

ЧЕРЕДОВАНИЕ ПАРТЕНОГЕНЕЗА И РАЗДЕЛЬНОПОЛЫХ ГЕНЕРАЦИЙ В РАЗМНОЖЕНИИ СОЛОНОВОДНОГО РАЧКА *ARTEMIA PARTHENOGENETICA* (CRUSTACEA, ANOSTRACA)

Л.А. ВОЛЬФ,
Павлодарский государственный университет
им. С. Торайгырова, Республика Казахстан



Ключевые слова: артемия, соленые озера, размножение, партеногенез, раздельнополые генерации, реализация фенотипа, размеры тела, гетерозис, саморегуляция численности, популяция.

Солоноводные жаброногие рачки рода *Artemia* относятся к немногим представителям ракообразных внутренних вод, адаптированным к жизни в соленой воде, в том числе в озерах с очень высокими показателями солености. Ранее всех жаброногих солоноводных рачков относили к одному виду – *Artemia salina* (Linnaeus, 1758) Leach, 1819 [1]. В настоящее время описано 7 видов артемий, различающихся морфологически и экологически [2]. В исследованных нами соленых озерах Северного и Северо-Восточного Казахстана обитает вид *A. parthenogenetica* Barigozzi 1974, отличающийся тем, что его популяции состоят исключительно из партеногенетических самок.

Тем не менее, на территории Западной Сибири в отдельные периоды существования популяций этого вида рачка в них появляются самцы, как правило, в 0,2-2,2% от общего числа особей [2]. Случается это с определенной перио-

дичностью раз в несколько лет, а затем популяции *A. parthenogenetica* вновь на долгое время существуют как совокупности партеногенетических самок. Так, за три года наших исследований (2006-2008 годы) в озерах Менгисор, Становое, Калатуз самцы были встречены только в 2006 году и их численность не превышала 0,08% от общего числа особей. В озере Медвежье появление самцов зарегистрировано один раз за пять лет в осенний период при соотношении самцов и самок 1:495 и 1:1027 [3].

Такая своеобразная биология вида порождает ряд вопросов: какое значение имеет длительный партеногенез для этого вида? почему периодически появляются самцы? что является сигналом для редкого, но облигатного появления в популяции раздельнополых особей? Для ответа на эти вопросы необходимо кратко рассмотреть роль и распространение партеногенеза среди различных групп животных, его формы, периодич-

ность, внутренние и внешние сигнальные факторы формирования партеногенетических самок или раздельнополых особей, чтобы затем выдвинуть обоснованные рабочие гипотезы о механизмах появления раздельнополых особей у *A. parthenogenetica* и обосновать их собственными и литературными данными по экологии и морфометрическим особенностям этого рачка.

Партеногенез как особая форма полового размножения в той или иной мере свойственна всем группам беспозвоночных и позвоночных животных за исключением млекопитающих (у которых партеногенетический зародыш погибает на ранних стадиях развития) [4, 5]. Краткие представления о партеногенезе изложены в таблице 1.

Artemia, salt lakes, reproduction, partenogenesis, separately sexual, phenotype realization, body sizes, heterosis, self-regulation of the population, population.

