

очевидна, в индивидуальном развитии присутствуют перестройки, уменьшающие  $p$  и число изолированных пластов. Примерами таких эмбриональных перестроек могут служить последующие зарастания жаберных щелей у некоторых групп животных (уменьшение  $p$ ) и слияние парных целомических мешков в единую целомическую полость (уменьшение связности). В силу принципа смежности собственно геометрическая форма пластов меняется в зависимости от распределения направлений плоскостей делений их клеток (см. гл. 4). При перестройках возникают свободные клетки, формирующие либо новые клеточные пласты, либо сплошные ткани, либо рыхлые ткани.

Таким образом, основными элементами морфогенеза являются пласты и свободные клетки, а основным преобразованием — перестройки.

В реальном развитии, видимо, существует непрерывная градация состояний между пластом и свободными клетками, но для удобства мы вводим только одно фиксированное состояние — рыхлая ткань.

Предложенная схема применима главным образом к развитию позвоночных животных, так как у беспозвоночных, видимо, превалирует способ формирования эмбриональных структур из подвижных свободных клеток. Создается впечатление, что у этой группы животных ткани изначально менее плотны и для выселения из них свободных клеток не требуется специальных условий (контакт, склейка). Например, формирование первичной мезенхимы у иглокожих происходит без предварительного контакта пластов.

Необходимым условием перестройки является контакт участков пластов. Но этого условия, очевидно, не достаточно, так как имеются примеры, когда контакт между пластами есть, но разрыва при этом не происходит. Хорошо известным примером такого рода является контакт глазного зачатка с презумптивным эпидермисом, при котором разрыва между этими участками не происходит.

## БЕЗРАЗМЕРНЫЕ КРИТЕРИИ КАК МЕТОД КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ХАРАКТЕРИСТИКИ РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ

*Т. А. Детлаф, А. А. Детлаф*

Различные явления и процессы, с которыми имеют дело естественные науки и техника, характеризуются значительной сложностью. Даже если известны уравнения, описывающие эти явления, то, как правило, не удается найти их точные аналитические решения для рассматриваемых задач. Поэтому обычно приходится

обращаться к экспериментальным методам исследования, с помощью которых удастся непосредственно получить конкретные числовые значения искомых величин. Однако эти результаты имеют ограниченную ценность, так как они справедливы только для тех условий, которые были реализованы при проведении экспериментов. Для получения соответствующих результатов в других условиях нужно проводить новые опыты. Преодолеть эти трудности удалось только после создания теории подобия, которая указала способ нахождения универсальных соотношений путем проведения ограниченного числа экспериментов. Для этого нужно представлять результаты экспериментов в форме зависимостей между так называемыми критериями подобия [см.: Гухман, 1963].

Критерии подобия представляют собой безразмерные степенные комплексы<sup>1</sup> вида:  $A^a B^b \dots N^n$ , где  $A, B, \dots, N$  — физические величины, существенные для рассматриваемого процесса. Например, сила сопротивления  $F$ , действующая на тело со стороны обтекающего его потока газа, зависит от скорости газа  $v$ , его плотности  $\rho$  и вязкости  $\eta$ , от скорости звука  $v_{зв}$  в газе, а также от формы и размеров тела. Между тем безразмерный коэффициент сопротивления  $\xi$  для всех геометрически подобных тел, находящихся в потоках различных газов, зависит только от двух безразмерных критериев подобия — от чисел Рейнольдса  $Re$  и Маха  $M$ :  $\xi = f(Re, M)$ , где  $Re = vl\rho/\eta$ ,  $M = v/v_{зв}$  и  $\xi = F/\rho v^2 l^2$ ,  $l$  — характерный размер тела.

Следовательно, имея экспериментально установленную зависимость  $\xi$  от  $Re$  и  $M$  в определенных интервалах изменения их значений и зная лежащие в этих интервалах значения  $Re$  и  $M$  для рассматриваемого конкретного случая, можно вычислить  $\xi$  и силу сопротивления  $F$ , не проводя каких-либо новых опытов.

Теория подобия является научной основой метода моделирования, т. е. экспериментального исследования различных явлений и процессов на моделях, геометрически подобных объектам. Согласно теории подобия результаты, полученные на модели, справедливы для самого объекта при условии совпадения значений определяющих критериев подобия для модели и объекта. Например, значения коэффициента сопротивления  $\xi$  двух геометрически подобных тел одинаковы, если значения чисел Рейнольдса и Маха для этих тел попарно равны. Теория подобия очень широко используется в гидро- и аэромеханике, в теории упругости, тепло- и массообмена, в электротехнике, химической технологии и т. д.

Вид критериев подобия, соответствующих рассматриваемому явлению, обычно находят с помощью уравнений законов, опи-

<sup>1</sup> Размерностью какой-либо физической величины называется выражение характеризующее связь единицы этой физической величины с основными единицами данной системы единиц. Это выражение представляет собой одночлен в виде произведения символов основных единиц в соответствующих степенях (целых или дробных, положительных или отрицательных). Если все основные единицы входят в выражение ее размерности в нулевых степенях, физическая величина называется безразмерной.

