ALEKSANDRA JAGIELLO, ZIEMOWIT OLSZANOWSKI

Zakład Taksonomii i Ekologii Zwierząt
Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu
Uniwersytetu Poznańskiego 6, 61-614 Poznań
E-mail: 834jagiello834@gmail.com
olszanow@amu.edu.pl

RÓŻNORODNOŚĆ PARTENOGENETYCZNYCH MECHOWCÓW (ACARI: ORIBATIDA) – ODWRÓCONA MEJOZA SPOSOBEM NA EWOLUCYJNY SUKCES?

TYPY PARTENOGENEZY U ZWIERZĄT

Rozmnażanie płciowe (amfimiksja) to proces powszechnie występujący u wszystkich zwierząt. W procesie mejozy następuje redukcja materiału genetycznego o połowę, a następnie przywrócenie pierwotnego zestawu chromosomów na drodze połączenia gamet pochodzących od dwojga rodziców w procesie zapłodnienia (HUGHES 1989). Ten typ rozmnażania zapewnia rekombinację materiału genetycznego wywodzącego się zarówno od matki, jak i od ojca, której rezultatem jest zróżnicowane pod każdym względem potomstwo, co maksymalizuje jego przystosowanie do zmieniającego się stale środowiska życia. Zróżnicowanie to jest wynikiem nie tylko (i) wymiany genów pomiędzy chromosomami homologicznymi w komórce ulegającej podziałowi oraz (ii) ich segregacji podczas tego procesu, ale także (iii) losowego wyłonienia gamet, z których wytworzy się zygota. Duże znaczenie ma także dobór płciowy wpływający na zestaw cech potomstwa. W przyrodzie istnieje zaledwie 0,1% gatunków, które rozmnażają się partenogenetycznie. Dzieworództwo zostało po raz pierwszy opisane w 1745 r. przez BONNETA i jest najogólniej definiowane jako rozwój potomstwa z niezapłodnionych jaj. Jest zatem znane od dawna, jednak dopiero w ostatnim czasie stanowi obiekt bardziej intensywnych badań naukowych. Występuje nie tylko wśród bezkręgowców (przeważnie stawonogów i nicieni), zdarza się także u niewielu gatunków płazów (np. rodzaj *Ambystoma*) (ASHER i NACE

1971), gadów (m.in. *Aspidoscelis uniparens*) (MASLIN 1971), ryb (np. rodzaj *Poeciliopsis*) (BEUKEBOOM i VRIJENHOEK 1998) i ptaków (m.in. *Taeniopygia guttata*) (SCHUT i współaut. 2008). Mimo iż partenogeneza w swoim klasycznym ujęciu nie wymaga obecności samców do powstania potomstwa, nie jest ona uznawana za przykład rozmnażania bezpłciowego (jakim jest rozwój z komórek somatycznych), ze względu na udział gamet w tym procesie (HUGHES 1989). Uważa się, iż głównym bodźcem do wystąpienia partenogenezy może być np. brak samców w populacji, a zatem zjawisko to byłoby prawdopodobnie nie tylko skutkiem, ale także przyczyną zachodzenia dzieworództwa (WEGNEZ 2007). Wyróżnia się kilka typów partenogenezy: arrenotokia (wraz z pseudoarrenotokia) oraz telitokia apomiktyczna i automiktyczna (Ryc. 1).

Arrenotokia (arrhenotokia) jest odmianą partenogenezy, podczas której z niezapłodnionych jaj wylęgają się haploidalne samce (WRENSCH 1993). U niektórych arrenotokicznych gatunków możliwy jest także rozwój samic, jednak wówczas zachodzi on wyłącznie z zapłodnionych przez samce jaj (SUOMALAINEN i współaut. 1987, HUGHES 1989, DOMES-WEHNER 2009). U niewielu gatunków roztoczy występuje także tzw. pseudoarrenotokia, która do powstania organizmu potomnego wymaga zapłodnienia przez samca, natomiast w trakcie rozwoju zarodka jeden zestaw chromosomów, prawdopodobnie pochodzący od ojca, zostaje inaktywowany, w wy-

Słowa kluczowe: automiksja, bioróżnorodność, mechowce (Oribatida), mejoza inwertowana, partenogeneza, telitokia

Ryc. 1. Sposoby rozmnażania się zwierząt (wg DOMES-WEHNER 2009, zmieniona).

niku czego z jaj wykluwają się haploidalne osobniki płci męskiej (SCHULTEN 1985). Arrenotokia jest zjawiskiem często występującym w populacjach pszczoł i mrówek, ale pojawia się także u takich grup roztoczy jak: Mesostigmata, Prostigmata i Astigmata, natomiast pseudoarrenotokia zachodzi jedynie u Mesostigmata (MEEÛS i współaut. 2007) (Ryc. 2).

Telitokia, to zjawisko, którego zajście jest całkowicie niezależne od udziału samców i obejmuje rozwój samic z niezapłodnionych jaj. Występuje w dwóch odmianach: apomiktycznej i automiktycznej. Termin apomiksja jest zwykle stosowany w odniesieniu do rozmnażania się roślin. W przypadku zwierząt używane są najczęściej nazwy takie jak telitokia apomiktyczna lub amejotyczna oraz klasyczna partenogeneza (GRIMANELLI i współaut. 2001, DOMES-WEHNER 2009). Ten rodzaj dzieworództwa zachodzi przy udziale podziału mitotycznego. Faza redukcyjna nie występuje, a organizm potomny jest zwykle (pomijając możliwość pojawienia się spontanicznych mutacji) genetycznie identyczny z organizmem matczynym (LAUMANN 2010).

