

Особенности роста животных разных систематических групп

Конечный и асимптотический, равномерный и неравномерный рост. Специфика роста простейших, ракообразных, насекомых, рыб, земноводных, птиц и млекопитающих.

Сегодня речь пойдёт о некоторых наиболее характерных особенностях роста организмов, относящихся к разным систематическим группам. В силу того, что в каждой из рассмотренных групп наблюдается поразительное разнообразие большинства ростовых параметров, обнаруженные особенности в большинстве своём никак не могут быть отнесены к рангу закономерных признаков для той или иной группы. Скорее их следует рассматривать как типичные черты или точнее, как *тенденции роста*, проявляющиеся достаточно часто, чтобы быть отмеченными, но в то же время далеко не всеобщие.

Эти особенные черты удастся выявить, если анализ проводить по определенным пунктам, сформулированным в виде следующих вопросов:

1. Какую часть жизненного цикла организма занимает период роста; говоря иными словами, совершается ли рост в течение всей жизни особи, или составляет лишь часть, определённый этап его,

2. Как протекает рост, в равномерном ли темпе, или скорость роста в онтогенезе изменяется. Если она изменяется, то насколько закономерны её изменения,

3. С чем связаны ускорения и замедления роста, если они имеют место (с физиологией организмов или со сменой среды обитания),

4. В какой мере установленная общая тенденция роста может быть выражена в математической форме,

5. Имеется ли какая-то связь между особенностями эмбрионального роста с общей тенденцией у организмов, принадлежащих к разным таксономическим группам.

Одноклеточные. Начнём наш обзор со знакомства с уникальным старым исследованием Дженнингса, представившего описание увеличения размеров *Paramecium caudatum*. Ширина инфузории во время роста не меняется, длина же первоначально после деления материнской особи увеличивается очень быстро, а затем более медленно (см. табл.).

	деление	интерфаза						деление
минуты	0	2,5	9,5	23,0	40,0	82,5	1080	5760 4 суток
длина в мкм	83	108	128	143	150	161	199	165
относительное увеличение	← в 1,5 раза →							
	← в 2 раза →							

Это типичный случай так называемого *определённого роста*, когда увеличение размеров клетки заканчивается её делением.

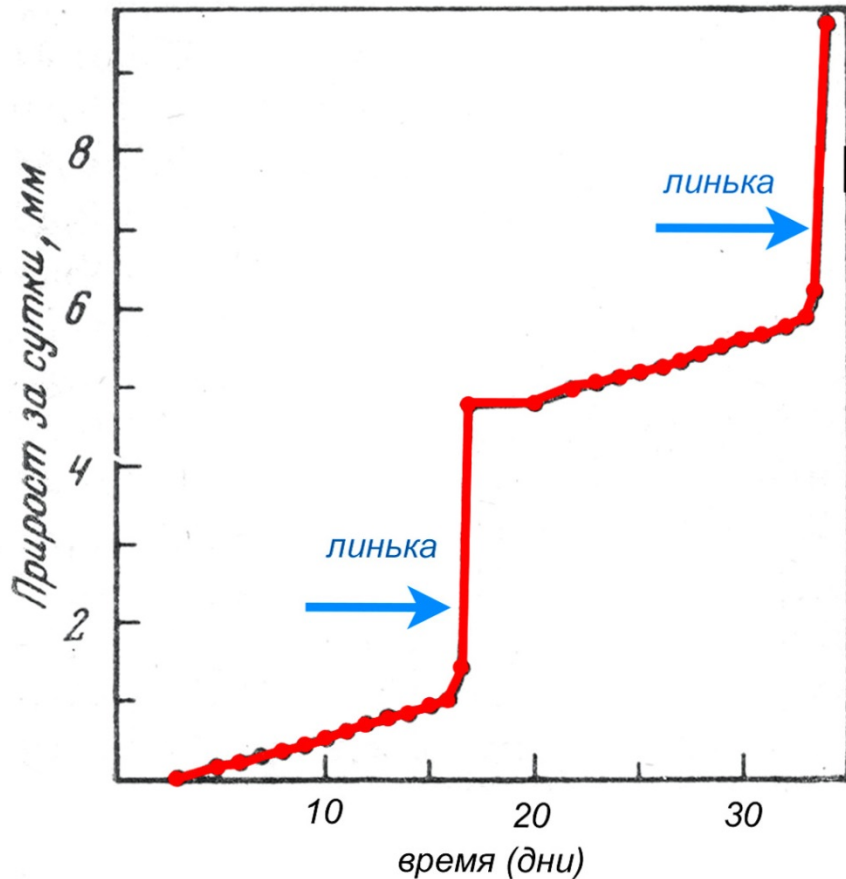
Продолжим рассмотрение роста, у некоторых беспозвоночных, и сразу оговоримся, что тема - *рост беспозвоночных* - далеко не так тщательно и основательно разработана, как та же тема у позвоночных.

