ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВЫП. 111 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1978

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

СВЕРДЛОВСК

УДК 591.5

Экспериментальная экология низших позвоночных. Сб. статей. Свердловск, 1978 (УНЦ АН СССР).

В сборнике обобщены материалы многолетних исследований по изучению экспериментальной регуляции динамики популяционных процессов, скорости роста и развития рептилий и амфибий, а также их основных физиологических показателей.

Книга интересна для зоологов широкого профиля, экологов, эмбриологов, физиологов и студентов биологических факультетов.

Ответственные редакторы

С. С. Шварц, В. Н. Большаков

© УНЦ АН СССР, 1978 Э $\frac{21003-844}{055(02)7}$ 21—1978

АКАДЕМИЯ НАУК СССР — УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1978

С. С. ШВАРЦ, *С. Л. ПЯТЫХ*

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ РАЗВИТИЯ ЛИЧИНОК ЛЯГУШЕК НА ФОРМИРОВАНИЕ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Повышение плотности популяций личинок амфибий тормозит рост и развитие большинства особей (Hodler, 1958; С. Роус, Ф. Роус, 1964, и др.). Установлено сложное регуляторное действие плотности популяции и химического фона, образующегося в процессе метаболизма совместно развивающихся животных (Шварц, Пястолова, 1970а, б; Амстиславская, 1971; Шварц, 1972; Гатиятуллина, 1975; Рункова, 1975, и др.). Однако влияние «эффекта группы» и «воды скоплений» на формирование морфофизиологических особенностей животных изучено еще слабо. Наша задача сводилась к изучению некоторых особенностей морфологии у личинок остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilss., развивавшихся в условиях разной плотности. За показатели были избраны головной мозг и его отделы: передний мозг, зрительные доли, промежуточный мозг, обонятельные доли.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили амфибии двух видов — травяная лягушка *Rana temporaria* L. (40 взрослых экземпляров, переданных нам Л. Я. Топорковой) и *R. arvalis* Nilss. Представители последнего вида были собраны сотрудниками лаборатории популяционной экологии позвоночных животных. Обследовано 107 взрослых особей, собранных около г. Талицы Свердловской области, 96 сеголеток, полученных Н. Л. Ивановой в лаборатории, из которых 67 прошли свое развитие в условиях повышенной плотности («загущенные») и 29 — в разреженной среде («тройки»), а также 74 сеголетки из двух естественных водоемов Ильменского заповедника (сборы Е. Л. Щупак). Всего было исследовано 317 животных (147 взрослых особей двух видов и 170 сеголеток *R. arvalis*). Все сборы и опыты проводились в 1975 г. Материал фиксировался в спирте, лишь *R. temporaria* — в формалине.

Мозг вскрывали по общепринятой методике. Он взвешивался на торзионных весах. Длина отделов мозга (правой доли)

измерялась под бинокулярной лупой. Измерение проводилось окуляр-микрометром (цена деления 0,05 *мм*).

Изучалась скорость нарастания веса мозга (PE) по отношению к весу тела (P); длины зрительных колей (L_{op}), переднего мозга (L_t) для взрослых и сеголеток и промежуточного мозга (L_d), обонятельных долей (L_{ol}) только для сеголеток — к длине тела и длине мозга. Размеры тела и мозга вычислялись как корень кубический из весов этих показателей ($\sqrt[3]{PE}=LE$ и $\sqrt[3]{P}=L$); «теоретическая длина» точнее характеризует рост животных, чем вес или длина тела.

Помимо обычных статистических характеристик определялись коэффициенты корреляции (r) и аллометрического уравнения ($y=bx^{\alpha}$), где y — размер части, x — размер целого, коэффициент b показывает значение y при $x=1$, показатель степени (аллометрический экспонент) α характеризует соотносительную скорость роста части с целым. Если $\alpha<1$, часть отстает в росте от целого (отрицательная аллометрия). Если $\alpha=1$, скорости роста части и целого равны (изометрия). При $\alpha>1$ часть растет быстрее целого (положительная аллометрия). Измерение животных проводилось Э. З. Гатиятуллиной и Л. К. Яшковой.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Чтобы оценить масштаб возможных различий между сеголетками, личиночное развитие которых проходило в разных условиях, изучена (на взрослых лягушках) зависимость размеров мозга и его отделов от размеров тела. Сделать это было важно потому, что мозг амфибий по сравнению с мозгом млекопитающих и птиц менее изучен и в основном на небольшом материале. Например, межвидовые сравнения по простейшему показателю — индексу мозга — проведены на основании обследования нескольких десятков взрослых особей (Никитенко, 1969).

Изменчивость скорости соотносительного роста мозга амфибий практически не изучалась, хотя известно, что межвидовые сравнения плодотворны лишь в том случае, когда изучается изменение размеров органа в процессе роста животных (Шварц и др., 1965). Это вытекает прежде всего из разного характера наследования абсолютных размеров органа и его изменений. В ряде исследований, а особенно обстоятельно в работе В. Г. Ищенко (1969) было показано, что в формуле, характеризующей законы аллометрического роста $y=bx^{\alpha}$, фактор b может меняться при изменении внешних условий, а аллометрический экспонент α — быть детерминированным наследственностью достаточно жестко[1]. Это обстоятельство сохраняет свое

[1] Возможно, что изменение условий существования в отдельных случаях может привести и к изменению характера соотносительного роста, однако неизмеримо большая наследственная составляющая этого фактора α доказана в цитируемом исследовании достаточно строго.

Таблица 1

Изменение размеров мозга и его отделов в процессе роста завершивших метаморфоз *R. temporaria* и *R. arvalis*

y/x	*R. temporaria* (M=4,36, lim=0,6—30,4 г, n=30)				*R. arvalis* (M=6,70, lim=1,9—13,9 г, n=107)			
	r	a	t_{ra}	b	r	a	t_{ra}	b
PE/P	0,95	0,62	19,4	10,2	0,71	0,48	10,2	9,9
L_t/L	0,80	0,45	8,2	4,7	0,63	0,46	8,2	4,2
L_{op}/L	0,77	0,37	7,2	3,0	0,57	0,36	7,1	3,3
L_t/LE	0,87	0,74	10,8	2,6	0,42	0,46	4,7	3,4
L_{op}/LE	0,74	0,43	6,7	2,2	0,51	0,46	6,0	2,5

значение и для такого показателя, как размеры головного мозга, несмотря на то что его изменчивость существенно ниже, чем других органов (Шварц и др., 1968). Это описано, в частности, в интереснейшем исследовании, доказавшем, что под влиянием соматотропинов размеры головного мозга у эмбрионов млекопитающих изменяются (Sara и др., 1974).

Доминирующее значение показателя соотносительной скорости роста органа вытекает также из общих теоретических положений, особо отчетливо сформулированных Берталанфи (Bertalanffy, 1942). Он указывал, что диагностическое значение имеют не пропорции определенного органа, а «закон изменения пропорций». Еще раньше сходные идеи были высказаны Н. П. Кренке (1933—1935), согласно которому признаками определения вида и внутривидовых форм должны являться не отдельные органы растения, а закономерности их изменчивости.

На первом этапе работы нами был изучен характер изменения размеров мозга у *R. temporaria* и *R. arvalis* в процессе роста завершивших метаморфоз животных. Полученные данные представлены в табл. 1 и на рис. 1. Анализ представленных материалов показывает, что коэффициент корреляции между всеми изученными показателями существен.

Сравниваемые виды практически не отличаются по фактору *b* ни в одной из исследованных пар признаков. Аллометрический экспонент и коэффициенты корреляции достоверно различны ($0{,}01 < P < 0{,}05$) по соотносительным размерам переднего мозга с размерами мозга в целом и весом мозга с весом тела.

Можно надеяться, что полученные данные представляют самостоятельный интерес, так как они показывают, что изменение размеров тела приводит у сравниваемых видов к существенным изменениям относительных размеров переднего мозга. Этот вопрос является в настоящее время предметом специаль-

Таблица 2

Коэффициент корреляции (r) и аллометрические коэффициенты (b и a) для уравнений различных показателей, характеризующих развитие мозга сеголеток *R. arvalis*

y/x	«Тройки» (M=237, lim=124—347 *мг*, n=29)				«Загущенные» (M=194, lim=119—419 *мг*, n=67)			
	r	a	t_{ra}	b	r	a	t_{ra}	b
PE/P	0,76	0,57	6,1	8,5	0,63	0,71	6,6	8,4
L_t/L	0,64	0,51	4,3	1,7	0,61	0,95	6,0	2,0
L_{op}/L	0,55	0,55	3,4	1,7	0,38	0,45	3,3	1,5
L_d/L	0,55	0,40	3,5	1,5	0,32	0,35	2,7	1,4
L_{ol}/L	0,11	0,15	0,6	0,4	0,32	0,85	2,7	0,4
L_t/LE	0,45	0,44	2,7	1,1	0,27	0,14	2,2	1,1
L_{op}/LE	0,58	0,70	3,7	0,95	0,49	0,51	4,5	1,0
L_d/LE	0,57	0,50	3,6	1,0	0,58	0,56	5,6	0,9
L_{ol}/LE	0,23	0,40	1,3	0,3	0,40	0,95	3,5	0,2

ного изучения одного из авторов. Однако в настоящей работе они послужат нам для оценки масштабов тех различий, которые обнаружатся при сравнении сеголеток, чьи личинки развивались в различных условиях. Учитывая малоизученность мозга амфибий, мы приводим некоторые количественные показатели головного мозга *R. arvalis* и *R. temporaria*:

Индекс	*R. arvalis* (n=107)	*R. temporaria* (n = 40)
PE/P, ‰	4,22±0,15* / 1,4—8,1	5,65±0,32 / 2,4—10,6
L_t/LE, $\frac{мм}{\sqrt[3]{мг}}$	1,98±0,03 / 1,4—3,2	1,97±0,03 / 1,6—2,4
L_{op}/LE, $\frac{мм}{\sqrt[3]{мг}}$	1,47±0,02 / 1,1—2,4	1,18±0,02 / 0,8—1,6

* В числителе — $M \pm m$, в знаменателе — lim.

Опыты были поставлены по следующей схеме: одна часть личинок остромордой лягушки (определенной кладки) содержалась «тройками» в 2,5 *л* воды, другая — развивалась в условиях повышенной плотности (в основном 10 личинок в 2,5 *л* воды).

Исследования, в которых было использовано более 20 000 личинок (Шварц и др., 1976), показали, что, как правило, почти не знающее исключений, «тройки» заканчивают метаморфоз при более крупных размерах тела, чем личинки, развивавшиеся в условиях повышенной плотности. Во многих случаях высокая (но не чрезмерная) плотность приводила к ускорению разви-

Таблица 3

Индексы головного мозга и его отделов лабораторных и природных сеголеток *R. arvalis* ($M \pm m$)

Показатель	Лабораторные сеголетки («тройки»)		Лабораторные сеголетки («загущенные»)		Природные сеголетки	
	крупные (>0,225 *г*)	мелкие (<0,225 *г*)	крупные (>0,225 *г*)	мелкие (<0,225 *г*)	крупные (>0,225 *г*)	мелкие (<0,225 *г*)
P, *г*	0,292±0,008	0,178±0,009	0,264±0,011	0,166±0,004	0,312±0,011	0,171±0,003
PE/P, ‰	14,2±0,6	18,4±0,8	13,4±0,7	14,3±0,5	12,9±0,5	18,7±0,4
L_t/LE*	0,89±0,02*	0,89±0,02	0,90±0,02	0,88±0,02	0,99±0,03	0,96±0,01
L_{op}/LE	0,85±0,01	0,84±0,02	0,84±0,02	0,89±0,01	0,87±0,02	0,90±0,01
L_d/LE	0,81±0,02	0,83±0,02	0,78±0,02	0,84±0,01	0,89±0,02	0,87±0,01
L_{ol}/LE	0,220±0,011	0,229±0,013	0,221±0,013	0,202±0,009	0,221±0,012	0,204±0,007
n	15	14	19	48	16	51
P (lim), *г*	0,225—0,347	0,124—0,225	0,225—0,419	0,119—0,225	0,225—0,368	0,130—0,225

* Индексы отделов мозга вычисляются, как корень кубический из веса мозга (*мг*), деленный на длину соответствующего отдела мозга (*мм*). Эта величина условна, но она хорошо характеризует относительное развитие разных отделов мозга.

тия. Эта сторона приведенных экспериментов многократно рассматривалась (Шварц, Пястолова, 1970б, и др.). В настоящей работе мы ограничиваемся анализом роста мозга[2] и его отдельных частей двух групп животных: развивавшихся «тройками» и заканчивавших метаморфоз при размерах тела, сопоставимых (несколько меньших) с сеголетками в природе, и развивавшихся в условиях повышенной плотности («загущенных»).

Из анализа коэффициентов корреляции изученных показателей следует, что, за исключением относительного развития обонятельных долей, *r* статистически достоверен (табл. 2). Высокая достоверность *r* между рассматриваемыми признаками позволяет с бо́льшей уверенностью делать выводы, основанные на сопоставлении средних величин, характеризующих развитие мозга сравниваемых групп животных (табл. 3).

На первом этапе анализа отвлечемся от данных, характеризующих природных сеголеток. Наиболее интересный результат, представленный в табл. 3, заключается в том, что индексы основных отделов мозга сравниваемых групп животных в целом идентичны[3]. Это значит, что ни изменение скорости развития, ни изменение размеров тела завершивших метаморфоз сеголеток не нарушают гармонию в развитии головного мозга.

Настоящая работа — наша первая попытка анализа влияния условий развития на формирование мозга, и приведенные выводы можно рассматривать как предварительные. Но довольно обширный материал позволяет думать, что дальнейшие исследования принципиальных изменений в наши выводы не внесут.

Возможна, однако, конкретизация этих выводов, от которой мы пока воздерживаемся. «Загущенные» животные (мелкие и крупные) отличаются между собой пропорциями отделов мозга, но имеют одинаковый индекс мозга, в то время как у «троек» и «природных», несмотря на большое различие по индексу мозга, мелкие и крупные имеют одинаковые пропорции.

При сравнении лабораторных популяций с природными бросается в глаза прежде всего то обстоятельство, что существенные изменения относительного веса мозга в обеих популяциях наблюдаются у мелких сеголеток. В связи с этим представляет интерес нормальное развитие мозга мелких сеголеток из «загущенных» популяций. Это позволяет высказать рабочую гипотезу.

В «загущенных» популяциях большинство мелких особей — животные быстроразвивающиеся. В «тройках» мелкие особи,

---

[2] Развитие мозга у личинок нами не изучалось, отметим лишь, что головной мозг в целом формируется к концу личиночной жизни, и даже у головастиков поздних стадий развития нервные клетки хорошо развиты только в нижней стенке заднего пузыря (соответствует продолговатому мозгу), а мозжечок замечен лишь на стадии предметаморфоза (Porter, 1972).

[3] Незначительные, но статистически достоверные отличия между отдельными группами имеются, однако мы еще не вправе придавать им конкретное биологическое значение.

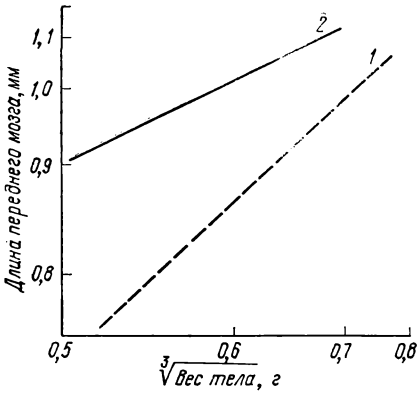


Рис. 1. Аллометрический рост длины переднего мозга относительно длины тела у остромордой лягушки.
1 — «загущенные», *2* — «тройки»

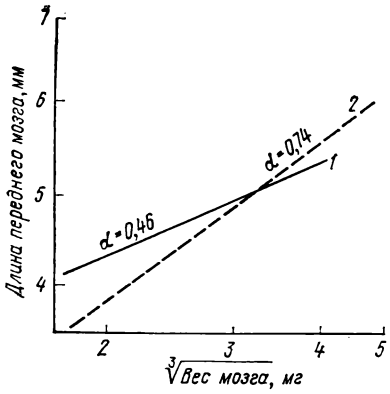


Рис. 2. Аллометрический рост длины переднего мозга относительно длины мозга в целом у остромордой (*1*) и у травяной (*2*) лягушек.

развивавшиеся медленно, последними выходят на сушу. Можно полагать, что медленное развитие приводит к относительному увеличению размеров мозга. Это предположение согласуется с данными, показавшими, что у млекопитающих медленнорастущее животное характеризуется более крупными черепом и мозговой камерой (Шварц, 1962). В природе личинки лягушек развиваются медленнее, чем в экспериментальных популяциях. Можно, следовательно, сделать предположение, что более существенная сравнительная задержка метаморфоза может привести и к изменению соотношения в развитии отдельных частей мозга.

Подчеркнем еще раз, что указанные положения предварительны, однако наш главный вывод мы считаем достаточно строго обоснованным: при равных размерах тела сеголетки из «загущенных» популяций обладают меньшим индексом мозга, чем из «троек». Например, индекс мозга[4] у «мелких троек» на 30%, а вес мозга — на 40% выше, чем у «мелких загущенных».

Дальнейшая обработка материала заключалась в вычислении коэффициентов аллометрического уравнения $y=bx^{\alpha}$.

В табл. 2 приведены величины показателя b, которые у сравниваемых групп животных практически одинаковы[5]. Это очень

[4] При обработке материалов полевого сезона 1976 г. на природных сеголетках подтвердился как главный вывод об уменьшении размеров мозга с увеличением плотности личиночного развития, так и предположение о влиянии продолжительности метаморфоза на соотношение некоторых отделов мозга (в ближайшее время данные будут опубликованы).

[5] Результаты, представленные в табл. 2, имеют и методический интерес. Известно (Frick, 1961; Ищенко, 1969), что фактор b очень «отзывчив» на изменение условий развития. То, что в сравниваемых группах животных b практически не различается, свидетельствует о том, что никаких нарушений в развитии у них не было.

облегчает последующий анализ, так как позволяет сконцентрировать внимание на изменчивости аллометрического экспонента.

При сравнении «троек» с «загущенными» обращает на себя внимание тот факт, что по ряду показателей различия статистически существенны: PE/P (1,0), L_t/L (2,2; рис. 1), L_{ol}/L (1,8), L_t/LE (1,7), L_{op}/LE (1,0), L_{ol}/LE (1,7), и по-видимому, достаточно сравнить различия между этими группами *R. arvalis* с различиями между *R. arvalis* и *R. temporaria* (см. табл. 1, рис. 2), чтобы убедиться в высокой биологической значимости этих результатов. Понятно, что при анализе большей по объему выборки указанные различия были бы достоверны.

Таким образом, главный вывод этой части работы, к которому мы вернемся в заключении статьи, сводится к тому, что плотность личиночных популяций ведет к таким изменениям в размерах и пропорциях головного мозга покидающих водоем сеголеток, которые перекрывают межвидовые различия. Так как достоверность α существенна, мы можем попытаться оценить и конкретное значение наблюдаемых отличий.

Аллометрический экспонент PE/P, L_t/L, L_{ol}/L, L_{ol}/LE у «загущенных» выше, чем у «троек». Отсюда следует, что увеличение первых будет сопровождаться не только абсолютным, но и относительным увеличением общего веса мозга, размеров переднего мозга и обонятельных долей, при этом отношения L_t/LE, L_{op}/LE, наоборот, у «троек» будут увеличиваться быстрее, в результате можно ожидать формирование животных, очень существенно отличающихся между собой по важнейшим морфофизиологическим показателям.

Значение этих данных подчеркивается тем обстоятельством, что в процессе роста лягушек происходят коренные преобразования в соотношении отделов мозга. Так, у природных сеголеток *R. arvalis* (средний вес 0,21; lim = 0,13—0,37 *г*) индекс мозга колеблется от 9 до 27‰ (в среднем 17). У старших (средний вес 6,7; lim = 1,9—13,9 *г*), индекс мозга от 1,4 до 8,1‰ (в среднем 4,2). При этом индекс переднего мозга, наоборот, у взрослых больше, чем у сеголеток: у взрослых от 1,4 до 3,2 (в среднем 1,98), у сеголеток — от 0,7 до 1,2 (в среднем 0,97). Это значит, что в то время, как относительные размеры мозга у взрослых уменьшаются в четыре раза (по весу) по сравнению с сеголетками, относительные размеры переднего мозга у них возрастают в два раза (по длине) [6]. Относительные размеры зрительных долей у взрослых по сравнению с сеголетками увеличиваются с 0,88 до 1,47 (в 1,7 раза по длине). Работа в этом направлении может способствовать лучшему пониманию роли условий развития в формировании морфологических особенностей мозга.

---

[6] Принципиально сходные данные получены французскими исследователями (Ridet и др., 1974) на представителе семейства Salmonidae (Pisces): при увеличении веса тела передний мозг и зрительный отдел растут с бо́льшей скоростью, чем мозг в целом.

Выводы

Проведенные исследования показали, что развитие личинок амфибий в условиях разной плотности не только определяет скорость их роста и развития, но и формирование определенного морфофизиологического типа животных. Эти данные могут быть использованы для разработки общей теории роста и дифференциации.

Морфофизиологический эффект повышения плотности определяется следующими закономерностями: рост любой ткани или органа продолжается до тех пор, пока накопление тканевоспецифичных метаболитов не достигает концентрации, воспринимаемой организмом как сигнал к прекращению дальнейшего роста тканей. Циркулирующие во внешней среде метаболиты, проникая в организм животного, воспринимаются им как «свои» и обрывают рост тканей ранее запрограммированного генотипом срока. Этим объясняется ускорение развития при повышении плотности. Подробно эта гипотеза развивается в монографии (Шварц и др., 1976).

Если сигнал о прекращении роста органа наступает раньше, чем масса органа допускает его нормальное функционирование, животное гибнет. Этим объясняется массовая гибель головастиков в условиях чрезмерной плотности даже при полном обеспечении кормом.

Развиваемая гипотеза позволяет объяснить изменение морфологии животных при повышении плотности популяции, что рассматривается как результат разной чувсвительности отдельных организмов и физиологических систем к экзометаболитам.

Мы понимаем, что изложенная система взглядов может рассматриваться лишь как «конспект» общей теории роста и дифференциации. Однако морфогенетический эффект метаболической регуляции развития животных оказывается настолько значительным и определяет развитие таких физиологических систем, как мозг, что и «конспект» этой теории заслуживает развития. Рассматриваемая гипотеза делает понятным загадочное явление специфического ингибирования (Lenicque, 1963; Rose, 1963, и др.) и объединяет ряд фундаментальных явлений онтогенеза (и процесс старения) в единую систему взглядов.

Полученные данные должны быть использованы и при межпопуляционных и межвидовых сравнениях, так как даже очень резкие и существенные различия между формами могут определяться не генетическими особенностями, а условиями развития.

ЛИТЕРАТУРА

Амстиславская Т. С. Влияние регуляторов роста и развития личинок земноводных на тканевый рост.— Экология, 1971, № 6.

Гатиятуллина Э. З. Рост клеток эпителия роговицы у сеголеток после метаморфоза.— Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1975.

Ищенко В. Г. Применение аллометрических уравнений в популяционной экологии животных.— Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных. Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1969, вып. 71.

Кренке Н. П. Соматические показатели и факторы формообразования.— Феногенетическая изменчивость, т. 1. М., Изд-во Биологического ин-та им. К. А. Тимирязева при ученом комитете ВЦИК СССР, 1933—1935.

Никитенко М. Ф. Эволюция и мозг. Минск, «Наука и техника», 1969.

Роус С., Роус Ф. Выделение головастиками веществ, задерживающих рост.— Механизмы биологической конкуренции. М., «Мир», 1964.

Рункова Г. Г. О влиянии метаболитов водной среды головастиков на их эндогенный метаболизм и чувствительность к гипоксии в зависимости от возраста и условий развития донора и реципиента.— Докл. АН СССР, 1975, т. 220, № 5.

Шварц С. С. Изучение корреляции морфофизиологических особенностей грызунов со скоростью их роста в связи с некоторыми вопросами внутривидовой изменчивости.— Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1962, вып. 29.

Шварц С. С. Метаболическая регуляция роста и развития животных на популяционном и организменном уровнях.— Изв. АН СССР, сер. биол., 1972, № 6.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляция роста и развития личинок земноводных, ч. 1. Специфика действия.— Экология, 1970а, № 1.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляция роста личинок земноводных, ч. 2. Разнообразие действия.— Экология, 1970б, № 2.

Шварц С. С., Добринский Л. Н., Топоркова Л. Я. Динамическая характеристика морфофизиологических особенностей животных.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1965, т. 70, вып. 5.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1968, вып. 58.

Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г. Эффект группы и химическая экология водных организмов. М., «Наука», 1976.

Bertalanffy L. Theoretische Biologie, 2. Staffwechsel, Wachstum. Berlin, 1942.

Frick H. Allometrische Untersuchungen an inneren Organen von Sällgetieren als Beitrag zur "neuen Systematik".— Z. Säugetierkunde, 1961, Bd 26, H. 3.

Hodler F. Untersuchungen über den Crowd-Effekt an Kaulquappen von *Rana temporaria* L.— Rev. suisse zool., 1958, vol. 65, N 2.

Lenicque P. Action of adult tissue extracts and their fractions on the early development of the chik embryo.— Proc. XVI Intern. Congr. Zool., vol. 3. Washington, 1963.

Porter K. R. Herpetology. Philadelphia — London — Toronto, 1972.

Ridet I.— M., Diagne M., Bauchot R., Platel R. Etude quantitative de la variabilité intraspécifique des principales subdivisions encephaliques de la Truite arc-en ciel *Salmo gairduere* Richardson (Pisces, Teleostei, Salmonidae).— Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Zoologie, 1974, vol. 152, N 224.

Rose S. M. Inhibition in polarized systems.— Proc. XVI Intern.— Congr. Zool., vol. 3. Washington, 1963.

Sara V. R., Lazarus L., Stuart M. C., King T. Fetal Brain Growth: Selective Action by Growth Hormone.— Science, 1974, vol. 186.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР — УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1978

О. А. ПЯСТОЛОВА, Н. Л. ИВАНОВА

РОСТ И РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК АМФИБИЙ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Метаморфоз рецентных амфибий — одно из наиболее сложных явлений онтогенеза. В течение нескольких недель дышащий жабрами и питающийся малокалорийной растительной пищей головастик лягушки превращается в наземную форму, характеризующуюся своеобразными экологическими и морфофизиологическими особенностями. Тем не менее наиболее простые явления в раннем онтогенезе амфибий — скорость их личиночного развития и продолжительность метаморфического климакса — оказались невыясненными. Для многих видов предел изменчивости периода личиночного развития практически одинаков, так как скорость развития тесно связана с условиями существования животных: температурой, обеспеченностью кислородом, химическими свойствами воды, плотностью популяции и т. д. Определить видоспецифичность онтогенеза по такому важнейшему признаку, как скорость постэмбрионального развития, оказалось возможным лишь благодаря богатому сравнительному материалу, полученному при проведении наблюдений в строго контролируемых условиях лабораторного эксперимента.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В качестве объекта исследования использованы десять видов *Anura* и два вида *Urodela*. Как правило, икра доставлялась в лабораторию в первые дни после ее появления, в некоторых случаях была получена в лабораторных условиях. Икра развивалась в десятилитровых клисталлизаторах при температуре воды 18—20 °С. После окончания эмбрионального периода трехдневных личинок помещали в аквариумы различного объема цилиндрической формы. Ранее нами путем многочисленных установочных экспериментов было показано, что большинство видов бесхвостых могут нормально расти и развиваться в условиях: три личинки в 2,5 *л* воды (Шварц, Пястолова, 1970а, б). Этой методикой мы воспользовались при про-

ведении настоящей работы. Исключение составили личинки чесночниц, которые отличаются от личинок большинства других видов бесхвостых земноводных гигантскими размерами и продолжительным периодом развития. Они проходили постэмбриональное развитие в бо́льшем объеме воды: три личинки в 10 *л*.

В качестве корма для личинок бесхвостых амфибий использовали вареные листья одуванчика, щавеля, салата, капусты.

Личинки хвостатых земноводных развивались в аналогичных условиях (три личинки в 2,5 *л* воды), но в кристаллизаторах. Кормом служили энхитреиды. Помимо наблюдений за ростом и развитием, мы провели учет количества потребленного корма и использованного животными. При этом каждая личинка содержалась отдельно. Взвешивание животных и корма производили на электрических быстродействующих сантиграммовых весах LB-801 и торзионных весах типа PRLT с точностью до 1 *мг*. Длину тела животных измеряли штангенциркулем с точностью до 1 *мм*. В этом опыте кормом для личинок бесхвостых амфибий служили листья одуванчика, для хвостатых — энхитреиды. В эксперименте использованы следующие виды земноводных:

	Место взятия икры
Rana camerani Boul.	Армянская ССР (с. Држвеж)
R. macrocnemis Boul.	Кабардино-Балкарская АССР, Голубые озера
R. arvalis Nilss.	Окрестности г. Свердловска
R. temporaria L.	Там же
R. semiplikata Nik.	Супутинский заповедник
R. cruenta Pall.	Окрестности г. Якутска
Pelobates fuscus Laur.	Курганская обл. Звериноголовский район
P. syriacus Boett.	Получена в лаборатории от животных, привезенных из Армении (с. Држвеж)
Bombina orientalis Boul.	Получены в лаборатории от животных, привезенных из Супутинского заповедника
Hyla japonica Gunth.	Окрестности г. Свердловска
Hynobius keyserlingi Dyb et God.	Получена в лаборатории от животных, доставленных с Карпат
Salamandra salamandra L.	

На девяти видах амфибий проведено наблюдение за ростом с первых дней выхода на сушу и до зимовки. Животные содержались в террариумах при температуре 20—22 °С, кормом служили личинки *Chironomus plumosus* и *Tenebrio molitor*, а также различные насекомые, которых добывали кошением сачком по траве. Показателем роста служили вес и длина тела.

В герпетологической литературе известно более 15 классификаций стадий развития бесхвостых земноводных. Мы пользовались классификацией П. В. Терентьева (1950).

Таблица 1

Рост личинок некоторых видов лягушек в лабораторных условиях (три личинки в 2,5 *л* воды)

Вид лягушки	*n*	Размеры тела личинок ($M \pm m$), *мм*							
		7-й день	14-й день	21-й день	28-й день	35-й день	42-й день	49-й день	54-й день
Закавказская	30	6,12±0,60	10,36±1,35	11,9±1,84	12,27±1,77*	12,63±1,24	12,46±1,13**	12,26±1,26	Закончили развитие
Малоазиатская	30	6,93±0,65	9,72±1,28	10,92±1,02	10,76±1,03*	11,31±1,19	12,19±1,36	14,2±1,52	14,69±1,67
Травяная (г. Свердловск)	30	7,64±0,69	10,86±1,03*	13,27±0,75**	12,85±0,6	Закончили развитие	—	—	—
Травяная (г. Вильнюс)	30	7,39±1,49	10,17±1,52*	11,42±1,82**	11,11±1,42	Закончили развитие	—	—	—
Остромордая (г. Свердловск)	30	6,87±0,94	8,93±1,82*	10,73±2,46	11,58±1,8**	12,02±1,83	—	—	—
Остромордая (п-ов Ямал)	30	5,67±0,36	9,32±1,57	—	13,94±0,12	Закончили развитие	—	—	—
Дальневосточная	58	7,31±0,2	10,32±1,6*	12,7±2,3	13,92±1,8	Закончили развитие	—	—	—
Сибирская	60	8,33±0,11*	12,39±0,2	14,69±0,21**	Закончили развитие	—	—	—	—

* Личинки достигли 20-й стадии развития.
** Личинки достигли 27, 28-й стадий развития.

Таблица 2

Рост и развитие личинок сирийской чесночницы (три личинки в 10 *л* воды; $n=30$)

Характеристика	23.IV	30.IV	14.V	24.V (26-я стадия развития)	4.VI (27—38-я стадии развития)	14.VI (28-я стадия)	Головастики с 4-мя ногами (29-я стадия)
Длина тела без хвоста, *мм*	8,18±0,32	13,4±0,81	18,5±1,21	25,0±1,50	30,3±1,19	36,6±1,23	31,74±0,66
Общая длина, *мм*	—	—	—	—	81,3±3,2	91,57±2,64	92,0±2,74
Вес тела, *мг*	—	—	—	—	5626±520	9646±990	6611±400

РОСТ И РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

Головастики бурых лягушек покидают яйцо на 20-й стадии развития, когда части тела у них слабо дифференцированы, рот еще не образовался, головастики прикреплены к студенистой оболочке икринок. Через два дня у них исчезают наружные жабры, личинки могут свободно двигаться и активно питаться. На этом этапе развития личинок можно использовать в эксперименте. Длина тела только что вылупившихся личинок составляет 2,5—4 *мм*.