Biorąc pod uwagę wysokie prawdopodobieństwo powstania idealnej kopii przeprowadzającej apomiksję samicy, ten typ rozrodu często jest określany jako „prawdziwy” przykład klonalności (GRIMANELLI i współaut. 2001). Apomiksja zwykle nie występuje u roztoczy; w ten sposób rozmnażają się m.in. przedstawiciele niektórych gatunków niesporczaków (Tardigrada), brzuchorzęsków (Gastrotricha) lub wrotków (Rotifera) (RICCI 1991, MEEÛS i współaut. 2007) (Ryc. 3).

Automiksja jest rodzajem telitokii, charakteryzującym się rozwojem diploidalnych samic z niezapłodnionych jaj (PALMER i NORTON 1992), jednak zachodzi z udziałem podziałów mejotycznych, dzięki którym zapewniona zostaje genetyczna różnorodność organizmów potomnych. Może występować w formie premejotycznej (mejoza „klasyczna”) oraz postmejotycznej (mejoza odwrócona) (WRENSCH i współaut. 1994, LAUMANN 2010). Ten rodzaj partenogenezy spotykany jest powszechnie u mechowców, znacząco wpływając na ich różnorodność gatunkową i przystosowanie do warunków środowiskowych.

Ryc. 2. Mechanizm procesu arrenotokii. Komórki potomne (a, b, c oraz d) są haploidalne.

Ryc. 3. Przebieg procesu apomiktycznej telitokii. Komórki potomne a oraz b są identyczne z komórką matczyną.

Występowanie dzieworództwa może także być zależne od zmiennych pór roku, regionu geograficznego lub innych czynników takich jak: temperatura i wilgotność środowiska, klimat czy dostępność pożywienia. Może być także stałe i zachodzić niezależnie od czynników zewnętrznych. W ten sposób rozmnażają się np. rozwielitki, przedstawiciele gatunku *Daphnia pulex* (INNES i HERBERT 1988). Jest to również typ dzieworództwa, który dotyczy mechowców (SCHAEFER i współaut. 2006). O fakultatywnej partenogenezie mówi się wówczas, gdy wśród osobników potomnych mogą pojawiać się obydwie płcie, jednak z niezapłodnionych jaj wylęgają się jedynie samce; przeprowadzana jest ona m.in. przez termity z gatunku *Reticulitermes speratus* (MATSUURA i współaut. 2004). Dzieworództwo może mieć także formę cykliczną, wówczas ma ono miejsce jedynie w niektórych porach roku. Przykładem zwierząt rozmnażających się w ten sposób są mszyce, które w ciągu całego roku są dzieworodne, jesienią natomiast wyjątkowo powracają do tworzenia pokoleń dwupłciowych (DAMPC i współaut. 2018). Zdarzają się również gatunki, takie jak straszky z rodzaju *Timema*, których jedne populacje są amfiktyczne, a inne partenogenetyczne, w zależności od regionu geograficznego (LAW i CRESPI 2002). Dzieworództwo może być również wywołane w populacjach naturalnie rozmnażających się płciowo. Indukcja tego procesu następuje dzięki aktywności niektórych rodzajów mikroorganizmów (np. *Wolbachia*, *Cardinium*, *Rickettsia*), które ze względu na pełnioną funkcję u bezkręgowców nazwane zostały manipulatorami reprodukcji gospodarza (CHARLAT i współaut. 2003).

CHARAKTERYSTYKA MECHOWCÓW (ORIBATIDA) – WYSTĘPOWANIE, BUDOWA I ZNACZENIE

Mechowce (Oribatida) są przedstawicielami stawonogów w taksonomicznej randze kohorty należącej do gromady pajęczaków (Arachnida) oraz podgromady roztoczy (Aca-

ri). Występują licznie w różnych typach ekosystemów lądowych niemal na całej kuli ziemskiej. Dotychczas opisano ponad 10.000 gatunków mechowców, w Polsce występuje ich ponad 500 (OLSZANOWSKI i współaut. 1996). Poza wysoką liczebnością, mechowce odznaczają się także dużym zróżnicowaniem taksonomicznym i morfologicznym (OLSZANOWSKI 2011).

Ciało większości gatunków jest owalne, zwężające się nieco ku przodowi, najczęściej spłaszczone grzbieto-brzusznie. Długość ciała mechowców zazwyczaj waha się w granicach 0,3-0,7 mm, choć występują także gatunki mniejsze (0,1 mm) oraz większe, jednak nie przekraczające 2 mm. Większość Oribatida charakteryzuje także silny i twardy pancerz chitynowy, zwykle posiadający rozmaite formy ornamentacji, takie jak punktowanie, granulacja czy siateczka. Kolor ciała mechowców jest zwykle brązowy. Występują także formy białe, żółtawe, ciemnobrązowe do całkowicie czarnych, co jest spowodowane różnym stopniem sklerotyzacji chitynowego pancerza (OLSZANOWSKI 2011) (Ryc. 4).

Oribatida są głównie saprofagami i fungofagami, a występują w miejscach bogatych w martwą materię organiczną; większość z nich to roztocze glebowe (OLSZANOWSKI 2004). Niektóre gatunki Oribatida, np. *Opipella nova*, są mikrofitofagami, które żywią się grzybnia i bakteriami, a także porostami i glonami (LUXTON 1972, NIEDBAŁA 1980). Zamieszkują w butwiejących drzewach, na mchach i porostach, krzewach, a przede wszystkim, ze względu na ich higrofilność, w ściółce leśnej i glebie. Ich maksymalne zagęszczenie może osiągać ponad milion osobników na 1 m² (OLSZANOWSKI 2011). Niektóre gatunki zamieszkują środowisko wodne, żyją także na drzewach (SCHÖN i współaut. 2009). Mają duże znaczenie dla biocenoz leśnych. Ze względu na spożywanie i rozdrabnianie biomasy z dna lasu pełnią istotną rolę w obiegu materii w przyrodzie, a ich liczba i rozpowszechnienie w połączeniu z ustabilizowanym metabolizmem znacznie przyspiesza wszelkie procesy glebotwórcze.

