

УДК 595.32

## МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЧКОВ СИБИРСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ АРТЕМИИ

© 2008 г. Л. И. Литвиненко, Е. Г. Бойко

Государственный научно-производственный центр рыбного хозяйства,

625023 Тюмень, ул. Одесская, 33, e-mail: lotsman@sibtel.ru

Поступила в редакцию 12.09.2006 г.

Проведен морфометрический анализ параметров рачков из партеногенетических и бисексуальных популяций артемии, находящихся на обширной территории от Урала до Саян. Отмечены нормальное распределение большинства показателей и разная степень сопряженности их между собой и с некоторыми факторами среды (соленостью, ионным составом, соотношением ионов). Анализ включил сезонную, межгодовую и половую изменчивость артемии. Показано наибольшее влияние солености в целом и отдельно главных ионов (за исключением карбонатов, гидрокарбонатов и кальция) на строение абдомена и фурки. Не обнаружена связь между соленостью воды и длиной тела. Кластерный анализ по комплексу морфометрических признаков выявил группирование популяций согласно солености озер, а не их географическому расположению и половому составу популяций.

### ВВЕДЕНИЕ

Артемия интересует ученых более 200 лет. До 70-х годов XX в. считалось, что в мире существует только один вид – *Artemia salina* Leach, 1819, и множество разновидностей. Однако эксперименты по скрещиванию позволили обнаружить репродуктивную изоляцию некоторых географических рас [6, 7], что послужило основанием выделить среди бисексуальных популяций несколько видов. Помимо бисексуальных популяций, на всех континентах Восточного полушария, за исключением Антарктиды, обитают партеногенетические популяции. Видовая идентификация партеногенетических рас из-за невозможности проведения тестов на скрещивание вызывает затруднение, поэтому на Первом Международном симпозиуме по галофильному рачку *Artemia salina* (г. Корпус Кристи, США) в августе 1979 г. принято решение использовать только родовое название *Artemia* до тех пор, пока не будет определена видовая принадлежность бисексуальных и особенно партеногенетических популяций [14]. При этом все партеногенетические популяции объединены в одну группу неопределенных видов – *Artemia parthenogenetica*.

В России основной ареал распространения артемии приурочен к аридной и полуаридной зонам Западной Сибири. На территории от Урала до Алтая насчитывается ~80 “артемиевых” озер общей площадью 1563 км<sup>2</sup> [3]. Обитающие в этих озерах популяции состоят в основном из самок, которые размножаются партеногенетически; лишь в нескольких озерах Алтайского края, Тувы и Хакассии обнаружены бисексуальные популя-

ции. Выяснение видовой принадлежности партеногенетических популяций требует более тщательных исследований с использованием последних достижений науки. Авторами проводится работа по видовой идентификации артемии сибирского ареала. Для этого помимо морфометрических методов используются кариологические и биохимические методы, а также ДНК-анализ.

Цель работы – морфометрические исследования природных популяций артемии.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Морфометрический анализ артемии проводили на половозрелых особях, собранных в озерах Западной Сибири, Хакассии и Тувы. Материал фиксировали 4%-ным формалином. Для камеральной обработки использовали микроскоп МБС-10, оборудованный окуляр-микрометром.

Анализировали 15 морфометрических признаков, из которых 13 пластические и 2 меристические: длина тела (*tl*), длина цефалоторакса (*cl*), длина абдомена (*al*), ширина абдомена (*aw*), расстояние между глазами (*de*), диаметр глаз (*ed*), длина первой антенны (*la*), ширина головы (*hw*), длина фурки (*fl*), ширина фурки (*fw*), отношение длины абдомена к общей длине тела (*ra*, %), отношение длины цефалоторакса к длине абдомена (*c/a*), отношение длины фурки к длине абдомена (*fla*, %), число щетинок на правой (*sf-r*) и левой (*sf-l*) фурках.

С 1995 по 2002 гг. исследования проводили по восьми параметрам (*tl*, *cl*, *al*, *fl*, *fw*, *c/a*, *fla*, *sf*), с 2002 по 2004 гг. – по 11 (*tl*, *al*, *aw*, *de*, *ed*, *la*, *hw*, *fl*,

*ra, c/a, sf*). Ежегодно обследовали от 7 до 29 популяций (всего 125). Из всех рассматриваемых популяций только три оказались бисексуальными (из оз. Танатар в Алтайском крае, оз. Тус в Хакассии, оз. Сватиково в Туве), поэтому основная часть анализа проведена по половозрелым самкам. Всего промерено >5 тыс. рачков (≥30 экз. из каждой популяции).

При статистической обработке вычисляли среднюю ( $X$ ), ошибку средней ( $S_E$ ), среднеквадратическое отклонение ( $\sigma$ ). Для анализа полученных данных рассчитывали коэффициент вариации ( $C_v, \%$ ).

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Средние значения морфометрических параметров артемии всех изученных сибирских популяций приведены в табл. 1. Распределение изученных параметров в основном оказалось нормальным (рис. 1). Лишь для параметров *al* и *sf* отмечена положительная асимметрия, для *de* и *f/a* – отрицательная. В распределении параметров *f/a* и *de* наблюдался положительный эксцесс. Для морфометрических параметров самок всех исследованных популяций артемии характерен разный уровень изменчивости (табл. 1). У фуркальных показателей *fw*, *sf* и *f/a* наблюдалась очень сильная изменчивость ( $C_v = 43...58\%$ ), у *fl* – сильная ( $C_v = 38\%$ ). Сильная изменчивость ( $C_v = 20...35\%$ ) отмечена также у параметров *ed*, *hw* и *c/a*. Изменчивость всех остальных показателей находилась на среднем уровне. Из всех рассматриваемых показателей наиболее низкий коэффициент вариации был у индекса *ra* ( $C_v = 10\%$ ). Разбивка всех параметров на шесть градаций, соответствующих разной минерализации среды обитания (<50, 51–70, 71–130, 131–190, 191–250, >250 г/л), показала, что изменчивость признаков *fl*, *aw*, *de* и *ed* в пределах градаций снизилась в 1.5 раза, изменчивость остальных признаков осталась прежней.

