

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Институт эволюционной морфологии  
и экологии животных им. А. Н. Северцова

ЭВОЛЮЦИЯ  
ТЕМПОВ  
ИНДИВИДУАЛЬНОГО  
РАЗВИТИЯ  
ЖИВОТНЫХ



---

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА» МОСКВА 1977

**Эволюция темпов индивидуального развития животных.** М., «Наука», 1977, стр. 314.

Представлены итоги комплексной разработки проблемы закономерностей эволюции темпов индивидуального развития животных. Рассматриваются морфологические, физиологические, экологические проблемы, связанные с практикой разведения сельскохозяйственных животных, с рыбным хозяйством и медициной. Данные по современной фауне дополняются палеонтологическими исследованиями. Исследования проведены на различных группах позвоночных животных, беспозвоночных, а также и на человеке. Показана роль темпа индивидуального развития в эволюции и его весьма разнообразное проявление. Сборник предназначен для биологов различных специальностей.

Ответственный редактор

профессор С. В. ЕМЕЛЬЯНОВ

# РАЗЛИЧИЯ В ТЕМПЕ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ОСОБЕЙ ОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

---

## РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ ЛИЧИНОК АМФИБИЙ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

С. С. Шварц, О. А. Пястолова

Институт экологии растений и животных АН СССР, Свердловск

На основе обобщения экспериментальных материалов по проблеме «гуморальные механизмы регуляции скорости роста и развития личинок амфибий в модельных и природных популяциях» и синтеза литературных данных по проблеме «специфические ингибиторы роста и дифференциация организма» обосновывается представление о высокой специфичности регуляторов скорости развития (на уровне отдельных генотипов) и о принципиальном единстве гуморальной регуляции скорости развития тканей в организме и водных организмов в популяции. В настоящем сообщении приводятся обобщающие результаты, в которых суммированы данные разных экспериментов. Выводы основаны на анализе более 70 серий опытов, поставленных на более чем 200 «экспериментальных популяциях». В опытах использовано более 12 000 животных.

Введение в практику экспериментально-экологических исследований методов, вытекающих из «эффекта скоплений» (crowd effect), сделало головастиков исключительно удобным объектом для изучения механизмов регуляции скорости роста и развития организмов. Еще работами Адольф (Adolph, 1931), Ричардс (Richards, 1958), Ходлера (Hodler, 1958) на разных видах лягушек было установлено, что личинки в процессе своего развития выделяют в среду вещества, обладающие активным действием. Затем С. Роус и Ф. Роус (1964) показали на головастиках *Rana ripiens*, что эти вещества могут оказывать ингибирующий эффект на развивающийся организм. Многочисленными экспериментами, проведенными нами на личинках бесхвостых амфибий (*Rana arvalis*, *R. temporaria*, *R. camerani*, *R. macropsnemis*, *Pelobates fuscus*, *P. siriacus* и др.), установлено, что ингибирование — это не единственно возможный результат влияния продуктов жизнедеятельности (метаболитов) головастиков

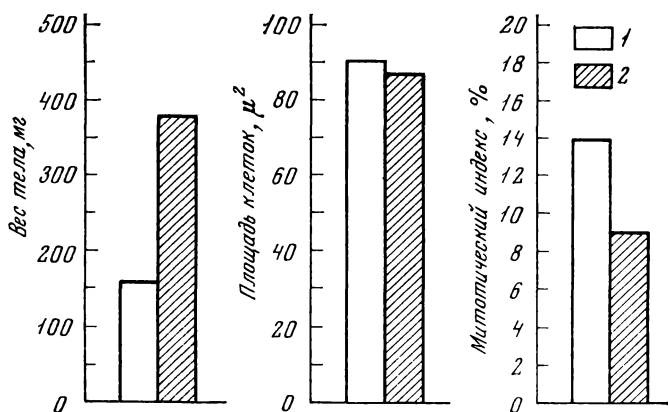
на их рост и развитие. Оказалось, что метаболиты могут оказывать не только ингибирующий, но и акселерирующий эффект. В частности, на личинках *R. temporaria* и *R. arvalis* было показано, что чрезмерная плотность популяции (600 головастиков в 5 л) ингибирует рост и развитие большинства животных, но часть особей проходит все стадии развития и метаморфозизирует за короткий срок (28—30 дней) при очень маленьких размерах тела (74—120 мг). Был подтвержден вывод С. Роус и Ф. Роус об ингибирующем влиянии крупных головастиков на рост и развитие мелких. Вместе с тем было установлено, что метаболиты оказывают более сильное действие на рост и развитие генетически родственных животных. Из головастиков *R. arvalis* в возрасте 24 дней, 25—26 стадии развития (стадии определялись по Терентьеву, 1950) было сформировано три популяции. Первая популяция состояла из личинок одной кладки (моноклониальная), вторая и третья — из личинок разных кладок (гетероклониальные). Контроль за ростом и развитием проводился в течение двух недель. Во всех аквариумах наблюдался незначительный рост животных, но по скорости развития различия между головастиками гомогенной и смешанной популяций были существенны и статистически достоверны. Так, в первом аквариуме головастиков с развитыми задними конечностями не было, во втором — 50 и в третьем — 53,6% особей были на стадии хорошо развитых задних конечностей. Таким путем было показано, что метаболиты специфичны. Их специфика проявляется не только при сравнении разных форм, но и при сравнении отдельных семей (кладок) в пределах популяции.

