

<https://doi.org/10.15407/dopovidi2020.02.076>

УДК 575.17:595.14

С.В. Межжерин, Ю.Ю. Чайка, Е.И. Жалай

Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев

E-mail: s.mezhzhherin@gmail.com

**Репродуктивное преимущество партеногенетического
дождевого червя *Aporrectodea trapezoides*
над родительским амфимиктическим видом
A. caliginosa (Oligochaeta, Lumbricidae)**

Представлено членом-корреспондентом НАН Украины И.А. Акимовым

*Сравнительное исследование индивидуальной плодовитости партеногенетического *A. trapezoides* и амфимиктического *A. caliginosa* дождевых червей проведено в лабораторных условиях. Установлено, что апомиктический вид имеет более высокий репродуктивный потенциал, чем амфимиктический. Это проявляется как в большем количестве производимых коконов, так и числе выживших ювенильных особей. Очевидно, что несмотря на отсутствие мейоза эффективность овогенеза у триплоидного *A. trapezoides* оказывается выше, чем у диплоидного *A. caliginosa*. В конечном счете это доказывает, что редукционное деление не всегда является самым эффективным способом производства гамет у животных, а амфимиксис — самой результативной формой размножения. Высокий репродуктивный потенциал партеногенетических червей в сочетании с однополостью структурой поселений и экологической пластичностью, очевидно, и обеспечивают им широкое распространение, причем в места и регионы, исторически для них не очень благоприятные.*

Ключевые слова: *плодовитость, партеногенез, дождевые черви, Aporrectodea.*

Вопрос об эволюционном значении клонового способа размножения и партеногенеза, как одной из форм, крайне актуальный в современной биологии [1, 2]. Клонирование является эволюционно первичным способом репродукции, свойственным всем без исключения одноклеточным и примитивным многоклеточным. Преимущества этого способа размножения очевидны — потомству строго передаются наиболее удачные сочетания генов. Неслучайно самый большой период жизни на Земле занимает время доминирования бесполого размножения, тогда же и имели место ключевые ароморфозы. Тем не менее в процессе эволюции у многоклеточных организмов все большую роль стал играть амфимиксис, а у высокоорганизованных животных апомиксис становится крайне редким и, по сути, исключительным способом воспроизводства. Партеногенез, как природное явление, описан у многих достаточно высокоорганизованных животных [3]. Большей частью это обитатели пресных вод и суши. Как ни парадоксально, виды, отказавшиеся от амфимиксиса, ока-

© С.В. Межжерин, Ю.Ю. Чайка, Е.И. Жалай, 2020

зались экологически вполне благополучными и несколько не уступают по численности популяций и размерам ареалов близким амфимиктическим видам [1, 4]. Более того, в экосистемах умеренного пояса они составляют существенную часть биомассы животных и это при том, что видовое богатство их весьма незначительно.

Фактором биологического прогресса партеногенетических видов могла стать их репродуктивная успешность по сравнению с амфимиктическими собратьями. Априорно она может быть достигнута за счет трех обстоятельств: высокой индивидуальной плодовитости, однополой женской структуры и отсутствия необходимости поиска полового партнера, как у раздельнополых животных. Все эти факторы вполне могли стать причинами необычайной обширности ареалов [4, 5] и высокой численности партеногенетических форм и видов.

Подтверждение одного из предположений можно получить экспериментальным путем, сравнивая индивидуальную плодовитость апомиктического и амфимиктического видов в строго контролируемых условиях. С этой целью взято два вида дождевых червей рода *Aporrectodea*: амфимиктический — *A. caliginosa* и апомиктический — *A. trapezoides*. Последний имеет триплоидный набор хромосом, размножается партеногенезом и возник в результате гибридизации *A. caliginosa* с одним или несколькими диплоидными представителями этого рода [6]. Сравнимые виды имеют перекрывающиеся ареалы, а в местах симпатрии обитают в одних стациях, не отдавая явных предпочтений какому-либо типу почв.

