

МЕХАНИЗМ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ПАРАМЕТРОВ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА У ЖАБРОНОГИХ РАКОВ РОДА ARTEMIA КАК ФАКТОР АДАПТАЦИИ К УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

© 2008 г. А. П. Голубев, Н. Н. Рощина, Н. Н. Хмелева

Представлено академиком Л.М. Суценой 18.03.2008 г.

Поступило 01.04.2008 г.

Жаброногие ракообразные рода *Artemia* являются практически единственными беспозвоночными, населяющими мелкие ультрагалинные водоемы, которые находятся преимущественно в засушливых регионах. Сезонные и многолетние изменения климатических факторов (температуры, количества осадков и их распределения по сезонам года) обуславливают широкие пределы колебаний уровня воды и солености в этих водоемах. Это приводит к незакономерным и непредсказуемым межгодовым изменениям длительности сезона вегетации для *Artemia*, т.е. периода года, в котором соленость воды остается в пределах 25–180‰, а температура превышает 7–8°C [1].

Многие популяции *Artemia* характеризуются значительной лабильностью параметров жизненного цикла (ЖЦ) особей и наличием альтернативных способов воспроизводства (партогенеза и двуполого размножения), что рассматривается как один из важнейших популяционных механизмов адаптации к существованию в экстремальных условиях среды [2, 3]. Тем не менее многие важные аспекты этого процесса остаются малоисследованными. В их число входят влияние способа размножения на изменчивость параметров ЖЦ, теснота коррелятивных связей между ними и наследуемость параметров ЖЦ.

Нами проведены исследования в этом направлении с лабораторной культурой *Artemia*, происходящей от популяции оз. Штормовое (Крымский п-ов, Украина). В указанной популяции отмечена смена способов размножения, сохранившаяся и в лабораторной культуре. Эксперименты выполнены на семьях *Artemia* (потомство, отрожденное из одной кладки) от партогенеза и двуполого размножения. Методы получения семей описаны ра-

нее [2]. Особей из семей выращивали поодиночке в сосудах с объемом воды 50 мл на протяжении всего жизненного цикла при 28°C на искусственной среде соленостью 50‰. Корм (суспензия *Chlorella* sp. в концентрации 1 млн. клеток · мл⁻¹) задавали с избытком.

В экспериментах использованы 132 самки от партогенеза (6 семей) и 77 самок (5 семей) от двуполого размножения. Для каждой самки определены следующие параметры ЖЦ: длительность ювенильного периода (D_j) и всего ЖЦ (D); размеры тела при вымете первой кладки (L_1) и в конце ЖЦ (L_d); число половых продуктов (науплиусы или цисты) в первой кладке (E_1), а также суммарные (за ЖЦ) параметры размножения – общее число кладок (N) и половых продуктов (E), число кладок с науплиями (N_0) и с цистами (N_n); число науплиев (E_0) и цист (E_n); отношение числа науплиев к общему числу половых продуктов ($g = E_n/E$).

Для выборок от обоих способов размножения определены средние значения (X) отдельных параметров ЖЦ, их стандартные отклонения (σ) и коэффициенты вариации [$C.V. = (X/\sigma) \cdot 100\%$]. В объединенных выборках от обоих способов размножения рассчитаны коэффициенты корреляции Спирмена (r) между значениями $\frac{1}{D_j}$, характеризующими скорость полового созревания самок, и остальными параметрами ЖЦ.

Наследуемость (h^2), или доля генотипической изменчивости в общей фенотипической вариабельности параметров ЖЦ, рассчитана согласно:

$$h^2 = \frac{\sigma_p^2 - \sigma_f^2}{\sigma_p^2}, \text{ где } \sigma_p^2 - \text{общая дисперсия параметра}$$

для всех самок от одного способа размножения, σ_f^2 – средняя дисперсия этого параметра в группе семей от одного способа размножения [4]. Чем выше значения h^2 для того или иного параметра ЖЦ, тем более эффективным может быть естественный или искусственный отбор на его изменение [5].