Таблица 1

Формы партеногенеза в животном мире

ПАРТЕНОГЕНЕЗ		
По степени обязательности в цикле развития вида		
Облигатный		Факультативный и спорадический
Константный (наличие только самок при отсутствии самцов)	Циклический (чередующийся с раздельнополыми генерациями)	
	Регулярный циклический с более или менее регулярным появлением раздельнополого поколения (например, сезонный у тлей, гетерогония у паразитических нематод)	С нерегулярным появлением раздельнополого поколения через произвольные промежутки времени или произвольное число партеногенетических генераций
Редкие, эпизодические или случайные факты партеногенетического размножения самок у раздельнополых видов животных (многие позвоночные кроме млекопитающих)		
По наличию мейоза		
Амейотический		Мейотический
Редукционного деления не происходит, партеногенетические особи в точности повторяют генотип матери		Партеногенезу предшествует редукционное деление (мейоз) яйцеклетки с последующим восстановлением диплоидного набора: самоудвоением хромосом, слиянием яйцеклетки с полярным телом, подавлением цитотомии при первом делении яйцеклетки (естественным или искусственным)
В зависимости от пола потомства		
Амфитокия	Аррентокия	Телитокия
Из неоплодотворенных яиц развиваются и самки, и самцы	Из неоплодотворенных яиц развиваются только самцы	Из неоплодотворенных яиц развиваются только самки
Нематоды <i>Rhabdias</i> и <i>Strongyloides</i> (свободноживущее раздельнополое поколение сменяет партеногенетическое паразитическое), поколение полоносок у тлей, периодическое появление самок и самцов у <i>Artemia parthenogenetica</i>	Развитие трутней у пчел и самцов у других общественных насекомых	Одни самки развиваются у неполноциклических тлей и тлей-основательниц, дающих начало партеногенетическим самкам; в большинстве поколений у <i>Artemia parthenogenetica</i> , у ящериц при партеногенезе самок
По вмешательству природных или искусственных факторов		
Естественный партеногенез		Искусственный партеногенез
Происходит в природе (облигатно или факультативно для определенных видов), регулируется естественными механизмами		Индуктируется человеком обычно за счет искусственного подавления цитотомии при первом делении для восстановления диплоидного набора хромосом; практикуется для омологизации генов или регулирования пола потомства
Особые формы партеногенеза в зависимости от пола и возраста участвующих особей		
Педогенез	Гиногенез	Андрогенез
Развитие неоплодотворенных яиц у личинок. Характерно для ряда насекомых	Сперматозоид, проникая в яйцеклетку, стимулирует ее развитие, но не сливается с ядром и не участвует в развитии зародыша (псевдогамия)	В развитии зародыша участвует только мужское ядро и устраняется женское (погибает до или после оплодотворения)
Компенсирует недостаточно высокую плодовитость у взрослых форм	Достигается перевод всех генов в гомозиготное состояние	Достигается перевод генов в гомозиготное состояние и получение потомков одного пола

Проанализировав известные в литературе сведения о сигнальных факторах (внешних и внутренних), приводящих к партеногенетическому размножению или формированию раздельнополой генерации, мы пришли к выводу о том, что при отсутствии сезонной периодичности чередования партеногенеза и раздельнополюсности ведущую сигнальную роль будут играть внутренние (в первую очередь, генетические) факторы (табл. 2). Механизмы же реализации этих внутренних факторов предположительно заключаются в реализации фенотипа на базе определенного генотипа, прежде всего, достижение особями определенного размера.

Периодическое появление в популяциях *Artemia parthenogenetica* самцов вполне можно объяснить внутренними генетическими факторами: гетерозис служит сигналом к партеногенезу, а перевод многих генов в гетерозиготное состояние – к появлению самцов в популяции. Можно предположить и возможный механизм действия таких сигналов. Гетерозиготные особи (результат генетических рекомбинаций и особенно – отдаленного скрещивания) вырастают наиболее крупными и в результате этого формируются в самок. Такой эпигамный механизм определения пола в зависимости от размеров особей часто имеет место у беспозвоночных, не имеющих половых хромосом, в частности, эхиурид и ракообразных [1, 6]. Самки в отсутствие самцов начинают размножаться партеногенетически. После многих партеногенетических поколений подряд происходит перевод многих генов в гомозиготное состояние (независимо от способа восстановления диплоидного набора хромосом потомков) и накопление вредных рецессивных мутаций, результатом чего является инбредная депрессия, выражающаяся, в частности, в уменьшении размеров и продолжительности жизни. Наиболее мелкие особи становятся самцами. У большинства беспозвоночных самцы более мелкие и короткоживущие по сравнению с самками, а у эхиуриды *Bonnellia viridis* при эпигамном механизме определения пола крупные особи формируются в самок, а мелкие еще более отстают в росте и превращаются в карликовых самцов, живущих внутри тела самки [1, 6].

Более короткоживущее раздельнополое поколение, и особенно самцы, выполняют свою основную генетическую миссию для популяции: перекрестное оплодотворение разных линий артемий, гетерозис, увеличение размеров и жизнеспособности потомков, которые опять превращаются в партеногенетических самок.