сывающих это явление и условий однозначности. Для этого вышеуказанные уравнения приводят к безразмерному виду. Второй путь основан на сравнении размерностей искомой величины (например, силы, действующей на тело в потоке газа) и всех других величин, от которых она должна зависеть. В биологии первый путь отыскания критериев подобия пока неприменим, а для второго необходимо предварительно ввести конкретные количественные характеристики изучаемых биологических процессов.

Получение количественных характеристик биологических явлений, необходимых для выяснения общих закономерностей индивидуального развития, которыми занимается современная биология развития, наталкивается на большие трудности. Они связаны с огромной сложностью и наследственной обусловленностью различных процессов, происходящих на разных стадиях индивидуального развития у разных видов животных и в разных условиях среды. Однако в биологии, как и в других науках, мы сталкиваемся с тем, что влияние отдельных факторов, как внутренних, так и внешних, проявляется в каждом данном явлении не порознь, а совместно. Поэтому, следуя основному положению теории подобия, их надо рассматривать также не порознь, а в совокупности. Необходимой предпосылкой образования таких совокупностей должно быть изучение природы процесса и выяснение закономерного сочетания наиболее существенных для него факторов. Замена большого числа переменных обобщенными переменными, как нам кажется, является перспективным методом исследования биологических явлений. К несомненным его достоинствам относятся: уменьшение числа переменных, подлежащих изучению, более четкое выяснение внутренних связей процессов, получение для некоторого множества случаев обобщенных характеристик, позволяющих выяснить общие закономерности для этого множества и представить их в конечном счете в количественной форме. К сожалению, пока в этом направлении сделаны лишь первые шаги. В настоящем обзоре мы рассмотрим несколько примеров работ, в которых введены безразмерные относительные параметры, используемые для выяснения количественных закономерностей развития и роста.

#### ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОТНОСИТЕЛЬНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ В ИССЛЕДОВАНИЯХ РОСТА И ИЗМЕНЧИВОСТИ ЖИВОТНЫХ<sup>1</sup>

При изучении роста животных относительные показатели используются в первую очередь для того, чтобы оценить интенсивность процесса увеличения линейных размеров и массы особей, а также для того, чтобы привести описания, характеризующие процесс, к одному масштабу и сделать их сопоставимыми у разных животных. Приращение длины (массы) за стандартный интервал времени делят на длину (массу) особи в начале или конце интерва-

<sup>1</sup> Раздел написан М. В. Миной, за что авторы приносят ему искреннюю благодарность.

ла [Minot, 1908] или на полусумму значений длины (массы) в начале и в конце интервала. Так, например, относительный линейный прирост за год определяют как

$$\Delta l_t = \frac{l_{t+1} - l_t}{l_t} \quad \text{или} \quad \Delta \bar{l}_t = \frac{l_{t+1} - l_t}{0,5(l_{t+1} + l_t)},$$

где  $l_t$  — длина особи в начале роста;  $l_{t+1}$  — длина особи в конце года роста;  $t$  — время в годах.

И. И. Шмальгаузен [Schmalhausen, 1927, 1928] по материалам, полученным им при изучении роста цыпленка и других животных, сформулировал закон роста, согласно которому произведение удельной скорости роста на время, протекшее с момента начала роста, является величиной постоянной как для зародыша, так и для отдельных его органов. Или, иначе, падение скорости роста является одним из выражений возрастных изменений и связано с прогрессивной дифференцировкой организма. За единицу времени Шмальгаузен принял условно астрономическое время, за которое линейная величина зародыша  $l = \sqrt[3]{V}$  ( $V$  — объем зародыша) возрастает на 1 мм. Выбор такой единицы времени Шмальгаузен объяснил тем, что данные о сроках и возрастах для разных объектов получить практически невозможно. Для того чтобы применить установленный им закон роста к решению вопросов эволюционной морфологии, т. е. для того чтобы можно было сравнивать рост органов у разных животных, Шмальгаузен ввел относительные константы, которые выражают факторы роста в условных единицах, сопоставимых у разных животных: коэффициент роста  $q = k_1/k$  (отношение констант роста органа и всего тела) и относительный фактор массы  $r = m_1/m$  (отношение массы органа к массе тела). Как  $q$ , так и  $r$  — безразмерные критерии. Применение безразмерных критериев Шмальгаузен считал очень перспективным для изучения закономерностей роста.

Наилучшей оценкой интенсивности роста признается удельная скорость роста — показатель, введенный в употребление Шмальгаузенем [1928] и Броди [Brody, 1945]: на интервале от  $t_0$  до  $t_n$  средняя удельная скорость линейного роста

$$c = \frac{\ln l_n - \ln l_0}{t_n - t_0}.$$

Стремясь привести описания роста к одному масштабу, значения показателей, характеризующих рост конкретного животного (или группы животных) в конкретном временном интервале, относят к характерному для данного описания значению некоего параметра, который, как предполагается, имеет один и тот же биологический смысл. Таким параметром, в частности, может быть предельная длина или масса особи, определяемая либо по результатам наблюдений, либо посредством экстраполяции.