Между прочим, специалисты рекомендуют различать рост особи на этапах ***физиологической стабильности*** (до наступления половой зрелости у моллюсков или рост личинок насекомых) и увеличение размерностей в ***период резких изменений физиологического статуса***, в частности, связанного с половым созреванием. В первом случае рост описывается уравнением параболы, во втором - S-образной кривой.

В соответствующей литературе приводятся описания роста главным образом моллюсков и ракообразных, т.е. тех беспозвоночных, среди которых есть промысловые виды. Причём в этих работах описывается преимущественно т.н. "*групповой рост*" и очень мало внимания уделяется "*индивидуальному росту*", т.е. росту особи. При групповом анализе удобной формой отражения ростовой динамики является одно из уравнений Берталанфи.

Моллюски. У моллюсков (по крайней мере, у тех из них, рост которых изучался специально) нарастание размеров или веса происходит в течение всей жизни, оно лишь замедляется к периоду полового созревания.

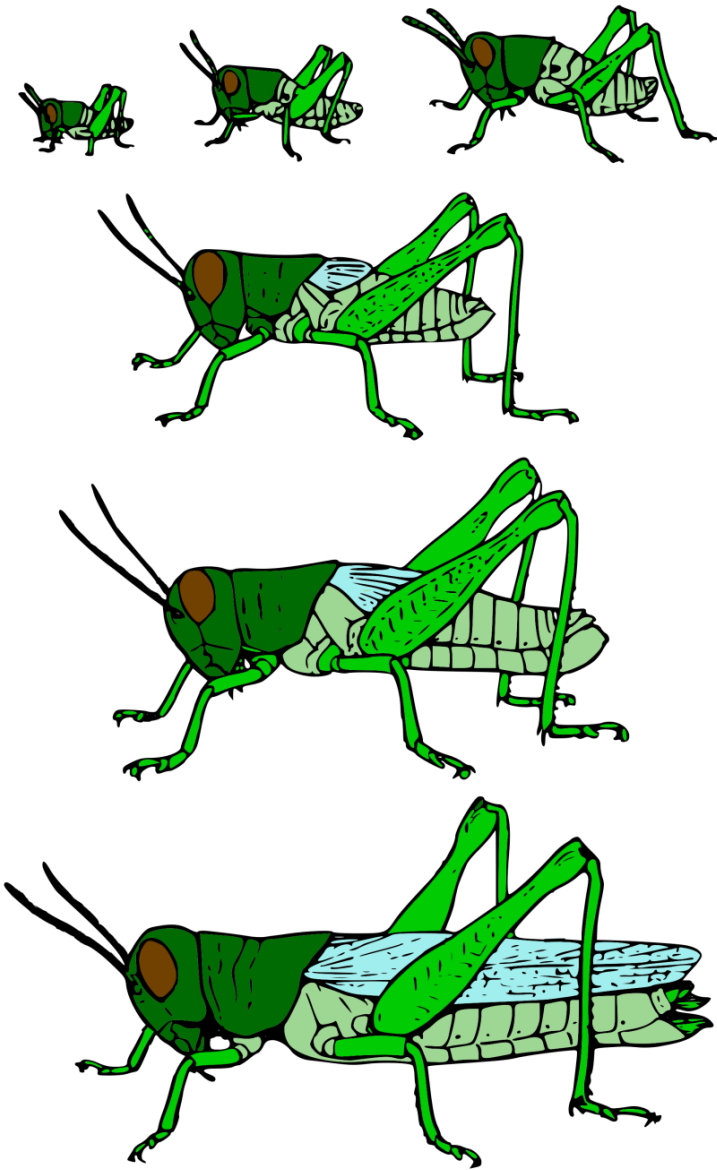
Бесконечный и прерывистый рост ракообразных



Для представителей этой группы беспозвоночных наличие жёсткого экзоскелета накладывает ограничения на увеличение линейных размеров; в результате этот линейный рост происходит только в периоды линек. И размеры от линьки к линьке увеличиваются в геометрической прогрессии. Вес тела, напротив, увеличивается в межлиночные периоды.