Сопряженность морфометрических признаков между собой, рассчитанная по парным коэффициентам корреляции, находилась в пределах 0 (между *al* и *de*) – 0.95 (между *sf-r* и *sf-l*).

Очень сильная положительная связь ( $r > 0.9$ ) отмечена между *fl* и *f/a*, *tl* и *al*. Сильная отрицательная связь ( $r = -0.73...-0.78$ ) обнаружена между индексом *ra* и показателями *al*, *fl*, а также между *f/a* и *al*. Значительная положительная связь ( $r = 0.5...0.7$ ) наблюдалась между *cl* и *ra*, *cl* и *aw*, *cl* и *hw*, *fl* и *sf-r*, *fl* и *aw*, *sf-r* и *f/a*, *sf* и *aw*, *aw* и *ed*, *la* и *ed*, отрицательная – между *al* и *fl*, *al* и *sf-r*, *al* и *f/a*, *aw* и *ra*, *tl* и *f/a*.

Отсутствие связи отмечено между *cl* и *f/a*, *al* и *ed*, *al* и *de*, *al* и *hw*, *sf-r* и *de*, *f/a* и *de*, *f/a* и *la*, *la* и *de*, *ra* и *la*. Остальные связи были слабыми, часть из них – недостоверными. Наименее коррелировали

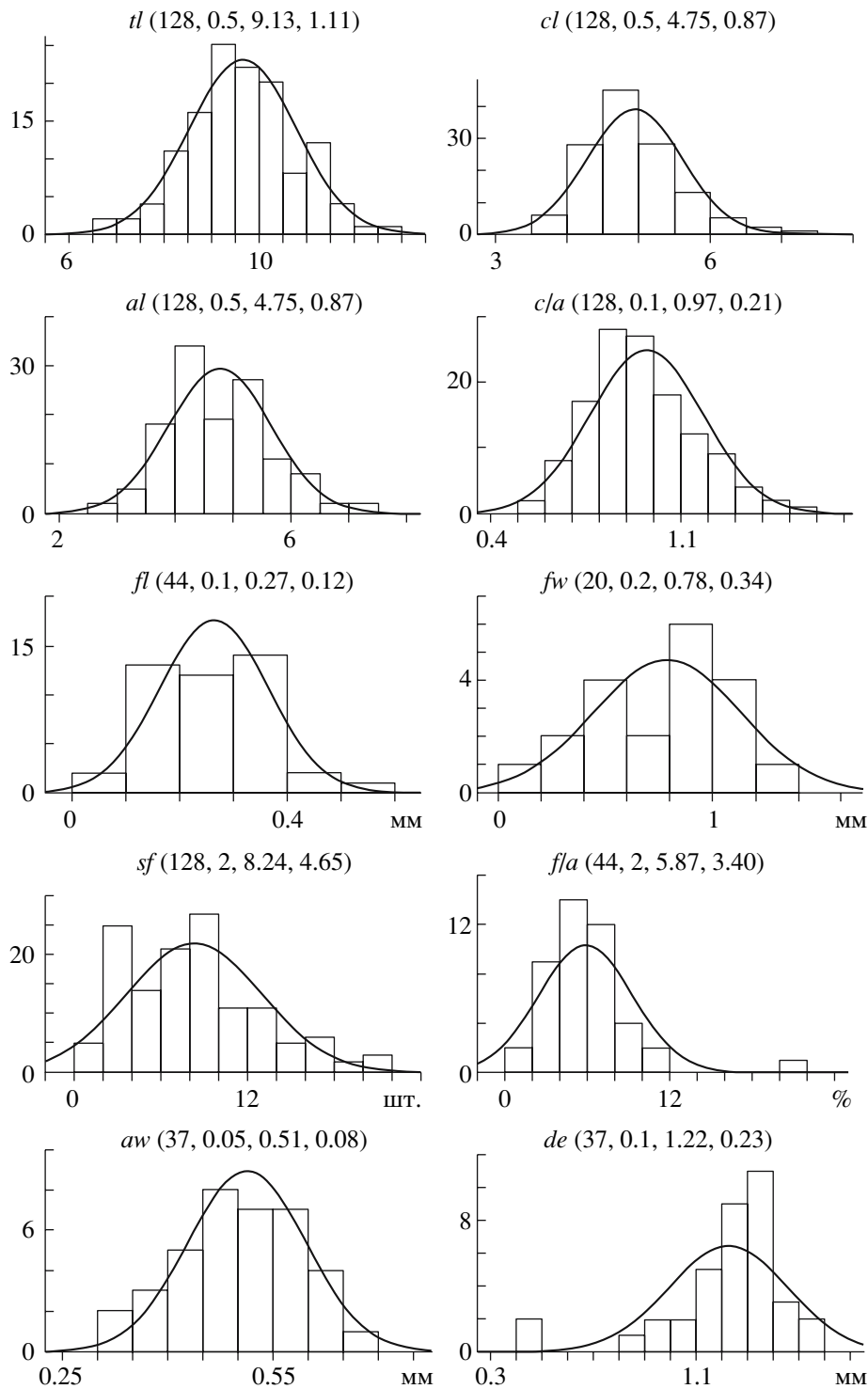
**Таблица 1.** Морфометрические параметры сибирских популяций артемии

Параметр	Min	Max	$X$	$\sigma$	$C_v, \%$
<i>tl</i> , мм	6.30	12.28	9.13	1.11	12
<i>cl</i> , мм	3.16	6.77	4.43	0.66	15
<i>al</i> , мм	2.70	7.04	4.73	0.84	18
<i>aw</i> , мм	0.33	0.68	0.51	0.08	16
<i>de</i> , мм	0.48	1.54	1.22	0.23	19
<i>ed</i> , мм	0.11	0.29	0.20	0.04	20
<i>la</i> , мм	0.61	1.00	0.79	0.11	13
<i>hw</i> , мм	0.36	1.48	0.69	0.24	35
<i>fl</i> , мм	0.08	0.51	0.26	0.10	38
<i>fw</i> , мм	0.10	1.40	0.78	0.34	43
<i>ra</i> , %	35.44	64.12	51.51	5.38	10
<i>c/a</i>	0.56	1.58	0.97	0.21	21
<i>f/a</i> , %	1.34	21.97	5.87	3.40	58
<i>sf</i> , шт.	0.15	21.40	8.24	4.65	56

с другими признаками параметры *de* и *ed*, наиболее – *aw*, *tl*, *fl*, *sf-r*. В целом, сопряженность признаков между собой оказалась сильной и очень сильной у 53% всех сравниваемых пар, слабой – у 35% и отсутствовала – у 12%.