Общий ход развития и характер роста головастиков разных видов лягушек в основном совпадают (рис. 1). Интенсивность роста у всех исследованных видов достигает максимума до появления почек задних конечностей (26-я стадия), к моменту появления почек задних конечностей их размеры увеличиваются в 4—5 раз (табл. 1). Прирост в следующий период — период дифференцировки конечностей (27, 28-я стадии) оказался меньше (всего 0,36 *мм*). На следующем этапе развития (29-я стадия), когда появляются передние конечности, происходит некоторое уменьшение размеров тела. Такая картина роста наблюдается у личинок всех изученных нами видов лягушек, дальневосточной квакши, дальневосточной жерлянки, а также и у чесночниц, несмотря на то, что у них головастики развиваются значительно медленнее и достигают при этом гигантских размеров (табл. 2, 3). Однако на фоне общих закономерностей личиночного развития у изученных видов бесхвостых земноводных наблюдаются различия в скорости роста и развития. Они отмечены при постановке опытов в абсолютно идентичных условиях содержания животных. Различия в скорости развития, наблюдающиеся в природе, сохраняются и в условиях эксперимента. Наибольшая скорость развития наблю-

Таблица 3

Длина тела личинок обыкновенной чесночницы

Условия содержания	*n*	31.V	14.VI	6.VII
Одна личинка в 2,5 *л* . . .	20	5,9±0,22	8,16±0,57	15,4±0,45
Три личинки в 2,5 *л* . . .	30	7,19±0,22	10,5±0,64	18,2±0,87
19 личинок в 70 *л*	19	—	13,4±1,0	—

* Личинки достигли 26-й стадии развития.
** Личинки достигли 27—29-й стадий развития.

далась нами у личинок дальневосточной жерлянки и сибирской лягушки, личиночное развитие у них занимает 26 дней. Личинки малоазиатской и сибирской лягушек завершают метаморфоз при практически равных размерах тела, но развитие сибирской лягушки происходит в два раза быстрее (см. табл. 1). Значительно медленнее развиваются личинки чесночниц. Минимальный период развития у личинок сирийской чесночницы составляет 67 дней.

Сравнительное изучение скорости личиночного развития разных видов лягушек, обитающих на одной географической широте, позволило выявить некоторые различия. Наблюдения, проведенные в окрестностях г. Свердловска в мае-июне 1971 г., показали, что минимальный период развития личинок остромордой лягушки составил 35, травяной — 28 дней. Имеются различия также и в сроках развития личинок одного вида лягушек, обитающих в различных ландшафтных зонах. Минимальный (рекордный) срок развития головастиков остромордой лягушки (популяции с Южного Ямала) — 27 дней, личинки этого же вида на широте г. Свердловска проходят развитие за 35 дней (табл. 4).

Многолетние экспериментальные исследования позволили также наблюдать некоторые различия в продолжительности личиночного периода у личинок одного вида, исследованных в разные годы. Так, минимальный период личиночного развития у головастиков малоазиатской лягушки, содержащихся в оптимальных условиях (три личинки в 2,5 *л*, при температуре воды 20—22°) весной 1971 г. составил 62 дня. В аналогичных условиях личинки этих лягушек (икра взята весной 1973 г. в тех же водоемах) развивались в два раза быстрее и прошли все стадии развития за 30 дней. В обоих случаях головастики завершили развитие при практически равных размерах тела: 14,69±1,67 *мм* в 1971 г. и 14,58±0,18 *мм* в 1973 г.

в различных условиях содержания, *мм*

13.VII	20.VII	27.VII	2.VIII	Продолжительность личиночного развития, дни
18,9±0,45*	21,8±0,79	22,4±0,33**	Закончили развитие	65—90
19,3±0,96	22,4±1,22	Закончили развитие	—	65—90
22,4±1,05	—	26,6±0,98	28,3±0,82	75

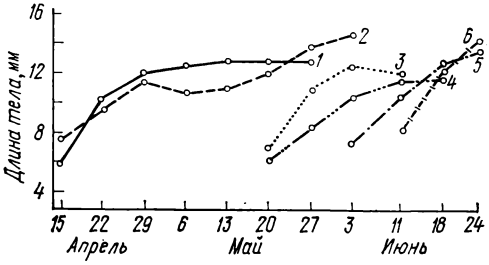


Рис. 1. Линейный рост личинок некоторых видов бурых лягушек:

1 — закавказской, *2* — малоазиатской, *3* — травяной, *4* — остромордой, *5* — дальневосточной, *6* — сибирской.

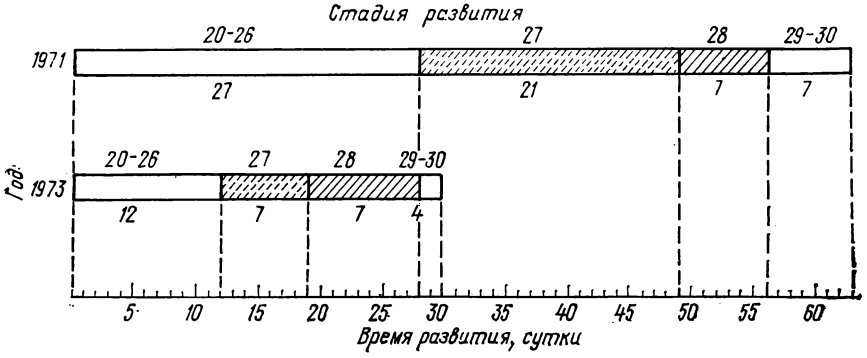


Рис. 2. Скорость развития личинок малоазиатской лягушки в условиях эксперимента в разные годы

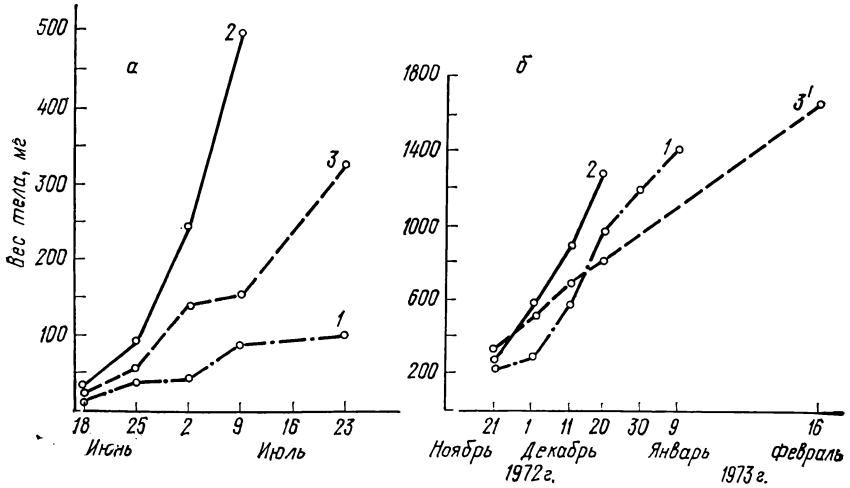


Рис. 3. Рост личинок дальневосточной квакши (*а*) и обыкновенной саламандры (*б*)

1 — одна личинка в 1 *л* воды; *2* — три личинки, *3* — 30 личинок, *3'* — 20 личинок в 2,5 *л* воды.

Таблица 4

Продолжительность личиночного развития разных видов *Anura*, дни

Вид	Литературные данные	Экспериментальные		
		26-я стадия	27, 28-я стадии	Всего
Лягушка				
закавказская	60—70 (Папанян, 1961)	28	35	48
малоазиатская . . .	67—75 (Эфендиев, Ищенко, 1974)	28	35	62
дальневосточная . .	60—70 (Белова, 1972)	14	28	32
травяная (г. Свердловск)	50—90 (Банников, 1969)	14	21	28
травяная (г. Вильнюс)	—	14	21	28
остромордая (г. Свердловск) . .	60—65 (Банников, 1969)	14	28	35
остромордая (п-ов Ямал)	55—60 (Шварц, Ищенко, 1971)	13	20	27
сибирская		10	21	26
Жерлянка дальневосточная	50—55 (Белова, 1972)	12	22	26
Квакша дальневосточная				
Чесночница	45—52 (Белова, 1972)	14	28	30
сирийская	70—85 (Папанян, 1959)	40	50	67
обыкновенная . . .	90—110 (Банников, 1969)	50	63	75

Различия в скорости развития наблюдаются уже на ранних стадиях (рис. 2). Сокращение сроков развития происходит в основном за счет уменьшения продолжительности 26 и 27-й стадий развития. Так, личинки, использованные в опыте в 1971 г., достигли 26-й стадии за 28, а использованные в 1973 г.— за 12 дней. Заметна разница на следующей, 27-й стадии. К моменту появления дифференцированных задних конечностей сроки развития в обоих опытах почти совпадают.

Завершающий период личиночного развития — период метаморфоза (29-я стадия развития). У всех изученных нами видов лягушек этот период длится от трех до семи, у дальневосточной жерлянки и квакши — четыре-пять, у сирийской чесночницы — восемь-одиннадцать дней.

Большая часть головастиков травяной и дальневосточной лягушек завершают метаморфоз на третий день, головастики остромордой и малоазиатской — на четвертый день, закавказской — на пятый день (табл. 5), жерлянки и квакши — на четвертый день. Наиболее длителен период метаморфоза у чесночниц: от момента появления передних конечностей до резорбции хвоста проходит от 8 до 15 дней.

Таблица 5

Продолжительность метаморфоза и количество личинок разных видов *Anura*, участвующих в нем (*t* 20° С), %

Вид	3-й день	4-й день	5-й день	6-й день	7-й день	8-й день	9-й день	10-й день	11-й день	12-й день	15-й день
Лягушка											
остромордая (г. Свердловск)	40	60	—	—	—	—	—	—	—	—	—
травяная (г. Свердловск)	61,3	35,5	3,2	—	—	—	—	—	—	—	—
закавказская	11,5	27,0	36,1	25,4	—	—	—	—	—	—	—
малоазиатская		40	20	16	24	—	—	—	—	—	—
дальневосточная	73,1	26,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—
сибирская	4,5	95,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Жерлянка дальневосточная	—	76,6	23,4	—	—	—	—	—	—	—	—
Квакша дальневосточная	50	50	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Чесночница											
сирийская	—	—	—	—	—	51,7	37,8	10,5	—	—	—
обыкновенная	—	17	4,8	2,4	14,6	34,1	9,7	9,7	2,4	2,4	2,4

Таблица 6

Вес тела личинок дальневосточной квакши и жерлянки в разных условиях содержания, *мг*

Условия содержания	*n*	7 дней	14 дней	21 день	28 дней	35 дней	42 дня	48 дней
Квакша								
Одна личинка в 1 *л* . .	20	21,3±2,32	39,8±4,77	47,3±6,82	91,72±8,7	89,72±8,7*	106,7±4,65	Погибли
Три личинки в 2,5 *л* . .	60	27,0±0,77	96,4±3,18*	251,0±24,4	507,0±25,2**	Закончили развитие	—	—
30 личинок в 2,5 *л* . .	90	23,6±0,84	59,4±1,85	146,3±6,13	162,2±7,17	199,2±10,1**	330,4±14,0	Закончили развитие
Жерлянка								
Одна личинка в 1 *л* . .	20	51,1±2,19	125,0±5,92	359,1±21,89	654,56±17,89	—	—	—
Три личинки в 2,5 *л* . .	60	88,69±2,18	257,0±8,12	613,4±22,9	—	—	—	—
72 личинки в 4 *л* . . .	72	74,8±1,11	174,8±3,48	251,31±6,08	313,8±8,5	399,34±11,99	409,12±12,06	—

* Личинки 26-й стадии развития.

** Личинки 27, 28-й стадий развития.

Примечание. Вес закончивших развитие жерлянок (соответственно трем условиям содержания): 471,78±16,67; 441,6±11,4 и 279,0±7,07 *мг*.

Наиболее интересные результаты получены в экспериментах по изучению роста и развития личинок некоторых видов амфибий, развивающихся в условиях различной плотности. Для наблюдения за ростом и развитием личинок дальневосточной квакши были сформированы аквариумы: 20 аквариумов по три личинки, 20 — по одной, пять аквариумов повышенной плотности — по 30 личинок. Объем воды во всех аквариумах составлял 2,5 *л*, температура 18—20 °С, количество корма на одну личинку было одинаковым (рис. 3, табл. 6). Личинки, содержащиеся изолированно, развиваются медленнее: они заметно отстают в размерах даже от животных, развивающихся в условиях повышенной плотности. Это отставание наблюдается уже на самых начальных этапах развития личинок. В процессе развития эта разница становится более заметной. Так, личинки, содержащиеся «тройками», закончили развитие за 30 дней и вышли на сушу, «одиночки» за этот же промежуток времени не достигли и 26-й стадии развития (появление почек задних конечностей). Среди животных-«одиночек» наблюдалась высокая смертность: все головастики погибли на 26-й стадии развития.

Значительное отставание в росте и развитии головастиков, содержащихся «одиночками», отмечено для жабы-повитухи (Guyetant, 1970), сирийской чесночницы и дальневосточной жерлянки (табл. 6). Для наблюдения за ростом и развитием сирийской чесночницы были сформированы, как и в предыдущем опыте, аквариумы с различной плотностью: 10 аквариумов по три личинки с объемом воды 10 *л*, 10 аквариумов по одной личинке с объемом воды 5 *л* и один аквариум с объемом воды 150 *л*, в котором содержалось 350 личинок.

В этом опыте скорость развития личинок, содержащихся «тройками», также была значительно выше, чем у животных, развивающихся в условиях повышенной плотности и одиночного содержания[1]. Так, головастики из «троек» достигли 26-й стадии (почки задних конечностей) на 40-й день развития, еще через 10 дней животные были на стадии дифференцированных задних конечностей. Минимальный период развития у них оказался 67 дней. Головастики, содержащиеся по одному в 5 *л* воды, несколько отставали в росте и развитии. Личиночный период составил 83 дня. По-видимому, головастики, содержащиеся «тройками», стимулируют развитие друг друга, развитие идет у них быстрее, чем у «одиночек». Однако по мере увеличения плотности популяции головастиков стимулирующий эффект исчезает, и при высокой плотности (два головастика на 1 *л* воды) рост животных значительно притормаживается. Это хорошо подтверждает следующий опыт. В аквариуме, в

[1] Зависимость скорости развития от плотности экспериментальной популяции подробно описана С. С. Шварцем и др. (1970). Здесь приводятся лишь данные, необходимые для оценки межвидовых сопоставлений.

котором содержалось 350 личинок, наблюдалось значительное отставание в росте и развитии. Первые головастики вышли на сушу только через 102 дня, бо́льшая же часть животных продолжала развиваться еще в течение 360—400 дней. Таким образом, мы имели возможность наблюдать за ростом и развитием популяции личинок, период развития которых составил 102—400 дней. В течение всей зимы, несмотря на обеспеченность кормом, постоянную температуру (20—22 °С), животные не развивались и долго (300 дней) находились на одной и той же стадии. Часть головастиков приостановила развитие на 26-й стадии, часть — на 27-й. Только с наступлением весны, в апреле следующего года, эти заторможенные особи продолжили свое развитие, и последние из них завершили метаморфоз 12 сентября.

Случаи задержки метаморфоза личинок некоторых видов бесхвостых описаны многими учеными (Jorand, 1955; Saxen, 1957). Портер (Porter, 1972) считает, что у видов с широким географическим распространением продолжительность личиночных стадий может меняться. Например, личинки *Rana catesbeiana* на юге ареала метаморфизируют в течение лета, а на севере могут до 13 лет существовать на стадии головастика. Задержка метаморфоза личинок сирийской чесночницы наблюдалась в природе (Boschwitz, 1957; Папанян, 1959). Большинство ученых объясняют явление торможения метаморфоза личинок амфибий недостаточной функциональной активностью щитовидной железы или слабой чувствительностью тканей к тироксину в связи с понижением температуры (Huxley, 1929; Lipchina, 1929; Snyder, 1956; Frieden, 1968, и др.). С. Б. Папанян (1959) связывает задержку метаморфоза личинок сирийской чесночницы с поздним появлением икры.

В нашем эксперименте задержка развития и метаморфоза, возможно, вызвана высокой плотностью личинок. Исследованиями некоторых ученых (С. Роус, Ф. Роус, 1964; Akin, 1966; Guyetant, 1970, 1973; Heuser, 1972, и др.) установлено, что в процессе своего развития личинки земноводных выделяют в среду продукты метаболизма (метаболиты), которые могут оказывать ингибирующий или акцелерирующий эффект на обитающих в этой среде животных. Известно, что подавляющий эффект может быть снят, если часть личинок, содержащихся в условиях высокой плотности, поместить в аквариум с чистой водой (Richards, 1958; Шварц, Пястолова, 1970а). Это подтверждает и наш следующий эксперимент. 7 мая 15 головастиков сирийской чесночницы из загущенной популяции (350 личинок в 150 *л* воды) были пересажены в свежую воду (аквариум объемом 200 *л*). Эти головастики с 13 апреля развивались в условиях высокой плотности, и к 7 мая длина их тела равнялась 7—8 *мм*. Длина тела головастиков, развивающихся в оптимальных условиях, за этот же период достигла

Таблица 7

Рост личинок сирийской чесночницы в различных условиях содержания

Условия содержания	n	Вес тела закончивших метаморфоз животных, *мг*	lim	Продолжительность личиночного развития, дни
Природные (Папанян, 1959)	3	10250	9500—10860	70—85
Лабораторные:				
один головастик в 5 *л*	10	9605	8000—12250	83—87
три головастика в 10 *л*	30	9646	5000—11000	65—70
350 личинок в 150 *л*	30	2968	1900—3750	102 и более
перезимовавшие . .	18	3270	2000—4000	12—16 месяцев

Таблица 8

Рост личинок обыкновенной саламандры и сибирского углозуба в экспериментальных условиях

Дата	Три личинки в 2,5 *л*		20 личинок в 2,5 *л*	
	M±m	lim	M±m	lim
Обыкновенная саламандра				
21.XI	33,2±0,56* / 286,4±16,2	27,5—37,7 / 133—447	34,9±0,38 / 325,8±11,9	28,7—37,0 / 225,8—403
1.XII	41,2±0,69 / 576±26,1	35—47,5 / 340—770	40,8±0,79 / 509,0±24,5	29,4—46,0 / 235—653
11.XII	48,9±0,74 / 873,4±38,4	36,2—55,0 / 415—1190	44,7±0,95 / 692,7±33,5	31,9—49,9 / 310—885
20.XII	54,2±1,08 / 1337,6±56,8	42,7—60,0 / 662—1790	48,4±1,27 / 819,9±52,4	37,2—55,0 / 380—1150
16.II	Закончили метаморфоз	—	64,07±0,54 / 1688,3±80,2	54,5—71,8 / 1100—2,200
Сибирский углозуб				
25.VI	26,6±0,83 / 158,7±7,58	20,6—31,8 / 78—214	20,68±0,30 / 83,9±3,06	16,2—25,7 / 50—149
5.VII	35,12±0,84 / 356,6±20,4	28,1—38,9 / 158—478	24,63±0,45 / 151,95±6,52	16,5—31,5 / 75—262
16.VII	39,74±0,49 / 571,2±18,5	33,7—46,3 / 403—839	27,58±0,58 / 206,27±10,0	17,4—33,0 / 70,0—341

* В числителе — длина тела, *мм*, в знаменателе — вес тела, *мг*

16,5 *мм*. Пересаженные личинки в чистой воде начали быстро расти, уже к 25 июня были на стадии дифференцированных задних конечностей и имели следующие размеры тела: длина 45,42±1,8 *мм*, вес 19490±236,0 *мг*. Через 10 дней, к 4 июля, они закончили развитие и метаморфизировали при следующих размерах: длина 37,0±0,67 *мм*, вес тела 10632±676 *мг*, а головастики, которые продолжали свое развитие в условиях высокой плотности, к этому времени достигли лишь 26-й стадии. Результаты этого опыта приведены в табл 7, из которой четко видна разница в размерах головастиков, закончивших метаморфоз в разных условиях. Так, средний вес сеголеток, выходящих из «троек», равен 9646±99 *мг*, что примерно соответствует размерам сеголеток, развивавшихся в природных водоемах, откуда была взята икра, а средний вес выходящих из загущенной популяции оказался значительно меньше (2968±83 *мг*). Животные, у которых развитие продолжалось до апреля следующего года, имели размеры, также отличающиеся от нормально развитых особей: средняя длина тела 24,28±0,62 *мм*, вес 3270±197 *мг* ($n=18$).

В предшествующих исследованиях (Шварц, Пястолова, 1970а, б) на личинках остромордой лягушки показано, что в условиях чрезвычайно высокой плотности (400 головастиков в 4 *л* воды) при обеспечении кормом значительное число личинок заканчивает метаморфоз в рекордно короткие сроки, но при очень маленьких размерах тела. Весь период личиночного развития продолжается у них 23—28 дней. М. М. Пикулик (1977) подтвердил эти данные наблюдениями в природе.

В нашем эксперименте с обыкновенной чесночницей были созданы идентичные условия: в 2,5 *л* воды содержались три личинки. Если учесть, что эти личинки имеют гигантские размеры по сравнению с личинками представителей рода *Rana*, то плотность три головастика в 2,5 *л* воды можно считать повышенной. Параллельно была сформирована серия аквариумов, где развитие личинок проходило в оптимальных условиях — 19 личинок в 70 *л*. Первыми закончили метаморфоз особи, которые развивались в условиях высокой плотности. Они прошли все стадии развития за 65 дней. Минимальный период развития у обыкновенной чесночницы равен 90 дням (Терентьев, Чернов, 1949; Банников, 1957). В наших экспериментах личинки, содержащиеся в оптимальных условиях, закончили развитие за 75—80 дней. Размеры головастиков, завершивших метаморфоз за 65 дней, следующие: длина тела 19,0—25,6 *мм*, вес 1150—4400 *мг*. Вес головастиков, взятых из тех же популяций в природных водоемах Курганской области, 7700—12600 *мг*.

Проведенные эксперименты показывают, что на продолжительность личиночного развития большое влияние оказывают плотность популяции и содержание в воде продуктов метабо-

лизма животных. У сирийской и обыкновенной чесночниц увеличение плотности популяций так же, как и у лягушек, ведет к резкому сокращению размеров головастиков.

РОСТ И РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК ХВОСТАТЫХ АМФИБИЙ

Развитие хвостатых земноводных значительно отличается от развития бесхвостых. У только что вылупившихся личинок отчетливо выражен хвост, окруженный плавником, имеются зачатки передних конечностей и перисто-разветвленные наружные жабры, функционирующие в течение всего личиночного периода. Вначале появляются передние конечности, затем задние. По характеру питания личинки хвостатых принципиально не отличаются от взрослых форм: тоже хищники, но нападают на более мелкие организмы. В связи с этим у них хорошо развиты глаза. Развивающиеся животные имеют небольшое число личиночных органов, поэтому метаморфоз у них происходит постепенно без коренной перестройки организма. Перед выходом на сушу личинки переходят к легочному дыханию, теряют наружные жабры, жаберные щели зарастают, изменяется строение кожи.

Для наблюдения за ростом и развитием личинок хвостатых земноводных были использованы два вида — *Salamandra salamandra* и *Hynobius keyserlingi*.

В сентябре 1972 г. из окрестностей г. Ужгорода в лабораторию было доставлено 13 взрослых саламандр. Животные содержались в лаборатории в просторных аквариумах при комнатной температуре (18—20° С). 17 ноября у одной из имеющихся четырех самок появились личинки. У других самок личинки появились с 24 ноября по 11 декабря. Эти личинки были использованы в эксперименте. Икра углозуба была взята весной в водоемах из окрестностей г. Свердловска. Икра и личинки содержались в кристаллизаторах. Известно, что самый ранний срок рождения личинок обыкновенной саламандры — начало февраля, самый поздний — июль-август (Терентьев, Чернов, 1949; Gunther, Freytag, 1955; Банников, 1969; Steward, 1969). Массовое появление их в предгорных районах происходит в мае. Наши наблюдения за развитием обыкновенной саламандры в условиях эксперимента показали, что сроки появления личинок могут значительно варьировать, как и количество молодых на одну самку (от 24 до 51).

Только что родившаяся личинка пятнистой саламандры достигает 33,2±0,56 *мм* длины и весит 286,4±16,23 *мг*. У нее большая круглая голова, высокое сжатое с боков туловище, длинный уплощенный хвост, отороченный широкой плавниковой складкой, переходящей на спине в гребень. Конечности, как и три пары наружных перистых жабр, хорошо развиты.

В условиях эксперимента мы имели возможность наблю-

дать рост и развитие личинок при различной плотности посадки. С этой целью было сформировано 10 аквариумов по 3 личинки и 3 аквариума по 20 личинок. Объем воды в каждом сосуде был один и тот же (2,5 *л*), температура 18—20 °С. Животные, содержащиеся в условиях три личинки в 2,5 *л* воды при $n=51$, быстро растут и развиваются, прибывают в весе и за контрольный период к 20 декабря достигают следующих размеров: длина тела 54,2±1,08 *мм*, вес 1337,6±56,8 *мг*. Первые животные из этой серии опыта завершили метаморфоз за 32 дня (см. рис. 3, табл. 8).

В условиях повышенной плотности (20 особей в 2,5 *л* воды), личинки заметно отставали в росте и развитии. Так, к 20 декабря, когда личинки из «троек» закончили развитие, длина их тела равнялась 48,4±1,27 *мм*, вес 812,2±52,4 *мг*. Животные имели хорошо развитые жабры, отороченный широкой плавниковой складкой хвост. Процесс их роста и развития шел значительно медленнее, чем в «тройках», т. е. увеличение плотности ингибировало рост и развитие, как это наблюдалось в опытах на головастиках большинства видов бесхвостых земноводных. И только на 80-й день развития в популяциях повышенной плотности появились первые животные, завершившие метаморфоз. Они значительно превосходили быстро развивающихся личинок по длине и по весу тела. Так, средняя длина тела только что метаморфизировавших животных из загущенных «популяций» составляла 64,07±0,54 *мм*, вес 1688±80,2 *мг*, против 54,2±1,08 *мм* и 1377,6±56,8 *мг* у животных, развивавшихся в условиях «троек». Развитие животных в условиях повышенной плотности продолжалось в 2,5—3 раза дольше, чем личинок, развивающихся при малой плотности.

Аналогичные эксперименты были поставлены на личинках сибирского углозуба. Личинки проходили развитие как в условиях низкой плотности (три особи в 2,5 *л* воды при $n=45$), так и в условиях повышенной плотности (20 особей в 2,5 *л*). «Тройки» нормально росли, развивались, первые из них закончили метаморфоз за 30 дней. Размеры животных были следующие: общая длина тела 39,74±0,49 *мм*, вес 634,6±18,5 *мг* (см. табл. 8). В аквариумах с повышенной плотностью личинок наблюдалось заметное отставание в росте, период выхода животных на сушу составил 40—70 дней. Размеры сеголеток были значительно меньше, чем в первом варианте опыта: длина тела с хвостом 29,27±0,76 *мм*, вес 294,5±11,1 *мг*.

На головастиках остромордой лягушки и обыкновенной чесночницы было показано, что в условиях чрезмерно высокой плотности головастики могут закончить метаморфоз в рекордно короткие сроки, но при значительно меньших размерах тела, т. е. резкое увеличение плотности популяции в определенных условиях может стимулировать скорость развития.

Чтобы проверить справедливость этого заключения для ли-

Таблица 9

Рост и развитие личинок сибирского углозуба в условиях высокой плотности

№ аквариума	Колич. личинок в начале опыта	Колич. личинок в конце опыта	Колич. погибших, %	Длина тела метаморфизировавших животных, *мм*	Вес тела, *мг*
I	75	20	73,3	35,6±1,0 (31,0—38,7)*	380,7±26,0 (270—510)
II	85	51	40	37,7±0,81 (33,5—42,0)	385,3±20,8 (246—513)
III	80	47	41	33,6±0,58 (30,3—36,3)	367,4±10,9 (281—416)
IV	148	55	62,8	34,7±0,68 (30,7—37,3)	389,4±17,2 (232—576)

* В скобках — lim.

чинок хвостатых земноводных, было сформировано четыре аквариума с высокой плотностью личинок (объем аквариумов 5 *л*). Высокая плотность личинок в данном случае приводит к значительной гибели животных и торможению их роста (табл. 9). Выход животных на сушу очень растянут по времени: минимальный период развития составил 40, максимальный — 90 дней. Развитие личинок углозуба в условиях очень высокой плотности (см. табл. 9) идет медленнее, но средние размеры выходящих на сушу сеголеток значительно больше, чем у сеголеток, развивающихся в условиях повышенной плотности (см. табл. 8). Например, вес тела вышедших на сушу животных, содержащихся в условиях 148 личинок в 5 *л*, составлял 389,4±17,2, а при плотности 20 личинок в 2,5 *л* — всего 294,46±11,05 *мг*. Личинки бесхвостых амфибий из «популяций» высокой плотности, как правило, при выходе на сушу имели меньшие размеры тела. Возможно, механизм метаболической регуляции роста и развития личинок хвостатых земноводных имеет иное действие, чем в популяциях *Anura*.

ПОТРЕБЛЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КОРМА ЛИЧИНКАМИ ЗЕМНОВОДНЫХ

Личинки амфибий — значительный компонент водных биоценозов. По данным З. В. Беловой (1965), биомасса головастиков озерной лягушки в водоемах дельты р. Волги 300—500 *г/м*^{3}. Общий вес головастиков, обитающих в водоемах нижней зоны надводной дельты, составляет примерно 3859700 т. Эти цифры свидетельствуют о роли личинок амфибий в круговороте веществ в биоценозах. Однако в литературе мы не встретили данных о пищевых потребностях развивающихся личинок амфибий, поэтому провели специальный эксперимент по учету съеденного корма личинками разных видов амфибий.

Таблица 10

Потребление корма личинками разных видов земноводных (сухой вес)

Вид	*n*	Колич. съеденного корма, *мг*	Прибавка в весе, *мг*	Коэффициент утилизации корма, %
R. camerani	18	303,1±8,9	45,5±1,4	15,2
R. macrocnemis . . .	17	371,3±7,93	43,8±1,18	11,84
R. temporaria	7	137,7±14,5	14,62±1,29	10,89
R. temporaria	15	168,3±12,1	23,4±1,38	14,3
R. arvalis	18	191,9±7,14	21,5±1,25	11,2
R. arvalis	7	104,6±5,31	14,86±1,01	14,4
R. syriacus	10	767,0±29,0	74,7±3,97	9,72
R. orientalis	18	380,4±10,29	34,68±1,21	9,13

В опыте были использованы личинки *R. camerani*, *R. macrocnemis*, *R. arvalis* и *R. temporaria* (северная и свердловская популяции), *P. syriacus*, *B. orientalis*, *S. salamandra*. Потребление растительного корма личинками разных видов бесхвостых примерно одинаково и зависит от размеров животных (табл. 10). С увеличением веса тела головастиков дальневосточной жерлянки возрастает количество потребляемого корма:

Дата опыта	Вес головастика, *мг*	Вес корма, *мг*	Дата опыта	Вес головастика, *мг*	Вес корма, *мг*
Июль 8	22	86	22	296	300
11	54	122	23	388	474
13	86	96	24	446	604
15	82	135	25	470	534
17	120	214	26	526	840
19	190	232	29	650	828
20	242	260	31	660	842
			Август 5	494	—

Наибольшее количество корма головастик дальневосточной жерлянки потребляет на стадии появления почек задних конечностей. На этой и следующей стадии развития личинки могут в сутки потреблять количество корма, превышающее их собственный вес, их вес в среднем увеличивается при этом на 50—70 *мг* (13% от первоначального веса). За 3—4 дня до появления передних конечностей личинки перестают питаться, и вес их резко падает. Вес личинки к моменту появления 29-й стадии уменьшился с 660 до 494 *мг*. Таким образом, зная численность головастиков в водоеме, можно подсчитать, какое количество корма потребуется для ее поддержания, т. е. можно определить энергетические потребности популяции.

Коэффициент утилизации потребленного корма рассчитывали, как отношение прироста массы тела к количеству потребленной пищи. Сравнивая коэффициенты утилизации потреблен-

ного корма головастиками разных видов земноводных, мы обнаружили, что у личинок дальневосточной жерлянки и сирийской чесночницы он несколько ниже, чем у личинок исследованных нами бурых лягушек. Так, у дальневосточной жерлянки и сирийской чесночницы он составляет соответственно 9,13 и 9,72, у личинок закавказской лягушки 15,2, малоазиатской 11,8%.

Более подробный анализ наших результатов показал, что коэффициент утилизации корма у личинок амфибий, обитающих в разных географических широтах, может быть различным. Так, у головастиков остромордой и травяной лягушек, обитающих на севере, он значительно выше (14,2 и 14,3%), чем у головастиков южных форм этих же лягушек (11,2 и 10,9%).

Головастики северных лягушек развиваются в водоемах, где средние температуры не превышают 16,5° С, что значительно ниже оптимальной. Период развития очень короткий, личинки развиваются с предельной для вида скоростью. По-видимому, сравнительно высокий коэффициент утилизации корма личинками северных форм остромордой и травяной лягушек также является приспособлением к существованию в экстремальных условиях.

На личинках обыкновенной саламандры был поставлен опыт по учету и усвоению потребляемого корма. В качестве корма использовали энхитреид. Полученные данные показывают, что в среднем за период развития животные потребляют 1975,6±109,5 *мг* корма. Коэффициент утилизации оказался равным 38,5%.

