

логов сформировали три группы (по десять в каждой).

Животным опытных групп дополнительно к основному кормовому рациону добавляли пробиотик Целлобактерин 25 г (1-я опытная группа); 2-й опытной группе – пробиотик «Фибро-займ» по 15 г на голову в сутки.

До начала опыта были установлены фоновые показатели крови у коров. Кровь брали из яремной вены утром до приема корма и воды. Исследования морфологического спектра крови дойных коров проводили и в конце опыта (табл.).

Изучение морфологического спектра крови дойных коров показало, что содержание гемоглобина, эритроцитов и лейкоцитов было примерно на одинаковом уровне в пределах нормы.

В начале опыта содержание каротина находилось ближе к границе физиологической нормы. В конце опыта

наблюдалось некоторое увеличение содержания каротина в контрольной и опытных группах, но самый высокий показатель был отмечен во 2-й опытной группе (больше на 14 мг%). Минеральный состав крови животных непостоянен. Он зависит от физиологического состояния организма, технологии кормления и содержания. В нашем опыте в сыворотке крови животных контрольной группы уровень кальция повысился на 0,66 мг%, а у коров 1-й опытной группы – на 0,8 мг%, во 2-й опытной – на 0,6 мг%. Содержание неорганического фосфора у животных должно быть в пределах 5,0-6,5 мг%. В наших исследованиях в начале опыта его содержалось в пределах нижней границы физиологической нормы. В конце главного периода содержание фосфора увеличилось на 0,8 мг% в контрольной группе и на 0,45 мг% – в 1-й опытной, во 2-й

опытной – на 1,06 мг% (данные достоверны при $P < 0,05$).

Как известно, о кислотно-щелочном равновесии в организме судят по величине показателей резервной щелочности, которая в крови животных всех групп была в пределах нормы. В конце опыта у животных контрольной группы она составила 45,96 об% CO_2 , в 1-й опытной – 47,02 об% CO_2 , во 2-й опытной – 46,81 об% CO_2 , что на 9,5 и 12,9% больше, чем в начале опыта. Уровень сахара в конце опыта в крови подопытных животных находился в пределах физиологической нормы.

Таким образом, введение в рацион молочных коров ферментных добавок в период раздоя не оказало отрицательного влияния на морфологические и биохимические показатели крови, которые находились в пределах физиологических норм.

Литература

1. Бучель А. В. Изменение морфологии крови у коров при использовании препарата Селемаг // Зоотехния. 2009. № 2. С. 12-14.
2. Тараканов Б. В. Пробиотический потенциал при выращивании телят // Ветеринария. 2001. № 3. С. 46-49.
3. Костомахин Н. М. Использование ферментных препаратов в кормлении сельскохозяйственных животных и птицы / Главный зоотехник. 2006. № 8. С. 20-22.

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.

Солонowodные жабронгие 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 жабронгих солонowodных 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* Varigozzi 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 раздельнополости 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 Соленое [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

Таблица 3

Размеры тела артемии 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

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-

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 раздельнополых 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 артемий 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 артемий // Биоразнообразие артемий 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.

ЖИВОЙ НАПОЧВЕННЫЙ ПОКРОВ КАК БИОИНДИКАТОР СОСТОЯНИЯ ЛЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЙ

Д.А. БЕЛЕНКОВ,

доктор биологических наук, профессор,

С.В. ЗАЛЕСОВ,

доктор сельскохозяйственных наук, профессор,

А.В. БАЧУРИНА,

кандидат сельскохозяйственных наук,

Уральский ГЛТУ, г. Екатеринбург

Ключевые слова: живой напочвенный покров, промышленные поллютанты.

Цель и методика исследований
Живой напочвенный покров (ЖНП)
является одним из компонентов лесно-

го насаждения, наиболее чутко реагирующим на загрязнение окружающей среды. В первую очередь это связано с на-



**Herfield layer, industrial
pollution.**