Морфометрический анализ артемии в период, охватывающий шесть сезонов (1995–1997 гг. и 2000–2002 гг.), проводили по пяти показателям: *tl*, *cl*, *al*, *c/a*, *sf*. Значения *fl*, *fw* и *f/a* не учитывали из-за малой выборки. Проанализировано 97 случаев среднепопуляционных значений параметров по сезону ( $n$ ). Для выявления генеральных совокупностей по комплексу признаков использовали кластерный анализ. Выделено два больших кластера (рис. 2): А ( $n = 22$ ) и В ( $n = 75$ ) с двумя подкластерами  $B_1$  ( $n = 28$ ) и  $B_2$  ( $n = 47$ ). Поскольку соленость влияет на пропорции тела артемии, рассчитаны среднестатистические значения минерализации среды обитания рачков. В кластере А соленость воды была в пределах 28–140 г/л, в среднем 68.7 г/л ( $\sigma = 30$ ), в кластере В – от 38 до 292 г/л, в среднем 129.3 г/л ( $\sigma = 65$ ). Между этими кластерами отмечены достоверные различия на высоком уровне значимости. В подкластере  $B_1$  средняя соленость была 184.6 г/л ( $\sigma = 60.9$ ), в подкластере  $B_2$  – 96.4 г/л ( $\sigma = 40.7$ ). Между этими подкластерами выявлены также достоверные различия по солености на высоком уровне значимости.

Таким образом, анализ кластеров показал наличие трех достоверно отличающихся друг от друга групп: первая группа (А) объединяет озера с низкой соленостью, вторая ( $B_2$ ) – со средней, третья ( $B_1$ ) – с высокой. Эти данные подтверждают определяющее влияние солености на пропорции

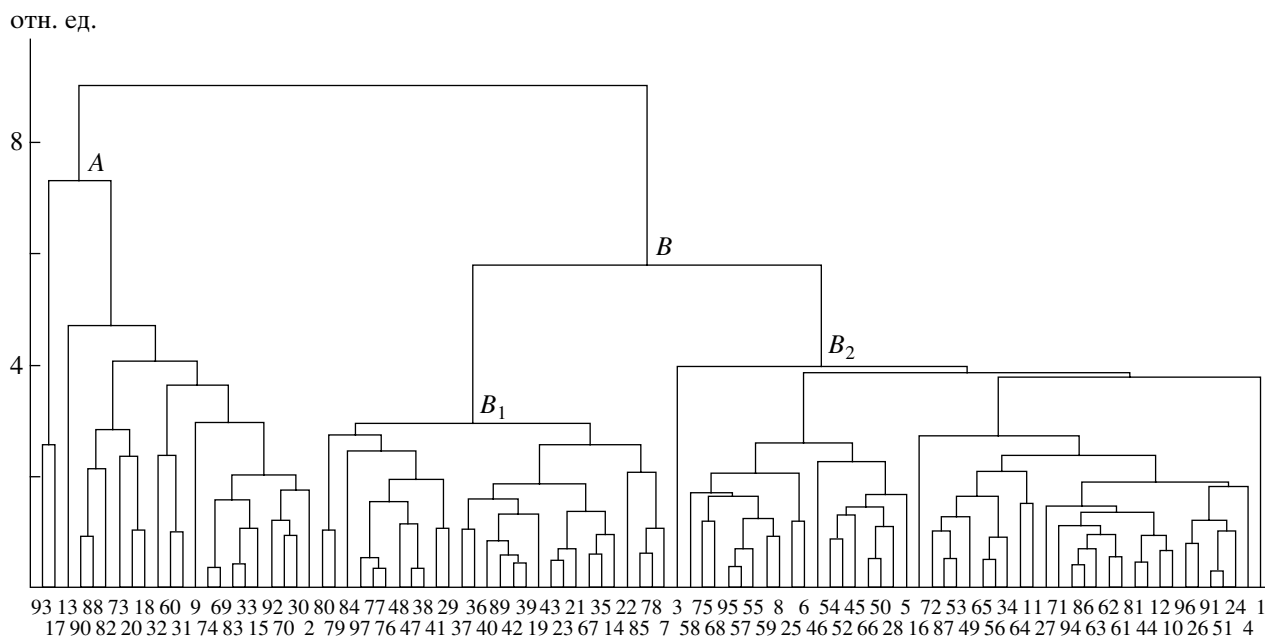


**Рис. 1.** Гистограммы распределения средних морфометрических показателей половозрелых самок артемии в 29 популяциях; в скобках – число анализируемых популяций, шаг на гистограмме, средняя, стандартное отклонение; по оси ординат – частота.

тела артемии. Кроме того, популяции артемии из одного и того же водоема в разные сезоны входили в разные кластеры (рис. 2). В разделении кластеров не прослеживается также влияния географического расположения озер, хотя проанализи-

рованные водоемы находятся на значительном удалении друг от друга (от Урала до Алтая).

Сходные результаты кластеризации получены при анализе 11 параметров (по данным за 2002–2004 гг.). Кластерный анализ по средним за три



