

Министерство образования Республики Беларусь
Учреждение образования «Витебский государственный
университет имени П.М. Машерова»
Кафедра зоологии

С.М. Седловская

РОСТ И ПРОДУКТИВНОСТЬ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Методические рекомендации

*Витебск
УО «ВГУ им. П.М. Машерова»
2012*

УДК 591 (075.8)

ББК 28.6я73

С28

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова»
Протокол № от

Автор: старший преподаватель кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат биологических наук **С.М. Седловская**.

Рецензенты: старший преподаватель кафедры естественнонаучных дисциплин УО «БарГУ», кандидат биологических наук Д.С. Лундышев; зав.кафедрой анатомии и физиологии человека УО «ВГУ им. П.М. Машерова», доцент, кандидат биологических наук Г.Г. Сушко.

Седловская, С.М.

С28 Рост и продуктивность беспозвоночных животных: методические рекомендации / С.М. Седловская. – Витебск: УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2012. – 48 с.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	4
ПРИМЕРНЫЙ ТЕМАТИЧЕСКИЙ ПЛАН ИЗУЧЕНИЯ КУРСА	5
РОСТ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ.....	5
СПОСОБЫ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ДАННЫХ О РОСТЕ ЖИВОТНЫХ. УРАВНЕНИЯ РОСТА	14
ОСНОВНЫЕ ТЕНДЕНЦИИ РОСТА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ	22
РИТМЫ РОСТА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ	28
ВЛИЯНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА РОСТ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ	33
БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ	40
ЛИТЕРАТУРА	48

ПРЕДИСЛОВИЕ

В пособии представлены методические материалы по курсу специализации «Рост и продуктивность беспозвоночных животных», включающие примерный план лекций и лабораторных занятий, курс лекций с тестовыми заданиями, список рекомендуемой литературы.

Курс лекций рассчитан на 12 часов и изложен согласно учебной (базовой) программе по росту и продуктивности беспозвоночных животных для высших учебных заведений по специальности 1-31 01 01 «Биология (научно-педагогическая деятельность)» (2010 г.).

Содержание методических рекомендаций включает вопросы, посвященные проблеме роста и продуктивности беспозвоночных животных, имеющей теоретическое и практическое значение. Излагаются современные подходы к изучению роста животных, систематизированы имеющиеся сведения о закономерностях роста, главным образом о закономерностях онтогенетических изменений размерных характеристик (массы, длины) тела особей, о влиянии абиотических и биотических факторов на рост, основные тенденции роста и биологической продуктивности беспозвоночных животных.

Для самопроверки усвоения и закрепления изученного материала после каждой лекции предусмотрены тестовые задания.

В издание включен также список основной и дополнительной литературы.

Методические рекомендации предназначены для использования студентами биологического факультета специальности «Биология (научно-педагогическая деятельность)» в качестве учебного пособия при изучении курса специализации «Рост и продуктивность беспозвоночных животных».

ПРИМЕРНЫЙ ТЕМАТИЧЕСКИЙ ПЛАН ИЗУЧЕНИЯ КУРСА

№ п/п	Темы занятий	лекции	лаборат.
1.	Рост и дифференциация.	2	2 ч
2.	Способы представления данных о росте животных. Уравнения роста.	2	2 ч
3.	Основные тенденции роста беспозвоночных животных.	2	6 ч
4.	Ритмы роста беспозвоночных животных.	2	2ч
5.	Влияние абиотических и биотических факторов среды на рост беспозвоночных животных.	2	4 ч
6.	Биологическая продуктивность беспозвоночных животных.	2	4 ч
	ИТОГО:	12	20

РОСТ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ

Проблема роста и развития животных является наиболее разносторонней из многих биологических проблем, которая имеет одинаково большое значение как для практической деятельности человека, так и для теоретической разработки целого ряда биологических вопросов.

Рост охватывает весь развивающийся организм в целом, каждую его клеточку, все стороны его жизнедеятельности.

Понятие роста

Существует весьма различное толкование понятия роста.

М. Рубнер, который исходил из биологического представления, что клетки являются носителями всех элементарных жизненных изменений, под ростом в узком смысле понимает только результат деления клеток и увеличение размеров, вызывающих жизненный процесс.

Ряд авторов предлагают считать ростом всякое увеличение размеров тела или органов.

Так, например, **В. РуиГ. Дриш** к процессу роста относят и такое увеличение массы тела, которое происходит за счет расширения полостей тела и набухания клеток.

Б.А. де Бер считает, что причинами роста могут быть образование новой протоплазмы, отложение нежизненных веществ в организме и всасывание воды.

Ф. С. Ли полагал, что всякий рост клетки, ткани или органа есть результат не более чем трех процессов:

- ✓ размножения клеток;
- ✓ увеличения их размеров;
- ✓ образования межклеточного вещества.

Причем два первых – важнейшие.

Давенпорт относит к росту и процессы простого всасывания. По его мнению, рост – увеличение размеров и, как таковое, может происходить в результате образования новой субстанции путем синтеза плазмы как итога ассимиляции, или рост может идти путем простого всасывания. Это увеличение может быть временным или постоянным

Л. Берталанффи считал, что рост означает такое изменение органической системы, измеренное в линейных или весовых единицах, при котором возрастает величина.

Однако значительная часть исследователей под ростом подразумевают увеличение только живой субстанции, исключая из этого понятия всякое увеличение массы организма в результате отложения резервных, конструктивных веществ или повышения содержания воды в той или иной форме. Последнее заставляет некоторых авторов критически отнестись к изменению массы организма как показателю роста, так как рост может увеличиваться в значительной мере за счет перечисленных веществ.

А. Шапер указывает также на возможные случаи, когда рост может происходить за счет молекулярных перестроек резервных веществ, например увеличения живой массы организма при использовании внутренних запасов желтка в яйце, когда при наличии определенного роста масса не возрастает. Эту форму роста *А. Шапер* назвал эндогенным ростом.

В своем определении роста *Г. Леви*, считал, что рост есть увеличение специфической органической субстанции и имеет место при усилении процессов ассимиляции. В зависимости от рода растущей органической субстанции можно различать, по *Леви*, рост протоплазмы и рост ядра.

Близок к морфологическому пониманию роста *А. В. Полежаев*, который ограничивается краткой формулировкой этого понятия: рост – это увеличение живой массы. Автор делает попытку классификации отдельных форм роста:

- 1) с клеточным размножением (пролиферация):
 - а) митотический;
 - б) амниотический;
- 2) без пролиферации:
 - а) локальный путем перемещения клеток: сдвигание, миграция;
 - б) рост протоплазмы клеток (например, мышечных волокон);
 - в) метаплазматический, т. е. рост межклеточного вещества (накопление хрящевой субстанции, коллоидного вещества соединительной ткани).

Дж. Иберт указывает, что процессы дифференцировки, морфогенеза и роста можно теоретически разделить. Следует подчеркнуть их взаимосвязанность. Рост – это не дифференцировка, не морфогенез и не размножение; эти понятия не синонимы. Рост не означает и деления клеток, хотя оно может быть одним из важнейших компонентов роста. Однако деление может происходить и при отсутствии роста. Лучшим примером этого может служить дробление яйца, приводящее к образованию более мелких клеток, которые становятся крупнее, а число их не становится больше (например, рост ооцита и нервного волокна).

Обсуждая вопрос о воспроизведении и самовоспроизведении живой материи, **В. Н. Столетов** различает три формы воспроизведения в процессе роста и развития индивида:

а) рост индивида осуществляется в результате митотического деления клеток и увеличения их размеров: воспроизведение себе подобных;

б) развитие индивида, сопровождающееся дифференциацией тканей и органов, происходит в результате изменения биологических качеств клеток. В процессе развития клетки воспроизводят биологически не подобные себе клетки;

в) в процессе роста и развития организм из соматических клеток формирует половые клетки, способные в новом поколении повторить весь путь роста и развития родителей (подобное производит подобное).

Все три типа воспроизведения обусловлены наследственными факторами. В развивающемся индивиде живые клетки по своим генетическим функциям способны быть в трех разных состояниях:

а) воспроизведение себе подобных;

б) воспроизведение себе не подобных;

в) воспроизведение всего цикла онтогенеза – от начала до нового плодоношения. Каждому состоянию клеток соответствуют свои биологические свойства.

Индивидуальное развитие организма осуществляется при неразрывном взаимодействии обоих процессов – роста и дифференциации, протекающих одновременно: как качественные изменения могут происходить только на основе количественных, так и последние вызываются качественными изменениями.

К. Б. Свечин также придерживается представления о том, что рост является одной из сторон развития. Многие исследователи ошибочно считают, что рост – это процесс количественных изменений, а развитие – процесс качественных изменений. Такое упрощенное представление рассматривает рост изолированно от развития. К. Б. Свечин так формулирует понятие роста: «Ростом называется увеличение массы клеток организма, его тканей и органов, линейных и объемных их размеров, что осуществляется за счет количественных изменений в результате стойких новообразований живого вещества». При таком понимании процесс развития организмов представляется как совокупность количественных и качественных изменений клеток, тканей, органов, совершающихся в результате постоянного взаимодействия организма и среды.

Таким образом, существует значительное разнообразие взглядов отдельных авторов, отражающее различие точек зрения на понятие процесса роста.

В. А. Коньшев выделяет две группы факторов, участвующих в регуляции роста.

1. Вещества, являющиеся локальными тканевыми ростовыми факторами, участвующими в создании пространственной организации тканей и органов. Они могут быть внутри- и внеклеточные; последние осуществляют локальные гуморальные связи внутри ткани и между

контактирующими тканями.

2. Гуморальные (внетканевые) факторы роста, которые представляют собой филогенетически более новые надстройки над тканевыми системами регуляции роста. К ним относятся:

- а) гормоны;
- б) специфические продукты распада клеток, поступающие в кровь;
- в) комплексы белков плазмы с субстратами, перерабатываемыми в органах;
- г) иммунологические факторы.

Кроме того, В. А. Конышев выделяет группу низкомолекулярных факторов, влияющих на интенсивность роста, но обычно не участвующих в его регуляции: аминокислоты, витамины, микроэлементы.

Итак, в основе роста организма лежат два главных процесса: размножение клеток и их рост.

Регулирующие системы лежат в основе генетически обусловленной способности организмов изменять ряд своих свойств адекватно изменениям среды. Примером может служить так называемый адаптивный рост, который наблюдается при усилении нагрузки на те органы, функциональная способность которых повышается с увеличением массы ткани.

По своей способности к делению и росту клетки сложного организма далеко не идентичны. Так, *Биццоцери* по способности делиться различают следующие типы клеток:

1. Лабильные, изменяющие свое строение, способные размножаться всю жизнь (клетки мальпигиевого слоя многоклеточного эпителия).
2. Стабильные, теряющие способность к размножению, – клетки большинства органов и тканей.
3. Совсем не размножающиеся – нервные. В органах высших позвоночных имеются все три типа клеток.

Размножение клеток в теле животного или его органах может идти непрерывно или прерывисто, т. е. периодически; соответственно и в увеличении тела животного можно наблюдать известную периодичность. Периодичность роста наблюдается не только в эмбриональный период, но и за все время, пока продолжается рост.

Дифференциация

Возникновение сложно организованного индивидуума из зиготы обязано важнейшему процессу, сопровождающему развитие любого многоклеточного организма *дифференциации*.

Одним из первых исследователей, начавшим разрешать проблему дифференциации, был *Вильгельм Ру*. Морфологическую дифференциацию он делил на два типа:

- 1) эмбриональную, или первичную;
- 2) функциональную, или гистологическую.

Во время эмбриональной дифференциации образуются зародышевые слои и происходит первая закладка органов. В течение гистологической дифференцировки функционирующий эмбриональный зачаток превращается в орган, и возникают клетки различных тканей. Таким образом, В. Ру понимал под дифференциацией образование новых частей развивающегося зародыша (зародышевые слои, закладки органов, органы и ткани), ограничивая это понятие морфологическими перестройками. Подобной точки зрения придерживаются в настоящее время многие исследователи. Однако и здесь, как и при определении понятия роста, не существует единого мнения.

Л. В. Полежаев различает четыре формы дифференциации:

1. Организмологическая – расчленение целого организма на крупные части, например дробящегося яйца на бластомеры.
2. Органологическая – общей формы органа и его зачатка, например конечности, глаза, уха и т. д.
3. Гистологическая – тканевая, например на нервную.
4. Цитологическая – клеточная.

Формообразование происходит на основе двух связанных между собой противоречивых тенденций: с одной стороны, дифференцировки, обособления, расчленения на части; с другой стороны, – возникновения связей, корреляций. Нарушение одной из сторон влечет за собой нарушение другой, а вместе с тем и формообразования.

По мнению **Дж. Иберта** дифференциация включает три процесса:

- ✓ дифференцировку;
- ✓ рост;
- ✓ морфогенез.

В общих чертах дифференцировка есть комплекс изменений, приводящий к прогрессивному увеличению разнообразия структуры и функции клетки, т. е. она является основой развития.

С несколько иных позиций к проблеме дифференциации подходит **А. Н. Студитский**, выдвигающий гипотезу механизма дифференцировки, в которой главная роль отводится тканевым взаимодействиям (тканевой регуляции). Согласно этой гипотезе, каждый этап дифференцировки определяется взаимовлияниями специфических тканей, в результате которых осуществляются гистогенетические и морфологические процессы. Автор считает, что тканевая регуляция представляет собой одну из наиболее мощных систем регуляции эмбрионального и в особенности постэмбрионального формообразования.

А. Н. Студитский различает следующие формы тканевой регуляции:

- 1) индукционную (воздействие одной ткани на другую, последствием которого является специфический гисто- или морфогенетический процесс);
- 2) нервно-трофическую (действие нерва, вызывающее специфическую дифференцировку тканей);
- 3) иммунобиологическую (контроль над дифференцировкой специфических тканевых белков со стороны лимфоидной ткани).

