

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

*Журнал выходит 6 раз в год
Год издания четвертый*

ЭКОЛОГИЯ

№ 4



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

1973

УДК 577.3

ЭНЕРГЕТИКА МЕТАМОРФОЗА АМФИБИЙ

С. С. Шварц, О. А. Пястолова, Л. Н. Добринский

Рассматриваются некоторые закономерности, определяющие скорость и энергетику метаморфоза бесхвостых амфибий. Установлено, что средние затраты энергии в период метаморфоза у разных видов и форм варьируют незначительно. Понижение температуры среды ведет к увеличению продолжительности метаморфоза и снижению удельного метаболизма. Обнаружены четкие различия в продолжительности метаморфоза при пониженной температуре между видами, обитающими в разных географических широтах. Наблюдаются различия между северными и южными формами по уровню удельного метаболизма. Условия содержания в период личиночного развития отражаются на общих энергетических затратах метаморфозирующих животных. Обсуждаются некоторые экологические механизмы эволюционного процесса.

Хорошо известно, что к окончанию личиночного периода развития у головастика начинают функционировать легкие, жабры рассасываются, роговые челюсти сбрасываются, увеличивается язык, преобразуется кишечник, резко изменяется эндокринная система, порфиросин превращается в родопсин, повышается концентрация гемоглобина, головастик перестает кормиться. В этот период происходят сложнейшие процессы распада и фагоцитоза личиночных тканей и органов и процесс морфогенеза, в результате которого головастик превращается в лягушонка.

Какие закономерности определяют скорость этого процесса у разных видов и разных популяций амфибий и какова его энергетическая цена? Рассмотрению этого вопроса и посвящена настоящая статья. При этом мы надеялись получить материал для решения более общей проблемы, связанной с определением энергетической стоимости морфогенетических реакций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

В опыте использованы следующие виды амфибий: три популяции *Rana temporaria* L. (Вильнюс, Свердловск, п-ов Ямал); две популяции *Rana arvalis* Andrzej. (Свердловск, п-ов Ямал); *Rana macrocnemis* Boul., *Rana camerani* Boul. и их гибриды¹ (более 1000 особей). Опыты проводились при температурах 20—22 и 5—10°С. Энергетические затраты в период метаморфического климакса определялись на основе падения веса переставших кормиться головастиков (первое взвешивание проводилось в момент появления передних конечностей и выхода головастиков из воды, второе — в период полной резорбции хвоста) и на основе выделения ими CO₂. Первый метод основан на том, что в завершающую фазу метаморфоза животные способны покрыть свои энергетические расходы, связанные с поддержанием жизнеспособности и осуществлением морфогенетических реакций, только за счет использования внутренних резервов. Так, головастики субарктической популяции *R. temporaria* (n=10) при 20 закончили метаморфоз за 72 дня.

Исходный вес животных был равен 500 мг, конечный — 354 мг. Известно, что содержание воды в тканях личинок амфибий в начале метаморфоза хотя и незначительно, но выше, чем в конце периода превращения. Так, сухой вес личинок на стадии предметаморфоза равен 12,63%, в конце метаморфоза — 13,75% (Fletcher а. Муант, 1959). Поэтому при расчете потери веса личинками в процессе метаморфоза вводится незначительная поправка на дегидратацию тканей. С учетом этой поправки и округления полученной величины потеря сухого веса составит 17,7 мг. Принимая

¹ Проведение опыта по гибридизации делает весьма вероятным, что *R. macrocnemis* и *R. camerani* должны рассматриваться как подвиды одного вида.

Энергетические затраты головастиков

Температура, °С	Показатели	Период метамор										
		3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>R. temporaria</i>												
20—22	I	9	22	12	24	6	—	—	—	—	—	—
	II	1,69	1,71	1,43	1,26	1,20	—	—	—	—	—	—
	III	121,7	164,2	171,6	181,4	200,6	—	—	—	—	—	—
5—7	I	—	—	—	—	—	—	2	—	—	1	1
	II	—	—	—	—	—	—	0,77	—	—	0,79	0,59
	III	—	—	—	—	—	—	147,8	—	—	208,5	170,0
<i>R. temporaria</i>												
20—22	I	20	18	1	—	1	—	—	—	—	—	—
	II	2,07	1,55	1,73	—	2,16	—	—	—	—	—	—
	III	149,0	148,8	207,6	—	362,8	—	—	—	—	—	—
5—7	I	—	—	—	—	1	—	2	—	—	3	—
	II	—	—	—	—	0,80	0,89	0,87	—	—	0,71	—
	III	—	—	—	—	115,2	149,5	167,0	—	—	187,4	—
<i>R. temporaria</i>												
20—22	I	10	26	26	3	—	—	—	—	—	—	—
	II	1,88	1,75	1,55	1,42	—	—	—	—	—	—	—
	III	135,3	168,0	186,0	204,4	—	—	—	—	—	—	—
5—7	I	—	—	—	3	13	15	4	1	—	—	—
	II	—	—	—	—	0,98	1,02	1,00	1,00	0,84	—	—
	III	—	—	—	—	141,1	171,3	192,0	216,0	201,6	—	—
<i>R. arvalis</i>												
20—22	I	13	16	13	1	—	—	—	—	—	—	—
	II	2,35	1,87	1,35	1,18	—	—	—	—	—	—	—
	III	169,2	179,5	162,0	170,0	—	—	—	—	—	—	—
5—7	I	—	—	1	3	11	4	1	—	—	—	—
	II	—	—	—	1,83	1,16	1,08	0,99	1,13	—	—	—
	III	—	—	—	219,6	167,0	181,4	190,0	244,0	—	—	—
<i>R. arvalis</i>												
20—22	I	10	15	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	II	1,87	1,84	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	III	134,6	176,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5—7	I	—	—	1	—	1	6	3	—	—	4	1
	II	—	—	—	1,21	—	0,67	0,63	0,68	—	0,51	0,75
	III	—	—	—	145,2	—	112,5	121,0	146,8	—	134,6	216,0
<i>R. macro</i>												
20—22	I	3	22	6	1	8	1	—	—	1	—	—
	II	1,83	1,71	1,36	1,23	0,99	0,93	—	—	—	—	—
	III	131,7	164,1	163,2	177,1	166,3	178,5	—	—	—	—	—
5—7	I	—	—	—	—	—	—	1	1	2	1	—
	II	—	—	—	—	—	—	0,68	0,55	0,33	0,31	0,43
	III	—	—	—	—	—	—	130,5	118,8	81,8	123,8	—
<i>R. ca</i>												
20—22	I	7	13	12	7	2	2	—	—	1	—	—
	II	2,33	1,66	1,43	1,93	0,88	0,78	—	—	0,51	—	—
	III	167,7	159,3	171,6	277,9	147,8	149,7	—	—	134,6	—	—
5—7	I	—	—	—	1	3	8	10	4	1	—	3
	II	—	—	—	—	0,90	0,77	0,78	0,76	0,61	0,69	—
	III	—	—	—	—	129,6	129,3	149,7	164,1	146,4	182,1	—