Возраст особей также выражают в относительных единицах [Brody, 1945]. Например, анализируя кривые постэмбрионально-

го роста птиц разных видов, Кауфман [Kaufman, 1930] откладывал по оси абсцисс возраст особей в процентах от длительности периода роста, а по оси ординат — вес в процентах от веса взрослой особи. Штерба [Sterba, 1974] описывал эмбриональный рост млекопитающих кривыми, откладывая по оси абсцисс возраст особей в процентах от длительности эмбрионального периода, а по оси ординат — длину особей в процентах от длины особей при рождении.

Вообще попытки использовать в исследованиях роста оценки физиологического возраста, т. е. некоторого относительного показателя, позволяющего сравнивать рост животных, имеющих разные продолжительности жизни и периода роста, предпринимались много раз. Так, Вандерпутте-Рома [Vanderputte-Roma, 1967] предлагал вычислять значения удельной скорости роста, приняв за единицу времени интервал, равный  $1/20$  части периода, в течение которого животное достигает 85% окончательного веса. Тейлор [Taylor, 1965] вводил понятие «метаболический возраст», показывая, что время, необходимое животному для достижения некоторого веса, выраженного в долях предельного веса, в среднем пропорционально предельному весу в степени 0,27. Возрастную шкалу, где отложен возраст (от оплодотворения), деленный на предельный вес в степени 0,27, он называл «шкалой метаболического возраста». В данном случае, однако, возникает некоторая сложность с размерностью метаболического возраста.

Использование таких показателей, как относительный прирост и удельная скорость роста, давно уже стало общепринятым приемом анализа роста. Выражение возраста в каких-либо относительных единицах используется не так широко, но в ряде случаев дает возможность наглядно представить некоторые особенности роста и развития изучаемых животных.

Ихтиологи иногда используют в качестве показателей, характеризующих процесс роста и полового созревания рыб, отношение длины особей при наступлении половой зрелости ( $L_m$ ) к предельной длине ( $L_\infty$ ) и отношение наблюдаемой максимальной длины ( $L_{\text{макс}}$ ) особей данной популяции к предельной длине. Предельная длина определяется в этих случаях путем экстраполяции кривой роста, полученной на основе фактических данных. Примером может служить работа Хоендорфа [Hohendorf, 1970], который анализировал отношения  $L_m/L_\infty$  и  $L_{\text{макс}}/L_\infty$  у рыб сем. Clupeidae, привлекая данные и по другим свойствам. В результате этого анализа он пришел к интересным эволюционно-экологическим выводам.

#### ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОТНОСИТЕЛЬНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПРИ ИЗУЧЕНИИ РАЗВИТИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ РЕГУЛЯЦИЙ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Интересный пример успешного использования относительных показателей дают исследования, посвященные развитию физиологических регуляций [Адольф, 1971]. Рассмотрим два примера.

Первый касается регуляции частоты сокращений сердца. На ранних стадиях развития она регулируется только эндогенно пейсмекером сердца, позднее включаются на разных стадиях симпатические, парасимпатические и другие влияния, причем эффективность разных факторов на разных стадиях различна. Для сравнения роли разных факторов были введены относительные показатели. Определялись стадии, на которых впервые возникает реакция на каждый фактор, и стадии, на которых реакция на те же факторы достигает максимальных значений. Показателем служили возрасты, на которых каждая функция достигает половины максимального значения.

Другой пример. При изучении баланса обмена веществ (в частности, водного обмена) большинство построенных диаграмм выявило линейное соотношение между приростом регулирующей функции или объекта регуляции ( $\Delta J$ ) и процессом обмена со средой ( $\delta J/\Delta t$ ), в результате которого этот прирост уменьшается [Адольф, 1971]. В общем виде  $\delta J/\Delta t = p\Delta J$ . Коэффициент пропорциональности  $p$  — это та доля ( $\delta J/\Delta J$ ) дефицита или избытка нагрузки ( $\Delta J$ ), которая поглощается организмом или выводится из него в единицу времени ( $\Delta t = 1$ ). Параметр  $p$  Адольф называет показателем скорости. Он служит мерой развития регуляции поглощения или выделения воды, или мерой зрелости. По графикам, на которых значения  $p$  приведены для разных возрастов, можно определить, когда регуляция начинается, достигает максимального и любого промежуточного значения. Сравняются возрасты, соответствующие значению  $p = p_{\text{макс}}/2$ .

Анализ временного хода развития физиологических регуляций с использованием относительных параметров для их количественной оценки был проведен Адольфом для большого числа (около 70) разных объектов регуляции и позволил ему открыть ряд общих закономерностей становления функций и их регуляции.

#### ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОТНОСИТЕЛЬНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ДЛЯ ВВЕДЕНИЯ ПАРАМЕТРА ВРЕМЕНИ В ИЗУЧЕНИИ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Биологическое время — проблема, которая широко обсуждается как в философском и математическом, так и в биологическом аспекте. Наиболее широко поставил вопрос о биологическом времени В. И. Вернадский [1975]. Он писал, что «для жизни время, с геохимической точки зрения, выражается в трех разных процессах: во-первых, время индивидуального бытия, во-вторых, время смены поколений без изменения нормы жизни и, в-третьих, время эволюционное — смены форм одновременно со сменой поколений» (с. 3). Н. П. Кренке [1940] различал у растений во времени индивидуального бытия время жизни объекта в целом (т. е. возраст растения) и время жизни его частей (возраст органов, например листьев) [см. также: Урманцев, 1971].

