

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

№ 1



ИЗДАТЕЛЬСТВО „НАУКА“

1970

УДК 591.393

РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ ЛИЧИНОК ЗЕМНОВОДНЫХ. I. СПЕЦИФИЧНОСТЬ ДЕЙСТВИЯ

С. С. Шварц, О. А. Пястолова

В последние годы различными авторами показано, что выделяемые в воду продукты жизнедеятельности головастиков тормозят их рост и развитие (Роус С. и Роус Ф., 1964; Berger, 1968; Musialek, 1959; Rose, 1960 и др.). Это явление справедливо рассматривается как весьма совершенный и своеобразный механизм, регулирующий плотность популяций, который в определенных условиях может иметь серьезные эволюционные следствия.

Рассматриваемая проблема изучалась нами в экспериментальных и полевых условиях на головастиках остромордой лягушки (*Rana arvalis*). Было установлено, что характер действия ингибиторов зависит от стадии развития подопытных животных; в определенных условиях «ингибиторы» вызывают ускорение развития личинок амфибий, превращаются в «акцелераторы». Вместе с тем, показано, что ингибиторы (мы продолжаем пользоваться этим термином, понимая его условность; правильнее было бы — регуляторы развития) обладают высокой специфичностью. Этот вопрос кажется нам особенно интересным и именно ему мы посвящаем настоящую заметку.

В проведении установочных экспериментов большую помощь нам оказали В. Г. Ищенко и Н. Л. Иванова. Авторы выражают им искреннюю благодарность.

УСТАНОВОЧНЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ

В первой серии экспериментов наша задача заключалась в том, чтобы выяснить, при каких условиях головастики могут нормально расти и развиваться без регулярной смены воды. Было установлено, что этому требованию удовлетворяет содержание головастиков «тройками» в аквариумах объемом 3 л (объем воды — 2 л). Головастики содержались при комнатной температуре (19—22°). Кормом служил вареный салат или шавель. Результаты опытов ясно показывают, что при содержании тройками головастики нормально растут, быстро развиваются и заканчивают метаморфоз несколько быстрее, чем в природных популяциях (табл. 1).

Во второй серии опытов головастики в том же объеме воды содержались десятками. Как видно из табл. 1, повышение плотности «популяций» головастиков приводит к торможению их роста уже в первый период постэмбрионального развития. Затем наступает практически полное прекращение роста и отмирание части животных. Плотность популяции снижается, и оставшиеся в живых головастики возобновляют рост и заканчивают метаморфоз при существенно меньших размерах тела по сравнению с контролем. Возобновление роста и развития оставшихся в живых головастиков связано со снижением количества ингибиторов, поступающих в воду (и дезактивацией ингибиторов, поступив-

Таблица 1

Скорость роста головастиков при нормальной (содержание тройками) и повышенной (содержание десятками) плотности экспериментальных популяций (время выхода головастиков из икры—10 мая)

Номер кладки	Дата измерения и средняя величина тела, мм							Число головастиков, закончивших метаморфоз к 17 июня
	n	16.V	20.V	27.V	3.VI	10.VI	17.VI	
Нормальная плотность популяции								
1	24	6,07±0,07	7,93±0,11	11,45±0,11	13,51	15,14	14,55	22
2	16	6,88±0,08	9,07±0,08	12,03±0,16	14,15	16,06	16,55	15
3	22	6,94	9,11	11,86	13,52	14,67	15,16	13
Повышенная плотность								
1	100	5,99±0,05	7,39±0,07	8,86±0,10	—	—	—	—
2	100	6,43±0,07	7,75±0,08	9,48±0,10	—	—	—	—

Примечание. n—число головастиков.

ших ранее), а также с непосредственным снижением плотности популяций (табл. 2).