Примечание. I — количество животных; II — удельный метаболизм, кал · г/ч; III — общие энерго

рода *Rana* в период метаморфоза (1971 г.)

фо́за, сутки													
14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
(Вильнюс)													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	2	—	—	—	2	4	2	3	1	1	2	—	2
0,36	0,21	—	—	—	0,11	0,12	0,18	0,28	0,28	0,25	0,33	—	0,30
120,9	75,6	—	—	—	50,16	57,6	90,7	147,8	154,5	144,0	198,0	—	194,4
(Свердловск)													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	4	1	1	2	1	3	—	—	1	—	—	—	1
0,51	0,36	0,35	0,41	0,51	0,37	0,33	—	—	0,38	—	—	—	0,35
171,3	129,6	134,4	167,3	220,3	168,7	158,4	—	—	209,7	—	—	—	226,8
(п-ов Ямал)													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
(п-ов Ямал)													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
(Свердловск)													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	3	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,42	0,58	—	—	0,40	—	—	—	—	—	—	—	—	—
141,1	208,8	—	—	172,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>spemis</i>													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	8	—	1	1	3	1	2	6	1	1	—	—	—
—	0,53	—	0,40	0,39	0,35	0,20	0,25	0,28	0,31	0,46	—	—	—
—	190,8	—	163,2	168,4	159,6	96,0	126,0	147,8	117,1	264,9	—	—	—
<i>merani</i>													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	1	—	1	—	—	—	3	3	—	—	—	—	—
—	0,42	—	0,43	—	—	—	0,28	0,27	—	—	—	—	—
—	151,2	—	175,4	—	—	—	141,1	142,5	—	—	—	—	—

затраты, кал.

Энергетические затраты головастиков

Температура, °С	Показатели	Период метамор										
		2	3	4	5	6	9	10	12	13	14	15
<i>R. cune</i>												
20—22	I	18	32	4	1	—	—	—	—	—	—	—
	II	2,32	2,05	1,72	1,53	—	—	—	—	—	—	—
	III	111,36	147,6	165,1	183,6	—	—	—	—	—	—	—
5—7	I	—	—	—	—	—	2	1	7	2	—	2
	II	—	—	—	—	—	0,54	0,46	0,45	0,43	—	0,45
	III	—	—	—	—	—	116,6	110,4	129,6	134,1	—	162,0
20—22*	I	2	10	6	4	—	—	—	—	—	—	—
	II	1,80	1,46	1,24	1,37	—	—	—	—	—	—	—
	III	86,4	105,1	119,0	164,4	—	—	—	—	—	—	—
<i>R. macro</i>												
20—22	I	4	26	25	1	—	—	—	—	—	—	—
	II	1,98	1,60	1,43	0,85	—	—	—	—	—	—	—
	III	95,0	115,2	137,6	102,0	—	—	—	—	—	—	—
5—7	I	—	—	—	—	—	—	—	4	7	2	4
	II	—	—	—	—	—	—	—	0,43	0,35	0,37	0,32
	III	—	—	—	—	—	—	—	123,8	109,2	124,3	115,2
20—22*	I	12	5	5	4	4	—	—	—	—	—	—
	II	1,14	1,04	1,16	1,00	0,93	—	—	—	—	—	—
	III	54,7	74,8	111,3	120,8	133,9	—	—	—	—	—	—
<i>R. macrocnemis</i>												
20—22	I	3	39	13	2	—	—	—	—	—	—	—
	II	2,31	1,70	1,54	1,54	—	—	—	—	—	—	—
	III	110,8	122,4	147,8	184,8	—	—	—	—	—	—	—
5—7	I	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—	4
	II	—	—	—	—	—	—	—	0,39	—	—	0,44
	III	—	—	—	—	—	—	—	112,3	—	—	158,4
20—22*	I	1	15	29	9	6	—	—	—	—	—	—
	II	—	1,39	1,45	1,21	1,03	—	—	—	—	—	—
	III	—	100,0	139,2	145,2	148,3	—	—	—	—	—	—
5—7	I	—	—	—	—	—	1	—	—	1	2	3
	II	—	—	—	—	—	0,43	—	—	0,55	0,40	0,42
	III	—	—	—	—	—	82,5	—	—	171,6	134,4	151,2
20—22	I	—	13	18	12	—	—	—	—	—	—	—
	II	—	1,95	1,71	1,52	—	—	—	—	—	—	—
	III	—	140,4	164,1	182,4	—	—	—	—	—	—	—
5—7	I	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
	II	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,43
	III	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	154,8
20—22	I	—	4	23	8	—	—	—	—	—	—	—
	II	—	1,64	1,75	1,42	—	—	—	—	—	—	—
	III	—	118,1	168,0	170,4	—	—	—	—	—	—	—
5—7	I	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	7
	II	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,71	0,50
	III	—	—	—	—	—	—	—	—	—	238,5	180,0

* Животные содержались в условиях повышенной плотности.