Ryc. 4. Przedstawiciele mechowców: *Chamobates cuspidatus* (Michael, 1884) (A), *Pergalumna nervosa* (Berlese, 1914) (B), *Metabelba papillipes* (Nicolet, 1855) (C), *Rhysotritia duplicata* (Grandjean, 1953) (D). Skala = 200 μ m.

Odpowiadają za mechaniczne mieszanie gleby, a co za tym idzie, za rozprzestrzenianie gatunków bakterii i grzybów w jej obrębie (OLSZANOWSKI 2011).

AUTOMIKTYCZNA TELITOKIA U MECHOWCÓW

Mechowce wyróżniają się na tle innych grup bezkręgowców bardzo wysokim udziałem gatunków rozmnażających się dzieworodnie (10%). U wszystkich przedstawicieli ok. 40 rodzin tych roztoczy zachodzi ten typ rozrodu. Najliczniejszy i najszerzej rozprzestrzeniony lądowy stawonóg żyjący obecnie na naszej planecie rozmnaża się bez udziału samców. Jest to przedstawiciel roztoczy z grupy mechowców, *Oppeia nova* (NORTON i PALMER 1991).

Zbadanie i potwierdzenie występowania partenogenezy u mechowców było trudne, ponieważ utrzymanie żywych okazów w warunkach laboratoryjnych przysparza wielu problemów. Mechowce charakteryzują się długim cyklem życiowym i wymagają odpowiednio dobranego pokarmu, dlatego w warunkach hodowlanych zwierzęta te często nie przystępują do rozmnażania. Prawdopodobnie liczne niepowodzenia w badaniach

spowodowane są błędnie dobranymi warunkami eksperymentu, nie zaś samą niezdolnością mechowców do przeprowadzania partenogenezy (PALMER i NORTON 1988). Określenie stosunku liczebności samic do samców wśród zebranych bezpośrednio w terenie okazów okazało się znacznie prostszą metodą. W przypadku, gdy udział osobników płci męskiej w populacji nie przekracza 5%, jest ona zwykle klasyfikowana jako rozmnażająca się partenogenetycznie (FISCHER i współaut. 2014, WIECHMANN 2014). W niektórych taksonach Oribatida nie stwierdzono występowania samców (OLSZANOWSKI 2004). Podkohorta Desmonomata zawiera niemal wyłącznie dzieworodne gatunki, m.in. *Platynothrus biangulatus*, w populacjach których liczebność samców sięga maksymalnie do 2% (PALMER i NORTON 1992). Analizy molekularne wykazały ponadto, iż rzadko występujące w tej grupie samce nie są aktywne płciowo; produkują wprawdzie spermatofoory, lecz są one ignorowane przez samice. Mimo sporadycznego pojawiania się, samce nie spełniają więc swojej funkcji, będąc najprawdopodobniej swego rodzaju reliktem po rozmnażających się płciowo przodkach (GRANDJEAN 1941, LYNCH 1984, PALMER i NORTON 1992, SCHAEFER i współaut. 2006). Istnieje także cały szereg gatunków (np. *Platynothrus peltifer*, *Trhypochthoniellus excavatus*), u których nie znaleziono ani jednego samca (NIEDBAŁA 1980). Jak już wspomniano, wśród mechowców znaleźć można bardzo wiele rodzin (np. Lohmanniidae, Brachychthoniidae, Camisiidae, Malaconothridae, Trhypochthoniidae, Nanhermanniidae) w całości rozmnażających się partenogenetycznie (OLSZANOWSKI i LEMBICZ 1999). Wykazano, że wśród gatunków, gdzie udział samców jest bardziej znaczący, populacje partenogenetyczne dominują w środowisku bogatym w składniki odżywcze oraz dostępność pokarmu, natomiast w sytuacji niedoboru zasobów energetycznych zwiększa się liczba populacji płciowych, zyskując przewagę nad dzieworodnymi (WEHNER i współaut. 2014).

W nawiązaniu do bakterii będących manipulatorami reprodukcji swoich gospodarzy m.in. poprzez indukcję partenogenezy, ale także śmierć samców, feminizację czy też niekompatybilność cytoplazmatyczną, nie sposób pominąć badań nad obecnością tej grupy mikroorganizmów u powszechnie partenogenetycznych Oribatida. Mimo iż przedstawiciele rodzaju *Wolbachia*, określanego nawet jako drobnoustroje pandemiczne, są endosymbiontami wielu stawonogów, a indukowana przez nie partenogeneza jest częstym zjawiskiem (MA i współaut. 2015, LINDSEY i współaut. 2016, MA i SCHWANDER 2017), u mechowców zidentyfikowane zosta-

ły jedynie u gatunku *Oppiella nova* (KONEC-KA i OLSZANOWSKI 2015). Powszechność zachodzenia telitokii u Oribatida oraz nieliczne doniesienia wskazujące na występowanie endosymbiontów zmieniających sposób rozmnażania mechowców sugerują, że partenogeneza u tej grupy bezkręgowców nie jest powodowana przez bakterie.

Pochodzenie Oribatida sięga dewonu, co pośrednio świadczyć może o stosunkowo powolnym tempie ich ewolucji (SHEAR i współaut. 1984, NORTON 1988). Przedstawiciele rodzin partenogenetycznych ewoluują więc od bardzo dawna równolegle z gatunkami z rodzin rozmnażających się płciowo, u których występuje większa zmienność genetyczna. Niemniej jednak dzieworodne gatunki cechują się podobnym zróżnicowaniem genetycznym, doskonałym przystosowaniem do różnorodnych warunków klimatycznych i środowiskowych oraz zasiedlają podobne do form płciowych typy środowisk na wszystkich szerokościach geograficznych (PALMER i NORTON 1992). Świadczy to o intensywnych procesach radiacji i specjacji zachodzących w obrębie tej grupy roztoczy. Wykazano, iż u niektórych partenogenetycznych gatunków mechowców, takich jak *P. peltifer*, izolacja geograficzna jest głównym czynnikiem powodującym ich zróżnicowanie (HEETHOFF i współaut. 2007). Natomiast brak jest danych literaturowych odnoszących się do zjawiska specjacji u telitokicznych gatunków Oribatida rozmnażających się przy braku barier geograficznych (LAUMANN 2010).