В другом варианте того же опыта после 18 дней развития в условиях повышенной плотности в аквариумах была сменена вода. Это сра-

Таблица 2

Скорость роста головастиков при повышенной плотности популяций (в скобках—число головастиков, оставшихся в живых)

Номер аквариума	Дата измерения и средняя длина тела, мм							
	16/V	20/V	27/V	3/VI	10/VI	17/VI	24/VI	1/VII
1 (кладка 1)	6,02 (10)	7,70 (10)	9,24 (9)	9,48 (9)	9,44 (7)	10,93 (3)	13,50 (2)	14,3 (1) Стадия развития 27
2 (кладка 1)	5,53 (10)	7,38 (9)	9,71 (9)	9,40 (9)	9,76 (5)	11,3 (2)	12,8 (1)	14,2 (1) Стадия развития 27
3 (кладка 3)	6,83 (10)	8,10 (10)	9,21 (9)	10,48 (9)	11,69 (8)	12,65 (2)	13,85 (2)	Закончили метаморфоз

зу же стимулировало рост и развитие головастиков, через 20 дней они закончили метаморфоз, существенной гибели подопытных животных не было (табл. 3).

Таблица 3

Скорость роста и развития головастиков при повышенной плотности популяции и однократной смене воды (в скобках—число головастиков, оставшихся в живых)

Номер аквариума	Дата измерения и средняя длина тела, мм								
	16/V	20/V	27/V	3/VI	Смена воды	10/VI	17/VI	24/VI	1/VII
1 (кладка 4)	6,49 (10)	7,79 (10)	9,44 (9)	9,77 (9)			11,16 (9)	12,88 (9)	13,7 (7)
2 (кладка 4)	6,44 (10)	7,82 (10)	9,91 (9)	11,20 (9)	12,12 (9)		13,16 (7)	13,36 (7)	— —

При еще более резком увеличении плотности популяций (20 головастика в том же объеме воды) рост останавливается на ранних стадиях развития, а большая их часть погибает. Оставшиеся в живых нередко заканчивают метаморфоз при исключительно мелких размерах тела¹. Как и следовало ожидать, смена воды в значительной степени снижает смертность головастика, но влияние повышенной плотности наблюдается отчетливо.

Совокупность представленных материалов показывает, что применяемая методика позволяет с достаточной точностью определять различные проявления действия ингибиторов на скорость роста и развития головастика. Это создало предпосылки для постановки более сложных опытов, призванных оценить специфичность действия ингибиторов.

СПЕЦИФИЧНОСТЬ ДЕЙСТВИЯ ИНГИБИРУЮЩИХ ФАКТОРОВ

Бергер (Berger, 1968), работая с различными формами (вероятно, видами) зеленых лягушек, пришел к выводу, что действие ингибиторов связано с генотипом животных и оказывает преимущественное влияние на родительские формы. Наши наблюдения показали, что ингибирующий фактор обладает неизмеримо большей специфичностью. Это, естественно, заставило бы с новой точки зрения подходить к экологической и эволюционной роли ингибиторов развития. Для проверки этих наблюдений нами были поставлены четыре варианта опытов.

Первый вариант. Подопытные головастики в течение двух недель (с 3 по 16.VII. 1969 г.) содержались в условиях максимальной загущенности (около 800 штук в 5 л воды). Их рост и развитие оказались, как и следовало ожидать, резко заторможенными (длина тела в возрасте 2 недель около 5 мм). Затем головастики по трое подсаживались в аквариум с нормально развитыми животными, значительно превосходящими их по размерам и стадии развития. Эффект торможения был в значительной степени снят, и подопытные головастики стали быстро расти и развиваться.

В каждом аквариуме (объем воды 2 л) содержалось по три крупных и три мелких подопытных головастика. В одной серии опыта они принадлежали одной кладке («родные братья»), в другой — разным. Условия содержания головастика в обеих сериях опыта были полностью одинаковыми. Таким путем мы надеялись получить материал для суждения о том, оказывает ли тормозящий фактор различное действие на «своих» и «чужих» головастика. Результаты опытов представлены в табл. 4. Объединяя данные по обеим кладкам, получаем: из числа мелких головастика, содержащихся совместно с крупными своей кладки, прошли соответствующие стадии $48 \pm 5,7\%$ и $58 \pm 5,7\%$; при содержании совместно с головастиками чужой кладки соответственно $63 \pm 5,2\%$, $79 \pm 4,9\%$.