Высокую величину коэффициента утилизации корма личинками обыкновенной саламандры, по-видимому, можно объяснить большой калорийностью и лучшей усвояемостью животного корма по сравнению с растительным, которым питаются головастики бесхвостых амфибий.

Выводы

Изучение роста и развития личинок 10 видов амфибий позволило установить видоспецифичность скорости роста и развития и зависимость этих показателей от факторов внешней среды и плотности популяций. Максимальная скорость роста и развития наблюдалась у личинок *B. orientalis* (семейство Discoglossidae). Медленнее идет рост и развитие головастиков *P. fuscus* и *P. syriacus* (семейство Pelobatidae).

Установлено регулирующее действие плотности экспериментальных популяций на рост и развитие. По мере увеличения плотности «популяций» головастиков стимулирующий эффект исчезает и при высокой плотности рост животных значительно притормаживается. Однако в некоторых случаях в условиях чрезвычайно высокой плотности личинки заканчивают метаморфоз в рекордно короткие сроки. Указаны принципиальные раз-

личия в характере действия повышенной плотности «популяций» на рост и развитие личинок *Anura* и *Urodela*.

Определена потребность в корме развивающихся личинок хвостатых и бесхвостых амфибий. Показаны пути использования полученных данных для оценки биоценологической роли, установлены коэффициенты использования съеденного корма личинками разных видов и форм. Отмечен более высокий коэффициент утилизации корма головастиками северных форм амфибий.

ЛИТЕРАТУРА

Банников А. Г. Об особенностях в сроках размножения и развития бесхвостых земноводных различных биологических групп.— Уч. зап. МГПИ им. В. П. Потемкина, 1957, т. 65, вып. 6.

Банников А. Г. Жизнь животных, т. 43. М., «Просвещение», 1969.

Белова З. В. Биология личинок озерной лягушки и их пищевые взаимоотношения с молодью рыб в дельте Волги. Автореф. канд. дисс. М., 1965.

Белова В. Т. Размножение и развитие бесхвостых амфибий в долине реки Супутинка (Приморский край).— Зоол. ж., 1972, т. 51, № 9.

Папанян С. Б. К экологии сирийской чесночницы (*Pelobates syriacus* Boettger) в условиях Армянской ССР.— Изв. АН Армянской ССР, 1959, т. 2, № 12.

Папанян С. Б. Экология закавказской лягушки в условиях Армянской ССР.— Там же, 1961, т. 14, № 10.

Пикулик М. М. Экспериментальное изучение роста и развития личинок амфибий в природе.— Вопросы герпетологии (IV Всесоюз. герпетологическая конференция). Л., «Наука», 1977.

Роус С., Роус Ф. Выделение головастиками веществ, задерживающих рост.— Механизмы биологической конкуренции. М., «Мир», 1964.

Терентьев П. В. Лягушка. М., «Советская наука», 1950.

Терентьев П. В., Чернов С. А. Определитель земноводных и пресмыкающихся. М., «Советская наука», 1949.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок амфибий, ч. 1. Разнообразие действия.— Экология, 1970а, № 1.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок амфибий, ч. 2. Специфичность действия.— Экология, 1970б, № 2.

Шварц С. С., Ищенко В. Г. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. 3. Земноводные. Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1971, вып. 79.

Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г. Химическая экология и эффект группы водных животных. М., «Наука», 1976.

Эфендиев С. Н., Ищенко В. Г. Особенности размножения малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Blgr.) в условиях высокогорья Северного Кавказа.— Экология, 1974, № 6.

Akin C. Self-inhibition of growth in *Rana pipiens* tadpoles.— Physiol. Zool., 1966, N 39.

Boschwitz D. Thyroidless tadpoles of *Pelobates syriacus* Boet — tger.— Copeia, 1957, N 4.

Guyetant R. Influence du proupement sur la croissance et la metamorphose du crapand accoucheur: *Alytes obstetricans* Laur.— Mise en évidence d'un effet de groupe. C. R. Acad. Sci., 1970, vol. 271, N 25.

Guyetant R. Conséquences de l'effet de groupe chezs le têtard *d'Alytes obstetricans* Laur. Variations pondérales et structurales au niveau du foie.— Zó.Anat Entwicklungsgesch, 1973, vol. 140, N 2.

Günther E., Freytag. Feuersalamander und Alpensalamander.— Wittenberg Lutherstadt, A. Ziemsen Verlag, 1955.
Frieden E. Biochemistry of amphibian metamorphosis.— Metamorphosis. A Problem in Developmental Biology. N. Y, Applton Century — Crofts, 1968.
Heuser H. Intra- und interspecifische crowding — Effecte bei Kaulguappen der Kreuzkröte, *Bufo calamita* Laur.— Qecologia, 1972, vol. 10, N 1.
Huxley J. S. Thyroid and temperature in cold — blooded vertebrates.— Nature, 1929, vol. 123.
Jorand A. Neoteny in *Xenopus laevus* Daud.— Folia Biol., 1955, N 3.
Lipchina L. P. The dependence of the process of metamorphosis in axolotls on factors of age, colouring and sex.— Zh. Eksp. Biol. Med., 1929, vol. 13.
Porter R. P. Herpetology. Philadelphia — Lond. — Toronto, W. B. Saunders company, 1972.
Richards C. The Inhibition of Growth in Crowded *Rana pipiens* Tadpoles.— Physiol. Zool., 1958, N 31.
Saxén L. Schiedrusenaplasie als Ursache von partieller Neotenie.— Acta Endocrinol., 1957, vol. 24.
Snyder R. C. Comparative features of the life histiries of *Ambystoma gracile* (Baird) from populations at lou and high altitudes.— Copeia, 1956, N 1.
Steward I. W. The Tailed Amphibians of Europae. David Charles Newton Abbot, 1969.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР — УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1978

Л. М. СЮЗЮМОВА, С. И. ГРЕБЕННИКОВА

ОСОБЕННОСТИ ЭРИТРОПОЭЗА У ЛИЧИНОК БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ РАЗВИТИЯ

Исследованиями процессов экзогенной метаболической регуляции роста и развития водных организмов выявлены закономерности специфического воздействия метаболитов на активность морфогенетических реакций и уровень обмена веществ у личиночных форм амфибий, развитие которых проходит в разных условиях популяционной плотности (Шварц, Пястолова, 1970а, б; Шварц, 1972; Шварц и др., 1973; Рункова, 1974, и др.). Феномен ингибирования крупными животными роста и развития более мелких и при определенных условиях ускоренное развитие последних связано с глубокими преобразованиями регулирующих систем организма, изменениями скорости формообразовательных процессов. В этом отношении изучение особенностей развития функции кроветворения и ее состояние у личинок, развивающихся в условиях воздействия разного фона метаболитов, интересно как для оценки физиологического состояния организма в конкретный период развития, так и для оценки его потенциальных возможностей.

Исследование процессов личиночного кроветворения у амфибий представляет определенные трудности, которые в первую очередь связаны с малыми размерами животных, особенностями закладки и формирования у них очагов кроветворения. Литературные данные по кроветворению у личинок бесхвостых амфибий ограничены и фрагментарны (Jordan, 1938; Pinner, 1950; Mylius, 1952, и др.). Известно, что лабильность клеточного состава крови даже у взрослых пойкилотермных животных выражена очень сильно. Специфичность количественного соотношения состава клеток периферической крови, как у млекопитающих, у них проявляется слабо (Заварзин, 1953, и др.).

В нашем исследовании использован цитоморфологический метод, наиболее доступный для мелких объектов. Проведено изучение клеточного состава краевой зоны печени на разных стадиях развития личинок, чтобы проследить состояние эритро-

поэза в очаге кроветворения у личинок на разных стадиях их развития в условиях повышенной групповой плотности («загущенности») и низкой плотности («незагущенности»).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В экспериментах нами использованы в основном головастики малоазиатской лягушки *R. macrocnemis* и частично остромордой лягушки *R. arvalis*. Все личинки развивались из икры, завезенной в лабораторию из озер Кабардино-Балкарии (малоазиатской лягушки) и окрестностей г. Свердловска (остромордой лягушки). С первых дней выхода из икры животные были разделены на две группы: «загущенную» (15—20 личинок на 1 *л* среды) и «незагущенную» (три личинки на 1 *л* среды). Исследовались животные из одной кладки, в одно время, одной стадии развития — 28-й и 30-й (Терентьев, 1950). Для установления времени появления кроветворения в печени изучались головастики остромордой лягушки на 25—26-й и 28-й стадиях развития в основном из «загущенных» групп. Кроме обследований головастиков, взятых непосредственно из аквариумов, где были созданы «загущенные» и «незагущенные» условия, проводилось определение реакции «загущенных» животных на перемену условий плотности. Из общего аквариума 60 головастиков рассаживали по три на 3 *л* воды и ежедневно в течение 10 дней исследовали по шесть животных этой группы и шесть — из условий «загущенности» (в общем аквариуме). Все животные находились на 28-й стадии развития. Во всех опытах перед вскрытием головастиков учитывались их вес и реже — промеры тела.

Методика исследования клеточного состава краевой зоны печени состояла в следующем. После фиксации и вскрытия полости тела головастика под бинокулярной лупой извлекалось сердце, что обеспечивало относительное обескровливание животного. Стекающая в разрез кровь удалялась фильтровальной бумагой. Для исследований иссекались два дистальных участка краевой зоны печени — правой и левой долей. У головастиков ранних стадий (25, 26-й) печень бралась целиком. Сразу после взятия материала приготовлялись мазки — отпечатки. На предметное стекло легкими прикосновениями разреза кусочка печени наносили отпечатки, которые располагали плотно друг к другу на определенной площади, равной 1×1 *см* для одной пробы. От каждого головастика, таким образом, получали по два препарата (соответственно двум взятым участкам печени). Этот методический прием позволял брать относительно равную массу ткани у всех исследованных животных независимо от их размеров. Частичное обескровливание снижало застойные явления, связанные с фиксацией животного. В ряде опытов, в частности на головастиках малоазиатской лягушки, обескровливание не проводилось. При сопоставлении данных это всегда учитывалось.

Таблица 1

Клеточный состав печени головастиков *Rana arvalis* разного возраста

№ личинки	Возраст, дни	Вес, *мг*	Общее число клеток	Гепатоциты	Эритроидные					
					Незрелые					Зре
					I—II	III	IV	V	Всего	IV
										Стадия
9	10	38	500	368	0	0	3	7	10	82
10	10	42	300	190	0	0	3	1	4	95
6	10	44	400	354	2	0	9	3	14	13
8	10	46	500	392	2	2	8	8	20	39
5	10	51	600	557	0	3	5	1	9	17
Среднее*	—	44,2 ±2,1	—	80,9 ±0,8	0,2 ±0,1	0,2 ±0,1	1,2 ±0,2	0,9 ±0,2	2,5 ±0,3	10,7 ±0,6
34	18	30	300	235	0	0	0	0	0	46
13	17	54	300	199	0	0	9	0	9	80
19	17	80	300	239	0	0	1	0	1	33
18	17	90	300	227	0	0	1	0	1	50
11	17	92	300	207	0	0	6	1	7	80
16	17	102	300	252	0	1	4	0	5	39
12	17	114	300	210	0	0	3	1	4	84
14	17	120	200	139	2	0	2	0	4	47
15	17	142	600	391	1	1	4	4	10	130
17	17	180	600	347	7	5	13	2	27	169
20	17	192	600	384	9	4	5	4	22	119
Среднее*	—	108,7 ±14,8	—	69 ±0,7	0,5 ±0,05	0,2 ±0,03	1,2 ±0,1	0,3 ±0,04	2,2 ±0,1	21,1 ±0,3
										Переходная стадия
165	40	64	400	244	6	2	3	3	14	93
102	27	76	300	173	0	8	3	0	11	50
31	18	80	400	323	2	1	7	0	10	45
30	18	84	600	372	4	6	9	1	20	106
Среднее*	—	76,0 ±4,3	—	65,4 ±1,1	0,7 ±0,2	1,0 ±0,2	1,3 ±0,3	0,2 ±0,1	3,2 ±0,4	17,3 ±0,9
										Стадия
222	45	508	600	127	19	64	55	0	138	111
232	45	518	600	187	51	32	29	0	112	104
226	45	520	600	201	58	36	29	0	123	48
219	45	560	600	163	54	52	39	8	153	78
228	45	578	600	210	71	52	36	5	164	61
Среднее*	—	536,8 ±13,6	—	29,6 ±0,8	8,4 ±0,5	7,9 ±0,5	6,3 ±0,4	0,4 ±0,1	23,0 ±0,7	13,4 ±0,6

* Вес — $M \pm m$, в остальных случаях — процент от общего числа клеток.
** Эритроидные клетки: I-II-Эритро- и пронормобласты; III-базофильные нормобласты;

на 25—28-й стадиях развития (в условиях «загущенности»)

клетки**		Миелоидные клетки	Лимфоидные клетки	Макрофаги	Базофильные тканевые клетки	Митозы в эритроидных формах			Отношение клеток печени к крови	Колич. митозов в незрелых эритроидных формах, %
лые										
V	Всего					с базофильной цитоплазмой	с оксифильной цитоплазмой	всего		
25-я										
32	124	1	5	2	0	2	1	3	3:1	30,0
6	105	0	4	1	0	0	1	1	2:1	25,0
12	39	0	3	4	0	2	0	2	8:1	14,3
36	95	6	3	4	0	0	1	1	3:1	5,0
4	30	0	4	9	0	0	0	0	16:1	0
3,9 ±0,4	17,1 ±0,8	0,3 ±0,1	0,8 ±0,2	0,9 ±0,2	0	—	—	—	4,5:1	12,3±4,3
4	50	2	7	5	1	0	0	0	4:1	0
1	90	2	4	5	0	3	0	3	2:1	33,3
14	48	0	5	4	4	0	0	0	5:1	0
13	64	2	5	1	1	1	0	1	3:1	100,0
1	88	3	2	0	0	5	1	6	2:1	85,7
0	43	0	3	1	1	1	0	1	5:1	20,0
0	88	0	0	1	1	2	0	2	2:1	50,0
0	51	3	0	4	3	2	0	2	3:1	50,0
34	174	7	14	7	7	4	2	6	2:1	60,0
24	210	8	10	9	16	7	2	9	1,6:1	33,3
39	180	7	10	15	4	2	3	5	2:1	22,7
3,2 ±0,1	26,5 ±0,7	0,8 ±0,1	1,5 ±0,1	1,3 ±0,1	0,9 ±0,1	—	—	—	2,5:1	38,9 ±5,1
(с 25-й на 26-ю)										
24	131	5	18	0	2	1	2	3	1,6:1	21,4
42	103	2	10	10	2	2	0	2	1,6:1	18,2
0	55	1	8	8	5	2	0	2	5,0:1	20,0
39	165	20	22	11	10	3	1	4	1,9:1	20,0
6,2 ±0,6	26,7 ±1,1	1,6 ±0,3	3,4 ±0,4	1,7 ±0,3	1,2 ±0,3	—	—	—	2,1:1	20,0 ±5,4
28-я										
183	432	21	16	4	0	7	0	7	0,3:1	5,1
154	370	17	14	11	1	5	0	5	0,5:1	4,5
192	363	10	18	5	3	3	0	3	0,5:1	2,4
150	381	22	10	14	10	9	0	9	0,4:1	5,9
122	347	16	14	9	4	7	3	10	0,6:1	6,1
26,7 ±0,8	63,1 ±0,9	2,9 ±0,3	2,4 ±0,3	1,4 ±0,2	0,6 ±0,1	—	—	—	0,5:1	4,9 ±0,8

IV-полихроматофильные нормобласты; V-оксифильные нормобласты.

Приготовленные препараты фиксировались в абсолютном этиловом спирте и окрашивались азур-эозином по Максимову — Нохту. Для оценки клеточного состава исследовалась цитограмма краевой зоны печени, рассчитанная на 600 клеток по двум препаратам от одного животного. При этом учитывались все формы клеток печени, крови (лимфоидные, миелоидные и эритроидные), отдельно — тканевые базофильные клетки и макрофаги. Исходя из особенностей созревания эритроидных клеток на ранних стадиях развития личинок (25 и 26-й), в развернутой цитограмме печени были представлены и зрелые формы эритроцитов с разной степенью гемоглобинизации протоплазмы (оксифильные и полихроматофильные эритроциты). Параллельно из цитограммы краевой зоны печени (или отдельно) определялась парциальная эритрограмма, рассчитанная на 100 созревающих эритроидных клеток разной степени зрелости. У головастиков удалось выделить эритробласт и пронормобласт (обычно из-за нечеткости их разделения они представлены в одной группе), базофильный нормобласт (хорошо дифференцируемая клетка), полихроматофильные нормобласты (разных размеров и степени зрелости) и оксифильные нормобласты (отличаются от зрелых эритроцитов по форме и состоянию ядра, величине и форме клетки). При определении использовались работы Джордана (Jordan, 1938), Фоксона (Foxon, 1964) и др.

Наряду с оценкой эритроидного ряда учитывались клетки лимфоидного и миелоидного ряда обычно по их соотношению с эритроидными элементами в общей цитограмме этой зоны. Кроме того, оценивалась митотическая активность эритроидных клеток (по числу клеток в митозе на 100 элементов эритроидного ряда и количеству митозов на число клеток одного типа). Но, поскольку количество клеток в этих расчетах было небольшим (особенно для ранних форм), митотическая активность учитывалась по суммарным данным — отношению числа митозов к количеству клеток определенного типа в целом по группе исследованных животных. При высокой митотической активности клеток крови в период интенсивного роста и развития личинок расчеты в процентных выражениях, а не в промиллях представляются методически оправданными. Основные данные обработаны общеизвестными статистическими методами с вычислением средних величин и их достоверности.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Предварительные исследования клеточного состава печени головастиков остромордой лягушки на ранних стадиях развития (25—28-й) позволили вскрыть некоторые особенности кроветворения у личинок разного возраста. В цитограмме печени головастиков 10—17-дневного возраста признаков кроветворения практически не обнаруживается. В составе клеток преобладают молодые формы гепатоцитов (табл. 1). Ранние формы

Таблица 2

Цитограмма краевой зоны печени головастиков *Rana macrocnemis* на 28-й стадии при разных условиях развития

Клеточный состав	«Загущенные» (n=6)		«Незагущенные» (n=11)	
	Среднее число на 600 клеток	Процент клеток соответствующего ряда	Среднее число на 600 клеток	Процент клеток соответствующего ряда
Гепатоциты	301,8±25,2	—	261,2±19,3	—
Эритроидные формы	153,3±19,1	—	182,6±14,9	—
Эритробласты и пронормобласты	22,5±4,3	14,7±1,2	24,3±2,4	13,3±0,7
Базофильные нормобласты	27,0±2,9	17,6±1,3	34,4±2,9	18,9±0,9
Полихроматофильные нормобласты	97,8±16,7	63,8±1,6	105,4±5,1	57,7±1,1
ранние	26,6±5,2	17,4±1,2	31,2±3,5	17,1±0,8
поздние	71,2±13,0	46,4±1,6	74,2±8,1	40,6±1,1
Оксифильные нормобласты	6,0±2,7	3,9±0,6	18,5±1,8	10,1±0,7
Лимфоидные формы	96,3±14,0	—	87,1±11,6	—
Миелоидные формы	23,3±2,0	—	57,6±14,5	—
Нейтрофилы	18,0±1,7	77,1±3,7	37,0±8,5	64,2±1,9
миелоциты и юные	10,2±1,4	43,5±4,2	19,5±4,4	33,9±2,0
палочко-ядерные	3,2±0,7	13,6±2,9	6,1±1,1	10,6±1,2
сегменто-ядерные	4,6±1,1	20,0±3,4	11,4±4,5	19,7±1,6
Эозинофилы	4,1±0,9	17,9±3,2	18,6±6,0	32,3±0,9
Базофилы	1,2±0,6	5,0±1,8	2,0±0,5	3,5±0,7
Макрофаги и клетки РЭС	24,0±5,0	—	11,1±2,2	—
Тучные тканевые клетки	1,3±0,5	—	0,4±0,1	—
Колич. митозов в клетках эритроидного ряда (всего), %				
I—II—III	6,8±0,8		10,2±0,6	
IV	6,1±1,4		2,8±0,6	
V	5,3±0,9		7,1±0,7	
	38,9±8,1		51,5±3,5	

эритроидного ряда у большинства животных отсутствуют или единичны. Преобладают зрелые формы эритроцитов с незавершенным процессом гемоглобинизации цитоплазмы, что характерно для крови личиночных стадий развития амфибий (Заварзин, 1953). В единичном количестве встречаются клетки миелоидного и лимфоидного ряда, хотя уже в этом возрасте у животных имеются типичные формы малых лимфоцитов, которые заметно преобладают над миелоидными.

Некоторые особенности состава эритроидных клеток в печени головастиков ранних стадий развития можно проследить при анализе индивидуальных цитограмм на табл. 1. Число бластных форм и соотношение отдельных типов клеток внутри них

изменяется в определенной зависимости от возраста и размера животных. У самых мелких головастиков (в 10-дневном возрасте) полихроматофильных и оксифильных нормобластов — клеток завершающих стадий вызревания эритроцитов — бóльше, чем у животных 17-дневного возраста. Исключение составляют только самые крупные головастики (№ 15, 17 и 20). Наличие единичных клеток полихроматофильных и оксифильных нормобластов в это время (на 17-й день личиночного развития), по-видимому, связано с изменениями в процессах кроветворения — периодом формирования очагов эритропоэза. Однако митотическая активность эритроидных клеток очень высокая. Во многих бластных формах обнаруживаются митозы.

К 26-й стадии развития (появление почек задних конечностей) в цитограмме увеличивается относительное количество всех типов эритроидных клеток и клеток крови в целом (лимфоидного и миелоидного ряда). При этом сохраняется очень большое число нормобластов в состоянии деления. Возможно, этот период совпадает с началом функционирования очагов кроветворения в пронефросе и селезенке и переходом к вторичному типу эритропоэза. Отсюда — увеличение числа клеток ранних форм эритроидного ряда и общего количества крови в органе. Клеточный состав крови в печени в это время отражает состояние периферической крови, активность гемопоэза в сосудистом русле и очагах кроветворения.

Начало функционирования печеночного кроветворения, по данным материалам, отмечается у головастиков 28-й стадии развития (развитые задние конечности). В общей цитограмме печени происходят заметные изменения соотношения клеточных элементов: резко уменьшается число гепатоцитов и начинают преобладать клетки крови. Разумеется, это относится только к области краевой зоны — обычного места локализации очагов кроветворения в печени. На 28-й стадии эти участки можно было исследовать отдельно от общей массы органа. Изменение и количественное выражение клеточного состава эритроидного ряда в этот период отражают появление активного эритропоэза. Отмечается очень высокое накопление ранних форм — эритробластов и пронормобластов, что доказывает происхождение их именно в этой области. В бóльшем числе имеются и клетки последующих стадий созревания — базофильные и полихроматофильные нормобласты. Однако количество последних для типичной парциальной эритрограммы очагов кроветворения явно снижено. Кроме того, исключительно мало оксифильных форм нормобластов. Связать это можно только с относительно недавним образованием очага печеночного кроветворения и, отчасти, замедлением процессов вызревания начальных форм эритропоэза. Характерно для этого периода и более интенсивное накопление гемоглобина в зрелых эритроцитах. Митотическая активность заметно снижается, хотя оста-

Таблица 3

Парциальная эритрограмма краевой зоны печени головастиков *Rana arvalis* на 28-й стадии, развивающихся в условиях высокой и низкой плотности

Клеточный состав	«Загущенные» (n=16)			«Незагущенные» (n=16)		
	Отношение ко всему клеточному составу, %	Абсолютное число клеток	Колич. митозов	Отношение ко всему клеточному составу, %	Абсолютное число клеток	Колич. митозов
Эритробласты и пронормобласты	21,1±2,4	337	6 (1,8±0,7) *	13,8±1,9	221	3 (1,4±0,8)
Нормобласты						
базофильные	34,4±2,0	550	20 (3,6±0,8)	37,6±3,3	602	18 (3,0±0,7)*
полихроматофильные	43,8±3,6	701	53 (7,6±1,0)	46,7±2,8	748	48 (6,4±0,9)
оксифильные	0,7±0,4	12	3 (25,0±12,5)	1,8±0,6	29	7 (24,4±8,0)
Всего	100,0	1600	82 (5,1±0,5)	100	1600	76 (4,7±0,5)

* В скобках — количество митозов, %.

Таблица 4

Парциальная эритрограмма краевой зоны печени у головастиков *Rana macrocnemis* на 28-й стадии при развитии в разных условиях групповой плотности и реакция их на изменение плотности

Группа	День опыта	Колич. животных	Вес, *мг*		Колич. клеток, %				Колич. митозов на 100 клеток	
			до опыта	в день взятия пробы	Эритробласты и пронормобласты	Нормобласты			в клетках с оксифильной цитоплазмой	в незрелых клетках (всего)
						базофильные	полихроматофильные	оксифильные		
Опыт (при смене условий)	1-й	4	553,5±32,3	496,7±29,4	17,8±0,9	29,0±0,8	52,0±1,1	1,2±0,6	20,0±17,9	7,0±1,3
	5-й	5	505,8±39,2	685,2±66,0	12,4±0,9	19,8±1,6	59,0±2,1	8,8±3,1	27,3±3,1	6,4±1,1
	10-й	5	499,8±19,3	772,4±58,7	16,0±0,7	16,0±2,2	49,0±2,0	19,0±0,9	79,0±4,2	20,8±1,8
Контроль (в стабильных условиях)	1-й	4	—	554,2±31,7	15,4±1,1	15,5±1,1	58,6±1,6	10,5±0,9	44,2±5,4	8,5±0,9
	5-й	6	—	503,0±44,4	12,2±1,2	13,5±1,4	57,5±2,0	16,8±2,5	18,8±3,9	6,0±1,0
	10-й	6	—	531,0±33,4	12,3±1,4	10,7±5,2	62,5±1,2	14,5±2,1	55,2±5,3	11,5±1,3
«Загущенные» до опыта	—	6	538,7±55,2	—	14,7±1,2	17,6±1,3	63,8±1,6	3,9±0,6	38,9±8,1	6,8±0,8
«Незагущенные» до опыта	—	11	1484,0±95,3	—	13,3±0,7	18,9±0,9	57,7±1,1	10,1±0,7	51,5±3,5	10,2±0,6

ется относительно высокой (4—6% делящихся клеток). Возрастает число миелоидных клеток, главным образом за счет бластных форм. По-видимому, здесь же происходит миело- и лимфопоэз, но в меньшей степени.

Для дальнейших исследований особенностей кроветворения у головастиков проводились цитологические обследования краевой зоны печени животных 28-й стадии развития и старше. В общей цитограмме при этом не учитывались зрелые формы эритроцитов и их подразделения по степени гемоглобинизации цитоплазмы, что давало возможность оценивать кроветворение без учета излишних элементов крови в органе.

Обследования проводились на головастиках малоазиатской лягушки на 33-й день после выхода их из икры. Были взяты животные одной кладки, развитие которых проходило в разных условиях. Они находились на одной стадии, но резко отличались по величине. Головастики «загущенной» группы были значительно мельче, чем «незагущенной»: средний вес «загущенных» 538±55, а «незагущенных» 1484±95 *мг*.

Печеночное кроветворение в этот период выражено как у «загущенных», так и «незагущенных» животных (табл. 2). Наиболее активно проходит эритропоэз, миелопоэз выражен слабо. От общего числа клеток гепатограммы эритроидные формы составляют 25—30, лимфоидные 14—16, миелоидные 4—10 и клетки печени 45—50%. Лимфоидные клетки представлены всеми формами, включая и бластные, однако преобладают малые лимфоциты.

Межгрупповые различия в усредненной цитограмме прослеживаются по клеточным формам. У головастиков «загущенной» группы в бо́льшем числе представлены макрофаги разных типов — гистиоциты, моноцитоподобные клетки и в основном в состоянии фагоцитоза. У «незагущенной» группы животных выше процент эозинофильных гранулоцитов. При этом следует заметить, что у них миелопоэз более активен и по нейтрофильным формам и, главным образом, за счет бластных и молодых клеток.

Отмечаются межгрупповые особенности в интенсивности эритропоэза. Исходя из данных парциальных эритрограмм, индивидуальных и усредненных по каждой группе, количество молодых эритроидных предшественников — эритробластов и пронормобластов — в этот период у головастиков очень высокое. Но даже на этом уровне у «загущенной» группы головастиков процесс накопления первичных эритроидных клеток проходит несколько интенсивнее, чем у «незагущенных». Последующее вызревание клеток — переход их в базофильные, полихроматофильные и особенно оксифильные нормобласты — у «загущенной» группы животных приторможено. У них отмечается бо́льшее, чем у «незагущенных», накопление полихроматофильных нормобластов и в основном в завершающий период.

Митотическая активность молодых форм — эритробластов, пронормобластов и базофильных нормобластов — у «загущенной» группы животных выше, чем у «незагущенных» (6,1% и 2,8%, соответственно). Однако в полихроматофильных нормобластах у «незагущенных» животных она возрастала. Очень часто митозы отмечались в оксифильных нормобластах. Это явление, необычайное для млекопитающих, у амфибий распространено широко. В данном случае наблюдаются межгрупповые различия. У «незагущенных» головастиков число митозов в оксифильных нормобластах особенно высокое, что отразилось и на проценте митозов в целом по этой группе: он выше, чем у животных из «загущенной» группы. Таким образом, у «загущенных» животных более высокая митотическая активность отмечается в первичных эритроидных формах, а у «незагущенных» — в более зрелых формах.

Особенности эритропоэза у головастиков остромордой лягушки на этой же стадии развития и у аналогичных групп имели некоторые отличия (табл. 3). У животных из «загущенной» группы не было столь заметно торможение процессов вызревания нормобластов и, следовательно, не отмечалось и высокое накопление полихроматофильных форм. В парциальных эритрограммах обеих групп абсолютное число и процентное отношение практически совпадают. О некотором замедлении процесса гемоглобинизации у животных из «загущенной» группы можно судить только по очень малому числу оксифильных нормобластов. Конечно, без накопления предшествующих форм это явление также может быть связано с особенностями выхода клеток из очагов кроветворения.

Однако отличия между «загущенными» и «незагущенными» головастиками остромордой лягушки по числу первичных форм эритропоэза выражены даже в бóльшей степени, чем у малоазиатской лягушки. У животных, развивающихся в «загущенных» условиях, эритробласты и пронормобласты представлены в парциальной эритрограмме в бóльшем количестве (21%), чем у животных из «незагущенных» условий (13,8%). Выше у них и митотическая активность всех типов клеток эритроидного ряда, хотя достоверность здесь невысокая. При этом клетки в состоянии митоза среди эритробластов и пронормобластов встречались в цитограммах обеих групп головастиков очень редко. Наибольшая митотическая активность определялась у оксифильных нормобластов.

Таким образом, процесс интенсивного кроветворения у развивающихся головастиков двух видов бесхвостых амфибий проходит на фоне более высокой пролиферативной активности первичных клеточных форм эритроидного ряда у животных, находящихся в условиях высокой групповой плотности. Рассмотрение этого явления требовало постановки специальных опытов, позволяющих судить о стойкости — закрепленности —

физиологических особенностей организма при изменении условий развития животных.

Выполненные исследования показали, что при перенесении «загущенных» животных в условия низкой плотности и резком снижении метаболического фона (при ежедневной смене воды в аквариумах) происходят заметные изменения в скорости роста и развития животных, а также и в динамике эритропоэза. Они наблюдаются уже в первый день пребывания животных в новых условиях (табл. 4). Отмечены падение веса животных и стимуляция эритроидного кроветворения. Увеличилось число клеток с базофильной цитоплазмой — эритробластов, пронормобластов и особенно базофильных нормобластов. Изменение в соотношении клеток у контрольных животных в это время, по-видимому, связано с реакцией на резкие изменения условий при отсадке из аквариума головастиков опытной группы.

Период адаптации животных проходил на фоне относительно высоких показателей эритропоэза, и на пятый день парциальные эритрограммы опытных и контрольных «незагущенных» головастиков почти совпадают. На десятый день развития «загущенных» головастиков в условиях «незагущенности» отмечен очень высокий уровень эритроидной продукции как в первичных формах — эритробластах и нормобластах, так и (по частоте деления клеток) во всех типах эритроидного ряда. Заметно активизирован процесс накопления гемоглобина в нормобластах, на что указывает сокращение числа полихроматофильных и увеличение оксифильных форм нормобластов. Последнее связано также с исключительно высокой митотической активностью: около 80% всех обнаруженных оксифильных нормобластов находилось в состоянии деления.

По данным лейкоцитарной формулы, высчитанной по мазкам из печени, изменение условий развития головастиков не отразилось существенно на числе моноцитоподобных клеток и эозинофильных гранулоцитов (табл. 5). Тем не менее некоторое приближение состава крови «загущенных» животных к клеточному составу «незагущенных» наблюдается по повышению эозинофилов и уменьшению количества моноцитов.

