

УДК 595.323:591.1

ВЛИЯНИЕ СПОСОБА РАЗМНОЖЕНИЯ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАРАМЕТРОВ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА *ARTEMIA SALINA* (CRUSTACEA, ANOSTRACA)

© 2001 г. А. П. Голубев, Н. Н. Хмелева, А. В. Алехнович, Н. Н. Рощина, С. А. Столярова

Институт зоологии Национальной академии наук Беларуси, Минск 220072, Беларусь

Поступила в редакцию 23.09.98 г.

В эксперименте определена вариабельность параметров роста и воспроизводства самок в семьях (группы особей, отрожденные из отдельных кладок) жаброногого рака *Artemia salina*, полученных от партеногенеза и двуполого размножения. При переходе от партеногенеза к двуполому размножению отмечены сокращение ювенильного периода и длительности жизни самок, общего числа кладок и суммарной плодовитости за жизненный цикл, но значительное увеличение доли науплиусов в суммарной плодовитости. Размеры половозрелых самок и число половых продуктов в их первой кладке достоверно не различаются. Дисперсия всех параметров, за исключением размеров тела, при двуполом размножении выше, чем при партеногенезе. При обоих способах размножения наиболее стабильны размеры особей, а наиболее вариабельны число кладок и суммарная плодовитость за жизненный цикл. Промежуточным уровнем изменчивости характеризуются длительность отдельных этапов онтогенеза, число половых продуктов в первой кладке. Ускорение созревания самок достоверно не влияет на продолжительность их жизни, размеры тела и число половых продуктов в первой кладке, но приводит к увеличению числа кладок и суммарной плодовитости за жизненный цикл, что находится в противоречии с концепцией "цены размножения". Вариабельность параметров жизненного цикла и наличие альтернативных способов размножения повышают устойчивость популяций *A. salina*, обитающих в нестабильных и непредсказуемых условиях пересолённых водоемов. Врожденная скорость увеличения численности исследованной популяции при обоих способах размножения практически одинакова. Однако двуполое размножение обеспечивает текущее функционирование популяций, а партеногенез – ее существование в будущем.

Жаброногие раки рода *Artemia* характеризуются значительной изменчивостью (вариабельностью) количественных параметров жизненного цикла, которая сохраняется даже в семьях, или группах особей, отрожденных из отдельных кладок (Хмелева и др., 1990; Хмелева, Рощина, 1995). Во многих популяциях *Artemia* вариабельность дополняется наличием альтернативных способов воспроизводства в жизненном цикле (партеногенез и двуполое размножение), различиями по типу кладок (с науплиусами, активными и покоящимися яйцами) и соотношению полов. Поддержание биологического разнообразия на различных уровнях организации (семьи, популяции) является одной из важнейших предпосылок сохранения динамической устойчивости естественных популяций в широком диапазоне факторов среды (Huston, 1994). Тем не менее многие аспекты этих процессов исследованы явно недостаточно, об экологическом значении вариабельности количественных параметров жизненных циклов имеют лишь самые общие представления.

Влияние смены способов размножения на изменение генотипической структуры естественных популяций *Artemia* изучено достаточно подробно (Bowen, 1962; Bowen et al., 1978). Однако

представления о ее значении в популяционных механизмах адаптаций являются неполными без сравнительных оценок количественных параметров жизненных циклов особей в потомстве от разных способов размножения. Немногочисленные данные по этим вопросам получены при исследованиях популяций *Artemia* с партеногенетическим и популяций с облигатным двуполым размножением (Browne, 1980b; Browne et al., 1984; 1988; Iwasaki, 1976). В последнее время высказано мнение об их разной видовой принадлежности. Североамериканские и североафриканские популяции с облигатным двуполым размножением предложено относить к видам *A. franciscana* и *A. tunisiana*, а евразийские партеногенетические, считавшиеся ранее *A. salina*, – к *A. parthenogenetica* (Browne, MacDonald, 1982). Следовательно, причиной выявленных в ряде случаев различий средних значений и дисперсий количественных параметров жизненных циклов особей из разных популяций может быть не только способ размножения, но также видовые и межпопуляционные различия, обусловленные длительной адаптацией каждой популяции к конкретным условиям существования.

УДК 595.323.591.1

ВЛИЯНИЕ СПОСОБА РАЗМНОЖЕНИЯ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАРАМЕТРОВ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА *ARTEMIA SALINA* (CRUSTACEA, ANOSTRACA)

© 2001 г. А. П. Голубев, Н. Н. Хмелева, А. В. Алехнович, Н. Н. Рощина, С. А. Столярова
Институт зоологии Национальной академии наук Беларуси, Минск 220072, Беларусь

Поступила в редакцию 23.09.98 г.

В эксперименте определена вариабельность параметров роста и воспроизводства самок в семьях (группы особей, отрожденные из отдельных кладок) жаброногого рака *Artemia salina*, полученных от партеногенеза и двуполого размножения. При переходе от партеногенеза к двуполому размножению отмечены сокращение ювенильного периода и длительности жизни самок, общего числа кладок и суммарной плодовитости за жизненный цикл, но значительное увеличение доли науплиусов в суммарной плодовитости. Размеры половозрелых самок и число половых продуктов в их первой кладке достоверно не различаются. Дисперсия всех параметров, за исключением размеров тела, при двуполом размножении выше, чем при партеногенезе. При обоих способах размножения наиболее стабильны размеры особей, а наиболее вариабельны число кладок и суммарная плодовитость за жизненный цикл. Промежуточным уровнем изменчивости характеризуются длительность отдельных этапов онтогенеза, число половых продуктов в первой кладке. Ускорение созревания самок достоверно не влияет на продолжительность их жизни, размеры тела и число половых продуктов в первой кладке, но приводит к увеличению числа кладок и суммарной плодовитости за жизненный цикл, что находится в противоречии с концепцией "цены размножения". Вариабельность параметров жизненного цикла и наличие альтернативных способов размножения повышают устойчивость популяций *A. salina*, обитающих в нестабильных и непредсказуемых условиях пересоленных водоемов. Врожденная скорость увеличения численности исследованной популяции при обоих способах размножения практически одинакова. Однако двуполое размножение обеспечивает текущее функционирование популяций, а партеногенез – ее существование в будущем.

Жаброногие раки рода *Artemia* характеризуются значительной изменчивостью (вариабельностью) количественных параметров жизненного цикла, которая сохраняется даже в семьях, или группах особей, отрожденных из отдельных кладок (Хмелева и др., 1990; Хмелева, Рощина, 1995). Во многих популяциях *Artemia* вариабельность дополняется наличием альтернативных способов воспроизводства в жизненном цикле (партеногенез и двуполое размножение), различиями по типу кладок (с науплиусами, активными и покоящимися яйцами) и соотношению полов. Поддержание биологического разнообразия на различных уровнях организации (семьи, популяции) является одной из важнейших предпосылок сохранения динамической устойчивости естественных популяций в широком диапазоне факторов среды (Huston, 1994). Тем не менее многие аспекты этих процессов исследованы явно недостаточно, об экологическом значении вариабельности количественных параметров жизненных циклов имеются лишь самые общие представления.