Sporadyczność występowania lub całkowity brak samców w populacjach wielu gatunków Oribatida wskazuje bezspornie na rozmnażanie się tych bezkręgowców na drodze telitokii (PALMER i NORTON 1992). W porównaniu do innych rozmnażających się partenogenetycznie zwierząt, potomstwo pochodzące od poszczególnych samic mechowców jest znacznie bardziej zróżnicowane genetycznie (OLSZANOWSKI 2004). Dzieworództwo determinuje zwykle brak tej różnorodności wśród organizmów potomnych będących klonami matki. Telitokia jest jednak bardziej złożoną formą rozmnażania, opartą na podziałach mejotycznych, które skutkują pewną „genetyczną elastycznością” potomstwa u omawianych roztoczy. Partenogeneza, w ujęciu klasycznym, nie cechuje się rekombinacją genetyczną jaka występuje w przypadku połączenia się dwóch gamet w rozmnażaniu płciowym. Co więcej, dotychczasowe dane świadczą o tym, iż rozmnażające się partenogenetycznie organizmy „nie powinny” osiągać tak spektakularnego sukcesu ewolucyjnego jak ma to miejsce w przypadku mechowców (WRENSCH i współaut. 1994). Co zatem przyczyniło się do osiągnięcia go

przez mechowce? Czy telitokia umożliwia im zmienność genetyczną, czy też może, jak jest to powszechnie uważane, ogranicza wszelkie rekombinacje w obrębie ich genomu?

PRZEBIEG PROCESU AUTOMIKTYCZNEJ TELITOKII

Mechowce na ogół są jajorodne, a ich owalne jaja pokryte są jasną, półprzezroczystą osłonką (OLSZANOWSKI 2011). Liczba produkowanych przez samicę jaj, a także aktywność rozrodcza osobników dorosłych, zależy od pory roku i temperatury, a prawdopodobnie również od spożywanego pokarmu (NIEDBAŁA 1980). Rozwój, trwający zwykle od kilku tygodni do paru miesięcy, obejmuje pięć stadiów młodocianych: prelarwę, larwę, protonimfę, deutonymfę i tritonymfę. Układ rozrodczy samicy składa się z jednego jajnika, od którego odchodzą dwa jajowody łączące się w pochwę przechodzącą w pokładelko (OLSZANOWSKI 2011). Cały proces rozmnażania zachodzi w centralnej części jajnika (HEETHOFF i współaut. 2009). Samice gatunków płciowych składają zwykle większą liczbę jaj niż osobniki partenogenetyczne, jest ona także często stała i wyrównana. Produkcja jaj u gatunków dzieworodnych podlega natomiast większym wahaniom liczbowym (WEHNER i współaut. 2014).

Charakterystykę mechanizmu działania automiktycznej telitokii należy poprzedzić opisem przebiegu tradycyjnego podziału mejotycznego komórek. Klasyczna mejoza, która stanowi podstawę rozmnażania płciowego zwierząt, umożliwia powstanie z jednej diploidalnej komórki macierzynej czterech (różnorodnych pod względem składu genetycznego) komórek haploidalnych. Jej przebieg charakteryzuje się dużym podobieństwem u wielu odmiennych taksonów, co świadczy o konserwatywnym charakterze tego procesu. Obejmuje ona fazę pierwszą (redukcyjną): profazę I i metafazę I, podczas których, po zaniku otoczki jądrowej, następuje ustawienie biwalentów (chromosomów homologicznych), połączonych miejscami zwanymi chiazmami w płaszczyźnie równikowej wrzeczona komórki (MAŁUSZYŃSKA i SZWEYKOWSKA-KULIŃSKA 2007), anafazę I, w której białkowy komponent kinetochoru wiąże się z chromatydami siostrzanymi przemieszczającymi się do odpowiednich biegunów komórki (PAZY i PLITMANN 1991) oraz telofazę I obejmującą dekondensację materiału genetycznego, odtworzenie otoczki jądrowej i powstanie dwóch haploidalnych jąder komórkowych. Tuż po zakończeniu przebiegu fazy I, a przed rozpoczęciem kolejnej może wystąpić krótka faza przejściowa, zwana interfazą.

Ryc. 5. Przebieg procesu klasycznego podziału mejotycznego komórki z chromosomami monocentrycznymi. Komórki potomne a, b, c i d są haploidalne.

Drugi podział mejotyczny komórki przypomina mitotyczny, w którym (po zajściu prawie niezauważalnej profazy II) w metafazie II chromosomy ponownie ulegają kondensacji oraz następuje ich ustawienie w płaszczyźnie równikowej komórki. Następnie chromatydy siostrzane segregują, czyli ulegają rozdziałowi (anafaza II), aby w telofazie II utworzyć haploidalne jądra. Pierwszy podział obejmuje rozejście się chromosomów homologicznych, co decyduje o zróżnicowaniu genetycznym organizmów potomnych, ponieważ może powstać aż 2^n typów haploidalnych komórek, gdzie n odpowiada liczbie chromosomów danego organizmu. Poprzedza go zjawisko „crossing over” zachodzące w chiasmach, które zwiększa różnorodność kariotypu (MAŁUSZYŃSKA i SZWEYKOWSKA-KULIŃSKA 2007). Jest to wymiana niesiostrzanych odcinków chromatyd w obrębie biwalentu. Zachodzi ona przez pęknięcie podwójnej nici DNA, czego efektem jest powstanie zrekombinowanych chromatyd pochodzących i od matki, i od ojca. Liczba ulegających wymianie odcinków chromosomów jest zależna