Интересный материал получен при исследовании сильно заторможенных в развитии головастиков *R. macrocnemis* «загущенной» группы. Они отбирались в ходе опыта всегда приблизительно одного веса (500—550 *мг*) и только 28-й стадии. За 10 дней опыта подавляющее большинство животных этой группы достигло 30-й стадии и вышло из воды. Отбираемые для исследования животные казались ослабленными, угнетенными. Результаты, полученные при изучении парциальной эритрограммы этих животных, неожиданны. Они указывают на активное кроветворение, уровень которого совпадал с уровнем, наблюдающимся у животных из «незагущенной» группы. Тор-

Таблица 5

Состав крови головастиков *Rana macrocnemis* на 28-й стадии в разных условиях плотности, %

Тип клеток	«Загущенные»			«Незагущенные»
	до опыта (n=10)	на 10-й день опыта (n=6)	10 дней в условиях «незагущенности» (n=5)	с момента выхода из икры (n=11)
Лимфоциты	66,0±3,7	65,0±5,3	64,6±3,5	62,0±5,5
большой	1,3±0,5	1,7±0,4	0,6±0,1	1,3±0,5
средний	8,1±1,2	15,3±0,9	7,6±0,1	12,4±2,2
малый	56,6±3,8	48,0±4,9	56,4±4,2	48,3±4,8
Нейтрофилы	15,1±2,2	17,4±3,4	15,8±3,3	19,9±4,1
миелоцит	3,7±0,5	9,7±2,4	4,4±0,7	6,7±1,3
митамиелоцит	3,3±0,6	1,3±0,9	1,4±0,2	2,8±1,1
палочко-ядерный	3,7±0,5	2,7±0,7	2,2±0,3	5,0±0,8
сегменто-ядерный	4,4±0,7	3,7±1,6	7,8±1,4	5,4±1,2
Эозинофилы	3,4±1,2	2,0±0,7	6,4±2,9	11,2±3,0
Базофилы	1,0±0,4	0,3±0,3	1,6±1,0	2,8±0,8
Моноциты-макрофаги	14,5±2,8	15,3±3,0	11,6±1,5	4,0±0,9

Таблица 6

Цитограмма краевой зоны печени *Rana macrocnemis* в первый день выхода (30-я стадия) из воды и закончивших метаморфоз сеголеток, личиночное развитие которых проходило в условиях повышенной плотности

Клеточный состав	30-я стадия (n=17)		Сеголетки (n=9)	
	1*	2	1	2
Гепатоциты	277,0±10,2	—	520,0±2,2	—
Макрофаги и клетки РЭС	29,0±2,2	—	5,0±0,9	
Миелоидные формы	45,5±4,5	—	12,0±1,4	—
Лимфоидные формы	90,5±10,5	—	39,0±2,2	—
Эритроидные формы	158,0±8,4	—	24,0±5,0	—
Эритробласты и пронормобласты	—	11,3±1,8	—	9,3±6,5
Базофильные нормобласты	—	11,6±1,8	—	10,7±6,4
Полихроматофильные нормобласты	—	65,5±1,1	—	75,8±2,3
Оксифильные нормобласты	—	11,6±1,8	—	4,2±6,7
Отношение эритроидных клеток к общему числу клеток, %	26,5±0,2		4,0±0,1	
Отношение клеток крови к общему числу клеток, %	53,8±0,7		13,3±1,3	
Отношение эритроидных форм к лейкоформам	1,2:1		0,5:1	

* Среднее количество: 1 — на 600 клеток, 2 — на 100 клеток.

можение роста и развития проходило при стабилизации эритропоэза на относительно высоком уровне, обеспечивающем активное развитие животных, бо́льших по размерам в два раза. При этом у «заторможенных» головастиков отмечалось активное вызревание нормобластов всех типов с увеличением числа оксифильных форм и их высокой митотической активности. Эту стабилизацию процессов кроветворения можно рассматривать как проявление гомеостаза, которое поддерживается воздействием на организм экзогенной метаболической регуляции.

Оценивая результаты этих исследований, можно прийти к выводу об относительно высокой закрепленности физиологических особенностей кроветворения у животных, развитие которых проходило в условиях повышенной групповой плотности. Смена условий развития и исключение воздействия на головастиков метаболитов вызвало активную реакцию организма. Потенциальные возможности кроветворной ткани «загущенных» головастиков обеспечили активную стимуляцию эритропоэза: процессов пролиферации первичных эритроидных клеток и скорости их дифференциации, синтез гемоглобина и переход в зрелые эритроидные формы.

У животных последующих периодов развития сохраняется высокое напряжение кроветворения (табл. 6). Проходит закономерное для амфибий постепенное затухание печеночного кроветворения и замена его дефинитивным костномозговым. В первые дни метаморфоза в цитограмме краевой зоны печени сохраняется большое число первичных и вызревающих эритроидных клеток крови в целом. Наблюдается эритро- и миелопоэз. Происходит ускоренное накопление и вызревание клеток эритроидного ряда. Затухание кроветворения в печени по окончании метаморфоза заметно в цитограмме сеголеток (на 10-й день после выхода их из воды). У них резко снижено количество клеток крови и особенно эритроидного ростка и соответственно увеличено число клеток печени. В структуре эритрограммы уменьшено число первичных клеток, но по соотношению отдельных форм видно, что кроветворение происходит. В данном случае для его оценки необходим анализ клеточного состава периферической крови. По окончании метаморфоза резко сократилось и количество активных макрофагов, что должно быть связано с завершением формообразовательных процессов в печени. В составе крови изменилось соотношение отдельных клеточных форм. Преобладание на 28 и 30-й стадиях эритроидных форм сменилось у сеголеток повышенным числом лейкоцитов разных типов и особенно клеток лимфоидного ряда. Динамика этих процессов свидетельствует о нормальном развитии животных в условиях повышенной групповой плотности. Особенности кроветворения обеспечивают высокий уровень обмена растущего и развивающегося организма.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Цитологическая характеристика краевой зоны печени позволяет оценить состояние кроветворения, которое появляется в этой области только на определенной стадии развития личинок. Время формирования и продолжительность печеночного кроветворения определяется интенсивностью формообразовательных процессов на разных стадиях личиночного развития. У «загущенных» животных даже при условии резкого торможения развития и роста формирование очага печеночного кроветворения наступает относительно рано — уже в начале 28-й стадии, в период появления сформированных задних конечностей. При этом характерно, что несмотря на меньшие размеры по сравнению с животными того же возраста и стадии, но развивающихся при низкой групповой плотности, кроветворение у «загущенных» головастиков даже более активное. Особенности эритропоэза резко заторможенных животных, с другой стороны, в общем процессе дифференцированного развития популяции на фоне метаболической регуляции обеспечивают быструю мобилизацию основных механизмов ускоренного развития. Включение гормональной системы и в первую очередь щитовидной железы происходит у «загущенных» животных на фоне повышенной пролиферативной активности молодых форм эритроидного ряда.

Регулирующее влияние экзогенных метаболитов «воды скоплений» на интенсивность окислительно-восстановительных процессов в тканях личиночных форм амфибий показано. Установлена активация как аэробных, так и, особенно, анаэробных процессов тканевого метаболизма (Рункова, 1975). Имеются данные о том, что деление эритроидных предшественников ранних стадий обеспечивается в основном анаэробным гликолизом (Seno, 1964). Это позволяет связать повышенную пролиферативную активность эритробластов, пронормобластов и базофильных нормобластов у «загущенных» животных с воздействием на организм метаболического фона «воды скоплений». Скорость вызревания нормобластов (их дифференциации) обеспечивается окислительным фосфорилированием. У «загущенных» животных на 28-й стадии процессы окислительного фосфорилирования, как показано в работе Л. А. Ковальчук (см. статью в наст. сборнике), выше, чем у «незагущенных». Следует учитывать сопряженность процессов дифференциации и степени сродства гемоглобина с кислородом.

Известно, что по мере развития головастиков *Rana catesbeiana* (McCutcheon, 1936, цит. по Иржак, 1975) сродство гемоглобина к кислороду уменьшается. Кроме того, это явление отмечено и у аксолотлей во время метаморфоза, индуцированного гормоном щитовидной железы (Cahlenbeck, Bartels, 1970, цит. по Иржак, 1975). В наших исследованиях отмеченное у

«загущенных» головастиков накопление полихроматофильных форм и, особенно, заниженное число оксифильных нормобластов, возможно, связано с более высоким сродством их гемоглобина с кислородом по сравнению с «незагущенными» животными. Это явление при высокой плотности головастиков в относительно небольших объемах среды может иметь адаптивный характер к экономному использованию резервов кислорода. Разумеется этот вопрос требует специальных исследований.

Влияние групповой плотности, при которой происходит развитие животных, отражается на морфологии кроветворения и на других количественных показателях. В частности, у «загущенных» головастиков заметно выше число макрофагов и их физиологическая активность. У «незагущенных» животных в бо́льшем количестве встречаются эозинофильные гранулоциты и активнее миелопоэз в целом. Оба типа клеток у амфибий участвуют в процессах резорбции и деструкции тканей в период формообразования. Так, они сосредоточены обычно в участках регрессивных изменений кишечника и хвоста (Jordan, 1938). Надо полагать, что отмеченные различия в клеточном составе головастиков отражают определенные особенности в проявлении этих реактивных процессов. И, возможно, что при участии более выраженной макрофагальной реакции обеспечивается ускоренное развитие «загущенных» животных.

Раннее появление очагов кроветворения в краевой зоне печени и активный эритропоэз на всех последующих стадиях личиночного развития, включая и метаморфоз, доказывает, что формирование важнейших систем организма при регулирующем воздействии метаболитов в условиях «загущенности» обеспечивает их высокие функциональные возможности.

Главный вывод этой работы заключается в том, что отставание в размерах животных под влиянием повышения плотности на воздействие растворенных в воде регулирующих (в рассматриваемом случае — ингибирующих) веществ не приводит к формированию «угнетенных» животных, о чем можно было бы заключить по аналогии с млекопитающими и птицами. У высших животных отставание в росте — почти синоним угнетения, «карликовость» сеголеток, личиночное развитие которых проходит в условиях повышенной плотности, приводит к формированию не угнетенных, а вполне жизнеспособных, физиологически своеобразных животных, функция кроветворения у которых может быть развита даже лучше.

ЛИТЕРАТУРА

Заварзин А. А. Общий очерк эволюции тканей внутренней среды.— Избранные труды, т. 4. 1953.

Иржак Л. И. Гемоглобины и их свойства. М., «Наука», 1975.

Рункова Г. Г. Влияние метаболитов земноводных разной степени генетической близости на эндогенный метаболизм головастиков *Rana macrocnemis*

в зависимости от стадии их развития и концентрации метаболитов.— Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1974.

Рункова Г. Г. Опыт применения некоторых методов математического планирования в эколого-биохимических исследованиях.— Математическое планирование эксперимента в биологических исследованиях УНЦ АН СССР. Труды Ин-та экологии растений и животных, 1975, вып. 97.

Терентьев П. В. Лягушка. М., «Советская наука», 1950.

Шварц С. С. Метаболическая регуляция роста и развития животных на популяционном и организменном уровнях.— Изв. АН СССР, сер. биол., 1972, № 6.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных, ч. 1. Специфичность действия.— Экология, 1970а, № 1.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных, ч. 2. Разнообразие действия.— Экология, 1970б, № 2.

Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринский Л. Н. Энергетика метаморфизма амфибий.— Экология, 1973, № 4.

Foxon G. E. N. Blood.— Phusiologi of the amphibia. N. J. Lond., 1964.

Jordan H. E. The evolution of blood — forming tissues.— Handbook Hematologi, 1938.

Mylius I. Über die Blutbildung in der Urniere des Frosches.— Zs. Microscop. Anatom. Forsh., 1952, H. 58.

Pinner G. Über die Entwiklung der Spindelzellen sowie über die embrionale Blutbildung und die damit zusammenhängenden Organe bei *Rana esculenta*.— Oesterr. Zool. Zs., 1950, vol. 2.

Seno S. Studies on the differentiazion of erytroblast by using radio isotops.— Axta Haemat., Japan, 1964, vol. 27.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР — УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1978

О. А. ПЯСТОЛОВА

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СЛЕДСТВИЯ ГОЛОДАНИЯ ЛИЧИНОК АМФИБИЙ

Один из методов изучения экологических особенностей личинок амфибий — эксперименты по голоданию. Влияние голодания на рост и развитие личинок амфибий интересовало исследователей давно (Barfurth, 1887; Bataillon, 1891; Bohn, 1904 — цит. по Дастюг, Сукиер, 1949). Известно, что через кожу головастиков проникают различные растворенные пищевые вещества (в особенности сахар и пептоны). Непрерывное падение веса наблюдается при содержании личинок в чистой водопроводной воде. Добавление в воду яичного желтка приводит к постепенному равномерному увеличению размеров животных. Незначительное увеличение веса головастиков наблюдается при добавлении глюкозы, мочевины и масляной кислоты. Я. И. Периханянц и О. Н. Судзиловская (1936) отмечают ускорение развития личинок остромордой лягушки под влиянием органического фосфора и глюкозы.

При содержании в слабом растворе молока личинки *Rana arvalis* могут эффективно использовать питательные вещества, растворенные в воде (Шварц, 1972; Пястолова, 1974). Нами установлено, что содержащееся в воде молоко частично проходит через кишечник, о чем свидетельствует формирование экскрементов типичной для головастиков структуры белого цвета. Животные при содержании в молоке продолжают расти и развиваться.

Имеются противоречивые данные об использовании микроорганизмов в качестве корма личинками амфибий. Одни ученые утверждают, что личинки амфибий не употребляют в пищу микроорганизмы и погибают от истощения так же, как содержащиеся в чистой воде Podhradsky, Krizenesky, 1927 — Wollman, 1915; цит. по Дастюг и Сукиер, 1949; Hegner, 1923; Noble, 1931; Burke, 1933; Li, Lin, 1935; Nathan, James, 1972), другие на основании проведенных опытов приходят к заключению, что личинки амфибий способны использовать в качестве пищи простейших.

Таблица 1

Развитие личинок северных популяций *R. temporaria* и *R. arvalis* в различных условиях без добавления корма

Вид	t, °C	n	Начало опыта		Конец опыта	
			Вес 21.VII, *мг*	Вес 29.VII, *мг*	Вес 30.VII, *мг*	Сухой вес, *мг*
R. temporaria . .	18—20	20	264,45	284,75*	278,0*	18,8
	5—7	20	254,35	293,65**	257,1**	19,3
R. arvalis	18—20	30	94,7	105,8	110,3	5,7
	5—7	28	105,0	127,3	109,7	6,3

* 27, 28-я стадии развития.
** 26, 27-я стадии развития, во всех остальных случаях — 26-я.

Наши наблюдения показали, что при голодании у личинок лягушек резко изменяется вес тела, что свидетельствует о существенном изменении водного баланса организма. Специальные опыты подтвердили это предположение. Эксперименты были поставлены на личинках северных популяций *Rana arvalis* и *R. temporaria*.

В опыте были использованы личинки 26-й стадии развития [1]. Животные в течение 10 дней содержались в обычной воде из пруда без дополнительного источника корма. Сухой вес личинок, развивающихся при температуре 5—7°, был выше, чем при оптимальной температуре 18—20° (табл. 1). По-видимому, это объясняется снижением уровня обмена и более экономным расходованием резервных питательных веществ. Однако содержание животных без дополнительного корма приводит к увеличению их веса в первые дни опыта как при низкой, так и при оптимальной температуре. Следующий эксперимент включал в себя четыре варианта. Личинки содержались в прудовой воде пруда при температуре 5—7 и 18—20° С, в дождевой воде и воде с добавлением молока. Во всех вариантах опыта наблюдалась четкая закономерность — увеличение веса личинок в первые дни эксперимента (табл. 2). Полученные данные противоречат результатам, полученным Дастюг и Сукиер (1949). Нам кажется, что это можно объяснить следующим образом. Содержание без корма воспринимается личинками как сигнал к необходимости компенсировать недостаток поступающих в организм питательных веществ за счет более энергичного потребления растворенной в воде органики. О способности животных как морских, так и пресноводных усваивать растворенные органические вещества из воды известно из литературных данных (Krogh, 1931; Schlichter и др., 1973; Altig, Padgete, 1974). Это достига-

[1] Стадии развития определялись по П. В. Терентьеву (1950).

Таблица 2

Изменение веса тела личинок *R. arvalis* 26-й стадии развития в разных

Условия опыта	Вес тела в начале опыта, *мг*		Вес тела	
	30.VII	2.VIII	3.VIII	4.VIII
Озерная вода, $t=18—20°$ контроль	109,0 (20)*	194,0 (18)	—	—
Озерная вода, $t=5—7°$.	114,0 (19)	—	117 (19)	—
Озерная вода (меняется два раза в сутки) . .	116,3 (21)	—	194 (21)	—
Дождевая вода	82,0 (20)	70,7 (13)	—	78,4 (12)
Вода + молоко (25 *мг* молочного белка на 1 *л*)	85,3 (20)	167,1 (9)	—	215 (9)

* В скобках — количество животных.

ется за счет бо́льшего поглощения организмом воды (резкое увеличение веса личинок). При снижении температуры среды уровень обмена веществ снижается и тот же процесс менее выражен. При обогащении воды питательными веществами в виде молока он идет интенсивно, и вес личинок в течение недели увеличивается в три раза.

Полностью подтверждается идея, высказанная еще в начале нашего столетия Пюттером (Pütter, 1909) о политрофии — питании физически разными формами (твердыми и растворенными) органического вещества. При содержании личинок в дождевой воде, практически лишенной органических веществ, вес личинок не увеличивается. Эти данные свидетельствуют о том, что питание личинок растворенными в воде веществами не сводится к процессам осмотической регуляции[2], а является биологически активным процессом, интенсивность которого определяется содержанием в водной среде потенциальных питательных веществ. Биологическая целесообразность этого явления очевидна. К сожалению, конкретный механизм проникновения воды и растворенных в ней питательных веществ через кожу личинок пока не изучен.

Следующая серия опытов посвящена исследованию голодания при содержании личинок *R. arvalis* в «воде скоплений (табл. 3). Эти опыты включали три варианта: 1) личинки 26-й стадии развития находились в условиях высокой плотности (84 личинки в 5 *л* «воды скоплений»; 2) четыре личинки в 2 *л*

[2] Наблюдаемое в процессе голодания изменение содержания воды в тканях личинок во много раз превосходит соответствующие изменения при помещении их в гипо- и гипертонический раствор (Дастюг, Сукиер, 1949).

условиях без добавления корма

в период опыта, *мг*

5.VIII	6.VIII	7.VIII
—	—	—
—	—	144 (15)
—	264 (20)	—
—	—	—
238 (6)	—	—

«воды скоплений»; 3) 4 личинки в 2 *л* чистой воды (контроль). «Вода скоплений» использовалась после содержания в ней личинок этого же вида. Во всех вариантах опыта использованы личинки 26-й стадии развития. Средний вес личинок в начале опыта в каждом варианте был примерно одинаков. Температура воды равнялась 18—20°. Ранее было показано, что содержащиеся в «воде скоплений» метаболиты интенсифицируют обмен веществ, личинки проходят очередные стадии развития быстрее, чем в условиях нормальной плотности (Шварц, Пястолова, 1970а, б; Амстиславская, 1971, Гатиятуллина, 1975). Результаты табл. 3 полностью согласуются с данными, полученными ранее. В условиях высокой плотности часть животных погибает, а большинство достигает следующей стадии развития, но при меньших по сравнению с контролем размерах тела. Так, в первом варианте опыта средний вес личинок в конце опыта равнялся 145,6, сухой вес этих же личинок составил 6,5, а в контроле соответственно 168,5 и 9,5 *мг*. При содержании личинок по четыре в 2 *л* «воды скоплений» они, естественно, теряют в весе меньше, чем при содержании в условиях высокой плотности, и даже меньше, чем в контроле, но сухой вес их также ниже контрольных (8,5 против 9,5 *мг*).

В следующей серии экспериментов были использованы личинки остромордой лягушки, отловленные 9 сентября в водоемах Ботанического сада УНЦ АН СССР. Все животные в зависимости от стадии развития были разделены на четыре группы. В первую группу вошли личинки 26-й стадии (недифференцированные зачатки задних конечностей), во вторую — 27-й (дифференцированные, но мало подвижные задние конечности), а в третью — 28-й (хорошо развитые и подвижные задние конечности). Каждое животное находилось в отдельном сосуде. Личинки четвертой группы (28-я стадия) в отличие от первых трех групп находились в одном сосуде. Опыт продолжался один месяц (с 10 сентября по 10 октября). Естественно, что продолжительность пребывания в опыте животных, метаморфизировавших раньше, была меньше. Корм животным не давался. Температура воды составляла 18—20° С. В качестве показателя был избран вес личинок в начале и в конце опыта. Общие ре-

зультаты эксперимента отражены в табл. 4, 5. Некоторые из полученных данных хорошо соответствуют известным закономерностям, установленным при проведении других исследований. Например, сухой вес личинок после длительного периода голодания при температуре 5—10° С оказался существенно выше, чем в тех же условиях, но при температуре 18—20° С.

Наибольший интерес представляет низкий коэффициент вариации исходного веса тела животных обследованных групп (см. табл. 4) — от 10,5 до 16,1%. Известно, что вес тела даже гомотермных животных колеблется в значительных пределах: у птиц — от 2 до 19, у млекопитающих — от 10,5 до 23,4, у некоторых видов рыб в пределах одновозрастных групп — от 8,5 до 24,4% (Шварц и др., 1968). Даже если подопытные группы животных формировались за счет сопоставимых по размеру личинок, эти данные свидетельствуют о том, что в нормальном состоянии содержание воды в организме головастиков поддерживается около определенной физиологической нормы. После длительного периода голодания вес личинок снижается. Хотя коэффициент вариации в большинстве групп животных увеличился, он существенно не превышал обычного коэффициента вариации веса тела животных и практически совпадает с таковым сухого веса тела. Значит и при изменении веса тела в процессе голодания содержание воды в тканях продолжает находиться под строгим физиологическим контролем.

Хотя коэффициент корреляции между изученными признаками невысок или в первом случае приближается к статистически достоверному, эти данные можно рассматривать как доказательство существования определенной закономерности в потере воды и пластических веществ в период голодания. В опыте с личинками 27-й стадии результаты практически совпадают (см. табл. 5). Однако, когда личинки завершили метаморфоз, наблюдается иная картина: коэффициент корреляции в этих группах личинок мал, так как часть животных изымалась из опыта раньше, ввиду выхода метаморфизировавших животных на сушу. Не наблюдается четкой зависимости между исходным и конечным живым весом, нет корреляции также и между сырым весом в конце опыта и сухим весом.

Совокупность проведенных исследований показала, что регуляция содержания воды в тканях личинок амфибий находится под строгим физиологическим контролем и определяется, с одной стороны, интенсивностью обмена веществ животных (опыт по голоданию при различных температурах), а с другой — содержанием в воде питательных веществ. Отсюда можно заключить, что у личинок амфибий пюттеровское питание нельзя рассматривать как следствие постоянной смены воды в организме, оно характеризуется высокой степенью соответствия с условиями среды.

Таблица 3

Рост и развитие личинок *R. arvalis* 26-й стадии без добавления корма (начало опыта 9.VI, конец 26.VI)

Условия опыта	Первоначальный вес, *мг*				Вес в конце опыта, *мг*							
					сырой				сухой			
	n	$M \pm m$	C_v	lim	*n*	$M \pm m$	C_v	lim	*n*	$M \pm m$	C_v	lim
Вариант 1												
84 головастика в 5 *л* «воды скоплений» . .	84	241,6±1,97	1,7	248—235	76	145,6±2,61	15,0	199—186	76	6,5±0,11	19,0	10—4
Вариант 2												
Четыре головастика в 2 *л* «воды скоплений»												
за контрольный период достигшие следующей стадии	80	240,9±0,92	3,3	250—224	39	178,0±2,67	11,5	208—129	39	8,5±0,24	12,0	10—7
не достигшие следующей стадии					30	154,7	10,8	240—93	30	6,4±0,32	27,7	13—4
Вариант 3												
Четыре головастика в 2 *л* чистой воды (вода меняется ежедневно)												
за контрольный период достигшие следующей стадии	80	242,0±1,94	1,8	248—235	50	168,5±1,73	9,2	210—136	50	9,5±0,17	12,9	13—8
не достигшие следующей стадии					25	156,4	9,3	185—129	25	8,2±0,26	17,0	10—5

Таблица 4

Изменение веса тела личинок *R. arvalis* разных стадий развития

Состояние животных к концу опыта	n	Вес тела в начале опыта, *мг*		
		$M \pm m$	σ	C_v
		Вариант 1 (26-я стадия		
Метаморфоз не закончили	30	304,5±6,23	34,16	11,22
		Вариант 2 (27-я стадия		
То же	33	343,5±6,277	36,06	10,5
Метаморфизировали	16	356,87±11,37	45,5	12,75
		Вариант 3 (28-я стадия		
Метаморфоз не закончили (t=5—10°)	11	330,4±11,22	37,22	11,26
То же (t=18—20°)	9	358,3±19,26	57,58	16,1
Метаморфизировали	34	345,2±7,66	44,71	12,9

Таблица 5

Изменение веса тела личинок *R. arvalis*

Состояние животных к концу опыта	n	Исходный вес (M_1)—конечный вес (M_2)	
		$r \pm m$	$M_1 - M_2$
			Вариант 1
Метаморфоз не закончили	30	0,54±0,13	304,4—138,6
			Вариант 2
Метаморфоз завершили	16	—0,10±0,24	351—161
Метаморфоз не закончили	33	0,38±0,15	344—171
			Вариант 3
Метаморфоз завершили	34	0,24±0,16	345,2—162,8
Метаморфоз не закончили (t=18—20°)	9	0,73±0,15	358,3—191,0
Метаморфоз не закончили (t=5—10°)	11	0,64±0,18	330,4—223,4

при содержании без добавления корма

Вес тела в конце опыта, *мг*			Сухой вес тела, *мг*		
$M \pm m$	σ	C_v	$M \pm m$	σ	C_v
развития)					
138,6±5,31	29,12	21,0	6,43±0,24	1,33	20,72
развития)					
171,6±6,17	35,43	20,64	9,23±0,47	2,75	29,89
160,81±7,75	31,03	19,29	10,87±0,5	2,0	18,51
развития)					
225,0±9,77	32,37	14,49	17,8±0,64	2,15	12,08
191,0±11,52	34,57	18,09	14,8±0,88	2,64	17,9
162,8±5,75	33,8	20,76	14,9±0,45	2,64	17,67

(коэффициент корреляции)

Исходный вес (M_1) — сухой вес в конце опыта (M_2)		Сырой вес в конце опыта (M_1)— сухой вес в конце опыта (M_2)	
$r \pm m$	$M_1 - M_2$	$r \pm m$	$M_1 \pm M_2$
0,33±0,16	303—6,44	0,35±0,16	138,6—6,44
0,33±0,22	357—10,9	—0,02±0,22	161—10,9
0,37±0,15	344—9,5	0,22±0,15	171—9,5
0,18±0,16	345,2—14,9	0,24±0,16	162,8—14,9
0,46±0,26	358,3±14,8	0,62±0,20	191—14,8
0,65±0,18	330,4—17,8	0,87±0,07	223,3—17,8

ЛИТЕРАТУРА

Амстиславская Т. С. Влияние регуляторов роста и развития личинок земноводных на тканевый рост.— Экология, 1971, № 6.

Гатиятуллина Э. З. Явления гипертрофии и гиперплазии при изменении скорости роста и развития личинок амфибий. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1975.

Дастюг Г., Сукиер Ж. Личинки амфибий как биологические реагенты. М., Изд-во иностр. лит., 1949.

Периханянц Я. И., Судзиловская О. Н. О совместном действии глюкозы и ионов фосфора на рост и дифференцировку головастиков *Rana temporaria*.— Физиол. ж., 1936, т. 20, № 3.

Пястолова О. А. Новые данные о влиянии регуляторов развития на скорость регенерационного процесса личинок амфибий. — Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1974.

Терентьев П. В. Лягушка. М., «Советская наука», 1950.

Шварц С. С. Метаболическая регуляция роста и развития животных на популяционном и организменном уровнях.— Изв. АН СССР, сер. биол., 1972, № 6.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных, 1. Специфичность действия.— Экология, 1970а, № 1.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных, 2. Разнообразие действия.— Экология, 1970б, № 2.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1968, вып. 58.

Altig R., Kelly J., Padgett. Indices of feeding in anuran tadpoles as indicated by gut characteristics.— Herpetologia, 1974, vol. 30, N 2.

Burke V. Bacteria as food for vertebrates.— Science, 1933, vol. 78.

Hegner R. W. Observations and experiments on Euglenoidina in the digestive tract of frog and toad tadpoles.— Biol. Bull., 1923, vol. 45.

Krogh A. Dissolved substances as food of aquatic organism.— Biol. Rev., 1931, vol. 6.

Li J. C., Lin C. S. Studies of the "rain frog" *Kaloula borealis*, 2. The food and feeding of the embryos and adults.— Peking Nat. Hist. Bull., 1935, vol. 10.

Nathan J. M., James V. G. The role et Protozoa in the nutrition of tadpoles.— Copeia, 1972, N 14.

Noble G. K. The Biology of the Amphibia. N. Y.— London, McGraw — Hill Book Co, 1931.

Pütter A. Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt.— Gewässer. Jena, 1909.

Schlichter D., Lieder G., Schlepphege K. Im Meerwasser gelöste organische Substanzen als Nahrung für marine Organismen.— Jahresbericht, Fachgruppe Biologie Univ. Koln., 1973.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР — УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1978

Л. М. СЮЗЮМОВА

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА УСТОЙЧИВОСТЬ ЛИЧИНОК АМФИБИЙ К ЯДАМ

На личинках амфибий экспериментами нами установлено, что высокая плотность — «загущенность» — животных вызывает сложнейший морфофизиологический эффект. Накопление метаболитов, выделяемых в среду продуктов жизнедеятельности развивающихся организмов, образует тот фон, который определяет развитие популяции в целом и скорость роста и развития отдельных животных (Шварц, 1972). Различия в уровне обмена между животными, развивающимися в разных условиях плотности, наблюдаются во все периоды их личиночного развития, метаморфоза и сохраняются у сеголеток (Шварц и др., 1973; Рункова, 1974; см. статью Л. А. Ковальчук в наст. сборнике и др.). Метаболиты интенсифицируют обмен веществ и тканевый метаболизм (Рункова, 1975), снижают чувствительность животных к гипоксии (Рункова, Ковальчук, 1974), ускоряют процессы регенерации тканей (Шварц, Пястолова, 1970а, б), повышают пролиферативную активность клеток, что сопровождается увеличением их числа и размеров (см. статью Э. З. Гатиятуллиной в наст. сборнике).

Исследованиями реакции на токсические вещества мы хотели вскрыть тот комплекс физиологических особенностей, который определяет уровень токсикорезистентности у животных, развивающихся в условиях разного метаболического фона. Для изучения этого вопроса, на наш взгляд, наиболее подходят личиночные формы амфибий, поскольку именно у них эффект метаболической регуляции изучен наиболее полно. Кроме того, на них хорошо прослеживаются физиологические особенности, связанные с развитием, что важно для оценки токсикорезистентности.

Как известно, токсический эффект и устойчивость к ядам во многом определяются выбором отдельных препаратов. В данном случае взяты вещества, отличающиеся по химической природе и характеру токсического воздействия — хромат калия из группы неорганических соединений и хлорофос — известный

инсектицид фосфорорганической группы. Хромат калия обладает общетоксическим действием в основном на процессы тканевого дыхания; хлорофос — нервно-паралитический яд, действует на механизм нервного возбуждения. Это позволяло оценивать особенности реакции организма на уровне разных систем.

Цель нашего исследования — рассмотреть два вопроса:

1. Существуют ли различия в устойчивости к ядам между животными, развивающимися в условиях разной групповой (популяционной) плотности.

2. Какова роль метаболитов («воды скоплений»), чем обусловлены возможные различия в устойчивости к ядам: а) непосредственным воздействием на обмен воды скоплений; б) реакцией воды с веществом; в) физиологическими особенностями, сформированными на фоне предшествующего воздействия экзогенных метаболитов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Все исследования проводили на личиночных формах бесхвостых амфибий — на малоазиатской и остромордой лягушках и сирийской чесночнице (табл. 1). Инкубация икры проходила при комнатной температуре в 7—8 *л* водопроводной предварительно выдержанной воды. На второй-третий день после выхода из икры активных личинок рассаживали в аквариумы, в которых они развивались в условиях разной плотности. Из каждой кладки было сформировано две группы: «загущенная» и «незагущенная».

Группы «загущенных» головастиков имели сначала завышенную плотность. Из-за естественной гибели головастиков она снижалась. Создание первоначально высокой плотности приводило к большему накоплению в среде метаболитов. Поскольку вода в аквариумах не менялась, условия метаболической реакции внутри группы головастиков были относительно стабильными и непрерывными. При нормальном развитии головастиков среда имела темно-коричневый цвет и сохраняла прозрачность. Температура воды в аквариумах поддерживалась 18—20 °С.