Вейс несколько усложняет понимание развития, когда говорит, что в развитии принимают участие несколько различных процессов, которые можно разделить только определенными экспериментальными методами. К этим процессам автор относит:

- ✓ рост (размножение клеток);
- ✓ морфогенез (движение клеток);
- ✓ гистогенез (дифференциация клеток);
- ✓ закладку органов (отделение частей от целого);
- ✓ функциональную и коррелятивную адаптацию.

Этот перечень, замечает автор, может быть дополнен и другими компонентами (изменение метаболизма, функций внутрисекреторных желез, питания, химизма и пр.).

Итак, развитие организма осуществляется в результате действия двух основных процессов – роста и дифференциации. Направление и формы последней контролируются, с одной стороны, всем последовательным ходом онтогенеза, определяемым генотипом, и являются результатом возникших с самого начала развития (дробление яйца) связей между частями развивающегося зародыша; с другой стороны, мощное формирующее влияние на конкретный ход развития оказывают условия среды, окружающей развивающийся организм.

Скорость роста

В сущности, процесс роста характеризуют три основных момента:

- ✓ скорость;
- ✓ длительность;
- ✓ периодичность.

Четвертый элемент, характеризующий рост, – энергия роста – является производным первых двух – скорости и длительности роста. Первые три элемента настолько тесно связаны друг с другом, что трудно разграничить и характеризовать их каждый в отдельности.

К. С. Майнот первый ввел понятие скорости роста и дал метод ее определения, подразумевая под этим понятием отношение величины абсолютного прироста к величине организма.

Изменение скорости роста с возрастом Майнот связывает с прогрессивно идущей дифференциацией развивающегося организма и уменьшением относительного содержания воды в клетках и тканях – с процессами, объединенными автором под общим наименованием цитоморфоз. Процесс роста и его изменения Майнот рассматривает параллельно с вопросом старения организма и полагает, что обмен веществ не причина, а следствие изменения организации. Причиной замедления скорости роста является дифференциация, которая ведет к изменению протоплазмы. Отсюда автор делает вывод, что старение обусловлено увеличением и дифференциацией протоплазмы.

По **Дж. Нидгему**, теория цитоморфоза Майнота исходит из следующих предпосылок:

- 1) скорость роста находится в зависимости от степени старения;

- 2) старение оказывается максимальным в начале развития;
- 3) скорость старения уменьшается с возрастом;
- 4) смерть есть результат дифференциации клеток.

Мысль Майнота с некоторыми уточнениями о связи скорости роста с прогрессирующей дифференциацией была принята многими исследователями, изучавшими вопросы роста.

Но в дифференциации организма нельзя видеть единственную причину изменения скорости роста. Скорее возникновение и усиление процесса дифференцировки в периоды ослабления интенсивности роста (по крайней мере в эмбриональный период) сами являются следствием изменений обмена веществ, происходящего в растущем организме.

М. Рубнер большое значение придает наличию коллоидно связанной воды. Состояние коллоидов изучалось для разных возрастных периодов. Автор находит, что уменьшение скорости роста идет параллельно увеличению содержания сухих веществ и уменьшению воды.

А. В. Нагорный считает, что на фоне количественных возрастных изменений происходят глубоко качественные. Он перечисляет характерные особенности эволюции метаболизма в онтогенезе:

- 1) обеднение организма водой;
- 2) обогащение золой, преимущественно кальцием;
- 3) обогащение малоактивными стабильными белками типа протеиноидов;
- 4) потеря коллоидными частицами гидрофильности;
- 5) падение электрического заряда коллоидов;
- 6) уменьшение дисперсности коллоидов;
- 7) обогащение организма гелями;
- 8) уменьшение количества клеточной и ядерной массы;
- 9) увеличение количества межклеточных и внутриклеточных метаплазматических образований;
- 10) усиление невосстановимых дегенеративных изменений как в протоплазме, так и в метаплазме.

Как следствие этих возрастных изменений в организме наблюдаются:

- ✓ постепенное инактивирование химических систем организма;
- ✓ постепенное понижение активности живого вещества, обусловленной его коллоидным состоянием, поверхностной активности, способности к адсорбции, проницаемости и т. п.;
- ✓ уменьшение количества активных морфологических структур;
- ✓ замедление после начального подъема интенсивности метаболизма;
- ✓ качественные изменения процессов метаболизма, сдвигающие отношение между ассимиляторной и диссимиляторной фазами в сторону преобладания последней.

В. Н. Никитин считал, что весь целостный организм животного проходит в своем онтогенезе через ряд ступеней (стадий) развития, каждая из которых характеризуется и определяется своим типом метаболизма как основы жизненного процесса, своими вытекающими из типа метаболизма

отношениями с окружающей средой. Он различает три периода роста животного организма:

- 1) прогрессивного роста, когда ассимиляторные процессы превышают по своей интенсивности диссимиляторные;
- 2) стабильного роста, в течение которого оба эти процесса уравниваются;
- 3) регрессивного роста, при котором диссимиляция преобладает.

В период прогрессивного роста развитие и стабильность организма как биологической системы обеспечиваются высоким синтезом роста и громадным потенциальным синтезом регенерации при стабильном низком синтезе восстановления.

В период стабильного роста развитие и стабильность организма как биологической системы уже не обеспечиваются синтезом роста, но поддерживаются высоким потенциальным синтезом регенерации, при стабильно низком синтезе восстановления.

В период регрессивного роста стабильность организма как биологической системы уже не обеспечивается ни синтезом роста, ни потенциальным синтезом регенерации. Организм поддерживается только стабильно-низким синтезом восстановления. Биологическая система в целом становится неустойчивой к вредным факторам среды.

Скорость роста определяется многими факторами, важнейшими из которых, помимо условий питания, несомненно является дифференциация развивающегося организма. Представление о росте сложных организмов неотделимо от представления о дифференциации.

Процесс дифференциации – это не единственный фактор, регулирующий скорость роста. Деятельность различных желез внутренней секреции занимает далеко не последнее место в течении процесса роста, в частности его скорости. Изменения в характере и интенсивности обмена веществ, которые в процессе роста приводят к изменению отношения ассимиляции и диссимиляции, и определяются качественными и количественными условиями питания, оказывают, по-видимому, наибольшее влияние на скорость роста. Как особый фактор торможения роста в известные периоды развития организма выдвигается накопление продуктов обмена.

Длительность роста

Вопрос о длительности роста не может рассматриваться изолированно от дифференциации, так как последняя должна играть существенную роль в определении продолжительности роста. Биологическая основа длительности роста лежит на взаимоотношениях роста и дифференциации.

С точки зрения длительности различают следующие формы роста:

1) рост может ограничиваться только эмбриональным или личиночным периодом, когда прекращается размножение клеток, – тип роста насекомых;

2) рост продолжается длительное время после рождения (или вылупливания из яйца). Масса клеток увеличивается в процессе деления,

частота которого с развитием животного затухает в одних тканях раньше, в других позднее. Это уменьшение способности клеток к делению определяется уровнем их развития (дифференциации), ведущему к потере способности деления;

3) рост с уменьшающейся скоростью идет всю жизнь: до смерти особи, причем не наблюдается заметных изменений в форме и пропорциях органов.

Длительностью роста следует считать тот период, в течение которого тот или иной орган или организм в целом достигает своих максимальных размеров, что легко обнаруживается методами вариационной статистики.

Одни исследователи полагают, что основным фактором, ограничивающим рост, являются, отношения процессов ассимиляции и диссимиляции. Вторая группа на первое место выдвигает процессы дифференцировки.

Очевидно, что длительность роста находится под контролем многих факторов, от взаимодействия которых она и зависит.

Огромное и самостоятельное влияние должно оказывать питание организма, и в случае голодания рост некоторых клеток вследствие замедления обмена веществ может остановиться. С другой стороны, усиленное питание, увеличивая скорость роста, может также привести к укорочению длительности роста при достижении нормальных размеров тела.

Помимо морфологической, в организме имеют место и другие формы дифференцировки:

- ✓ физиологическая;
- ✓ химическая;
- ✓ функциональная.

Они, в свою очередь, могут отражаться на процессах роста и подобно морфологическим перестройкам, также продолжаются далеко за границами эмбрионального периода.

Можно сказать, что клетки, ткани, органы и системы организма в эмбриональном развитии функционируют непрерывно, но характер их функционирования многократно сменяется, пока не будет достигнута его форма, присущая животному во взрослом состоянии. Это значит, что прогрессивная функциональная (или физиологическая) дифференциация наблюдается продолжительный период времени.

Таким образом, длительность роста, определяется временем завершения процесса дифференциации, т. е. достижением высшей степени специализации, и в связи с этим стабильности формы, биохимических свойств и функций основных органов, тканей и систем организма. Прекращение роста вместе с тем должно сопровождаться определенным характером обмена веществ, свойственного взрослой форме.

Тест:

1. Согласно Ф.С. Ли рост клетки, ткани или органа – это результат процессов:
а) размножения клеток; б) увеличения их размеров; в) а + б.
2. Формы роста с пролиферацией и без пролиферации выделил:
а) Л.В. Полежаев б) А. Шапер; в) Г. Леви.
3. Согласно Л.В. Полежаеву к росту с клеточным размножением относятся следующие формы:
а) митотический рост; б) метаплазматический рост; в) локальный рост.
4. По способности делиться Биццоццо различал типы клеток:
а) стабильные; б) лабильные; в) а + б.
5. Классификацию факторов роста на локальные тканевые и гуморальные предложил:
а) К.Б. Свечин; б) В.А. Конышев; в) Дж. Иберт.
6. Одним из первых исследователей, начавшим заниматься проблемой дифференциации был:
а) В. Ру; б) Л.В. Полежаев; в) А.Н. Студитский.
7. Разделение морфологической дифференциации на эмбриональную и функциональную предложил:
а) Дж. Иберт; б) В. Ру; в) Г. Леви.
8. Согласно Л.В. Полежаеву расчленение целого организма на крупные части происходит в результате дифференциации:
а) организмологической; б) органоологической; в) гистологической.
9. По мнению Дж. Иберта дифференциация включает процессы:
а) дифференцировку; б) морфогенез; в) а + б.
10. Понятие скорости роста ввел первым и дал метод ее определения:
а) Дж. Нидгем; б) А.Н. Студитский; в) К.С. Майнот

СПОСОБЫ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ДАННЫХ О РОСТЕ ЖИВОТНЫХ. УРАВНЕНИЯ РОСТА.

Методы изучения роста

При изучении вопросов роста применение того или другого метода имеет важное значение. Разные методы изучения роста в значительной мере определяют степень точности анализа, что может привести к различным практическим результатам.

Процесс роста познается в результате тех или иных приемов учета изменений величины, объема или размеров растущего организма.

При учете роста путем определения массы животных существенное методическое значение приобретает вопрос о промежутках между взвешиваниями. Понятно, что нельзя установить одинаковые промежутки при изучении роста животных разного вида. **Общее правило** может быть только одно: чем быстрее растет животное, тем короче должны быть промежутки между взвешиваниями. Поэтому для точного учета роста необходимо производить взвешивания ежедневно, независимо от вида

животных. Именно такая частая фиксация изменяющейся с ростом массы животного дает возможность непрерывно следить за идущим процессом. Этот прием позволяет учитывать все, как случайные, так и закономерные, колебания роста самой незначительной продолжительности и при соответствующей обработке эмпирических данных выделить, то основное, что является сущностью самого процесса.

Различают несколько производных величин, использование которых в значительной мере облегчает анализ характера роста животного. К таким производным величинам можно отнести вычисление:

- ✓ абсолютного прироста;
- ✓ относительного прироста;
- ✓ удельной скорости роста;
- ✓ констант роста.

Большую помощь при анализе роста вследствие своей наглядности оказывает графический метод.

Рост, как процесс, характеризуется по крайней мере тремя показателями:

- ✓ скоростью;
- ✓ длительностью;
- ✓ характером течения.

При этом под скоростью роста понимается интенсивность увеличения размеров тела за определенный промежуток времени, а длительность роста определяется продолжительностью периода времени, течение которого наблюдается это увеличение.

Скорость роста измеряют в *абсолютных величинах* (сантиметр, грамм, килограмм, абсолютный прирост) или *относительных*, определяемых как отношение величин прироста к первоначальной величине организма (относительный прирост по Майноту) или к величине организма, средней между начальной и конечной за принятый промежуток измерения (относительный прирост по Броди). Наконец, скорость роста может быть выражена как приращение единицы живой массы за единицу времени и вычислена, исходя из законов органического роста, как удельная или истинная скорость роста (Шмальгаузен, Броди).

Для анализа роста можно пользоваться любой из указанных производных величин.

П. Б. Гофман различает три метода изучения роста:

- 1) вариационно-статистический;
- 2) построенный на использовании эмпирических формул;
- 3) математического анализа.

Сущность статистического метода сводится к тому, что массовые (групповые) эмпирические данные по измерению или взвешиванию растущих животных подвергаются биометрической обработке, в результате чего получают ряд вариационно-статистических констант:

- ✓ средняя арифметическая (M);
- ✓ ошибка средней арифметической (m);
- ✓ основное отклонение (σ);

- ✓ коэффициент вариации (C);
- ✓ лимиты колебаний (lim).

Сопоставление биометрических показателей, главным образом среднеарифметических, с их ошибками по разным возрастным группам дает представление об увеличении размеров тела данного вида животных, т. е. о росте их.