**Рис. 2.** Дендрограмма сходства по пяти морфометрическим признакам популяций артемии. По оси абсцисс – название озера, год исследования, соленость, г/л: 1 – Ульжай, 1995, 52; 2 – Горькое, 1995, 81; 3 – Соленое, 1995, 87; 4 – Невидим, 1995, 78; 5 – Большое Медвежье, 1995, 115; 6 – Сульфатное, 1995, 156; 7 – Эбейты, 1995, 204; 8 – Большое Медвежье, 1996, 124; 9 – Ульжай, 1996, 45; 10 – Сульфатное, 1996, 149; 11 – Курейное, 1996, 67; 12 – Собачье, 1996, 233; 13 – Требушинное, 1996, 67; 14 – Эбейты, 1996, 131; 15 – Невидим, 1996, 88; 16 – Большое Медвежье, 1997, 152; 17 – Требушинное, 1997, 88; 18 – Гашково, 1997, 125; 19 – Сульфатное, 1997, 153; 20 – Ягодное, 1997, 108; 21 – Эбейты, 1997, 263; 22 – Ульжай, 1997, 66; 23 – Окуновское, 2000, 104; 24 – Гашково, 2000, 104; 25 – Требушинное, 2000, 107; 26 – Ульжай, 2000, 113; 27 – Сульфатное, 2000, 126; 28 – Невидим, 2000, 133; 29 – Вишняковское, 2000, 187; 30 – Таузаткуль, 2000, 43; 31 – Октябрьское, 2000, 57; 32 – Коммунарское, 2000, 59; 33 – Борки, 2000, 68; 34 – Сетово, 2000, 70; 35 – Курейное, 2000, 155; 36 – Актобан, 2000, 179; 37 – Филатово, 2000, 168; 38 – Чердынское, 2000, 198; 39 – Озеро №1, 2000, 222; 40 – Шашмура, 2000, 226; 41 – Большое Медвежье, 2000, 226; 42 – Собачье, 2000, 242; 43 – Воскресенское, 2000, 80; 44 – Умрешево, 2000, 100; 45 – Чердынское, 2001, 214; 46 – Георгиевское, 2001, 88; 47 – Малое Медвежье, 2001, 205; 48 – Большое Медвежье, 2001, 206; 49 – Филатово, 2001, 111; 50 – Невидим, 2001, 102; 51 – Умрешево, 2001, 88; 52 – Курейное, 2001, 56; 53 – Требушинное, 2001, 80; 54 – Собачье, 2001, 144; 55 – Вишняковское, 2001, 123; 56 – Тибизколь, 2001, 72; 57 – Актобан, 2001, 91; 58 – Воскресенское, 2001, 62; 59 – Гашково, 2001, 47; 60 – Сетово, 2001, 50; 61 – Борки, 2001, 59; 62 – Шамяля, 2001, 98; 63 – Лаврушено, 2001, 57; 64 – Аслыкуль, 2001, 67; 65 – Кулат, 2001, 82; 66 – Ульжай, 2001, 112; 67 – Эбейты, 2001, 292; 68 – Ульжай, 2002, 90; 69 – Таузаткуль, 2002, 28; 70 – Невидим, 2002, 71; 71 – Ново-Георгиевское, 2002, 68; 72 – Курейное, 2002, 57; 73 – Требушинное, 2002, 49; 74 – Гашково, 2002, 58; 75 – Чердынское, 2002, 87; 76 – Малое Медвежье, 2002, 171; 77 – Большое Медвежье, 2002, 168; 78 – Кулундинское, 2002, 104; 79 – Малиновое, 2002, 275; 80 – Горносталево, 2002, 250; 81 – Куричь, 2002, 140; 82 – Танатар, 2002, 110; 83 – Кривая пучина, 2002, 140; 84 – Чекуртуз, 2002, 240; 85 – Большое Яровое, 2002, 172; 86 – Кулат, 2002, 65; 87 – Актобан, 2002, 60; 88 – Сетово, 2002, 34; 89 – Собачье, 2002, 71; 90 – Лаврушено, 2002, 44; 91 – Окуновское, 2002, 81; 92 – Октябрьское, 2002, 38; 93 – Шамяля, 2002, 60; 94 – Аслыкуль, 2002, 38; 95 – Вишняковское, 2002, 71; 96 – Филатово, 2002, 53; 97 – Эбейты, 2002, 210; по оси ординат – евклидово расстояние.

сезона морфометрическим показателям позволил выявить четкое разделение исследованных озер на три достоверно различающихся между собой группы по степени минерализации водоемов: высоко-, средне- и низкоминерализованные. Первый кластер образовали популяции артемии из озер с соленостью от 63 до 173 г/л, средняя соленость была  $107.0 \pm 9.8$  г/л,  $C_v = 35\%$ . Второй кластер объединил артемию из озер с минерализацией от 90 до 263 г/л, в среднем –  $165.0 \pm 10.7$  г/л,  $C_v = 27\%$ . В третий кластер попали популяции артемии из озер с минерализацией от 27 до 90 г/л, в среднем  $61.0 \pm 4.5$  г/л,  $C_v = 27\%$ .

Самки, достигнув половозрелости, продолжают расти. Наиболее крупные самки, как правило,

самые старые. Внутрипопуляционный уровень изменчивости длины тела половозрелых самок 4.5–22.2%. Максимальная длина тела превышала минимальную в 1.44–2.10 раза. Внутрисезонные изменения среднепопуляционных значений длины тела самок менее выражены: максимальные размеры, наблюдаемые, как правило, в августе-сентябре, отличались от минимальных в 1.03–1.29 раз.

Проведены морфометрические измерения бисексуальных популяций артемии из оз. Тус (Хакассия) и оз. Сватиково (Тува). Анализировали только самок, так как артемия в западно-сибирских озерах однополая. Самки из оз. Сватиково оказались крупнее западно-сибирских. Различия

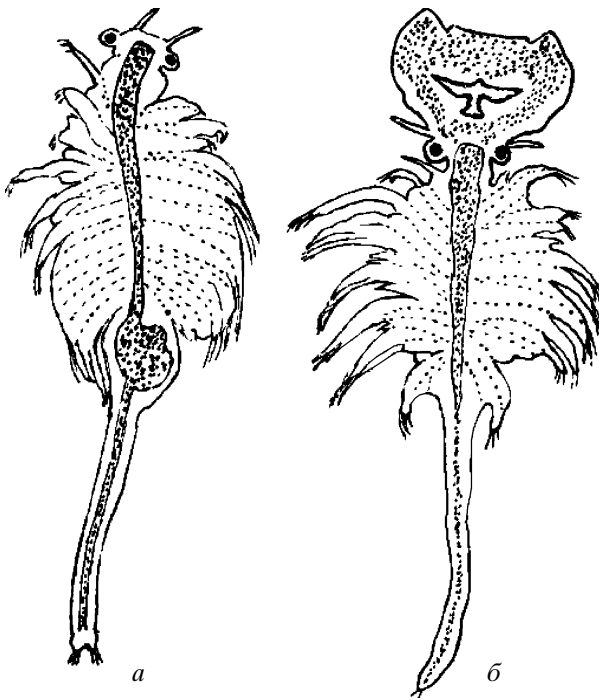


Рис. 3. Самка (а) и самец (б) артемии.

