РАЗДЕЛ 1. ФИЗИЧЕСКАЯ ГЕОГРАФИЯ И ГЕОЭКОЛОГИЯ

УДК 595.3 (285.32) (551)

ГИПОТЕЗА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ARTEMIA URMIANA (ANOSTRACA, CRUSTACEA) В КРЫМУ: ПОПЫТКА ПАЛЕОРЕКОНСТРУКЦИИ

Ануфриева Е.В., Шадрин Н.В.

*Институт биологии южных морей НАНУ, Севастополь, Украина
E-mail: lena_anufrieva@mail.ru*

Artemia urmiana (Anostraca) является важным звеном в эволюции разнообразия азиатских популяций артемий. Данный вид долгое время считался эндемиком озера Урмия в Иране, однако затем он был найден в Крыму и на Алтае. Проблема происхождения вида широко дискутируется. Используя данные биологических и геологических наук авторы, обосновывают гипотезу происхождения вида в гиперсоленых палеоводоемах Крыма.

Ключевые слова: *Artemia urmiana*, гиперсоленые водоемы, Крым, строматолиты

ВВЕДЕНИЕ

Сравнительно легко восстанавливать эволюционную историю вида, когда имеются хорошо сохранившиеся палеонтологические остатки. Значительно трудней это сделать, когда ископаемых остатков нет вообще или очень мало. В тоже время знание эволюционной истории вида дает ключи к пониманию возможного будущего данного вида в условиях кардинальных изменений климата. Наиболее солеустойчивыми животными на Земле являются представители рода *Artemia*, включающего 7 бисексуальных видов и множество партеногенетических популяций [10]. Ископаемых остатков артемий не найдено, за исключением их цист. Поэтому для реконструкции возможной истории рода и отдельных видов мы не можем воспользоваться палеонтологическими данными. В тоже время авторы считают, что любая попытка реконструкции истории формирования и распространения видов с использованием косвенных данных может иметь смысл, стимулируя обсуждение проблемы и попытки ее решения.

Artemia urmiana Gunther, 1899 (Anostraca) является важным звеном в эволюции разнообразия артемий. Данный вид долгое время считался эндемиком озера Урмия в Иране, однако затем он был найден в Крыму и на Алтае [17]. Позднее новые исследования показали, что он геологически совсем недавно появился в озере Урмия, озеро не могло быть местом формирования данного вида [13]. Крупнейшее гиперсоленое озеро в мире – Урмия (после Каспия второе по величине соленое озеро нашей планеты) в настоящее время катастрофически уменьшается [6]. Урмия является основным местообитанием *A. urmiana*. Высыхание озера Урмия вызывает

дискуссии о будущем вида, мнения крайне противоречивые. Знание исторической биогеографии вида может помочь прояснить будущие перспективы вида.

Учитывая современное географическое распространение вида, его экологию и молекулярно-генетические данные, привлекая данные по геологической истории и палеоклиматологии, вероятно, возможно выдвинуть обоснованные суждения о возможной истории формирования вида. Такая попытка была ранее сделана с предположением о формировании вида *A. urmiana* в Крыму и на прилегающих территориях [17]. В данной работе, привлекая данные различных наук, свои новые данные, авторы развивают предложенную гипотезу, подкрепляя ее новыми данными и рассуждениями, ставя новые вопросы.

