventalina* discovered a complex of three copepod species that cause Multiple purple spots syndrome in the host and exhibit previously unknown zoogeographic pattern for symbionts of a Caribbean coral. Study of microsymbionts associated with marine sponges and corals discovered diversity of nematodes and copepods. Analysis of the morphological and molecular diversity and phylogeny of copepods of the family Asterocheridae as the most diverse symbionts of the Caribbean corals and sponges revealed distinction of the Caribbean asterocherids, as well as the monophyly separate of the asterocherids living on the Caribbean scleractinian corals. The collected material and only partially published results already obtained are an example of the effectiveness of cooperation between Cuban and Russian researchers.

Keywords: Caribbean coral community conservation, microsymbionts, copepod, nematode, Cuban-Russian project.

References

1. O. Korzhavina, B. Hoeksema, M. Armenteros, P. Rodríguez García, J. García-Hernandez, V. Ivanenko
GBIF: Collection of symbiotic copepods associated with Caribbean invertebrates: Occurrence dataset, Ver. 1.14, Publ. Lomonosov MSU, Russia, 2020. DOI: 10.15468/7seoi4.
2. O.A. Korzhavina, B.W. Hoeksema, V.N. Ivanenko
Contrib. Zool., 2019, **88**(3), 297. DOI: 10.1163/18759866-20191411.
3. A.V. Tchesunov, V.N. Ivanenko
Integr. Zool., 2021. DOI: 10.1111/1749-4877.12595.
4. O.A. Korzhavina, J.D. Reimer, H. Ehrlich, V.N. Ivanenko
Symbiosis, 2021, **83**, 265. DOI: 10.1007/s13199-021-00750-y.
5. V.N. Ivanenko, M.A. Nikitin, B.W. Hoeksema
Mar. Biodivers., 2017, **47**(1), 79. DOI: 10.1007/s12526-015-0428-3.
6. M. Wysokowski, T. Machałowski, I.a. Petrenko, C. Schimpf, D. Rafaja, R. Galli, J. Ziętek, S. Pantović, A. Voronkina, V. Kovalchuk, V.N. Ivanenko, B.W. Hoeksema, C. Diaz, Yu. Khrunyk, A.L. Stelling, M. Giovine, T. Jesionowski, H. Ehrlich
Mar. Drugs, 2020, **18**(2), 123. DOI: 10.3390/md18020123.
7. C. Klinger, S. Żóttowska-Aksamitowska, M. Wysokowski, M.V. Tsurkan, R. Galli, I.a. Petrenko, T. Machałowski, A. Ereskovsky, R. Martinović, L. Muzychka, O.B. Smolii, N. Bechmann, V. Ivanenko, P.J. Schupp, T. Jesionowski, M. Giovine, Y. Joseph, S.R. Bornstein, A. Voronkina, H. Ehrlich
Mar. Drugs, 2019, **17**(2), 131. DOI: 10.3390/md17020131.