анализируемых признаков были достоверными в 70% случаев. Между самками из оз. Тус и озер юга Западной Сибири достоверные различия не выявлены. Включение озер Сватиково и Тус в кластерный анализ показало группирование популяции из оз. Сватиково (соленость 173 г/л) с популяциями из среднеминерализованных озер, из оз. Тус (соленость 82 г/л) – с популяциями из низкоминерализованных озер.

Таблица 2. Соотношение параметров самок к параметрам самцов по 37 популяциям

Параметр	Min	Max	X	$S_E$	$\sigma$	$C_v, \%$
<i>tl</i> , мм	0.93	1.53	1.21*	0.02	0.15	12
<i>cl</i> , мм	0.84	1.56	1.13*	0.03	0.17	15
<i>al</i> , мм	0.97	2.11	1.33*	0.04	0.25	19
<i>aw</i> , мм	0.74	1.58	1.18	0.05	0.30	26
<i>de</i> , мм	0.34	1.21	0.75	0.05	0.32	42
<i>ed</i> , мм	0.46	1.30	0.82	0.05	0.30	37
<i>la</i> , мм	0.62	1.33	1.08	0.04	0.23	21
<i>hw</i> , мм	0.87	2.88	1.44	0.15	0.90	63
<i>fl</i> , мм	0.57	1.64	1.08	0.04	0.23	21
<i>ra</i> , %	0.88	1.44	1.09*	0.02	0.13	12
<i>fla</i>	0.34	1.38	0.89*	0.04	0.22	25
<i>sf-r</i>	0.28	3.75	1.15	0.12	0.72	62

\* Различия между самками и самцами достоверны при  $p < 0.05$ .

Наличие редких самцов в партеногенетических популяциях и исследование трех бисексуальных популяций из озер Танатар, Тус и Сватиково позволило проследить половую изменчивость артемии. Половой диморфизм артемии (рис. 3) выражается в строении второй пары антенн, которые у самцов превращаются в крючковатые хвататели, а у самок редуцируются в сенсорные придатки. У самцов в задней части туловища имеется парный совокупительный орган, у самок сразу после одиннадцатой пары листовидных ножек расположен яйцевой мешок.

Анализ 37 популяций артемии показал (табл. 2), что самки заметно отличаются от самцов большими размерами тела, в основном за счет длины абдомена, большей шириной абдомена и головы, большим числом щетинок на фурке, большим индексом *ra*. В свою очередь у самцов больше расстояние между глазами, диаметр глаз и отношение длины фурки к длине абдомена. Длина фурки и длина первых антенн у самок и самцов имеют близкие значения.

Различия между самками и самцами оказались достоверными по параметрам *tl*, *al*, *cl*, *ra*, *fla*. Недостоверность остальных параметров объясняется малой выборкой (*aw*, *de*, *ed*, *fl*, *la*, *hw*) или значительным коэффициентом вариации (*sf-r*, *hw*).

Соленость – основной лимитирующий фактор развития и распространения артемии [10], оказывает существенное влияние и на морфометрические признаки. В ряде работ по морфометрии показано, что основным морфообразующим фактором служит концентрация солей [1, 2, 4, 6, 13]. Однако сведения о том, какие соли оказывают определяющее влияние на морфометрию рачков, отсутствуют. Авторами проведен корреляционный анализ между морфометрическими показателями артемии, с одной стороны, и соленостью воды, составом солей и их соотношениями, с другой.

Степень корреляции морфометрических признаков артемии (табл. 3) с солевым составом воды в целом оказалась слабой, достоверные связи обнаружены только для 21% всех сравниваемых пар. Кислотность среды, содержание карбонатов и гидрокарбонатов, концентрация ионов кальция, а также некоторые соотношения ионов ( $Cl^-/SO_4^{2-}$ ,  $Mg^{2+}/Ca^{2+}$ ,  $(Mg^{2+} + Ca^{2+})/(Na^+ + K^+)$ ,  $Cl^-/(Na^+ + K^+)$ ) не были достоверно связаны с морфометрическими параметрами рачков. Все значимые связи относились только к фуркальным характеристикам (*sf*, *fl*, *fla*), с одной стороны, и солености, сумме ионов натрия и калия и хлоридам, с другой.

Влияние солености на морфометрические характеристики артемии представлено на рис. 4, где параметры рачков сгруппированы в шесть классов в зависимости от уровня солености воды в озере. По средним значениям параметров, рас-

**Таблица 3.** Коэффициенты корреляции между морфометрическими параметрами артемии и наиболее значимыми показателями химического состава воды

Показатель	<i>fw</i>	<i>fl</i>	<i>fla</i>	<i>aw</i>	<i>de</i>	<i>ed</i>	<i>la</i>	<i>hw</i>	<i>tl</i>	<i>cl</i>	<i>al</i>	<i>cla</i>	<i>ra</i>	<i>sf</i>
Cl <sup>-</sup> , мг/л	-0.35	<b>-0.41</b>	<b>-0.48</b>	<b>-0.36</b>	-0.19	-0.06	-0.01	-0.20	0.15	0.01	<b>0.23</b>	-0.17	<b>0.20</b>	<b>-0.53</b>
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , мг/л	-0.16	<b>-0.43</b>	<b>-0.37</b>	<b>-0.36</b>	-0.23	-0.15	-0.07	-0.05	-0.04	-0.12	0.04	-0.12	0.12	<b>-0.46</b>
Жесткость, мг-экв./л	-0.26	-0.22	-0.31	-0.14	<b>-0.36</b>	0.19	0.17	0.06	<b>0.24</b>	<b>0.20</b>	<b>0.22</b>	-0.02	0.05	<b>-0.38</b>
Mg <sup>2+</sup> , мг/л	-0.25	-0.21	<b>-0.30</b>	-0.17	<b>-0.39</b>	0.17	0.16	0.07	<b>0.23</b>	0.18	<b>0.20</b>	-0.02	0.04	<b>-0.39</b>
Na <sup>+</sup> + K <sup>+</sup> , мг/л	-0.30	<b>-0.53</b>	<b>-0.52</b>	<b>-0.49</b>	-0.21	-0.21	-0.13	-0.25	0.03	-0.13	0.17	<b>-0.23</b>	<b>0.25</b>	<b>-0.57</b>
Сумма ионов, мг/л	-0.32	<b>-0.52</b>	<b>-0.54</b>	<b>-0.46</b>	-0.27	-0.13	-0.07	-0.20	0.07	-0.07	<b>0.18</b>	<b>-0.20</b>	<b>0.22</b>	<b>-0.60</b>
Cl <sup>-</sup> /(CO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> + HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> )	-0.11	-0.27	<b>-0.38</b>	-0.24	-0.04	0.00	-0.07	-0.26	<b>0.26</b>	0.07	<b>0.32</b>	<b>-0.19</b>	<b>0.21</b>	<b>-0.38</b>
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> /(CO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> + HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> )	-0.11	<b>-0.41</b>	<b>-0.38</b>	<b>-0.34</b>	-0.09	-0.17	-0.08	-0.17	0.07	-0.08	0.16	<b>-0.18</b>	<b>0.18</b>	<b>-0.49</b>
Cl <sup>-</sup> /(Mg <sup>2+</sup> + Ca <sup>2+</sup> )	-0.06	-0.24	-0.24	-0.22	0.19	<b>-0.33</b>	-0.21	-0.25	-0.12	<b>-0.20</b>	-0.01	-0.13	0.15	-0.09