Материалом для исследования послужили 69 половозрелых червей, из которых 27 представляли вид *A. trapezoides*, а 42 были определены как *A. caliginosa*. Черви взяты в первой половине апреля из трех мест Житомирской области: в окрестностях с. Станишовка (36 экз.), микрорайоне Марьяновка г. Житомир (21 экз.) и г. Радомышль (12 экз.).

Ранее на протяжении нескольких сезонов специально разрабатывались методы культивирования этих видов, что позволило подобрать нужную влажность почвы и рацион питания. Червей содержали в темном месте при комнатной температуре в пластмассовых хорошо вентилируемых емкостях объемом 0,25 л. Грунт взят непосредственно с мест отбора выборок и предварительно просеян через зоологическое сито. В отдельные емкости были помещены по одной особи партеногенетического вида *A. trapezoides* и по две амфимиктического *A. caliginosa*. Эксперимент был начат 23 апреля и продолжался 125 дней. Каждые 5–7 суток подсчитывали число коконов и ювенильных особей. Для чего проводилось просеивание субстрата. При этом изъятие ни коконов, ни ювенильных особей не проводилось.

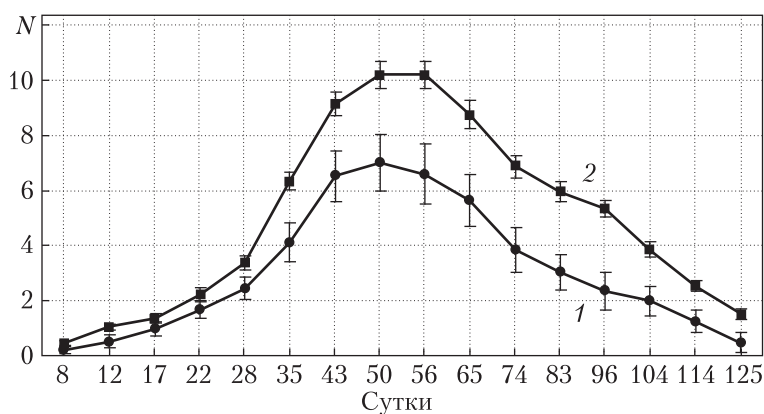


Рис. 1. Среднее число коконов (N) на одну особь в емкостях с амфимиктическим *A. caliginosa* (1) и партеногенетическим *A. trapezoides* (2) видами по суткам эксперимента. Доверительный интервал базируется на стандартной ошибке средней

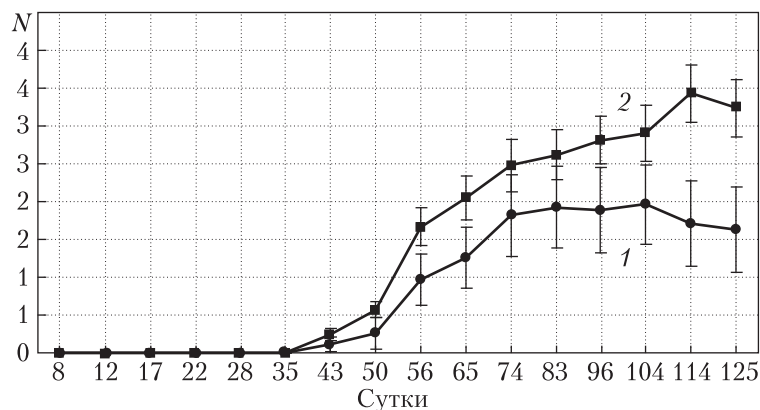


Рис. 2. Среднее число ювенильных особей (N) на одну особь в емкостях с амфимиктическим *A. caliginosa* (1) и партеногенетическим *A. trapezoides* (2) видами по суткам эксперимента. Доверительный интервал базируется на стандартной ошибке средней

Размножение началось уже на восьмые сутки, заключалось оно в откладке коконов и продолжалось в течение всего периода исследования. Наибольшей интенсивности процесс достиг в середине июня, а к концу августа он снизился до уровня первой декады мая.

