

И. Ф. ГОЛИЧЕНКОВА, В. А. ГОЛИЧЕНКОВ, В. В. ПОПОВ

ВТОРИЧНЫЕ РЕАКЦИИ МЕЛАНОФОРОВ В ЛИЧИНОЧНОМ РАЗВИТИИ ЛЯГУШКИ *RANA TEMPORARIA*

(Представлено академиком С. Е. Севериным 21 V 1971)

В меланофорном поведении амфибий различают два вида реакций: первичные и вторичные. Первичные реакции заключаются в дисперсии меланофоров на свету и контракции их в темноте. Вторичные реакции адаптируют животное к цвету фона и заключаются в дисперсии меланофоров на черном фоне и контракции их на белом. Принято считать, что в личиночной жизни большинства земноводных, в том числе и травяных лягушек, меланофоры реагируют на свет по типу первичных реакций. Смена первичных реакций вторичными происходит после метаморфоза (¹, ²).

Настоящая работа посвящена изучению некоторых вопросов, связанных с появлением и развитием вторичных реакций у травяных лягушек.

Объектом исследования служили личинки травяной лягушки, выращенные из кладки, полученной в лаборатории от гипофизированных лягушек. До 17-й стадии развития по Коппу (³) животные воспитывались на нейтральном фоне. С 17-й стадии развития, когда впервые появляются реакции меланофоров (²), личинки рассаживались в два больших кристаллизатора на черный и белый фоны соответственно и далее продолжали воспитываться в этих условиях. Начиная с 18—19-й стадии развития у личинок на черном и белом фонах соответственно определялся меланофорный индекс (*mi*) по методике Хогбена (⁴). Определение *mi* проводилось в течение дня всегда в одни и те же часы. Для каждого просмотра использовалось не менее 10 животных.

Меланофорный индекс на черном фоне в данных условиях принимался за максимально достижимый, так как и первичная и вторичная реакции действуют здесь в одном направлении, усиливая меланофорную дисперсию. Меланофорный индекс на белом фоне выражает взаимодействие первичной и вторичной реакций, первая из которых усиливает дисперсию, вторая — уменьшает ее. Разница в индексах у животных на черном и белом фонах указывает на наличие вторичной реакции.

В табл. 1 представлены результаты измерения *mi* у головастиков на разных фонах на всех изученных стадиях. Здесь же приведены колебания естественной освещенности в часы промеров (табл. 1). Вторичная реакция впервые достоверно обнаруживается на 20-й стадии развития и продолжает выявляться на всех последующих изученных личиночных стадиях. Абсолютные различия между *mi* у животных на разных фонах неодинаковы на разных стадиях развития и в разное время суток (табл. 2). Следует отметить тенденцию к возрастанию этих различий от стадии к стадии. Это говорит о том, что степень выраженности вторичной реакции можно оценить количественно.

Для количественной оценки вторичной реакции использовался относительный показатель *I*, выражающий процентное отношение реально наблюдаемой в опыте вторичной реакции к максимально возможной (теоретической). Так как *mi* на белом фоне (б.ф.) не может быть меньше

Таблица 1

Значения $m\bar{i}$ у n животных на белом и черном фонах на разных стадиях развития *