Специфичность действия метаболитов проявляется не только при сравнении животных разных семей (кладок), но и животных разных стадий развития. Метаболиты головастиков ранних стадий не могут остановить рост и развитие животных, обогнавших их в росте и развитии. Наиболее крупные головастики заканчивают метаморфоз при любой плотности экспериментальных колоний (до 600 особей на 5 л). Результаты этих опытов позволяют оценить экологический смысл совокупности явлений, объединяемых общим понятием *crowd effect*. Как известно, Роус и Роус (1964) справедливо полагали, что скорость развития индивидуумов разных кладок определяется их генетическими особенностями. Это предположение подтверждается нашими опытами. Но дальнейший вывод этих авторов вызывает сомнения, они утверждали, что в опытах с головастиками найден новый мощный механизм эволюции: быстро растущие животные (быстро растущий генотип) подавляют развитие медленнее растущих животных; естественный отбор становится излишним. Результаты наших экспериментов показали, что «рекордисты» прежде всего сдерживают рост родных братьев, и нам представляется, что это имеет глубокий экологический смысл.

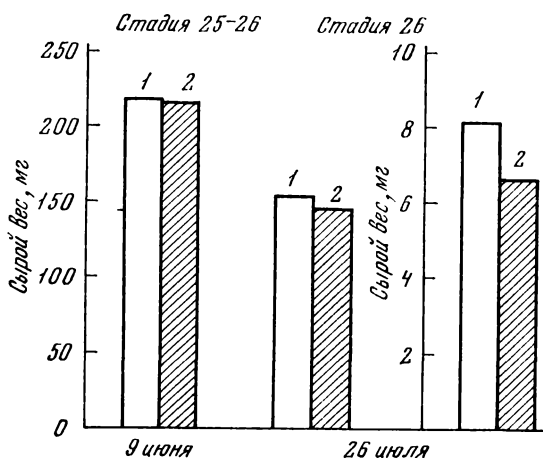
В природе crowd effect возникает при пересыхании водоемов. В этой ситуации снижение численности популяции неизбежно. Если бы гипотеза Роус и Роус была справедливой, то снижение численности популяции сопровождалось бы снижением ее генетической разnorodности. Природа выработала механизм, обеспечивающий поддержание высокой генетической разnorodности популяции при снижении ее численности. Таким образом, экологический смысл результатов исследований становится понятным, однако его физиологическая основа остается неясной. Сопоставление данных, полученных при изучении проблемы «специфические ингибиторы роста и дифференциация организма» (Lenique, 1963; Brawerman, 1961; Saetren, 1956; Clarke, Mac Callion, 1959; Wolff, 1963; и др.), с результатами наших исследований позволяет высказать следующее соображение. В процессе роста и развития тканей в организме накапливаются продукты метаболизма, которые играют роль метаболических сигналов, определяющих конкретный ход органогенеза и онтогенеза в целом, т. е. метаболиты стимулируют клеточное деление, и их дозировка является средством локальной регуляции скорости роста и развития отдельных органов и организма в целом (опыты по регенерации — Шварц, Пястолова, 1970; гистологические исследования митотической активности эпителия головастиков — Амстиславская, 1971). При поступлении метаболитов в среду они оказывают на популяцию сходный эффект. По-видимому, регуляция скорости роста и развития особей в популяции происходит на основе тех же физиологических механизмов, которые регулируют ход онтогенеза.

Дальнейшие исследования показали, что те головастики, которые в условиях высокой плотности не теряют способности к развитию, проходят личиночный период за очень короткие сроки. Накопление метаболитов в воде резко ускоряет скорость развития способных к развитию животных, но при этом метаморфоз завершается при ничтожных размерах тела. Средний вес закончивших метаморфоз сеголеток *R. argvalis* в обследованных нами районах равен 500—600 мг, а средний вес лягушат из загущенных популяций составляет 107 мг. Гистологические исследования показали, что уменьшение размеров быстро развивающихся личинок определяется не уменьшением размеров клеток определенного органа, а уменьшением их числа на фоне повышенной митотической активности (рис. 1). С результатами этих экспериментов принципиально совпадают данные опытов, показавших, что метаболиты интенсифицируют обмен веществ головастиков. При голодании головастики, содержащиеся в «воде скоплений», теряют в весе больше, чем контрольные животные (рис. 2).

В полном соответствии с результатами описанных опытов находятся исследования, которые показали, что метаболиты могут ускорять регенерационный процесс у всех обследованных



**Рис. 1.** Зависимость некоторых цитологических показателей личинок *Rana agvalis* от условий развития  
 1 — мелкие; 2 — крупные



**Рис. 2.** Потеря веса личинками *Rana agvalis* за контрольный период  
 1 — контроль; 2 — «вода скоплений»

видов и практически на любых стадиях. Чтобы проверить, не являются ли результаты этих опытов следствием неспецифического действия белков на регенерационный процесс, были поставлены дополнительные опыты. Источником белка послужило молоко, которое добавлялось в воду (25—50 мг белка на 1 л). Оказалось, что молочный белок резко тормозит скорость регенерации.