На графике показано изменение суточных приростов в длину у молодых креветок *Crangon*

Прерывистый рост Крылатых насекомых (*Pterigota*)



Для насекомых, как и для всех Членистоногих, имеющих внешний скелет, увеличение размеров тела происходит только в периоды линек (*прерывистый рост*). На рисунке показаны 6 стадий развития кузнечика (*Melanoplus atlantus*) – насекомого, относящегося к группе Hemimetabola с постепенным (градуальным) метаморфозом: от только что вылупившейся *нимфы* до полнокрылого взрослого насекомого. Можно видеть, что после каждой очередной линьки следующая стадия нимфы оказывается все более похожей на взрослую форму (имаго). Эти превращения сопровождаются увеличением размеров отдельных частей тела и органов; становятся больше крылья и половой аппарат.

Метаморфоз у бабочки махаона, *Papilio machaon*, из сем. Кавлеров (*Papilionidae*) – представителя *Holometabola* (насекомого с полным превращением).

Личинка махаона переживает 4 линьки и 5 межлиночных периодов, по завершении которых, переходит в следующую стадию – куколку и претерпевает метаморфоз в имаго.



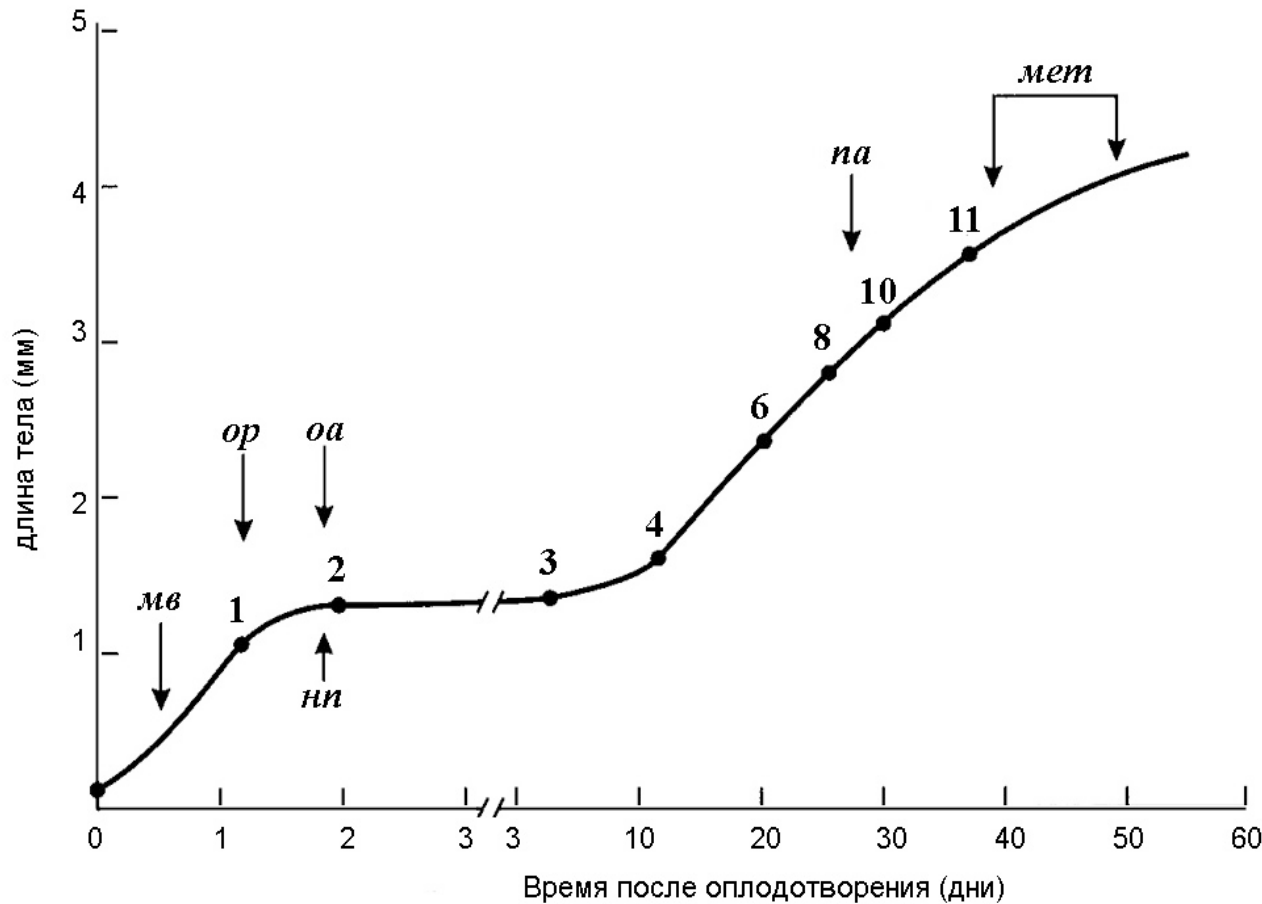
Увеличение массы тела иногда совершается в геометрической прогрессии со знаменателем $q = 2$. При этом масса тела личинки n -го возраста будет определяться формулой $m_n = 2m_1$, где m_1 – масса тела в первом возрасте. Но зависимость эта не универсальна; например, личинка тутового шелкопряда за пять возрастов увеличивает массу тела в 10.000 раз