рода *Rana* в период метаморфоза (1972 г.)

фаза, сутки

16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	27	28	30	32
<i>rani</i>													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	—	2	11	1	1	6	1	4	8	1	4	—	—
0,40	—	0,52	0,37	0,31	0,38	0,33	0,33	0,29	0,31	0,17	0,30	—	—
153,6	—	224,6	168,7	182,4	191,5	174,2	182,1	201,6	186,0	110,1	201,6	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>cnemis</i>													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	2	7	12	5	5	—	—	—	—	—	—	—	—
—	0,43	0,34	0,32	0,34	0,29	—	—	—	—	—	—	—	—
—	175,4	146,8	145,9	163,2	146,1	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
× <i>R. camerani</i>													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	5	1	7	—	5	—	7	—	1	—	1	4	8
0,42	0,42	0,31	0,36	—	0,35	—	0,31	—	0,17	—	0,21	0,24	0,22
161,3	171,3	133,9	164,1	—	176,4	—	171,1	—	102,0	—	141,1	172,8	168,9
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	1	1	—	—	—	0,37	—	—	8	—	—	2	—
0,45	0,29	0,31	—	—	—	1	—	—	0,27	—	—	0,26	—
172,8	118,3	133,9	—	—	—	195,3	—	—	162,0	—	—	187,2	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	1	11	19	4	3	3	2	—	—	—	—	—	—
0,44	0,43	0,44	0,37	0,31	0,26	0,36	0,31	—	—	—	—	—	—
168,9	175,4	190,1	168,7	148,8	131,0	190,1	171,1	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	3	15	1	5	1	—	—	—	3	—	—	—	—
0,46	0,47	0,50	0,40	0,36	0,41	—	—	—	0,25	—	—	—	—
176,6	191,7	216,0	186,9	172,8	216,4	—	—	—	150,0	—	—	—	—

калорийность одного грамма белка равной 4000 кал, получаем, что в период метаморфоза быстро развивающиеся личинки *R. temporaria* расходуют 1,88 кал/г/ч (удельный метаболизм).

На основе обработанных таким образом данных составлены табл. 1 и 2, характеризующие энергетические затраты разных групп животных.

Параллельно с определением энергетической стоимости метаморфоза по потере веса животными мы изучали динамику выделения углекислого газа личинками амфибий на разных стадиях развития. Это позволило нам сопоставить данные по их энергетическим затратам, полученные разными методами. С этой целью была разработана специальная методика с использованием оптико-акустического газоанализатора ОА-5501, позволяющего измерять малые концентрации CO_2 в газовых смесях (пределы измерения от 0 до 0,05 об. %). Животных группами по 10—30 особей помещали в плексигласовую камеру с двойными стенками, в пространстве между которыми циркулировала вода определенной температуры, поступающая из ультратермостата (в камере во время опыта поддерживалась заданная температура воздуха с точностью до $\pm 0,2^\circ\text{C}$). Через камеру со строго постоянной скоростью (0,5 л/мин) прогонялся воздух, шедший затем на анализ. Поскольку нами использовался газоанализатор с пределами измерения 0—0,05%, возникла необходимость из воздуха, поступающего в камеру с животными, удалять CO_2 , пропуская его через аскаритовую колонку. При расчете энергозатрат дыхательный коэффициент принимали равным 0,8.

Длительность опытов по изучению динамики выделения CO_2 колебалась от 16 дней до 3,5 месяцев. Группы исследуемых животных по каждому виду составлялись на всем протяжении опытов, как правило, из одних и тех же особей. Сеголетков в первые дни развития не кормили. Опыты по определению энергетики метаморфоза различными методами проводились в разное время и не вполне идентичных условиях. Однако сравнение результатов исследований показало, что используемые методы дают сопоставимые результаты (табл. 3). Более того, учитывая, что интенсивность мета-

Таблица 3

Энергетические затраты в период метаморфического климакса у разных видов лягушек и их гибридов (определялись по выделению CO_2 и по потере общего веса)

Показатель	<i>R. arvalis</i>	<i>R. temporaria</i>	<i>R. macrocnemis</i>	<i>R. camerani</i>	<i>R. macrocnemis</i> × <i>R. camerani</i>
$t = 20^\circ$					
Средняя продолжительность метаморфического климакса, сутки	4	4	4	5	4
Энергозатраты (по выделению CO_2), кал·г/ч	1,312	1,312	1,171	1,556	1,226
$t = 20-22^\circ$					
Средняя продолжительность метаморфического климакса, сутки	4	4	3	3	3
Энергозатраты (по потере общего веса), кал·г/ч	1,726	1,603	1,465	1,912	1,772
$t = 10^\circ$					
Средняя продолжительность метаморфического климакса, сутки	—	—	29	30	—
Энергозатраты (по выделению CO_2), кал·г/ч	—	—	0,469	0,500	—
$t = 5-7^\circ$					
Средняя продолжительность метаморфического климакса, сутки	—	—	17	20	—
Энергозатраты (по потере общего веса), кал·г/ч	—	—	0,354	0,377	—

болизма животных даже из одной кладки зависит от условий их предшествующего содержания (см. ниже), и что существуют трудности определения энергетического обмена на ранних стадиях развития земноводных (Brown, 1964; Fletcher a. Muant, 1959 и др.), совпадение полученных данных можно считать вполне удовлетворительным.

Работа проводилась в весенне-летние периоды 1971—1972 гг. Ряд экспериментов поставлен в лаборатории, часть опытов проведена в экспедиционных условиях на п-ове Ямал.

Стадии развития личинок определялись по П. В. Терентьеву (1950).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные материалы дают возможность проанализировать конкретные закономерности, определяющие энергетика метаморфоза амфибий. Дадим их феноменологическую классификацию, а затем попытаемся понять их биологический смысл.