1. ОБЩИЙ ВЗГЛЯД НА ЭВОЛЮЦИЮ АРТЕМИЙ

Артемии относятся к жаброногим ракообразным (Anostraca), наиболее примитивной и древней группе среди ныне существующих ракообразных [15]. Существует очень небольшое количество палеонтологических свидетельств древности группы. *Lepidocaris rhyniensis* Scourfield, 1926, найденная в отложениях раннего Девона, – древнейшая находка ископаемого ракообразного с явными признаками Anostraca [15, 19]. 3-миллиметровая анострако-подобная бранхиопода хорошо трехмерно сохранилась, благодаря тому, что кремний заместил органическое вещество рачка [18]. Однако, это еще общий предок не только Anostraca, которые ответвились позже [15]. Монофелитическая группа Anostraca, согласно молекулярно-генетическим данным, ранее других отрядов отделились от общего древа класса Branchiopoda [20]. Считается, что представители Anostraca существуют, начиная с нижнего Мела [9]. Однако, возможно, что первые представители этой группы появились еще раньше. От общего древа Anostraca наиболее рано отделились Artemiidae / Parartemiidae [20]. Общий предок Artemiidae и Parartemiidae существовал в лагунах палеоокеана Панталасса и моря Тетис и соленых озерах суперконтинента Пангея [17]. Раскол Пангеи на Гондвану и Лавразию (220-150 млн. лет назад) и последующее разделение Гондваны через 30 млн. лет дали начало дрейфу тектонических плит, что явилось наиболее важным событием в диверсификации протоартемий. Общий предок *Artemia*, *Parartemia* и *Artemia persimilis* Piccinelli & Prosdocimi, 1968 еще существовал около 85 млн. лет назад. В результате дрейфа Индо-Австралийской плиты предки параартемий оказались в изоляции от других артемий. Дрейф Южно – Американской плиты изолировал предков *A. persimilis* в Южной Америке. Раздельная эволюция *Artemia*, *Parartemia* и *A. persimilis* началась примерно 80 млн. лет назад [7]. По нашему мнению, *A. persimilis*, вследствие ее значительных различий следует выделить из рода *Artemia* [17], но данный момент мы здесь обсуждать не будем. Важно отметить лишь то, что, как и для другой группы Anostraca (семейство Streptocephalidae) [8], в диверсификации артемий основную роль сыграл раскол Гондваны и дрейф тектонических плит. Обсуждая процессы и скорость диверсификации артемий, мы не должны забывать и основные тренды изменений глобальной климатической системы. Во времена существования протоартемий

широтная гетерогенность климата была менее выражена, а климат был теплее и суше [4]. Вероятней всего, что в то время гиперсоленых водоемов было больше, и они были распространены на больших территориях. Это не очень способствовало диверсификации артемий. Кайнозойская эра началась с медленного похолодания, что сужало области распространения гиперсоленых водоемов и могло тем самым содействовать диверсификации артемий. В тоже время на границе Мезозоя и Кайнозоя 65.5 млн. лет назад произошло одно из крупнейших массовых вымираний в истории биосферы – Мел-палеогеновое вымирание. 16 % семейств морских животных (47 % их родов), 18 семейств наземных позвоночных животных вымерли [14]. Как это вымирание отразилось на протоартемиях, мы не знаем, но какие-то виды протоартемий в Евразии, Южной Америке и Австралии выжили, дав начало современным артемиям. Как правило, через некоторое время после массового вымирания начинается интенсивная диверсификация выживших групп организмов [16]. На протяжении Миоцена (23-12 млн. лет назад) было теплее, чем в предыдущий период, что способствовало расширению ареала артемий, но не их диверсификации.

Молекулярно-генетические данные говорят, что формирование *Artemia salina* (Linnaeus, 1758) произошло примерно 40 млн. лет назад [7]. Это связано с разделением ветвей *A. salina* и *A. urmiana*/*A. franciscana* Kellogg, 1906. В связи с этим, однако, следует заметить, что молекулярно-генетические «часы» могут очень сильно завывать или занижать время расхождения групп. Это обусловлено тем, что основное допущение метода – скорость молекулярной эволюции не меняется, она – постоянна. Однако уже давно было показано, что эволюция не идет равномерно – периоды стазиса сменяются периодами всплеск изменчивости и диверсификации видов. Для представителей Branchiopoda показано, что молекулярная эволюция может существенно ускоряться в экстремальных условиях (высокие солености, повышенный уровень УФ и т.д.) [12]. Учитывая экстремальность условий обитания артемий, можно предположить, что сроки формирования видов, полученные с использованием молекулярно-генетических «часов», являются завышенными.