В последние годы время, как проблема индивидуального развития, привлекает все большее внимание. Широко изучаются биологические ритмы (биологические часы), которые играют в жизни взрослого организма важную роль в явлениях гомеостаза. Не меньшую роль время играет и в поддержании гомеостеза [Уоддингтон, 1970], т. е. упорядоченности и сбалансированности изменений организма на последовательных стадиях развития. Однако вопросы о природе процессов, определяющих время возникновения отдельных (в том числе и ритмически возобновляющихся) изменений, а также о механизмах, обеспечивающих согласованность этих изменений во времени в период эмбриогенеза, пока лишь поставлены [см.: например: Snow, Tam, 1980, Детлаф, 1981]. То же можно сказать и о временных закономерностях активности генов — хроногенетике [Gedda, Brenci, 1976].

В данной статье мы рассмотрим вопрос только о времени развития особи и ее частей, или о продолжительности разных периодов развития.

Исследование временных закономерностей развития было крайне ограничено до недавнего времени тем обстоятельством, что продолжительность любого периода развития, выраженная в единицах астрономического времени, является величиной переменной и зависит от внешних условий (в первую очередь, температурных), а также от специфичных для каждого вида скорости развития и границ условий, благоприятных для развития.

Перед биологами неоднократно возникала задача найти единицу биологического времени, которая была бы сопоставима у одного вида животных при разных условиях, а также у разных видов животных. Отдельными исследователями было предложено несколько частных решений этой задачи. При этом во всех случаях время было определено не в единицах астрономического времени, а в долях (или числе) того или иного периода развития, продолжительность которого была принята за единицу времени. Тем самым использовался метод относительной, или безразмерной, характеристики продолжительности (времени) развития. К указанным исследователям в первую очередь принадлежит французский физиолог Леконт Дю Нуи — автор книги «Биологическое время» [Leconte du Nouy, 1936]. Занимаясь проблемой регенерации и заживления ран, Леконт Дю Нуи принял для анализа опытных данных за единицу времени величину  $A$ , эквивалентную времени заживления раны, обусловленного таким общим для разных условий свойством, каким является размножение клеток. Фрай [Fry, 1936], изучая длительность разных фаз преобразования ядер в яйцах морского ежа в период оплодотворения и первых делений дробления, выразил их в долях периода от осеменения до первого деления.

Д. А. Сабинин [1963] при изучении общих закономерностей развития побега растений принял за биологическую единицу времени пластохрон — интервал времени, занимаемый одним элементарным этапом развития побега, включающим образова-

ние узла, листа и междоузлия. Сабинин писал, что, как бы ни изменялась скорость развития побега в разных условиях, в пластохронах она останется постоянной.

Кейт [Cate, ten, 1956], сравнивая интенсивности дыхания различных видов амфибий при разных температурах, принял за биологически эквивалентную единицу времени  $1/100$  часть общей продолжительности периода развития от откладки оплодотворенного яйца (или от осеменения) до конца нейруляции, т. е. использовал относительную единицу времени (relative hours, или сокращенно R-hours).

Г. П. Еремеев [1957, 1959], изучая время наступления стадий зародышевого развития у разных видов домашних птиц, выразил его для каждого вида в долях периода от откладки яйца до вылупления.

Использование относительной характеристики продолжительности тех или иных периодов развития в упомянутых работах позволило их авторам ввести параметр времени и с его помощью решить частные задачи, для которых они были применены.

В более общем виде вопрос об использовании безразмерных показателей для количественной характеристики временных закономерностей индивидуального развития был поставлен нами [Детлаф Т., Детлаф А., 1960; Dettlaff T., Dettlaff A., 1961]. Предложение использовать продолжительность некоторого периода развития в качестве меры времени возникло на основании изучения времени наступления последовательных стадий зародышевого развития осетра и севрюги по переходу на них передовых зародышей при разных температурах (метод учета см.: Детлаф, 1981), а также пересчета данных, представленных Муром [Moore, 1939] для некоторых видов амфибий. Было установлено, что при изменениях температуры (в пределах оптимальных для каждого вида температур) продолжительности разных периодов развития у каждого вида изменяются пропорционально. Иными словами, в области оптимальных температур отношение продолжительностей каких-либо двух периодов развития при одной и той же температуре практически не зависит от температуры. Из этого следует, что продолжительность разных периодов зародышевого развития ( $\tau_n$ ) целесообразно выражать числом (или долями) периода, принятого за меру времени развития (например,  $\tau_n/\tau_0$ ). Представленное в таком виде время освобождено от его зависимости от температуры и от специфичной для каждого вида скорости развития, так как они одинаково влияют как на числитель, так и на знаменатель указанной выше дроби. В качестве меры времени может служить продолжительность любого периода зародышевого развития. Однако это справедливо только для тех случаев, когда изучаются временные параметры развития зародышей какого-то одного вида животных и только при условиях, в границах которых сохраняется пропорциональность изменения продолжительности разных периодов (для более термочувствительных стадий границы таких температур соответственно уже).