Другим методом анализа роста является использование эмпирических формул. Рост, как и другие биологические процессы подчинен определенным закономерностям. Известно, что процесс роста претерпевает различные изменения под влиянием колеблющихся условий среды; часто эти изменения носят случайный характер. Поэтому и эмпирические кривые возрастания размеров или массы животных никогда не имеют четкого рисунка и всегда являются неправильно ломаными кривыми. С помощью существующих математических приемов на основании эмпирических данных всегда можно получить так называемую теоретическую кривую. Форма такой теоретической кривой роста сложных организмов хорошо известна. Кривая за весь период развития от зачатия до конца роста имеет в большинстве случаев S-образную форму. Это значит, что в начале, спустя некоторое время после оплодотворения, рост идет с увеличивающейся скоростью до определенного возраста, затем кривая на некотором расстоянии выпрямляется, и далее, во второй половине развития, процесс роста замедляется.

Уравнения роста

В настоящее время наиболее широко используется для описания роста животных на протяжении жизни уравнение, предложенное **Людвигом фон Берталанфи**. Исходное уравнение представляет рост (увеличение массы) как **результат** двух процессов: **анаболизма** (создания вещества) и **катаболизма** (распада вещества):

$$\frac{dW}{dt} = \eta W^m - kW^n, \text{ где}$$

W —масса организма;

η —константа анаболизма;

K — константа катаболизма.

Если первоначальную массу животного для возраста t_0 обозначить через v_0 , а последующий, полученный в возрасте t_1 — через v_1 , то скорость роста в величинах **абсолютного прироста** может быть представлена в виде формулы

$$A = \frac{v_1 - v_0}{t_1 - t_0}.$$

Это даст нам увеличение размеров тела в принятых единицах измерения за единицу времени. Если последовательные взвешивания производят через определенные промежутки, принятые за единицу времени

(декады, месяц), то знаменатель в нашей формуле превращается в единицу, а сама формула абсолютного прироста принимает упрощенный вид:

$$A = v_1 - v, \text{ где}$$

A – величина абсолютного прироста;

v – предыдущая величина организма;

v_1 – последующая величина организма.

Вычисление *относительного прироста*, введенного как *метод анализа роста Майнотом*, в значительной мере уточняет характеристику процесса, давая представления о скорости роста в зависимости от величины растущей массы. Принимая те же обозначения, вычисления относительного прироста можно представить в виде формулы:

$$R = \frac{v_1 - v}{v} \times 100.$$

Т.е. величина абсолютного прироста ($v_1 - v$) выражается в процентах от первоначальных размеров животного (v).

Формула Майнота более точно характеризует рост по сравнению с величиной абсолютного прироста.

Формула органического роста, протекающего с постоянной скоростью, и метод вычисления по ней удельной скорости роста были предложены *И. И. Шмальгаузен* в 1927 г. Несколько месяцев спустя этот же метод вычисления удельной скорости роста был описан *Броди* независимо от Шмальгаузена.

Удельную скорость роста рассчитывается по формуле:

$$C_v = \frac{\lg V_2 - \lg V_1}{l \lg 2},$$

где V_1 – начальная масса гусениц;

V_2 – конечная масса гусениц;

t_1 – начальное время взвешивания;

t_2 – конечное время взвешивания;

l – модуль перевода натурального логарифма в десятичный (0,4343).

Шмальгаузен полагает, что только величина удельной скорости роста может дать верную количественную характеристику процесса роста.

Чтобы уменьшить ошибку, академик Шмальгаузен рекомендует брать последовательные взвешивания через сравнительно небольшие промежутки времени, причем чем меньше возраст изучаемого объекта, тем эти промежутки должны быть короче, так как изменения интенсивности роста на первоначальных этапах развития значительно больше, чем на последующих.

И. И. Шмальгаузен позднее предложил эту формулу для вычисления интенсивности процесса роста. Если первая из формул получила название формулы органического роста, то эта формула характеризует так называемый *параболический рост*. Вычисления по этой формуле константы роста может применяться для любых объектов по наблюдениям за любые промежутки времени:

$$k = \frac{\lg v_1 - \lg v}{\lg t_1 - \lg t}.$$

Лэрд предлагает оценивать **специфическую скорость роста** (скорость, характеризующая определенную часть организма) величиной $\left(\frac{1}{W} \times \frac{\Delta W}{\Delta t}\right)$, где ΔW и Δt характеризуют увеличение признака W и возраста t .

Для установления зависимости уменьшения специфической скорости роста с возрастом используется **уравнение Гомпертца**:

$$W \neq W_t \exp \frac{A}{\alpha} [1 - \exp(-\alpha t)], \text{ где}$$

$W(t)$ – масса организма в момент времени t ;

W_t – начальная масса;

A и α – постоянные величины.

Теории и гипотезы роста

Существуют различные теории и гипотезы роста.

Одна из первых попыток построения теории роста принадлежит **Робертсону**, который изучая изменения абсолютной массы и увеличение размеров животных, нашел, что скорость роста вначале мала, с течением процесса она увеличивается, а к концу его опять падает. Иными словами, тип кривой оказался S-образным, близко напоминающим кривую хода автокаталитической мономолекулярной реакции. На основании отдельных сопоставлений Робертсон выдвинул **гипотезу роста как результат автокаталитического процесса в организме** и предложил для описания этого процесса формулу:

$$\frac{dv}{dt} = kv(A - v),$$

Которая означает, что скорость химической реакции (или процесса роста) $\frac{dv}{dt}$ пропорциональна тому количеству веществ, которое вступает в реакцию (v), и тому количеству материала, которое уже прореагировало ($A - v$). Путем интегрирования уравнение Робертсона дает зависимость между массой организма и возрастом:

$$\lg \frac{v}{A - v} = Ak(t - t_1), \text{ где}$$

v – масса тела в момент t ;

A – конечный (максимальный) вес тела;

t_1 – время, в течение которого достигается половина конечного веса;

k – константа.

Год спустя **Энрике** предложил формулу

$$\lg \frac{x + B}{A - x} (t - t_1), \text{ которая}$$

является модификацией формулы Робертсона. Величина V в этой формуле – константа ассиметрии. По мнению Робертсона причина замедления роста заключается в нарушении состояния между ядерной массой и массой протоплазмы. Именно рост ядерной массы (синтез нуклеина) Робертсон сравнивал с автокаталитической реакцией, применяя для анализа роста математическую формулировку этого процесса. Робертсон считал, что по этой формуле рост следует только до определенного возраста, после чего он подчиняется течению мономолекулярного процесса. Следует отметить, что предлагаемая Робертсоном формула не отвечает росту организма в эмбриональный период.

В. Оствальд также связывает рост с автокаталитической реакцией, однако не отождествляет их. Оствальд даже предлагает новый термин для таких процессов, называя их автокинетическими. По его мнению, сущность роста заключается в действии простых, но не единичных процессов, среди которых большое значение имеют не только автокаталитические явления, но и физического и физико-химического порядка (изменение содержания воды в организме, количества набухающего вещества и т. д.).

Робертсон и Оствальд исходили из представления об экспоненциальном характере роста – процессе, идущем с постоянной скоростью во всей массе растущего организма и пропорциональном этой массе. В действительности рост сложного организма или никогда не имеет экспоненциального характера, или наблюдаются лишь кратковременные периоды такого роста (личинки, гусеницы), так как основным определяющим моментом экспоненциального роста является сохранение постоянных внутренних и внешних условий, чего в действительности почти никогда не наблюдается.

Значительно позднее Робертсона с тех же позиций анализ роста в своих многочисленных работах дал американский исследователь **С. Броди**. Представления Броди о ходе роста связывается с течением мономолекулярной реакции. По Броди, рост не представляет единого, неразрывного процесса, протекающего однообразно за весь период развития организма. Скорость роста периодически меняется, но в пределах отдельного периода, или, точнее, фазы, она остается постоянной. Рост, протекающий в несколько фаз, имеет, по Броди, два основных периода.

1. **Самоускоряющийся рост**, дающий первую половину S-образной кривой. Он продолжается до точки перегиба кривой и является выражением тенденции клеток, и их эквивалентов расти и развиваться бесконечно с постоянной скоростью. Принимая за этот период относительную скорость роста постоянной, Броди дает для нее выражение: $\frac{dv}{dt} \times \frac{1}{v} = C$.

Отсюда зависимость между размерами организма (массой) и возрастом (t) будет выражаться формулой органического роста

$$v = v_0 e^{ct},$$

где v_0 – параметр, соответствующий начальной величине организма при условии сохранения постоянства роста во все предыдущие фазы. Автор

полагает, что в этот первый период роста основной реакцией, определяющей характер роста, является синтез белков.

2. **Самозамедляющийся рост.** Если в первый период рост определяется прогрессивно размножающимися клеточными элементами – фактором, ведущим к его ускорению, то во второй период действуют силы, антагонистические первым, подавляющие размножение клеток, задерживающие рост. Природа задерживающих факторов не изучена.

Во втором периоде происходит экспоненциально-угасающий рост, который может быть, по Броди, выражен формулой:

$$\frac{dv}{dt} \times \frac{1}{A-v} = -C.$$

Постоянство относительной скорости роста обосновывается тем, что оно является выражением химического закона действия масс в применении к мономолекулярным реакциям, которые определяют характер роста.

Физиологическое направление в анализе роста возглавил **М. Рубнер**, давший первым количественные измерения обмена веществ у растущих животных, показав, что рост сопровождается определенной затратой энергии, связанной с обменом веществ. Рубнер впервые разделил понятия роста и отложения. В то время как рост, по Рубнеру, есть функция возраста, отложение определяется составом пищи. Расход энергии при росте и необходимое количество питательных веществ для этого (x) складывается из:

- 1) энергии поддерживающего питания за время удвоения веса (u);
- 2) калорийной ценности прироста (w);
- 3) теплообразования за счет специфически динамического действия корма (kx), т. е. $x = u + w + kx$.

Рубнером предложен так называемый **закон постоянного расходования энергии при росте**. Этот закон известен в следующей формулировке: «Количество энергии, необходимое для удвоения веса животного (исключение – человек), одинаково и не зависит от скорости роста, продолжительности периода удвоения веса и интенсивности обмена веществ». Если v – величина суточного обмена, t – длительность периода удвоения веса, e – энергетическая ценность прироста, то $vt + e = \text{const}$.

Метаболическая теория роста утверждает, что ассимиляция и синтез в растущем организме обусловлены внутренними качествами клеток молодого организма. Интенсивность роста, согласно этой теории, является функцией интенсивности ассимиляции, а периоды падения и подъема на э кривой роста объясняются как отражение энергетических процессов, не имеющих непосредственного отношения к величине прироста. При этом теория механизма роста, предложенная Рубнером, не объясняет остановку роста в конце развития организма при наличии процессов ассимиляции. Падение скорости роста метаболическая теория Рубнера объясняет снижением процессов обмена с возрастом, снижением «специфической» потребности роста, уменьшающейся по мере развития организма.

Создателем *динамической теории роста* является *А. Пюттер*. «Рост заканчивается не потому, что не образуется никаких новых собственных веществ тела, и они не связываются в жизненно важные структуры, а потому, что вещества, воспринимаемые и разрушаемые, находятся в равновесии. Это динамическое положение ограниченности роста является основой последующих теоретических выводов.

Автор находит, что для теории роста существен только один вопрос, в каком отношении стоят к массе животного оба процесса: изнашивания или распада, с одной стороны, и синтеза жизненной субстанции, с другой.

Таким образом, все приведенные теории роста рассматривают рост как результат самодвижения развивающейся системы, протекающего по своим особым внутренним законам. Ни одна теория даже не делает попытки поставить процессы роста и развития в определенную связь с условиями жизни, формирующее значение которых так хорошо известно.

Тест:

1. Скорость роста животных измеряют в:
а) абсолютных величинах; б) относительных величинах; в) а + б.
2. Представление роста как результата анаболизма и катаболизма предложил:
а) Людвиг фон Бергаланфи б) Майнот; в) С. Броди.
3. По формуле Майнота рассчитывают:
а) относительный прирост;
б) абсолютный прирост;
в) удельную скорость роста.
4. Формула органического роста была предложена:
а) Лэрдом; б) И.И. Шмальгаузенным; в) Гомпертцом.
5. Лэрд предложил уравнение вычисления:
а) специфической скорости роста;
б) параболического роста;
в) органического роста.
6. Автором гипотезы роста как результата автокаталитического процесса в организме является:
а) Робертсон; б) Энрике; в) В. Оствальд.
7. М. Рубнер сформулировал:
а) гипотезу роста как результат автокаталитического процесса;
б) закон постоянного расходования энергии при росте;
в) а + б.
8. Физиологическое направление в анализе роста возглавил:
а) Броди; б) В. Оствальд; в) М. Рубнер.
9. Создателем динамической теории роста является:
а) Робертсон; б) А. Пюттер; в) а + б.
10. Согласно Броди самоускоряющийся и самозамедляющийся рост представляет:
а) два основных периода роста, протекающего в несколько фаз;
б) два основных периода роста, протекающего в одну фазу;

в) неразрывный процесс, протекающий однообразно.

ОСНОВНЫЕ ТЕНДЕНЦИИ РОСТА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Рост беспозвоночных

В литературе главным образом встречаются описания роста беспозвоночных, представляющих хозяйственный интерес, таких, как промысловые моллюски и ракообразные. Данные о росте беспозвоночных (в основном водных) широко используются при изучении продукционных процессов в экосистемах. «Продукционные» исследования неразрывно связаны с исследованиями обмена, для которых беспозвоночные, в частности, короткоживущие формы с относительно простым жизненным циклом, оказываются более удобными объектами, чем, например, позвоночные. Однако, при этих исследованиях в центре внимания находится групповой рост, а не рост особи и множество данных, лежащих в основу продукционных моделей, которые невозможно использовать при установлении закономерностей проявлений роста индивидуумов.