Влияние смены способов размножения на изменение генотипической структуры естественных популяций *Artemia* изучено достаточно подробно (Bowen, 1962; Bowen et al., 1978). Однако

представления о ее значении в популяционных механизмах адаптаций являются неполными без сравнительных оценок количественных параметров жизненных циклов особей в потомстве от разных способов размножения. Немногочисленные данные по этим вопросам получены при исследованиях популяций *Artemia* с партеногенетическим и популяций с облигатным двуполым размножением (Browne, 1980b; Browne et al., 1984; 1988; Iwasaki, 1976). В последнее время высказано мнение об их разной видовой принадлежности. Североамериканские и североафриканские популяции с облигатным двуполым размножением предложено относить к видам *A. franciscana* и *A. tunisiana*, а евразийские партеногенетические, считавшиеся ранее *A. salina*, – к *A. parthenogenetica* (Browne, MacDonald, 1982). Следовательно, причиной выявленных в ряде случаев различных средних значений и дисперсий количественных параметров жизненных циклов особей из разных популяций может быть не только способ размножения, но также видовые и межпопуляционные различия, обусловленные длительной адаптацией каждой популяции к конкретным условиям существования.

Подобные исследования необходимо проводить на тех популяциях *Artemia*, где имеет место одна форма размножения. По причине существенной вариабельности параметров жизненного цикла, такие работы желательно проводить на уровне семей. В семьях сохраняется более высокая, по сравнению с популяциями, степень генотипической однородности особей, поэтому доля нетипической изменчивости в общей фенотипической изменчивости количественных признаков в них снижается до минимально возможного уровня. Отсюда различия параметров жизненных циклов потомства между отдельными семьями, полученными от партеногенеза и двуполого размножения, определяются, преимущественно, характером воспроизводства, а не иными факторами (Фольконер, 1985; Захаров, 1987).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в условиях лабораторного эксперимента с семьями из культуры *Artemia salina*¹ (Linnaeus 1758), содержащейся в Институте зоологии НАН Беларуси. Культура получена из яиц, собранных в соленом оз. Штурмовое (Григорьевский п-в, Украина), где в течение сезона вегетации в популяции *A. salina* имело место чередование партеногенеза и двуполого размножения, сохранившееся и в лабораторных условиях.

Эксперименты выполнены при температуре 28°C на искусственной среде соленостью 50‰, которая обеспечивает наивысшую выживаемость молоди. Концентрацию корма (суспензия *Chlorella* sp.) поддерживали на уровне 1 млн кл. мл⁻¹.

Для получения семей от партеногенетически размножающихся самок из культуры отбирали живородящих самок и выращивали поодиночке в сосудах объемом 400 мл. После вымета науплиусов самок удаляли. Каждую семью просчитывали и помещали в сосуд объемом 3 л.

Для получения семей от двуполого размножения из культуры отбирали копулирующие пары, которых рассаживали в отдельные сосуды объемом 400 мл. Эти пары производили почти исключительно кладки с покоящимися яйцами. Выметанные кладки подсушивали при комнатной температуре, а затем инкубировали в термостате до выхода молоди. Семьи выращивали в отдельных сосудах объемом 3 л.

По мере достижения половой зрелости (появление первой кладки в яйцеводах) самок из семей от партеногенеза помещали поодиночке в пробирки с объемом воды 50 мл.

Поскольку соотношение в потомстве от двуполого размножения было близким к 1 : 1, достига-

ющих половой зрелости особей в семьях от двуполого размножения рассаживали парами (самец + самка) в пробирки объемом 70 мл.

Все пробирки ежедневно просматривали, отмечали стадии развития и сроки вымета половых продуктов, определяли размеры кладок и длину тела самок. Смену воды и корма производили после вымета каждой кладки. Для каждой самки определены следующие параметры жизненного цикла: длительность ювенильного периода (D_j), за окончание которого принят момент вымета первой кладки; длительность жизненного цикла (D); число кладок (ΣN) и суммарное число половых продуктов (покоящихся яиц и науплиусов) за жизненный цикл (ΣE); число кладок с покоящимися яйцами (ΣN_0) и общее количество яиц (ΣE_0) за жизненный цикл; число кладок с науплиусами (ΣN_n) и общее количество науплиусов (ΣE_n) за жизненный цикл; доля науплиусов в суммарной плодовитости ($g = \Sigma E_n / \Sigma E$); число яиц или науплиусов в первой кладке (E_1); размеры тела при вымете первой кладки (L_1) и в конце жизненного цикла (L_d). В семьях от двуполого размножения определены также размеры самок при достижении половой зрелости (L_m).

Для статистического анализа использованы только данные для семей, в которых до размножения дожило не менее 60% отрожденных самок, а в этих семьях — только для самок, давших за жизненный цикл хотя бы одну кладку. Всего использованы данные для 132 самок от партеногенеза (6 семей) и 77 самок от двуполого размножения (5 семей).

Рассчитаны средние значения (X), дисперсии (σ^2) и средние квадратичные отклонения (σ), коэффициенты вариации (CV), асимметрии (M) и эксцесса (E_x) для параметров жизненного цикла как для особей из отдельных семей, так и для объединенных выборок из семей от обоих способов размножения.

Для средних значений отдельных параметров, их коэффициентов вариации и дисперсии определены величины амплитуды межсемейной изменчивости (A) в группах семей от одного способа размножения, согласно $A = X_{\max} / X_{\min}$, где X_{\max} и X_{\min} — соответственно средние значения параметра в семьях с верхним и нижним его пределами.

Соответствие функций распределения эмпирических значений каждого параметра с функцией нормального распределения определяли по критерию Колмогорова–Смирнова (Алексахин и др., 1998). При уровне значимости $P < 0.05$ предположение о нормальности распределения отклонялось.

В случаях доказанности нормального распределения параметров жизненного цикла у самок в пределах отдельных семей, проведена попарная оценка достоверности различий их средних значе-

¹Вопрос о тождественности евроазиатских *A. parthenogenetica* и *A. salina* остается открытым, поэтому исследованную популяцию мы будем считать принадлежащей к *A. salina*.