Примечание. Жирным шрифтом выделены достоверные связи при  $p < 0.05$ .

считанным для каждой группы солености, четко прослеживается обратная связь солености с *aw*, *sf*, *fl*, *fla*, *hw* и положительная – с индексом *ra*.

Выявлены изменения в строении заднего конца тела под действием солености (рис. 5). Рачки, обитающие в воде с высокой соленостью (153–198 г/л), имели слабо развитую фурку с короткими ветвями (индекс *fla* = 2...4%) и двумя–тремя щетинками (озера Большое Медвежье и Вишняковское). У рачков из водоемов с меньшей соленостью (65–113 г/л) фурка хорошо развита: индекс *fla* = 5...7%, число щетинок – в среднем 9–13.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

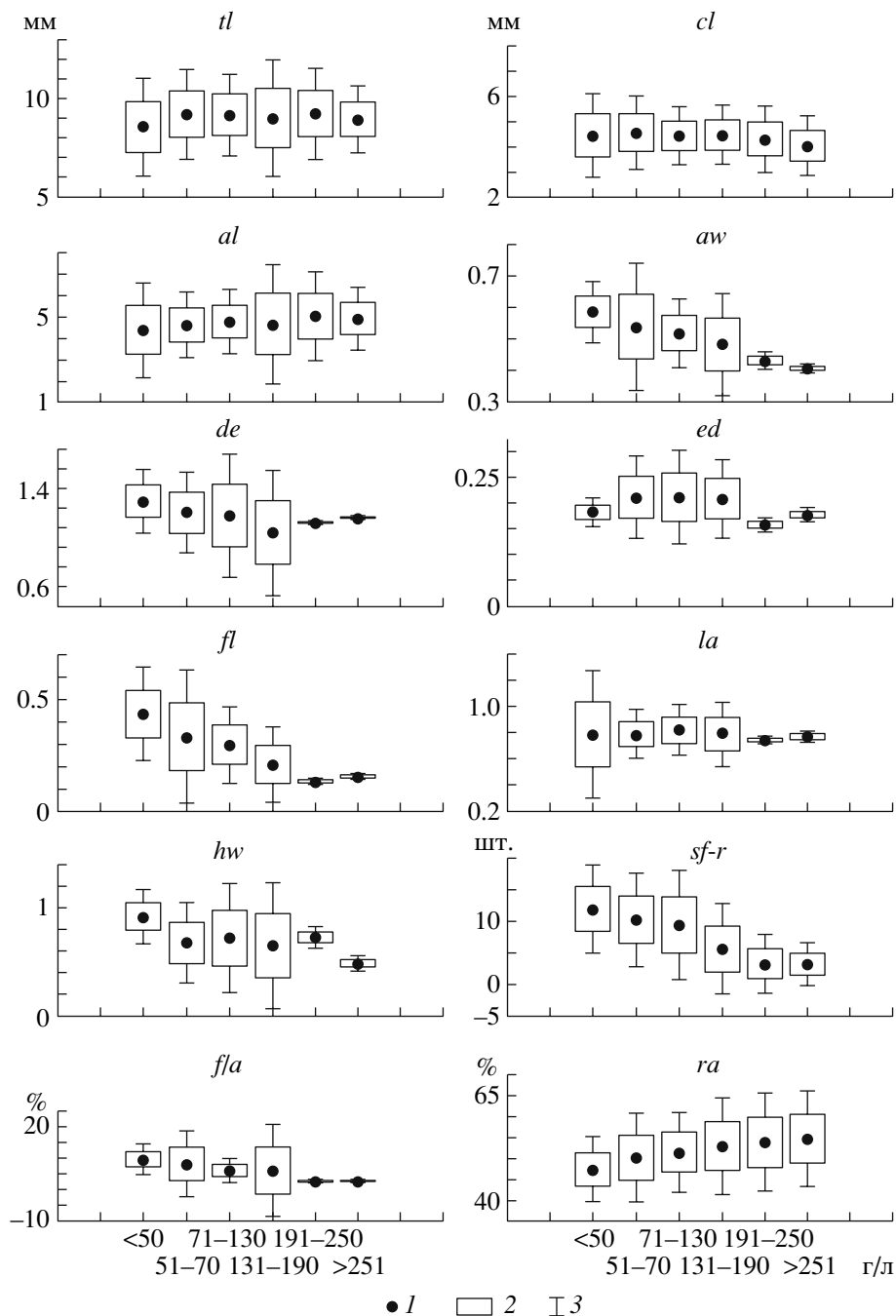
Изучение живых систем предполагает выявление корреляционных взаимосвязей признаков не только с различными факторами окружающей среды, но и непосредственно между собой. По данным авторов, морфометрические параметры артемии находились в различной сопряженности друг с другом. Выделены группы наиболее сильно или слабо коррелирующих признаков. Корреляционные коэффициенты варьировали от 0 (*al* и *de*), что означает отсутствие связи, до 0.95 (*sf-r* и *sf-l*), что означает наличие функциональной зависимости.