В качестве формы описания роста группы особей чаще всего выступает уравнение Берталанфи. Хорошим примером могут служить результаты исследования роста личинок *Chironomidae*, проведенные А. С. Константиновым. Проследивая рост отдельных личинок от выхода из яйца до окукливания, А. С. Константинов установил, что уменьшения скорости роста в этот период, не наблюдалось. В то же время кривая роста, построенная по средним данным, т. е. описывающая изменения средних значений массы личинок в группе, по мере увеличения их возраста, оказывалась S-образной. А. С. Константинов указывал, что замедление увеличения средних значений массы связано не с замедлением роста отдельных особей, а с постепенным выходом из состава группы быстрее прочих растущих и, соответственно, раньше окукливающихся личинок.

Трудно оценить соответствие кривых группового роста кривым роста особей в том или ином конкретном случае. Например, «гладкие» кривые линейного роста ракообразных (рис. 1) не отражают изменения скорости роста особи, определяемые линьками.

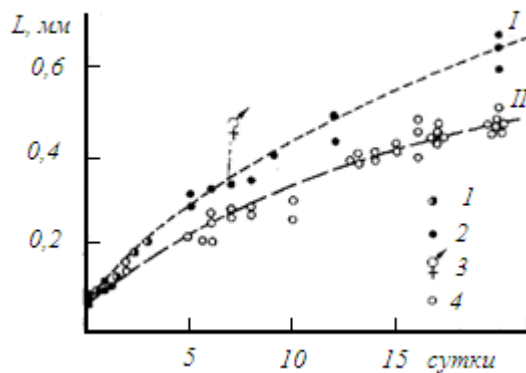


Рисунок 1. Линейный рост черноморских гарпактицид (Заика, 1972а)

1 – данные Р.Е. Грига; 2, 4 – данные М.В. Мина; 3 – возраст наступления половой зрелости; I – *Tisbefurcata*; II – *Dastylopodiasp.*

В группе особей, линяющих не синхронно, эти периодические изменения могут вообще не выявляться при анализе средних оценок размерных характеристик. Что касается замедления роста с увеличением возраста животных, то в ряде случаев в значительной мере определяется изменениями темпа роста отдельных особей. Отличия в форме кривых группового и индивидуального роста заключаются в таких характеристиках, как положение точки перегиба, значение асимптоты и скорость приближения к ней.

Говоря о росте беспозвоночных, особенно важно различать, когда речь идет о росте на протяжении периода, в течение которого не происходит резких изменений физиологического состояния особей (например, о росте до наступления половой зрелости моллюсков или о росте личинок насекомых), а когда – о росте в период, на который приходится резкие изменения физиологических характеристик (в частности, связанные с половым созреванием). В первом случае рост (весовой) описывается как параболический (иногда его представляют как экспоненциальный), во втором для описания эмпирической кривой роста может использоваться уравнение той или иной S-образной кривой. В подтверждение можно сослаться на данные о росте беспозвоночных самых разных групп. Так, ярким примером, служат данные о росте гребневиков и медуз. Можно видеть, что в тех случаях, когда эмпирическая кривая описывает рост на протяжении длительного периода не только до, но и после наступления половой зрелости, четко выявляется снижение скорости роста, кривая становится S-образной (рис. 2).

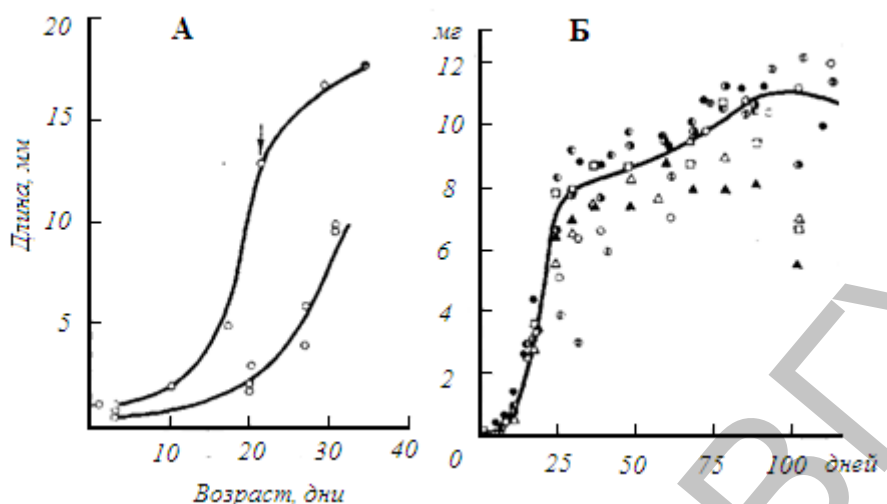


Рисунок 2.А -Линейный рост *Beroegracilis*(при 15-18⁰) (Greve, 1970) (Верхняя кривая – рост одной особи, нижняя – рост трех особей.Стрелкой указано время первой откладки яиц)

Б – Изменение живой массы *Enchytraeus albidus*в процессе роста (Ивлева, 1953) (Разными значками обозначены отдельные группы подопытных животных)

У нематод (*Panagrellus redivivus*) рост, хотя и продолжается всю жизнь, после наступления половой зрелости резко замедляется. Замедление роста при наступлении половой зрелости, приводящее к тому, что кривая роста становится S-образной, отмечено у многих видов ракообразных, как низших, так и высших. Ю. Е. Брегман, исследуя рост иглокожих (трепанга *Stichopus japonicus* и морского ежа *Strongylocentrotus intermedius*), показал, что до наступления половой зрелости весовой рост трепанга можно описать как параболический, а рост морского ежа – как экспоненциальный, на больших же временных интервалах рост приходится описывать уравнением Бергаланфи.

У беспозвоночных замедление весового роста связано с наступлением половой зрелости. Можно указать случаи, в которых оно вообще не отмечалось. Например, Франц, исследуя рост брюхоногого моллюска сверло устричное *Urosalpinx cinerea*, пришел к заключению, что увеличение веса в возрасте от 1 до 4 лет описывается прямой линией, в то время как кривая линейного роста на этом же временном интервале S-образна.

В целом, очевидно, что форма индивидуальной кривой роста если не во всех, то во многих группах беспозвоночных вариабельна. Степень внутривидовой изменчивости параметров индивидуальных кривых роста пока что трудно оценить даже приблизительно. Что касается изменчивости на уровне высших таксонов, то она весьма велика. Помимо признаков, характерных для высшего таксона в целом, кривая роста представителей подчиненного таксона может обнаруживать свойства, определяемые эволюционной и экологической спецификой этого таксона. Хорошим примером в этом отношении могут служить моллюски семейства *Pholadidae*. В то время как для класса *Bivalvia* в целом характерен бесконечный «асимптотический» рост, виды этого семейства,

проникающие в твердый субстрат, растут лишь в «активной» фазе жизненного цикла, пока особь увеличивает свою «нору», а после полового созревания рост фактически прекращается.

Специфические проявления роста членистоногих

Специфика роста членистоногих определяется в первую очередь тем, что жесткий экзоскелет не допускает свободного увеличения размеров, в связи с чем линейный рост происходит в основном в период линьки. У членистоногих, имеющих мягкие эластичные покровы, линейный рост имеет место и в интервалах между линьками. Так растут личинки многих групп (*Diptera*, *Lepidoptera* и др.), а также первичнобескрылые насекомые (*Collembola*).

У некоторых ракообразных увеличение длины тела происходит в межличиночный период за счет удлинения мембранозных соединений сегментов брюшка. Например, у песчаной креветки на межлинный период приходится $\frac{7}{4}$ всего прироста длины тела за линный цикл, остальные $\frac{3}{4}$ приходятся на период линьки (рис. 3).

Линейный рост в межлинный период описан у 13 видов отряда Мизиды: в среднем длина тела между линьками увеличивается на 7%, и при этом брюшко становится относительно длиннее. Темп линейного роста в межлинный период крайне низкий, и в целом для членистоногих как группы характерно сохранение линейных размеров в периоды между линьками и резкое увеличение их в период линьки. Масса тела, напротив, увеличивается в межлинные периоды и остается постоянной (или даже уменьшается) в периоды линек.

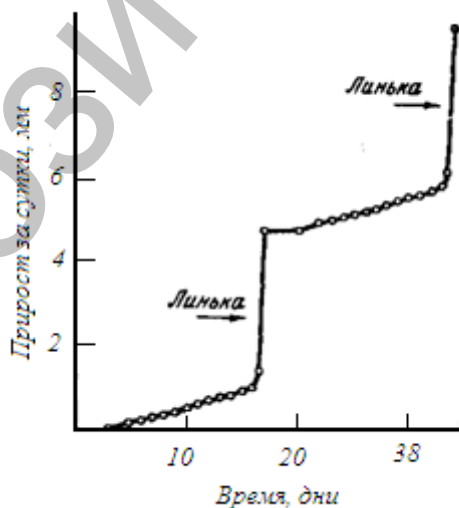


Рисунок 3. Изменение величины суточных приростов в длину молодых креветок *Crangon crangon* (Meixner, 1969). Данные за один межлинный период приведены дважды.

На основе изучения соотношения размеров особи между линьками было выведено **несколько эмпирических «законов»**.

Брукс обнаружил, что длина личинок отряда Ротоногих

ракообразных за каждую линьку увеличивается в 1,25 раз. Позже это наблюдение было формализовано как «закон Брукса», согласно которому в ранний период роста длина особи в каждую линьку увеличивается в определенное число раз, примерно постоянное для вида и пола.

Чуть позже Брукса сходную зависимость обнаружил Дайэр, отметивший, что размеры головы гусениц *Lepidoptera* при каждой линьке увеличиваются в геометрической прогрессии. От вида к виду знаменатель прогрессии может варьировать. Так появился «закон Дайэра». Этот закон был расширен и несколько иначе сформулирован Пржибрамом. Пржибрам изучал рост богомолы и обнаружил, что масса от линьки к линьке удваивается, а линейные размеры проторакса увеличиваются в течение линек в геометрической прогрессии со знаменателем, приблизительно равным 1,26. В отдельных случаях масса за межлинный период не удваивалась, а учетверялась, но в следующий межлинный период оставалась стабильной. Сходным образом увеличивалась масса и у китайского богомола, и если развитие проходило при разной температуре, то длительность межлинных промежутков менялась, но знаменатель прогрессии оставался постоянным. Пржибрам полагал, что удвоение массы между линьками происходит в силу того, что клетки большинства тканей в этот период однократно делятся. Исходя из этого, линейные размеры за линьку должны увеличиваться в 1,26 раза.

Все эти правила неоднократно подвергались критике и было выявлено множество отклонений. Боденгеймер проанализировал многочисленные данные по росту разных частей тела насекомых и сделал вывод, что размеры насекомых от линьки к линьке увеличиваются в геометрической прогрессии со знаменателем 2 для весового роста или 1,26 для линейного роста, но во многих случаях имеют место отклонения, знаменатель прогрессии увеличивается или уменьшается, однако всегда в число раз, кратное 2 при весовом росте или кратное 1,26 при линейном росте.

Выводы Боденгеймера не были подтверждены последующими работами. Гарриес и Гендерсон провели сравнение роста головы насекомых на очень большом числе видов. Они подтвердили «правило Дайэра»: в среднем для каждого вида знаменатель прогрессии постоянен, хотя есть ряд отклонений, проявляющихся в постепенном его уменьшении с возрастом. К сходным выводам пришел и Райе, проанализировавший увеличение длины в период линьки у 155 видов ракообразных (*Decapoda*). Знаменатель прогрессии был довольно постоянен (при постоянных условиях развития) для одного вида, а между видами его величина варьировала от 1 до 2,7. Ни правило Пржибрама, ни дополнение Боденгеймера оказались непригодны для *Decapoda*.

Среди членистоногих «классический» конечный рост характерен для крылатых насекомых (*Pterygota*). Рост у них происходит только на личиночной стадии, взрослые особи не растут. Личинки обычно претерпевают определенное число линек, но все же число линек не всегда строго фиксировано и может варьировать в зависимости от условий роста,

пола особей и, возможно, их индивидуальных особенностей. Например, платяная моль *Tineolabiselliella* в зависимости от условий роста и развития может линять от 4 до 40 раз; а листогрыз *Eutettixtenellus* при одних и тех же условиях может линять 5 или 6 раз. Еще в большей мере зависит от условий внешней среды длина межлинных промежутков.

У других представителей *Arthropoda*, в частности у ракообразных, рост в принципе бесконечный, они линяют в течение всей своей жизни. У взрослых особей не всегда заметно увеличение размеров от линьки к линьке. В течение всей жизни, видимо, растут и первично бескрылые насекомые, в частности, *Collembola*.

В ряде случаев у членистоногих проявляется половой диморфизм как в темпе роста, так и в длительности периода активного роста. Например, у омара *Homarus americanus* имеются различия между полами в величине приростов за линьку, причем с возрастом различия увеличиваются. У веслоногого рачка *Pseudocalanus minutus* самцы практически перестают увеличивать свои размеры после пятой возрастной стадии, тогда как самки с V по VI стадию увеличивают длину на 20%. Длительность межлинных периодов у членистоногих с бесконечным ростом варьирует как в зависимости от условий роста, так и у особей, развивающихся при одинаковых условиях. С возрастом, по мере асимптотического приближения к предельному размеру, длительность межлинных периодов, как правило, увеличивается. Так, у многоножки *Pachytilus flavipes*, имеющей всего 10 межлинных периодов («возрастов») в течение жизни, длительность первого периода – семь дней, второго – четырнадцать дней, третьего – двадцать восемь дней.

Следует отметить, что рост с достижением предельных размеров («конечный»), и рост, продолжающийся в течение всей жизни особи, так и не достигающей предельных (асимптотических) размеров («бесконечный»), описывают одними и теми же уравнениями.