od ich struktury, a także od uwarunkowań genetycznych oraz prawdopodobieństwa wystąpienia mutacji. Aby przebieg podziału komórkowego był prawidłowy, niezbędne jest utworzenie przynajmniej jednej chiazmy, jednak najczęściej powstają trzy lub cztery, a liczba ta jest rzadko przekraczana (MAŁUSZYŃSKA i SZWEYKOWSKA-KULIŃSKA 2007). W mejozie klasycznej chromosomy posiadają wyraźne centromery (przewężenia), które poprzez kinetochor łączą się z mikrotubulami tworzącymi wrzeciono kariokinetyczne. Przyjmuje on rozmaite formy strukturalne i zlokalizowany jest w chromosomie (MADEJ i KUTA 2001) (Ryc. 5).

Nieliczni przedstawiciele świata zwierzęcego, między innymi właśnie mechowce, posiadają tzw. chromosomy holokinetyczne – unikatowe struktury, które cechują się występowaniem więcej niż jednego centromeru. Chromatyd, a co za tym idzie mikrotubule, są zatem połączone ze sobą w kilku miejscach (MADEJ i KUTA 2001). Określa się to mianem kinetochoru dyfuzyjnego lub rozproszonego, czyli zdelokalizowanego (SCHRADER

Tabela 1. Porównanie mejozy „klasycznej” i inwertowanej.

Cecha	Mejoza „klasyczna”	Mejoza inwertowana
kolejność występowania faz podziałowych	tradycyjna	odwrócona
typ chromosomów	monocentryczne	holokinetyczne
moment wystąpienia zjawiska „crossing over”	przed pierwszym podziałem komórkowym	przed drugim podziałem komórkowym
rola rekombinacji genetycznej	generuje stosunkowo niewielką zmienność genetyczną u potomstwa	generuje stosunkowo dużą zmienność genetyczną u potomstwa
typ kinetochoru	zlokalizowany	zdelokalizowany

Ryc. 6. Przebieg procesu mejozy inwertowanej i „crossing over” w telitokii u mechowców z chromosomami holokinetycznymi. Komórki potomne a, b, c i d są odmienne genetycznie od komórki matczynej (JAGIEŁŁO 2018).

1935, LIMA-DE-FARIA 1949). Przeprowadzono analizę morfologii chromosomów partenogenetycznych rodzin Oribatida, która wykazała brak przewężeń zarówno pierwotnych, jak i wtórnych na chromatydach, co potwierdziło występowanie rozproszonych centromerów (HELLE i współaut. 1984). Struktury te są prawdopodobnie odpowiedzialne za zachodzenie mejozy inwertowanej, której charakterystyczną cechą są odwrócone fazy, a więc dopiero w fazie drugiej powstają komórki o zredukowanej o połowę liczbie chromosomów (MADEJ i KUTA 2001). Wiąże się to z przesunięciem momentu, w którym zajść może „crossing over” – w klasycznej mejozie występuje on przed pierwszym podziałem komórkowym, natomiast w przypadku mejozy inwertowanej zachodzi przed drugim. Oznacza to konieczność zachowania chiasm aż do metafazy II podziału drugiego (w mejozie klasycznej zanikają w podziale pierwszym), które określono jako „chiazmy reliktowe”. Mogą one odpowiadać za zwiększoną rekombinację podczas „crossing over” (NORDENSKIÖLD 1962) (Tabela 1).

Chromosomy holokinetyczne, jako struktury połączone kilkoma centromerami, są ze sobą związane ściślej niż powszechnie występujące w organizmach zwierząt chromosomy monocentryczne. Ich odmienna budowa jest także prawdopodobnie powodem opóźnienia procesu rozejścia się chromatyd oraz przebiegu zjawiska „crossing over”. W pierwszym podziale komórkowym następuje powielenie się chromosomów i utworzenie dwóch diploidalnych komórek potomnych. Fazę drugą zapoczątkowuje „crossing over”, które to zjawisko inicjuje rekombinację genetyczną w przypadku telitokii. W kolejnym podziale komórkowym następuje redukcja ilości materiału genetycznego o połowę wraz z rozejściem pojedynczych chromatyd do komórek

potomnych, które na drodze partenogenezy mają zdolność do ponownego połączenia się w zygotę w procesie fuzji terminalnej lub centralnej, niezbędnej do przywrócenia organizmowi potomnemu diploidalności (SUOMALAINEN i współaut. 1987, HUGHES 1989, DOMES-WEHNER 2009). Fuzja centralna to połączenie chromatyd pochodzących z dwóch różnych komórek, powstałych w pierwszym podziale komórki. Potomstwo powstałe w jej wyniku jest mniej zróżnicowane genetycznie od organizmu matki. Natomiast fuzja terminalna (powtórne zejście się chromatyd siostrzanych w komórkę potomną) zapewnia mechowcom stosunkowo większą odrębność genetyczną w stosunku do organizmu matczynego (DOMES-WEHNER 2009). Cechą charakterystyczną Oribatida jest występowanie zjawiska fuzji terminalnej dużo powszechniej niż u innych zwierząt, co także wyróżnia tę grupę roztoczy na tle pozostałych telitokicznych bezkręgowców (HEETHOFF i współaut. 2006, BERGMANN i współaut. 2018) (Ryc. 6).