В позднем Миоцене (примерно 15 млн. лет назад) происходит разделение Тетиса на Средиземноморский бассейн и Паратетис. Дальнейшая эволюция линии *A. salina* была связана со Средиземноморским бассейном, а линии *A. urmiana* – с эволюцией Паратетиса. Вероятно, полной генетической изоляции этих двух видов, благодаря переносу птицами цист, никогда не существовало, что подтверждается и гибридологическим анализом [7]. Попав в Северную Америку *A. franciscana* эволюционировала там.

1.1. Происхождение и распространение *A. urmiana*

Наиболее вероятно, что *A. urmiana* исходный вид формирования всей азиатской линии артемий: бисексуальных видов – *A. urmiana*, *A. sinica*, *A. tibetiana*, *A. sp.* из Казахстана и множество партеногенетических популяций. Молекулярно-генетические «часы» дают противоречивые оценки разделения *A. urmiana* и *A. franciscana*. Одни авторы считают, что последний общий предок существовал 32 млн. лет назад [7], другие оценивают время появления *A. urmiana* в 11 млн. лет назад

[13]. Учитывая вышесказанное о допущениях при использовании таких «часов», можно считать, что формирование *A.urmiana* происходило в раннем и среднем Миоцене. Где же конкретно оно происходило? Точный ответ мы вряд ли когда получим, но наиболее вероятной областью происхождения вида представляется Керченский полуостров в Крыму и прилегающие области. Артемии плохие конкуренты и не имеют защиты от хищников, но имеют покоящиеся яйца – цисты. Поэтому они существуют в экстремальных водных биотопах (гиперсоленых, пересыхающих), где ни рыбы, ни относительно крупные хищные беспозвоночные существовать не могут. Исходя из этого понятно, что формирование вида могло идти только в подобных водоемах. Формирование вида в море или больших постоянных озерах – невероятно. Подходящие для этого мелководные гиперсоленые водоемы существовали на территории современного Керченского полуострова в Миоцене, о чем, в частности, свидетельствуют находки на нем миоценовых онколитов и строматолитов – у озер Тобечикское, Марфовское, Кояшское, у деревни Пташкино [3, 12, неопубл. данные]. Разумеется, *A.urmiana* не могла сформироваться в современных гиперсоленых озерах Крыма, т. к. они очень молоды. Однако все свидетельствует о том, что начиная с Миоцена, по крайней мере, в Крыму существуют гиперсоленые водоемы. Можно представить себе временную эстафету, где более древние водоемы передают более молодым, как эстафетную палочку, цисты артемий [17]. Одним из механизмов такой передачи могут быть грязевые вулканы, широко распространенные на Керченском полуострове. В настоящее время мы наблюдаем небольшие активные сифоны грязевых вулканов в акватории двух гиперсоленых озер Керченского полуострова – Тобечикское и Кояшское. При извержениях грязевых вулканов захватываются и выбрасываются различные слои отложений. Отдельные слои могут содержать цисты из отложений палеозер, которые также выбрасываются на поверхность и могут при подходящих условиях активироваться. Следует отметить, что цисты артемий могут десятки-сотни лет, а, возможно, и тысячи, при определенных условиях сохранять жизнеспособность. Выбросы грязевых вулканов не являются токсичными. В действующих сифонах грязевых вулканов мы наблюдали интенсивное развитие зеленой водоросли дуналиеллы, диатомовых, цианобактерий. Наряду с артемией в современных гиперсоленых условиях до соленостей 290 ‰ массово развивается остракода *Eucypris inflata* [1], ее раковины имеются и в миоценовых отложениях региона [2]. Это, на наш взгляд, аргумент в пользу высказанной нами гипотезы временной эстафеты.

Допустим, что вид сформировался в Крыму в Миоцене. Что дальше? Как шло его расселение? О расселении в доплейстоценовое время трудно что-то сказать. Наступил Плейстоцен – эпоха повторяющихся обширных оледенений (2 588 000 – 11700 лет назад). Повторяющиеся обширные и длительные оледенения сужали область распространения гиперсоленых водоемов, подходящих для существования артемий. На наш взгляд, современное распространение артемий связано с процессом их расселения из района Крыма и прилегающих территорий в период после окончания последнего ледового цикла.