Наиболее существенным косвенным доказательством в пользу этой гипотезы является сопоставление размеров особей артемии из партеногенетических и раздельнополых поколений (табл. 3).

Результаты исследований Л.И. Лит-

виненко и Е.П. Матвеевой [2] в озере Медвежье показали, что самки заметно отличаются от самцов большими размерами тела (за счет длины abdomena), шириной abdomena и головы, большим числом щетинок на фурке, а также вес самок ($P_{cp} = 4,6$ мг) почти в два раза превышает вес самцов ($P_{cp} = 2,8$ мг). Сходные данные получены и для алтайских озер Большое Яровое и Солёное [8]. В артемиевых популяциях этих водоемов

масса самок превышает массу самцов по средним показателям в 1,11-1,13 раза.

Данные Г.А. Царевой [9] также могут косвенно свидетельствовать в пользу выдвинутой нами гипотезы о влиянии размеров тела на формирование пола рачков. По ее данным, при большой концентрации кормов артемии (партеногенетические самки) достигают максимальных размеров. При ухудшении кормовой базы в период роста второй

Таблица 2

Сигнальные факторы и механизмы формирования партеногенетических и раздельнополых поколений

Сигналы для формирования партеногенетического и раздельнополого поколений у животных	
Внешние	Внутренние
Сезонные факторы (температура и длина светового дня) – для тлей с чередованием летнего партеногенетического и весеннего и осеннего раздельнополых поколений	Отдаленная гибридизация, переводящая многие гены в гетерозиготное состояние, способствует партеногенезу, повышая выживаемость потомков за счет эффекта гетерозиса
Биохимические факторы среды – детерминируют чередование поколений у нематод семейств Rhabdiasidae и Strongyloididae (паразитическое партеногенетическое и раздельнополое свободноживущее), особенно у стронгилоидов, у которых в отличие от рабдиасов гетерогония не строгая, и может пройти несколько партеногенетических паразитических или несколько раздельнополых свободноживущих поколений подряд	Длительный партеногенез – телитокция, приводящий к воспроизводству в течение многих поколений одних только самок, в конечном итоге приводит (независимо от механизма восстановления диплоидного набора хромосом) к переводу многих генов в гомозиготное состояние. Накапливаются и огомозиготчиваются многие вредные рецессивные мутации, снижается жизнеспособность, и на каком-то этапе часть потомков начинает превращаться в самцов. Это может быть априорная амфитокция самок (прогамный механизм определения пола), а может быть эпигамное определение пола – под влиянием особенностей самих молодых особей при определенном участии факторов среды. Можно предположить, что длительный партеногенез и огомозиготчивание многих генов приводит к уменьшению размеров большинства особей, а наиболее мелкие становятся самцами

выше, перевод большинства генов в гомозиготное состояние у многих особей при длительном партеногенезе приводит к массовому уменьшению размеров, а наиболее мелкие особи становятся самцами.

2. С позиций популяционно-генетической целесообразности вышеупомянутый механизм, обеспечивающий резкое повышение доли самцов в популяции (вплоть до их численного преобладания над самками), обеспечивает с эволюционной точки зрения генетическое разнообразие, максимальную реализацию комбинативной изменчивости, отбор наиболее ценных генотипов, а с биологической – высокий уровень гетерозиса, исключая родственные скрещивания и повышающий жизнеспособность отдельных особей.

3. С экологических (общебиологических) позиций резкие колебания численности самцов и самок в популяции свойственны именно видам мелким, многочисленным, быстро размножающимся, которым в любой экосистеме уготована роль прокормителей. Такие виды легко и быстро восстанавливают и увеличивают свою численность после любого ее падения от любых причин по типу отрицательной обратной связи. До и после резкого увеличения доли самцов (негативное влияние на численность, позитивное – на гетерозис и разнообразие) наступает резкое увеличение доли самок (залог количественного увеличения популяции). С учетом же того, что значительная доля особей гибнет от хищников (не выполнив своей репродуктивной функции или выполнив ее ограниченно), увеличение доли самцов в определенные периоды существования популяции особого урона численности этой популяции не принесет. Если принять во внимание, что у большинства видов беспозвоночных и позвоночных животных самцы подвижнее самок и имеют большую вероятность стать жертвой хищника или неблагоприятных условий, то именно главным образом за счет самцов популяция вида-жертвы выполнит свою трофическую роль.