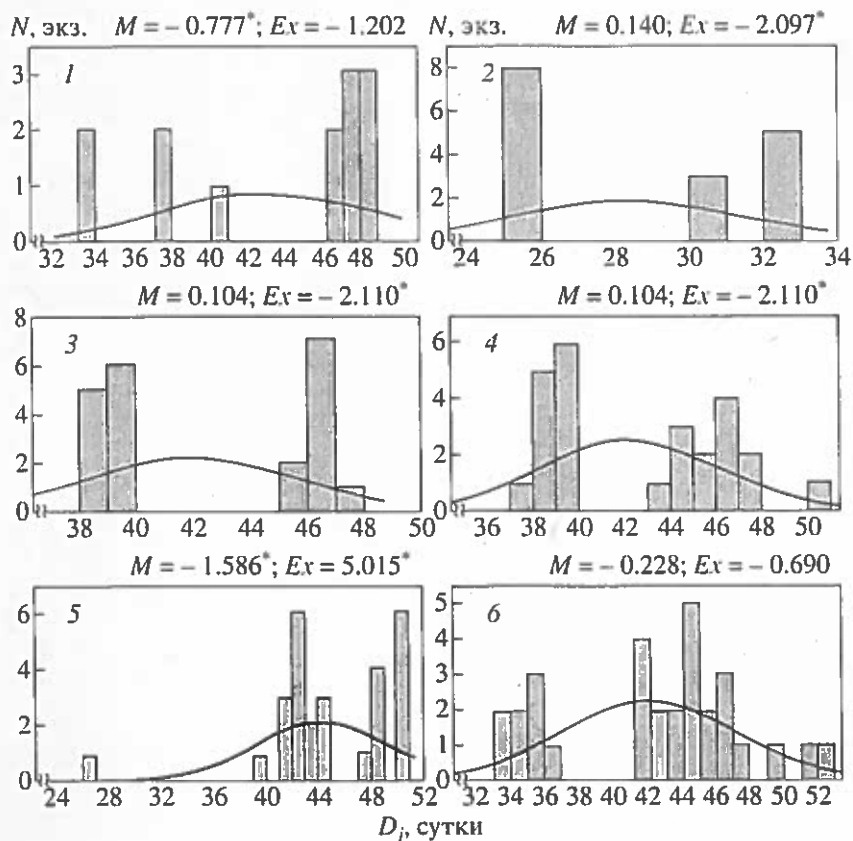


Рис. 1. Вариабельность по длительности ювенильного периода (D_j) в семьях *Artemia salina* от партеногенеза. Число самок в семьях: 1 – 13 экз.; 2 – 16 экз.; 3 – 21 экз.; 4 – 25 экз.; 5 – 27 экз.; 6 – 30 экз. Кривые – ожидаемые кривые нормального распределения, M – коэффициент асимметрии, Ex – коэффициент эксцесса, * – значения, не соответствующие критерию принятия гипотезы нормальности. Видно, что пределы изменчивости по D_j в семье № 2 не перекрываются с таковыми в остальных семьях.

ний и дисперсий между отдельными семьями как в группах семей от каждого способа размножения, так и между семьями от разных способов воспроизводства. Достоверность различий средних значений оценено по критерию Стьюдента, дисперсий – по критерию Фишера.

Для параметров, распределение которых в большинстве семей достоверно отличалось от нормального, аналогичные оценки выполнены с использованием непараметрического критерия Манн-Уитни (Тюрин, Макаров, 1995).

В группе семей от партеногенеза число возможных комбинаций для каждого параметра при попарном сопоставлении составляет $(6 \times 5)/2 = 15$; в группе семей от двуполого размножения $(5 \times 4)/2 = 10$. При сопоставлении семей от разных способов размножения количество комбинаций равно $6 \times 5 = 30$.

С целью оценки тесноты коррелятивных связей между изменениями различных параметров в пределах отдельных семей и в объединенных выборках для всех семей от каждого способа размножения, рассчитаны коэффициенты корреля-

ции Спирмена (r) для каждой пары параметров. Критерием достоверности связей принят уровень значимости $P < 0.01$. Достоверные связи при $r < 0.3$ считались слабыми, при $0.3 < r < 0.6$ – средними, при $r > 0.6$ – сильными. Все расчеты проведены с помощью пакета прикладных статистических программ на PC "Intel Pentium".

РЕЗУЛЬТАТЫ

Каждый исследованный параметр жизненного цикла у самок *A. salina* характеризуется определенной вариабельностью, в ряде случаев весьма существенной. Распределение эмпирических значений параметров в отдельных семьях, за исключением длительности ювенильного периода (D_j), достоверно не отличается от нормального. Пределы изменения D_j в отдельных семьях от одного способа размножения могут не перекрываться (рис. 1, 2). Это указывает на существование определенных генотипических различий в семьях даже от одного способа размножения.

В большинстве семей от партеногенеза распределение по D_j близко к бимодальному с двумя

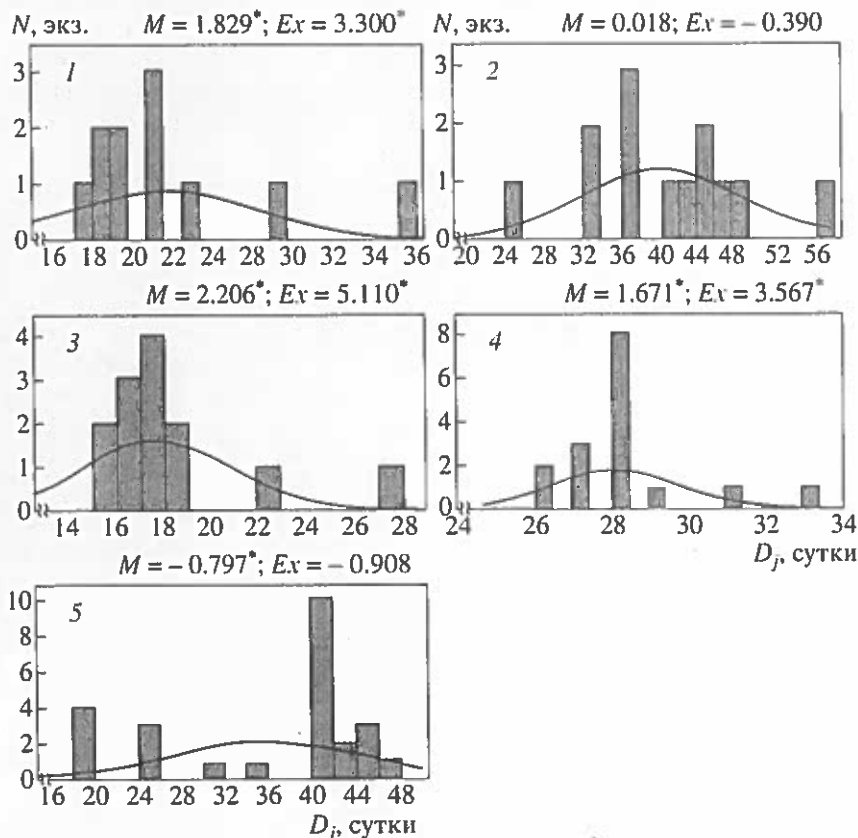


Рис. 2. Вариабельность по длительности ювенильного периода (D_j) в семьях *Artemia salina* от двуполого размножения. Число самок в семьях: 1 – 11 экз.; 2 – 13 экз.; 3 – 13 экз.; 4 – 16 экз.; 5 – 25 экз. Кривые, M , E_x и * – то же, что и на рис. 1.