Тест:

1. В качестве формы описания роста группы особей чаще всего используется уравнение:
 - а) Берталанфи;
 - б) Гомпертца;
 - в) Броди.
2. У беспозвоночных животных замедление весового роста связано с:
 - а) условиями окружающей среды;
 - б) возрастом;
 - в) наступлением половой зрелости.
3. У членистоногих рост происходит:
 - а) перед линькой;
 - б) во время линьки;
 - в) после линьки.
4. Рост в интервалах между линьками происходит у:
 - а) Diptera;
 - б) Collembola;
 - в) а + б.
5. «Классический» конечный рост характерен для:
 - а) Pterygota;
 - б) Apterygota;
 - в) Myriapoda.
6. В течение всей жизни растут:
 - а) Collembola;
 - б) Arthropoda;
 - в) а + б.

7. У крылатых насекомых число линек варьирует в зависимости от:
 - а) условий роста и пола особей;
 - б) наступления половой зрелости и индивидуальных особенностей;
 - в) возраста и время линьки.
8. У членистоногих длительность межлинных периодов с возрастом:
 - а) увеличивается; б) сокращается; в) не изменяется.
9. Рост происходит только на личиночной стадии, взрослые особи не растут у:
 - а) Lepidoptera; б) Arachnida; в) Crustace.
10. Для членистоногих характерно:
 - а) сохранение линейных размеров в периоды между линьками и резкое увеличение их в период линьки;
 - б) увеличение массы тела в межлинные периоды и ее постоянство в периоды линек;
 - в) а + б.

РИТМЫ РОСТА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Сезонные ритмы роста животных

Сезонные изменения темпа роста можно определить как ритмические изменения с периодом, примерно равным году. Они в том или ином виде наблюдаются у животных всех систематических групп и наиболее четко выражены у особей, обитающих в районах, где резко проявляются сезонные изменения условий обитания, в первую очередь – сезонные изменения температуры.

Так, у обитающих в средних широтах беспозвоночных рост в основном приурочен к теплему периоду года и зимой происходит задержка роста. В одних случаях «задержка» есть по существу полное прекращение роста, например, у моллюска *Amnicolalimnosa*, зарывающегося на зиму в ил; в других – снижение темпа, но не прекращение роста, как у креветки *Grangonseptenspinosa*, у которой прирост особей, имеющих длину 20–35 мм, составляет летом 1,1 мм, а зимой – 0,4 мм в неделю.

Сезонность роста беспозвоночных часто четко связана с изменениями температуры и может быть в разной степени выражена в разных районах обитания. К примеру, у моллюска *Mercenaria mercenaria* в северной части ареала особи растут только летом, а в южной – круглый год. Черноморская мидия *Mytilus galloprovincialis* зимой и весной растет медленно, наиболее высокий темп роста отмечается осенью, когда прогреваются придонные слои воды.

В некоторых случаях сезонные изменения темпа роста беспозвоночных трудно связывать непосредственно с изменениями температуры. Так, изменения темпа роста мидии *Mytilus edulis* и полихеты *Harmathoe imbricata* в Белом море не совпадают по времени с сезонными изменениями температуры воды: уменьшение темпа роста осенью начинается при относительно высокой температуре и величина осеннего

прироста меньше, чем весеннего, хотя температура воды осенью выше или, по крайней мере, не ниже, чем весной.

Сезонность роста тех животных, у которых рост длится в общей сложности не более года особи генераций растут по-разному, появившихся в разные сезоны. Например, у моллюска *Gundlachiawautieri* имеются генерации зимние и весенне-летние. Особи, принадлежащие к первым, растут медленно, половой зрелости достигают поздно, на 60–80-й день, при длине раковины 2,8–3,2 мм, тогда как особи весенне-летних генераций растут быстро, половой зрелости достигают за 6–11 дней при длине 1,5–2,0 мм и живут не так долго, как особи зимних генераций. У пресноводного моллюска *Sphaeriumcorneum* особи весенних генераций растут со средней скоростью 0,06, а особи осенних генераций – 0,02 мм в сутки.

Как особую форму сезонных ритмов роста можно рассматривать изменение темпа роста насекомых, определяемые диапаузой, приходящейся на стадию гусеницы.

У животных самых различных систематических групп прослеживается общая тенденция возрастных изменений формы сезонных ритмов. Эта тенденция проявляется в том, что у молодых особей ритмы, как правило, менее четки, чем у старых, задержка роста не столь длительна и глубока. Например, крупные (очевидно, старые) моллюски *Tegulafunebralis* не растут с ноября по февраль, а мелкие (молодые), хотя и медленно, но растут. У мидий *Crenomytilusgrayanus* ежегодный период роста с возрастом сокращается, что связано с уменьшением диапазона благоприятных для роста температур. Та же картина наблюдается у сверлящего моллюска *Penitellapenita*.

До сравнительно недавнего времени считалось, что сезонные изменения темпа роста характерны лишь для пойкилотермных животных или, по крайней мере, только у них выражены достаточно резко, чтобы служить причиной формирования годовых слоев на каких-либо структурах. Рядом исследований было подтверждено, что образование годовых слоев отражает сезонные изменения темпа роста животных. В некоторых случаях, очевидно, правильнее было бы говорить, что характер слоев зависит от изменений интенсивности процессов биосинтеза и не может рассматриваться как отражение изменений какой-либо одной размерной характеристики особи (длины тела, массы). Но, несмотря на это, особенности строения годовых слоев можно рассматривать как специфические проявления роста животного.

Изучение годовых слоев значительно дополняет исследования роста, в частности, сезонных ритмов, проводимые на основе данных непосредственных наблюдений. Прежде всего, выясняется, что сезонные ритмы роста характерны не только для животных умеренных зон, но и для многих тропических форм. Так, годовые слои обнаружены у обитающих в тропиках моллюсков, например, у тридакны (*Tridacnagigas*). Это можно рассматривать как свидетельство того, что условия жизни животных в тропиках не столь стабильны на протяжении года, как иногда полагают. Действительно, во многих случаях было показано, что задержка роста у

животных в тропической зоне совпадает по времени с наступлением засушливого периода, либо, если речь идет о водных животных, с изменениями гидрологических условий в местах обитания в период муссонных дождей, паводков и т. д.

В естественных условиях ход каждого физиологического процесса и его проявления определяются совокупным действием множества внутренних и внешних по отношению к организму факторов, которые можно классифицировать следующим образом:

I. Экзогенные ритмы: изменения темпа роста, происходящие в ответ на изменения внешних условий и непосредственно вызываемые этими изменениями. При отсутствии изменений внешних условий ритма с периодом около года не наблюдается.

В этот класс попадают ритмы, существенно отличающиеся по своей физиологической сути и потому выделяют два подкласса.

I.a. Вынужденные ритмы: изменения темпа роста вызываются непосредственным влиянием сезонных изменений внешних условий (например, температуры) на обеспеченность пищей или на уровень обмена.

I.б. Адаптивные ритмы: изменения темпа роста происходят под действием нервных или гормональных стимулов в ответ на некоторый внешний сигнал (например, сокращение светового дня) и предваряют возникновение условий, по отношению к которым являются адаптивными.

II. Эндогенные ритмы: ритмические изменения темпа роста с периодом около года, сохраняющиеся в стабильных условиях.

Второй класс, в свою очередь, можно разделить на два подкласса.

IIa. Эндогенные ритмы, в естественных условиях согласующиеся с изменениями внешних условий в силу наличия «датчика времени», такого, как изменения температуры или длительности фотопериода. При изоляции особи от датчика времени период ритма слегка варьирует, в силу чего максимум и минимум постепенно смещаются во времени и синхронность изменений темпа роста с внешними изменениями (датчиком времени) нарушается.

IIб. Эндогенные ритмы, сохраняющие период в отсутствие датчика времени, в силу чего синхронность изменений темпа роста с внешними изменениями сохраняется даже при изоляции особи от датчика времени.

Различия между ритмами подклассов IIa и IIб чисто количественные, но они часто приобретают большое значение при интерпретации результатов экспериментов. Обнаружив, что в стабильных условиях ритм сохраняет характерную величину периода, но смещается по фазе, исследователь имеет основание квалифицировать ритм как эндогенный. Не обнаружив смещения во времени, он может сделать вывод, что наблюдаемые в эксперименте изменения темпа роста связаны с тем, что действие какого-то внешнего фактора не было стабилизировано и на самом деле выявленный ритм скорее всего следует классифицировать как Iб. Проведя в течение одного или двух лет наблюдения за ростом животных в стабильных (по мнению исследователя) условиях и не обнаружив смещения ритма, нельзя делать вывод, что этот ритм по эндогенный.

Данные исследований сезонных ритмов роста животных лишь в редких случаях достаточны для того, чтобы о природе этих ритмов можно было сделать обоснованное заключение. Ритмы типа 1а характерны для ряда беспозвоночных.

Ритмы роста животных, имеющие период не равный году

Помимо сезонных, имеющих период около года и потому иногда называемых циркадными, описаны ритмы роста, период которых не равен году.

Суточные ритмы

Из таких ритмов наиболее изучены суточные, вернее, околосоточные (циркадные). Хотя рост организма не сводится к увеличению числа клеток, деление клеток представляет один из главнейших процессов в том комплексе, который мы называем «рост», и поэтому, говоря о суточных ритмах роста, логично упомянуть суточные ритмы митотической активности.

Работы множества исследователей показали, что суточные ритмы деления клеток – явление широко распространенное. У разных животных и в разных тканях одного животного эти ритмы могут быть различными, но в целом создается впечатление, что они более сходны у животных с одинаковым типом активности (дневной или ночной). Данные о соотношении ритмов в разных тканях одного животного противоречивы. И. А. Алов пришел к выводу, что нельзя считать, будто бы каждый орган обладает собственным ритмом митозов. Он полагает, что суточные колебания митотической активности синхронны только в функционально связанных органах и что в основе суточной периодичности лежит общий ритм, определяемый особенностями функциональной активности животного.

Что касается выявления суточных ритмов роста целого организма на основании результатов периодических измерений (или взвешиваний), то тут возникают существенные трудности. С одной стороны, эти трудности, связанные с тем, что малые по величине ритмические изменения размерных характеристик теряются на фоне ошибок измерений (что особенно мешает при исследованиях линейного роста). С другой стороны, суточные изменения темпа роста, в частности, весового, трудно отделить от изменений массы, определяемых изменениями степени наполнения пищеварительного тракта, мочевого пузыря и т. п. Тем не менее, выявлены четкие суточные ритмы эмбрионального группового роста, которые, судя по всему, отражают ритмы роста отдельных эмбрионов.

Интересные данные о циркадных ритмах роста получены в результате исследований регистрирующих структур. В ряде случаев было показано, что в течение суток, как правило, формируются две зоны (полоски, слои), различающиеся по микроструктуре и отсюда – по оптическим характеристикам. Суточные слои в хитине имеются у многих насекомых (*Orthoptera*, *Dietyoptera*, *Phasmida*, *Dermaptera*, *Odonata*, *Hemiptera*). Шлейн и Гратц обнаружили суточные слои на аподеме груди и

мужских гениталий у мух *Calliforaerythrocephala* и на аподеме груди и фурках у комаров (*Culex pipiens*, *Aedes aegypti* и др.). Эти слои имеют наибольшую ширину в первые дни жизни, а затем суживаются и, например, у мух попростовии двух недель их формирование прекращается, так как прекращается рост кутикулы. Суточные слои обнаружены у кораллов, на раковинах двустворчатых, брюхоногих и головоногих моллюсков.

Особую сложность представляет вопрос о классификации суточных ритмов как эндогенных или экзогенных. Если при рассмотрении сезонных ритмов роста мы могли анализировать такие проявления, как изменения темпа увеличения длины тела особей, массы особей и тесно связанные с ними изменения характеристик слоев регистрирующих структур, то в данном случае мы имеем дело с проявлениями гораздо более разнородными, неизвестно сколь тесно взаимосвязанными. Имеется довольно много данных о регуляции ритмов митотической активности и в целом признается, что эти ритмы в значительной степени эндогенные.

Ритмы с периодом более суток

Среди ритмов, имеющих период меньше года, но больше суток, привлекают те, которые условно можно назвать двухнедельными.

Исследования микроструктуры раковин двустворчатых моллюсков показали, что суточные слои группируются, образуя «двухнедельные» слои, формирование которых связывают с соответствующей периодичностью приливно-отливных явлений.

Помимо двухнедельных, Баркер выделял полугодовые слои, а Паннелла и Мак Клинтон и Паннелла – недельные и месячные. Кроме того, Баркер считал, что сами суточные слои слагаются из «шестичасовых». Он указывал, что шестичасовой период определяется ритмами роста моллюсков на отмелях, где их раковины открываются и закрываются в зависимости от уровня приливной волны.

Ритмы с периодом более года

В. Н. Золотарев, анализируя изменения темпа роста раковин живущих десятилетия двустворчатых моллюсков (*Glycymeris yessoensis*, *Macomamiddendorffi*, *Venericardiacrebricostata*, *Crenomytilus grayanus*), выявил примерно 11-летнюю периодичность изменений темпа роста. Наиболее вероятной первопричиной этих изменений он считал ритмы солнечной активности. Снижение темпа роста *Crenomytilus grayanus* в общем совпадает с возрастанием, а возрастание темпа роста – со снижением солнечной активности.

Таким образом, рост животного во всех его проявлениях предстает не просто как ритмический процесс, но как процесс, ход которого подвержен многообразным ритмическим изменениям, причем на фоне этих изменений выступают эффекты влияний разного рода биотических и абиотических факторов.

Изучение ритмов составляет одну из главных задач в области исследований роста. Решить эту задачу можно только сочетая эксперименты и полевые наблюдения. Связь между этими двумя направлениями исследований в значительной мере может быть обеспечена

за счет развития методов анализа регистрирующих структур. В эксперименте мы имеем возможность устанавливать значение того или иного специфического изменения характеристик слоев (зон, колец), научиться расшифровывать записи событий жизни особей. Исследуя затем регистрирующие структуры особей, обитавших в естественных условиях, мы можем, опираясь на результаты экспериментов, получить ценные сведения о ходе процессов роста. Анализ регистрирующих структур не только помогает представить общие тенденции роста особи в течение жизни, но в ряде случаев дает возможность судить и о кратковременных, в том числе ритмических, изменениях темпа роста.