Международный государственный экологический университет им. А.Д. Сахарова, Минск, Беларусь
Научно-практический центр по биоресурсам
Национальной академии наук Беларуси, Минск,
Беларусь

Таблица 1. Соотношение между вариабельностью параметров ЖЦ и их наследуемостью в потомстве *Artemia* от разных способов размножения

Параметр ЖЦ	Партеногенез				Двуполое размножение			
	Средние $\pm \sigma$	<i>C.V.</i> , %	<i>r</i> *	<i>h</i> ²	Средние $\pm \sigma$	<i>C.V.</i> , %	<i>r</i> *	<i>h</i> ²
<i>D_j</i> , сут	40.9 \pm 6.6	16.2	–	0.518	29.9 \pm 10.0	33.4	–	0.627
<i>D</i> , сут	73.6 \pm 13.7	18.5	–0.1034	0.141	65.0 \pm 21.42	37.1	–0.1751	0.330
ΣN	5.1 \pm 2.6	51.0	0.3446	0.148	3.4 \pm 2.8	82.4	0.2542	0.288
ΣE	180.9 \pm 106.4	58.7	0.3165	0.096	94.3 \pm 76.4	81.0	0.2543	0.262
ΣN_0	4.4 \pm 2.4	54.5	0.4134	0.153	0.9 \pm 1.2	133.3	0.3887	0.248
ΣE_0	153.7 \pm 98.3	64.0	0.3828	0.109	26.5 \pm 35.4	133.6	0.3610	0.137
ΣN_n	0.7 \pm 1.0	142.9	–0.1135	0.063	2.5 \pm 2.6	104.0	0.1103	0.141
ΣE_n	27.1 \pm 42.4	156.7	–0.1099	0.068	34.1 \pm 15.1	104.6	0.1058	0.177
<i>g</i> , %	14.0 \pm 22.0	157.1	0.2297	0.000	73.0 \pm 36.0	49.3	0.2640	0.040
<i>E</i> ₁	29.1 \pm 13.6	29.1	–0.1919	0.081	34.7 \pm 16.6	47.8	0.0256	0.000
<i>L</i> ₁ , мм	10.9 \pm 0.60	5.5	–0.0483	0.053	9.0 \pm 0.49	5.4	–0.0948	0.092
<i>L</i> _d , мм	11.8 \pm 0.90	7.8	0.2888	0.148	–	–	–	0.000

* Между $\frac{1}{D_j}$ и другими параметрами ЖЦ. Жирным шрифтом обозначены значения *r*, достоверные при уровне значимости $P < 0.05$.

Исследуемые параметры ЖЦ в потомстве от обоих способов размножения характеризуются разными уровнями вариабельности (табл. 1). Тем не менее по этому показателю все они четко дифференцируются на три группы, состав которых в обеих выборках остается постоянным. Наиболее стабильными параметрами ЖЦ являются размеры половозрелых особей (*L*₁, *L*_d), значения *C.V.* для которых не превышают 10%. Средним уровнем изменчивости (*C.V.* в пределах 16–55%) характеризуется длительность отдельных этапов онтогенеза (*D_j* и *D*), а также число половых продуктов (науплиусы или цисты) в первой кладке. Самый высокий уровень изменчивости (*C.V.* от 49 до 157%) имеют кумулятивные показатели размножения (*N*, *E*, *N*₀, *N*_n, *E*₀, *E*_n, *g*).

Поскольку статистически достоверной корреляции между $\frac{1}{D_j}$ и *D* в выборках самок от обоих способов размножения не обнаружено, ускоренное половое созревание самок не оказывает определенного влияния на последующую длительность их жизни. Отсюда самки, первыми достигающие половой зрелости (лидеры), имеют более продолжительный период размножения, что приводит к достоверному увеличению кумулятивных параметров размножения, в первую очередь суммарной плодовитости за ЖЦ (рис. 1). Так как отмечена достоверная положительная корреляция между $\frac{1}{D_j}$ и *g*, самки-лидеры производят больше

науплиусов, чем достигающие половой зрелости позднее. Это способствует повышению роста численности популяций *Artemia* в текущий сезон вегетации.

В целом теснота коррелятивных связей между $\frac{1}{D_j}$ и остальными параметрами ЖЦ в выборках от обоих способов размножения остается очень низкой, поскольку максимальные значения *r* не превышают 0.415. Жесткое закрепление коррелятивных связей между параметрами ЖЦ дает определенное преимущество популяциям, обитающим в стабильной или предсказуемой среде. Однако в резко изменчивой среде, характерной для ультрагалинных водоемов, оно не дает популяциям *Artemia* ощутимых преимуществ.

При обоих способах размножения максимальная и очень высокая наследуемость ($h^2 > 0.5$) отмечена для длительности ювенильного периода самок (*D_j*). Этот параметр ЖЦ характеризуется достаточно высокой вариабельностью (*C.V.* в пределах 16–23%), что создает исходный материал для естественного отбора на изменение этого параметра в природных популяциях *Artemia*. Наследуемость остальных параметров ЖЦ, как лабильных (кумулятивные параметры размножения), так и весьма стабильных (размеры самок), очень низка ($h^2 < 0.26$), что делает отбор на их изменение малоэффективным.