Для сравнения временных параметров развития разных видов животных продолжительность любого периода развития уже не может служить сопоставимой мерой времени вследствие широко распространенных гетерохроний в наступлении одноименных стадий развития. Так, например, период от осеменения до начала 1-го деления дробления, который Фрай [Fry, 1936] принял за меру длительности фаз митоза делений созревания и дробления у морской звезды, нельзя использовать с этой целью у разных животных, так как оплодотворение происходит у них на разных стадиях делений созревания: на метафазе I — у большинства насекомых, на метафазе II — почти у всех изученных в этом отношении позвоночных, на стадии сформированного пронуклеуса — у морского ежа, на стадии еще не разрушенного зародышевого пузырька — у морских звезд [см.: Гинзбург, 1968; Васецкий, 1977]. Точно так же несопоставим и период дробления (период от появления борозды 1-го деления дробления или от начала осеменения до гастрюляции), поскольку гастрюляция у разных животных начинается на разных стадиях дробления [Детлаф, 1948, 1956; Чулицкая, 1965; Valouch et al., 1971; Игнатьева, 1974б].

Не может служить общей мерой времени и продолжительность всего зародышевого развития (от осеменения до освобождения зародышей из оболочек), так как у разных видов вылупление происходит на разных стадиях развития. Так, например, зародыши жаб и чесночницы освобождаются из оболочек вскоре после конца нейруляции, а зародыши аксолотля — на стадии хорошо развитых наружных жабер. Лишь в редких случаях, у близко родственных видов, зародыши выходят из оболочек на одной и той же стадии развития, как это происходит у осетра и севрюги [Детлаф, Гинзбург, 1954], а судя по данным Г. П. Еремеева [1957, 1959], по-видимому, и у разных видов домашних птиц.

В качестве единицы продолжительности развития, сопоставимой у большого числа видов животных, была предложена [Детлаф Т., Детлаф А., 1960, Dettlaff T., Dettlaff A., 1961] продолжительность одного митотического цикла в период первых синхронных делений дробления ( $\tau_0$ ), равная интервалу между одноименными фазами митоза двух последовательных делений дробления. У всех животных, проходящих в своем развитии период синхронных делений дробления, ядра делятся в этот период с максимальной скоростью. Таким образом,  $\tau_0$  представляет собой наиболее короткий клеточный цикл, характеризующийся рядом общих для разных животных особенностей: отсутствием фазы  $g_1$ , большим пулом предшественников ДНК, ферментов синтеза ДНК и белков митотического аппарата, карิโอмерным строением интерфазного ядра и отсутствием ядрышка или его гранулярного компонента [см.: Детлаф, 1977; Ротт, 1980], а также сходством относительной продолжительности одноименных фаз митотического цикла у разных животных с регуляционным типом яиц при оптимальных температурах [Детлаф, 1962; Скоблина, 1965; Игнатьева, Костомарова, 1966; Игнатьева, 1969,

1979; Руднева, 1972]. Общность этих особенностей клеточного цикла первых делений дробления у всех животных, проходящих в своем развитии период синхронных делений дробления, позволяет считать, что  $\tau_0$  может служить для них сопоставимой мерой продолжительности развития, а отношение  $\tau_n/\tau_0$  является сопоставимым у разных видов относительным и безразмерным показателем времени в индивидуальном развитии. В этих расчетах  $\tau_n$  и  $\tau_0$  играют роль обобщенных переменных, величины которых зависят от целого ряда простых переменных (температуры, специфичных для каждого вида скорости развития и границ оптимальных условий развития).

Величина  $\tau_0$ , равная интервалу времени между появлением одноименных фаз митоза, была определена опытным путем при разных температурах на основании измерения соответствующего  $\tau_0$  интервала времени между первым появлением на поверхности яйца борозд I и II делений дробления у трех видов амфибий [Чулицкая, 1965; Скоблина, 1965; Valouch et al., 1971; Детлаф, Руднева, 1975] и у трех видов осетровых рыб [Dettlaff T., Dettlaff A., 1961; Игумнова, 1975] и половины интервала между появлением борозд II и IV делений дробления у восьми видов костистых рыб [Игнатьева, Костомарова, 1966; Игнатьева, 1969, 1970, 1974а, 1979]. Для всех этих видов были построены кривые, выражающие зависимости  $\tau_0$  от температуры во всей зоне нерестовых температур (см., например, рис. 4, А, Б). Кроме того, были определены значения  $\tau_0$  при двух температурах у морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* [Бузников, Подмарев, 1975] и у прудовика *Limnea stagnalis* [Мещеряков, 1975а].