Сравнительный анализ числа коконов на одну особь показывает, что в первый месяц исследования различия между видами отсутствовали. Однако, начиная с 35 сут эксперимента, когда интенсивность откладки коконов резко возросла, в емкостях, в которых содержали *A. trapezoides*, стали фиксировать гораздо больше коконов на одну особь, чем у *A. caliginosa* (рис. 1). Причем достоверность различий при попарных сравнениях в большинстве случаев была достаточно высокой ($p < 0,01-0,001$). Следует отметить, что по размерам, форме и окраске коконы разных видов не отличались. Препарирование показало, что в коконах *A. caliginosa* содержится один зародыш, тогда как у *A. trapezoides* их число колебалось от 1 до 2.

Сравнение двух видов по числу ювенильных особей, рассчитанное на одну особь, как и следовало ожидать, дало похожий результат. В емкостях с партеногенетическими червями среднее число ювенильных особей явно имело тенденцию к достижению больших значений. Однако достоверные различия были получены только в конце эксперимента на 114 и 125 сут (рис. 2). Не столь очевидное превосходство партеногенетического вида над амфимиктическим по этому показателю, вероятнее всего, связано с относительно низкой выживаемостью молодежи *A. trapezoides*. Это могло быть обусловлено относительно низкой приспособленностью партеногенетических особей как свойством вида. Однако такое объяснение малоприемлемо, поскольку ареал партеногенетического вида приходится на степные неблагоприятные для дождевых червей места обитания, что свидетельствует о его большей устойчивости к экстремальным условиям. Правдоподобней выглядит гипотеза, согласно которой понижение приспособленности — следствие различного рода спонтанных генетических aberrаций при гаметогенезе у отдельных триплоидов. Нельзя исключить и особенности протекания эксперимента. Присутствие двух червей *A. caliginosa* в одной емкости приводит к большему перемешиванию и рыхлости грунта, что способствует повышенной влажности субстрата и его насыщенности кислородом, что благоприятно для выживания молодежи.

Несмотря на стремление сделать условия эксперимента для разных видов максимально сопоставимыми, в полной мере этого достичь не удастся. Дело еще и в том, что особям *A. caliginosa* для размножения необходима копуляция, что в условиях небольших емкостей

могло стать проблематичным. Тем не менее то обстоятельство, что процесс размножения у *A. caliginosa* наблюдался во всех емкостях и начался одновременно с размножением апомиктических червей, свидетельствует, что интенсивность размножения была сопоставимой у двух видов.

Таким образом, обобщая результаты исследования, можно утверждать, что уровень индивидуальной плодовитости у партеногенетического вида *A. trapezoides* достоверно выше, чем у амфимиктического *A. caliginosa*. При этом, несмотря на некоторое снижение числа ювенильных червей, общее число выживших потомков у *A. trapezoides* оказывается все равно более высоким. Это доказывает, что мейоз не всегда является самым действенным способом производства гамет у животных, а амфимиксис — не самая результативная форма размножения. Митотический способ производства гамет и апомиксис вполне могут их заменить и даже, как показывают результаты данного исследования, быть более эффективными.

Аналогичные исследования по индивидуальной плодовитости апомиктических и амфимиктических видов проводились у рыб [7, 8]. Они показали, что число икринок в соответствии с возрастанием их размеров последовательно уменьшается в ряду диплоиды → триплоиды → тетраплоиды. При этом репродуктивный потенциал апомиктических рыб не ниже амфимиктических, поскольку в их популяциях отсутствуют самцы. Причиной расхождений результатов, полученных на рыбах и дождевых червях, возможно, стали незначительные размеры генома и, соответственно, относительно небольшой размер клеток полиплоидных дождевых червей по сравнению с рыбами [9]. Как следствие, у дождевых червей это не приводит к уменьшению числа производимых яйцеклеток.

Полученные результаты дают основание считать, что более высокая плодовитость партеногенетических дождевых червей наряду с тем, что это экологически пластичные виды, для которых подходит широкий спектр почв, а для размножения не требуется половой партнер, обеспечили им широкое распространение даже в места, для них не совсем подходящие. Причем их ареал настолько расширился, что многие виды, в том числе и *A. trapezoides*, стали видами-космополитами [10].