Совокупность приведенных данных позволяет сделать вывод о том, что метаболиты стимулируют клеточное деление, и их дозировка является средством локальной регуляции скорости роста и развития отдельных органов и гармоничного развития организма в целом. Накопление метаболитов в среде оказывает на популяцию сходный эффект. Естественно, однако, что на новом популяционном уровне эти явления становятся своеобразными и выполняют новые экологические задачи. Это видно из анализа представленного материала, но особенно отчетливо на материалах, полученных американскими исследователями при работе со *Scaphiopus*. Для этих амфибий, распространенных в аридных зонах, совершенствование регуляторных механизмов скорости развития особенно необходимо. У этих видов «рекордисты» не только быстро заканчивают метаморфоз, но и резко изменяют свою морфологию и активно питаются отставшими в росте собратьями. Это показывает, что на характер развития популяции метаболиты оказывают сложный, видоспецифический эффект.

Так как между развитием и ростом на популяционном уровне имеется явная связь, то, естественно, было необходимо экспериментально оценить соотношение этих явлений с энергетической точки зрения, оценить энергетическую стоимость морфогенеза. Показателем энергии жизнедеятельности головастика служила потеря веса. На основе восьми серий опытов, в которых было использовано 700 животных, мы пришли к заключению, что процесс морфогенеза, в том числе и те морфогенетические процессы, которые приводят к метаморфозу, не превышают энергии существования. Но в тех случаях, когда стимуляция развития вызывается повышенными дозами метаболитических регуляторов потребность в энергии явно и существенно возрастает. Эта серия опытов подтверждает высказанное предположение о стимулирующем действии регуляторов развития и показывает, что ускорение развития в загущенных популяциях экологически целесообразно и с энергетической точки зрения.

Таким образом, изменение скорости роста и развития амфибий является популяционным механизмом регуляции численности и регуляции качественного состава популяции. Однако это не является лишь особенностью амфибий. Грызуны, родившиеся весной, быстро растут и развиваются, а родившиеся осенью растут гораздо медленнее, и их период юности втрое превышает общую продолжительность жизни их братьев, родившихся весной. Это значит, что и у млекопитающих скорость постнатального онтогенеза может варьировать в громадных пределах. Исследованиями показано, что это приводит к резкому повышению биологической разнородности популяции, которое позволяет ей даже на основе неизменного генофонда быстро и эффективно приспосабливаться как функциональное целое к изменяющимся условиям среды. Биологическая разнородность

популяции — одна из предпосылок ее потенциального бессмертия, а регуляция скорости роста и развития — один из механизмов поддержания этой разнородности.

Однако хорошо известно, что у ряда высших животных скорость развития фиксирована в очень узких пределах, и это является существеннейшей предпосылкой достижения ими морфофункционального совершенства, так как изменение скорости развития в той или иной степени ведет к дискоординации физиологических функций. Высшая степень морфофункционального совершенства возможна лишь не только на основе совершенного гомеостаза и совершенного гомеореза. Поэтому для животных, по отношению к которым прилагательное «высшие» оправдано, изменения скорости роста и развития происходят в крайне ограниченных пределах. Это прежде всего относится к млекопитающим со сложной формой поведения (обезьяны, хищники) и, конечно, человек.

С точки зрения общих закономерностей онтогенеза намечаются две главные тенденции в эволюции животного мира: строго фиксированный гомеорез ведет к появлению организмов, характеризующихся относительным снижением популяционно-гомеостатических реакций, но отличающихся высшим совершенством индивидуального гомеостаза. Этот путь филогенеза привел, в конечном итоге, к появлению «сверхинтеллектуальных животных» и человека. Вторая тенденция развития животного мира — совершенствование реакции популяционного гомеостаза, обеспечивающих биологическое процветание форм, не отличающихся высоким морфологическим совершенством.

## ЛИТЕРАТУРА

- Амтиславская Т. С. 1971. Экология, 6.  
Роус С., Роус Ф. 1964. В сб.: «Механизмы биологической конкуренции», М., «Мир».  
Терентьев П. В. 1950. Лягушка. М., «Наука».  
Шварц С. С., Пястолова О. А. 1970. Докл. АН 5, 195.  
Adolph E. F. 1931. Biol. Bull., 61.  
Brawerman M. 1961. J. Morphol., 108.  
Clarke R. B., McCallion D. J. 1959. Canad. J. Zool., 37, 1.  
Hodler F. 1958. Rev. suisse zool., 65, 2.  
Lenique P. 1963. Proc. XVI Internat. Congr. Zool., 3, Washington.  
Richards C. M. 1958. Physiol. Zool., 31.  
Saetren H. 1956. Exper. Cell Res., 11, 2.  
Wolff E. 1963. Proc. XVI Internat. Congr. Zool., 3, Washington.