Далее было определено время наступления при нескольких температурах отдельных, четко засекаемых стадий зародышевого развития. Полученные значения  $\tau_n$  затем были выражены в числе  $\tau_0$ , взятых при тех же температурах. В зоне оптимальных температур значения  $\tau_n/\tau_0$  для каждой стадии оставались при разных температурах практически одинаковыми и отличались только при субоптимальных температурах (рис. 5, А, Б). В этих опытах была установлена пропорциональность изменения  $\tau_0$  и продолжительности разных периодов зародышевого развития у осетра и севрюги [Dettlaff T., Dettlaff A., 1961], у белуги [Игумнова, 1975], аксолотля [Скоблина, 1963; Valouch et al., 1971; Bordzilovskaya, Dettlaff, 1979], шпорцевой лягушки [Valouch et al., 1971; Детлаф, 1977], травяной лягушки [Чулицкая, 1965; Valouch et al., 1971], семи видов костистых рыб (карпа, вьюна, щуки, пеляди, чира, радужной и ручьевой форели) [Игнатьева, 1969, 1970, 1974б, 1979] и морского ежа [Бузников, Подмарев, 1975]. Такая пропорциональность наблюдается при изучении не только морфогенетических процессов, но и явлений, разыгрывающихся на молекулярном уровне. Так, показано, что время от осеменения до начала синтеза РНК или до начала морфогенетической функции ядер изменяется у зародышей разных видов рыб и амфибий в зависимости от температуры так же, как и  $\tau_0$ , т. е. выражается од-

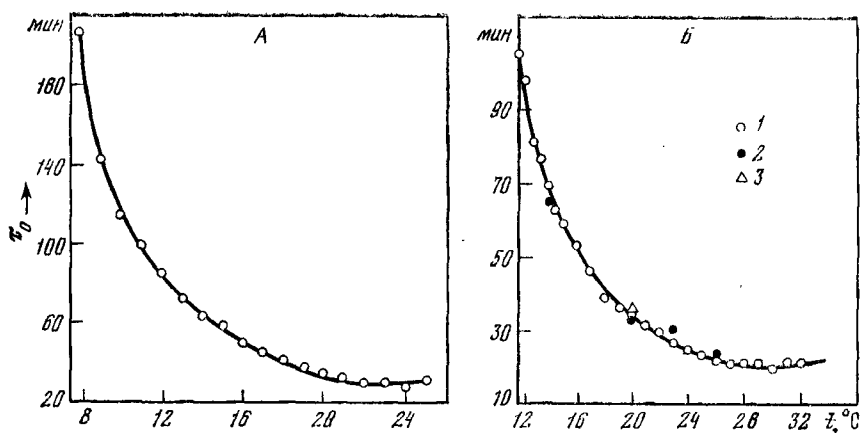


Рис. 4. Зависимость  $\tau_0$  от температуры

А — вьюн [Игнатъева, Костомарова, 1966]; Б — шпорцевая лягушка [Детлаф, Руднева, 1975]; 1 — данные авторов; 2 — данные Валуха и соавторов [Valouch et al., 1971]; 3 — данные Гамильтон [Hamilton, 1969]

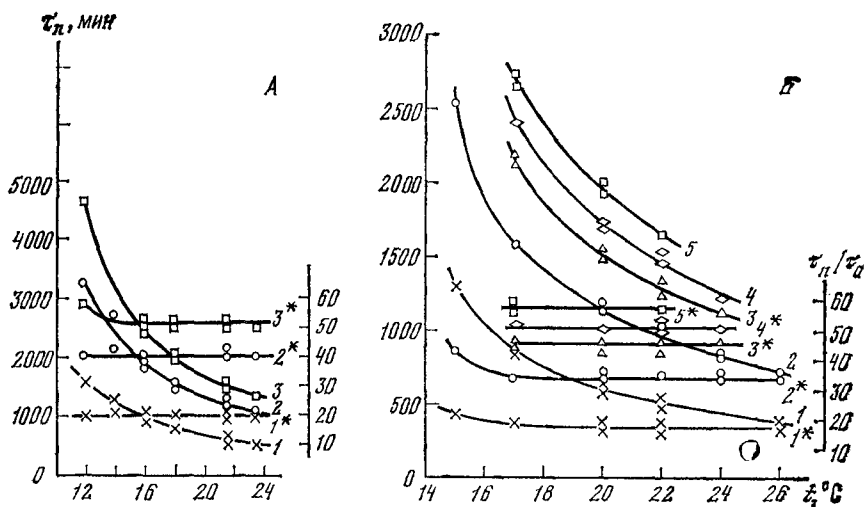


Рис. 5. Абсолютная (в мин.) и относительная (в числе  $\tau_0$ ) продолжительность некоторых периодов развития зародышей при разных температурах

А — вьюн [Игнатъева, 1979]. Цифрами обозначена продолжительность периодов от осеменения до начала гаструляции (1), конца обрастания (2) и стадии 10 пар сомитов (3); Б — шпорцевая лягушка [Детлаф, 1977]. Цифрами обозначена продолжительность периода от появления борозды I деления дробления до стадии начала гаструляции (1), целевидного blastopora (2), слияния нервных валюков (3), стадии, на которой становятся различимыми глазные пузыри (4), и стадии появления двигательной реакции на укол (5). Цифры со звездочками — относительная продолжительность периодов, цифры без звездочек — абсолютная продолжительность

ними и теми же числами  $\tau_0$  [Донцова и др., 1970; Игнатъева, Ротт, 1970; Игнатъева, 1972, 1974б, 1979; Стрелков, Игнатъева, 1975].