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Lost sex. The evolutionary biology of parthenogenesis: Schön I., Martens K., Gijk P. (Eds.). Dordrecht: Springer, 2009. 615 p.
2. Гребельный С.Д. Клонирование в природе. Роль остановки генетической рекомбинации в формировании фауны и флоры. Санкт-Петербург, 2008. 288 с.
3. Cuellar O. Animal parthenogenesis. *Science*. 1977. **197**, № 4306. P. 837–843.
4. Glesener R.R., Tilman D. Sexuality and the components of environmental uncertainty: clues from geographic parthenogenesis in terrestrial animals. *Amer. Nat.* 1978. **112**, № 986. P. 1867–2015.
5. Межжерин С.В., Гарбар А.В., Власенко Р.П., Онищук И.П., Коцюба И.Ю., Жалай Е.И. Эволюционный парадокс партеногенетических дождевых червей. Киев: Наук. думка, 2018. 232 с.
6. Межжерин С.В., Власенко Р.П., Гарбар А.В. Особенности генетической структуры комплекса пашенных червей *Aporrectodea* (superspecies) *caliginosa* (Oligochaeta: Lumbricidae) на территории Украины. *Цитология и генетика*. 2008. **42**, № 4. С. 50–57.
7. Kokodiy S.V. Breeding potential of adventitious species of *Carassius auratus* and *Carassius gibelio* (Cypriniformes, Cyprinidae) in water bodies of Ukraine. *Vestnik zoologii*. 2016. **50**, № 5. P. 423–428. <https://doi.org/10.1515/vzoo-2016-0049>

8. Mezhzherin S.V., Saliy T.V., Tsyba A.A. Reproductive potentials of diplod and polyploid representatives of the genus *Cobitis* (Cypriniformes, Cobitidae). *Vestnik zoologii*. 2017. **51**, № 1. P. 37–44. <https://doi.org/10.1515/vzoo-2017-0006>
9. Gregory T.R. Animal genome size database. 2012. URL: <http://www.genomesize.com> (Дата звернення 14.10.2019)
10. Hendrix P.F., Callahan Mac A., Drake J. M., Huang C.-Y., James S. W., Snyder B.A., Zhang W. Pandora's box contained bait: the global hroblem of introduced earthworms. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2008. **39**. P. 593–613.

Поступило в редакцію 16.10.2019

REFERENCES

1. Schön, I., Martens, K. & Gijk, P. (Eds.). (2009). *Lost sex. The evolutionary biology of parthenogenesis*. Dordrecht: Springer.
2. Grebelnyi, S. (2008). Cloning in nature. A part playing by gene recombination stoppage in fauna and flora formation. Saint-Petersburg (in Russian).
3. Cuellar, O. (1977). Animal parthenogenesis. *Science*, 197, No. 4306, pp. 837-843.
4. Glesener, R. R. & Tilman, D. (1978). Sexuality and the components of environmental uncertainty: clues from geographic parthenogenesis in terrestrial animals. *Amer. Nat.*, 112, No. 986, pp. 1867-2015.
5. Mezhzherin, S. V., Garbar, A. V., Vlasenko, R. P., Onishchuk, I. P., Kotsyuba, I. Y. & Zhalay, E. I. (2018). Evolutionary paradox of parthenogenetic earthworms. Kiev: Naukova Dumka (in Russian).
6. Mezhzherin, S. V., Vlasenko, R. P. & Garbar, A. V. (2008). Features of the genetic structure of the earthworms *Aporrectodea* (superspecies) *caliginosa* (Oligochaeta: Lumbricidae) complex in Ukraine. *Tsitol. Genet.*, 42, No. 4, pp. 50-57 (in Russian).
7. Kokodiy, S. V. (2016). Breeding potential of adventitious species of *Carassius auratus* and *Carassius gibelio* (Cypriniformes, Cyprinidae) in water bodies of Ukraine. *Vestnik zoologii*, 50, No. 5, pp. 423-428. <https://doi.org/10.1515/vzoo-2016-0049>
8. Mezhzherin, S. V., Saliy, T. V. & Tsyba, A. A. (2017). Reproductive potentials of diplod and polyploid representatives of the genus *Cobitis* (Cypriniformes, Cobitidae). *Vestnik zoologii*, 51, No. 1, pp. 37-44. <https://doi.org/10.1515/vzoo-2017-0006>
9. Gregory, T. R. (2012). Animal genome size database (electronic version). Retrieved from <http://www.genomesize.com>
10. Hendrix, P. F., Callahan, Mac A., Drake, J. M., Huang, C.-Y., James, S. W., Snyder, B. A. & Zhang, W. (2008). Pandora's box contained bait: the global hroblem of introduced earthworms. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 39, pp. 593-613.

