

УДК 595.2

**ЧТО ОБЩЕГО МЕЖДУ ПАРАЗИТИЗМОМ
САМЦОВ И ПРОТЕРАНДРИЧЕСКИМ
ГЕРМАФРОДИТИЗМОМ У МОРСКИХ ЖИВОТНЫХ:
ГИПОТЕЗА ПРЕИМУЩЕСТВА РАЗМЕРА**

В.А. Спиридонов

Аннотация

Происхождение карликовости самцов и паразитизма самцов на самках своего вида в различных группах беспозвоночных (Ascothoracida, Acrothoracica, Rhizocephala, Annelida) и рыб обсуждаются в связи с так называемой гипотезой преимущества размера, ранее примененной для объяснения последовательного, в частности протерандрического гермафродитизма. Эта гипотеза предсказывает, что в условиях, когда виды водных организмов населяют специфические, ограниченные и изолированные друг от друга биотопы или паразитируют на других организмах, и вероятность встречи самца и самки в общем случае низка, среди них могут наблюдаться случаи карликовости самцов и переходы к различным формам их существования за счет самки. Однако то, на сколько эта возможность реализуется у различных групп животных, зависит от механизмов определения пола, разнообразие которых остается недостаточно исследованным.

Мешкогрудые раки (Ascothoracida) показывают широкий спектр переходов от незначительных различий между самцами и самками по морфологии и размерам к карликовым самцам и, наконец, самцам – гиперпаразитам самок у рода *Dendrogaster* [1]. Гиперпаразитизм самцов свойственен корнеголовым ракам, а для родственных им аскоторацидов Acrothoracica характерны непитающиеся карликовые самцы [2]. Карликовые самцы-симбионты у червей-эхиурид *Bonellia* стали хрестоматийным примером явления крайнего полового диморфизма. Самцовый паразитизм хорошо известен у рыб-удильщиков, аннелид, а случай формирования самцов-паразитов, кровеносная система которых объединена с кровеносной системой самок-хозяев, описан недавно у полихеты *Asetocalamyzas laoncola* Tzetlin, 1985 из семейства *Spionidae* [3]. Широкая распространенность перехода к карликовости самцов и их существованию за счет самки среди различных групп животных позволяет предположить наличие некоторого общего эволюционного механизма, способствующего их появлению. Однако детально разработанных общих гипотез для объяснения возникновения карликовости и паразитизма самцов не предложено.

На первый взгляд, совершенно иной класс явлений охватывают случаи последовательного протерандрического гермафродитизма, свойственного ракообразным (наиболее известны примеры каридных креветок – Caridea), полихетам и брюхоногим моллюскам (протерандрия) и рыб-губанов Labridae (прото-

гиния) [4]. При протерандрии особь на первом этапе своей жизни проходит фазу самца, а потом функционирует как самка, в случае протогинии наблюдается обратная последовательность. Для объяснения возникновения трансформации пола предложена так называемая гипотеза преимущества размера – *Size Advantage hypothesis* [5, 6], которая исходит из наличия адаптивных преимуществ в различиях размеров между полами. В данной статье рассматриваются возможности модификации и приложения этой гипотезы для объяснения некоторого общего механизма формирования как последовательного (в данном случае протерандрического) гермафродитизма, так и самцового паразитизма у различных групп морских животных.

Гипотеза преимущества размера утверждает, что смена пола может сложиться эволюционным путем в ситуации, когда успех размножения коррелирует с крупными размерами одного пола и никак не связан с размерами другого пола. Так, для многих каридных креветок характерны более мелкие размеры самцов по сравнению самками [6, 7]. Этим они отличаются от ряда групп крабов (*Brachyura*) и крабоидов (*Lithodidae*), у которых самцы крупнее самок [8, 9]. Независимо от размеров самец производит десятки тысяч спермиев, которых вполне достаточно для оплодотворения сотен или нескольких тысяч яйцеклеток. Спаривание у большинства каридных креветок непродолжительно и не связано с конкурентной борьбой самцов и длительной охраной самки, как это происходит у многих крабов. (Исключение в этом отношении составляют креветки семейства *Palaemonidae* [10], но у них как раз и неизвестны случаи протерандрического гермафродитизма). Поэтому крупные размеры самцов у креветок обычно не обеспечивают преимущества в передаче своего генетического материала потомству. Энергетические траты и требования к местообитаниям у более мелких особей креветок могут быть снижены [6]. Более быстрое же (по достижении меньших размеров) вступление в период размножения является в данном случае селективным преимуществом. Напротив, более крупные размеры самок обеспечивают увеличение качества и количества производимых яиц и, возможно, более эффективное сохранение потомства при вынашивании оплодотворенных яиц на плеоподах.

Если представить, что произошла мутация, позволяющая самцу, достигшему минимального размера, свойственного самкам, продолжить рост и сменить пол (а физиологическая система определения пола у ракообразных гибкая; см. [11]), то такая особь сможет в несколько раз увеличить свой вклад в потомство, что может привести к закреплению протерандрического гермафродитизма в популяции [6]. Сходное объяснение выдвинуто в рамках более общей теории распределения пола [4].

