
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ

НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ
ЭКОЛОГИЯ
НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

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

[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. Шупак). 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 колея (L_{op}), переднего мозга (L_i) для взрослых и сеголеток и промежуточного мозга (L_d), обонятельных долей (L_{oi}) 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 ($y=bx^a$), где y — размер части, x — размер целого, коэффициент b показывает значение y при $x=1$, показатель степени (аллометрический экспонент) a характеризует относительную скорость роста части с целым. Если $a < 1$, часть отстаёт в росте от целого (отрицательная аллометрия). Если $a = 1$, скорости роста части и целого равны (изометрия). При $a > 1$ часть растёт 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 относительного 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 $y=bx^a$, фактор b может меняться при изменении внешних условий, а аллометрический экспонент a — быть детерминированным наследственностью достаточно жестко¹. Это обстоятельство сохраняет свое

¹ Возможно, что изменение условий существования в отдельных случаях может привести и к изменению характера относительного роста, однако неизмеримо большая наследственная составляющая этого фактора a 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	<i>R. temporaria</i> (M=4,36, lim=0,6-30,4 г, n=30)				<i>R. arvalis</i> (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 (Saga и др., 1974).

Доминирующее значение показателя соотносительной скорости роста органа вытекает также из общих теоретических положений, особо отчетливо сформулированных Бергаланфи (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 существует.

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» ($M=237$, $\text{lim}=124-347$ мг, $n=29$)				«Загущенные» ($M=194$, $\text{lim}=119-419$ мг, $n=67$)			
	r	a	$t_{r\alpha}$	b	r	a	$t_{r\alpha}$	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_{ot}/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_{ot}/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	<i>R. arvalis</i> ($n=107$)	<i>R. temporaria</i> ($n=40$)
$PE/P, \text{ }^\circ/\text{оо}$	$\frac{4,22 \pm 0,15^*}{1,4-8,1}$	$\frac{5,65 \pm 0,32}{2,4-10,6}$
$L_t/LE, \frac{\text{мм}}{\sqrt[3]{\text{мг}}}$	$\frac{1,98 \pm 0,03}{1,4-3,2}$	$\frac{1,97 \pm 0,03}{1,6-2,4}$
$L_{op}/LE, \frac{\text{мм}}{\sqrt[3]{\text{мг}}}$	$\frac{1,47 \pm 0,02}{1,1-2,4}$	$\frac{1,18 \pm 0,02}{0,8-1,6}$

* 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. argalis* ($M \pm m$)

Показатель	Лабораторные сеголетки («тройки»)		Лабораторные сеголетки («загущенные»)		Природные сеголетки	
	крупные ($>0,225 \text{ г}$)	мелкие ($<0,225 \text{ г}$)	крупные ($>0,225 \text{ г}$)	мелкие ($<0,225 \text{ г}$)	крупные ($>0,225 \text{ г}$)	мелкие ($<0,225 \text{ г}$)
	$P, \text{ г}$	$0,292 \pm 0,008$	$0,178 \pm 0,009$	$0,264 \pm 0,011$	$0,166 \pm 0,004$	$0,312 \pm 0,011$
$PE/P, \text{ }^{\circ}/_{00}$	$14,2 \pm 0,6$	$18,4 \pm 0,8$	$13,4 \pm 0,7$	$14,3 \pm 0,5$	$12,9 \pm 0,5$	$18,7 \pm 0,4$
L_t/LE^*	$0,89 \pm 0,02^*$	$0,89 \pm 0,02$	$0,90 \pm 0,02$	$0,88 \pm 0,02$	$0,99 \pm 0,03$	$0,96 \pm 0,01$
L_{op}/LE	$0,85 \pm 0,01$	$0,84 \pm 0,02$	$0,84 \pm 0,02$	$0,89 \pm 0,01$	$0,87 \pm 0,02$	$0,90 \pm 0,01$
L_d/LE	$0,81 \pm 0,02$	$0,83 \pm 0,02$	$0,78 \pm 0,02$	$0,84 \pm 0,01$	$0,89 \pm 0,02$	$0,87 \pm 0,01$
L_{ot}/LE	$0,220 \pm 0,011$	$0,229 \pm 0,013$	$0,221 \pm 0,013$	$0,202 \pm 0,009$	$0,221 \pm 0,012$	$0,204 \pm 0,007$
n	15	14	19	48	16	51
P (1im), 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 мозга² 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 большей 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 идентичны³. 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.

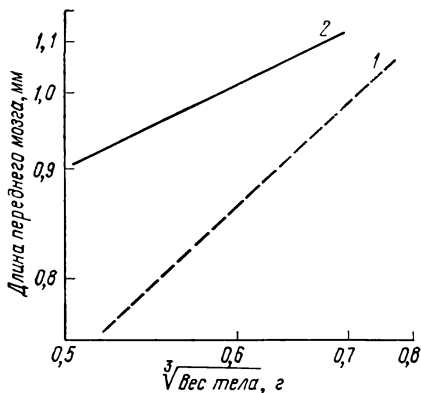


Рис. 1. Аллометрический рост длины переднего мозга относительно длины тела у остромордой лягушки.
1 — «загущенные», 2 — «тройки»

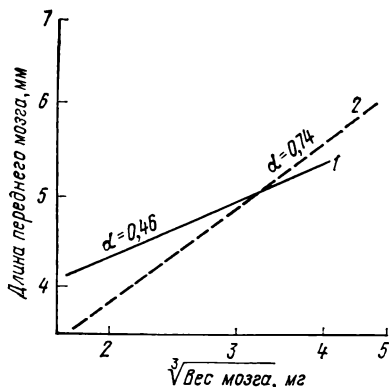


Рис. 2. Аллометрический рост длины переднего мозга относительно длины мозга в целом у остромордой (1) и у травяной (2) лягушек.

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 крупным 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 мозга⁴ у «мелких троек» на 30%, а вес мозга — на 40% выше, чем у «мелких загущенных».

Дальнейшая обработка материала заключалась в вычислении коэффициентов аллометрического уравнения $y = bx^a$.

В табл. 2 приведены величины показателя b , которые у сравниваемых групп животных практически одинаковы⁵. 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 (Frisk, 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_{oi}/L (1,8), L_t/LE (1,7), L_{op}/LE (1,0), L_{oi}/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 существует, мы можем попытаться оценить и конкретное значение наблюдаемых отличий.

Аллометрический экспонент PE/P , L_t/L , L_{oi}/L , L_{oi}/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 морфофизиологических 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 большей 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 тканеспецифичных 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 чувствительности 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 рогиовицы 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. Stoffwechsel, Wachstum. Berlin, 1942.

Frick H. Allometrische Untersuchungen an inneren Organen von Säugetieren 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 chick 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 gairdneri* 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.