1. Средние затраты энергии в период метаморфоза (с учетом длительности этого процесса у отдельных особей) у разных видов и популяций варьируют очень незначительно (табл. 4 и 5): максимум (*R. camerani*) превосходит минимум (свердловская популяция *R. temporaria*) в 1, 2 раза. Различия между группами особей из одной популяции, проходящими метаморфоз с разной скоростью, существенно больше.

Таблица 4
Потеря веса головастиками разных видов лягушек
в период метаморфоза, %

Вид	20—22°	5—7°
<i>R. camerani</i>	$\frac{28,8}{25,9}$	34,3
<i>R. macrocnemis</i>	$\frac{24,1}{21,1}$	29,9
Гибриды <i>R. camerani</i> × <i>R. macrocnemis</i>	$\frac{27,2}{27,9}$	$\frac{33,6}{33,0}$
<i>R. arvalis</i>	34,6	35,9
<i>R. temporaria</i>	32,0	41,2

Примечание. В числителе—головастики содержались по 3 особи в 2 л, в знаменателе—в условиях высокой плотности.

2. В пределах популяции при 20—22° увеличение длительности метаморфоза связано со снижением «удельного метаболизма», но общие затраты энергии при этом возрастают.

3. Понижение температуры среды ведет к снижению уровня удельного метаболизма и увеличению продолжительности периода метаморфоза. Однако так как общий расход энергии определяется уровнем удельного метаболизма и длительностью метаморфоза, то у разных видов и разных популяций соотношение общего расхода энергии при высокой и низкой температуре оказалось различным (см. табл. 5).

У субарктических популяций лягушек продолжительность периода метаморфоза при снижении температуры среды увеличивается незначительно (см. табл. 1); не отмечено у них и снижения уровня удельного метаболизма при увеличении длительности метаморфоза, а общий расход энергии за период метаморфоза увеличивается (см. табл. 5).

4. Головастики, содержащиеся в условиях резко повышенной плотности и развивающиеся под влиянием повышенной концентрации метаболитов (Шварц, Пястолова, 1970; Шварц, 1972), характеризуются существенным снижением уровня удельного метаболизма (по

Таблица 5

Средние энергетические затраты в период метаморфоза у разных видов лягушек, кал·г/ч

Вид	1971 г.		1972 г.	
	20—22°	5—10°	20—22°	5—10°
<i>R. temporaria</i> :				
Вильнюс	168,8	133,6	—	—
Свердловск	155,7	163,9	162,8	193,4
п-ов Ямал	171,8	183,2	—	—
<i>R. arvalis</i> :				
п-ов Ямал	170,8	186,0	—	—
Свердловск	159,8	155,6	162,0	170,0
<i>R. macrocnemis</i>	162,9	153,9	123,5	138,4
<i>R. camerani</i>	181,3	155,2	137,6	168,7
Гибриды <i>R. macrocnemis</i> × <i>R. camerani</i>	—	—	129,7	163,9

сравнению с контрольными животными, проходящими развитие с равной скоростью), а увеличение продолжительности периода метаморфоза не сопровождается у них существенным снижением энергетических затрат на единицу веса (см. табл. 2). Результаты определения интенсивности газообмена представлены в табл. 6 и на рис. 1.

Таблица 6

Динамика выделения углекислого газа лягушками и энергетические затраты на разных стадиях развития (при 20°)

Дата	n	Вес, г		Колич. выделенного CO ₂ , мл·г/ч		Энергозатраты, кал·г/ч	Стадия развития
		Общий	Средний	всеми особями	одной особью		
<i>R. macrocnemis</i> Boul. × <i>R. camerani</i> Boul.							
4/VI	25	21,5	0,86	3,30	0,15	0,904	29—31
5/VI	25	15,7	0,63	3,60	0,23	1,387	
6/VI	25	15,6	0,62	3,30	0,21	1,266	
7/VI	25	14,2	0,57	3,60	0,25	1,508	
8/VI	25	13,3	0,53	3,60	0,27	1,628*	Сеголетки
9/VI	25	13,0	0,52	3,90	0,30	1,809*	
10/VI	25	12,3	0,49	1,80	0,15	0,904*	
12/VI	25	12,3	0,49	2,70	0,22	1,327*	
23/VI	23	13,0	0,56	4,44	0,34	2,051**	Сеголетки
30/VI	21	11,5	0,55	3,30	0,29	1,749**	
9/VII	21	16,0	0,76	3,21	0,20	1,212**	
14/IX	12	23,9	1,99	5,88	0,25	1,508**	
<i>R. arvalis</i> Nilss							
19/VI	29	14,5	0,50	2,46	0,17	1,025	29—31
20/VI	29	11,1	0,38	2,46	0,22	1,327	
21/VI	29	9,6	0,33	2,07	0,22	1,327	
22/VI	19	6,3	0,33	1,65	0,26	1,568	
24/VI	26	8,0	0,31	2,16	0,27	1,628*	Сеголетки
26/VI	26	7,8	0,30	1,56	0,20	1,206*	
28/VI	26	6,9	0,26	1,24	0,18	1,086*	
30/VI	25	6,3	0,25	1,24	0,20	1,206*	
2/VII	25	5,7	0,23	1,74	0,30	1,809*	
6/VII	24	5,1	0,21	1,55	0,30	1,809*	
9/VII	17	3,8	0,22	1,14	0,30	1,809*	

Табл. 6 (окончание)

