

И. В. КОЖАНЧИКОВ

О ЛАБИЛЬНОСТИ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ПОЙКИЛОТЕРМНЫХ ЖИВОТНЫХ К ТЕРМИЧЕСКИМ ВЛИЯНИЯМ

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 7 VII 1947)

В одном из предыдущих исследований (¹) мною было показано, что у насекомых скорость реагирования на термические влияния является показателем степени адаптации их к изменчивой среде обитания. Скорость реагирования может быть оценена по изменениям темпов развития под влиянием изменений температуры. У видов, обнаруживающих высокую лабильность развития, изменения температуры среды на 1° вызывают значительные изменения темпов развития. Эти изменения могут быть измерены в процентах от общего объема развития у данного вида для всего цикла или отдельной его фазы. Пользуясь кривой для длительности развития в зависимости от температуры, ее реципрокной линией и формулой $y = ax + b$ или $a = \Delta y / \Delta x$, можно вычислить показатель лабильности развития.

Возможность использования такого метода для оценки лабильности развития в отношении тепловых влияний у животных в целом (¹¹) может также быть обоснована данными Krogh (¹²), который показал, что линия скорости развития (реципрокная длительности его) для эмбрионального развития рыб, амфибий и иглокожих в зависимости от температуры на значительном интервале является прямой. Этот отрезок реципрокной линии и служит для определения степени зависимости процессов развития от тепловых влияний. Для полного цикла развития насекомых отмечена изменчивость лабильности в пределах коэффициентов 0,068—1,040%.

Общим выводом для насекомых является, что виды их, населяющие изменчивую среду, обнаруживают высокую лабильность и, следовательно, приспособленность к термическим сменам благодаря способности быстро реагировать. Это обнаруживают, например, виды, населяющие наземную среду, особенно поверхность почвы, или паразиты пойкилотермных животных. Высокая лабильность типична также для термофильных насекомых. Напротив, виды, обитающие в устойчивой среде, например почве или даже лесных условиях, обнаруживают малую лабильность в отношении термических влияний. Можно полагать, что, помимо прочего, степень лабильности развития есть фактор, удерживающий животное в среде обитания, для которой характерна определенная степень устойчивости. В связи с указанным, существенно, пользуясь выдвинутым критерием, оценить лабильность развития у возможно более обширного круга животных и выяснить, является ли и у них лабильность развития чертой адаптации к обитанию в среде разной степени устойчивости, в частности, в отношении теплового режима.

Для настоящей работы избрано эмбриональное развитие животных, потому что для эмбриональных процессов легче получить точные данные и имеющиеся немногочисленные факты поэтому более надежны (12, 13, 16, 2, 7 и др.).

Пользуясь имевшимся в моем распоряжении материалом, я оценил коэффициенты лабильности для эмбрионального развития некоторых, но весьма различных холоднокровных животных (табл. 1). Сопоставлены виды, обитающие в океане (*Gerhyrei*, *Echinodermata*, *Tunicata*, и некоторые рыбы: виды трески, камбаловые, сельди), пресноводные животные (рыбы — осетровые, форель), амфибии (разные виды лягушек), наземные беспозвоночные (клещи, насекомые).

Таблица 1

Лабильность эмбрионального развития некоторых холоднокровных животных в отношении тепловых влияний

Название вида	Коэффициент лабильности	Сумма тепла	Порог развития	По материалу
<i>Urechis caupo</i>	0,033	117,0	4,0	(16)
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	0,105	38,6	0,5	(16)
<i>Cione intestinalis</i>	0,625	6,6	9,0	(16)
<i>Acipenser stellatus</i>	3,250	27,5	12,0	(2)
<i>A. ruthenus</i>	1,500	75,0	2,0	(2)
<i>A. güldenstädti</i>	1,750	52,2	6,0	(2)
<i>Pleuronectes platessa</i>	0,650	150,6	-2,4	(15)
<i>P. flesus</i>	1,900	54,1	-1,4	(12)
<i>Gadus morhua callarias</i>	0,800	126,0	-2,0	(1)
<i>G. merlangus</i>	1,250	82,8	0,0	(12)
<i>Clupea harengus pallasi</i>	0,750	121,0	0,5	(7)
<i>Salmo trutta fario</i>	0,240	410,0	0,0	(4)
<i>Rana silvatica</i>	2,375	41,1	7,0	(15)
<i>R. pipiens</i>	2,000	53,3	8,0	(13)
<i>R. palustris</i>	1,800	56,0	8,0	(15)
<i>R. clamitans</i>	2,250	42,5	11,0	(15)
<i>R. temporaria</i>	1,975	49,2	2,7	(12)
<i>Margaropus annulatus</i>	0,330	300,0	10,0	(3)
<i>Bothynoderes punctiventris</i>	0,940	103,0	11,4	(6)
<i>Gastroides viridula</i>	1,640	61,0	6,6	(9)
<i>Phaedon cochleariae</i>	0,866	116,0	4,0	(9)
<i>Agrostis segetum</i>	0,933	77,0	10,0	(8, 10)
<i>Loxostege sicticalis</i>	2,700	39,0	11,2	(8, 10)
<i>Ephesia künniella</i>	1,200	76,5	10,5	(5)

Приведенный в таблице материал обнаруживает большую сложность и требует трактовки. Прежде всего, в противоположность тому, что было найдено в классе насекомых, коэффициенты лабильности не обнаруживают простой связи с суммой тепла. Низкие коэффициенты лабильности могут быть как при малой сумме тепла (*Urechis*, *Strongylocentrotus*), так и при большой ее величине (*Salmo*, *Margaropus*). Это же касается и высоких коэффициентов лабильности. Можно полагать, что уменьшение суммы тепла с возрастанием коэффициента лабильности есть специфическое направление повышения лабильности развития и форма адаптации к изменчивой среде у насекомых.