Время дня, часы	Освещенность, лк	18 — 19-я стадии		20-я стадия		21 — 22-я стадии		23 — 24-я стадии		25 — 26-я стадии	
		$m\bar{i}$	n	$m\bar{i}$	n	$m\bar{i}$	n	$m\bar{i}$	n	$m\bar{i}$	n
9—11	600—1500			$\frac{4,5 \pm 0,18}{5,00 \pm 0,00}$	$\frac{22}{22}$	$\frac{2,9 \pm 0,21}{3,9 \pm 0,18}$	$\frac{44}{46}$	$\frac{2,9 \pm 0,21}{4,3 \pm 0,12}$	$\frac{37}{46}$	$\frac{2,9 \pm 0,22}{4,7 \pm 0,15}$	$\frac{38}{20}$
11—13	400—600					$\frac{3,7 \pm 0,15}{4,0 \pm 0,18}$	$\frac{51}{51}$	$\frac{3,7 \pm 0,13}{4,5 \pm 0,09}$	$\frac{71}{72}$	$\frac{2,9 \pm 0,17}{3,9 \pm 0,28}$	$\frac{30}{17}$
13—15	180—280	$\frac{4,70 \pm 0,12}{4,50 \pm 0,20}$	$\frac{104}{10}$	$\frac{4,7 \pm 0,14}{5,00 \pm 0,00}$	$\frac{20}{20}$	$\frac{3,4 \pm 0,19}{4,0 \pm 0,15}$	$\frac{41}{40}$	$\frac{2,8 \pm 0,12}{4,0 \pm 0,30}$	$\frac{52}{38}$	$\frac{2,5 \pm 0,33}{4,3 \pm 0,28}$	$\frac{36}{20}$
15—17	140—200			$\frac{3,4 \pm 0,40}{4,98 \pm 0,02}$	$\frac{11}{11}$	$\frac{3,3 \pm 0,18}{4,4 \pm 0,10}$	$\frac{45}{45}$	$\frac{2,8 \pm 0,17}{4,2 \pm 0,18}$	$\frac{62}{63}$	$\frac{2,2 \pm 0,13}{4,5 \pm 0,26}$	$\frac{37}{27}$
17—19	20—80	$\frac{4,92 \pm 0,08}{4,90 \pm 0,02}$	$\frac{9}{10}$			$\frac{2,1 \pm 0,11}{3,4 \pm 0,16}$	$\frac{92}{94}$	$\frac{2,2 \pm 0,12}{3,8 \pm 0,42}$	$\frac{50}{10}$	$\frac{1,7 \pm 0,13}{3,1 \pm 0,33}$	$\frac{59}{19}$

* Числа над чертой — на белом фоне, под чертой — на черном.

Таблица 3

Вторичные реакции при длительном содержании в постоянных освещенностях, выраженные в абсолютных (mi) и относительных (l) единицах

Время в опыте, час.	Вторичные реакции	2000 лк	1000—1500 лк	500 лк	20—80 лк	0,5 лк
1	mi	0,40 $P > 0,99$	0,64 $P > 0,99$	0,40 $P > 0,99$	0,34 $P > 0,99$	0,25 $P > 0,95$
	l	18,3	45	47	75,5	35,7
2	mi	0,49 $P > 0,95$	0,28 недостоверно	Отсутствует	0,44 $P > 0,99$	0,35 недостоверно
	l	14,6	11		33,9	20
3	mi	0,19 недостоверно	0,47 $P > 0,99$	0,25 недостоверно	0,72 $P > 0,99$	0,85 $P > 0,99$
	l	5,5	15	9,1	36	30,9
4	mi	0,05 недостоверно	Отсутствует	0,22 $P > 0,98$	1,45 $P > 0,99$	0,31 недостоверно
	l	1,3	7,2	7,2	74,4	15
5	mi	0,18 $P > 0,99$	0,10 $P > 0,95$	1,08 $P > 0,99$	1,20 $P > 0,99$	0,48 $P > 0,95$
	l	4,5	2,5	30	48	27
6	mi	0,19 $P > 0,99$	0,03 недостоверно	0,23 $P > 0,99$	1,79 $P > 0,99$	0,46 недостоверно
	l	4,75	0,7	6	50	24
7	mi	0,26 $P > 0,99$	0,29 $P > 0,99$	0,20 $P > 0,99$	1,04 $P > 0,99$	Отсутствует
	l	6,5	7,2	5,1	28	
8	mi	0,10 недостоверно	Нет данных	Нет данных	Нет данных	0,94 $P > 0,99$
	l	2,5				35,4
11	mi	Нет данных	Нет данных	Нет данных	Нет данных	0,69 $P > 0,99$
	l					52,3
13	mi	Нет данных	Нет данных	0,03 $P > 0,99$	1,14 $P > 0,99$	0,47 $P > 0,99$
	l			7	35	28
15	mi	Нет данных	Нет данных	Нет данных	Нет данных	Нет данных
	l					
17	mi	0,23 $P > 0,95$	0,23 $P > 0,98$	0,48 $P > 0,99$	0,29 $P > 0,25$	0,49 $P > 0,98$
	l	6	6,1	12	10,4	36
20	mi	0,15 недостоверно	0,75 $P > 0,99$	Нет данных	Нет данных	0,86 $P > 0,99$
	l	4	20			40
22	mi	Нет данных	0,68 $P > 0,99$	0,23 $P > 0,99$	1,33 $P > 0,99$	Нет данных
	l		17,9	6	35,3	
24	mi	0,19 $P > 0,99$	Нет данных	Нет данных	Нет данных	0,79 $P > 0,99$
	l	4,75				40,8
28	mi	Нет данных	Нет данных	Нет данных	Нет данных	0,61 $P > 0,99$
	l					40