Дата	n	Вес, г		Колич. выделенного CO ₂ , мл·г/ч		Энергозатраты, кал·г/ч	Стадия развития	
		Общий	Средний	всеми особями	одной особью			
<i>R. camerani</i> Boul								
8/VI	27	14,1	0,52	3,30	0,23	1,387	21—39	
9/VI	26	11,9	0,46	3,00	0,25	1,508		
10/VI	20	10,0	0,50	1,80	0,18	1,086		
11/VI	14	6,2	0,44	1,80	0,29	1,749		
12/VI	17	6,9	0,40	2,40	0,34	2,051		
13/VI	23	9,2	0,40	2,40	0,27	1,628*		
15/VI	23	9,0	0,39	2,04	0,23	1,387*	Сеголетки	
17/VI	23	8,3	0,36	1,95	0,23	1,387*		
20/VI	23	8,9	0,39	1,53	0,17	1,025*		
22/VI	23	7,5	0,33	1,35	0,18	1,086*		
24/VI	22	6,9	0,31	1,56	0,23	1,387*		
15/IX	17	47,2	2,78	8,46	0,18	1,086*		
<i>R. temporaria</i> L.								
21/VI	19	7,7	0,40	1,23	0,16	0,965		29—31
22/VI	19	7,8	0,41	1,50	0,19	1,146		
23/VI	19	6,6	0,35	1,65	0,25	1,508		
24/VI	19	5,7	0,30	1,56	0,27	1,628		
26/VI	19	5,5	0,29	1,23	0,22	1,327*	Сеголетки	
28/VI	19	4,8	0,25	1,14	0,24	1,447*		
30/VI	19	4,1	0,22	0,81	0,20	1,206*		
2/VII	18	4,0	0,22	0,90	0,22	1,327*		
6/VII	16	2,9	0,18	1,03	0,36	2,171*		
<i>R. macrocnemis</i> Boul.								
2/VI		18,8		2,2	0,12	0,705	28	
4/VI	26	16,3	0,63	2,46	0,15	0,904	29—31	
5/VI	26	13,8	0,53	2,80	0,20	1,206	29—31	
6/VI	26	12,5	0,48	3,90	0,31	1,870	29—31	
7/VI	26	11,9	0,46	2,80	0,23	1,387*	Сеголетки	
8/VI	26	11,2	0,43	2,80	0,25	1,508*		
9/VI	26	10,6	0,41	2,88	0,27	1,628*		
10/VI	26	10,4	0,40	2,40	0,23	1,387*		
12/VI	26	10,3	0,39	2,10	0,20	1,206*		
14/VI	25	9,7	0,39	2,40	0,25	1,508*		
15/IX	30	27,6	0,92	5,25	0,19	1,146		

* Не кормили.

** Начали кормить.

5. В процессе метаморфоза энергетические затраты личинок изученных видов непрерывно повышаются. Так, с 29-й по 31-ю стадию развития энергетические затраты увеличиваются в среднем на 70%. Эта закономерность отмечается во всех сериях опытов и проявляется настолько четко, что нет оснований сомневаться в ее реальности.

6. Энергетические затраты сеголетков, не получающих пищи, в первые дни развития существенно снижаются (почти до уровня, характерного для 29-й стадии развития), а затем возрастают (см. табл. 1—5; рис. 1). Причем у сеголетков травяной и остромордой лягушек соответственно на 10- и 12-й день развития отмечается наивысший уровень обмена веществ (рис. 1а—б). У сеголетков всех изученных видов от этой схемы динамики затрат энергии имеются лишь незначительные

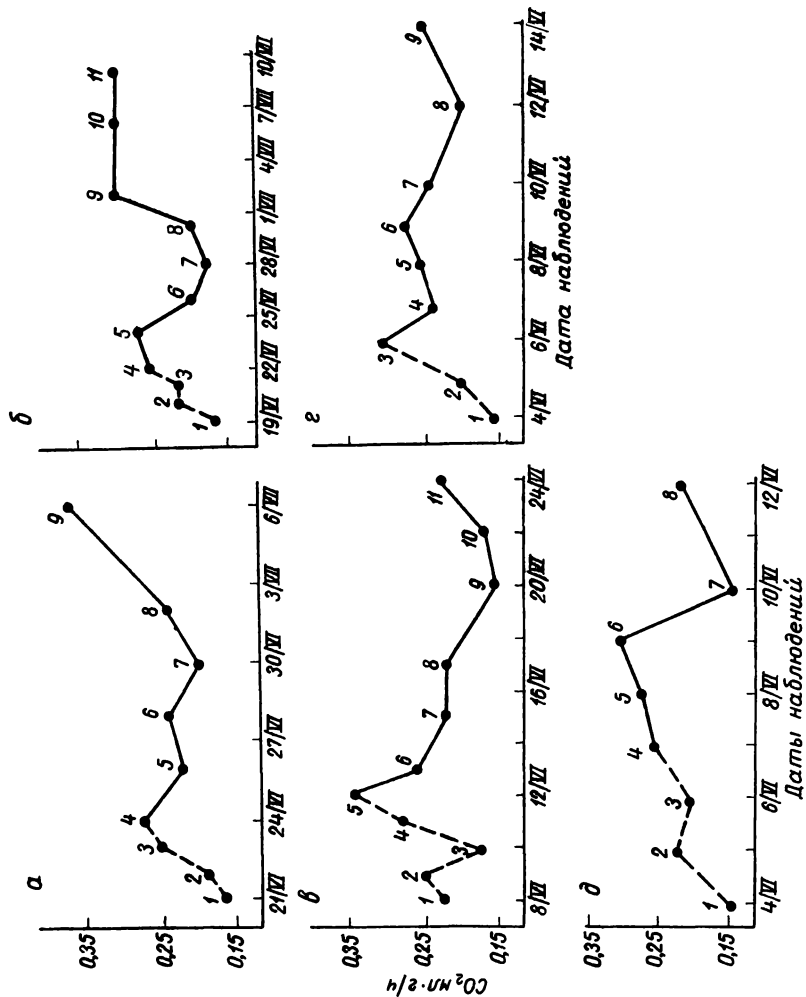


Рис. 1. Выделение углекислого газа лягушками на различных стадиях развития ($t = 20^\circ$): а—*R. lessonae*: 1—4—29—31-я стадии развития; 5—9—сеголетки (не кормили); б—*R. arvalis*: 1—4—29—31-я стадии развития; 5—11—сеголетки (не кормили); в—*R. siberiana*; г—5—29—31-я стадии развития; 6—11—сеголетки (не кормили); д—*R. lessonae*: 1—3—29—31-я стадии развития; 4—9—сеголетки (не кормили); е—*R. lessonae* × *R. siberiana*: 1—4—29-я—31-я стадии развития; 5—8—сеголетки (не кормили); ж—8—сеголетки (не кормили).