Далее на осетровых рыбах было установлено, что одинаковая зависимость продолжительности развития от температуры сохраняется для разных периодов развития не только зародышей, но и освободившихся из оболочек предличинок, а также для ооцитов в период их созревания (в теле самки или в физиологическом растворе) под влиянием гормонов гипофиза или прогестерона. Так, О. И. Шмальгаузен [Детлаф и др., 1981] показала, что продолжительность периодов от массового вылупления предличинок белуги до начала активных движений ротожаберного аппарата и от массового вылупления до начала активного питания меняется с изменением температуры (в пределах оптимальных для данных стадий развития белуги) пропорционально продолжительности  $\tau_0$ .

На заключительных стадиях созревания ооцитов осетровых рыб и амфибий после разрушения оболочки ядра или зародышевого пузырька последовательно наступают: прометафаза, метафаза, анафаза и телофаза 1-го деления созревания и метафаза 2-го деления созревания, на которой ядро блокируется вплоть до оплодотворения. Сопоставление времени наступления этих изменений в ооцитах (как *in vivo* так и *in vitro* в физиологическом растворе) и продолжительности  $\tau_0$  при разных температурах показало, что они изменяются пропорционально. Соответственно при разных температурах одноименные фазы делений созревания наступают в передовых ооцитах через одинаковое или близкое число  $\tau_0$  [Васецкий, 1970, 1977; Детлаф и др., 1981].

Таким образом, в числе  $\tau_0$  можно описывать продолжительности самых разных процессов, разыгрывающихся в периоды созревания ооцитов, эмбриогенеза и развития предличинок на разных уровнях организации [см. также: Детлаф, 1981]. Убедительными доказательствами правомерности и перспективности использования  $\tau_0$  в качестве единицы продолжительности развития могут служить еще два обстоятельства. Первое заключается в том, что, определив относительную продолжительность того или иного процесса или периода в числе  $\tau_0$  при одной из оптимальных температур и имея кривую зависимости  $\tau_0$  от температуры для данного животного, можно расчетным путем, без дополнительных опытов, прогнозировать время их наступления при других оптимальных температурах. Это имеет большое значение в практике как лабораторных исследований, так и рыбоводства [см.: «Объекты биологии развития», 1975; Игнатъева, 1979; Детлаф и др., 1981].

Второе обстоятельство состоит в том, что при использовании относительного параметра времени  $\tau_n/\tau_0$  для сравнения развития разных видов животных удается выявить такие временные закономерности, которые не могли бы обнаружиться, если бы  $\tau_0$  не было биологически эквивалентной мерой времени у сравниваемых животных. Одной из этих закономерностей является близкое совпадение относительной характеристики времени наступления од-

ноименных стадий развития у видов одного рода даже в случаях, когда они географически удалены друг от друга.

Это показано для трех видов *Rana* (*R. temporaria*, *R. pipiens*, *R. palustris*), двух видов *Acipenser* (осетр, севрюга) [Детлаф, 1977], двух видов *Salmo* (радужная и ручьевая форель) и двух видов *Coregonus* (пелядь и чир) [см.: Игнатьева, 1979], трех видов морского ежа, из которых два вида относятся к роду *Strongilocentrotus* (*S. intermedius* и *S. drobachiensis*) и один к роду *Arbacia* (*A. punctulata*) [Бузников, Подмарев, 1975]. Более того, у восьми видов костистых рыб, относящихся к трем разным отрядам и к четырем семействам (каarp — *Cyprinidae*, вьюн — *Cobitidae*, щука — *Esocidae* и *Salmonidae* — волховский сиг, пелядь, чир, радужная и ручьевая форель), одними и теми же или очень близкими числами  $\tau_0$  выражается относительная продолжительность периода синхронных делений дробления.

Однако на более поздних стадиях развития у рыб, относящихся к разным родам и семействам, обнаружены четкие гетерохронии. Так, относительная продолжительность периода бластуляции (от падения митотического индекса до начала морфогенетической функции ядер и от начала морфогенетической функции ядер до начала гастрюляции), а также периодов от начала гастрюляции до конца обрастания желтка и до стадии 10 пар сомитов у карпа, вьюна, щуки, двух видов форели и двух видов сиговых уже существенно различаются. У вьюна и форелей различаются также стадии начала синтеза РНК. С помощью относительной характеристики времени наступления этих стадий дана количественная характеристика гетерохроний [см.: Игнатьева, 1979]. Точно так же установлены и определены количественно различия в относительной продолжительности ранних периодов развития (дробления, гастрюляции и нейруляции) между представителями разных семейств амфибий (*Pipidae*, *Ranidae*, *Ambystomidae* и *Salamandridae* [Детлаф, 1977]).

Таким образом, сопоставимость  $\tau_0$  в качестве единицы продолжительности развития у разных животных, которую мы выше обосновали сходством биологических особенностей клеточного цикла в период синхронных делений дробления, подтверждается и результатами сравнительно-эмбриологических исследований.