Второй вариант. Группа нормально развивающихся головастика из двух кладок в возрасте 18 дней была перенесена в воду, обогащенную продуктами жизнедеятельности головастика, развивавшихся в условиях повышенной плотности (10 головастика в 2 л воды). В этих условиях через 3 недели (с 3 по 24.VI. 1968 г.) из 22 головастика, развивавшихся в воде, обогащенной «своими» ингибиторами (выделениями головастика той же кладки), прошли метаморфоз 4 ($18,2 \pm 8,23\%$), а из 26 головастика, развитие которых шло на фоне «чу-

¹ Здесь мы сознательно не обсуждаем вопрос о соотношении скорости роста и развития контрольных и подопытных головастика, предполагая посвятить этому вопросу отдельное сообщение.

жих» ингибиторов, — 15 (57,7% ± 9,68%). Достоверность различий $t = 3,15$. Отмеченная закономерность проявлялась одинаково четко для головастиков обеих кладок. Из 13 головастиков первой кладки на фо-

Таблица 4

Специфичность действия ингибирующего фактора

Условия опыта	n	n ₁	Показатель скорости развития			
			Число подопытных головастиков, прошедших стадию 28 (хорошо развитые задние конечности) за 5 недель	t	Число головастиков, прошедших метаморфоз за 6 недель	t
Мелкие головастики 1 кладки подсажены к крупным головастикам той же кладки	42	40	28 (66,7 ± 7,08%)	1,33	25 (60 ± 7,56%)	2,26
Мелкие головастики 1 кладки подсажены к крупным головастикам кладки 2	39	37	31 (79,5 ± 6,46%)		32 (82 ± 6,15%)	
Мелкие головастики 2 кладки подсажены к крупным головастикам той же кладки	35	34	9 (25,6 ± 7,37%)	2,07	18 (51,5 ± 8,44%)	1,76
Мелкие головастики 2 кладки подсажены к крупным головастикам кладки 1	42	35	20 (47,7 ± 7,70%)		25 (71 ± 7,0%)	

Примечание. Нумерация кладок условна. Стадии развития здесь и ниже по Терентьеву (1950); n—число головастиков; n₁—число головастиков, выживших до конца опыта.

не «своих» ингибиторов закончил метаморфоз 1, на фоне «чужих» ингибиторов — 7. Соответствующие цифры для второй кладки: из 9 — три и из 9 — восемь.

Третий вариант. Головастики двух кладок в течение 2 недель (с 7. V. по 10. V. 1969 г.) развивались в условиях повышенной плотности, затем на 10 дней были подсажены к тройкам крупных головастиков «своей» и «чужой» кладок. На развитие головастиков второй кладки² различия в условиях содержания сказались отчетливо. За короткий период содержания совместно с крупными головастиками первой кладки из 52 подопытных личинок 19 прошли стадию 26 (недифференцированные зачатки задних конечностей) — 37 ± 6,7%. При содержании подопытных головастиков совместно с крупными головастиками из своей кладки указанную стадию прошли лишь 12 из 67 (18 ± 4,7%). Достоверность различий $t = 2,3$. Головастики из первой кладки развивались медленнее³, поэтому за короткий период опыта различия в скорости развития в разных группах не проявились: преобладающее большинство головастиков к 20 июня еще не достигло 26 стадии развития. Однако именно отсутствие явных различий в скорости развития разных подопытных групп головастиков дало нам возможность использовать для оценки действия ингибиторов иной критерий — скорость роста⁴. Ре-

² Напоминаем об условности этих обозначений.

³ Различная скорость развития головастиков из разных кладок (в том числе и отложенных в одном водоеме и в одно время) — явление обычное, которое будет обсуждено нами в другом месте.

⁴ При различной скорости развития использовать для оценки действия ингибиторов скорость нарастания длины тела невозможно, так как на разных стадиях развития пропорции тела головастиков изменяются.

зультаты опытов принципиально совпадали с предыдущими. При равных исходных размерах тела подопытные головастики за 10 дней содержания совместно со своими более крупными братьями достигли средней длины тела $12,4 \pm 0,15$ ($n = 53$), при содержании с головастиками из другой кладки — $12,9 \pm 0,10$ ($n = 58$).