отклонения, которые могут быть объяснены недостаточно точным определением конечной стадии метаморфоза.

7. На гибридах малоазиатской и закавказской лягушек показано, что начало кормления сеголетков совпадает с резким возрастанием энергетических затрат (до $2,051 \text{ кал} \cdot \text{г}/\text{ч}$, см. табл. 6). В дальнейшем, по мере роста сеголетков, уровень обмена веществ снижается (см. табл. 2, 6).

8. Энергетические затраты на грамм веса тела в час во время метаморфоза, проходящего при низкой температуре (10°), существенно ниже (примерно в три раза), чем при 20° . Это показано при изучении динамики выделения углекислого газа на двух видах — *R. macrosnemis* и *R. camerani*. У закавказской лягушки при 10° энергетические затраты в среднем составляют $0,300 \text{ кал} \cdot \text{г}/\text{ч}$, а у малоазиатской — $0,469 \text{ кал} \cdot \text{г}/\text{ч}$. Однако, если учесть, что период метаморфического климакса при 10° продолжается значительно дольше (до 29—30 дней), то общие энергетические затраты на этот процесс значительно возрастают у *R. camerani*:

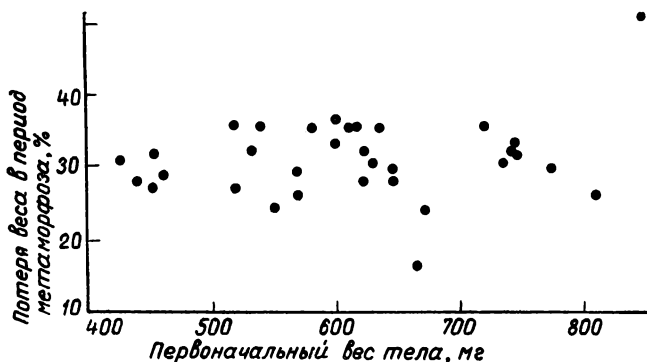


Рис. 2. Зависимость веса тела и удельного метаболизма у *R. camerani*, завершивших метаморфоз за 3 дня при $20\text{--}22^\circ$.

rani: при 20° —187 кал (метаморфоз продолжается 5 суток), а при 10° —360 кал (продолжительность метаморфоза 30 суток); у *R. macrosnemis*—соответственно 112 кал (4 суток) и 326 кал (29 суток).

Полученные таким путем данные практически совпадают с результатами определения энергетических расходов развивающихся животных, вычисленных на основе изменения их веса.

Для анализа экспериментальных материалов большое значение имеет правильная оценка взаимосвязи общих размеров животных с интенсивностью их метаболизма. Известно, что энергетический обмен у лягушек обратно пропорционален весу тела. Так, у *R. pipiens* весом 35 г уровень обмена составляет $0,44 \text{ кал} \cdot \text{г}/\text{ч}$, у *Pseudacris nigrata* весом около 1 г — $0,76 \text{ кал} \cdot \text{г}/\text{ч}$. Однако имеющиеся в литературе данные столь скудны, что на их основе трудно составить представление о том, могут ли незначительные отличия в размерах между сравниваемыми группами животных существенно повлиять на интенсивность их метаболизма.

К решению этого вопроса мы подошли двумя путями. В пределах группы особей из одной популяции, завершивших метаморфоз в один и тот же день, определялась зависимость между размерами отдельных животных и интенсивностью их метаболизма (рис. 2). В этом случае различиями в размерах можно пренебречь. Аналогичные исследования

были проведены и с помощью газоанализатора (рис. 3) и были получены сходные результаты, имеющие большое значение при анализе всей совокупности проведенных экспериментов. Полученные данные позволяют подойти к анализу метаморфоза и морфогенеза с энергетических позиций.

Следует отметить, что подобная постановка вопроса нова. Достаточно сказать, что классическая монография Л. С. Барта и Л. Дж. Барта (Barth и Barth, 1954) так и называется «Энергетика развития». Однако ясности в этом важнейшем вопросе нет. Вот как трактуют его указанные авторы.

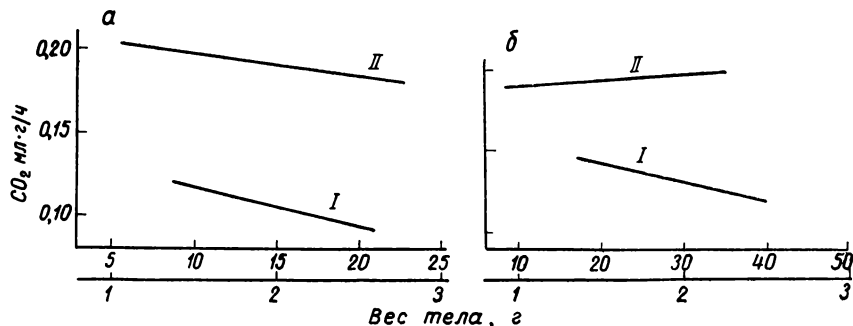


Рис. 3. Количество выделенной CO₂ (мл-г/ч) закавказской (а) и малоазиатской (б) лягушкы в зависимости от веса тела (при 20°): I — взрослые особи; II — сеголетки.

Потребность в энергии для дифференциации клетки личиночного организма в специализированную клетку закончившего метаморфоз животного очень мала, и ее трудно отделить от той энергии, 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.

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 6 раз превышает «энергию дифференциации». Надо отметить, что к сходным выводам значительно раньше пришел В. Эткин (Etkin, 1934), а позднейшие экспериментальные исследования (Fletcher a. Myant, 1959 — опыты с *X. laevis* и *R. temporaria*; Lewis a. Frieden, 1959 — опыты с *R. grylio*) им не противоречили. Тем не менее в позднейших сводках вопрос об энергетике метаморфоза по существу обходится (см., например, сводки Токина, 1970; Бодемора, 1971; Berill, 1961; Waddington, 1967; Siewing, 1969; Jenkin, 1970 и др.). Между тем он может иметь решающее значение для понимания многих явлений онтогенеза.