W czasie naturalnej reprodukcji w komórce jajowej zachodzi inaktywacja połowy jej materiału genetycznego tuż przed wniknięciem w jej wnętrze plemnika, w ten sposób powstała zygota staje się diploidalna. Jedną z metod laboratoryjnej indukcji partenogenezy w komórce jajowej może być pozostawienie chromosomu, który naturalnie powinien ulec degradacji. Dzięki temu, w dalszym ciągu jest ona diploidalna, a zatem nie ma tu konieczności wystąpienia fuzji (centralnej lub terminalnej), aby przywrócić zarodkowi odpowiednią ilość materiału genetycznego. W tym przypadku nie można także powiedzieć, iż w wyniku „naturalnie” zachodzącej mejozy tworzy się haploidalna komórka, gdyż od rozpoczęcia podziału mejotycznego aż do utworzenia „zygoty” ma ona kompletny zestaw chromosomów. Rozpoczęcie podziałów

komórkowych wymusza się stosując szok elektryczny, który wywołuje w komórce efekt przypominający wniknięcie plemnika (KOLATA 2000). Mechowce stosują natomiast fuzję komórek haploidalnych, co znacznie odróżnia proces przeprowadzanej przez nie telitokii od sztucznie wywoływanej partenogenezy. Jest to prawdopodobnie kolejny czynnik warunkujący i zwiększający ich różnorodność gatunkową. Powstaje pytanie, dlaczego Oribatida wykształciły zjawisko fuzji centralnej i terminalnej, zamiast inicjacji podziałów wyjściowej komórki jajowej? Być może byłby to sposób umożliwiający ewentualny powrót do tradycyjnego zapłodnienia w razie pojawienia się samców w populacji. To rozwiązanie sugeruje możliwość okresowego „włączania” rozmnażania telitokicznego (np. w czasie niekorzystnych zaburzeń środowiskowych) i powrotu do rozmnażania płciowego po nastaniu bardziej sprzyjających warunków.

PODSUMOWANIE

Dane literaturowe na temat automiktycznej telitokii u roztoczy z grupy mechowców należy wciąż uznać za fragmentaryczne. Jak dotąd nie został opisany dokładny ewolucyjny charakter genezy i kształtowania zjawiska partenogenezy, nie wiadomo zatem, czy powstała ona w licznych taksonach na drodze pojedynczych przypadków, czy też miała początkowo miejsce wielokrotnie w trakcie procesu ewolucji telitokicznych gatunków. Analiza szczegółowej struktury chromosomów holokinetycznych, których występowanie ściśle łączy się z mechanizmem mejozy inwertowanej, jest kluczowa do zrozumienia i możliwości opisanie zjawiska telitokii u mechowców. Badania nad cytogenetyką mechowców wykazały, że powszechnie występującej tutaj partenogenezy nie można uznawać (tak jak to czyni większość podręczników) tylko za cechę adaptacyjną, związaną bądź to z przystosowaniem do życia w skrajnych warunkach środowiskowych czy też specyfiką biologii danego taksonu. Dokładniejsze poznanie mechanizmów rozmnażania tych pajęczaków musi skutkować ważnymi implikacjami ewolucyjnymi: bardzo liczne gatunki, wchodzące często w skład całkowicie partenogenetycznych taksonów wyższej rangi, musiały podlegać długotrwałym procesom specjacji i radiacji stosując ten typ rozrodu. Jest to chyba fakt wciąż zbyt mało doceniany w rozważaniach nad biologią rozoju zwierząt i ich filogenezą.

PODZIĘKOWANIA

Składamy serdeczne podziękowania Pani dr Edycie Koneckiej (Zakład Mikrobiologii, Uniwersytet im. A. Mickiewicza w Poznaniu)

za sugestie i pomoc merytoryczną podczas przygotowywania pracy.

Streszczenie

Partenogeneza jest uznawana zazwyczaj za cechę adaptacyjną, związaną z występowaniem w skrajnych dla danej grupy organizmów warunkach środowiskowych. Podnoszona jest także niewątpliwa korzyść dyspersyjna gatunków partenogenetycznych, gdyż potencjalnie każda samica może dać początek całej populacji. Badania nad niektórymi grupami bezkręgowców umożliwiły próbę spojrzenia na to zjawisko w nieco odmienny sposób. Mechowce (Oribatida) to grupa roztoczy, w której aż 10% gatunków rozmnaża się partenogenetycznie. Bezkręgowce te wykształciły zdolność do przeprowadzania szczególnego typu partenogenezy - automiktycznej telitokii opartej na podziałach mejotycznych. Mejoza w tym typie partenogenezy jest inwertowana: kolejność faz jest odwrócona, co powoduje opóźnienie zjawiska „crossing over”. Taki proces rozmnażania zapewnia mechowcom zróżnicowanie genetyczne i możliwość zajmowania różnorodnych środowisk życia.

LITERATURA

- ASHER J., NACE G., 1971. *The genetic structure and evolutionary fate of parthenogenetic amphibian populations as determined by Markovian analysis*. Am. Zool. 11, 381-398.
- BERGMANN P., LAUMANN M., NORTON R., HEETHOFF M., 2018. *Cytological evidence for automictic thelytoky in parthenogenetic oribatid mites (Acari, Oribatida): Synaptonemal complexes confirm meiosis in Archegozetes longisetosus*. Acarologia 58, 342-356.
- BEUKEBOOM L., VRIJENHOEK R., 1998. *Evolutionary genetics and ecology of sperm-dependent parthenogenesis*. J. Evolution. Biol. 11, 755-782.
- BONNET C., 1745. *Traité d'Insectologie; ou observations sur les pucerons*. Durand, Paryż.
- CHARLAT S., HURST G., MERCOT H., 2003. *Evolutionary consequences of Wolbachia infections*. Trends. Genet. 19, 217-223.
- DAMP C. J., ŻYWKO J., DURAK R., 2018. *Obce gatunki mszyc w Polsce (Hemiptera: Aphidoidea)*. Pol. Journ. Sustain. Develop. 22, 13-17.
- DOMES-WEHNER K., 2009. *Parthenogenesis and sexuality in oribatid mites. Phylogeny, mitochondrial genome structure and resource dependence*. Rozprawa doktorska. Uniwersytet Technologiczny w Darmstadt.
- FISCHER B., MEYER E., MARAUN M., 2014. *Positive correlation of trophic level and proportion of sexual taxa of oribatid mites (Acari: Oribatida) in alpine soil systems*. Exp. Appl. Acarol. 63, 465-479.
- GRANDJEAN F., 1941. *Statistique sexuelle et parthenogenese chez les Oribatides (Acariens)*. C. R. Comptes rendus de l'Académie des Sciences. 212, 463-467.
- GRIMANELLI D., LEBLANC O., PEROTTI E., GROSSNIKLAS U., 2001. *Developmental genetics of gametophytic apomixis*. Trends Genet. 17, 597 - 604.
- HEETHOFF M., BERGMANN P., NORTON R., 2006. *Karyology and sex determination of oribatid mites*. Acarologia 46, 127-131.
- HEETHOFF M., DOMES K., LAUMANN M., MARAUN M., NORTON R., SCHEU S., 2007. *High genetic divergences indicate ancient separations of parthenogenetic lineages of the oribatid mite*