Received 16.10.2019

С.В. Межжерин, Ю.Ю. Чайка, Є.І. Жалай

Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України, Київ
E-mail: s.mezzherin@gmail.com

РЕПРОДУКТИВНА ПЕРЕВАГА ПАРТЕНОГЕНЕТИЧНИХ ДОЩОВИХ ЧЕРВІВ *APORRECTODEA TRAPEZOIDES* НАД БАТЬКІВСЬКИМ АМФІМІКТИЧНИМ ВИДОМ *A. CALIGINOSA* (OLIGOSCHAETA, LUMBRICIDAE)

Порівняльне дослідження індивідуальної плодючості партеногенетичного *A. trapezoides* і амфіміктичного *A. caliginosa* дощових черв'яків проведено в лабораторних умовах. Встановлено, що апоміктичний вид має більш високий репродуктивний потенціал, ніж амфіміктичний. Це виявляється як у більшій кількості вироблених коконів, так і ювенільних особин, що вижили. Очевидно, що незважаючи на відсутність мейозу ефективність овогенезу у триплоїдного виду *A. trapezoides* вища, ніж у диплоїдного *A. caliginosa*. У кінцевому підсумку це означає, що мейоз не завжди є найефективнішим способом виробництва гамет у тварин, а амфіміксис — найрезультативнішою формою розмноження. Високий репродуктивний потенціал партеногенетичного виду *A. trapezoides* свідчить про його перевагу над амфіміктичним видом *A. caliginosa*.

ногенетичних черв'їв у поєднанні з одностатевою структурою поселень та екологічною пластичністю, імовірно, і забезпечують їм широке поширення, причому в місця і регіони, що історично для них є не дуже сприятливими.

Ключові слова: *плодючість, партеногенез, дощові черви, Aporrectodea.*

S.V. Mezhzherin, Y.Y. Chaika, E.I. Zhalay

I.I. Schmalhausen Institute of Zoology of the NAS of Ukraine, Kyiv

E-mail: s.mezhzherin@gmail.com

REPRODUCTIVE ADVANTAGE OF PARTHENOGENETIC EARTHWORM
APORRECTODEA TRAPEZOIDES OVER THE PARENTAL AMPHYMICTIC SPECIES

A. CALIGINOSA (OLIGOCHAETA, LUMBRICIDAE)

A comparative study of the individual fecundity of parthenogenetic *A. trapezoides* and amphimictic *A. caliginosa* earthworms is carried out under laboratory conditions. It has been established that the apomictic species has a higher reproductive potential than the amphimictic one. This is manifested both in the greater number of cocoons produced and in the number of surviving juvenile individuals. Obviously, despite the absence of meiosis, the efficiency of oogenesis in triploid *A. trapezoides* is higher than in diploid *A. caliginosa*. Ultimately, this proves that meiosis is not always the most effective way to produce gametes in animals, and amphimixis is the most effective form of reproduction. The high reproductive potential of parthenogenetic worms, combined with the all-female structure of the populations and the ecological plasticity obviously provide them with a wide distribution, even in places and regions that are not very favorable historically.

Keywords: *fertility, parthenogenesis, earthworms, Aporrectodea.*