4. С позиций саморегуляции численности популяций увеличение в определенные периоды численности самцов является существенным фактором внутренней регуляции численности популяций, который экономит трофические ресурсы вида и снижает действие внешних регулирующих факторов (межвидовая конкуренция, пресс хищников, паразитов и патогенов). Более того, внутреннее ограничение численности является одним из способов снижения пресса хищников и патологических агентов (численность которых падает вслед за снижением численности вида-прокормителя или же хищники и неспецифические патогены в это время усиленно эксплатируют другой вид).

Сам факт чередования партеногенеза и появления самцов в популяциях артемий целесообразен как с биологи-

Таблица 3

Размеры тела артемий в различных популяциях

Озеро, территория	Длина тела, мм			Источник
	партеногенез	раздельнополые		
		самки	самцы	
Штормовое, Крым	10,9* (9,0-12,2)	9,0 (7,8-10,1)	8,7 (7,0-9,6)	[7]
Б. Яровое, Алтай	11,5 (10,3-13,4)	9,2	8,7	[8, 9]
Кулундинское, Алтай	8,8-9,5	9,2	7,1	[8, 10]
Соленое, Алтай	–	8,5	7,4	[8]
Танатар, Алтай	–	9,8	8,8	[8]
Медвежье, Урал	10,4-10,7	(9,5-12,6)	8,1	[3]
Эйбай, Китай	–	11,3 (9,3-14,4)	8,0 (6,0-9,6)	[11]
Менгисор, Сев. Казахстан	9,8 (8,0-11,7)	9,3 (7,9-11,0)	8,1 (6,9-8,9)	наши данные
Становое, Сев. Казахстан	10,9 (8,8-13,0)	10,4 (8,9-12,8)	8,8	наши данные

Примечание: * – средняя величина; в скобках – лимиты.

генерации артемий в популяциях в значительном количестве появляются самцы (то есть появлению самцов предшествует период с низкой кормовой базой. Но в этом случае появления самцов могут способствовать две не исключаящие друг друга причины. Во-первых, мелкие особи, не обладающие достаточным запасом вещества и энергии для формирования яиц (вне зависимости от того, чем вызваны мелкие размеры: инбредной депрессией или недостатком кормов), становятся самцами. Во-вторых, в неблагоприятный период существования популяции оптимальной стратегией ее выживания будет снижение плодовитости при увеличении жиз-

неспособности и генотипического разнообразия особей, что и достигается появлением и/или увеличением численности самцов.

В литературе имеются сведения [2, 8, 12, 13], что в отдельные годы в популяциях *Artemia parthenogenetica* не только появляются самцы, но они составляют значительную долю популяции и даже численно преобладают над самками (до 75%).

Объяснить это загадочное явление можно несколькими предположительными причинами, не противоречащими одна другой:

1. По предположенному нами генетическому механизму, изложенному

Лесное хозяйство

ческой, так и с эколого-эволюционной точек зрения (что подробно обсуждалось авторами, изучавшими способы размножения этих рачков).

С точки зрения адаптации к условиям внешней среды известно, что партеногенетические генерации производят в основном покоящиеся яйца, что может быть целесообразно перед зимовкой или наступлением неблагоприятных условий [7]. Размножение раздельнополой генерации приводит к повышению гетерозиготности особей, что, по мнению А.П. Голубева с соавторами [7], приводит не только к более крупным дефинитивным размерам появляющихся затем партеногенетических самок, но и к увеличению числа кладок. По их мнению, важнейшая функция двуполого размножения – обеспечение текущего функционирования популяции путем воспроизводства сформированных науплиусов, а партеногенеза – продукция покоящихся яиц, закладывающих основу будущего существования. Кроме того, при партеногенезе возрастает доля размно-

жающихся самок, устраняется конкуренция с самцами за трофические ресурсы, появляется возможность восстановить снизившуюся численность популяции.