Четвертый вариант. Сформировано три аквариума с резко повышенной плотностью популяции. Использовались головастики, содержащиеся «тройками» и достигшие в возрасте 24 дней (4. VI. 1968 г.) длины тела 9—14 мм. Все они находились на этапе развития 25—26, явных зачатков задних конечностей не было ни у одного из подопытных животных. Первый аквариум был сформирован из головастиков одной кладки (№ 2), второй и третий из головастиков разных кладок (№ 1, 2, 3, 4). Исходное число головастиков в аквариумах: 18, 25, 26, объем воды — 2 л. В начале опыта аквариумы были заполнены свежей водой. Контроль за ростом и развитием головастиков проводился в течение двух недель. Во всех аквариумах наблюдался незначительный рост головастиков, но по скорости развития головастики первого аквариума (моноклониальная колония) существенно отличались от смешанных колоний.

10 июня ни в одном из аквариумов головастиков с развитыми задними конечностями не наблюдалось, 17 июня в первом аквариуме — 0 (0,0%), во втором — 12 из 24 ($50,0 \pm 10,2\%$), в третьем — 13 из 23 ($53,6 \pm 10,4\%$); $t = 3$. Таким образом, различия в скорости развития головастиков гомогенной и смешанной колоний существенны и статистически достоверны.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Большое количество подопытных животных (388), ничтожная их гибель в процессе опытов, указывающая на близкие к оптимальным условия содержания, индивидуальный контроль за ростом и развитием, разнообразие вариантов и, наконец, почти абсолютная статистическая достоверность полученных результатов позволяют сделать весьма ответственный вывод. Ингибирующий фактор обладает высшей степенью специфичности (на уровне генетических различий между особями одной популяции) и оказывает более сильное действие на генотипически близких животных (головастиков одной кладки). Здесь мы не имеем возможности входить в обсуждение возможных физиологических механизмов этого явления (для этого пришлось бы привлечь дополнительный материал), а ограничимся лишь его анализом с экологической и эволюционной точек зрения.

Общий экологический смысл ингибирующих факторов развития вполне ясен. При резком увеличении плотности популяции, возникающем при пересыхании водоемов (для амфибий — экологическая катастрофа), конкуренция за пищу и пространство повышается и преимущество получают наиболее быстро развивающиеся индивиды, которые спасают популяцию от гибели. Высокая специфичность действия ингибиторов (на уровне отдельных генотипов) делает этот механизм регуляции численности популяции личинок амфибий еще более совершенным. Если бы ингибиторы не обладали высокой специфичностью или (как предполагают некоторые авторы) работали бы в пользу «своих» генотипов, то снижение численности популяции с неизбежностью закона сопровождалось бы снижением ее генетической разнородности, а следовательно, и снижением экологической и эволюционной пластичности (подробнее см. Шварц, 1969). Специфичность ингибиторов страхует популяцию от снижения генетической разнородности при снижении

численности. Косвенно проведенные наблюдения свидетельствуют об исключительном значении поддержания генетической разнородности популяции.

С другой стороны, эти наблюдения наводят на мысль о значении межгруппового отбора. Даже если признать, что специфичность действия ингибиторов детерминруется физиологическими механизмами (обсуждение этого вопроса явится темой отдельной статьи), то его совершенствование следует приписать действию отбора. Единственная форма отбора, которая может «заставить» индивид работать против своего генотипа, — это межгрупповой (межпопуляционный) отбор.

Институт экологии растений
и животных УФАН СССР

Поступила в редакцию
18 ноября 1969 г.

ЛИТЕРАТУРА

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

Терентьев П. В. Лягушка, М., изд. «Сов. наука», 1950; Шварц С. С. Эволюционная экология животных, Свердловск, УФАН СССР, 1969.

Berger L. The effect of inhibitory agents in the development of green-frog tadpoles, *Zoologica, Polonie*, 1968, 18, 3.

Musialek B. Wplyw Zageszczema populacyienego na wzrost i rozwoj kijanek niektorych placow bezogonowych, *Zesz. Nauk, U. J., Prace Zool*, 1959, 23, 1.

Rose S. M. A feedback mechanism of growth control in tadpoles. *Ecology*, 1960, 41, 1.