четко различимыми и приблизительно равными по численности особей модальными группами (рис. 1). Самки с промежуточными D_j в семьях практически отсутствуют. Различия по средним D_j для обеих групп в семьях составляют 6–8 сут, что близко к длительности эмбриогенеза у *A. salina* при температуре эксперимента. В семьях от двуполого размножения существенная вариабельность по D_j сохраняется, однако четкая дифференциация на отдельные группы не отмечена (рис. 2).

Доля достоверных различий средних значений и дисперсий отдельных показателей, за исключением D_j и E_1 , в группах семей от одного способа размножения при попарных сопоставлениях семей от разных способов размножения значительно ниже, чем в группах семей от одного способа размножения (табл. 1).

Значения амплитуды межсемейной изменчивости (A) для средних значений параметров жизненных циклов и коэффициентов их вариации (табл. 2) в большинстве случаев не превышают 2–3. При этом значения A для большинства показателей в семьях от двуполого размножения существенно выше, чем от партеногенеза. Отмечена опделенная тенденция к возрастанию значений A

для средних значений параметров жизненных циклов с увеличением уровня их вариабельности, оцениваемого по коэффициенту вариации (CV).

Напротив, величины A для σ^2 (критерий Фишера) значительно выше. Поскольку во всех случаях $A > 2$, различия по σ^2 , по меньшей мере, в крайних по этому параметру семьях достоверны при уровне значимости $P < 0.01$.

Распределение всех параметров жизненного цикла в объединенных выборках достоверно не отличается от нормального. Единообразная тенденция (увеличение или уменьшение) влияния способа размножения на средние значения исследованных параметров не установлена (табл. 3). Одна их группа (D_j , D , ΣN , ΣE , ΣN_0 , ΣE_0) имеет достоверно более высокие средние показатели в потомстве от партеногенеза, другая (E_1 , ΣN_n , ΣE_n , g) – в потомстве от двуполого размножения. Наконец, средние размеры самок при вымете первой кладки (L_1) при обоих способах воспроизводства достоверно не различаются.

Способ размножения оказывает существенное воздействие и на уровни вариабельности исследованных параметров. Величины их дисперсии в потомстве от двуполого размножения достоверно

Таблица 1. Доля достоверных различий (% от всех возможных комбинаций) между средними значениями отдельных параметров жизненного цикла и их дисперсиями в отдельных семьях при попарных сравнениях

Параметр	Между семьями от партеногенеза		Между семьями от двуполого размножения		Между семьями от разных способов размножения	
	По средним значениям	По дисперсиям	По средним значениям	По дисперсиям	По средним значениям	По дисперсиям
D_i	46.7	—	70.0	—	56.7	—
D	33.3	0	40.0	20.0	46.7	30.0
ΣN	40.0	0	40.0	40.0	56.7	23.3
ΣE	46.7	0	40.0	60.0	56.7	40.0
ΣN_n	0	0	20.0	50.0	36.3	40.0
ΣE_n	0	0	20.0	60.0	26.7	46.7
ΣN_0	46.7	13.3	30.0	0	96.7	63.3
ΣE_0	40.0	20.0	20.0	0	86.7	83.3
E_1	26.7	26.7	0	0	16.7	20.0
L_1	0	0	0	0	100.0	10.0
g	0	40.0	20.0	0	93.3	46.7

Примечание. Достоверность различий для D_j определяли по критерию Манн-Уитни, для остальных параметров – по t - и F -критериям.

Таблица 2. Межсемейная изменчивость (A) параметров жизненного цикла у самок *Artemia salina* при партеногенезе и двуполом размножении

Параметр	$X_{\min}-X_{\max}$	A	$CV_{\min}-CV_{\max}$	A	$\sigma^2_{\min}-\sigma^2_{\max}$	A
D_j , сутки	28.1–44.3	1.58	9.3–13.8	1.48	10.9–35.1	3.22
	17.8–40.2	2.26	6.2–26.9	4.34	3.1–88.6	28.6
D , сутки	65.5–84.1	1.28	13.7–21.7	1.58	89.6–244.6	2.73
	43.1–80.6	1.87	16.0–46.6	2.91	100.2–620.1	6.19
ΣN	3.7–6.6	1.78	33.9–73.1	2.16	3.3–10.3	3.12
	1.6–5.2	3.22	54.0–75.8	1.40	0.96–14.2	14.8
ΣE	140.5–231.8	1.65	41.4–84.6	2.04	6402–15015	2.35
	45.1–138.7	3.08	45.3–76.0	1.68	418–11100	26.6
ΣN_0	2.9–5.9	2.03	34.6–86.1	2.49	2.5–11.0	4.41
	0.38–1.75	4.61	64.3–233.9	3.64	0.42–1.26	3.00
ΣE_0	95.6–211.3	2.21	39.6–107.0	2.70	4278–15851	3.71
	13.1–47.7	3.64	71.7–229.0	3.19	544–1452	2.67
ΣN_n	0.50–0.96	1.92	101.8–183.4	1.80	0.44–1.13	2.57
	1.23–3.60	2.93	50.8–112.4	2.21	0.42–14.9	35.6
ΣE_n	19.6–37.8	1.93	110.6–217.0	2.04	850–2698	3.17
	31.6–97.9	3.10	47.3–109.6	2.32	224–9680	43.2
g	0.056–0.249	4.45	106.4–187.8	1.77	0.011–0.070	6.36
	0.532–0.892	1.68	26.9–66.2	2.46	0.057–0.190	3.33
E_1	24.2–36.4	1.50	28.1–50.3	1.79	46.3–329.9	7.13
	30.1–44.8	1.49	38.2–61.4	1.61	132.8–391.9	2.95
L_1 , мм	10.6–11.2	1.05	3.9–6.7	1.72	0.173–0.556	3.21
	8.8–9.2	1.04	3.8–6.5	1.71	0.115–0.352	3.06
L_d , мм	11.1–12.3	1.11	6.3–8.5	1.35	0.559–0.967	1.73
	—	—	—	—	—	—

Примечание. X – средние; CV – коэффициенты вариации, %; σ^2 – дисперсия. Для каждого параметра верхняя строчка – партеногенез, нижняя – двуполое размножение. – Нет данных.