Группы «незагущенных» головастиков формировались в тот же день, что и «загущенные». Плотность содержания и тех и других — один головастик на 1 *л* воды. В большинстве случаев головастиков рассаживали в трехлитровые стаканы по три, реже — по десять в двадцатилитровые сосуды. Вода менялась через каждые три дня. В ряде экспериментов сроки выдержки головастиков были сокращены. Из общих аквариумов «загущенных» животных пересаживали на 12—18-й день в условия «незагущенности».

Таблица 1

Характеристика исследуемого материала

Вид животного	Место и время сбора кладок икры	№ кладок	Сроки выклева	Плотность личинок в аквариуме (число личинок на 1 л воды)		pH воды в аквариуме	Дата смены воды в аквариуме	Период обследований (опытов)
				Исходная	За 15—20 дней до опыта			
Rana macrocnemis Boul.	Кабардино-Балкария, Голубые озера, апрель 1974 г.	1	8—10.IV	30	20	—	17.IV	Апрель
		2	То же	38	10	7,0—7,2	17.IV; 12.V	Июнь
R. arvalis Nilla.	Г. Свердловск, оз. Шарташ, май 1974 г.	1	6.V	12	12	7,6	Без смены	Июль
	Г. Свердловск, оз. Шарташ, 11.IV.1975 г.	1	15—17.IV	20	20	7,0—7,4	То же	Май
	Там же 14.IV. 1975 г.	2	18—21.IV	15	10		»	Май, июнь
				30	20		»	Те же
	Карьер, 15.IV. 1975 г.	5	То же	25	(?)	7,4	»	Июнь
	Там же, 15.IV.1975 г.	6	»	15	15		»	Май, июнь
Pelobates syriacus Boett.	Армения (озера), 1973 г.	1	12.IV	30	3	—	»	Октябрь, ноябрь

Таблица 2

Смертность головастиков *R. macrocnemis* в хромате калия

Дни опыта	«Загущенные»		«Незагущенные»		Температура среды, °С	Дни опыта	«Загущенные»		«Незагущенные»		Температура среды, °С
	Колич. павших	Процент кумуляции	Колич. павших	Процент кумуляции			Колич. павших	Процент кумуляции	Колич. павших	Процент кумуляции	
1	—	—	1	1,3±1,3	—	9	1	21,3±4,7	4	32,0±5,4	19,5
2	1	1,3±1,3	4	6,7±2,9	18—19	10	3	25,3±5,0	1	33,3±5,4	20,0
3	0	»	5	13,3±3,9	—	11	3	29,3±5,3	1	34,7±5,5	20,0
4	1	2,7±1,9	0	»	—	12	2	32,0±5,4	1	36,0±5,5	—
5	0	»	0	»	—	13	1	33,3±5,4	4	41,3±4,1	19,0
6	3	6,7±2,9	2	16,0±4,2	20,0	14	1	34,7±5,5	0	»	—
7	1	8,0±3,1	5	22,7±4,8	21,6	15	2	37,3±5,6	0	»	—
8	9	20,0±4,6	3	26,7±5,1	20,0	Всего	28 из 75	37,3±5,6	31 из 75	41,3±4,1	—

Токсичные вещества — хлорофос и хромат калия — на протяжении всех исследований испытывали в постоянной концентрации. Это позволяло учитывать ряд переменных факторов: групповые различия в процессе развития животных и некоторые изменения среды. Поскольку определенных данных по токсичности хлорофоса и хромата калия для головастиков нет, дозу хромата калия определяли опытным путем — установлением токсичности его для головастиков обыкновенной чесночницы (Сюзюмова, 1974). В этих опытах исследовали дозу хрома 0,025 *мг/мл,* которая могла вызвать острое отравление у всех головастиков при содержании их в этом растворе в течение двух-трех недель. Рабочая доза хлорофоса (60 *мг/л*) была выбрана по данным его токсичности для рыб и птиц (Грищенко, 1970; Кленова, 1970). Использовался 60- и 80-процентный препарат хлорофоса, имеющийся в широкой продаже. Дозировку рассчитывали по содержанию основного вещества.

В день постановки опытов формировались группы подопытных животных. В «загущенные» группы отбирали головастиков из общих аквариумов. Животных приблизительно одной величины и одной стадии развития помещали по три в трехлитровые сосуды, заполненные раствором токсического вещества (опытная группа) и отстойной водой (контрольная группа). В «незагущенные» группы входили животные тех же стадий развития, что и «загущенные», но взятые из условий «незагущенности». Их размещали также тройками в трехлитровые стаканы. В контрольной группе «незагущенных» головастиков менялась только вода. В ходе опыта ни в одной из групп вода не менялась. Наблюдения проводили в течение 15 дней. В этот период регистрировалась гибель животных, а у павших — стадия развития, вес, промеры тела и хвоста. При гибели всех животных в опытной группе ранее установленного срока в этот же день учитывалось состояние контрольной группы: стадия, вес, промеры. Эксперименты проводили только на водных стадиях, вышедшие из воды личинки 30-й стадии и сеголетки исключались из опытов. Это связано с тем, что в лабораторных условиях гибель животных 30-й стадии обычно высокая и определение ее причин требовало специальных исследований. В группах, на которых испытывалось влияние «воды скоплений», головастики при формировании опытов рассаживались в сосуды с раствором токсического вещества, приготовленного на воде, взятой из аквариума, где развивались «загущенные» личинки той же кладки, из которой использовались подопытные животные.

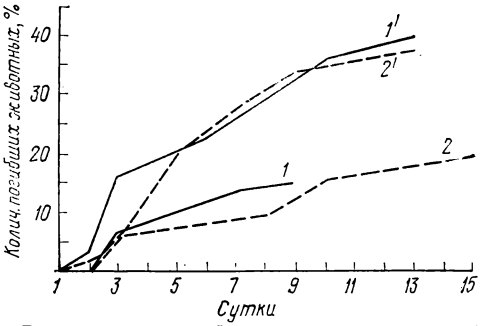
Материал обрабатывался общепринятыми стастистическими методами: высчислялись проценты кумулятивной смертности, среднее эффективное время — ET_{50} (Беленький, 1963), показатель средней скорости наступления токсического эффекта (гибели) день падежа отнесенный к единице (V).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Первые испытания хромата калия и хлорофоса в рабочих дозировках выявили достаточно четкие различия в токсичности их для головастиков, содержавшихся при повышенной и низкой групповой плотности (см. рисунок). Исследовано было 90 головастиков из «загущенных» условий и 90 из «незагущенных» (находились 15 дней в «незагущенном» состоянии). Все животные были 26—27-й стадии, резко заторможены в развитии. В «воде скоплений» находились 60 головастиков первой группы и 30 — второй. Животные из «загущенных» условий оказались более резистентными к хромату калия, чем головастики «незагущенной» группы (см. рисунок). Наличие в среде метаболитов не оказало существенного влияния на сроки и интенсивность падежа в обеих группах. Достоверность различий в устойчивости к хрому между группами по суммарным данным вариантов опытов (в «воде скоплений» и без нее) вполне убедительна ($T=3{,}3$).

Близкие, хотя и менее выраженные различия в устойчивости были получены и у головастиков малоазиатской лягушки. В эти эксперименты вошли головастики тех же стадий (26—27-й), как у чесночницы, но в период их активного развития (в конце апреля) на 17—18-й день после выхода из икры. В ходе опыта между группами устанавливаются различия в сроках и интенсивности гибели. Падеж в группе «незагущенных» животных начался с первого дня опыта (табл. 2). В течение трех дней погибло более 10% животных. «Загущенные» головастики, несмотря на меньшие размеры (средняя длина у «загущенных» 10,7±0,1, у «незагущенных» 14±0,1 *мм*), оказались в течение первой недели более резистентными, отмечены лишь единичные случаи падежа. Характерно, что высокая гибель «загущенных» животных наблюдалась только на восьмой день опыта, через сутки после повышения температуры среды в аквариумах.

Таким образом, токсический эффект хромата калия проявляется у животных из одной кладки и одних стадий развития по-разному в зависимости от предшествующих опыту условий плотности населения их в аквариумах. Животные из «загущенных» условий оказываются устойчивее к хромату, чем «незагущенные».



Влияние биогенной среды и плотности обитания на гибель головастиков сирийской чесночницы из «загущенных» (*1*, *2*) и «незагущенных» (*1'*, *2'*) условий в хромате калия. — *1*, *1'* — «вода скоплений», *2*, *2'* — отстойная вода.

Опыты с хлорофосом были расширены. Это связано не только с тем, что они позволяют оценить состояние одного из важнейших физиологических процессов — нервного возбуждения, но и весьма демонстративными признаками отравления, характерными для всех фосфорорганических соединений. Период гиперактивности выражен слабо (беспорядочные, реже длительные вращательные движения) и скоро сменяется состоянием парезов, притуплением тактильной чувствительности. В это время животные лежат на дне в боковом положении. Если приподнять таких головастиков к поверхности воды, они начинают активно двигаться, но вскоре теряют подвижность и падают на дно сосуда. Гибель их наступает через несколько часов (иногда через сутки). Такая картина отравления характерна для всех животных, независимо от сроков их гибели. Это исключало возможность отнесения гибели животных в отдаленные сроки за счет других причин. Поэтому опыты с хлорофосом были удобны для исследований токсикорезистентности разных групп животных.

Эксперименты показали, что на ранних стадиях развития (26—27-й) при относительно стабильной температуре среды имеются четкие различия в устойчивости к хлорофосу между животными, взятыми из «загущенных» и «незагущенных» условий (табл. 3). Как и в опытах с хроматом калия, группа головастиков, которая развивалась при относительно высокой плотности, проявляла бóльшую резистентность к токсическому действию хлорофоса, чем животные, предварительно содержащиеся при низкой плотности. Гибель животных из «загущенной» группы начиналась на сутки позднее «незагущенных». С таким же интервалом регистрировался и день максимальной гибели головастиков в группах (на третий день для «незагущенных» и четвертый — для «загущенных»). Несмотря на сокращенные сроки жизни и резко выраженный токсический эффект, эти различия вполне достоверны. По средней скорости наступления отравления и гибели (V) показатель t более 10. Устойчивость головастиков остромордой лягушки и малоазиатской к выбранной дозе хлорофоса в адекватных условиях одинакова. Совпали даже групповые показатели смертности. Животные более поздних стадий и старшего возраста выживают в растворе хлорофоса заметно дольше. Межгрупповые отличия в устойчивости их к яду в целом сохраняются.

На 27—28-й стадии гибель «загущенных» начиналась на 1-2 дня позднее и проходила менее интенсивно, чем у «незагущенных». Это отмечено почти во всех экспериментах у двух видов амфибий (табл. 4).

Для головастиков малоазиатской лягушки характерен очень растянутый во времени падеж и наличие резистентных, переживших двухнедельное пребывание в хлорофосе животных. Средние показатели устойчивости к яду головастиков из «за-

Таблица 3

Гибель головастиков 26-й стадии в растворе хлорофоса (при температуре 18—19° С)

Вид	Группы головастиков и дата опыта	Возраст, дни	n	Колич. павших					V (4-й день)
				1-й день	2-й день	3-й день	4-й день	5-й день	
R. macrocnemis	25.IV.1974 г. «Загущенные»	17	60	—	—	23 (38,3)	29 (48,4)	8 (13,3)**	0,275 ±0,006
R. arvalis	«Незагущенные»	17	66	—	7 (10,6)	52 (78,8)	7 (10,6)	—	0,342 ±0,002
	6.V.1975 г. «Незагущенные»	15	18	—	4 (22,2)	10 (55,5)	—*	—	0,380 ±0,008

* Температура среды ниже 15° С.
** В скобках — абсолютный процент числа павших животных в день опыта.

гущенных» групп по $ЕТ_{50}$ и скорости гибели (V) выше, чем у «незагущенных». За время опыта животные развивались, по-видимому, с одинаковой скоростью, хотя 30-й стадии «загущенные» головастики достигли раньше, и процент их выхода выше.

Содержание в среде метаболитов (опыт с «водой скопления») резко снизило токсичность хлорофоса. Динамика гибели «незагущенных» головастиков и скорости наступления у них токсического эффекта отличается от аналогичных данных обеих групп животных, которые находились в растворах без «воды скоплений». Естественно, в процессе жизнедеятельности подопытных животных проходило накопление метаболитов и в этих группах, однако при условии низкой плотности они не достигали, по-видимому, достаточной концентрации для проявления детоксицирующего эффекта.

Головастики остромордой лягушки оказались менее устойчивыми к хлорофосу. Сроки их гибели сокращены (меньше $ЕТ_{50}$) и соответственно увеличена средняя скорость наступления токсического эффекта. Правда, сопоставление скорости по данным табл. 4 не совсем правомочно, поскольку в расчет по малоазиатской лягушке вошли и пережившие опыт животные. Но даже без учета их, показатели V этих групп существенно ниже (0,085 и 0,098), чем у головастиков остромордой лягушки (0,128—0,171).

На фоне относительно высокой чувствительности межгрупповые различия у головастиков остромордой лягушки вполне

Таблица 4

Смертность головастиков

Группы головастиков и дата опыта	№ кладки	n	27—28-я Дни							
			4-й	5-й	6-й	7-й	8-й	9-й	10-й	11-й
			R. macrocnemis							
3.VI.1974 г. «Загущенные»	2	31	—	1	—	1 (—1)	(—2)	(—5)	—	—
«Незагущенные»	2	30	—	1	—	—	3	2	2 (—1)	3 (—2)
«Незагущенные» в воде скоплений	2	30	1	—	2	—	1 (—1)	—	—	—
			R. arvalis							
26.V.1975 г. «Загущенные»	2	24	—	—	6	5	7	3	2	—
	6	30	—	—	4	19	7	—	—	—
«Незагущенные»	2	30	—	6 (—2)	8 (—2)	8	—	—	—	—
	6	30	1	—	4	12	11	—	—	—
13.VI.1975 г. «Загущенные»	5 (П)	30	—	—	—	7	21	2	—	—
	5 (А)	30	(—1)	(—4)	5 (—1)	14	4	1	—	—
	5 (общее)	60	(—1)	(—4)	5 (—1)	21	25	3	—	—

Примечание. В скобках — количество выживших животных; цифра с минусом в выживших животных день падежа отнесен к ♂; (П) — приторможенные, (А) — активные.

в хлорофосе (t 18—19° С)

стадии опыта										
12-й	13-й	14-й	15-й	$\frac{\Sigma}{n}$, %	29-я стадия: Число животных, %	30-я стадия: Выход, %	Число павших, %	ET_{50} на 28-й стадии, дни	Средняя скорость гибели (V)	t (отношение «загущенные» к «незагущенным»)
				R. macrocnemis						
1	2	2	6 (—1)	13(8)/41,8	1/—	9/29,0	13/41,8	14,5/13,6÷15,4	0,038 ±0,008	2,1
2 (—1)	4 (—1)	—	1	18(6)/60,0	1/3,3	5/16,6	19/63,8	11,8/10,3÷13,5	0,063 ±0,009	
1	—	(—1)	—	5(22)/16,6	—	3/10,0	5/16,6	—	0,026 ±0,011	5,2/3,7
				R. arvalis						
—	—	—	(—1)	23/95,8	—	1/4,2	23/95,8	7,2/6,8÷7,6	0,136 ±0,007	5,3
—	—	—	—	30/100,0	—	—	30/100,0	6,8/6,5÷7,1	0,142 ±0,002	0,5
—	—	—	—	22/73,3	4/13,3	4/13,3	26/86,8	5,7/5,3÷6,7	0,171 ±0,005	5,3
—	—	—	—	28/93,3	2/6,7	—	30/100,0	6,5/6,2÷6,8	0,145 ±0,004	0,5
—	—	—	—	30/100,0	—	—	30/100,0	7,2/7,0÷7,3	0,128 ±0,001	1,6
—	—	—	—	24/80,0	—	6/20,0	24/80,0	6,5/6,2÷6,8	0,144 ±0,009	
—	—	—	—	54/90,0	—	6/10,0	54/90,0	7,0/6,8÷7,2	0,135 ±0,002	

скобках — количество животных, вышедших из воды. V и t в группах рассчитаны с учетом

Таблица 5

Изменение веса тела и показателей развития (выход, %) головастиков *R. arvalis* в растворе хлорофоса при 18—19° С (26.V.1975 г.)

Показатель	«Загущенные»		«Незагущенные»	
	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль
Кладка 2				
Вес, *мг*				
до опыта	419,2±7,9	356,0±8,9	719,8±28,8	676,2±31,0
после опыта	348,6±10,5	587,4±26,9	623,5±30,8	626,1±29,9
t	5,4	8,1	2,3	1,2
Выход, %	4,2±4,1	8,3±8,0	13,3±6,2	36,6±8,7
Кладка 6				
Вес, *мг*				
до опыта	478,9±10,9	410,4±14,5	708,8±30,3	744,9±31,6
после опыта	426,4±16,2	521,1±20,3	570,6±31,6	791,5±33,5
t	2,7	4,4	3,2	1,0
Выход, %	0	0	0	50,0±9,1

определенны. Животные из «загущенных» условий живут в хлорофосе на 1-2 дня дольше «незагущенных». У них достоверно выше $ЕТ_{50}$ и показатель *V*. Степень устойчивости майских и июньских головастиков из «загущенных» условий по кладкам 2 и обобщенным данным кладки 5 практически совпадает.

В этих экспериментах выделяются головастики из кладки 6. Межгрупповых различий у них не отмечено. После пятидневного латентного периода все животные из «загущенной» и «незагущенной» групп погибли в течение трех суток.

При рассмотрении этого случая необходимо остановиться на характеристике подопытных животных из обеих кладок (табл. 5). Снижение устойчивости можно было бы объяснить ослаблением организма головастиков, связанным с изменением питания, болезнями, обычно сопровождающимися истощением, падением веса. Между тем эти факторы в какой-то мере исключаются весовыми данными по головастикам из кладки 6 и 2 к моменту формирования опытных групп. Головастики из кладки 6 были крупнее, чем из кладки 2 (особенно в контрольной группе). Кроме того, при одинаковой направленности реакции организма на хлорофос — потере веса опытных животных, вероятно, вследствие нарушений в приеме пищи — истощение у головастиков кладки 6 не было выражено сильнее, чем у кладки 2. Правда, увеличение веса у контрольных животных кладки 2 больше, но достоверность этого невысокая. Различия между головастиками из разных кладок имелись только по

Таблица 6

Количество погибших головастиков *R. arvalis* (2.VII.1974 г., 58 дней после выхода из икры)

День опыта	Температура среды, °С	«Загущенные» (лабораторные); $n=29$	Природные ($n=45$)	День опыта	Температура среды, °С	«Загущенные» (лабораторные); $n=29$	Природные ($n=45$)
1-й	22	—	2	6-й	23	12	1
2-й	22	—	2	7-й	22	1	—
3-й	23	1	26	8-й	21	4	—
4-й	24	2	13	9-й	21	—	—
5-й	24	8	1	10-й	19	1	—

числу вышедших из воды животных. В кладке 6 и в опытной, и в контрольной «загущенной» группе 30-й стадии не достиг ни один головастик, хлорофос резко затормозил развитие и «незагущенных» животных этой кладки. Надо отметить, что для конца мая — начала июня и 38—50-дневного возраста подобное угнетение развития не совсем обычное явление. Возникает вопрос, не связаны ли эти различия в устойчивости с тем, что головастики кладки 6, хотя и находятся на 28-й стадии, но в первой ее половине, и видимо, в это время чувствительнее к токсическому воздействию и не достигают срока перехода в 30-ю стадию.

Для решения этого вопроса был поставлен специальный опыт. Из одного аквариума, где содержались «загущенные» головастики, вышедшие из кладки 5, были отобраны две группы животных на 28-й стадии: активно развивающиеся и несколько «приторможенные» (при наблюдении сверху у первых пяточные бугры видны по обе стороны от хвоста, у вторых прикрыты хвостом). Анализ результатов этих экспериментов показал, что «приторможенные» головастики обладают даже бо̀льшей резистентностью, чем активно развивающиеся. Это и следовало ожидать, исходя из большей устойчивости «загущенных» головастиков и физиологических особенностей животных в период резких системных изменений перед сменой среды обитания. У животных, находящихся в хлорофосе, закономерно и последовательно падал вес, уменьшались размеры тела и хвоста. При этом изменение размеров тела и хвоста проходило параллельно.

Исходя из этих данных, различия в устойчивости между группами «загущенных» и «незагущенных» головастиков из кладки 2 и 6 можно расценивать только как особую реакцию, связанную с разными условиями экзогенной метаболической регуляции. В первую очередь, по-видимому, они определяются разной плотностью «загущенных» групп (см. табл. 1). В этой

связи условия развития головастиков из шестой кладки нужно рассматривать как «сверхзагущенные». Изменения нормальной регуляции роста и развития могут объяснить ослабление устойчивости организма головастиков к токсическому воздействию до уровня «незагущенных» животных.

При повышении температуры среды от 20 до 24 °С на фоне снижения устойчивости к хлорофосу стирались и групповые различия между «загущенными» и «незагущенными» животными (табл. 6). Динамика смертности в группах, как и показатели средней скорости наступления токсического эффекта у «загущенных» и «незагущенных» животных в этих условиях опытов совпали.

Особо следует выделить высокую чувствительность к хлорофосу головастиков сирийской чесночницы, сильно заторможенных в развитии (см. табл. 1). Постановка этих экспериментов проводилась параллельно с исследованиями токсичности хромата калия. «Незагущенные» головастики, выдержанные предварительно в течение двух недель в условиях низкой плотности, оказались практически не чувствительными к выбранной концентрации хлорофоса. Из 78 «незагущенных» животных погиб только один головастик, тогда как из 63 «загущенных» — 35 (55,5%).

Не менее интересны и показательны данные, полученные на головастиках остромордой лягушки, которые были взяты в начале июля из пересыхающих небольших водоемов с исключительно высокой плотностью. Животные были заметно заторможены в развитии и находились на 27-й — ранней 28-й стадии. Чувствительность их к хлорофосу оказалась очень высокой. Гибель этих головастиков была заметно ускорена в сравнении с «загущенными» головастиками, развивавшимися в лабораторных условиях (см. табл. 6). Эти данные, по нашему мнению, показывают, что в условиях «сверхзагущенности» эффект, который на головастиках из кладки 6 только начинал проявляться в снижении резистентности «загущенных» головастиков до уровня животных из «незагущенной» группы, вызывает резкое ослабление физиологических механизмов устойчивости к ядам и, в частности, к хлорофосу.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Механизмы, лежащие в основе чувствительности или устойчивости организма к ядам, сложные и во многом не расшифрованы. Они связаны с природой токсического вещества и особенностями его воздействия на отдельные системы и организм в целом. Ясно, что восприимчивость к фосфорорганическим соединениям зависит от развития симпатической системы, особенностей метаболизма этих веществ в организме и комплекса физиологических и биохимических особенностей (Михельсон,

1957; Вашков, Шнейдер, 1962; Абашкина, Розенгарт, 1968, и др.). Токсичность соединений хрома (особенно шестивалентного) связана с уровнем и направленностью окислительно-восстановительных процессов, особенностями внутриклеточного метаболизма (Baetjer и др., 1955; Грушко, 1964; Эргамов, 1972, и др).

Токсичность для амфибий соединений хрома изучена слабо (Казак, 1866, цит. по Грушко, 1964). Материалы по токсичности инсектицидов довольно обширны. Для личинок ряда видов бесхвостых амфибий определен ранг токсического эффекта большой группы пестицидов, в том числе и технических препаратов из группы фосфорорганических соединений (Волкова, 1957; Mulla и др., 1966; Sanders, 1970, и др.). Они в основном выполнены в токсикологическом плане. Экологические особенности животных и влияние их на проявление токсикорезистентности в этих работах практически не рассматриваются, за исключением полевых обследований. В этом отношении рассмотренные в настоящей работе особенности реакции на токсические вещества у животных, принадлежащих к одному виду, но развивающихся в разных условиях плотности, еще раз доказывают важность учета экологических особенностей в токсикологических исследованиях.

Трудно сказать, является ли большая устойчивость к различным по своему действию токсическим веществам головастиков из «загущенных» групп прямым следствием их более высокого уровня обмена и ускоренного развития. Однако механизмы устойчивости к ядам сложные и требуют специальных исследований.

Возможно, сохранение межгрупповых различий на всех стадиях развития и на фоне возрастных изменений устойчивости (Сюзюмова, 1975) свидетельствует о наличии выработанных стойких механизмов токсико-резистентности у животных, развивающихся в условиях экзогенной метаболической регуляции. При этом метаболиты как химические реагенты могут иметь детоксирующее значение только для определенных токсических веществ, способных к окислению или нейтрализации в их присутствии. Об этом свидетельствуют результаты исследований влияния воды скоплений на токсичность хлорофоса и хромата калия у головастиков.

Снижение устойчивости к ядам в «сверхзагущенных» условиях связано с ослаблением общей резистентности организма к повреждающим факторам среды. У водных организмов, возможно, и в этом состоянии осуществляются экзогенные метаболические влияния специфического характера. Исследованиями Перлмиттера и других (Perlmitter и др., 1973) доказано выделение специфического иммунодепрессивного фактора, способствующего возникновению у рыб (голубых гурами) в состоянии «загущенности» вспышек инфекционного панкреатита.

Чрезмерное увеличение плотности животных в небольших объемах среды вызывает противоположный эффект. Это устанавливается и в опытах с хлорофосом. Снижение токсикорезистентности, по-видимому, происходит постепенно и служит одним из первых проявлений этого процесса в период, когда еще нет заметных изменений в состоянии животных — их истощения, болезней, спонтанной гибели.

Настоящее исследование еще раз подчеркивает всю важность учета внутрипопуляционных экологических особенностей, которые формируют метаболический фон среды в разных условиях популяционной плотности. Особое значение это имеет при выборе дозировок ядохимикатов, повышенные концентрации которых уже сейчас рекомендуется использовать в местах массовых скоплений насекомых. Основные положения по метаболической регуляции роста и развития были установлены в нашей лаборатории и на личинках кровососущих двукрылых (Некрасова, 1974). Это дает основание для более широкой экстраполяции выводов настоящей работы в область совершенствования методов химической борьбы.

ЛИТЕРАТУРА

Абашкина Л. Н., Розенгарт В. И. Действие фосфорорганических ингибиторов на холинэстеразы разного происхождения.— Здравоохранение Туркменистана, 1968, № 2.

Беленький М. Л. Элементы количественной оценки фармакологического эффекта. Л., «Медицина», 1963.

Вашков В. И., Шнейдер Е. В. Хлорофос. М., «Медгиз», 1962.

Волкова М. И. Эффективность действия фосфорорганических препаратов на кровососущих двукрылых — комаров и слепней.— Химия и применение фосфорорганических соединений. М., Изд-во АН СССР, 1957.

Грушко Я. М. Соединения хрома и профилактика отравлений ими. М., «Медицина», 1964.

Кленова А. А. Влияние хлорофоса и фосфамида на организм и яйца кур.— Ветеринария, 1970, № 10.

Грищенко Л. И. Патоморфологические изменения при отравлении рыб пестицидами.— Ветеринария, 1970, № 12.

Михельсон М. Я. Механизм действия антилхолинэстеразных веществ и их практическое применение.— Химия и применение фосфорорганических соединений. М., Изд-во АН СССР, 1957.

Некрасова Л. С. Влияние продуктов жизнедеятельности личинок комаров на их рост и развитие.— Докл. АН СССР, 1974, т. 218, № 1—3.

Рункова Г. Г. Влияние метаболитов земноводных разной степени генетической близости на эндогенный метаболизм в зависимости от стадии их развития и концентрации метаболитов.— Материалы отчетной сессии отдела популяционной экологии животных. Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

Рункова Г. Г. Опыт применения некоторых методов математического планирования экспериментов в биологических исследованиях.— Математическое планирование эксперимента в биологических исследованиях. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1975, вып. 97.

Рункова Г. Г., Ковальчук А. А. Стадиоспецифичность в действии метаболитов из популяций с разной плотностью на эндогенный метаболизм в гомогенатах и чувствительность интактных головастиков к гипоксии.— Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1974.

Сюзюмова Л. М. О токсичности соединений шестивалентного хрома для головастиков.— Там же.

Сюзюмова Л. М. Влияние сроков развития на устойчивость головастиков малоазиатской лягушки к хлорофосу.— Там же, 1975.

Шварц С. С. Метаболическая регуляция роста и развития животных на популяционном и организменном уровнях.— Изв. АН СССР, сер. биол., 1972, № 6.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных.— Экология, 1970а, № 1, 2.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Влияние метаболитов головастиков на скорость регенерации.— Докл. АН СССР, 1970б, т. 195, № 5.

Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринский Л. Н. Энергетика метаморфоза амфибий.— Экология, 1973, № 4.

Эргамов И. Изменения активности некоторых ферментов тканевого дыхания под влиянием разных количеств хрома.— Здравоохранение Туркменистана, 1972, № 10.

Baetjer A., Damron C., Clark I. H., Budacz V. Reaction of cromium compounds with body tissues and their constituents.— Arch. Industr. Health, 1955, vol. 12.

Mulla M. S., Keith J. O., Gunther. Persistence and biological effects of parathion residues in waterfowl habitats.— J. Econ. Ent., 1966, vol. 59.

Perlmitter A., Sarot D., Ju M. L., Filazzola R. I., Seeley R. I. The effect of crowding on the immune response of the Blue Gourami Trichogaster trichopterus to infections pancreatic necrosis (IPN) virus.— Life Sci., 1973, vol. 13.

Sanders H. O. Pesticide toxicities to tadpoles of the Western Chorus Frog Pseudacris triseriata and Fowlers Toad Bufo Woodshousii fowleri.— Copeia, 1970, N 2.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР — УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1978

Л. А. КОВАЛЬЧУК

ОСОБЕННОСТИ ОКИСЛИТЕЛЬНОГО МЕТАБОЛИЗМА В ОНТОГЕНЕЗЕ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ *ANURA, AMPHIBIA*

Изучение окислительного метаболизма земноводных при действии экологических факторов представляет в настоящее время определенный интерес. Нами этот вопрос исследовался с помощью полярографического метода. В качестве объекта исследования были использованы следующие виды: две популяции лягушки остромордой *Rana arvalis* Andrzej (г. Свердловск, г. Ивдель), травяной *R. temporaria* L. (п-ов Ямал), закавказской *R. camerani* Boul (окрестности г. Еревана), дальневосточной жерлянки *Bombina orientalis* Boul. (Супутинский заповедник, Приморский край).

Исследованиями газообмена у животных, в частности у рыб, установлен интересный факт. Оказалось, что интенсивность дыхания зависит не только от вида, возраста (размера), пола и физиологического состояния животных, но и от количества особей, содержащихся вместе (Константинов, 1971). Учитывая, что интенсивность метаболизма животных даже из одной кладки зависит от условий их содержания (Шварц, Пястолова, 1970а, б; Шварц и др., 1973), мы создали модельные популяции из личинок *R. arvalis* нормальной и повышенной плотности. Икра развивалась в 10-литровых кристаллизаторах. По окончании эмбрионального периода развития личинок помещали в аквариумы. В сосудах емкостью 20 *л* размещали 20 («нормальная» плотность популяции) и 200 («повышенная» плотность популяции) вылупившихся личинок. Развитие икры и содержание личинок на всех этапах развития в эксперименте проходили при температуре 20—24° С.

Скорость потребления кислорода головастиками регистрировали in vivo с помощью полярографа ОН-102 при рабочем напряжении 0,7 *в*. Калибровку открытого платинового электрода проводили биологическим методом по Чансу (Франк, Кондрашова, 1973). Увеличение объема, незначительное изменение конструкции ячейки позволили проводить исследования объектов в условиях, близких к физиологическим. Соответст-

венно, замер окислительного обмена проводился при относительном покое организма. Использование кислородного датчика дало возможность замерять и уровень PO_2 в среде, где развиваются личинки амфибий.

Известно, что одним из важных источников энергии являются процессы биологического окисления и образования макроэргических соединений в дыхательной цепи. В интактном организме осуществляется регулируемое динамическое равновесие между фосфорилирующим и свободным дыханием (Маслов, Ивашкина, 1964). Нами предпринята попытка оценить изменение соотношения двух путей дыхания: свободного и фосфорилирующего окисления в организме амфибий с помощью полярографического метода. Метод основан на избирательной способности амитала ингибировать фосфорилирующее окисление (Ernster и др., 1955; Ernster, 1956). После регистрации интенсивности дыхания головастика инкубировали в водном растворе амитала натрия (0,2 *мг/мл*) в течение 7 *мин*. Предварительными опытами было установлено, что к этому моменту торможение дыхания амиталом достигало максимума. Личинку вновь помещали в ячейку с водной средой и снимали показания по потреблению кислорода. Устойчивость дыхания к тормозящему действию амитала тем выше, чем сильнее активность свободного окисления. Разница в объеме дыхания личинок до воздействия амиталом и после инкубации с амиталом расценивается нами как фосфорилирующее дыхание.

Стадии развития личинок амфибий определяли по упрощенной классификации П. В. Терентьева (1950). Результаты обработаны на ЭВМ «Проминь».