- Platynothrhus peltifer* (Acari, Oribatida). J. Evolution. Biol. 20, 392-402.
- HEETHOFF M., NORTON R., SCHEU S., MARAUN M., 2009. Parthenogenesis in oribatid mites (Acari, Oribatida): Evolution without sex. [W:] *Lost Sex: The evolutionary biology of parthenogenesis*. SCHÖN I., MARTENS K., VAN DIJK P. (red.). Springer, Holandia, 241-257.
- HELLE W., BOLLAND H., JEURISSEN S., SEVENTER G., 1984. Chromosome data on the Actinedida, Tarsonemida and Oribatida. *Acarology* 4, 449-454.
- HUGHES R., 1989. *A Functional Biology of Clonal Animals*. Chapman and Hall, Londyn.
- INNES D., HEBERT P., 1988. The origin and genetic basis of obligate parthenogenesis in *Daphnia pulex*. *Evolution* 42, 1024-1035.
- JAGIELLO A., 2018. Molekularna identyfikacja endobakterii dziedziczonych w linii matczynej u mechowców (Acari: Oribatida) w rezerwacie „Żurawiniec” w Poznaniu. Praca licencjacka. Zakład Mikrobiologii Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza w Poznaniu.
- KOLATA G., 2000. Klon. Dolly była pierwsza. Prószyński i S-ka, Warszawa.
- KONECKA E., OLSZANOWSKI Z., 2015. A screen of maternally inherited microbial endosymbionts in oribatid mites (Acari: Oribatida). *Microbiology* 161, 1561-1571.
- LAUMANN M., 2010. Parthenogenetic reproduction in oribatid mites: Aspects of embryology, genetics and speciation. Rozprawa doktorska. Uniwersytet im. Eberharda i Karola w Tybindzie.
- LAW J., CRESPI B., 2002. The evolution of geographic parthenogenesis in *Timema walking-sticks*. *Mol. Ecol.* 11, 1471-1489.
- LIMA-DE-FARIA A., 1949. Genetics, origin and evolution of kinetochores. *Hereditas* 35, 422-444.
- LINDSEY A., WERREN J., RICHARDS S., STOUTHAMER R., 2016. Comparative genomics of a parthenogenesis-inducing *Wolbachia* symbiont. *G3: Genes, Genomes, Genetics* 6, 2113-2123.
- LUXTON M., 1972. Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. *Pedobiologia* 12, 434-463.
- LYNCH M., 1984. Destabilizing hybridization, general-purpose genotypes and geographic parthenogenesis. *Quart. Rev. Biol.* 59, 257-290.
- MA W.-J., SCHWANDER T., 2017. Patterns and mechanisms in instances of endosymbiont-induced parthenogenesis. *J. Evolution. Biol.* 30, 868-888.
- MA W.-J., PANNEBAKKER B., ZANDE L., SCHWANDER T., WERTHEIM B., BEUKEBOOM L., 2015. Diploid males support a two-step mechanism of endosymbiont-induced thelytoky in a parasitoid wasp. *BMC Evol. Biol.* 15, 84.
- MADEJ A., KUTA E., 2001. Holokinetic chromosomes of *Luzula luzuloides* (Juncaceae) in callus culture. *Acta. Biol. Cracov. Bot.* 43, 33-43.
- MALUSZYŃSKA J., SZWEYKOWSKA-KULIŃSKA Z., 2007. Działanie genomu komórki. [W:] *Biologia komórki roślinnej*. WOJTASZEK P., WOŹNY A., RATAJCZAK L. (red.). Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa. 36-129.
- MASLIN T., 1971. Parthenogenesis in reptiles. *Am. Zool.* 11, 361-380.
- MATSUURA K., FUJIMOTO M., GOKA K., 2004. Sexual and asexual colony foundation and the mechanism of facultative parthenogenesis in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera, Rhinotermitidae). *Insectes Soc.* 51, 325-332.
- MEEÛS T., PRUGNOLLE F., AGNEW P., 2007. Asexual reproduction: Genetics and evolutionary aspects. *Cell. Mol. Life Sci.* 64, 1355-1372.
- NIEDBAŁA W., 1980. *Mechowce – roztocze ekosystemów lądowych*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- NORDENSKIÖLD H., 1962. Studies on meiosis in *Luzula purpurea*. *Hereditas* 48, 503-519.
- NORTON R., 1998. Morphological evidence for evolutionary origin of Astigmata (Acari: Acariformes). *Exp. Appl. Acarol.* 22, 559-594.
- NORTON R., PALMER S., 1991. The distribution, mechanisms and evolutionary significance of parthenogenesis in oribatid mites. [W:] *The Acari: reproduction, development and life-history strategies*. SCHUSTER R. (red.). Springer, Holandia, 107-136.
- OLSZANOWSKI Z., 2004. Gatunek i specjacja u partenogenetycznych mechowców (Oribatida). [W:] *Gatunek w systematyce*. NIEDBAŁA W., ŁASTOWSKI K. (red.). Polskie Towarzystwo Taksonomiczne i Biologica Silesiae, Poznań, 91-95.
- OLSZANOWSKI Z., 2011. Kohorta: mechowce – Oribatida. [W:] *Zoologia, tom 2, część 3 (Stawonogi, Szczękoczułkopodobne, Skorupiaki)*. BŁASZAK C. (red.). Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 201-213.
- OLSZANOWSKI Z., LEMBICZ M., 1999. O partenogenezie raz jeszcze: spojrzenie kladystyczne. *Wiad. Ekol.* 45, 247-255.
- OLSZANOWSKI Z., RAJSKI A., NIEDBAŁA W., 1996. *Roztocze (Acari), Mechowce (Oribatida)*. Katalog Fauny Polski (Catalogus faunae Poloniae) 34, Sorus, Poznań.
- PALMER S., NORTON R., 1988. Further experimental proof of thelytokous parthenogenesis on oribatid mites (Acari: Oribatida: Desmonomata). *Exp. Appl. Acarol.* 8, 149-159.
- PALMER S., NORTON R., 1992. Genetic diversity of thelytokous oribatid mites (Acari: Acariformes: Desmonomata). *Biochem. Syst. Ecol.* 20, 219-231.
- PAZY B., PLITMANN U., 1991. Unusual chromosome separation in meiosis of *Cuscuta L.* *Genome* 34, 533-536.
- RICCI C. 1991. Comparison of five strains of parthenogenetic species, *Macrotrachela quadricornifera* (Rotifera, Bdelloidea). *Hydrobiologia* 211, 147-155.
- SCHAEFER I., DOMES K., HEETHOFF M., SCHNEIDER K., SCHÖN I., NORTON R., SCHEU S., MARAUN M., 2006. No evidence for the 'Meselson effect' in parthenogenetic oribatid mites (Acari, Oribatida). *J. Evol. Biol.* 19, 184-193.
- SCHÖN I., MARTENS K., DIJK P., 2009. *Lost sex. The evolutionary biology of parthenogenesis*. Springer, Holandia.
- SCHRADER F., 1935. Notes of the mitotic behavior of long chromosomes. *Cytologia* 6, 422-430.
- SCHULTEN G., 1985. Pseudo-arrhenotoky. [W:] *Spider mites. Their biology*. HELLE W., SABELIS, M. (red.). Elsevier, Amsterdam, 67-71.
- SCHUT E., HEMMINGS N., BIRKHEAD T., 2008. Parthenogenesis in a passerine bird, the Zebra Finch *Taeniopygia guttata*. *Ibis* 150, 197-199.
- SHEAR W., BONAMO M., GRIERSON J., ROLFE W., SMITH E., NORTON R., 1984. Early land animals in North America: evidence from Devonian age arthropods from Gilboa. *Science* 224, 492-494.
- SUOMALAINEN E., SAURA A., LOKKI J., 1987. *Cytology and Evolution in Parthenogenesis*. Chemical Rubber Company Press. Boca Raton, Florida.