Таблица 3. Параметры жизненного цикла самок *Artemia salina* в потомстве от партеногенеза и двуполого размножения

Параметр	Партеногенез			Двуполое размножение			t	F
	Пределы	$X \pm \sigma$	CV, %	Пределы	$X \pm \sigma$	CV, %		
D_j , сутки	25–52	40.9 ± 6.6	16.2	15–56	29.9 ± 10.9	33.4	<0.001	2.30**
D, сутки	38–102	73.6 ± 13.7	18.5	21–120	65.0 ± 21.4	37.1	<0.001	2.44**
ΣN	1–11	5.1 ± 2.6	51.0	1–14	3.4 ± 2.8	82.4	<0.001	1.16
ΣE	3–487	180.9 ± 106.4	58.7	9–383	94.3 ± 76.4	81.0	<0.001	1.73*
ΣN_0	0–11	4.4 ± 2.4	54.5	0–5	0.9 ± 1.2	133.3	<0.001	4.00**
ΣE_0	0–487	153.7 ± 41.6	64.0	0–150	26.5 ± 35.4	133.6	<0.001	7.71**
ΣN_n	0–5	0.7 ± 1.0	142.9	0–13	2.5 ± 2.6	104.0	<0.001	6.76**
ΣE_n	0–263	27.1 ± 42.4	156.7	0–330	67.1 ± 70.2	104.6	<0.001	2.74**
g	3–69	29.1 ± 13.6	46.8	6–85	34.7 ± 16.6	47.8	>0.1	1.49
E_1	0–1	0.14 ± 0.22	157.1	0–1	0.73 ± 0.36	49.3	<0.001	2.68**
L_1 , мм	9.0–12.2	10.9 ± 0.60	5.5	7.8–10.1	9.0 ± 0.49	5.4	>0.1	1.50
L_d , мм	9.5–14.0	11.8 ± 0.90	7.8	–	–	–	–	–
L_m , мм	–	–	–	7.0–9.6	8.7 ± 0.36	4.1	–	–

Примечания: t – критерий Стьюдента; F – критерий Фишера; – – нет данных.

* Различия достоверны при $P < 0.05$;

** Различия достоверны при $P < 0.01$.

превышают таковые в потомстве от партеногенеза ($F > 2$, $P < 0.01$).

Значения CV для большинства параметров (исключая L_1 , E_1 и ΣN) при двуполом размножении существенно выше, чем при партеногенезе. Тем не менее исследованные параметры по уровню варибельности четко дифференцируются на три группы, состав которых при разных способах размножения остается постоянным.

В обоих случаях наибольшей стабильностью отличаются размеры особей (L_1 , L_d , L_m), для которых CV не превышает 10%. Более высокой варибельностью (CV до 27–42%) характеризуется длительность отдельных этапов онтогенеза (D_j , D), а также отдельные параметры воспроизводства (E_1 и g) для которых CV не превышает 41–55%. Наиболее изменчивы кумулятивные параметры воспроизводства (ΣN , ΣE , ΣN_0 , ΣE_0 , ΣN_n , ΣE_n), для которых CV достигает 70–160%.

Характер размножения влияет и на ряд других характеристик воспроизводства. В семьях от партеногенеза самки производят три типа кладок: с науплиусами; с покоящимися яйцами, которые развиваются только после предварительного высухания или промерзания; с активными яйцами, выход науплиусов из которых происходит уже через несколько часов после вымета².

² Доля кладок с активными яйцами в разных семьях не превышала 1–5% от общего количества кладок. При дальнейших расчетах число таких кладок и число вышедших из них науплиусов были добавлены к соответствующим показателям для кладок с науплиусами.

При этом 46.9% самок произвели за жизненный цикл все типы кладок, 45.5% – только кладки с покоящимися яйцами и лишь 1.4% – исключительно кладки с науплиусами. Число взрослых самок, не давших за жизненный цикл ни одной кладки, составило 8%. Самки в семьях от двуполого размножения производят только кладки первого и третьего типов. Самки, давшие только покоящиеся яйца, составляли 4.8% от их общего количества, только науплиусов – 36.2%, кладки обоих типов – 25.8%. Остальные самки (28.2%) не выметали ни одной кладки за жизненный цикл, хотя многие из них имели в сумках сформированные яйца.

Значение g (один из важнейших параметров, определяющих скорость увеличения численности популяций *Artemia*) в потомстве от партеногенеза более чем в 5 раз ниже, чем от двуполого размножения – соответственно 14 и 73%. Таким образом, самки *A. salina* при партеногенетическом размножении производят преимущественно кладки с покоящимися яйцами, а при двуполом – кладки с науплиусами.

Соотношение полов в потомстве от двуполого размножения было близким к 1 : 1, тогда как во всех кладках от партеногенетических самок отмечен только один самец.

По усредненным значениям параметров жизненного цикла в семьях (табл. 3) рассчитаны величины врожденной скорости увеличения численности (r_{max}) в исследованной популяции *A. salina* при обоих способах размножения, согласно:

Таблица 4. Матрица тесноты коррелятивных связей для изменения различных параметров жизненного цикла у самок в потомстве *Artemia salina* от партеногенеза и двуполого размножения

Параметр	$1/D_j$	D	ΣN	ΣE	ΣN_0	ΣE_0	ΣN_n	ΣE_n	E_1	g	L_1	L_d
$1/D_j$	1.0000	<u>0.1034</u> -0.1751	<u>0.3446</u> 0.2542	<u>0.3156</u> 0.2543	<u>0.4134</u> <u>0.3887</u>	<u>0.3828</u> <u>0.3610</u>	-0.1135 0.1103	-0.1099 0.1058	-0.1999 0.0256	<u>-0.2291</u> <u>0.2640</u>	-0.0483 -0.0948	<u>0.2888</u> -
D		1.0000	<u>-0.1914</u> <u>-0.5702</u>	<u>-0.7482</u> <u>0.5085</u>	<u>-0.6934</u> 0.1162	<u>0.6686</u> 0.1121	<u>0.3833</u> <u>0.5454</u>	<u>0.5253</u> <u>0.5016</u>	0.1843 -0.0133	-0.1796 -0.1689	0.0699 0.1303	<u>0.5654</u> -
ΣN			1.0000	<u>0.9418</u> <u>0.9344</u>	<u>0.9211</u> <u>0.2825</u>	<u>0.8930</u> <u>0.2957</u>	<u>0.3412</u> <u>0.9256</u>	<u>0.2843</u> <u>0.8769</u>	0.1018 0.0193	0.0429 -0.1137	0.0260 0.0826	<u>0.6577</u> -
ΣE				1.0000	<u>0.8446</u> <u>0.2888</u>	<u>0.9140</u> <u>0.3957</u>	<u>0.3931</u> <u>0.8551</u>	<u>0.3141</u> <u>0.9006</u>	0.1677 0.2339	-0.1161 -0.1108	0.0310 0.1403	<u>0.7011</u> -
ΣN_0					1.0000	<u>0.9430</u> <u>0.9031</u>	-0.0344 -0.1015	-0.0719 -0.1125	0.0231 0.0213	0.2400 <u>0.6690</u>	0.0097 -0.1221	<u>0.6215</u> -
ΣE_0						1.0000	0.0154 -0.0496	-0.0299 -0.0427	0.0746 0.2567	0.1739 <u>0.5925</u>	-0.1953 -0.1021	<u>0.6660</u> -
ΣN_n							1.0000	<u>0.9414</u> <u>0.9538</u>	0.2143 0.0116	<u>-0.7135</u> <u>-0.3818</u>	0.0497 0.1338	<u>0.1960</u> -
ΣE_n								1.0000	<u>0.2512</u> 0.1322	<u>-0.6112</u> <u>-0.4000</u>	0.1199 0.1997	<u>0.2074</u> -
E_1									1.0000	-0.1840 -0.0843	<u>0.2354</u> 0.0721	<u>0.0590</u> -
g										1.0000	-0.0336 0.2150	<u>0.0137</u> -
L_1											1.0000	<u>0.2827</u> -