Представленные результаты делают очевидным, что процесс морфогенеза, в противоположность утвердившимся и не подвергавшимся критике представлениям, чрезвычайно энергоемкий. Об этом свидетельствуют неуклонное повышение энергообмена во время метаморфоза и резкое падение после его завершения.

Для примера воспользуемся данными, характеризующими обмен у малоазиатской лягушки: на 3-й день метаморфоза интенсивность ее

метаболизма возрастает с 0,904 до 1,870 кал·г/ч, а вес снижается с 0,63 до 0,48 г. Это непосредственно свидетельствует о том, что морфогенетические реакции требуют не меньших затрат энергии, чем поддержание нормальной жизнедеятельности. К сожалению, мы не можем сейчас уточнить эту цифру, но совокупность экспериментальных данных показывает, что период интенсивного органогенеза ведет к интенсификации обмена минимум на 100% (а не на 20%, как считали Барт и Браше). Завершение метаморфоза связано с резким снижением уровня обмена, который сменяется новым периодом подъема. Это значит, что уже после того как головастик превратился в лягушонка, идут энергичные, но еще плохо изученные процессы гистогенеза. Лишь после начала кормления новый резкий подъем уровня метаболизма сменяется уже непрерывным снижением удельного метаболизма.

Представление о метаморфозе как о процессе, связанном с большими дополнительными затратами энергии, заставляет с особым вниманием отнестись к тем отличиям, которые наблюдаются в этом отношении между видами и формами.

Как было показано, чем продолжительнее общий период метаморфоза, тем выше общие затраты энергии и ниже удельный метаболизм. Конкретное выражение этой закономерности у северных и «южных» форм существенно различно.

Повышение уровня удельного метаболизма при сокращении периода метаморфоза может быть естественно расшифровано следующим образом. Хорошо известна роль тироксина в развитии личинок земноводных. Поэтому законно полагать, что первыми проходят метаморфоз животные с относительной гиперфункцией щитовидной железы. Тиройд стимулирует развитие и одновременно интенсифицирует обмен веществ². Поэтому быстро развивающиеся особи характеризуются повышенным уровнем метаболизма. Однако взаимосвязь этих двух процессов такова, что общий расход энергии с увеличением продолжительности метаморфоза увеличивается. Соответственно быстро развивающиеся особи покидают водоем, имея более крупные размеры тела. В этих условиях отбор должен работать в пользу особей, быстро завершивших метаморфоз. Это хорошо видно на экспериментальном материале; в температурном диапазоне, характерном для водоемов, где проходят развитие личинки лягушек, скорость метаморфоза приближается теоретически к максимальной, а его изменчивость минимальна.

Подобная трактовка полученных данных подтверждается результатами других экспериментов. Обратим внимание на то, что скорость метаболизма северных лягушек при низкой температуре не только в среднем значительно выше, чем у южных, но и ее изменчивость неизмеримо ниже. У субарктических *R. arvalis* и *R. temporaria* диапазон изменчивости продолжительности метаморфоза при низкой температуре примерно такой же, как при «нормальной» температуре, у южных популяций — в несколько раз больше. Это значит, что скорость метаморфоза личинок южных форм при необычной для них низкой температуре определяется физиологическими отличиями отдельных индивидов, отличиями, которые естественный отбор еще не успел ввести в определенную систему. У северных амфибий этот процесс завершился. Особи, неспособные завершить метаморфоз в экологически допустимые сроки,

² Это является важным методическим препятствием при определении энергетических затрат, связанных непосредственно с развитием. При форсировании развития тироксином уровень метаболизма повышается, но остается неизвестным, является ли это следствием повышенной потребности развивающегося организма в энергии или прямой реакцией на тироксин (Fletcher a. Myant, 1959).

были элиминированы отбором; оставшиеся в живых образовали новую популяцию, изменчивость которой по этому показателю практически совпала с изменчивостью у южных форм в нормальных условиях среды.

Однако северные формы — это не просто «усеченные» южные. Они приобрели новые свойства. Важнейшие из них: при низкой температуре метаморфоз проходят быстро при относительно высоком уровне метаболизма. Прямые наблюдения показывают, что при снижении температуры на 10° интенсивность метаболизма у сеголетков южных лягушек падает примерно в 3 раза, а при снижении температуры с 20 до $5-7^\circ$ — почти в 4 раза. Между тем субарктические формы реализуют при температуре около $5-7^\circ$ почти столь же высокий уровень метаболизма, что и при 20° . В самом деле, удельный метаболизм субарктических *R. arvalis* при скорости метаморфоза 3 дня равен 1,35 при 20° и около $1,0 \text{ кал} \cdot \text{г}/\text{ч}$ при длительности метаморфоза 7 дней и температуре $5-7^\circ\text{C}$. Это значит, что северные популяции лягушек проходят метаморфоз на фоне гиперфункции щитовидной железы и, что наиболее существенно, ткани животных сохраняют, в противоположность животным иного происхождения, высокую чувствительность к тироксину при низкой температуре воды, и что именно это обстоятельство определяет изменчивость популяции. Снижение удельного метаболизма с увеличением периода метаморфоза при высокой температуре однозначно говорит о том, что скорость метаморфоза в этих условиях прямо связана с активностью тироида. Отсутствие этой зависимости у субарктов при низкой температуре свидетельствует о том, что в данном случае высокая скорость метаморфоза определяется высокой активностью тироида всех животных, а изменчивость определяется изменчивостью тканевого уровня — восприимчивостью тканей к тироксину.