- WEGNEZ M., 2007. *Clonazioni. L'individuo, le cellule e i geni*. Dedalo, Bari.
- WEHNER K., SCHEU S., MARAUN M., 2014. Resource availability as driving factor of the reproductive mode in soil Microarthropods (Acari, Oribatida). *PloS One* 9, e104243.
- WIECHMANN M., 2014. *Alpine oribatid mites along an altitudinal gradient: Community structure and population genetics*. Masterarbeit zur Erlangung des akademischen. Praca magisterska. Uniwersytet im. Jerzego Augusta w Getyndze.
- WRENSCH D., 1993. *Evolutionary flexibility through haploid males or how chance favors the prepared genome*. [W:] *Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites*. WRENSCH D., EBBERT M. (red.). Chapman and Hall, Nowy York, 118-149.
- WRENSCH D., KETHLEY J., NORTON R., 1994. *Cytogenetics of holokinetic chromosomes and inverted meiosis: Keys to the evolutionary success of mites, with generalizations on Eukaryotes*. Mites 282-343.

KOSMOS Vol. 68, 3, 465–474, 2019

ALEKSANDRA JAGIELLO, ZIEMOWIT OLSZANOWSKI

Department of Animal Taxonomy and Ecology, Faculty of Biology, Adam Mickiewicz University in Poznań,
6 Uniwersytetu Poznańskiego Str., 61-614 Poznań, E-mail: 834jagiello834@gmail.com, olszanow@amu.edu.pl

DIVERSITY OF PARTHENOGENETIC ORIBATID MITES (ACARI: ORIBATIDA) – INVERTED MEIOSIS AS A WAY OF EVOLUTIONARY SUCCESS?

Summary

Parthenogenesis is usually regarded as an adaptive feature associated with the occurrence of extreme conditions for a given group of organisms. There is an undoubted dispersal benefit of parthenogenetic species because each of female could potentially give a start of entire population. Survey on some groups of invertebrates made possible to look at this phenomenon in slightly different way. Oribatid mites (Acari: Oribatida) is a group in which up to 10% of species reproduce parthenogenetically. These invertebrates have developed an ability to carry a special type of parthenogenesis - automictic thelytoky which is based on meiotic divisions. Meiosis in this type of reproduction is inverted: the converted order of divisions makes the phenomenon of crossing over delayed. This procreation process provides oribatid mites with a high genetic diversity and the ability to occupy many various habitats.

Key words: automixis, biodiversity, inverted meiosis, oribatid mites, parthenogenesis, thelytoky