Развитие личинок амфибий обусловливается рядом факторов внешней среды (в том числе и кислородным режимом). Литературные данные о диапазоне содержания кислорода, необходимого для поддержания нормального развития икры и головастиков, фрагментарны (Shield, Bentley, 1973).

Исследования содержания кислорода в водной среде развивающихся личинок земноводных показали, что в модельных популяциях интервал благоприятного кислородного режима выдержан (табл. 1, 2). Так, в экспериментальных популяциях устанавливался следующий кислородный режим: для травяной лягушки при развитии икры 5,2±0,2, в период личиночного развития 4,6±0,2 *мг/л*. Содержание кислорода в воде при развитии икры у дальневосточной жерлянки 6,6±0,5, а у остромордой лягушки 5,2±0,1 *мг/л*. Нами установлено, что кислородный режим в водной среде дальневосточной жерлянки при повышенной плотности содержания составляет 5,3±0,3 *мг/л*. У остромордой лягушки в период личиночного развития (повышенная плотность популяции) концентрация кислорода в аквариуме сохранялась в пределах 6,0—5,4. В условиях «нормальной» плотности популяции развитие личинок остро-

Таблица 1

Содержание кислорода в водной среде модельных популяций личинок амфибий (t=24° С), *мг/л*

Период развития популяций	Содержание кислорода	
	$M \pm m$	lim
Rana arvalis		
Развитие икры . .	5,2±0,1	5,3—5,1
Личиночный период		
нормальная плотность . .	5,7±0,1	5,8—5,6
повышенная плотность . .	5,7±0,3	6,0—5,4
R. temporaria		
Развитие икры . .	5,2±0,2	5,4—5,0
Личиночный период (повышенная плотность)	4,6±0,2	4,8—4,4
Bombina orientalis		
Развитие икры . .	6,6±0,5	7,1—6,1
Личиночный период (повышенная плотность) .	5,3±0,3	5,6—5,0

мордой лягушки проходило при концентрации кислорода в водной среде 5,7±0,1 *мг/л*. Условия кислородного режима у личинок, независимо от плотности популяции, практически едины (t=1,4).

Материалы, представленные в табл. 2, показывают критическое содержание кислорода в водной среде, при котором потребление кислорода личинками остается на уровне стандартного обмена. Показатели критической концентрации кислорода для всех исследованных нами животных соответствуют диапазону кислородного режима наших экспериментальных аквариумов. Эти данные свидетельствуют об отсутствии гипоксических условий в наших модельных популяциях. Как в естественных, так и модельных популяциях у личинок бесхвостых амфибий различия в величине критической концентрации кислорода статистически несущественны ($t_{1-6}=1{,}5<t_{ст}$). Это позволяет думать, что установленный в данных модельных популяциях кислородный режим соответствует диапазону кислородного режима естественных водоемов.

Результаты исследований особенностей дыхания личинок четырех видов амфибий представлены в табл. 3 и 4. Уровень потребления кислорода у изученных нами видов понижается с 25 до 29-й стадии развития ($t_{1-4}>t_{ст}$). В период метаморфического климакса (29—31-я стадии) интенсивность потребления O_2 повышается достоверно ($t_{4-5}>t_{ст}$), за исключением *R. camerani*, у которых достоверное увеличение интенсивности дыхания наблюдается позднее ($t_{5-6}>t_{ст}$). Данные соответствуют закономерности, установленной ранее на *R. temporaria* (Locker, Weich, 1969) при изучении дыхания мышцы манометрическим методом на аппарате Варбург. Это свидетельствует о том, что морфогенетические реакции требуют не меньших затрат энергии, чем поддержание нормальной жизнедеятельности (Шварц и др., 1973). Начало метаморфоза совпадает с повышенным уровнем обмена, на что указывают и другие исследователи (Gayda,

Таблица 2

Критическая и пороговая концентрации кислорода для земноводных в период личиночного развития (t=24° С) мг/л

Вид	Критическая концентрация кислорода		Пороговая концентрация кислорода	
	$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim
Модельные популяции				
Rana arvalis (повышенная плотность популяции — 10 *л*/1*л* воды)	4,8±0,2	5,0—4,6	2,4±0,2	2,6—2,2
R. arvalis (нормальная плотность популяции — 1 *л*/1*л* воды)	4,6±0,2	4,8—4,4	2,9±0,1	3,0—2,8
R. temporaria (повышенная плотность)	4,2±0	—	3,1±0,1	3,0—3,2
R. camerani (повышенная плотность популяции)	4,3±0,1	4,4—4,2	2,9±0,1	3,0—2,8
Bombina orientalis (повышенная плотность популяции)	4,7±0,1	4,8—4,6	3,7±0,2	3,9—3,5
Природные популяции				
R. arvalis (г. Свердловск)	5,2±0,2	5,4—5,0	2,7±0,1	2,8—2,6
R. arvalis (г. Ивдель)	5,5±5,2	5,8±5,2	3,0±0,1	3,1—2,9

1921 — цит. по Shapiro, 1948; Abelin, Scheinfinkel, 1928; Wills, 1936; Locker, Weich, 1969; Funkheuser, Foster, 1970). Такая зависимость проявляется у всех обследованных нами видов и при содержании их в условиях различной плотности (табл. 5).

Сопоставление данных табл. 3 и 4 свидетельствует о том, что изменение уровня обмена в процессе метаморфоза не является прямым следствием изменения размеров животных. Так, размеры жерлянок, завершающих метаморфоз, примерно соответствуют размерам личинок на 25-й стадии развития, но потребление кислорода почти вдвое выше. У других видов эта зависимость маскируется другими факторами (в частности, вероятным повышением уровня обмена при увеличении скорости

Таблица 3

Потребление кислорода у бесхвостых амфибий на разных

Показатель	Стадия				
	25-я	26-я	27-я	28-я	29-я
	1	2	3	4	5
					R. temporaria
I	51	29	20	19	30
II	0,09±0,003	0,2±0,009	0,29±0,01	0,3±0,015	0,24±0,02
III	0,4±0,02	0,12±0,009	0,11±0,08	0,1±0,01	0,21±0,04
					R. arvalis
I	8	10	10	13	10
II	0,06±0,001	0,14±0,02	0,2±0,017	0,26±0,06	0,24±0,06
III	0,34±0,003	0,15±0,016	0,11±0,03	0,13±0,009	0,17±0,01
					R. camerani
I	—	18	10	10	10
II	—	0,19±0,005	0,29±0,02	0,52±0,009	0,49±0,007
III	—	0,19±0,014	0,16±0,07	0,16±0,003	0,17±0,11
					Bombina orientalis
I	25	29	24	23	21
II	0,11±0,001	0,22±0,003	0,25±0,001	0,3±0,017	0,16±0,008
III	0,23±0,007	0,11±0,02	0,07±0,01	0,16±0,01	0,3±0,02

Примечание. I — количество животных; II — вес животных, *г*; III — количе-

Таблица 4

Амиталчувствительное дыхание в онтогенезе бесхвостых амфибий

Вид	Стадия				
	25-я	26-я	27-я	28-я	29-я
	1	2	3	4	5
R. arvalis (г. Свердловск) . . .	41±2,9	24±3,1	24±2,8	25±0,7	36±4,0
R. temporaria (п-ов Ямал)	42±2,7	33±2,9	25±4,2	25±4,0	40±3,0
R. camerani	49±0,9	35±2,0	30±1,1	25±1,0	38±2,1
Bombina orientalis . . .	36±4,1	33±2,0	32±2,0	32±1,0	43±4,0

развития) и требует специального анализа. Интересные данные дает сравнение потребления кислорода личинками *R. arvalis*, развивающимися в условиях разной плотности. При содержании их в условиях нормальной плотности переход от 29 к 30-й стадии развития сопровождается незначительным снижением веса, но почти двукратным увеличением потребления кислорода. При повышенной плотности популяции, ведущей к резкому

стадиях развития (10 головастиков в 1 *л* воды)

развития		Критерий достоверности различий между стадиями							
30-я	31-я	25 и 26-й	26 и 27-й	27 и 28-й	28 и 29-й	29 и 30-й	30 и 31-й	25 и 31-й	25 и 28-й
6	7								
(п-ов Ямал)									
19	18	—	—	—	—	—	—	—	—
0,12±0,01	0,07±0,004	11,6	9,0	0,6	2,4	5,5	5,0	—	—
0,22±0,04	0,3±0,03	14,0	0,1	0,1	2,8	0,2	1,6	2,8	15,0
(г. Ивдель)									
10	13	—	—	—	—	—	—	—	—
0,17±0,002	0,16±0,001	4,0	2,3	1,0	0,3	7,0	5,0	—	—
0,18±0,01	0,2±0,004	3,8	1,2	0,7	3,1	1,0	3,6	2,8	22,0
(г. Ереван)									
18	14	—	—	—	—	—	—	—	—
0,43±0,02	0,38±0,03	—	4,8	10,5	3,0	3,0	1,4	—	—
0,21±0,003	0,22±0,006	—	0,4	0	1,0	4,0	1,5	—	—
(Супутинский заповедник)									
20	30	—	—	—	—	—	—	—	—
0,1±0,002	0,09±0,05	36,7	10,0	2,9	7,4	7,5	0,2	—	—
0,39±0,04	0,4±0,02	4,0	2,0	6,4	7,0	2,0	0,2	8,1	5,8

ство потребленного кислорода, *мг/л·час*.

(10 головастиков в 1 *л* воды, % к общему дыханию)

развития		Критерий достоверности различий между стадиями						
30-я	31-я	25 и 26-й	26 и 27-й	27 и 28-й	28 и 29-й	29 и 30-й	30 и 31-й	28 и 31-й
6	7							
37±3,3	52±4,6	5,9	0	0,3	2,7	0,2	2,6	5,7
42±2,2	45±3,1	2,3	1,6	0	3,0	0,5	0,8	4,0
43±1,1	43±1,0	6,4	2,2	3,4	5,6	2,1	0	12,9
49±6,0	50±6,0	0,7	0,4	0	2,7	0,8	0,1	6,9

ускорению метаморфического климакса (Шварц и др., 1973), переход с 29 на 30-ю стадию развития не сопровождается увеличением потребления кислорода. Эти данные приобретают особый интерес при совокупном анализе. В течение всего периода личиночного развития удельный метаболизм в «загущенных» популяциях выше, чем в нормальных. И лишь по завершению метаморфоза наблюдается обратная картина. Сходные

Таблица 5

Динамика потребления кислорода и амиталчувствительное дыхание у *R. arvalis* на разных стадиях развития (г. Свердловск)

Условия содержания головастиков	Показатель	Стадия развития						
		25-я	26-я	27-я	28-я	29-я	30-я	31-я
Один головастик в 1 *л* воды	I	20	22	29	23	20	20	20
	II	0,14±0,009	0,3±0,003	0,4±0,02	0,5±0,005	0,3±0,03	0,28±0,03	0,27±0,009
	III	0,24±0,01	0,16±0,02	0,12±0,01	0,08±0,01	0,16±0,02	0,28±0,04	0,29±0,008
	IV	56±2,5	41±2,1	35±5,4	35±5,0	24±5,4	31±7,0	31±1,4
10 головастиков в 1 *л* воды	I	28	29	29	24	18	21	18
	II	0,06±0,003	0,16±0,002	0,2±0,09	0,22±0,01	0,18±0,001	0,17±0,006	0,14±0,009
	III	0,3±0,014	0,25±0,025	0,2±0,018	0,19±0,02	0,2±0,014	0,21±0,015	0,22±0,017
	IV	41±2,9	24±3,1	24±2,8	25±3,7	36±4,0	37±3,3	52±4,6

Примечание. I — количество исследованных животных; II — вес животных, *г*; III — количество потребленного кислорода, *мг/л·час*; IV — амиталчувствительное дыхание, %.

Таблица 6

Линейный коэффициент корреляции *r* между потреблением кислорода и весом тела (r_1), амиталчувствительным дыханием и весом тела животных (r_2) в пределах стадии развития бесхвостых амфибий

Стадия развития	*R. arvalis*		*R. temporaria*		*R. camerani*		*Bombina orientalis*	
	r_1	r_2	r_1	r_2	r_1	r_2	r_1	r_2
5-й день	0,6*	—0,3					—0,3	0,1
10-й день			—0,6	—0,2			—0,2	0,2
20-й день	—0,5	—0,2			—0,2	0,3		
25-я	0,12	0,06	—0,34	0,15	—0,2	0,3	0,01	0,2
26-я	—0,03	0,5	—0,5	0,2	—0,8	0,2	0,3	0,1
27-я	—0,01	0,07	—0,05	0,3	0,1	0,2	—0,4	—0,3
28-я	—0,7	—0,3	—0,6	0,13	—0,3	—0,03	—0,5	0,1
29-я	—0,4	—0,7	—0,7	—0,5	0,5	—0,2	—0,7	0,2
30-я	0,05	—0,06	—0,4	—0,7	—0,2	—0,4	—0,2	0,6
31-я	—0,3	—0,05	—0,13	—0,21	0,02	—0,4	—0,5	—0,4

* Подчеркнуты значимые коэффициенты корреляции.

зависимости были установлены при изучении амиталчувствительного дыхания амфибий (см. табл. 5).

Анализ полученных данных по динамике амиталчувствительного дыхания у личинок амфибий на всех этапах развития свидетельствует о наличии некоторых особенностей саморегуляции энергетического обмена в онтогенезе *Anura*. На первых этапах развития личинок уровень свободного окисления выше фосфорилирующего дыхания. Видимо, во многих случаях свободное окисление служит поставщиком энергии для восстановительных синтезов клетки (Ernster, Lindberg, 1958; Clerici и др., 1960; Скулачев, 1962). Высказывается предположение о том, что в быстрорастущих тканях окисление слабо сопряжено с фосфорилированием, в них преобладают процессы свободного окисления, обеспечивающие растущие ткани необходимыми для биосинтезов метаболитами (Махинько, Щегольков, 1973). На 29-й стадии развития в начале метаморфоза объем амиталчувствительного дыхания увеличивается у всех исследованных нами видов ($t_{4-5} > t_{ст}$). К окончанию метаморфоза образование фосфорных макроэргических соединений в дыхательной цепи возрастает. Метаморфоз состоит из процессов развития дефинитивных органов и процессов разрушения и ликвидации жабр и хвоста (деструктивных). Промежуточное положение занимают процессы перестройки кишечника, где деструктивные процессы комбинируются с конструктивными (Алешин, 1935). Период метаморфоза ограничен во времени. На ключевом этапе качественных изменений в организме животного повышаются потребности в макроэргах, в интенсификацию обменных процессов включаются потенциальные возможности энергосистемы клетки. Повышение объема амиталчувствительного дыхания в период морфологического климакса можно, вероятно, рассматривать как приспособительное свойство. Животные, завершившие метаморфоз, имеют объем амиталчувствительного дыхания выше, чем на начальных этапах развития ($t_{4-7} > t_{ст}$).

В экологических работах (Шварц, Пястолова, 1970а, б) сопровождающихся изучением газообмена завершивших метаморфоз сеголеток (Шварц и др., 1973), показано, что повышение плотности экспериментальной популяции (С. Роус, Ф. Роус, 1964) приводит к изменению их скорости роста и развития. Установленное нами повышение интенсивности дыхания в «загущенной» плотности популяции имеет важное экологическое значение и совпадает не только с экологическими данными и изменениями пролиферативной активности клеток (Амстиславская, 1971), размеров клеток (Гатиятуллина, 1975). Наши данные показывают также, что завершение метаморфоза сопровождается не только изменением интенсивности дыхания, но и соотношением свободного и фосфорилирующего дыхания. В эксперименте объем амиталчувствительного дыхания составляет у сеголеток, выросших из головастиков «загущенных по-

пуляций», 52% от общего дыхания. Объем амиталчувствительного дыхания у сеголеток остромордой лягушки из популяции нормальной плотности равен 31%. Экологические особенности среды обитания способствуют закреплению в процессе адаптации новых структурно-функциональных свойств животного организма. Условия популяционной плотности, по-видимому, могут определять особенности метаболизма, осуществлять регуляцию потенциальных возможностей энергосистемы всего развивающегося организма. Эти данные позволяют подойти к решению вопроса об энергетической стоимости морфогенетической реакции.

В своей монографии Л. С. Барт и Л. Дж. Барт (Barth, Barth, 1954) рассматривают энергетику развития, однако ясного решения этого вопроса они не дают. Они считают, что «потребность в энергии для дифференциации клетки личиночного организма в специализированную клетку закончившего метаморфоз животного очень мала и ее трудно отделить от той части, которая нужна для поддержания клеткой структуры, деления, синтеза неспецифичной протоплазмы и т. п. Не исключена вероятность, что специфические протеины образуются не из аминокислот (это требует добавочной энергии для образования пептидных связей), а из предшественников — протеиногенов, которые есть в каждой клетке и образуются в периоды повышенного поступления в клетку энергетических резервов. Если это так, то образование специфических клеток практически не должно сопровождаться повышением затрат энергии» (стр. 24). Расчеты Л. С. Барта и Л. Дж. Барта, проведенные на основе опытов с личинками амфибий, показали, что энергия, необходимая для поддержания жизнедеятельности организма, примерно в шесть раз превышает энергию дифференциации. В позднейших сводках вопрос об энергетике метаморфоза по существу обходится (Berill, 1961; Waddington, 1967; Siewing, 1969; Токин, 1970; Jenkin, 1970; Бодемор, 1971). Между тем он может иметь решающее значение для понимания многих явлений онтогенеза (Шварц и др., 1973).

Исследования, проведенные в нашей лаборатории (Шварц и др., 1973), свидетельствуют о самостоятельном значении процессов морфогенеза как процессов, требующих больших энергетических затрат. Применяемая нами методика позволяет в значительной степени уточнить этот вывод. Для того, чтобы иметь возможность использовать наши данные для решения указанного вопроса, важно оценить значение размеров развивающихся личинок, определяющих уровень их обмена. Эта же проблема стояла и перед другими авторами (Rubner, 1883; Groebbels, 1922; Helff, 1926; Abelin, Scheinfinkel, 1928; Wills, 1936; Lehmann, 1945; Brachet, 1947; Fletcher, Myant, 1959; Locker, Weich, 1969).

Отмечаемое повышенное потребление кислорода в период

метаморфического климакса могло быть связано с неизбежным падением веса животных. Для решения вопроса о соотношении веса тела с интенсивностью обмена веществ мы провели дополнительные исследования. Изучалась интенсивность окислительного метаболизма на каждой стадии развития животных в корреляции с весом тела головастиков в пределах данной стадии. С этой целью были определены коэффициенты корреляции r между потреблением кислорода и весом тела, объемом амиталчувствительного дыхания и весом тела у личинок амфибий на каждом этапе развития (табл. 6). Лишь в редких случаях наблюдается зависимость интенсивности метаболизма от размеров тела особей на одной стадии развития. Так, у представителей *R. arvalis* (повышенная плотность популяции) коэффициенты корреляции между потреблением O_2 и весом тела значимы на 5-й и 20-й день и на 28-й стадии развития. Корреляция между объемом амиталчувствительного дыхания и весом тела достоверна лишь на 29-й стадии развития. Достоверной корреляции не наблюдается у личинок *R. camerani* на всех стадиях между объемом амиталчувствительного дыхания и ростом животного. Коэффициент корреляции, значимый лишь на 26-й стадии развития, указывает на наличие обратной зависимости между интенсивностью дыхания и весом тела головастиков. У *R. temporaria* отмечена зависимость потребления кислорода от веса тела на пяти стадиях развития из восьми и амиталчувствительного дыхания от размеров тела в двух случаях. Незначимость коэффициентов корреляции между весом тела и амиталчувствительным дыханием на всех стадиях развития (исключение — 30-я стадия) показана у личинок *Bombina orientalis*. Зависимость интенсивности метаболизма от роста особей достоверна лишь на 29-й стадии развития ($r=-0{,}7$). Естественно, это не опровергает твердо установленное правило, согласно которому интенсивность обмена веществ животных обратно пропорциональна их размеру. Не случайно почти все коэффициенты корреляции имеют отрицательный знак. Однако в данном случае проявляется иная закономерность. Мы не имели возможности проследить за изменением интенсивности обмена в процессе роста каждого отдельного головастика, поэтому сравнивали головастиков разных размеров. Изменение интенсивности метаболизма головастиков разных стадий развития отражают прежде всего закономерности развития, процесс морфогенеза требует затрат энергии, сопоставимых с затратами энергии на рост (см. табл. 3—6).

Результаты регрессивного анализа по соотношению потребления кислорода и веса тела, корреляции амиталчувствительного дыхания и веса тела в пределах стадии развития амфибий четырех видов записаны уравнением линейной регрессии $y=ax+b$ и представлены в виде графиков указанных зависимостей (рис. 1 и 2).

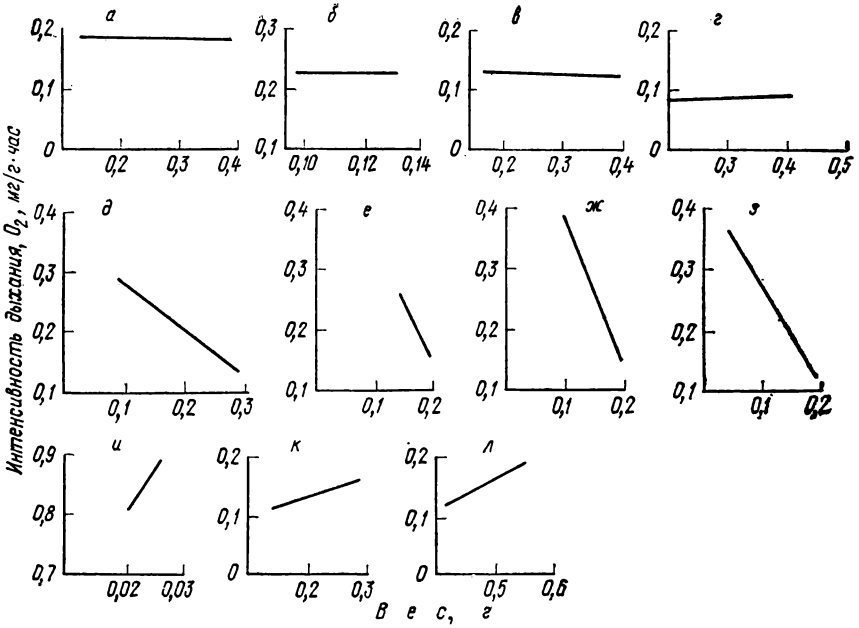


Рис. 1. Зависимость между интенсивностью дыхания и весом тела личинок амфибий на разных стадиях развития (*а* — *г* — связи нет, *д* — *з* отрицательная, *и* — *л* — положительная связь).

а — *R. arvalis* (27-я стадия); *б* — *Bombina orientalis* (25-я стадия); *в* — *R. camerani* (27-я стадия); *г* — *R. temporaria* (27-я стадия); *д* — *R. arvalis* (28-я стадия); *е* — *R. camerani* (26-я стадия); *ж* — *Bombina orientalis* (5 суток); *з* — *R. temporaria* (25-я стадия); *и* — *R. arvalis* (5 суток); *к* — *Bombina orientalis* (26-я стадия); *л* — *R. camerani* (29-я стадия).

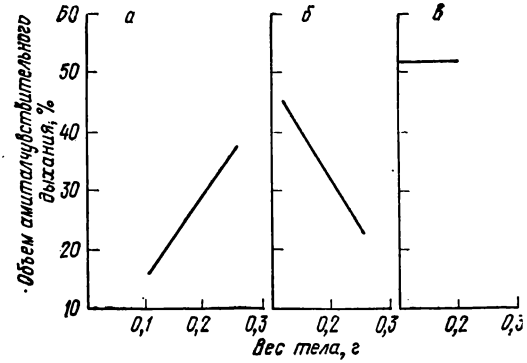


Рис. 2. Зависимость между амиталчувствительным дыханием и весом тела *R. arvalis* из экспериментальных популяций повышенной плотности.

а — 26-я, *б* — 29-я, *в* — 31-я стадии развития.

При анализе этих графиков мы выявили противоречивость в зависимости интенсивности дыхания от веса тела. На отдельных стадиях развития связь этих показателей отсутствует. Значит, снижение интенсивности дыхания при увеличении размеров животного полностью компенсируется повышенными затратами энергии при быстром росте. В других случаях наблюдается ожидаемое снижение уровня обмена. Иногда увеличение размеров тела связано с повышением интенсивности обмена. Аналогичные противоречия проявляются и при анализе динамики амиталчувствительного дыхания в корреляции с весом тела в пределах единой стадии развития у всех исследованных нами видов амфибий.

ЛИТЕРАТУРА

Алешин Б. В. Исследования по метаморфозу амфибий.— Биол. ж., 1935, т. 4, № 3.

Амстиславская Т. С. Влияние регуляторов роста и развития личинок земноводных на тканевый рост.— Экология, 1971, № 6.

Бодемор С. Современная эмбриология. М., «Мир», 1971.

Гатиятуллина Э. З. Явление гипертрофии и гиперплазии при изменении скорости роста и развития личиной амфибий. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1975.

Константинов А. С. Групповой эффект в дыхании личинок *Chironomus dorsalis*.— Гидробиологический ж., 1971, т. 7, № 5.

Маслов С. П., Ивашкина И. Н. Исследование соотношения свободного и фосфорилирующего дыхания in vivo с помощью амитала.— Вопр. мед. химии, 1964, т. 10, вып. 1.

Махинько В. И., Щегольков В. Н. Окислительное фосфорилирование в митохондриях печени в онтогенезе у уток.— Биохимическая эволюция. Л., «Наука», 1973.

Роус С., Роус Ф. Механизм биологической конкуренции. М., «Мир», 1964.

Скулачев В. П. Соотношение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи. М., Изд-во АН СССР, 1962.

Терентьев П. В. Лягушка. М., «Советская наука», 1950.

Токин Б. П. Общая эмбриология. М., «Высшая школа», 1970.

Франк Г. М., Кондрашова М. Н. Руководство по изучению биологического окисления полярографическим методом. М., «Наука», 1973.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных, ч. 1. Специфичность действия.— Экология, 1970а, № 1.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных, ч. 2. Разнообразие действия.— Экология, 1970б, № 2.

Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринский Л. Н. Энергетика метаморфоза амфибий.— Экология, 1973, № 4.

Abelin J., Scheinfinkel N. Gaswechsel und Metamorphose von Amphibienlarven nach Verfütterung von Schilddrüse oder von jodhaitigen Substanzen.— Pflüger's Archiv, 1928, Bd 198.

Barth L. C., Barth L. J. The energetics of development Columb. Univ. Press. N. Y., 1954.

Berill N. J. Growth.— Development and Pattern. Erecman a. Co, London, 1961.

Brachet J. Embryologie Chimique. Paris, Masson et Cie., 1947.

Clerici E., Guidotti G., Sambo G., Bazzano E. Oxidative phosphorylation and amino acid incorporation into protein in regenerating rat liver.— Proc. Soc. Exptl. Biol. Med., 1960, vol. 105.

Ernster L. Organization of mitochondrial DPN — linked systems, 2. Regulation of alternative electron transfer patways.— Exptl Cell. Res., 1956, vol. 10.

Ernster L., Lindberg O. Animal mitochondria — Physiol. Rev., 1958, vol. 20.

Ernster L., Löw H., Lindberg O. The action of 5-ethyl—5—isoamilbarbiturate (animal) on the oxidation of reduced diphosphoryridine nucleotide (DPNH) in rat liver mitochondria.— Acta. Chem. Scand., 1955, vol. 9

Fletcher B. K., Myant N. B. Oxygen consumption of tadpoles during metamorphosis.— J. Physiol., London, 1959, vol. 145.

Funkheuser A., Foster S. Oxygen uptake and thyroid activity in *Hyla regilla tadpoles*.— Herpetologia, 1970, vol. 26, N 3.

Groebbels F. Der Einfluss unzureichender Erhährung und Schilddrüsefütterung auf den Sauerstoffverbrauch von Larven von *Rana temporaria* Zeitschr.— Biologie, 1922, Bd 75.

Helff O. The oxygen consumption of tadpoles undergoing precocious metamorphosis following treatment with thyroid and di— iodtyrosine.— J. exper. Zool., 1926, vol. 45.

Jenkin P. M. Control of Growth and Metamorphosis. Oxford, Pergamon Press. 1970.

Lehmann F. E. Einführung in die physiologische Embryologie. Birkhäuser, Basel, 1945.

Locker A., Weich P. Beziehungen zwischen Sauerstoffverbrauch, Wachstum und Körpergröbe während der Larvenentwicklung und Metamorphose von *Rana temporaria*.— Biol. Zbl., 1969, Bd 88.

Rubner M. Über den Einflub der Körpergrobe auf Stoff — und Kraftwechsel.— L. Biol., 1883, vol. 19.

Shapiro H. Heat production of different cells.— Tabul. Biol., 1948, vol. 19, N 3.

Shield J. W., Bentley P. T. Respiration of some urodele and anuren amphibia. J. In Water, role of the skin and gills.— Comp. Biochem, Physiol., 1973, vol. 46, N 1.

Siewing R. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere. Hamburg, Verl. P. Parey, 1969.

Waddington C. H. Principles of Development and differentiation N.Y., Macmillan Co, 1967.

Wills J. A. The respiratory rate of developing amphibia with special reference to new differentiation.— J. Exper. Zool., 1936, vol. 73.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР — УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1978

Т. М. СОКОЛОВА, Л. Н. ДОБРИНСКИЙ

ДИНАМИКА ГАЗООБМЕНА У СТРОЙНОЙ ЗМЕЕГОЛОВКИ *OPHISOPS ELEGANS*

Поддержание энергетического баланса организма является основой адаптации (Калабухов, 1946). Пойкилотермные животные в неблагоприятных условиях среды поддерживают энергетический баланс за счет снижения уровня обмена веществ; высшие позвоночные — путем активного преодоления экстремальных условий, что связано с повышением энергозатрат. Отличительные особенности пойкилотермных и гомойотермных животных определили их роль в биогеоценозах. Этим обусловливается важность детального изучения динамики энергозатрат животных разных классов. Если интенсивность дыхательного обмена гомойотермных исследована подробно, то биоэнергетика пойкилотермных менее изучена. Особенно это справедливо в отношении рептилий. В ряде работ рассматриваются различные аспекты биоэнергетики представителей данного класса. (Dawson, Bartholomev, 1956; Batholomev и др., 1965; Johnson, 1966; Vinegar и др., 1970; Huggins и др., 1971; McManus, Nelbis, 1973, и др.). Однако в целом этот вопрос до настоящего времени изучен недостаточно полно. Поэтому мы поставили перед собой задачу детально исследовать динамику газообмена у стройной змееголовки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение динамики газообмена у змееголовки проводилось с использованием оптико-акустического газоанализатора на малые концентрации углекислого газа. Методика разработана в Институте экологии растений и животных УНЦ АН СССР (Добринский, Малафеев, 1974). Температура камеры задавалась в 20, 30, 35 и 40° С. Ящерицы перед началом опыта выдерживались в камере в течение 2—3-х часов, после чего температура их тела соответствовала температуре камеры. Работа проводилась на 55 особях змееголовки, отловленных в первых числах октября 1974 г., и 30 особях, пойманных в конце апреля

1975 г. Животные были вывезены из долины Арарата (Армянская ССР, Эчмиадзинский район).

Методика мечения ящериц (путем отрезания фаланг пальцев в различных комбинациях) позволила нам проследить особенности изменения интенсивности дыхательного обмена у каждой особи. Чтобы исключить влияние размера животных на уровень газообмена при выяснении сезонных и половых изменений интенсивности метаболизма, мы изучали ящериц, относящихся к одной весовой группе. При определении дыхательного обмена учитывались различия в уровне двигательной активности.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Зависимость интенсивности газообмена от температуры тела. Согласно эмпирическому правилу Вант-Гоффа, скорость химических процессов увеличивается в 2—3 раза при повышении температуры на 10° С. Это правило в определенной степени применимо и к биологическим объектам. Однако температурный коэффициент химических процессов для живых организмов не имеет постоянной величины, и с повышением температуры он падает. Кривая изменения скорости химических процессов в организмах при повышении температуры, как правило, занимает среднее положение между прямой и экспоненциальной кривой (Коштоянц, 1940).

Некоторые исследователи приводят данные по интенсивности газообмена рептилий. Так, согласно результатам, опубликованным Бартоломевом (Bartholomev и др., 1965), минимальное потребление кислорода *Tiliqua scincoides* при 20° С составляло 0,027 *мл*, при 30° С 0,090, а при 40° С 0,150 *мл* O_2/*г·ч*. Винегар (Vinegar и др., 1970) показал, что у *Python molurus* при изменении температуры от 15,5 до 30° С уровень дыхательного обмена возрастал примерно в четыре раза.

Таблица 1

Зависимость интенсивности дыхательного обмена от температуры тела у змееголовки

Т, °С	Колич. особей	Средний вес, *г*	Интенсивность обмена, *мл* CO_2/*г·ч*
20	7	2,3±0,1	0,23±0,01
30	12	2,3±0,2	0,59±0,02
35	5	2,3±0,1	0,64±0,01
40	5	2,3±0,1	0,95±0,02

По данным Хуггинса (Huggins и др., 1971), потребление кислорода *Caiman sclerops* изменяется прямо пропорционально температуре среды. Однако литературных данных по изменению уровня газообмена в зависимости от температуры недостаточно. Поэтому нами был проведен специальный анализ на стройной змееголовке.