В литературе имеются данные о наличии положительной связи между длиной тела и длиной первой антенны, а также длиной абдомена, шириной абдомена, шириной головы и фуркальными характеристиками [11]. Особенность роста рачка в исследованных сибирских популяциях артемии заключалась в том, что длина тела отрицательно коррелировала с длиной фурки и числом фуркальных щетинок, а с шириной головы и шириной абдомена связь была слабой и недостоверной.

Биотопы, в которых обитает артемия, часто характеризуются экстремальными экологиче-

скими условиями. На формирование пропорций тела рачка оказывают влияние многие абиотические факторы, такие как температура, соотношение ионов, содержание кислорода, кислотность и общая минерализация, причем последний фактор многими исследователями [1, 2, 4, 11–13] признан доминирующим в детерминировании так называемых форм артемии. Однако они рассматривали влияние солености на отдельные параметры: длину тела, длину абдомена и фуркальные индексы. В работе авторов с помощью кластеризации проведен анализ по всем параметрам. Оказалось, что группирование исследованных озер по морфометрическим признакам совпало с группированием озер по солености. На дендрограмме сходства (рис. 2) первый кластер объединил популяции артемии из высокоминерализованных озер, соленость которых варьировала от 151 до 250 г/л. Второй кластер состоял главным образом из популяций рачка среднеминерализованных озер, соленость которых изменялась от 71 до 150 г/л. В третий кластер попали популяции из низкоминерализованных озер с соленостью <70 г/л. Популяции артемии из озер Хакассии и Тувы должны были характеризоваться большим генетическим сходством вследствие географической близости и возможного обмена генов. Однако кластерный анализ показал, что морфометрические параметры рачка в большей степени зависят от паратипической компоненты, а не генетической конституции рачка.

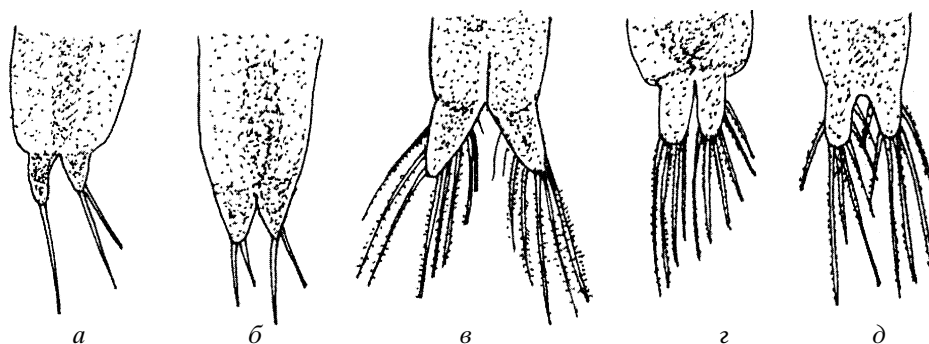
Кластерный анализ не позволяет видеть силу и направление связи между признаками, поэтому его дополнили корреляционным анализом. Оказалось, что длина тела рачков не зависит от солености. Это опровергает широко распространенное мнение [2, 4] о том, что размеры половозрелых особей обратно пропорциональны солености. Согласно данным авторов, между пока-



**Рис. 4.** Влияние солености (ось абсцисс) на морфометрические параметры (ось ординат) артемии: 1 – среднее, 2 –  $\sigma$ ; 3 –  $1.96\sigma$ .

зателями длины рачков и солености среды нет какой-либо достоверной связи. Корреляционный анализ позволил также выявить компоненты солевого состава, наиболее сильно влияющие на пропорции тела. Ими оказались все основные соли, за исключением карбонатов, гидрокарбонатов и кальция. Наиболее подвержены влиянию фуракальные характеристики, а также длина и ширина абдомена.

Сравнение литературных данных по морфометрическим характеристикам популяций артемии с полученными авторами показало, что партеногенетические популяции артемии Югославии [9] оказались сходными по всем десяти признакам, за исключением количества щетинок на фурке, с популяцией оз. Вишняковское (соленость ~110–130‰). У партеногенетических популяций из Индии [5] средняя длина рачков (9.5–



**Рис. 5.** Строение фурки рачков из озер с разной соленостью: *а* – Большое Медвежье (198 г/л), *б* – Вишняковское (153 г/л), *в* – Невидим (113 г/л), *г* – Ново-Георгиевское (89 г/л), *д* – Сиверга (65 г/л).

10.5 мм) близка к таковой сибирских популяций. Рачки партеногенетических популяций Алтайского края, Крыма и Казахстана [1, 4] имели близкие значения длины тела и отношения  $c/a$  с рачками исследованных авторами популяций. Для уменьшения влияния солености сравнение проводили по пяти грациям солености. Оказалось, что популяции из Крыма, Казахстана и Алтайского края в 54% случаев имели сходные с исследованными популяциями значения  $tl$  и  $c/a$ . Однако в озерах Мойнакское и Джарылгач (Крым) и Большое Яровое (Алтайский край) отмечены более высокие значения  $tl$ , в озерах Северо-Западное (Казахстан) и Кучукское (Алтайский край) – более низкие, чем в исследованных популяциях. В обследованных авторами озерах значения  $c/a$  у рачков были выше, чем в озерах Поповское, Джарылгач (Крым) и Большое Яровое (Алтайский край) и ниже, чем в озерах Горбатое и Южное (Казахстан).

В морфологическом анализе артемии наиболее информативным (помимо фуркальных характеристик) оказался индекс  $c/a$ . Использование этого индекса позволяет нивелировать влияние среды на размерные характеристики артемии и лучше понять характер аллометрической изменчивости, т.е. изменчивости относительных пропорций морфометрических признаков в зависимости от условий обитания.