Примечание. Для каждого параметра: в числителе – для самок от партеногенеза, в знаменателе – для самок от двуполого размножения. Жирным шрифтом выделены значения r при $P < 0.01$. – Нет данных.

$r_{\max} = \ln R_0/T$, где R_0 – чистая скорость размножения, T – время генерации.

Значение R_0 принято равным $\alpha \Sigma E_n$, где α – доля самок в потомстве, ΣE_n – среднее число науплиусов, произведенное одной самкой за жизненный цикл. Время генерации рассчитано как $(D_j + D)/2$, где D_j и D – длительность ювенильного периода и жизненного цикла самок.

Исходя из полученного в экспериментах соотношения полов, значение α при двуполом размножении принято равным 0.5, а при партеногенезе – 1.0.

Выживаемость молоди в обоих случаях принята равной 100%. Безусловно, это большое допущение, однако есть все основания полагать, что в зоне толерантности выживаемость потомства от обоих способов размножения вполне сопоставима.

Рассчитанные таким образом значения r_{\max} при двуполом размножении оказались существенно выше, чем при партеногенезе – соответственно 0.0740 и 0.0576 сут⁻¹.

Однако в наших экспериментах доля размножающихся самок при партеногенезе достигала 92.0%, а при двуполом размножении – только 71.8%. Значения r_{\max} , скорректированные с учетом этого показателя, при партеногенезе и двуполом размножении практически совпали – соответственно 0.0530 и 0.0538 сут⁻¹.

Полученные значения r_{\max} хотя и завышены по сравнению с реальными, однако представляют собой результирующие показатели, отражающие потенциальные возможности роста численности популяции при разных способах воспроизводства.

Жизненный цикл любого организма является “компромиссом”, отражающим оптимальное для определенных условий распределение затрат вещества и энергии на ростовые и репродуктивные процессы (Бигон и др., 1989), что находит отражение в конкретных значениях количественных параметров жизненных циклов.

Вариабельность большинства этих параметров в семьях *A. salina* весьма значительна. Поэто-

му особый интерес представляет определение тесноты коррелятивных связей между их изменениями, в первую очередь, оценка воздействия ускоренного полового созревания самок на их выживаемость, рост и характеристики размножения.

Корреляционные матрицы, отражающие изменения исследованных параметров в объединенных выборках для семей от каждого способа размножения, представлены в табл. 4. Для большей наглядности при расчетах использованы не абсолютные значения D_j , а их обратные показатели ($1/D_j$), характеризующие скорость полового созревания самок.

Достоверные или сильные связи между изменениями отдельных параметров в большинстве случаев отсутствуют. Исключение представляют лишь положительные корреляции, отражающие пропорциональную зависимость между числом кладок и половых продуктов за жизненный цикл.

Поскольку достоверная зависимость между $1/D_j$ и D отсутствует, ускоренное созревание самок не влияет заметным образом на их смертность в период размножения. Отсюда сокращение D_j приводит к удлинению их репродуктивного периода. Это обуславливает сильные и высоко достоверные положительные корреляции между $1/D_j$ и кумулятивными параметрами воспроизводства — ΣN , ΣE , ΣN_0 , ΣE_0 , ΣN_n , ΣE_n , отмеченные при обоих способах воспроизводства.

При обоих способах размножения ускорение полового созревания не оказывает достоверного воздействия на размеры самок при вымете ими первой кладки (L_1) и числе половых продуктов в ней (E_1). Напротив, положительная корреляция между $1/D_j$ и L_d в потомстве от партеногенеза, хоть и слабая, но высоко достоверная.

Средние значения L_1 и L_d у партеногенетических самок различаются несущественно (соответственно 10.9 и 11.7 мм), но высоко достоверно ($P < 0.01$), при наличии слабой положительной корреляции между ними. Значительно более сильная корреляция отмечена в потомстве от партеногенеза между D и L_d . Очевидно, у партеногенетических самок имеет место небольшое, но достоверное увеличение размеров тела в период размножения.

Значения g в потомстве от партеногенеза значительно снижаются с увеличением $1/D_j$, а в потомстве от двуполого размножения — возрастают. Таким образом, у самок с замедленным созреванием в первом случае отмечена тенденция к увеличению продуцирования яиц, а во втором — к увеличению производства науплиусов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Способ размножения оказывает разностороннее воздействие на характеристики количественных параметров жизненных циклов *A. salina*. При

его смене изменяются как уровни варибельности отдельных параметров и их средние значения, так и соотношение полов и разных типов кладок.

Наиболее стабильными остаются размеры особей (L_1 , L_d , L_m), для которых CV не превышает 5–8%. При этом размеры самок при вымете первой кладки (L_1) — один из немногих показателей, дисперсия которого не зависит от способа размножения. Согласно нашим неопубликованным данным, CV для размеров отрожденных науплиусов в семьях *A. salina* из популяции оз. Малое Яровое (Кулундинская низменность, Алтайский край) также составляет не более 4–5%.

Высокая стабильность размерных параметров у *A. salina*, очевидно, обусловлена тем, что данные признаки в наибольшей степени, по сравнению с другими, имеют видоспецифичный характер и находятся под жестким генотипическим контролем.

Сходный уровень изменчивости ($CV < 10$ –12%) установлен для размеров яиц и отрожденной молоди в кладках Cladocera (Tessier, Consolatti, 1989), Decapoda (Pandian, 1970; Pandian, Katre, 1972) и ряда пресноводных рыб (Кирпичников, 1979); метаморфозирующих личинок в семьях Copepoda (McLaren, 1976; McLaren, Corkett, 1978) и Decapoda (Kulesh, Guiguinyak, 1993). Варибельность линейных размеров многих морфологических структур у водных беспозвоночных и рыб характеризуется теми же значениями CV (Черепанов, 1986).