Результаты наших измерений интенсивности газооб-

мена показали, что при температуре 20° количество выделенного углекислого газа ящерицами весом 2,3 *г* составило 0,23, а при 40° С 0,95 *мл* CO_2/*г·ч* (табл. 1).

При оптимальных температурах (30—35° С) интенсивность дыхательного обмена оставалась практически одинаковой и составляла 0,59—0,64 *мл* CO_2/*г·ч* (см. табл. 1). Таким образом, с повышением температуры от 20 до 30—35° С интенсивность дыхательного обмена возрастала в 2,6—2,8 раза, при 30—35° С оставалась постоянной, а при дальнейшем увеличении температуры до 40° С возрастала еще в 1,5 раза.

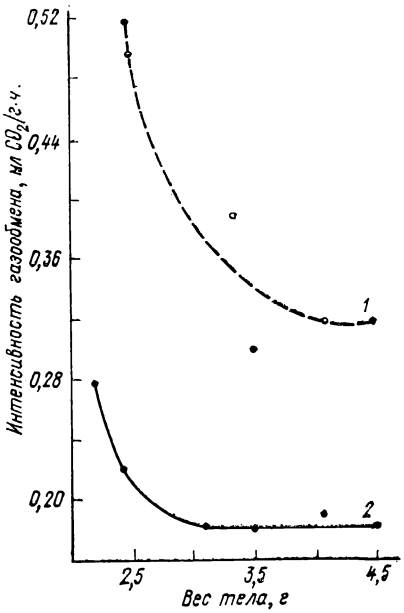


Рис. 1. Зависимость интенсивности газообмена у змееголовки от веса тела.
1 — *t* = 30°С; *2* — *t* = 20°С.

Зависимость интенсивности дыхательного обмена от веса ящериц. Обмен у *Python curtus* снижается с увеличением веса: интенсивность дыхательного обмена питона весом 0,07956 *кг* составляла 125 *сс* O_2/*кг·ч*, а по мере увеличения веса до 0,61475 *кг* — 20 *сс* O_2/*кг·ч* (Vinegar и др., 1970). Хуггинс (Huggins и др., 1971) приводит данные для *Caiman sclerops*, согласно которым интенсивность метаболизма обратно пропорциональна весу тела животного.

Необходимо детальное изучение зависимости уровня дыхательного обмена от веса тела при рассмотрении биоэнергетики рептилий. Опыт проводился на животных нескольких весовых групп.

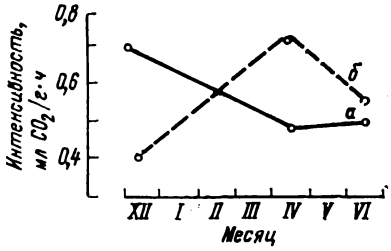


Рис. 2. Особенности динамики газообмена у змееголовок, отложивших яйца в конце января (*а*) и в конце марта (*б*).

Как показали результаты измерений уровня газообмена, с увеличением веса тела змееголовки от 2,0 до 3,1 *г* интенсивность газообмена понижалась при 20° С с 0,28±0,02 до 0,18±0,02, а при 30° С — с 0,52±0,05 до 0,30±±0,01 *мл* CO_2/*г·ч* (рис. 1). В то же время при дальнейшем увеличении веса тела от 3,5 до 4,5 *г* уровень дыхательного обмена существенно не изменялся, и наблюдалась стабилизация обмена (см.

Таблица 2

Интенсивность дыхательного обмена змееголовки в экспериментальных условиях и в природе (май, 1975 г.)

Группа	Колич. особей	Средний вес, *г*	Интенсивность обмена, *мл* CO_2 *г·ч*	Группа	Колич. особей	Средний вес, *г*	Интенсивность обмена, *мл* CO_2/*г·ч*
I*	7	2,5±0,1	0,22±0,01	I	6	2,4±0,1	0,51±0,05
II	5	2,6±0,2	0,24±0,02	II	7	3,0±0,1	0,41±0,04
I	7	3,7±0,3	0,17±0,02	I	6	3,8±0,3	0,35±0,03
II	8	4,2±0,1	0,18±0,01	II	8	4,4±0,2	0,34±0,02

* I — змееголовки, содержащиеся в неволе с октября 1974 г.; II — особи, отловленные незадолго до эксперимента.

рис. 1). При $t=20°$ дыхательный обмен оставался на уровне приблизительно 0,18±0,02, а при 30° С на уровне 0,30±0,01 *мл* CO_2/*г·ч*.

Известная обратная зависимость дыхательного обмена от веса тела в диапазоне 2,0—3,1 *г* проявляется довольно четко. Однако при дальнейшем увеличении веса эта закономерность нарушается. Наблюдается определенная взаимосвязь между весом и возрастом ящериц. В связи с этим наш материал может свидетельствовать и о возрастном изменении уровня газообмена у змееголовки. Так, период снижения интенсивности дыхательного обмена у ящериц весом 2—3 *г* соответствует фазе роста и созревания молодых ящериц. Стабилизация обмена характерна для зрелых особей весом 3,5—4,5 *г*.

Уровень дыхательного обмена у рептилий в природе и при содержании в экспериментальных условиях. Решение вопроса о влиянии длительного содержания в неволе на уровень дыхательного обмена у змееголовки имеет очень важное значение, поскольку позволяет оценить степень соответствия результатов, полученных на ящерицах, содержащихся в террариумах, данным, характеризующим обмен ящериц в природе (табл. 2). Сравнение уровня дыхательного обмена у змееголовок, отловленных в поле после спячки, и ящериц, длительное время содержавшихся в неволе, показало, что существенных различий в интенсивности обмена у сопоставляемых групп не наблюдалось ($t<2$).

Зависимость интенсивности дыхательного обмена от физиологического состояния особей. Анализ данных, полученных при изучении индивидуальных изменений интенсивности газообмена, позволил выделить среди подопытных ящериц две группы. К первой мы отнесли особей, у которых наблюдалось снижение уровня обмена с декабря 1974 г. по апрель 1975 г. с 0,65 до

Таблица 3

Интенсивность газообмена у змееголовки в состоянии покоя и при средней активности

Т, °С	Колич. особей	Средний вес, *г*	Интенсивность обмена, *мл* CO_2/*г·ч*	
			Покой	Активность
20	6	4,1±0,3	0,20±0,02	0,68±0,05
20	9	3,8±0,2	0,22±0,01	0,70±0,07
30	13	3,3±0,1	0,34±0,03	0,91±0,08
30	6	3,9±0,5	0,35±0,02	0,79±0,06

0,42 *мл* CO_2/*г·ч* (рис. 2). Интенсивность газообмена животных этой группы не изменялась с апреля по июнь и составляла около 0,42 *мг* CO_2/*г·ч*. Во вторую группу были объединены змееголовки, уровень дыхательного обмена которых повышался с декабря по апрель от 0,39 до 0,69 *мл* CO_2/*г·ч* (см. рис. 2). Причем интенсивность газообмена ящериц второй группы снижалась к июню и приближалась к уровню обмена первой группы (0,52 *мл* CO_2/*г·ч*). Возможно, что существование двух групп в данной выборке ящериц объясняется различным сроком прихода животных в репродуктивное состояние (сроки размножения в неволе сдвинуты). Результаты наблюдений за мечеными змееголовками показали, что откладка яиц ящерицами первой группы происходила в январе-феврале. Таким образом, можно предположить, что уже в декабре начиналась подготовка змееголовок к размножению. Ящерицы, относящиеся ко второй группе, откладывали яйца в марте — начале апреля. Очевидно, данная физиологическая неоднородность змееголовок связана с растянутостью периода их размножения в природе (две кладки).

Интенсивность газообмена у змееголовок разного пола. Много исследований, имеющих важное практическое и теоретическое значение, посвящено рассмотрению отличий основного обмена веществ у самцов и самок различных животных. «Уже много веков человек пользуется в целях повышения продуктивности животных фактором зависимости интенсивности обмена веществ от их пола. В области же теории остро обсуждаются вопросы механизма зависимости обмена веществ от пола, вопрос о сроках возникновения этих различий» (Коштоянц, 1940, стр. 00).

Как правило, основной обмен у самцов выше, чем у самок. Однако, как и у птиц, половые различия в интенсивности обмена у змееголовок проявляются лишь на определенной стадии развития, совпадающей с половым созреванием. Кроме того,

исследования на некоторых сельскохозяйственных животных не показали существенных различий у самок и самцов этих видов (Brody, 1945). Половые различия в интенсивности обмена веществ установлены для многих групп животных, но для рептилий, в частности для змееголовки, они пока никем еще не выявлены.

Изучение интенсивности дыхательного обмена ящериц разного пола проводилось при 30° С (оптимальной температуре) на животных одной весовой группы. У змееголовок весом 3,4—3,6 *г* уровень метаболизма был одинаков у самок и самцов и составлял 0,53—0,54 *мл* CO_2/*г·ч*, а у ящериц весом 2,3—2,4 *г* интенсивность газообмена соответственно была равна 0,51±0,01 и 0,54±0,02 *мл* CO_2/*г·ч*.

Зависимость интенсивности дыхательного обмена от уровня активности змееголовки. Общеизвестно, что при переходе от спокойного состояния к активному происходит значительное повышение расхода энергии. Численное соотношение между скоростями расхода энергии при различных уровнях активности млекопитающих эмпирически установлено Броди (Brody, 1945). Для рептилий рода *Chemidophorus* характерно повышение (в 6—7 раз) уровня обмена при переходе от покоя к активности. Однако данных по изменению скорости дыхательного обмена при переходе рептилий в активное состояние имеется очень мало.

В своих опытах мы учитывали среднюю активность, понимая под этим медленное перемещение ящериц по респирационной камере. Измерения интенсивности газообмена у змееголовок в состоянии покоя и при средней активности показали, что при температуре 20° С уровень дыхательного обмена повышался при переходе от состояния покоя к активности примерно в три раза, а при 30—35° С — приблизительно в два-три раза (табл. 3). Вероятно, подобное увеличение расхода энергии змееголовкой в активном состоянии следует считать «умеренной длительной работой», по классификации Броди (Brody, 1945).

ЛИТЕРАТУРА

Добринский Л. Н., Малафеев Ю. М. Методика изучения интенсивности выделения углекислого газа мелкими пойкилотермными животными с помощью оптико-акустического газоанализатора.— Экология, 1974, № 1.

Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса организма как основа адаптации.— Ж. общ. биологии, 1946, т. 7, № 6.

Коштоянц Х. С. Основы сравнительной физиологии. М., 1940.

Bartholomev G. A., Tucker V. A., Lee A. K. Oxigen consumption thermal conductance and heat rate in the Australian skink Tiliqua scincoides.— Copeia, 1965, N 2.

Brody S. Bioenergetics and growth. N. Y., Reinhold Rubl. Co, 1945.

Dawson W. R., Bartholomev G. A. Relation of oxigen consumption to body weig, temperature accbimation in lizards *Uta stansbuwana* and *Sceloporus occidentalis*.— Physiol. Zoology, 1956, vol. 29, N 1.

Huggins S. E., Hoff H. E., Valentinuzzi M. E. Oxygen consumption of small Caimans under basal conditions.— Physiol. Zool., 1971, vol. 44, N 1.

Johnson D. R. Diet and estimated energy assimilation of three Colorado lizards.— Amer. Midland Nat., 1966, vol. 76, N 2.

McManuc J. J., Nellis David W. Temperature and metabolism of a tropical lizard *Anolis acutus*.— Comp. Biochem. Physiology, 1973, vol. 45, N 2.

Vinegar A., Hutchison V. H., Dowling H. G. Metabolism, energetics, and thermoregulation during brooding of snakes of the genus Rython (*Reptilia* Boidae). N. Y., Zoological Soc., 1970.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР — УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1978

Э. З. ГАТИЯТУЛЛИНА

ВЛИЯНИЕ ПЛОТНОСТИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ И ТЕМПЕРАТУРЫ НА МИТОТИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ И РАЗМЕРЫ КЛЕТОК ЭПИТЕЛИЯ РОГОВИЦЫ У АМФИБИЙ

В последние годы было показано, что важнейшим фактором, регулирующим не только скорость роста и развития личинок амфибий, но и характер морфогенеза, является плотность популяций. Исследования, проведенные в нашей лаборатории, показали, что действие химических факторов «воды скоплений» не сводится к ингибированию, а оказывает на развивающихся животных комплексное морфогенетическое действие (Шварц, Пястолова, 1970а, б; Шварц, 1972 и др.). Сходные работы были проведены в других лабораториях мира (Guyétant, 1970, 1973; Heuser, 1972а, б; Heuser, Blankenhorn, 1973). Отмечена важная роль «воды скоплений» как регулятора процессов, происходящих на цитологическом уровне. Однако строгих исследований по этому вопросу проведено не было. Это определило задачу нашей работы.

Нами изучалась зависимость митотической активности и размеров клеток эпителиальной ткани роговицы от условий содержания личинок *Anura*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах использовались бурые лягушки малоазиатская — *Rana macrocnemis* Boul., закавказская — *B. camerani* Boul., гибриды — *R. macrocnemis* Boul. (♂) × *R. camerani* Boul. (♀), две популяции травяной — *R. temporaria L.* (г. Свердловск и Полярный Урал), две популяции остромордой — *R. arvalis* Nilss. (г. Свердловск, п-ов Ямал), два вида чесночниц (обыкновенная — *Pelobates fuscus Laur.* и сирийская — *P. syriacus* Boett.), дальневосточная жерлянка — *Bombina orientalis* Boul. и дальневосточная квакша — *Hyla japonica* Günth. Условия содержания животных описаны О. А. Пястоловой и Н. Л. Ивановой (см. статью в наст. сборнике). Эмбриональное развитие амфибий происходило при температуре воды 18—20°. На 20-й ста-

дии личинок помещали в аквариумы объемом 2,5 *л* по три особи. Такая плотность поселения головастиков (1 экз. на 1 *л* воды) благоприятна для роста и развития большинства обследованных видов бесхвостых амфибий (Шварц, Пястолова, 1970а, б). В эксперименте численность головастиков повышали до 40 в 4 *л* воды. Головастиков чесночниц содержали по 2, 5 и 10 особей в 10 *л* воды.

Для изучения совместного действия температуры и повышенной плотности на тканевой рост серию опытов провели в период метаморфического климакса головастиков по методике С. С. Шварца и других (1973). Головастиков, развивавшихся при комнатной температуре (20—22°), по достижении 29-й стадии делили на две группы. Одна завершала метаморфоз при комнатной температуре, другая — при 7° С. На 31-й стадии развития животных взвешивали и фиксировали.

Рост после метаморфоза изучали у сеголеток малоазиатской лягушки, содержавшихся при комнатной температуре.

Для цитологического анализа использовали эпителий роговицы сеголеток на 31-й стадии развития. Материал фиксировали в строго определенное время суток (в 12 часов дня) в смеси спирта с ледяной уксусной кислотой (3 : 1) в течение двух часов. Тотальные препараты роговицы приготовляли по обычной методике (Епифанова, 1965) и окрашивали гематоксилином по Бемеру.

При изучении тканевого роста определяли клеточную плотность (среднее число клеток, располагающееся на определенной площади базального слоя эпителия) путем подсчета числа клеток в поле зрения микроскопа, ограниченного прямоугольной диафрагмой площадью 3025 *м*^{2} при помощи микроскопа МБИ-3 под масляной иммерсией (объектив 90^x, окуляр 10^x). Клеточная плотность базального слоя эпителия оказалась практически одинаковой в обеих роговицах одного животного. Поэтому обычно исследовали роговицу только правого глаза (по 30 полей зрения в каждой). Затем вычисляли среднюю клеточную плотность в роговице и среднюю площадь клетки в квадратных микронах. Размеры клеточных ядер (имеющих у некоторых амфибий неправильную форму) и цитоплазмы определяли путем зарисовки проекции клеток и ядер на бумаге однородной плотности с последующим взвешиванием полученных фигур. Ядерно-цитоплазматическое отношение вычисляли по соотношению площади ядра к площади цитоплазмы клеток (в условных единицах). Средние размеры ядра и цитоплазмы определяли на 50 клетках в роговице каждого животного.

Митотическую активность в роговице изучали на тех же препаратах. Применяли прямоугольную диафрагму (поле зрения 3025 *мкм*^{2}) при общем увеличении микроскопа 1350. В 50 полях зрения подсчитывали число митозов, просматривая препараты по двум взаимно перпендикулярным диаметрам. При

этом учитывали митозы в периферических и центральных участках эпителия. Митотический индекс выражали в промилле.

Материал обработан обычными статистическими методами (Бейли, 1964). Вероятность случайного различия средних величин оценивали по критерию Фишера — Стьюдента. Различия считали значимыми при $P \leqslant 0{,}05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Митотическая активность эпителия роговицы у сеголеток, развивающихся в экспериментальных популяциях разной плотности

Исследованию пролиферативной активности тканей у амфибий посвящено значительное число работ. Подробно исследованы суточная (Möllerberg, 1948; Meyer, 1954; Sheving и др., 1959; Фарберов и др., 1968; Кузнецов, Бродский, 1971; Кузнецов, 1972) и сезонная (Стрелин, 1934; Голиченков и др., 1966; Сахарова и др., 1966) периодичность клеточного деления, влияние на митотическую активность гормональных, температурных (Эпова, 1957, 1961; Алов, 1964; Массальская, Попов, 1969; Dournon, Chibon, 1974) и других факторов. Имеются указания на различия митотических индексов в эпителии хрусталиков у травяной и озерной лягушек, обусловленные разной теплолюбивостью сравниваемых видов (Кузнецов, 1972). Так как видовая специфика должна учитываться при анализе влияния условий развития на скорость деления клеток, завершивших метаморфоз животных, мы провели сравнительное изучение митотической активности тканей у разных видов амфибий. Эти данные, помимо самостоятельного интереса, имеют значение при оценке различий, наблюдающихся при содержании животных одной и той же популяции в разных условиях.

Исследование выполнялось на сеголетках 31-й стадии развития малоазиатской, закавказской, гибридах остромордой и травяной лягушек, дальневосточной жерлянки и дальневосточной квакши, сирийской и обыкновенной чесночницы. Личинки развивались в сопоставимых, приближающихся к опитимальным[1] условиях: лягушки, жерлянки и квакши в аквариумах по три особи в 2,5 *л* воды, чесночницы — по 2 особи в 10 *л* при температуре воды 18—20° С.

Анализ имеющегося у нас материала позволил установить различия в митотической активности разных видов амфибий (табл. 1). Наибольшая частота митозов отмечена у обыкновенной чесночницы (17,4%), наименьшая — у дальневосточной

[1] Оптимальными условиями считали такие условия лабораторного содержания личинок, при которых скорость развития и размеры покидающих воду сеголеток примерно соответствуют данным наблюдений в природе. В этих условиях наблюдается наименьшая гибель животных.

Таблица 1

Митотическая активность эпителия роговицы у разных видов амфибий

Вид	Колич. животных	Вес тела, *мг*	Число митозов на 0,15 *мм*² роговицы	Митотический индекс, ‰
Лягушки				
малоазиатская . . .	48	470,0±8,2	17,1±1,31	9,3±0,71
закавказская	23	413,3±14,05	16,3±2,11	9,4±1,17
гибриды	20	475,1±22,0	16,4±1,93	9,4±1,08
остромордая	37	294,6±13,1	22,2±1,87	13,3±1,10
травяная	40	304,2±9,4	22,8±1,59	11,9±0,82
остромордая (северная форма)	27	159,7±9,0	21,7±2,48	12,7±1,42
травяная (северная форма)	12	174,4±17,9	24,2±3,69	14,1±1,46
Жерлянка дальневосточная	10	246,3±7,1	19,7±4,92	10,5±2,62
Квакша дальневосточная	12	264,8±10,9	7,6±1,53	3,4±0,60
Чесночница обыкновенная	7	2020,0±240,0	32,9±4,80	17,4±2,54
Чесночница сирийская .	26	4080,0±780,0	15,3±2,03	8,9±1,18

квакши (3,4%). Митотические индексы у малоазиатской, закавказской лягушек и у гибридов почти одинаковы. Вероятно, митотическая активность тканей у амфибий в конкретных популяциях сохраняется в среднем на определенном уровне, несмотря на лабильность этого показателя у животных при изменении внешних условий (Алов, 1964; Епифанова, 1965; Залкинд, 1966). Одна из возможных причин сходства индексов — генетическое родство малоазиатской и закавказской лягушек. Некоторые авторы (Ищенко, Пястолова, 1973) считают их подвидами одного вида.

При анализе митотической активности у сеголеток рода *Rana* обращает на себя внимание то, что при прочих равных условиях северные виды (остромордая и травяная лягушки) отличаются более высоким уровнем митотической активности изученных тканей. Особенно велик митотический индекс у северных форм. Это дополняет физиологическую характеристику северных амфибий (Шварц, Ищенко, 1971; Шварц и др., 1973) и позволяет правильно оценить результаты последующих экспериментов.

Влияние экзогенных метаболитов головастиков на митоз изучалось Т. С. Амстиславской (1971). В условиях высокой плотности (600 головастиков на 5 *л* воды) ускорялось развитие остромордой лягушки и усиливалась пролиферативная активность тканей. Так как у разных видов амфибий митотическая активность тканей существенно различалась, было интересно

Таблица 2

Влияние условия развития личинок на митотическую активность завершивших метаморфоз сеголеток

Вид	Плотность личинок в 1 *л* воды	Колич. животных	Вес тела, *мг*	Продолжительность метаморфоза, дни	Число митозов на 0,15 *мм*² роговицы	Митотический индекс, ‰	Достоверность различий	
							t	*P*
Лягушки								
малоазиатская . . .	1	48	470,0±8,2	64,2±0,4	17,1±1,31	9,3±0,71	3,60	<0,01
	10	51	224,2±6,5	74,7±0,9	23,7±1,79	13,7±1,00		
закавказская	1	23	413,3±14,0	52,4±0,5	16,3±2,11	9,4±1,17	1,66	>0,05
	10	27	212,4±8,5	69,7±1,3	19,1±1,56	11,9±0,94		
гибриды	1	20	475,1±22,0	48,6±0,5	16,4±1,93	9,4±1,08	1,82	>0,05
Квакша дальневосточная	10	57	253,9±4,7	52,3±1,2	21,9±1,13	11,7±0,65		
	1	12	264,8±10,9	42,2±0,8	7,6±1,33	3,4±0,61	2,24	<0,05
	10	20	154,7±5,0	44,7±0,9	15,8±4,42	7,4±1,68		
Жерлянка дальневосточная	1	10	246,3±7,1	49,2±1,6	19,7±4,92	10,5±2,62	0,65	>0,05
	10	15	124,7±5,7	64,8±2,9	22,5±3,83	12,7±2,17		

Таблица 3

Митотическая активность эпителия роговицы у лягушек, развивавшихся в популяциях повышенной плотности

Вид	Колич. животных	Вес тела, *мг*	Число митозов на 0,15 *мм*² роговицы	Митотический индекс, ‰	Достоверность различий	
					t	*P*
Малоазиатская	13	220,6±12,0	15,3±2,01	9,5±1,25	(1—3) 1,72	>0,05
Закавказская	12	196,0±14,8	11,8±2,71	6,6±1,51	(1—4) 1,39	>0,1
Травяная (Вильнюс) . .	22	147,0±6,2	26,7±3,88	13,5±1,96	(2—3) 2,79	<0,01
Травяная (Свердловск) .	10	152,0±7,9	31,4±9,24	16,5±4,88	(2—4) 1,94	>0,05

оценить ее изменения в зависимости от условий роста и развития личинок.

Результаты исследования свидетельствуют о том, что повышение плотности экспериментальных популяций ведет к существенному увеличению митотического индекса (табл. 2). Эти изменения настолько значительны, что вполне сопоставимы с различиями между северными и южными видами лягушек, развивавшихся в оптимальных условиях. При оценке этих данных следует учитывать, что повышение плотности вызывает различную реакцию и зависит от многих факторов, среди которых важнейшими являются различия по весу и физиологическому возрасту совместно обитающих животных, степени их генетической разнородности (генетическая разнородность животных даже одной кладки очень велика), температуры и др. Митотическую активность тканей у лягушек из «загущенных культур мы сопоставили также у северных и южных видов (табл. 3). У травяной лягушки обеих обследованных популяций наблюдался более высокий уровень митотической активности по сравнению с южными видами лягушек.

Исследованиями ряда авторов установлено, что повышение плотности популяций ведет к изменению скорости метаморфоза у амфибий. Во многих случаях происходит торможение развития (С. Роус, Ф. Роус, 1964; Akin, 1966; Licht, 1967; Шварц, Пястолова, 1970а, б; Guyétant, 1970, 1973; Heuser, 1972а, б; Heuser, Blankenhorn, 1973; Wilbur, Collins, 1973; Пястолова, Иванова, 1974), в других — ускорение (Шварц, Пястолова, 1970а, б; Шварц, 1972; Иванова, 1975). В отсутствие метаболитов в среде обитания личинки не могут расти (Пястолова, Шварц, 1975б).

Мы сравнили три группы сеголеток остромордой лягушки, разные по продолжительности личиночного развития (55, 52 и 85 дней). Плотность поселения головастиков в II и III группах была высокой. Митотический индекс в роговице сеголеток из контрольных культур (I группа) составил 13,3±1,10‰, в группе II — 24,9±1,97‰. При продолжительном развитии личинок (группа III) митотический индекс был близок к контрольному уровню (15,2±2,41‰).

Аналогичные результаты получены на сеголетках квакши и жерлянки (см. табл. 2). При одинаковой продолжительности метаморфоза митотический индекс в роговице у квакши из «загущенных» популяций был в 2,2 раза выше. Жерлянки в «загущенных» культурах развивались долго, и сеголетки по окончании метаморфоза были почти в два раза меньше обычного. Митотический индекс у них значительно не изменялся. В роговице у обыкновенной чесночницы его сравнивали для трех групп сеголеток из культур по 2, 5 и 10 личинок в 10 *л* воды (табл. 4). Развитие личинок в загущенных культурах (группы II и III) было ускорено, рост заторможен, а митоти-

Таблица 4

Влияние условий развития на митотическую активность эпителия роговицы обыкновенной

Группа	Плотность личинок в 10 *л* воды	Колич. животных	Вес тела, *г*	Продолжительность метаморфоза, дни	Число митозов на 0,15 *мм*² роговицы
I	2	7	2,02±0,24	120,0±1,67	32,9±4,80
II	5	22	1,48±0,13	112,4±3,05	24,4±3,94
III	10	11	0,93±0,04	96,7±0,71	15,9±3,11

ческий индекс был ниже (до 8,4±1,65‰), чем в группе I (17,4±2,54‰). Такое изменение индекса у чесночниц, противоположное наблюдавшемуся у лягушек, жерлянок и квакш, возможно, связано с гигантскими размерами головастиков, длительным метаморфозом, а также с тем, что вода в культурах чесночниц менялась чаще.

Таким образом, плотность популяций в значительной степени определяет интенсивность пролиферативных процессов. Как правило, повышение плотности оказывается связанным с повышением митотической активности.

Наши результаты принципиально совпадают с данными физиологических экспериментов, показавших повышение интенсивности обмена веществ головастиков под влиянием метаболитов (Шварц и др., 1973), а также с данными опытов, в которых уровень общего и фосфолирирующего дыхания определялся полярографическим методом (см. статью Л. А. Ковальчук в наст. сборнике).

Предшествующие опыты убедили нас в том, что содержание личинок в «воде скоплений» влияет на митотическую активность роговицы. Для оценки масштаба этих отличий митотическую активность изучали при разных температурах.

Общие вопросы влияния температуры среды на скорость роста и развития амфибий, на метаболизм как на уровне всего организма, так и на уровне органов, тканей и отдельных ферментативных реакций являются предметом многочисленных исследований (Войткевич, 1938; Moore, 1939, 1942а, б; Дастюг, Сукиер, 1949; Fry, 1967; Licht, 1970; Шварц, Ищенко, 1971; Шварц и др., 1973; Пястолова, Шварц, 1975а). Установлена высокая положительная корреляция между температурой среды и величиной митотического индекса в тканях у лягушек (Массальская, Попов, 1969; Бродский и др., 1971), что вызвано, видимо, химическими закономерностями, лежащими в основе метаболизма. У млекопитающих в некоторых случаях удалось показать связь между интенсивностью обмена веществ в орга-

у завершивших метаморфоз сеголеток чесночницы

Митотический индекс, ‰	Достоверность различий	
	t	P
17,4±2,54	(I—III) 2,97	<0,01
12,9±2,08	(I—II) 1,37	>0,1
8,4±1,65	(II—III) 1,69	>0,1

низме и митотическим индексом в роговице (Мовчан, 1960а, б; Уткин, Мовчан, 1963).

В наших опытах головастиков, развивавшихся при температуре около 20° С, по достижении 29-й стадии содержали при температуре 7° С.

Митотическую активность эпителия роговицы определяли у завершивших метаморфоз сеголеток. Как и следовало ожидать, при снижении температуры среды митотический индекс резко падает (табл. 5). У кавказской группы лягушек он снижается почти в два, у северной (популяции травяной и остромордой лягушек) — в 1,5 раза.

Следует отметить, что изменение метотической активности у остромордой лягушки при повышении плотности популяций значительнее.

Выше нами было показано, что ускорение развития личинок этого вида в условиях «загущенности» сопровождается повышением митотической активности в 1,9 раза по сравнению с сеголетками из «троек».

У дальневосточной квакши при повышении плотности поселений личинок митотический индекс увеличивается с 3,4 до 7,4‰, т. е. в 2,2 раза, у малоазиатской лягушки с 9,3 до 13,7‰, т. е. в 1,4 раза (см. табл. 2). Таким образом, повышение плотности популяций в некоторых случаях оказывает на клеточное деление более сильное действие, чем резкое понижение температуры среды.

Из данных, приведенных в табл. 5, видно, что митотический индекс у северных лягушек и при низкой температуре оказывается более высоким, чем у южных лягушек. У северной популяции травяной лягушки митотический индекс при 7° С в одном из вариантов опыта оказался даже выше, чем у родственных южных видов при 20° С.

Исследование совместного действия двух факторов: температуры и плотности на митотическую активность выполнили на сеголетках малоазиатской и остромордой лягушки и гибридах (табл. 6). Установлено, что содержание личинок в условиях повышенной плотности снижает тормозящее действие низкой температуры на клеточное деление.

По-видимому, головастики, развивавшиеся в «воде скоплений», более устойчивы к низким температурам, чем контрольные животные в чистой воде.

Таблица 5

Влияние температуры среды в период метаморфического климакса на митотическую активность эпителия роговицы завершивших метаморфоз сеголеток

Вид	Температура 20 °С		Температура 7 °С	
	Колич. животных	Митотический индекс, ‰	Колич. животных	Митотический индекс, ‰
Лягушка				
малоазиатская . . .	48	9,3±0,71	32	4,3±0,50
закавказская	23	9,4±1,17	20	5,3±0,76
гибриды	20	9,4±1,08	15	4,7±0,79
остромордая	37	13,3±1,10	18	8,6±1,53
травяная	40	11,9±0,82	21	8,2±1,44
остромордая (северная форма)	27	12,7±1,42	28	7,3±0,99
травяная (северная форма)	12	14,1±1,46	18	9,6±1,40
Чесночница обыкновенная	7	17,4±2,54	6	12,9±4,69

Таблица 6

Влияние температуры и плотности популяции на митотическую активность эпителия роговицы у лягушек

Вид	Плотность личинок в 1 *л* воды	Колич. животных	Вес тела, *мг*	Митотический индекс ‰	Достоверность различий	
					t	*P*
Гибриды . . .	1	20 / 15	—	9,4±1,08* / 4,7±0,79	3,51	<0,001
	10	57 / 8	—	11,7±0,65 / 7,3±2,42	1,76	>0,05
Малоазиатская	10	18 / 10	—	6,6±0,67 / 5,0±0,83	1,53	>0,1
Остромордая (северная форма)	1	15 / 35	307,3±28,2 / 360,7±11,9	10,0±1,52 / 3,7±1,33	—	—
	10	33 / 48	135,5±6,3 / 166,7±6,05	8,9±0,92 / 5,2±0,52	—	—

* В числителе — показатель для температуры 20, в знаменателе — 7° С.