Тем не менее, коэффициенты лабильности и для других животных, кроме насекомых, дают связь со степенью изменчивости среды и, в частности, температуры их местообитаний. Морские бентонические формы (*Urechis*, *Strongylocentrotus*) обнаруживают низкие коэффициенты лабильности для развития яиц. Их яйца развиваются в придонном слое воды на глубине нескольких или многих метров. Тепло-

вой режим здесь всегда устойчив, хотя в течение года температура может разниться более чем на 10° (3). Адаптация к сезонным сменам теплового режима может достигаться сменой оптимумов развития в разных поколениях параллельно сезонным сменам температуры среды. Чаще, повидимому, отсутствуют и такие формы адаптации (14).

Большую лабильность развития обнаруживают пелагические морские формы. Пелагическая икра трески, особенно *Gadus merlangus*, и камбаловых обнаруживает высокие коэффициенты лабильности. Это, вероятно, обусловлено тем обстоятельством, что их плавающие яйца находятся в поверхностном слое воды, наиболее изменчивом в отношении температуры, а нерест проходит в разное время года, начиная с февраля до июля. Коэффициенты лабильности здесь того же порядка, что и для наземных животных. Напротив, развивающаяся на дне икра северной сельди (*Clupea harengus*) имеет низкий коэффициент лабильности, следовательно, менее приспособлена к сменам температуры.

Еще большую требовательность к устойчивой температуре среды обнаруживают среди рыб виды, закапывающие икру в грунт, как, например, форель (*Salmo trutta fario*), развитие икры которой к тому же протекает в течение зимы. Малая лабильность развития яиц форели в отношении температурных колебаний может быть связана именно с этими обстоятельствами, так как текучая вода зимой сохраняет очень постоянную температуру. Развивающиеся в летнее время на стрежне больших рек яйца осетровых обнаруживают высокую лабильность процессов эмбрионального развития. Повидимому, особенно высокой степени адаптации к изменчивому режиму требует жизнь в текучей воде летом.

Амфибии и именно виды лягушек также типичны очень высокой лабильностью эмбрионального развития в отношении термических влияний. Обнаружилось при этом, что большая лабильность типична для видов, развитие икры которых протекает ранней весной (*Rana silvatica*) или в начале лета (*Rana clamitans*). Это типично, следовательно, для видов, развивающихся в снеговой воде при постоянных ночных охлаждениях (даже заморозках) и дневном прогревании водоемов, или при постоянном и неопределенном прогревании мелких водоемов летом.

Из наземных животных, среди которых материал наиболее обширен для насекомых (в таблице приведены некоторые, наиболее полно изученные виды), коэффициенты лабильности вообще значительны, но заметно выше у видов, обитающих в изменчивой среде. Они велики, например, у листоедов (*Gastroidea*) и у лугового мотылька (*Loxostege*), яйца которых развиваются на листьях растений при сильных (суточных и иных) колебаниях температуры.

В целом может быть сделан вывод, что адаптации к развитию в изменчивой, в частности, тепловой среде могут существовать у водных, амфибиотических и наземных животных. Но во всех случаях они возникают в связи с конкретными условиями обитания. Из водных организмов яйца пелагических форм и яйца реофильных, развивающиеся в теплое время года, обнаруживают высокую лабильность эмбрионального развития к термическим влияниям. Все изученные виды амфибий, обитатели мелких водоемов, также характерны высокой лабильностью эмбрионального развития. Из наземных животных наибольшую лабильность эмбрионального развития обнаруживают виды, откладывающие свои яйца на освещенные солнцем части растений или на поверхность почвы.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Dannevig, 13-th Annual Rep. Fishery Board Scotl., 3, 149 (1895). ² А. Державин, Изв. Бакинск. ихтиол. лаборат., 1, 1 (1922). ³ S. Hörstadius, Biologia Gen., 1, 522 (1925). ⁴ С. Зернов, Общая гидробиология, 1934. ⁵ E. Janisch, Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie, 1927. ⁶ С. Каменский и В. Менде, Защита раст., 19, 3 (1939). ⁷ Г. Каринский, Изв. Астменский и В. Менде, Защита раст., 19, 3 (1939). ⁸ I. Kozhantschikov, Z. angew. Entom., 22, 452 (1935). ⁹ И. Кожанчиков, Изв. Высш. К. П. З. и Ф., 9, 3 (1939). ¹⁰ И. Кожанчиков, ДАН, 20, 199 (1938). ¹¹ И. Кожанчиков, Зоол. журн., 25, 27 (1946). ¹² A. Krogh, Z. allgem. Physiol., 16, 163 (1914). ¹³ J. Moore, Ecology, 20, 439 (1939). ¹⁴ S. Runnström, Bergens Museums Arbok, 1929, 1 (1930). ¹⁵ J. Reibisch, Kommiss. Wissensch. Meeresunters., Kiel, 6, 213 (1902). ¹⁶ A. Tyler, Biol. Bull., 71, 59 (1936).