Нам представляется, что ход процесса приспособления амфибий к условиям существования в Субарктике отражает общий ход микроэволюции. Первый ее этап происходит на морфофизиологическом уровне, последующие — на тканевом. Начало микроэволюционного процесса обеспечивает функциональное совершенство решения определенной экологической задачи, последующие — ее энергетическое совершенство (Шварц, 1954; 1969; 1972). Можно полагать, что субарктические лягушки иллюстрируют первый шаг эволюционного процесса — функционально совершенного, но энергетически невыгодного. Не случайно метаморфоз субарктических лягушек при $5-7^\circ$ проходит на фоне более высокого уровня метаболизма, чем у любых популяций южных форм при $20-22^\circ$. Этот парадоксальный результат, с позиций классической физиологии и неоклассического дарвинизма, совершенно непонятен, но он естественно объясняется развиваемыми в нашей лаборатории представлениями об экологических механизмах эволюционного процесса.

Остается добавить, что для успешного завершения метаморфоза интенсификация метаболизма не является обязательной (Wilhelmi, 1957 и др.). Можно поэтому ожидать, что в процессе дальнейшего приспособления к климату Субарктики скорость их метаморфоза при низкой температуре увеличится, энергетическая цена этого процесса снизится.

Результаты опытов с головастиками, прошедшими свое развитие в условиях резко повышенной плотности популяций, позволяют подойти к анализу затронутого вопроса с новой точки зрения. Данные, представленные в табл. 2, показывают, что во всех опытах головастки из загущенных популяций проходят развитие при меньших затратах энергии. Это различие может быть весьма значительным. Так, *R. macro-*

cnemis из «нормальных» популяций затрачивают за весь период метаморфоза в среднем 123,5 кал·г/ч, из загущенных — 86,8. На фоне различий между видами эти результаты представляются исключительными. Это значит, что в зависимости от плотности популяций головастиков формируются животные разных физиологических особенностей, которые проявляются и после того, как непосредственный эффект чрезмерной плотности популяции был снят.

Предшествующие исследования показали (Шварц, Пястолова, 1970; Шварц, 1972), что повышение плотности популяций головастиков и связанное с этим увеличение концентрации метаболитов ведет к повышению уровня их удельного метаболизма, к увеличению скорости деления клеток, которое обнаруживается и на сеголетках, завершивших метаморфоз (Амтиславская, 1971). Поэтому трудно допустить, что снижение затрачиваемой в периоде метаморфоза энергии определялось бы снижением уровня основного обмена. Остается предположить, что снижаются затраты энергии, непосредственно связанные с метаморфозом. То, что нам известно об энергетике морфогенетических реакций, позволяет думать, что последствие «эффекта повышенной плотности» определяется большим количеством протеиногенов — предшественников специфических белков. Последующие исследования подтвердят или опровергнут это предположение, но сам факт длительного последствия повышенной плотности головастиков кажется нам заслуживающим большого внимания. Более того, он показывает, что условия ранних стадий развития животных определяют энергетику их морфогенетических реакций.

В заключение необходимо обратить внимание еще на одну интересную закономерность, которая непосредственно бросается в глаза даже при беглом просмотре полученных данных, но значение которой становится очевидным лишь после тщательного анализа. Мы убедились в том, что энергия, затрачиваемая в период метаморфоза, зависит от условий среды, генетических особенностей отдельных популяций и особей, скорости их развития, условий, предшествующих их развитию, и от многих других факторов. На этом фоне резко выделяется противоположная тенденция: средние затраты энергии в период метаморфоза во всех обследованных группах в любых условиях опыта оказываются практически тождественными (см. табл. 5). Это значит, что в процессе эволюции выработалась строго определенная, оптимальная структура популяций (представителями являлись обследованные нами группы животных), которая поддерживается в очень широком диапазоне внешних условий и обеспечивает постоянство средних затрат энергии в наиболее ответственный период онтогенеза. Это с особой силой подчеркивает значение популяционной структуры в поддержании жизнеспособности вида.

Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Поступила в редакцию
25 января 1973 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Амтиславская Т. С. Влияние регуляторов роста и развития личинок земноводных на тканевой рост. Экология, 1971, № 6.
Бодемор С. Современная эмбриология, М., изд. «Мир», 1971.
Браше Ж. Биохимическая эмбриология, М., 1961.
Терентьев П. В. Лягушка, М., изд. «Сов. наука», 1950.
Токин Б. П. Общая эмбриология, М., изд. «Высшая школа», 1970.
Шварц С. С. К вопросу о специфике вида у позвоночных. Зоол. журнал, 1954, 33, вып. 3.
Шварц С. С. Эволюционная экология животных, Тр. Института экологии растений и животных УФАИ СССР, вып. 65, 1969.

- Шварц С. С. Метаболическая регуляция роста и развития животных на популяционном и организационном уровнях. Изв. АН СССР, сер. биол., 1972, № 6.
- Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. I. Специфичность действия. Экология, 1970, № 1.
- Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. II. Разнообразие действия. Экология, 1970, № 2.
- Barth L. C. a. Barth L. J. The energetics of development Columb. Univ. Press., N. Y., 1954.
- Berill N. J. Growth. Development and Pattern. Frecman a. Co, Ld., 1961.
- Brown G. W. The Metabolism of Amphibia. In Physiology of the Amphibia, Acad. Press., N. Y., 1964.
- Etkin W. The phenomena of anuran metamorphosis. Oxygen consumption during normal metamorphosis. Physiol. Zool., 1934, 7, № 1.
- Fletcher K. L. a. Myant N. Oxygen consumption of tadpoles during metamorphosis. J. Physiol., 1959, 195, № 2.
- Jenkin P. M. Control of Growth and Metamorphosis, Pergamon Press, Oxford, 1970.
- Lewis E. L. a. Frieden E. Biochemistry of amphibian metamorphosis. Endocrinology, 1959, 65, № 2.
- Siewing R. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere, Verlag P. Parey, Hamburg, 1969,
- Waddington C. H. Principles of Development and differentiation, Macmillan Co, N. Y., 1967.
- Wilhelmi G. Zur Frage einer thyrostatischen Wirking von Antipyretics. Arch. Intern. Pharmacodynamie, 1957, 112, № 1.
-