Поскольку процессы эмбриогенеза, метаморфоза и морфогенеза жестко контролируются генотипически, подобный уровень варибельности представляется минимально возможным, обусловленным случайными нарушениями развития, или "онтогенетическими шумами" (Астауров, 1977; Струнников, Вышинский, 1988).

Более высокой изменчивостью отличаются временные параметры (D_j , D) и отдельные показатели воспроизводства, такие как число половых продуктов в первой кладке и доля науплиусов в суммарной абсолютной плодовитости.

Наиболее вариабельны кумулятивные параметры воспроизводства — общее число кладок и суммарная плодовитость за жизненный цикл. Это может быть обусловлено как чисто случайными колебаниями величин этих параметров, так и тем, что отбор специально направлен на поддержание их повышенной изменчивости (Яблоков, 1987, стр. 198).

Величины амплитуды межсемейной изменчивости (A) параметров жизненного цикла (табл. 2) в определенной степени характеризуют эффективность отбора на их изменение в последующих поколениях (Ушаков, 1988). Чем выше амплитуда, тем эффективнее может быть подобный отбор.

Результаты наших исследований вполне соответствуют данным других авторов (Browne,

цов, при достаточном питании не сказывалась на продолжительности их жизни и суммарной плодовитости. Компенсация сокращенного периода размножения происходила за счет увеличения числа яиц в кладках и сокращения интервалов между ними (Browne, 1982).

Таким образом, самки из разных популяций *Artemia*, отличающиеся максимальной скоростью полового созревания, при оптимальных пищевых и иных условиях характеризуются также наибольшими размерами и наивысшей абсолютной плодовитостью.

Аналогичные положительные корреляции между величинами соматического и генеративного приростов установлены у легочных моллюсков *Physella integra* и *Biomphalaria glabrata*, выращиваемых при разных плотностях, а также у *Lymnaea stagnalis* при компенсационном росте (Голубев, 1999).

У самок из крымских популяций *A. salina* за период размножения затраты энергии составляют почти 65% величины ассимилированной энергии рациона и более чем в 25 раз превышают затраты на соматический прирост (Хмелева, 1968). Тем не менее нами установлена достоверная положительная корреляция между суммарной плодовитостью за жизненный цикл и продолжительностью жизни самок.

Очевидно, рост и размножение гидробионтов являются двумя сторонами единого процесса пластического обмена и тесно взаимосвязаны. Отсюда концепция "цены размножения", согласно которой интенсификация процессов полового созревания и размножения приводит к замедлению соматического роста и сокращению жизни особей (Bell, 1980), не может считаться универсальной для гидробионтов. Возможно, антагонистические взаимоотношения между затратами энергии на рост и размножение у водных беспозвоночных имеют место лишь в условиях пищевого лимитирования (Голубев, 1999).

Высокий уровень вариабельности многих параметров жизненного цикла, наличие альтернативных способов размножения у *A. salina* имеет значительный биологический смысл. Изменчивость по D_j в семьях обеспечивает неодновременное включение одновозрастных особей в процессы воспроизводства. Это снижает вероятность гибели молоди, отрожденной из данной семьи, в результате кратковременных неблагоприятных изменений условий среды в водоеме, в первую очередь, при распреснении воды после обильных дождей.

Члены каждой семьи характеризуются определенным генетическим своеобразием, отличным от других семей. Высокий уровень вариабельности по D_j является одним из механизмов поддержания генетического разнообразия попу-

ляций, что создает основу для сохранения гомеостаза и динамической устойчивости популяций в изменяющихся условиях среды.

Высокая лабильность кумулятивных параметров воспроизводства, наличие кладок разных типов обеспечивает быструю регуляцию процессов размножения. Это особенно важно для популяций *Artemia*, обитающих в ультрагалинных водоемах с нестабильными и непредсказуемыми условиями среды, в которых период с оптимальными для роста и размножения условиями, как правило, не превышает 1.5–2 мес в году.

С другой стороны, наивысшая по сравнению с другими, стабильность размерных параметров существенно ограничивает уровень фенотипической вариабельности особей в популяциях, что позволяет сохранить их оптимальные размеры как норму, наиболее адаптированную к конкретным условиям существования (Шмальгаузен, 1983).

Особый интерес представляет вопрос о функциональной роли альтернативных форм размножения в природных популяциях *Artemia*. Теоретически максимальная скорость увеличения численности популяции (r_{max}) при партеногенезе может быть в 2 раза выше, чем при двуполом размножении. Однако в исследованной нами популяции значения r_{max} при обоих способах размножения оказались практически одинаковыми, главным образом, вследствие резко различной доли науплиусов в суммарной абсолютной плодовитости.

Очевидно, оба способа воспроизводства в равной степени способны обеспечить существование данной популяции. Однако важнейшая функция двуполого размножения – обеспечение текущего функционирования популяций путем преимущественного воспроизводства науплиусов, а важнейшая функция партеногенеза – продуцирование покоящихся яиц, закладывающих основу их будущего существования.

Партеногенез обладает рядом и других важных преимуществ. Даже небольшое количество партеногенетических самок способно за сравнительно короткий срок восстановить численность популяции, которая перейдет затем к двуполому размножению. При партеногенезе возрастает доля размножающихся самок в общей численности популяций, устраняется их конкуренция с самцами за пространственные и пищевые ресурсы (Browne, 1980).

Партеногенез обеспечивает гомозиготизацию генома, способствует проявлению действия рецессивных генов. Это увеличивает генотипическое и фенотипическое разнообразие популяций и создает исходный материал для действия естественного отбора.

Значительная вариабельность количественных параметров жизненных циклов, наличие аль-