Основными переносчиками цист артемий на большие расстояния служат птицы. Показано, что между Крымом и озером Урмия цисты могут переноситься, как минимум, тремя видами птиц [5]. Судя по тому, что в отложениях озера Урмия цисты *A. urmiana* появились всего лишь 5 тысяч лет назад [13], наше предположение не лишено смысла.

ВЫВОДЫ

1. Происхождение вида *A. urmiana* в Крыму является в настоящее время наиболее правдоподобной гипотезой, обоснованной совокупностью данных биологических и геологических наук.

2. Для безусловного ее принятия необходимо больше данных, как молекулярно-генетических, так и геолого-палеонтологических.

3. Необходимо, в частности, получение цист из различных слоев донных отложений озер Крыма с последующим их изучением молекулярно-генетическими методами.

4. Важным для подтверждения гипотезы является также сравнительное изучение генетического разнообразия артемий в озерах различных регионов (Крым, Алтай, Иран).

Список литературы

1. Ануфриева Е. В. Разнообразие ракообразных в гиперсоленом озере Херсонесское (Крым) / Е. В. Ануфриева, Н. В. Шадрин // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 7. – С. 55 – 61.
2. Железо-марганцевые онколитоподобные структуры с берега гиперсоленого озера Кояшское (Крым) / Л. М. Герасименко, В. К. Орлеанский, Ю. Ю. Берестовская, [и др.] // Мор. Экол. журн. – 2005. – Т. 4, № 1. – С. 66.
3. Коваленко В. А. Миоценовые остракоды Восточного Приазовья / В. А. Коваленко // Доп. НАНУ. – 2012. – № 11. – С. 111-119.
4. Сорохтин О. Г. Жизнь Земли / О. Г. Сорохтин. – Москва: Институт компьютерных исследований, 2007. – 450 с.
5. Хоменко С. В. Иранский эндемик артемия урмиана в гиперсоленом озере Кояшское (Крым, Украина): предварительное обоснование заноса птицами / С. В. Хоменко, Н. В. Шадрин // Бранта: Сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. – 2009. – Т. 12. – С. 81 – 91.
6. Asem A. Drought in Urmia Lake, the largest natural habitat of brine shrimp *Artemia* / A. Asem, F. Mohebbi, R. Ahmadi // World aquaculture. – 2012. – V.43, № 1. – P. 36 – 38.
7. Baxevanis A. D., Molecular phylogenetics and asexuality in the brine shrimp *Artemia* / A. D. Baxevanis, I. Kappas, T. J. Abatzopoulos // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2006. – V. 40. – P. 724 – 738.
8. Daniels S. R. Molecular evidence suggests an ancient radiation for the fairy shrimp genus *Streptocephalus* (Branchiopoda: Anostraca) / S. R. Daniels, M. Hamer, C. Rogers // Biological Journal of the Linnean Society. – 2004. – V. 82. – P. 313 – 327.
9. Fryer G. A new classification of the branchiopod Crustacea / G. Fryer // Zool. J. Linnean Soc. – 1987. – V. 91. – P. 357 – 383.
10. Gajardo G. M. The Brine Shrimp *Artemia*: Adapted to Critical Life Conditions / G. M. Gajardo, J. A. Beardmore // Frontiers in Physiol. – 2012. – V. 3: 185 [Электронный ресурс]. Режим доступа: doi: 10.3389/fphys.2012.00185