Таблица 7

Размеры клеток базального слоя эпителия роговицы у разных видов амфибий по окончании метаморфоза

Вид	Колич. исследованных животных	Вес тела, *мг*	Продолжительность личиночного развития, дни	Колич. клеток на единице площади эпителия	Площадь одной клетки, *мкм*²
Лягушка					
малоазиатская . . .	48	470,0±8,2	64,2±0,4	36,6±0,68	84,2±1,85
закавказская	23	413,3±14,0	52,4±0,5	35,6±0,55	86,7±1,47
гибриды	10	447,0±12,3	48,6±0,5	35,3±0,76	86,2±2,04
остромордая	37	294,6±13,1	55,3±1,5	33,3±0,56	91,9±1,60
травяная	40	304,2±9,4	51,2±0,3	38,4±0,52	79,4±1,08
остромордая (северная форма)	15	159,1±13,3	47,0±0,9	32,3±0,80	94,5±2,26
травяная (северная форма	12	174,4±17,9	47,9±1,2	34,1±1,20	88,9±2,76
Жерлянка дальневосточная	10	246,3±7,1	49,2±1,6	37,6±2,60	83,9±6,38
Квакша дальневосточная	12	264,8±10,9	42,2±0,8	44,1±1,34	69,2±2,13
Чесночница обыкновенная	7	2000,0±240,0	120,0±1,7	37,4±1,74	81,7±3,76
Чесночница сирийская .	16	4030,0±240,0	102,4±1,2	34,6±1,12	89,1±3,77

РАЗМЕРЫ КЛЕТОК ЭПИТЕЛИЯ РОГОВИЦЫ У АМФИБИЙ, РАЗВИВАВШИХСЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ ПОВЫШЕННОЙ ПЛОТНОСТИ

Размеры клеток эпителия роговицы разных видов, развивавшихся в сопоставимых условиях, очень сходны, но не тождественны (табл. 7, 8). В частности, обращают на себя внимание крупные размеры клеток остромордой лягушки. Величина клеток с размерами сеголеток разных видов не коррелирована.

Исследуемые нами виды различались по продолжительности личиночного развития — от 42 дней у дальневосточной квакши до 120 дней у обыкновенной чесночницы. Величина клеток не связана с продолжительностью метаморфоза (см. табл. 7, 8).

Исследования показали, что развивавшиеся в условиях повышенной плотности сеголетки при меньших размерах тела отличались крупными клетками эпителия (см. табл. 8). Различия по размерам клеток между сеголетками, развивавшимися в «воде скоплений» и в чистой воде, значительны и статистически достоверны ($t=2{,}975$; $P<0{,}01$). Различия эти следует считать существенными, так как увеличение размеров клеток, например, у закавказской и остромордой лягушек, у дальневосточной квакши, вполне сопоставимо с различиями между видами.

Условия повышенной плотности оказывают влияние на продолжительность личиночного развития (см. табл. 8). В опытах, в которых содержание личинок в «воде скоплений» приводит к задержке метаморфоза, показано, что изменение продолжительности личиночного развития у разных видов не сопряжено со степенью укрупнения клеток.

Исследование влияния условий развития на размеры клеток у обыкновенной чесночницы выполнялось на трех группах животных, развивавшихся по 2, 5, 10 особей в 10 *л* воды. Имеется тенденция к укрупнению клеток у сеголеток II группы (81,7; 86,3 и 73,4 *мкм*^{2}), но различия в размерах клеток у сеголеток первых двух групп статистически незначимы. Сеголетки из III группы имели вес тела вдвое ниже контрольного (I группа) и клетки меньшего размера.

Для того чтобы количественно оценить результаты этих исследований, была поставлена серия опытов по изучению влияния на размеры клеток понижения температуры в период метаморфического климакса.

У всех исследованных видов понижение температуры среды до 7° С в период метаморфического климакса ведет к увеличению его продолжительности (табл. 9). У малоазиатской лягушки, у гибридов, у травяной и остромордой лягушек период метаморфического климакса увеличивается в пять раз, у закавказской лягушки в восемь раз, у северных форм травяной и остромордой лишь в три и четыре раза. У обыкновенной чес-

Таблица 8

Влияние условий развития на величину клеток базального слоя эпителия роговицы, завершивших метаморфоз сеголеток

Вид	Колич. личинок в 1 *л* воды	Колич. животных	Вес тела, *мг*	Продолжительность личиночного развития, дни	Колич. клеток на единице площади эпителия	Площадь клетки, *мкм*²	Достоверность различий* *t*	Достоверность различий* *P*
Лягушка малоазиатская . . .	1	48	470,0±8,2	64,2±0,4	36,6±0,68	84,2±1,85	2,07	⩽0,05
	10	51	224,2±6,5	74,2±0,9	34,7±0,63	88,7±1,69		
закавказская	1	23	413,3±14,0	52,4±0,5	35,6±0,55	86,7±1,47	2,87	<0,01
	10	27	212,4±8,5	69,7±1,3	32,4±0,76	95,0±2,64		
гибриды	1	10	447,0±12,3	48,6±0,5	35,3±0,76	86,2±2,04	0,53	>0,05
	10	10	251,5±1,4	59,3±1,2	34,7±0,85	87,6±2,20		
остромордая	1	37	294,6±13,1	55,3±1,3	33,3±0,56	91,9±1,60	1,82	>0,05
	10	20	205,5±11,0	83,6±2,7	31,3±0,97	98,5±3,34		
Жерлянка дальневосточная	1	10	246,3±7,1	49,2±1,6	37,6±2,60	83,9±6,38	0,83	>0,05
	10	15	124,7±5,7	64,8±2,9	35,2±1,23	87,3±3,24		
Квакша дальневосточная	1	12	264,8±10,9	42,2±0,8	44,1±1,34	69,2±2,13	1,76	>0,05
	10	16	145,2±5,0	44,7±0,9	41,0±1,15	74,6±2,28		

* Сравниваются показатели клеточной плотности.

Таблица 9

Влияние температуры в период метаморфического климакса головастиков на величину клеток базального слоя эпителия роговицы у сеголеток 31-й стадии развития

Вид	Колич. животных	Вес тела, *мг*	Продолжительность метаморфического климакса, дни	Колич. клеток на единице площади эпителия	Площадь клетки, *мкм*²	Достоверность различий	
						t	*P*
Лягушки малоазиатская . . .	48* / 32	470,0±8,2 / 443,2±12,4	3,4 / 16,5	36,6±0,68 / 35,0±0,73	84,2±1,85 / 87,6±1,89	1,23	>0,1
закавказская	23 / 20	413,3±14,0 / 427,6±15,2	2,5 / 19,1	35,6±0,55 / 35,2±0,89	86,7±1,47 / 86,8±2,15	0,04	>0,1
гибриды	10 / 6	447,0±12,3 / 431,0±12,2	3,4 / 17,6	35,3±0,76 / 32,3±0,90	86,2±2,04 / 94,0±2,47	2,43	<0,05
травяная	40 / 21	304,2±9,4 / 280,9±22,2	3,5 / 17,5	38,4±0,52 / 31,4±0,28	79,4±1,08 / 97,5±2,59	6,45	<0,001
остромордая	37 / 18	294,6±13,1 / 283,1±15,9	4,0 / 19,3	33,3±0,56 / 28,3±1,11	91,9±1,60 / 109,8±5,04	3,38	<0,01
травяная (северная форма)	12 / 18	174,4±17,9 / 164,1±9,8	4,0 / 12,5	34,1±1,20 / 31,5±1,00	88,9±2,76 / 97,5±3,12	2,06	<0,05
остромордая (северная форма)	15 / 15	159,1±113,3 / 144,3±7,1	2,5 / 10,3	32,3±0,80 / 28,9±1,52	94,5±2,26 / 108,5±5,93	2,19	<0,05
Чесночница обыкновенная	7 / 6	2020,0±240,0 / 1360,0±290,0	8,6 / 34,5	37,4±1,74 / 38,8±1,58	81,7±3,76 / 106,5±5,83	3,57	<0,01

* В числителе — показатель для температуры 20, в знаменателе — 7° С.

Таблица 10

Размеры клеток базального слоя эпителия роговицы у закавказской лягушки на различных стадиях метаморфического климакса*

Сроки метаморфоза, дни	Колич. исследованных особей	Вес тела, *мг*	Длина хвоста, *мм*	Колич. клеток на единице площади эпителия	Площадь клетки, *мкм*²
1	7	345,9±30,5	15	36,4±1,21	83,5±2,50
2	7	210,0±15,6	3	35,3±1,40	86,3±3,39
Окончание	10	220,0±20,3	—	34,3±0,92	88,7±2,40

* Головастики развивались в «загущенных» условиях.

ночницы при температуре 7° С метаморфоз длится более месяца. Вышедшие на сушу сеголетки имеют более крупные клетки по сравнению с контролем.

Результаты этих опытов могут быть интерпретированы следующим образом. Рост клеток продолжается в течение всего метаморфоза (табл. 10). Снижение температуры увеличивает период метаморфического климакса, животные выходят на сушу с более крупными клетками эпителия. Однако снижение температуры, несомненно, сдерживает рост клеток (Иост, 1975). Поэтому конкретные размеры клеток и, в частности, степень увеличения клеток при понижении температуры определяется соотношением двух противоположно направленных факторов: увеличением продолжительности метаморфоза и снижением темпов роста клеток. Наиболее крупные клетки при температуре 7° С оказываются у чесночницы, для которой характерна длительная задержка метаморфоза при снижении температуры, и у северных видов (травяная и остромордая лягушки), у которых понижение температуры не ведет к резкому снижению роста клеток, как у других видов.

Исходя из этих данных, можно объяснить увеличение размеров клеток у животных, развивавшихся в условиях повышенной плотности. Вызванное «загущенностью» повышение метаболизма отражается и на скорости роста клеток.

Это объяснение хорошо подтверждается при изучении влияния температуры в период метаморфического климакса на животных, личиночное развитие которых проходило в условиях повышенной плотности. Сеголетки малоазиатской лягушки имеют гигантские клетки, превышающие размеры клеток всех обследованных видов в любых вариантах опытов (табл. 11).

О глубоких преобразованиях, происходящих под влиянием повышенной плотности на цитологическом уровне, свидетельствует изучение ядерно-цитоплазматического отношения. О влиянии изменения плотности популяции головастиков на площадь ядра и цитоплазмы клеток базального слоя эпителия роговицы у

Таблица 11

Влияние низкой температуры в период метаморфического климакса на размеры клеток базального слоя эпителия роговицы у лягушек, развивавшихся в «загущенных» условиях

Вид	Температура, °С	Колич. животных	Вес тела, *мг*	Скорость метаморфоза, дни	Колич. клеток на единице площади эпителия	Площадь одной клетки, *мкм*²	Достоверность различий	
							t	*P*
Малоазиатская . .	20	18	167,7	3	30,8±0,76	99,3±2,38	2,02	>0,05
	7	10	140,1	15	27,8±1,28	110,4±4,94		
Гибриды	20	10	251,5	3,9	34,7±0,89	87,6±2,20	1,45	>0,1
	7	8	233,2	14,8	32,4±1,25	94,4±4,16		

Таблица 12

Размеры клеток базального слоя эпителия роговицы у сеголеток малоазиатской лягушки в разные периоды онтогенеза

Момент иследования	Группа	Плотность личинок в 1 *л* воды	Колич. животных	Вес тела, *мг*	Число клеток на единице площади эпителия	Площадь одной клетки, *мкм*	Достоверность различий (*t*)
	I	1	20	354,7±1,9	41,6±1,06	75,2±1,66	$t_{I-II} = 1,27$
По окончании метаморфоза	II	10	14	200,1±1,3	37,6±1,41	82,0±3,18	$t_{I-IV} = 3,6$
	III	10	10	350,2±2,5	40,7±2,26	76,2±4,26	$t_{III-IV} = 2,24$
После роста на суше . . .	IV	10	27	346,8±,64	34,5±1,67	89,7±4,57	

завершивших метаморфоз сеголеток малоазиатской лягушки (по 15 особей и 750 клеток в каждом варианте опыта) свидетельствуют следующие данные:

	1 личинка в 1 *л* воды	10 личинок в 1 *л* воды
Площадь усл. ед.,		
ядра	1,55±0,034	1,73±0,036
цитоплазмы	0,90±0,073	1,65±0,045
Ядерно-цитоплазматическое отношение	1,72±0,121	1,06±0,034

Из опыта на сеголетках малоазиатской лягушки следует, что повышение плотности популяций оказывает на абсолютные и относительные размеры ядра не менее сильное влияние, чем понижение температуры. Увеличение размеров ядра и цитоплазмы значительно и статистически достоверно. Площадь ядра увеличивается на 11,6%, площадь цитоплазмы клеток на 83,3%, при этом ядерно-цитоплазматическое отношение уменьшается на 38,4%. Эти наблюдения свидетельствуют о том, что плотность популяций оказывает серьезное влияние на ход цитологических процессов. Следует отметить, что снижение отношения «размеры ядра — размеры цитоплазмы» определяет предел росту клеток (Berill, 1961). Полученные данные, следовательно, соответствуют материалам, характеризующим изменения общих размеров клеток.

Таким образом, наши исследования показывают, что метаболическая регуляция развития и роста личинок обладает своеобразным эффектом последействия, определяющим морфофизиологические особенности вышедших из воды сеголеток. Для изучения длительности эффекта был прослежен рост сеголеток после метаморфоза. Сравнивали две группы животных: по окончании метаморфоза и после периода роста на суше. Сеголетки, личинки которых развивались в условиях «нормальной» плотности, завершили метаморфоз при весе тела 354,7 *мг*, средняя площадь клеток была 75,2 *мкм*^{2}. Для сеголеток той же кладки, развивавшихся в условиях повышенной плотности, соответствующие показатели равны 200,1 *мг*; 82,0 *мкм*^{2} и 350,2 *мг*, 76,2 *мкм*^{2} (табл. 12). Среди сеголеток, развивавшихся в «загущенных» условиях, было отобрано около 50 весом тела по окончании метаморфоза в пределах 200 *мг*. Сеголеток содержали в трех террариумах по 15—17 лягушек в каждом. После периода роста на суше, когда отстававшие в росте сеголетки второй группы достигли веса тела 346,8 *мг*, площадь их клеток оказалась равной 89,7 *мкм*^{2}. Это свидетельствует о том, что опосредованное влияние повышения плотности популяций личинок на состояние сеголеток приводит к тому, что и при равных размерах сеголетки сравниваемых групп резко отличаются по размерам клеток.

Выводы

1. Митотическая активность эпителия роговицы разных видов амфибий, развивавшихся в сопоставимых (приближающихся к оптимальным) условиях, существенно различна. В пределах рода *Rana* сеголетки северных видов (остромордой и травяной лягушек) отличались более высоким уровнем митотической активности, чем сеголетки южных видов (малоазиатской и закавказской лягушек). Особенно велик митотический индекс у северной формы травяной лягушки.

2. При снижении температуры среды в период метаморфического климакса (от 20 до 7° С) митотический индекс роговицы у пяти обследованных видов амфибий резко падает. Особенно существенно уменьшение митотической активности у южных видов — малоазиатской и закавказской лягушек (с 9,4 до 4,8‰. У северных лягушек (популяции остромордой и травяной лягушек с Ямала и Полярного Урала) митотический индекс при понижении температуры среды снижается менее резко. При температуре 7° С у указанных популяций митотический индекс превышает 8‰, т. е. близок к значению митотического индекса роговицы южных видов при температуре 20° С.

3. Повышение плотности экспериментальных популяций, как правило, ведет к увеличению митотического индекса. Это изменения соизмеримы со сдвигами, которые происходят при снижении температуры. Конкретные проявления «эффекта группы» зависят от многих причин, прежде всего от скорости развития личинок.

Изучение совместного действия двух факторов — температуры и плотности — на клеточное деление показало, что содержание личинок в условиях повышенной плотности снижает тормозящий эффект низкой температуры.

4. Приведены данные, характеризующие размеры клеток у восьми видов амфибий. Наиболее крупные клетки обнаружены у сеголеток остромордой лягушки. Корреляции размеров клеток с размерами сеголеток не установлено.

5. Повышение плотности популяции личинок приводит к формированию сеголеток, отличающихся крупными размерами клеток эпителия, различия которых во многих случаях перекрывают межвидовые различия.

6. Повышение плотности популяций оказывает на абсолютные и относительные размеры клеточных ядер, по крайней мере, не менее сильное влияние, чем понижение температуры.

7. В тех случаях, когда «эффект группы» выражен отчетливо, наблюдается параллельное увеличение размеров клеток и митотического индекса. Это дает основание полагать, что метаболическая регуляция явлений онтогенеза связана как со стимуляцией клеточного деления, так и с увеличением скоро-

сти роста клеток. На скорость роста клеток повышение плотности популяции оказывает более сильное действие.

8. Цитологические исследования показали, что метаболическая регуляция развития и роста личинок амфибий обладает эффектом последействия, определяющим длительное время особенности вышедших из воды сеголеток.

ЛИТЕРАТУРА

Алов И. А. Очерки физиологии митотического деления клеток. М., «Медицина», 1964.

Амстиславская Т. С. Влияние регуляторов роста и развития личинок земноводных на тканевый рост.— Экология, 1971, № 6.

Бейли Н. Статистические методы в биологии. М., «Мир», 1964.

Бродский В. В., Кузнецов Е. В., Чугунов Ю. Д. Зависимость суточного ритма митозов в эпителии хрусталика *Rana temporaria* L. от локомоторной активности.— Докл. АН СССР, 1971, т. 197, № 1.

Войткевич А. А. О роли температурного фактора в период метаморфоза головастиков лягушки.— Биол. ж., 1938, т. 7, № 4.

Голиченков В. А., Сахарова Н. Ю., Попов В. В. К вопросу об автономности сезонной митотической активности хрусталикового эпителия у травяной лягушки.— Докл. АН СССР, 1966, т. 166, № 5.

Дастюг Г., Сукиер Ж. Личинки амфибий как биологические реагенты. М., Изд-во иностр. лит., 1949.

Епифанова О. И. Гормоны и размножение клеток. М., «Наука», 1965.

Залкинд С. Я. Митотическая (пролиферативная) активность и регулирующие ее факторы.— Руководство по цитологии, т. 2. М.-Л., «Наука», 1966.

Иванова Н. Л. Сравнительное изучение роста и развития личинок некоторых видов амфибий в контролируемых условиях. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1975.

Иост Х. Физиология клетки. М., «Мир», 1975.

Ищенко В. Г., Пястолова О. А. О систематике кавказских бурых лягушек.— Зоол. ж., 1973, т. 42, № 11.

Кузнецов Е. В. Суточный ритм митозов в эпителии хрусталика лягушки озерной (*Rana ridibunda* Pall.).— Вестн. МГУ, биол. почвовед., 1972, № 5.

Кузнецов Е. В., Бродский В. Я. О лабильности суточных ритмов митотической активности в эпителии хрусталика *Rana temporaria* L.— Там же, 1971, № 1.

Массальская Л. М., Попов В. В. Размножение клеток в эпителии хрусталика *Rana temporaria* L. зимой.— Там же, 1969, № 6.

Мовчан О. Т. Динамика митотической активности эпителия роговицы белых мышей при голодании.— Бюлл. экспер. биол. и мед., 1960а, № 7.

Мовчан О. Т. Зависимость изменений митотической активности эпителия роговицы при голодании от веса животных.— Там же, 1960б, № 12.

Пястолова О. А., Иванова Н. Л. Экспериментальное изучение скорости роста и развития личинок обыкновенной саламандры.— Экология, 1974, № 2.

Пястолова О. А., Шварц С. С. Новые данные, характеризующие экологофизиологическую специфику арктических амфибий.— Докл. АН СССР, 1975а, т. 223, № 1.

Пястолова О. А., Шварц С. С. Экзометаболическая регуляция скороста личинок амфибий.— Там же, 1975б, т. 223, № 2.

Роус С., Роус Ф. Выделение головастиками веществ, задерживающих рост.— Механизмы биологической конкуренции. М., «Мир», 1964.

Сахарова Н. Ю., Газарян Н. Г., Попов В. В. Авторадиографи-

ческое исследование синтеза ДНК в эпителиальных клетках хрусталика лягушки.— Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1966, т. 51, № 10.

Стрелин Г. С. Влияние рентгеновых лучей на эпителий роговицы лягушек в связи с вопросом о действии лучистой энергии на митоз.— Вестн. рентгенологии и радиологии, 1934, № 13.

Уткин И. А., Мовчан О. Т. Митотическая активность эпителия роговицы у животных, содержащихся в различных температурных условиях.— Бюлл. эксперим. биол. и мед., 1963, № 1.

Фарберов А. И., Соколова З. А., Попов В. В. Суточный ритм деления клеток сетчатки и хрусталикового эпителия травяных лягушек (*Rana temporaria* L.).— Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1968, т. 54, № 6.

Шварц С. С. Метаболическая регуляция роста и развития животных на популяционном и организменном уровнях.— Изв. АН СССР, сер. биол., 1972, № 6.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных, 1. Специфичность действия.— Экология, 1970а, № 1.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных, 2. Разнообразие действия. Обсуждение результатов.— Экология, 1970б, № 2.

Шварц С. С., Ищенко В. Г. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. 3. Земноводные. Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1971, вып. 79.

Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринский Л. Н. Энергетика метаморфоза амфибий.— Экология, 1973, № 4.

Эпова И. Э. О роли щитовидной железы в регуляции клеточных делений.— Бюлл. эксперим. биол. и мед., 1957, № 2.

Эпова И. Э. О роли щитовидной железы в регуляции митотического деления клеток. Автореф. канд. дисс. Саратов, 1961.

Akin C. Self-inhibition of growth in *Rana pipiens* tadpoles.— Physiol. Zool., 1966, vol. 39

Berill N. I. Growth, Development and Pattern. San Francisco, Treeman Co, 1961.

Dournon Chr., Chibon P. Influence de la temperature, de l'age et des conditions hormonales (thyroxine) sur la proliteration cellulaire chez la jeune larve et pendant la metamorphose du crapaud *Bufo bufo* L. (*Amphibien, Anoure*).— W. Roux Arch. Enw. Organ., 1974, vol. 175, N 1.

Fry F. E. J. Responces of vertebrate poikilotherms to temperature.— Thermobiology. London, N.Y., 1967.

Guyétant R. Influence du proupement sur la croissance et la métamorphose du crapaud accoucheur *Alytes obstetricans* Laur.— Mise en evidence d'un effet de groupe. C.R. Acad. Sci., 1970, vol. D 271, N 25.

Guyétant R. Conséquences de l'effet de groupe chez le têtard *d'Alytes obstetricais* Laur. Variation ponderales et structurales au niveau du foie.— Zs. Anat. Entwickl — Gesch., 1973, vol. 140, N 2.

Heuser H. Intra- und interspezifische Crowding-Effekte bei Kaulquappen der Kreuzkrote *Bufo calamita* Laur.— Oecologia, 1972a, vol. 10, N 1.

Heuser H. Intra- und interspezifische crowding-Effekte bei Kaulquappen einheimischer Anuren — Arten.— Vierteljahreaschr. Naturforsch. Ges. Zürich, 1972б, vol. 117, N 2.

Heuser H., Blankenhorn H. Crowdingexperimente mit Kaulquappen aus homo- und heterotypischen Kreuzungen der Phänotypen esculenta, lessonae und ridibunda (*Rana esculenta* — Komplex *Anura, Amphibia*).— Rev. Suisse Zool., 1973, vol. 80., N 2.

Licht L. Growth inhibition in crowed tadpoles: intraspecific and interspecific effects.— Ecology, 1967, vol. 48, N 5.

Licht L. Breeding habits and embryonic thermal requirements of the frogs *Rana aurora aurora* and *Rana pretiosa pretiosa* in the Pacific North-West.— Ecology, 1970, vol. 52, N 1.

Meyer M. Über den Tagesrhythmus und die relative Dauer der Zellteilungen im Epithel der Spätlarven äusseren Cornea von *Rana temporaria* L.— Zellforsch., 1954, vol. 40, N 3.

Möllerberg H. Mitotic rythm in the epidermis of the frog.— Acta Anat., 1948, vol. 4, N 3.

Moore J. A. Temperature tolerance and rates of development in the eggs of Amphibia.— Ecology, 1939, vol. 20, N 4.

Moore J. A. The role of temperature in speciation of frogs.— Biol. Sympos., 1942 a, vol. 6.

Moore J. A. An embryological and genetical study. of *Rana burnsi* Weed.— Genetics, 19426, vol. 27, N 4.

Naville A. Recherches statistiques sur le délenchement de la karyocinese sours l'influence de divers facteurs,— Arch. Biol., 1937, vol. 48.

Sheving L. E., Chiaculas J. J., Abzug H. I. A basic rythmicity in the mitotic rate of urodele epidermis and the difference in mitotic rate between larvae in the laboratory and a pond.— J. Cellular Compar. Physiol., 1959, vol. 54, N 1.

Wilbur H. M., Collins J. P. Ecological aspects of amphibian metamorphosis.— Science, 1973, vol. 182, N 4119.

СОДЕРЖАНИЕ

С. С. Шварц, С. Л. Пятых. Влияние условий развития личинок лягушек на формирование головного мозга . 3

О. А. Пястолова, Н. Л. Иванова. Рост и развитие личинок амфибий в экспериментальных условиях . . . 13

Л. М. Сюзюмова, С. И. Гребенникова. Особенности эритропоэза у личинок бесхвостых амфибий в зависимости от условий развития 32

О. А. Пястолова. Экологические следствия голодания личинок амфибий 48

Л. М. Сюзюмова. Влияние экологических факторов на устойчивость личинок амфибий к ядам 57

Л. А. Ковальчук. Особенности окислительного метаболизма в онтогенезе бесхвостых амфибий (*Anura*, *Amphibia*) 72

Т. М. Соколова, Л. Н. Добринский. Динамика газообмена у стройной змееголовки (*Ophisops elegans*) . . 85

Э. З. Гатиятуллина. Влияние плотности экспериментальных популяций и температуры на митотическую активность и размеры клеток эпителия роговицы у амфибий 92

УДК 591.393

Влияние условий развития личинок лягушек на формирование головного мозга. Шварц С. С, Пятых С. Л. «Экспериментальная экология низших позвоночных». Свердловск, 1978 (УНЦ АН СССР).

Изучены некоторые особенности морфологии у личинок остромордой лягушки, развивавшихся в условиях разной плотности. В качестве показателей были избраны головной мозг и его отделы: передний, зрительные доли, промежуточный, обонятельные доли. Изучалась скорость нарастания части относительного целого (размера мозга, тела) в аллометрической форме. Показано, что различие в плотности личинок лягушек ведет к таким изменениям в размерах и пропорциях головного мозга покидающих водоем сеголеток, которые перекрывают межвидовые отличия. Эти данные подчеркиваются тем, что в процессе роста остромордой лягушки происходят коренные преобразования в соотношении отделов мозга. Сделан вывод о том, что развитие личинок амфибий в условиях разной плотности определяет формирование специфического морфофизиологического типа животных.

Таблиц 3. Илл. 2. Библиогр. 22 назв.

УДК 591.393+591.392

Рост и развитие личинок амфибий в экспериментальных условиях. Пястолова О. А., Иванова Н. Л. «Экспериментальная экология низших позвоночных». Свердловск, 1978 (УНЦ АН СССР).

Изучены рост и развитие личинок 10 видов бесхвостых и двух видов хвостатых амфибий. Установлена видоспецифичность скорости роста и развития и зависимость этих показателей от факторов внешней среды и плотности экспериментальных популяций. Отмечены принципиальные различия в характере действия повышенной плотности популяций на рост и развитие личинок *Anura* и *Urodela*. Определена потребность в корме развивающихся личинок, отмечен более высокий коэффициент утилизации корма головастиками северных форм амфибий.

Таблиц 10. Илл. 3. Библиогр. 30 назв.

УДК 591.393

Особенности эритропоэза у личинок бесхвостых амфибий в зависимости от условий развития. Сюзюмова Л. М., Гребенникова С. И. «Экспериментальная экология низших позвоночных». Свердловск, 1978 (УНЦ АН СССР).

Проведено цитологическое исследование кроветворения в краевой зоне печени у личинок *Rana arvalis* и *Rana macrocnemis*, которые развивались в разных условиях групповой плотности.

Установлено, что отставание в размерах личинок под влиянием повышенной плотности не приводит к формированию физиологически угнетенных животных. Сроки появления кроветворения в печени и его функциональная напряженность не имеют у них признаков угнетения, как и у личинок из «незагущенных» условий.

Таблиц 6. Библиогр. 14 назв.

УДК 591.132

Экологические следствия голодания личинок амфибий. Пястолова О. А. «Экспериментальная экология низших позвоночных». Свердловск, 1978 (УНЦ АН СССР).

Ряд экспериментов, проведенных на личинках северных популяций *Rana arvalis* и *Rana temporaria*, показал, что содержание

воды в тканях личинок амфибий находится под строгим физиологическим контролем и определяется интенсивностью обмена веществ подопытных животных, а также содержанием в воде питательных веществ.

Таблиц 5. Библиогр. 19 назв.

УДК 591.525

Влияние экологических факторов на устойчивость личинок амфибий к ядам. Сюзюмова Л. М. «Экспериментальная экология низших позвоночных». Свердловск, 1978 (УНЦ АН СССР).

Экспериментами доказаны различия в устойчивости к токсическим веществам головастиков амфибий *Rana arvalis*, *Rana macrocnemis* и *Pelobates syriacus*, развивающихся в условиях разной групповой плотности. Физиологические отличия животных формирует метаболический фон среды, а развитие в условиях «загущенности» определяет большую токсикорезистентность. Обсуждается возможность более широкой экстраполяции выводов в область совершенствования методов химической борьбы.

Таблиц 6. Илл. 1. Библиогр. 23 назв.

УДК 591.121

Особенности окислительного метаболизма в онтогенезе бесхвостых амфибий (*Anura*, *Amphibia*). Ковальчук Л. А. «Экспериментальная экология низших позвоночных». Свердловск, 1978 (УНЦ АН СССР).

Изучено дыхание и окислительное фосфорилирование у четырех видов земноводных на разных этапах развития. Отмечено, что потребление кислорода головастиками на разных стадиях развития различно. Интенсивность фосфорилирования снижается к 29-й стадии развития, а затем повышается в процессе метаморфоза. Условия содержания в период личиночного развития определяют особенности метаболизма; формируются животные разных физиологических особенностей. Дана оценка размеров развивающихся личинок как фактора, определяющего уровень их обмена.

Таблиц 6. Илл. 2. Библиогр. 36 назв.

УДК 591.5+591.1

Динамика газообмена у стройной змееголовки (*Ophisops elegans*). Соколова Т. М., Добринский Л. Н. «Экспериментальная экология низших позвоночных». Свердловск, 1978 (УНЦ АН СССР).

В экспериментальных условиях на 85 экземплярах змееголовок изучены зависимость интенсивности газообмена от температуры, веса тела, пола, физиологического состояния животных и уровня их активности.

Таблиц 3. Илл. 2. Библиогр. 11 назв.

УДК 591.044

Влияние плотности экспериментальных популяций и температуры на митотическую активность и размеры клеток эпителия роговицы у амфибий. Гатиятуллина Э. З. «Экспериментальная экология низших позвоночных». Свердловск, 1978 (УНЦ АН СССР).

Изучалось влияние условий роста и развития на митотическую активность и размеры клеток базального слоя эпителиальной ткани роговицы восьми видов бесхвостых амфибий. Выявлено разли-

чие активности клеточного деления северных и южных видов лягушек, развивавшихся в сопоставимых (приближающихся к оптимальным) условиях. При повышенной плотности экспериментальных популяций отмечено увеличение митотического индекса, размеров клеток и уменьшение ядерно-цитоплазматического отношения — изменения, соизмеримые со сдвигами, происходящими при снижении температуры. Содержание личинок в условиях повышенной плотности популяции снижает тормозящее клеточное деление, действие низкой температуры.

Таблиц 12. Библиогр. 51 назв.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Труды Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 111

Утверждено к печати Редакционно-издательским советом Уральского научного центра АН СССР

Редактор **Т. П. Бондарович**
Техн. редактор **Н. Р. Рабинович**
Обложка художника **М. Н. Гарипова**
Корректоры **И. М. Мигачева, Г. Н. Лобаченко**

РИСО УНЦ № 844—21(78). Сдано в набор 29/VI 1977 г. НС 19080. Подписано к печати 27/IV 1978 г. Усл.-печ. л. 7,5. Уч.-изд. л. 9,5. Формат 60×90 1/16. Бумага Типографская № 1. Заказ 390. Цена 95 коп. Тираж 1000.

РИСО УНЦ АН СССР, Свердловск, ГСП-169, Первомайская, 91.

Типография изд-ва «Уральский рабочий», Свердловск, просп. Ленина, 49.

Вышел в свет

сборник научных статей сотрудников Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР

Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. 10 п. л. Цена 1 р.

Сборник включает статьи, обобщающие результаты исследования по изучению роли животных в лесотундре. Приведены материалы по продуктивности, пространственному распределению и сезонной динамике численности и биомассы, экологическим особенностям и биоценотическим связям беспозвоночных и позвоночных животных. Наиболее подробно изучались насекомые и птицы, для которых выявлена видовая структура и количественное соотношение видов и групп. Приведены количественные данные о воздействии разных групп животных на нижестоящие трофические уровни, о роли разных животных в вещественно-энергетическом обмене, количественно оценена взаимосвязь наземных и водных экосистем.

Сборник представляет интерес для зоологов и экологов, преподавателей и студентов биологических факультетов.

•

Заявки направлять по адресу:

г. Свердловск, ГСП-169,
ул. Первомайская, 91.
РИСО УНЦ АН СССР.