тернативных способов размножения обеспечивают максимальное повышение динамической устойчивости популяций *A. salina* в нестабильных и непредсказуемых условиях, характерных для ультралинейных водоемов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексахин С.В., Балдин А.В., Кришцын В.В., Николаев А.Б., Строганов В.Ю., 1998. Прикладной статистический анализ данных. М.: Изд-во ПРИОР. Т. 1. 332 с. Т. 2. 352 с.
- Астауров Б.Л., 1977. Партеногенез, андрогенез, полиплоидия. М.: Изд-во АН СССР. 343 с.
- Безруков В.Н., 1994. Гетерозиготность, генотипическая гетерогенность и количественные признаки в популяциях // Журн. общ. биол. Т. 55. № 4–5. С. 440–458.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология. Особи, популяции, сообщества. М.: Мир. Т. 2. 477 с.
- Голубев А.П., 1999. Вариабельность параметров жизненных циклов гидробионтов: количественные аспекты и экологическое значение. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Минск: Ин-т зоол. НАН Беларуси. С. 1–38.
- Голубев А.П., Роцина Н.Н., Борисова М.С., 1996. Разнокачественность роста и воспроизводства в семьях моллюсков *Physella integra* (Pulmonata, Physidae) в зависимости от способа оплодотворения и очередности выхода из кладок // Экология. № 1. С. 63–69.
- Захаров В.М., 1987. Асимметрия животных. М.: Наука. 216 с.
- Кирпичников В.С., 1979. Генетические основы селекции рыб. Л.: Наука. 392 с.
- Струнников В.А., Вышинский И.М., 1988. Модификационная изменчивость изогенных популяций тутового шелкопряда, различающихся по генотипу и способу размножения // Журн. общ. биол. Т. 49. № 5. С. 642–652.
- Тюрин Ю.Н., Макаров А.А., 1995. Анализ данных на компьютере. М.: Финансы и статистика. 384 с.
- Ушаков Б.П., 1988. Основы селекции особей по относительно лабильным физиологическим признакам на примере теплоустойчивости организма // Журн. общ. биол. Т. 49. № 2. С. 302–309.
- Фольконер Д.С., 1985. Введение в генетику количественных признаков. М.: Агропромиздат. 485 с.
- Хмелева Н.Н., 1968. Затраты энергии на дыхание, рост и размножение у *Artemia salina* (L.) // Биолог. моря (Севастополь). Вып. 15. С. 71–98.
- Хмелева Н.Н., Голубев А.П., Столлрова С.А., Алехнович А.В., 1990. Изменчивость параметров роста и размножения в семьях *Artemia salina* (Crustacea, Anostraca) // ДАН СССР. Т. 315. № 6. С. 1511–1514.
- Хмелева Н.Н., Роцина Н.Н., 1995. Гетерогенность в семьях рода *Artemia* с половым способом размножения // ДАН России. Т. 345. № 4. С. 572–574.
- Черепанов В.В., 1986. Эволюционная изменчивость водных и наземных животных. Новосибирск: Наука. Сиб. отд. 240 с.
- Шмальгаузен И.И., 1983. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Мир. 360 с.
- Яблоков А.В., 1987. Популяционная биология. М.: Высшая школа. 303 с.
- Bell G., 1980. The cost of reproduction and their consequences // Amer. Nat. V. 116. № 1. P. 45–76.
- Bowen S., 1962. The genetics of *Artemia salina*. I. The reproductive cycle // Biol. Bull. V. 122. P. 25–32.
- Bowen S., Davis S., Fenster S., Lindwall G.A., 1978. I. *Artemia* hemoglobins: genetic variations in parthenogenetic and zygogenetic populations // Biol. Bull. V. 155. P. 273–287.
- Browne R.A., 1980. Competition experiments between parthenogenesis and sexual strains of the brine shrimp, *Artemia salina* // Ecology. V. 61. № 3. P. 471–474. – 1980a. Reproduction pattern and mode in the brine shrimp // Ecology. V. 63. № 1. P. 43–47.
- Browne R.A., 1982. The cost of reproduction in brine shrimp // Ecology. V. 63. № 1. P. 43–47.
- Browne R.A., MacDonald G.H., 1982. Biogeography of the brine shrimp, *Artemia*: distribution of parthenogenetic and sexual populations // J. Biogeogr. V. 9. № 4. P. 331–338.
- Browne R.A., Davis L.E., Sallee S.E., 1988. Effect of temperature and relative fitness on sexual and asexual brine shrimp *Artemia* // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. V. 124. № 1. P. 1–20.
- Browne R.A., Sallee S.E., Grosch D.S., Segretti W.O., Purser S.M., 1984. Partitioning genetic and environmental components of reproduction and lifespan in *Artemia* // Ecology. V. 65. № 3. P. 949–960.
- Gaiardo G.M., Beardmore J.A., 1989. Ability to switch reproductive mode in *Artemia* is related to maternal heterozygosity // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 55. № 2. P. 191–195.
- Huston M.A., 1994. Biological Diversity. Cambridge: Cambridge University Press. 681 p.
- Iwasaki T., 1976. Reproduction patterns of *Artemia* with special regard to food and temperature // Zool. Mag. V. 85. P. 229–236.
- Kulesh V.F., Guiguinyak Y.G., 1993. Development and growth heterogeneity in oriental river prawn, *Macrobrachium nipponense* (de Haan) (Palaemonidae) // Aquacult. and Fish. Manag. V. 24. P. 751–760.
- McLaren I.A., 1976. Inheritance of demographic and production parameters in the marine copepod *Eurytemora herdmani* // Biol. Bul. V. 151, N 1. P. 200–213.
- McLaren I.A., Corkett C.J., 1978. Unusual genetic variation in body size, development time, oil storage, and survivorship in the marine copepod *Pseudocalanus* // Mar. Biol. V. 155. № 2. P. 347–359.
- Pandian T.J., 1970. Yolk utilization and hatching time in the canadian lobster *Homarus americanus* // Mar. Biol. V. 7. № 3. P. 751–760.
- Pandian T.J., Katre S., 1972. Effect of hatching time on larval mortality and survival of the prawn *Macrobrachium idae* // Mar. Biol. V. 13. № 4. P. 330–337.
- Tessier A.J., Consolatti N.L., 1989. Variation in offspring size in *Daphnia* and consequences for individual fitness // Oikos. V. 56. № 2. P. 269–276.

EFFECTS OF REPRODUCTION MODE ON VARIABILITY OF ARTEMIA SALINA (CRUSTACEA, ANOSTRACA) LIFE CYCLE PARAMETERSA. P. Golubev, **N. N. Khmeleva**, A. V. Alekhovich, N. N. Roshchina, S. A. Stolyarova*Zoological Institute, Belarusian Academy of Sciences, Minsk 220072, Belarusia*

In experiments, the mean parameters of the life history and their variability were determined in the brine shrimp (*Artemia salina*) females in parthenogenetic and bisexual reproduction. The transition from parthenogenesis to bisexual reproduction reduces the juvenile period and the whole life cycle, decreases the number of broods and the total fecundity from 14 to 73%. However, it does not influence the mean size of mature females and the amount of sexual products in the first brood. In the bisexual reproduction, the dispersions and coefficients of variation in the most parameters, except the size of mature females and the sexual product amount in the first brood, are much higher than in parthenogenesis. In both reproduction modes the individual size is the most stable ($CV \sim 8\%$); the number of broods and absolute fecundity is the most variable ($\sim 150\%$). The duration of some stages of the life cycle and the amount of sexual products in the first brood are of intermediate level of variation (16–37%). The acceleration of maturation in females does not influence their survival and size and the amount of sexual products in the first brood, but leads to an increase of the number of broods and total fecundity for the life cycle. The variability of the life cycle parameters and alternative modes of reproduction raise the stability of *A. salina* natural populations. In both reproduction modes the maximum rate of increasing the number of the population is almost equal. However, the bisexual reproduction provides the current functioning of populations, but parthenogenesis secures their existence in future.