Для паразитических или в общем виде симбиотических организмов (какими являются мешкогрудые, корнеголовые раки и акроторастики), не способных к существованию вне связи с хозяином, крупные размеры самки – условие производства большого количества яиц. Многочисленность оказывающегося во внешней среде потомства увеличивает шансы определенного количества личинок найти особь потенциального хозяина. Для самцов крупный размер не является преимуществом. Созревание же возможно на более ранних стадиях развития (своего рода неотения, но только избирательная по отношению к полу), и

ранняя готовность самцов к оплодотворению увеличивает вероятность формирования пар на хозяине. При этом определение пола может быть как генетическим, так и физиологическим, однако закрепление у вида второго способа (например, посредством накопления соответствующих мутаций или иных генетических процессов в популяциях) делает систему скрещивания и размножения гораздо более эффективной. Можно предположить, что личинка, первой оказывающаяся на хозяине, развивается в самку, а те личинки, которые оседают или внедряются позже, становятся самцами. Увеличение размеров самки облегчается переходом от экто- к эндопаразитизму, в то время как для самцов возможности этого перехода затруднены сохранением личиночных признаков (отчасти рекапитулирующих не измененные паразитизмом стадии предковых видов) и необходимостью сохранять определенную степень подвижности. Широкий спектр смежных, но постепенно усложняющихся вариантов диморфизма самок и самцов, наблюдаемый у мешкогрудых раков (*Synagoga* – *Lauridae* – *Ascothoracidae*, см. [1]) удовлетворительно объясняется данной гипотезой. С определенными допущениями как продолжение того же эволюционного ряда можно представить эволюционное возникновение паразитирующих в мантийной полости самки самцов *Dendrogaster* (эндопаразитов морских звезд), которые, как предполагается, появляются в результате партеногенетического размножения внедрившейся в хозяина самки [1].

Рассматривая виды, самки которых не являются паразитами, но у которых имеются карликовые комменсальные или паразитические самцы, можно отметить одну особенность. Эти виды (преимущественно аннелиды, а также рыбы-удильщики) обитают в среде, где их популяции весьма разрежены, а встреча самца и самки, готовых к спариванию, в общем случае маловероятна. В этом отношении популяции таких свободноживущих видов сходны с популяциями паразитических видов. Подобная аналогия в случае рыб-удильщиков и бонеллий, обитающих на большой глубине, представляется вполне оправданной. Однако в случае полихеты *Asetocalamyzas laoncola*, населяющей донные осадки в прибрежье, применимость ее вызывает сомнения. Нужно, правда, отметить, что плотность популяции в единственном известном местообитании этого вида очень низка – в более чем 3000 кг исследованного осадка найдено всего 28 свободноживущих самок с прикрепленными к ним паразитическими самцами [3]. Таким образом, нельзя исключить приуроченности *A. laoncola* к определенным микробиотопам, выяснить природу которых пока не удалось.

Гипотеза преимущества размера в общем виде предсказывает, что в условиях, когда свободноживущие виды водных организмов населяют специфические, ограниченные и изолированные друг от друга биотопы, а усредненная плотность популяции очень низка, среди них будут наблюдаться случаи карликовости самцов и даже их различные переходы к существованию за счет самки. Однако распространенность таких случаев, также как и случаев последовательного, в частности протерандрического, гермафродитизма среди разных групп животных, не может быть полностью объяснена и, тем более, предсказана данной гипотезой в ее современном виде. Это делает весьма актуальным исследование механизмов определения пола у различных групп водных беспозвоночных и рыб.

Summary

V.A. Spiridonov. What the male parasitism and protandric hermaphroditism of marine animals does have in common: the Size Advantage hypothesis.

The origin of male dwarfness and the parasitism of males on conspecific females in various taxa of invertebrates and fishes are discussed with regard to the Size Advantage Hypothesis, which has been previously applied for explanation of successive, in particular protandric hermaphroditism. This hypothesis predicts that the dwarfness and transitions to parasitism on females may be found amongst the organisms living in specific, restricted and isolated habitats or parasitizing on other animals, i.e. in the situation when the probability for a male to meet a female is in general low. However the extent of actualizing this possibility in various taxa depends on sex determination systems which diversity remains insufficiently studied.

Литература

1. *Вагин В.Л.* Мешкогрудые раки *Ascothoracida*. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1976. – 141 с.
2. *Буруковский Р.Н.* Зоология беспозвоночных. Часть 4. Членистоногие. – Калининград: Изд-во КГТУ, 2005. – 398 с.
3. *Ворцenneва Е.В.* *Asetocalamyzas laonicola* Tzetlin, 1985 (Spionidae) – полихета с карликовыми эктопаразитическими самцами: морфология и ультраструктура: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М.: Моск. гос. ун-т, 2006. – 21 с.
4. *Charnov E.L.* The theory of sex allocation. – Princeton University Press, 1982. – 355 p.
5. *Ghiselin M.T.* The evolution of hermaphroditism among animals // *Quarterly Review of Biology*. – 1969. – V. 44. – P. 189–208.
6. *Bauer R.T.* Remarkable shrimps. Adaptation and natural history of the carideans. – Norman: University of Oklahoma Press, 2004. – 282 p.
7. *Кузнецов В.В.* Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого морей. – М.; Л.: Наука, 1964. – 241 с.
8. *Иванов Б.Г., Соколов В.И.* Краб-стригун *Chionocoetes opilio* (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Majidae) в Охотском и Беринговом морях // *Arthropoda Selecta*. – 1997. – Т. 6, № 3–4. – С. 63–85.
9. *Буяновский А.В.* Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных. – М.: ВНИРО, 2004. – 306 с.
10. *Мишаев Ю.Я.* Линька и спаривание пресноводной креветки *Macrobrachium asperulum* von Martens // Тр. ВНИРО. – 1969. – Т. 65. – С. 424–428.
11. *Charniaux-Cotton D.B., Payen J.* Sexual differentiation // *Abele L.G.* (Ed.) *The Biology of Crustacea*. – N. Y.: Academic Press, 1985. – V. 9. – P. 217–299.

Поступила в редакцию
25.06.07

Спиридонов Василий Альбертович – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории прибрежных донных сообществ Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН, г. Москва.

E-mail: vs Spiridonov@wwf.ru