Тест:

1. Сезонные изменения темпа роста можно определить как ритмические изменения с периодом, равным году:
а) да; б) нет
2. Изменения темпа роста насекомых, определяемых диапаузой, приходящейся на стадию гусеницы, можно рассматривать как особую форму сезонных ритмов роста:
а) да; б) нет
3. Образование годовых слоев отражает сезонные изменения темпа роста животных:
а) да; б) нет
4. При вынужденных ритмах изменения темпа роста происходят под действием нервных стимулов в ответ на внешний сигнал:
а) да; б) нет
5. При адаптивных ритмах изменения темпа роста вызываются влиянием сезонных изменений внешних условий на уровень обмена:
а) да; б) нет
6. При эндогенных ритмах наблюдаются ритмические изменения темпа роста с периодом около года, сохраняющиеся в стабильных условиях:
а) да; б) нет
7. Суточные ритмы являются экзогенными:
а) да; б) нет
8. Согласно Баркеру суточные слои слагаются из шестичасовых:
а) да; б) нет
9. Суточные слои обнаружены у кораллов, на раковинах двустворчатых, брюхоногих и головоногих моллюсков:
а) да; б) нет
10. Причиной 11-летней периодичности изменений темпа роста В.Н. Золотарев считал ритмы солнечной активности:
а) да; б) нет

ВЛИЯНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА РОСТ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Влияние абиотических факторов среды на рост животных

Известно, что характер роста особи зависит от того, в каких условиях она обитает. Животные, принадлежащие к разным систематическим и экологическим группам, по-разному реагируют на воздействие одного и того же фактора. Ни один фактор не действует сам по себе, но всегда – в комбинации с другими, и в разных комбинациях может действовать по-разному. В силу этого трудно бывает выделить какие-то определенные закономерности действия данного фактора на рост животных вообще, и рассмотрение влияния одного фактора вне связи с влиянием других всегда в какой-то мере условно.

Пути воздействия одного и того же фактора на рост животных могут быть многообразны. Мы рассмотрим влияние на рост основных абиотических факторов: температуры, освещенности, влажности (для наземных) и солености (для водных животных).

Температура

У пойкилотермных животных рост и скорость развития тесно связаны с температурой среды. В интервале температур, пригодных для развития, скорость развития от яйца до половозрелой особи резко уменьшается с увеличением температуры, затем в интервале наиболее благоприятных температур она лишь незначительно уменьшается с увеличением температуры до какого-то верхнего предела, после чего с увеличением температуры скорость развития увеличивается.

Скорость развития может служить показателем скорости роста, но лишь отчасти, поскольку с изменением условий может меняться не только скорость роста, но и предельный размер, и при одной и той же длительности периода развития одна группа животных может обгонять в росте другую. Например, длительность периода личиночного развития хирономид *Chironomus dorsalis* и при 25°C и при 30°C – 6 дней, в то же время темп роста при 30°C значительно ниже, чем при 25°C.

Многочисленные наблюдения за ростом животных в разных температурных условиях свидетельствуют об увеличении скорости роста по мере увеличения температуры до какой-то пороговой величины. Например, скорость роста креветки *Crangon septempinosus* прямо пропорциональна температуре воды и средний прирост за неделю связан с температурой воды и размером особи. У членистоногих с повышением температуры увеличивается частота линек, уменьшаются межлинные промежутки и может увеличиваться прирост за линьку. Так, крабы *Eriocheirus sinensis*, содержащиеся постоянно при температуре 16°C, линяли 3–5 раз за год и увеличивали свои размеры при этом на 49,9%. Особи, содержащиеся при 20°C, линяли 5–6 раз в год и увеличивали размеры на 89,2%. Коллемболы *Hypogastruradenticulata* при 8°C имели длительность 1–5-го межлинных промежутков в 12–22 дня, а при 15°C – 8–9 дней.

Для разных видов и разных популяций одного вида существуют определенные оптимальные для роста температуры. С повышением температуры до оптимума темп роста увеличивается, но с последующим повышением температуры вновь уменьшается. Уменьшение темпа роста

подостижении верхнего предела интервала благоприятных температур может быть очень резким.

Рост малощетинковых червей рода *Enchytraeus* идет в наивысшем темпе при 15–20°C, при 22° и 25° темпроста снижается. Для роста нематоды *Panagrellus redivivus* оптимальные температуры 22–23°C, а у полихеты *Ophryotrocha labronica* рост идет наиболее интенсивно при 28°C, снижается при 30°C, а при 14°C полный жизненный цикл длится в 5 раз дольше, чем при 26°C.

Хиროномиды *Chironomus dorsalis* растут в наивысшем темпе при 25°C как при повышении, так и при понижении температуры темп роста уменьшается. Устрицы *Ostrea virginica* имеют максимальный темп роста, видимо, при температуре между 13 и 22°C. Когда в феврале их выловили и поместили в лаборатории в различные температурные условия, за месяц они прибавили в длине и весе: при 10°C – по 1,4%, при 15°C – соответственно, 9,2 и 10,8%, при 20°C – 8,2 и 10,3%, при 25°C – 4,8 и 4,4%. Для роста двустворчатого моллюска *Mercenaria mercenaria* оптимальной температурой является 20°C; ниже 9 и выше 31°C рост останавливается.

Изменения температуры определяют изменения эффективности использования пищи и количество потребляемого корма, а кроме того влияют на обилие и доступность корма в природных условиях. При исследовании влияния температуры на рост в естественных популяциях трудно дифференцировать прямое физиологическое влияние и косвенное влияние через изменение доступности пищи. Такая дифференциация возможна лишь в экспериментальных исследованиях. С этим связан и тот факт, что четкое изменение темпа роста с изменением температуры, обычно прослеживаемое в экспериментах, не всегда наблюдается в природе. Общая тенденция – увеличение темпа роста с повышением температуры до оптимальной и снижение при дальнейшем увеличении температуры – прослеживается и в естественной обстановке, но в диапазоне температур, близких к оптимальным, изменения темпа роста могут не соответствовать изменениям температуры, поскольку другие факторы, и в первую очередь обеспеченность пищей, могут иметь преобладающее влияние на темп роста.

Следует отметить, что оптимальные для роста температуры изменяются не только от вида к виду и от популяции к популяции. Они изменяются в зависимости от изменения других абиотических факторов. Кроме того, температурный оптимум роста изменяется с возрастом, старые особи, по-видимому, имеют более узкие диапазоны оптимальных для роста температур, чем молодые. У мидий *Crenomytilus grayanus* с возрастом сужается диапазон пригодных для роста температур воды в силу того, что старые особи более чувствительны к понижению температуры, чем молодые.

Имеется сравнительно мало данных, согласно которым увеличение темпа роста при повышении температуры приводит и к увеличению предельных размеров. Так, бокоплав *Pontogammarus robustoides* и брюхоногий моллюск *Valvatopiscinalis* в подогретых участках водоемов – охладителей ТЭС достигали размеров, соответственно, на 20 и 25%

больших, чем на участках с естественным температурным режимом. При сравнении темпа роста и размеров взрослых особей двустворчатого моллюска *Macomabalthica* из популяций на разных широтах, обитающих при разном температурном режиме, установлено, что в южных популяциях, где температура воды выше (сравнение велось по средней температуре мая), этот моллюск растет быстрее и достигает больших размеров. Однако, судя по фактическим данным, тенденция эта выражена довольно слабо.

Значительно большее число фактических данных свидетельствует об обратной закономерности: с увеличением температуры среды обитания увеличивается темп роста, но уменьшается общий период роста и уменьшаются размеры, достигаемые взрослыми особями. *Кои* и *Фокс* считают общим для морских моллюсков правилом увеличение темпа роста в популяциях с севера на юг и увеличение длительности жизни и размеров с юга на север. То же самое, по мнению *МакЛарена*, справедливо для организмов морского зоопланктона. Даже при обилии пищи в высоких широтах, где температура воды низкая, зоопланктонные организмы растут медленнее, достигают больших размеров и живут дольше, чем родственные формы в более теплых морях. Влиянием температуры МакЛарен объясняет и сезонную и локальную изменчивость размеров тела зоопланктонных организмов. Так, по его данным, увеличение температуры воды в озере Огак по сравнению с температурой в море на 5–7°C определило уменьшение размеров *Pseudocalanus minutus* на 30–40%.

Возможно, уменьшение периода роста и размеров тела с повышением температуры объясняется тем, что скорость роста при этом возрастает несколько медленнее, чем скорость развития, и животные достигают определенной стадии зрелости (метаморфоза, половой зрелости) при меньших размерах. Поскольку по достижении половой зрелости темп роста животных снижается, то и максимальные размеры окажутся меньшими. Этим можно объяснить выявленные в экспериментах различия размеров при выращивании при разной температуре. В природной обстановке различия размеров северных и южных популяций создаются к тому же и действием естественного отбора: в суровых условиях высоких широт крупные особи, по мнению Макларена, имеют селективное преимущество, поскольку с увеличением размеров увеличивается плодовитость.

Свет

Изменения длительности светового дня и интенсивности освещения могут как подавлять, так и стимулировать рост животных в зависимости прежде всего от экологических особенностей вида. Поэтому среди опытов сракообразными, например, можно найти примеры как положительного, так и отрицательного влияния длительного освещения на рост. Рост и линька крабов *Gecarcinus lateralis* подавлялись при круглосуточном освещении, а у некоторых видов ракообразных например, у *Orconectes*, не происходит линьки в темноте. Вероятно, в этих случаях свет может влиять прямо или косвенно через интенсивность питания. Так, молодь широкопалого рака *Astacus astacus* наиболее интенсивно питается в полной

темноте.

Имеются данные, что свет отрицательно влияет на рост ряда насекомых. Коллембола *Folsomia candida* в условиях полной темноты растет быстрее и достигает больших размеров, чем при чередовании света и темноты. Гусеницы *Crambus titillus* растут быстрее при освещении 12 часов в сутки, чем при длине дня 16 часов или при постепенно уменьшающейся длине дня (от исходной в 16 часов), однако скорость развития не пропорциональна общей сумме «светлых» часов.

Не исключено, что изменение длины светового дня является основным «датчиком времени», регулирующим сезонные ритмы роста пойкилотермных животных. Полагают, что оно служит регулятором сезонной периодики развития насекомых и, видимо, играет главенствующую роль в регуляции сезонных изменений частоты линек ракообразных. Вопрос о влиянии изменения длины дня на темп роста тесно связан с влиянием этого фактора на ход других сезонных процессов: размножения, линьки и т. д. и должен, по-видимому, рассматриваться как частный случай влияния изменения длины дня на сезонные ритмы физиологических процессов.

Влажность

Этот фактор является одним из важнейших влияющих на рост факторов для ряда наземных беспозвоночных. У наземных крабов начало линьки задерживается, если влажность низкая. Рост и развитие личинок многих насекомых (*Ptinus*, *Musca*, *Ephestia*, *Tribolium* и др.) задерживается при низкой влажности и ускоряется при ее повышении. Например, рост личинок мучного хрущака *Tenebrio molitor* при стабильных температуре и длине светового дня (26,7°C и 16 часов) и 50% влажности воздуха в присутствии смоченной в воде ткани, создающей дополнительную влажность, протекал значительно интенсивнее, чем без нее; период личиночного развития был меньше, а масса и длина предкуколки – больше.

Однако у некоторых насекомых отношение процесса роста к влажности более сложное. Например, саранчовые развиваются оптимально при 70% влажности, при ее повышении и понижении развитие задерживается. Есть насекомые (обитающие в местах с низкой влажностью), на развитие которых изменение влажности не влияет.

Соленость

Соленость – специфический фактор, имеющий значение для водных организмов и в отдельных случаях для животных, обитающих в почве.

У беспозвоночных темп роста уменьшается как с увеличением, так и с уменьшением солености по сравнению с оптимальной, и диапазон этих изменений зависит от степени эвригалинности животных. Так, нормальный жизненный цикл полихеты *Ophryotrocha labronica* протекает при солености 23–44‰, оптимальный темп роста наблюдается при 33‰ и снижается по мере увеличения солености. У крайне эвригалинного вида ракообразных *Artemiasalina*, обитающего в местах с соленостью от 10–20 до 180–220‰, интенсивность роста уменьшается с повышением солености: при солености 35‰ особи достигают больших размеров, чем при солености 140‰. Рак-

отшельник *Pagurus longicarpus*, не столь эвригалинный, но все же нормально развивающийся в весьма широком диапазоне солености, от 18 до 30,5‰ и выше, имеет в среднем наименьшую длину межлинного периода личиночных стадий при 20‰ и с увеличением или уменьшением солености длительность межлинного интервала увеличивается.

Для устриц *Crassostrea virginica* оптимальные условия развития яиц и роста личинок несколько меняются в зависимости от тех условий солености, при которых развивались гонады. Если гонады развивались при солености 26–27 ‰, оптимум развития яиц – 22‰, если при 10–15‰ – оптимум 8,7‰. При первых условиях максимальный темп роста личинок при 17‰, при изменении в обе стороны темп роста уменьшается.

Влияние солености на рост находится в прямой зависимости от температуры. У бокоплавов *Cammarus duebeni* при температуре 6°C частота линек была одинакова при солености 2, 10 и 30‰, с увеличением температуры появлялись различия: наибольшая частота линек отмечалась при 10‰, при 2 и 30‰ темп роста замедлялся, причем при высокой солености сильнее, чем при низкой. Сходное явление отмечено и для личиночного периода развития краба *Sesarmacinereum*: при температуре 30°C развитие шло быстрее при солености 26,7‰, чем при 20‰, но при температуре 20 и 25°C зависимость скорости развития от солености была выражена нечетко.