По литературным данным [1, 4], причиной изменения пропорций тела, в том числе индекса  $c/a$ , служит соотношение ионов-антагонистов, в частности  $Na^+/K^+$ . Согласно Кроган [8], для длительного выживания артемии нужно, чтобы соотношение было  $\geq 10$ . Однако в озерах Прибалхашья (Казахстан) при соотношении этих ионов, равном семи, артемия хорошо развивалась, имела высокую плотность и отличалась высоким значением индекса  $c/a$  (1.18–1.50) [1]. Для сравнения, в озерах Крыма (при соотношении ионов, равном 48) индекс  $c/a$  находился в пределах 0.59–0.76. В Алтайских озерах [4] (при соотношении ионов, рав-

ном 34) индекс  $c/a$  был 0.63–0.95. В исследованных авторами пяти модельных озерах (Большое Медвежье, Малое Медвежье, Невидим, Вишняковское и Эбейты) соотношение ионов в эквивалентном выражении было значительно больше (в пределах 198–530), индекс  $c/a$  колебался в среднем по популяциям от 0.81 до 0.99. Возможно, что соотношение ионов натрия и калия  $< 10$  оказывает влияние на пропорции тела в сторону увеличения длины цефалоторакса, при соотношении  $> 30$  длина абдомена превышает длину цефалоторакса и даже значительное увеличение соотношения этих ионов существенно не изменяет пропорций тела рачков.

Генетическая конституция наряду с условиями окружающей среды играет немаловажную роль в формировании индивидуальных пропорций тела. Как показали исследования авторов, соленость среды – наиболее значимый морфообразующий фактор, влияет на фенотип артемии настолько сильно, что доля наследственной изменчивости снижена во внешнем проявлении признаков. Установлению филогенетических связей по морфометрическим признакам между отдельными популяциями мешает высокая фенотипическая пластичность артемии. В связи с этим вопрос о видовом статусе популяций артемии на территории России остается пока открытым.

**Выводы.** Морфометрический анализ 125 сибирских популяций артемии показал, что наиболее лабильны фуркальные параметры (длина и ширина фурки, отношение длины фурки к длине абдомена, количество щетинок на фурке), наиболее стабильны длина тела и отношение длины абдомена к длине тела. Кластерный анализ по комплексу морфометрических признаков выявил дифференциацию всех исследованных популяций артемии на три группы согласно степени минерализации озер. Первую группу составили популяции артемии из низкоминерализованных, вторую – из среднеминерализованных, третью – из высокоминерализованных озер. В образовании групп не



прослеживается связи с географическим расположением озер и половым составом популяций. На пропорции тела оказывают влияние основные ионы солевого состава: хлориды, сульфаты, натрий, калий и магний. Наиболее подвержены влиянию солености строение фурки и абдомена. Не выявлена связь между соленостью среды и длиной тела рачков.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Воронов П.М. Солевой состав воды и изменчивость *Artemia salina* (L.) // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 2. С. 175–178.
2. Гаевская Н.С. Изменчивость у *Artemia salina* (L.) // Тр. особой зоол. лаб. академии наук. 1916. Сер. 2. Т. 3. С. 1–37.
3. Литвиненко Л.И., Литвиненко А.И., Соловов В.П. и др. Биогеография и характеристика природных мест обитания сибирской артемии // Биоразнообразие артемии в странах СНГ: современное состояние ее запасов и их использование: Сб. докл. международ. н.-иссл. семинара. Тюмень: ФГУП Госрыбцентр, 2004. С. 3–28.
4. Соловов В.П., Студеникина Т.Л. Рачок артемия в озерах Западной Сибири: морфология, экология, перспективы хозяйственного использования. Новосибирск: Наука, 1990. 81 с.
5. Varigozzi C. *Artemia*: A survey of its significance in genetic problems // Evol. Biol. N.Y.: Plenum Press, 1974. V. 7. P. 221–252.
6. Basil J.A., Premkumar D.R.D., Lipton A.P., Marian M.P. *Artemia* in the salt pans of Vedaranyam, southern India // *Artemia* research and applications. Wetteren: Univ. Press, 1987. V. 3. P. 141.
7. Clark J.W., Bowen S.T. The genetics of *Artemia salina*. VII. Reproductive isolation // J. Hered. 1976. V. 67. № 6. P. 385–388.
8. Croghan P.C. The survival of *Artemia salina* L. in various media // J. Exp. Biol. 1958. V. 35. P. 213–218.
9. Majic A., Vukadin I. Preliminary report on the brine shrimp (*Artemia*) from Yugoslav saltworks // *Artemia* research and applications. Wetteren: Univ. Press, 1987. V. 3. P. 145–149.
10. Perez M.L., Valverde J.R., Batuecas B. et al. Speciation in the *Artemia* genus: mitochondrial DNA analysis of bisexual and parthenogenetic brine shrimps // J. Molec. Evol. 1994. V. 38. P. 156–168.
11. Pilla E.J.S. Genetic differentiation and speciation in old world *Artemia*: Ph. P. thesis. Swansea, 1992. 356 p.
12. Pilla E., Beardmore J. Genetic and morfometric differentiation in Old World bisexual species of *Artemia* // Heredity. 1994. V. 73. P. 47–56.
13. Schmankewitsch W.I. Über das Verhältnis der *Artemia salina* Miln-Edw. zur *Artemia salina mulchhausenii* Miln-Edw. und dem genus *Branchipus* Schaff // Z. wiss. Zool., Suppl. 1875. Bd 25. S. 103–116.
14. Sorgeloos P., Lavens P., Leger Ph. et al. Manual for the culture and use of brine shrimp in aquaculture. Ghent: State university of Ghent, 1986. 319 p.

## The Morphological Characteristics of *Artemia* Shrimps from Siberian Populations

L. I. Litvinenko, E. G. Boyko

State Research-and-Production Centre of Fishery, 625023 Tyumen, ul. Odesskaya, 33, Russia

Morphological analysis of characteristics of shrimps from parthenogenetic and bisexual *Artemia* populations, from a vast territory from the Urals to Sayan Mountains was made. A normal distribution of the majority of parameters and a different degree of their interrelation and dependence on some environmental factors (salinity, ion composition and ratio) was marked. The analysis included seasonal, interannual, sexual *Artemia* variability. The greatest influence of salinity as a whole and separately of main ions (except for carbonates, hydrocarbonates and calcium) on abdomen and furca structure is shown. No correlation was found between water salinity and a body length. The cluster analysis of a complex of morphological parameters showed grouping of populations by salinity of lakes, instead of their geographical position and sexual structure of populations.