11. The halophilic algae-bacterial mats and MN-stromatolites of Kerch peninsula / L. M. Gerasimenko, E. A. Zhegallo, O. S. Mikhodyuk [et al.] // Environmental Micropaleontology, Microbiology and Meiobenthology. Proc. the Firth Intern. Conf., 17 – 25 February, 2008, Chennai (India). – Chennai, 2008. – P. 93 – 97.
12. Accelerated molecular evolution in halophilic crustaceans / P. D. N. Hebert, E. A. Remigio, J. K. Colbourne [et al.] // Evolution. – 2002. – V. 56, № 5. – P. 909 – 926.
13. Sediment cores from Lake Urmia (Iran) suggest the inhabitation by parthenogenetic *Artemia* around 5,000 years ago / R. Manaffar, S. Zare, N. Agh [et al.] // Hydrobiologia. – 2011. – V. 671, №1. – P. 65 – 74.
14. Marshall C. R. Sudden and Gradual Molluscan Extinctions in the Latest Cretaceous of Western European Tethys / C. R. Marshall, P. D. Ward // Science. – 1996. – V. 274, № 5291. – P. 1360 – 1363.
15. Olesen J. Phylogeny of Branchiopoda (Crustacea) – Character Evolution and Contribution of Uniquely Preserved Fossils / J. Olesen // Arthropod Systematics and Phylogeny. – 2009. – V. 67, № 1. – P. 3 – 39. [Електронний ресурс]. Режим доступу: www.arthropod-systematics.de on 17.vi.2009.
16. Sahney S. Recovery from the most profound mass extinction of all time / S. Sahney, M. J. Benton // Proc. Royal Soc. B. – 2008. – V. 275. – P. 759 – 765.
17. Shadrin N. V. Distribution and historical biogeography of *Artemia leach*, 1819 (Crustacea: Anostraca) in Ukraine / N. V. Shadrin, E. V. Anufriieva, E. A. Galagovets // International Journal of Artemia Biology. – 2012. – V. 2, № 2. – P. 30 – 42.
18. Trewin N.H. Depositional environment and preservation of biota in the Lower Devonian hot-springs of Rhynie, Aberdeenshire, Scotland / N. H. Trewin // Transactions of the Royal Society of Edinburgh. – 1994. – V. 84. – P. 433 – 442.
19. Walossek D. 1993. The Upper Cambrian *Rehbachella* and the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea / D. Walossek // Fossils and Strata. – 1993. – V. 32. – P. 1 – 202.
20. Phylogenetic analysis of anostracans (Branchiopoda: Anostraca) inferred from nuclear 18S ribosomal DNA (18S rDNA) sequences / P. H. H. Weekers, G. Murugan, J. R. Vanfleteren [et al.] // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2002. – V. 25. – P. 535 – 544.

Ануфрієва О. В. Гіпотеза походження *Artemia urmiana* (Anostraca, Crustacea) в Криму: спроба палеорекострукції / Ануфрієва О. В., Шадрін М. В. // Вчені записки Таврійського національного університету імені В. І. Вернадського. Серія: Географія. – 2013. – Т. 26 (65), № 2. – С. 3–8.

Artemia urmiana (Anostraca) займає важливе місце в еволюції різноманітності азійських популяцій Артемій. Даний вид довгий час вважався ендеміком озера Урмія в Ірані, проте потім він був знайдений в Криму і на Алтаї. Проблема походження виду широко дискутується. Використовуючи дані біологічних і геологічних наук автори, обґрунтовують гіпотезу походження виду в гіперсолоних палеоводоемах Криму.

Ключові слова: *Artemia urmiana*, гіперсолоних водойми, Крим, строматоліти

Anufriieva E. Hypothesis of the origin of *Artemia urmiana* (Anostraca, Crustacea) in the Crimea: an essay of the paleoreconstruction / Anufriieva E., Shadrin N. // Scientific Notes of Taurida National V. I. Vernadsky University. – Series : Geography. – 2013. – V. 26 (65), No 2. – P. 3–8.

Artemia urmiana (Anostraca) is an important link in the evolution of the diversity of Asian populations of Artemia. *A. urmiana* was considered as an endemic of Urmia Lake long time, but currently it was found in the Crimea and Altai. The origin of this species is widely debated. Using biological and geological data authors substantiate the hypothesis of the origin of species in hypersaline paleo-lakes in the Crimea.

Keywords: *Artemia urmiana*, hypersaline lakes, Crimea, stromatolites

Поступила в редакцію 03.04.2013 г.