Чувствительность к изменению солености меняется с возрастом. Я. А. Бирштейн отмечал, что рост молодых двустворчатых моллюсков *Cardium edule* более подвержен влиянию изменений солености, чем рост старших.

Влияние биотических факторов среды на рост животных

Влияние плотности популяции на рост, выражается в уменьшении размеров при увеличении плотности популяции. Взаимное влияние особей одного вида на их рост проявляется не только в угнетении, но и в стимуляции роста, причем, стимуляционная компонента этого влияния обнаруживается реже, чем угнетающая.

Влияние плотности популяции на рост наземных животных

Эксперименты, проведенные на насекомых, свидетельствуют, что, как правило, одиночно содержащиеся особи растут медленнее, чем при содержании в группах, но при высокой плотности популяции рост особей снижается. При этом фактором, лимитирующим рост, является не пища, а пространство обитания. В опытах на сверчках *Plebeiogryllus guttiventris* только что вылупившиеся нимфы одиннадцатой генерации росли в сосудах объемом 852 мл по 10 особей лучше, чем поодиночке и по 5 особей, но при численности в 20 особей рост ухудшался.

В экспериментах Шовена рост сверчков *Gryllylus domesticus* в группах по 2–3 был лучше, чем при содержании в одиночку, причем стимулирующее влияние группового содержания четко проявлялось у потомства немолодых самок и почти не проявлялось у потомства молодых. При содержании 5 особей в сосуде рост ухудшался, видимо, в связи с тем,

что объем сосуда был значительно меньше (75 мл), чем в описанном выше опыте, и дефицит жизненного пространства сказывался уже при численности в 5 особей.

Положительное взаимовлияние особей на рост является одним из проявлений «эффекта группы». Многочисленные эксперименты, проведенные на насекомых разных групп, свидетельствуют о том, что значительную роль в реализации «эффекта группы» играют органы чувств. В ходе этих экспериментов выявлено много интересных деталей, например, зависимость проявления «эффекта группы» от возраста самок, как в приведенном выше примере, или от условий содержания родителей, так что в целом суть этого явления остается не вполне ясной. Что касается отрицательного влияния плотности популяции на рост, то оно, видимо, определяется как изменением химического состава среды, так и психологическим и механическим воздействиями, причем возможно, что последние играют немалую роль. Так, рост сверчков положительно зависит не только от объема сосуда, но и от площади положенной в сосуд бумаги, обеспечивающей необходимую для отдыха нимф поверхность.

Пути взаимного влияния особей на их рост. Фактор пространства.

В настоящее время существуют две основные точки зрения, объясняющие взаимное влияние особей популяции на их рост. Как правило, эти точки зрения противопоставляются одна другой.

1. На рост влияют продукты жизнедеятельности особей или, как их иногда называют, «метаболиты». Ее основу составили результаты опытов, в которых использование проточной воды уменьшало угнетающее влияние на рост плотности популяции и целая серия работ по угнетению роста при выращивании в воде, содержащей продукты жизнедеятельности особей того же вида.

2. Сам по себе объем жизненного пространства или размер группы влияют на рост особей, а продукты жизнедеятельности не играют существенной роли. Сторонники этой точки зрения объясняют изменение темпа роста с изменением объема среды или с увеличением размера группы особенностями поведенческих реакций и социальными взаимоотношениями. Иногда подчеркивается преимущественное влияние на рост фактора жизненного пространства в отличие от влияния метаболитов, но механизм действия этого фактора в деталях не разбирается.

Детальное экспериментальное обоснование второй точки зрения было дано на примере гидр, планарий. Один сосуд помещался в другой, имевший значительно больший объем; эти сосуды можно было сделать сообщающимися, открыв отверстия в дне малого сосуда. Таким образом, при одном и том же числе особей в малом сосуде и, следовательно, при одной и той же плотности популяции, объем воды, приходящийся на одну особь, менялся в зависимости от того, соединялся или не соединялся малый сосуд с большим. Зависимость темпа роста от объема воды, приходящегося на особь, свидетельствовала бы о влиянии на рост продуктов выделения. В то время как темп роста прикрепленных и малоподвижных животных (гидр,

планарий) не зависит от плотности популяции, темп роста подвижных животных в значительной мере определяется именно этим фактором. Он указывал, что торможение роста, возможно, является следствием пищевой конкуренции, либо результатом механических (тактильных) взаимодействий особей. Оказалось, что зависимость темпа роста от концентрации продуктов выделения четко выражена у планарий.

Тест:

1. Скорость развития беспозвоночных от яйца до половозрелой особи с увеличением температуры:
 - а) увеличивается; б) уменьшается; в) не изменяется.
2. У членистоногих с повышением температуры:
 - а) увеличивается частота линек;
 - б) увеличиваются межлинные периоды;
 - в) прирост за линьку не изменяется.
3. Изменения температуры определяют:
 - а) изменение эффективности использования пищи и количество потребляемого корма;
 - б) обилие и доступность корма в природных условиях;
 - в) а + б.
4. Рост и линька крабов *Gecarcinus lateralis* при круглосуточном освещении:
 - а) подавляется; б) ускоряется; в) не изменяется.
5. Коллембола *Folsomia candida* в условиях полной темноты:
 - а) не растет; б) растет быстрее; в) растет нормально.
6. У наземных крабов начало линьки задерживается, если влажность:
 - а) высокая; б) низкая; в) нормальная.
7. Оптимальное развитие саранчовых протекает при влажности:
 - а) 40%; б) 70%; в) 90%.
8. У членистоногих длительность межлинных периодов с возрастом:
 - а) увеличивается; б) сокращается; в) не изменяется.
9. Взаимное влияние особей одного вида на их рост не проявляется в:
 - а) угнетении роста;
 - б) стимуляции роста;
 - в) нормальном протекании роста.
10. При высокой плотности популяции насекомых лимитирующим фактором является:
 - а) пища; б) пространство обитания; в) а + б.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

В различных систематических группах животного мира наблюдается эволюция скорости роста и общей продуктивности, что служит признаком их биологического прогресса.

Моллюски (*Mollusca*). Молодые экземпляры пресноводных брюхоногих моллюсков – прудовиков и катушек, вылупившиеся в мае, оплодотворяются к осени того же года. Продолжительность развития яиц

прудовика в среднем равняется 30 дням. Для малого прудовика (*Qalbatruncatula*) приводят срок созревания к 6–7 месяцу и наличие всего 4–25 яиц. Прудовик обыкновенный живет до 4–5 лет, большинство отмирает уже на третьем году, а многие, как *Radixduricularia*, *R. ovaia*, даже на 2 году. Из катушек более мелкие виды обычно отмирают уже на 2 году, а более крупные, как *Coretuscorneasi* другие, живут 3–3,5 года. *Amphipeplea* живет 1 год, *Valvata*– 2–3 года, *Neritina*, *Lithoglyphus*–5 лет, *Viviparus*– 8–10 лет. Разные виды *Helix* достигают возраста 2–3–4 лет. Виноградная улитка (*H. pomatia*) живет в среднем 3– 4 года, реже до 5–9 лет.

Среди двустворчатых ракушек *Calyculina*–однолетняя, *Sphaerium* и *Pisidium* живут 2–4 года. Относительно крупные *Unio* и *Anodonta* живут 10 лет и более, достигая зрелости в 5–8 лет. Устрицы в 2 года становятся способны к размножению и в 5 лет считаются окончательно развившимися. Кладут по 300 тыс. и до 6 млн. яиц. Живут до 10 лет. Медленно растет пресноводная обыкновенная жемчужница (*Margaritanamargaritifera*), живущая до 70 лет и более.

Морская жемчужная раковина достигает возраста до 8 лет, причем цейлонская жемчужница (*Pinctadavulgaris*), по-видимому, достигает вполне взрослого состояния лишь в 6 лет.

Только немногие моллюски обладают более быстрым ростом, большей продуктивностью. Так, шаровка (*Sphaeriumcorneum*) может давать 2 поколения в год; полевой слизень (*Agriolimaxagrestis*), вредитель зерновых и огородных культур; из отложенных им яиц через 2–3 недели выходит молодежь, которая уже через полтора месяца становится половозрелой. Весеннее поколение к осени дает новое поколение.

Мидии, *Mytilusedulis*, *M. afer* достигают своего полного развития менее чем в год. Мидии кладут до 5–12 млн. яиц. К концу первого года молодежь достигает 3–4 см длины. Живет мидия 13–14 лет. Самка гигантской мидии начинает размножаться на шестом году жизни, откладывая каждый раз около 20 млн. яиц.

Ракообразные (Crustacea) расчленяются на много групп; из них некоторые отличаются довольно большим распространением и разнообразием видов и подчас обилием индивидов; другие более ограничены.

Весьма продуктивны ветвистоусые (*Cladocera*). После 3–4 линек они достигают половозрелости. От рождения до половой зрелости и рождения потомства в благоприятных условиях проходит у *Daphniamagna*, *D. Pulex*– 6 дней, у *Moina*– 5, у *Ceriodaphniareticulata*, *Scapholeberismucronata*– 7, *Daphnialongispina*– 9 дней. При этом каждые 2–3 дня самка дает повторные пометы.

Довольно обильно представлены в природе также веслоногие (*Copepoda*). В их развитии различают 5–6 науплиальных и 6 копеподитных стадий. Имеются моно-, ди- и полициклические формы. Морские веслоногие могут давать примеры большого обилия, достаточно высокой продуктивности. Так, *Calanusfinmarchicus* в Баренцовом море

моноциклический, зрелость наступает только через год; у берегов. Европы каланусдициклический – из двух генераций одна развивается в течение 2–3 летних месяцев, другая существует до весны следующего года. В Черном море цикл развития калануса (*C. helgolandicus*) занимает около 50 дней – 4–6 генераций в году.

У ракушковых рачков *Cypridae* и *Cytheridae* имеется 8 личиночных стадий. В исследованных случаях до полового созревания проходило от 5 недель до 3–4 месяцев. Имеются формы с 1,2, реже с несколькими поколениями в году. *Ostracoda* значительно менее продуктивны, чем веслоногие и, тем более, ветвистоусые, хотя их описано довольно много, около 2000 видов.

Яйца щитней и жаброногов годами, до 7–9 лет, могут лежать в сухом состоянии, могут промерзнуть, не теряя способности к развитию. Есть мнение, что эти яйца пребывают в состоянии своего рода диапаузы,

У речного рака половозрелость наступает поздно, в возрасте 3 лет, а живет он до 20 лет. Было проведено специальное сравнение продуктивности различных видов и форм речных раков. Оно показало полную пропорциональность между потенциальной продуктивностью и другими признаками эволюционного процветания: шириной распространения, численным обилием.

Морские десятиногие раки также мало продуктивны. Яйца самка вынашивает: у камчатского краба и европейского омара около 1 года, у норвежского омара – 9 месяцев, у краба *Cancer pagurus* – 7–8 месяцев, креветки *Palaemon* – 1,5 месяца, у краба *Carcinus maenas* летом 2 месяца, зимой 5–6 месяцев, у речного рака около 6 месяцев.

Более слабой продуктивности различных групп ракообразных соответствует их меньшее распространение, меньшее численное обилие, а часто и количество видов.

Среди хелицеровых членистоногих относительно разнообразны паукообразные (*Arachnida*), насчитывающие около 35000 современных видов, в том числе 20000 пауков, 10000 клещей.

У *Atypus piceus* период развития продолжается 4 года. У некоторых пауков имеется до 12 линек – свидетельство медленного развития. У водяного паука годичный цикл развития. Большинство пауков имеет одно поколение в году.

Год и более развиваются многие водяные клещи. Клещи занимают одно из первых мест среди вредителей зернопродуктов, особенно мучной клещ. Все развитие животного – от яйца до взрослого клеща – происходит за 9–17 суток. Размножаются круглый год, если температура не ниже 10°. Вообще у амбарных клещей для полного цикла развития обычно требуется всего около 3 недель. Многие тромбидоформные клещи в тропиках, а также в условиях оранжерей в умеренном климате дают до 20 поколений в год. Плодовый клещ на юге дает несколько поколений в год.

Также быстро развиваются чесоточные клещи птиц. Все развитие может длиться у них 2–3 недели. За 3 месяца они дают до 6 генераций.

Другие паразитические клещи развиваются медленнее. Клещ

дермацентор сосет кровь различных млекопитающих; полный цикл развития в среднем равен 3 месяцам. У клещабоофилюса средняя продолжительность цикла развития составляет 2 месяца. Паразитирует на крупном рогатом скоте, может давать 2–3 поколения в сезон, самка откладывает до 4000 яиц.

Известно, что скорпионы (*Scorpiones*) рождаются живыми. После рождения они взбираются на спину матери и остаются здесь в неподвижном состоянии 4–8 дней, до первой линьки. После этой линьки детеныши держатся около матери еще около двух недель, в течение которых ни мать, ни потомство ее ничего не едят. Последние факты лишней раз свидетельствуют о крайне низкой жизнедеятельности и медленности роста. Они становятся взрослыми не ранее как через 1–1,5 года после рождения, после 7 линек. Предполагают, что виды *Euscorpius* могут достигать зрелого возраста на третий или четвертый год.

У мелких ложноскорпионов (*Pseudoscorpiones*) половая зрелость наступает через год, плодовитость их невелика, всего, обычно, 20–30 яиц.

Весьма медленно растут многоножки (*Myriapoda*). Большинство многоножек живет по несколько лет (5–6 и более), причем у некоторых из самых обыкновенных форм, как *Lithobius*, одно только развитие от яйца до стадии половозрелого животного занимает 3 года. В постэмбриональном развитии *Lithobius* насчитывают два периода; из них первый в свою очередь состоит из 5 возрастов и второй из 4.