Период синхронных делений дробления описан в эмбриогенезе животных, имеющих разные типы дробления и относящихся к разным классам: к моллюскам, червям (коловратки), ракообразным, насекомым, асцидиям, рыбам, амфибиям и птицам [см.: Детлаф, 1977; Ротт, 1980]. В то же время имеются животные, в развитии которых период синхронных делений дробления отсутствует. К ним относятся, в частности, из моллюсков — трубочник [см.: Мещеряков, 1975б], а также все лабораторные млекопитающие, у которых клеточный цикл с самого начала имеет полную структуру [Самошкина, 1978]. В этой связи представляет интерес поиск других единиц продолжительности развития, которые были бы сопоставимы у разных животных, включая млекопитающих.

Первая работа в этом направлении выполнена Ю. П. Городиловым [1980]. В качестве единицы продолжительности развития он предложил время, за которое происходит приращение одной пары сомитов в период равномерной метамеризации спинной мезодермы. Это время Городилов обозначил буквенным символом  $\tau_s$ . Работа выполнена на зародышах лосося *Salmo salar*, для которых построена кривая зависимости  $\tau_s$  от температуры. Определена относительная продолжительность  $\tau_n/\tau_s$  периодов от осеменения до наступления нескольких стадий развития и установлено ее постоянство для каждой стадии при разных температурах. Этот результат не является неожиданным. Он на новом объекте подтверждает положение о том, что с изменением температуры продолжительность разных периодов развития изменяется пропорционально, так что для данного вида животных продолжительность любого из них может служить мерой продолжительностей других периодов развития. Вопрос заключается в том, может ли  $\tau_s$  быть единицей продолжительности развития, сопоставимой у разных животных. Насколько общим для разных животных является механизм вычленения сомитов из несегментированного зачатка спинной мезодермы и какова относительная продолжительность  $\tau_s$  ( $\tau_s/\tau_0$ ) у разных видов позвоночных животных?

Некоторые сведения по этим вопросам можно почерпнуть из литературы. Несмотря на кажущееся сходство сомитогенеза у разных животных, этот процесс различается у них по способу изменения положения сомитообразующих клеток, по числу клеток, образующих сомит, и по времени обособления последовательных пар сомитов. Так, у шпорцевой лягушки, в отличие от травяной, при сегментации не образуются розетки сомитообразующих клеток, а клетки, входящие в состав одного сомита, повертываются на  $90^\circ$  относительно хорды и образуют столбик из параллельно расположенных клеток [Pearson, Eladale, 1979]. По данным этих же авторов, у травяной лягушки при температурах  $18$  и  $15^\circ$  сомиты от 3-й до 26-й пары закладываются с постоянным ритмом — соответственно через каждые 2 и 2,5 ч. При пересчете этих сроков в числе  $\tau_0$  (значения  $\tau_0$  при этих температурах определены по кривой зависимости  $\tau_0$  от температуры, построенной Е. В. Чулицкой [1965]) для обеих температур получаем, что  $\tau_s = 2,2\tau_0$ . У шпорцевой лягушки, по данным Пирсона и Элсдейла, сомиты от 6-й до 36-й пары закладываются в основном с постоянным ритмом. При  $20^\circ$  он равен приблизительно 1 час. При пересчете этих данных в числе  $\tau_0$  ( $\tau_0$  определено по кривой зависимости  $\tau_0$  от температуры — по данным Т. А. Детлаф, Т. Б. Рудневой [1975]) получается, что при  $20^\circ$  С  $\tau_s = 1,8\tau_0$ . По данным Кука [Cooke, 1977], при  $22^\circ$  ритм сомитообразования у шпорцевой лягушки равен 40 мин, что в пересчете составляет  $1,3\tau_0$ . Относительная продолжительность времени вычленения последовательных пар сомитов была специально определена у вьюна [Игнатьева, 1974б; Костомарова, 1975], карпа и форели [Игнатьева, 1974б]. Оказалось, что первые 10 пар сомитов вычленяются у вьюна и карпа с

интервалом, равным  $1\tau_0$ , а у форели — с интервалом —  $0,8\tau_0$ .

Таким образом, относительная продолжительность  $\tau_s/\tau_0$  у изученных животных существенно различается (от 0,8 до 2,2). Поэтому нет оснований надеяться на то, что  $\tau_s$  можно использовать в качестве единицы продолжительности развития, сопоставимой у разных животных.

Интересно, что ритмический характер расчленения спинной мезодермы на все новые пары сомитов привлекает в последние годы пристальное внимание многих исследователей, интересующихся проблемой биологического времени, но не с точки зрения поисков меры для его сравнительной оценки, а как пример действия предполагаемого осциллирующего механизма биологических часов. [Cooke, 1977; Snow, Tam, 1980].

Использование метода относительной (безразмерной) характеристики продолжительности развития позволяет, как было показано, ввести в эмбриологические исследования параметр биологического времени. Однако значимость получаемых с его помощью результатов зависит от выбора периода, принимаемого за единицу продолжительности развития. В качестве единицы следует выбирать продолжительность такого периода развития, который является биологически равноценным для возможно большего числа видов животных и учитывает возможно большее число факторов, влияющих на рассматриваемый процесс. Такие же требования должны предъявляться к выбору единиц измерения при введении относительных параметров для получения количественных характеристик других биологических процессов.