Названные авторы на основе экспериментальных данных приводят убедительные факты в пользу того, что у потомков раздельнополого поколения выше дисперсия и амплитуда изменчивости многих морфофизиологических параметров, то есть повышается генотипическое и фенотипическое разнообразие. А различия в длительности отдельных этапов жизненного цикла, детерминированные генетически, создают резерв особей на случай действия кратковременных неблагоприятных условий.

Однако при партеногенезе, переводящем многие гены в гомозиготное состояние, происходит закрепление определенных признаков в потомстве отдельных самок, проявление действия рецессивных генов в гомозиготе, что также увеличивает разнообразие популяции в целом и создает материал для естественного отбора. Мы также можем

к этому добавить, что партеногенез, возможно, выполняет для популяции и санитарные функции, способствуя выбраковке в гомозиготных сочетаниях патологических и летальных генов.

И, таким образом, существование альтернативных способов размножения (партеногенетического и двуполого) в популяциях артемий обеспечивает сбалансированный полиморфизм популяций рачков, а значит, их высокий адаптивный потенциал в меняющихся условиях. Гораздо сложнее объяснить причины различной роли партеногенеза и двуполого размножения в разных популяциях артемий, как и перепада доли самцов в раздельнополой генерациях. Вполне возможно, что изоляция рачков в отдельных соленых озерах и существенное различие солености и гидрологического режима многих водоемов приводят к существованию изолированных популяций со своеобразным генофондом и закреплением многих морфофункциональных особенностей на генетическом уровне.

Литература

1. Догель В. А. Зоология беспозвоночных. М. : Высшая школа, 1975. 560 с.
2. Литвиненко Л. И. Жабронгие рачки рода *Artemia* Leach, 1819 в гипергалинных водоемах Западной Сибири (география, биоразнообразие, экология, биология и практическое использование) : автореф. дис. ... докт. биол. наук. Пермь, 2009. 46 с.
3. Литвиненко Л. И., Матвеева Е. П. Особенности биологии жабронного рачка артемии // Озеро Медвежье. Биологическая продуктивность и комплексное использование природных ресурсов гипергалинного озера. Тюмень : ФГУП СибрыбНИИпроект, 2001. С. 37-42.
4. Астауров Б. Л. Партеногенез, андрогенез и полиплоидия. М. : Наука, 1977. 343 с.
5. Гиляров М. С. Экологическое значение партеногенеза // Успехи современной биологии. М., 1982. Т. 93. Вып. 1. С. 10-22.
6. Дубинин Н. П. Общая генетика. М. : Высшая школа, 1986. 542 с.
7. Голубев А. П., Хмелева Н. Н., Алехнович А. В., Рощина Н. Н., Столярова С. А. Влияние способов размножения на изменчивость параметров жизненного цикла *Artemia salina* (Crustacea, Anostraca) // Зоол. журн. 2001. Т. 80. № 5. С. 1038-1049.
8. Соловов В. П., Студеникина Т. Л. Рачок артемия в озерах Западной Сибири. Новосибирск, 1990. 80 с.
9. Царева Г. А. Артемия озера Большое Яровое. Особенности репродуктивных и физиологических характеристик // Биоразнообразие артемии в странах СНГ: современное состояние ее запасов и их использование. Тюмень : ФГУП Госрыбцентр, 2002. С. 61-69.
10. Веснина Л. В., Митрофанова Е. Ю., Лисицына Т. О. Планктон соленых озер территории замкнутого стока (юг Западной Сибири, Россия) // Сибирский экологический журнал. Новосибирск, 2005. № 2. С. 221-233.
11. Studies on ecology and biology of *Artemia* in Aibi Lake of Xinjiang, China, 1992. 94 p.
12. Литвиненко Л. И., Литвиненко А. И., Соловов В. П., Визер Л. С., Веснина Л. В., Ясюченя Т. Л. Биогеография и характеристика природных мест обитания сибирской артемии // Биоразнообразие артемии в странах СНГ: современное состояние ее запасов и их использование. Тюмень : ФГУП Госрыбцентр, 2004. С. 3-28.
13. Студеникина Т. Л., Соловов В. П. *Artemia salina* в озерах Западной Сибири (о статусе р. *Artemia*) // Ресурсосберегающие технологии в аквакультуре. Краснодар, 1999. С. 169-170.