Различия в индексах на черном и белом фонах на разных стадиях развития, выраженные в абсолютных (mi) и относительных (l) единицах

Время дня, часы	20-я стадия		21—22-я стадии		23—44-стадии		25—26-я стадии	
	mi	l	mi	l	mi	l	mi	l
9—11	0,5	12,5	1,0	34	1,4	42	1,8	48
11—13	—	—	0,3	10	0,8	22	1,0	34
13—15	0,3	7,5	0,6	20	1,2	40	1,8	57
15—17	1,6	40	1,1	32	1,4	44	2,3	65
17—19	—	—	1,3	54	1,6	61	1,4	66

1, то за максимально возможную вторичную реакцию принималось различие между mi на черном фоне (ч.ф.) и 1.

$$l = \frac{mi_{\text{ч. ф.}} - mi_{\text{б. ф.}}}{mi_{\text{ч. ф.}} - 1} \cdot 100.$$

Из табл. 2 видно, что степень выраженности вторичной реакции неуклонно нарастает от стадии к стадии.

Анализ проявления вторичной реакции в течение дня для каждой стадии показывает, что она различна в разные временные интервалы (табл. 2). Как правило, от 13 до 19 час. вторичная реакция нарастает, о чем говорит увеличение относительного показателя l . От 11 до 13 час. вторичная реакция выражена в наименьшей степени, а между 9 и 11 час. имеет средний уровень. Подобный план изменения вторичной реакции в течение дня свойствен всем изученным стадиям и, значит, не зависит от стадии личиночного развития. Поскольку в течение дня наблюдались закономерные изменения освещенности, то можно было предположить, что разная степень вторичной реакции в течение дня определяется разной освещенностью. Для проверки этого предположения личинки травяной лягушки на 21—23-й стадии развития оставлялись на разных фонах в течение нескольких часов (до 28 час.) в постоянных освещенностях, приблизительно соответствующих наблюдавшимся во время промеров mi в предыдущем опыте. Табл. 3 показывает неодинаковую значимость различных освещенностей для проявления вторичных реакций. В наибольшей степени вторичные реакции проявляются в освещенности 20—80 лк, которая соответствует освещенности между 17—19 час., когда максимально проявлялась вторичная реакция в предыдущем опыте. Освещенность 500 лк выявляет вторичную реакцию в незначительной степени. Этот факт также полностью соответствует низкому значению вторичной реакции в соответствующей освещенности между 11—13 час. в предыдущем опыте. Поэтому можно сказать, что спад вторичных реакций в 11—13 час. и подъем их в 17—19 час. для каждой стадии развития определяется вхождением и пребыванием в соответствующих режимах освещения.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступило
14 V 1971

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ G. Parker, Animal Colour Changes and their Neurohumours, Cambridge, 1948.
² H. Bogenschütz, Zs. verg. Physiol., 50, 598 (1965). ³ F. Kopsch, Die Entwicklung des braunen Grasfrosches Rana fusca Roesel, Stuttgart, 1952. ⁴ L. Hogben, D. Slome, Proc. Roy. Soc. B, 108, 10 (1931).