Наиболее быстро растущими формами среди членистоногих являются многие насекомые (*Insecta*). Они являются эволюционно высоко процветающей группой. Данные о процветании хорошо согласуются с данными об относительной скорости роста и продуктивности разбираемых групп членистоногих.

Медленно растут первичнобескрылые (*Apterygota*). У обыкновенной чешуйницы (*Lepismasaccharina*) развитие в яйце продолжается до 3 месяцев, стадия личинки может заканчиваться через год. Насекомое живет почти 3 года.

Медленно растут тараканы (*Blattodea*). Существуют указания о том, что черный таракан растет до взрослого состояния до пяти лет. Черный таракан даже при массовом появлении не причиняет сколько-нибудь ощутимого ущерба запасам продуктов. У прусака (*Blattagermanica*) развитие от момента выхода из яйцевого кокона и до имагинальной фазы длится от 4 до 8 месяцев или более. Таким образом, прусак развивается значительно быстрее черного таракана.

У поденок (*Ephemeroptera*) личиночное развитие происходит в воде, оно длится 2–3 года и насчитывает много возрастов разделенных 20–25 линьками. Последняя нимфальная фаза дает субимаго, за которой следует имаго. Среди ныне живущих насекомых лишь поденки обладают двумя имагинальными возрастами.

Метаморфоз веснянок (*Plecoptera*) также отличается продолжительностью. Водный период жизни *Perlaabdotminalis* длится около 3,5 лет; за это время насекомое проделывает 22 линьки. Есть и быстрее

развивающиеся виды до 1 года.

То же касается вислокрылок (*Sialidae*). У *Sialis lutaria* развитие заканчивается на третий год. У сетчатокрылого *Osmylus chrysops* развитие заканчивается на второй год. Верблюдки (*Rhaphidioptera*) становятся взрослыми только на третий год. Медленно развиваются также скорпионницы (*Mecoptera*). Так называемый ледничник (*Boreus hyemalis*) размерами в 3–4 мм до половой зрелости развивается 2 года.

У стрекоз (*Odonata*) скорость роста различна для разных представителей. Стрекозы развиваются 1–3 года. У люток (*Lestes*) жизненный цикл, – 1 год, у коромысла – 3 года.

Тараканы, поденки, веснянки, стрекозы не принадлежат к вредителям. Это характеризует мало процветающие формы, и, обладая относительно малой интенсивностью роста, продуктивностью и численностью, не требуют больших количеств пищи.

В настоящее время особенно процветают такие отряды, как жуки, перепончатокрылые (*Hymenoptera*), бабочки (*Lepidoptera*), мухи (*Diptera*). Это отряды чрезвычайно обильные и по количеству видов и численности особей, по разнообразию и широте мест обитания. Главные вредители с массовым размножением также относятся к этим группам. Вместе с тем, именно эти группы дают представителей с максимальной скоростью роста. Достаточно вспомнить многих мух, амбарных жуков и бабочек, наездников с их темпами роста, быстротой созревания, частой повторяемостью генераций.

Связь между скоростью роста и количественным обилием, а также другими признаками эволюционного процветания хорошо иллюстрируется на насекомых-вредителях. Первостепенные вредители обычно дают несколько поколений в год, имеют очень широкое распространение и, кроме того, пластичность их часто выражается в большой многоядности. Менее серьезные вредители обычно имеют 1, максимум 2 поколения в год, более узкий ареал.

Степень вредности для насекомых является во многих случаях мерилем их относительного процветания, указывая на количественное обилие и высокую жизнедеятельность, прожорливость.

Скорость роста насекомых, как и других форм, в высокой степени зависит от температурных условий, условий влажности и др. Количество поколений в год в высокой степени характеризует скорость роста в онтогенезе и общую продуктивность вида, конечно с учетом и других факторов продуктивности. Нередко два вредителя, питаются более или менее одинаковыми частями на одном растении, могут вредить в неодинаковой степени, имея равное число поколений в год. В этом случае обычно удается показать, что вид, обладающий более крупными размерами и быстрее растущий, в то же время вреднее.

Что касается массовости той или иной формы, то она так же сильно колеблется в зависимости от различных условий. Один и тот же вредитель в разные годы, в разных местностях и на разных объектах вредит очень неравномерно.

Вредна совка-гамма (*Autographagamma*). Это был опасный вредитель льна, конопли, свеклы. Имеет обширное распространение. В то же время совка гамма дает от 1 до 4 поколений в год.

Люцерновая совка (*Chlorideadipsacea*) тоже вредит, особенно льну и также сое, люцерне. Вообще многоядна. Люцерновая совка и совка-гамма сходна по повреждениям. Однако совка-гамма более известна своей вредоносностью, чем люцерновая совка.

Серьезным вредителем является также и наземная совка, или карадрин (*Laphygmaexigua*). Карадрин вредит тому же хлопчатнику, свекле и многим другим растениям. Карадрин соответственно своей вредности обладает быстрым ростом и дает на Северном Кавказе 2 поколения в год, а в Средней Азии 4 и даже 5 поколений.

Кроме этого, имеются и другие совки, вредящие надземным частям полевых растений: клеверная (*Scotogrammatrifolli*), капустная (*Mamestrabraccae*), шалфейца (*Chlorideapeltigra*), полынная (*Melicleiptriascutosa*).

Таким образом, для бабочек, вредящих полевому хозяйству, характерна высокая степень прямой пропорциональной зависимости между скоростью роста, общей продуктивностью и вредностью. Распространенность, количественное обилие являются признаками эволюционного процветания, здесь являются другой стороной того же самого явления.

Среди двукрылых есть примеры необычайной скорости роста и общей продуктивности. Вспомним комнатную муху, дрозофилу, комаров, мошек. Их развитие может ограничиваться одной-двумя неделями, многими поколениями в год. Самка комнатной мухи откладывает до 600 яиц, имея на юге за апрель–сентябрь 7–9 поколений. Весь цикл ее развития – от яйца до взрослой формы – может, протекать, как минимум, 9 дней. Потенциальная плодовитость одной самки комнатной мухи – 5 триллионов потомков за сезон.

Большинство хирономид дает 1 генерацию в год, но есть формы, дающие на юге до 5–7 генераций.

Из многоядных клопов, вредящих полевым культурам, наибольший ущерб хозяйству наносят: свекловичный клоп (*Poeciloscytuscognatus*) и травяной клоп (*Lyguspratensis*); меньше – ягодный клоп (*Dolycorisbaccarum*) и горный клоп (*Dolycorispenicillatus*). Соответственно большей вредности свекловичный клоп обладает высокой пластичностью, чрезвычайно многояден и широко распространен. Он относительно мелок (3–5,1 мм) и его вредность очевидным образом связана с количественным обилием. Указанные признаки процветания согласуются с высокой скоростью роста и большой общей продуктивностью свекловичного клопа. Он дает 2 поколения, а в южных районах даже 3 поколения в год.

Только одно поколение в год дают клопы-черепашки: маврский (*Eurygastermaurus*), австрийский (*E. austriacus*), вредная черепашка (*E. integriceps*), вредящие в южных районах. Здесь особый случай; клопы высасывают сок из стеблей, отчего усыхает все растение.

Таким образом, приведенные выше группы вредителей полевого хозяйства

убеждают в том, что обычно наиболее опасные, избыточные количественно формы в то же время являются наиболее быстро растущими, продуктивными. И наоборот. Второстепенные, вредители естественно являются, как правило, формами медленно растущими, малопродуктивными.

Из второстепенных вредителей поля, кроме рассмотренных выше, следует назвать жуков: степного медляка (*Blapshalophila*), кукурузного медляка (*Pedinus femoralis*), дернового (*Platyscelis gages*), песчаного (*Opatrum sabulosum*) и малого (*Dasypusillus*) медляков. Все эти жуки из семейства чернотелок (*Tenebrionidae*) развиваются относительно медленно. У первого одна личинка развивается около 15 месяцев. У вторых двух, несмотря на их небольшие размеры (7–9,5 мм), личинка развивается в течение года. У последних двух, песчаного и малого медляков, рост идет несколько быстрее. В течение года в средней полосе развивается одно поколение, личинка растет около 2 месяцев; на юге поколений больше и развитие короче.

Ряд фактов относительно связи между скоростью роста, общей продуктивностью и процветанием дают амбарные вредители. Из широко распространенных мукоядных амбарных жуков сравним: мучного хрущака (*Tenebriomolitor*), малого хрущака (*Tribolium confusum*), мавританскую козявку (*Tenebrioides mauritanicus*) и суринамского мукоеда (*Oryzaephilus surinamensis*). Наиболее вредными и процветающими количественно среди них приходится признать *Tribolium confusum* суринамского мукоеда. В то же время эти виды являются, очевидно, и наиболее быстро растущими. *T. confusum* в Северной Америке причисляется к важнейшим вредителям муки. Хотя жук этот и небольших размеров (3,5–4 мм), но при быстром росте он дает 2–4 и больше поколений в год, чем главным образом и обусловлена его высокая видовая продуктивность и вредоносность.

Среди бабочек, вредящих в амбарах, есть целый ряд широко известных видов: зерновая совка (*Hadenabasilinea*), мучная огневка (*Pyralis farinalis*), мельничная огневка (*Ephestiakuhniella*), южная амбарная огневка (*Plodia interpunctella*), зерновая огневка (*Ephestia elutella*), зерновая моль (*Sitotrogacerealella*), амбарная моль (*Tineagra nalla*).

Среди насекомых, вредящих непосредственно человеку, наиболее сравнимы между собой различные формы вшей (*Anoplura*). Из трех форм, паразитирующих на человеке, наиболее серьезными паразитами являются платяная (*Pediculus humanus vestimenti*) и головная (*P. h. capitis*) вши. Лобковая вошь (*Phthirus pubis*) значительно менее распространена; она меньше предыдущих вредит человеку и непосредственно и постольку, поскольку не является переносчиком инфекций.

Так же у наиболее распространенных пухоедов (*Mallophaga*)— *Menopon biserialatum*, *M. pallidum*, *Lipeurus heterographus* рост проходит весьма быстро: в стадии яйца развитие длится около недели, а зрелость наступает через 2 недели; то же наблюдается у главнейших видов вшей и власоедов крупного рогатого скота и лошадей.

При общем процветании насекомые, как и другие группы, в результате адаптивной радиации дают и специализированные формы, иногда медленно растущие. Таков, например, жук-олень (*Lucanus cervus*), у которого имаго выходит на шестом году, некоторые жуки-усачи, хрущи, цикады, бабочки-древоточцы, точнее их гусеницы.

Таким образом, для насекомых – сельскохозяйственных вредителей, большая вредность и высокая продуктивность, это две стороны одного и того же явления. Распространенность, численное обилие – признаки эволюционного процветания – для таких насекомых опять-таки являются одновременно признаками высокой продуктивности и вредности. Наоборот, медленный рост, редкая встречаемость, слабая продуктивность и малая вредоносность – это также разное выражение одного свойства.

Тест:

1. Признаком биологического прогресса различных систематических групп животного мира является эволюция скорости роста:
а) да; б) нет
2. Шаровка *Sphaerium corneum* относится к быстрорастущим моллюскам и может давать 2 поколения в год:
а) да; б) нет
3. Яйца щитней и жаброногов могут лежать в сухом состоянии до 7-9 лет:
а) да; б) нет
4. Большинство пауков имеет 3 поколения в год:
а) да; б) нет
5. У многоножек развитие от яйца до стадии половозрелого животного занимает 3 года:
а) да; б) нет
6. Для насекомых характерна низкая продуктивность:
а) да; б) нет
7. Черный таракан растет медленнее прусака:
а) да; б) нет
8. Тараканы, поденки, веснянки, стрекозы являются процветающими формами:
а) да; б) нет
9. Потенциальная плодовитость одной самки комнатной мухи – 5 триллионов потомков в сезон:
а) да; б) нет
10. Степень вредности насекомых является показателем их относительного процветания:
а) да; б) нет

ЛИТЕРАТУРА

Основная:

1. Мина, М. В. Рост животных / М.В. Мина, Г.А. Клевезаль. – М., «Наука», 1976. – 280 с.
2. Наумов, Н.П. Экология животных / Н.П. Наумов. – М.: Высшая школа, 1963. – 578 с.
3. Ньют, Д. Рост и развитие животных / Д.Ньют. – М., Мир, 1973. – 87 с.
4. Федоров, В.И. Рост, развитие и продуктивность животных / В.И. Федоров. – М., «Колос», 1973. – 272 с.
5. Чернышев, В.Б. Экология насекомых / В.Б. Чернышев. – М., Изд-во МГУ, 1996. – 304 с.
6. Шпет, Г.И. Увеличение темпа роста и продуктивности в эволюции животных / Г.И. Шпет. – Киев. «Урожай». 1971. – 112 с.

Дополнительная:

1. Шмальгаузен, И.И. Определение основных понятий и методика исследования роста / И.И. Шмальгаузен. – М., Биомедгиз, 1935а. – 250 с.
2. Шмальгаузен, И.И. Рост и дифференцировка роста / И.И. Шмальгаузен. – М., Биомедгиз, 1935а. – 250 с.
3. Шмальгаузен И.И. Рост и общие размеры тела / И.И. Шмальгаузен. – М., Биомедгиз, 1935а. – 250 с.
4. Росс, Г. Энтомология / Ч. Росс, Д. Росс. – М., Мир, 1985. – 386 с.
5. Жизнь животных. Под ред. Л.А.Зенкевича. М., Т. 1,2, 3, 1968,1969.
6. Жизнь животных (Под ред. М.С.Гилярова, Ф.Н. Правдина). М.,Т. 3, изд. 2-е, "Просвещение", 1984.
7. Жизнь животных (Под ред. Ю.И.Полянского). М., Т.1, изд.2-е, "Просвещение", 1987.
8. Жизнь животных (Под ред. Р.К.Пастернак). М., Т.2, изд.2-е, "Просвещение", 1988.