Из всего комплекса абиотических факторов среды наиболее существенное воздействие на уровень воспроизводства популяций *Artemia* ока-

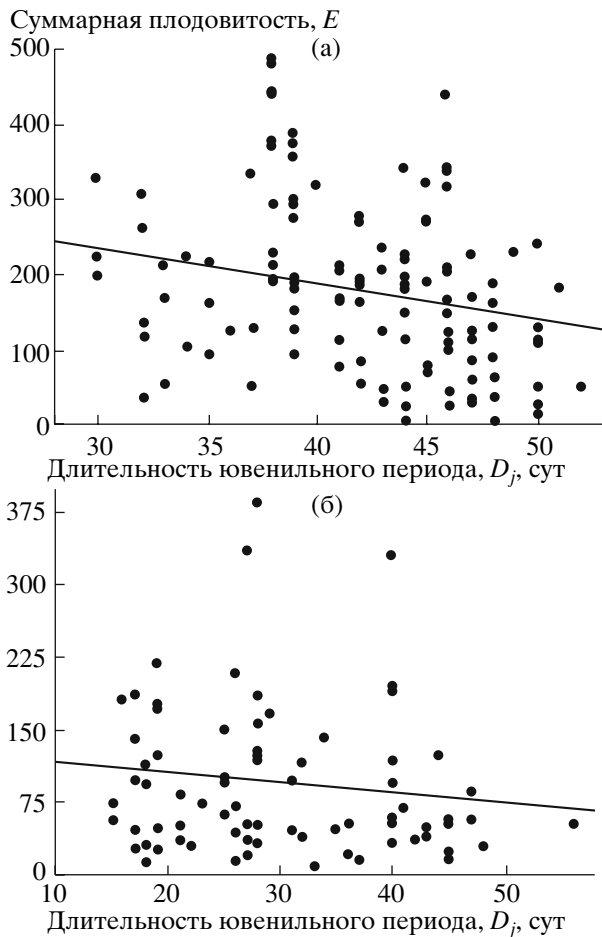


Рис. 1. Зависимость суммарной плодовитости в течение жизненного цикла у *Artemia* от продолжительности ювенильного периода. а – потомство от партеногенеза; б – потомство от двуполого размножения.

зывает длительность сезона вегетации, которая в большинстве водоемов, как правило, меньше максимальной продолжительности жизни особей [1]. Поэтому при сокращении сезона вегетации

несомненное селективное преимущество получают самки-лидеры, которые отличаются ускоренным развитием и потому способны достичь половой зрелости и произвести потомство в минимально короткие сроки. Поскольку лидеры характеризуются и наивысшей плодовитостью за жизненный цикл, они вносят наибольший вклад в текущее воспроизводство популяций.

Отсюда устойчивая тенденция к сокращению длительности сезонов вегетации в водоемах засушливых регионов, где сосредоточено большинство природных популяций *Artemia* [6], может явиться мощным фактором отбора на ускорение полового созревания самок (т.е. на укорочение D_j) в их популяциях. Так как в потомстве от обоих способов размножения наследуемость для D_j очень высока, подобный отбор может быть весьма эффективным. Самки-лидеры отличаются и повышенной суммарной плодовитостью, а потому отбор на сокращение D_j способствует и повышению скорости роста численности природных популяций *Artemia*. Это представляется целостным механизмом преобразования параметров ЖЦ у *Artemia* при изменении факторов среды и закрепления его новых комбинаций в последовательных поколениях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Baichorov V.M., Nagorskaya L.L. // Intern. J. Saltwater Res. 1999. V. 8. P. 287–291.
2. Golubev A.P., Khmeleva N.N., Alekhovich A.V. et al. // Entomological Review. 2001. V. 81. Suppl. 1. P. 96–107.
3. Browne R.A., Sallee D.S., Grosch D.S. et al. // Ecology. 1984. V. 65. № 3. P. 949–960.
4. Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. Минск: Вышэйшая шк., 1974. 448 с.
5. Фольконер Д. С. Введение в генетику количественных признаков. М.: Агрпроиздат, 1985. 485 с.
6. Mura G., Nagorskaya L. // J. Biol. Res. 2005. V. 4. P. 139–150.