Особенности группового роста личинок насекомых

При анализе группового роста следует учитывать варьирование скоростей развития (созревания). Показателен в этом смысле следующий пример. Увеличение веса группы личинок *Chironomidae* (от вылупления до окукливания) выражается типичной *S-образной кривой*, что говорит о снижении скорости роста с возрастом. В то же время показано, что *падения скорости индивидуального роста особи в этот период не происходит*. Кажущееся противоречие в данном случае объясняется тем, что замедление увеличения средних значений веса связано с постепенным выходом из состава группы быстро растущих и соответственно раньше окукливающихся личинок (Константинов, 1958).



Рост ланцетника

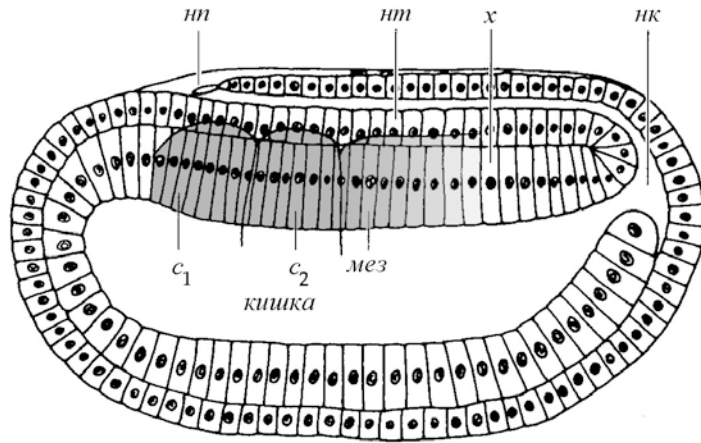


Кривая роста и развития *Branchiostoma floridae* от вылупления до метаморфоза при 22,5С. Цифры вдоль кривой показывают моменты возникновения жаберных щелей. Другие события обозначены сокращениями: *мв* – момент вылупления; *ор* – образование рта; *oa* – образование ануса; *ни* – начало питания; *па* – перемещение ануса; *мет* – метаморфоз

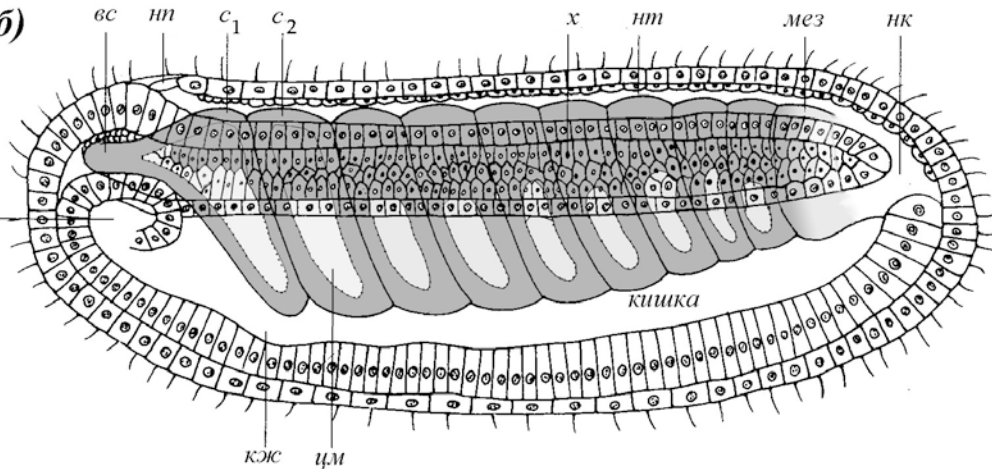
(По Stokes and Holland, 1995b).

Конец эмбрионального и начало личиночного развития у *Branchiostoma lanceolatum*

(а)



(б)

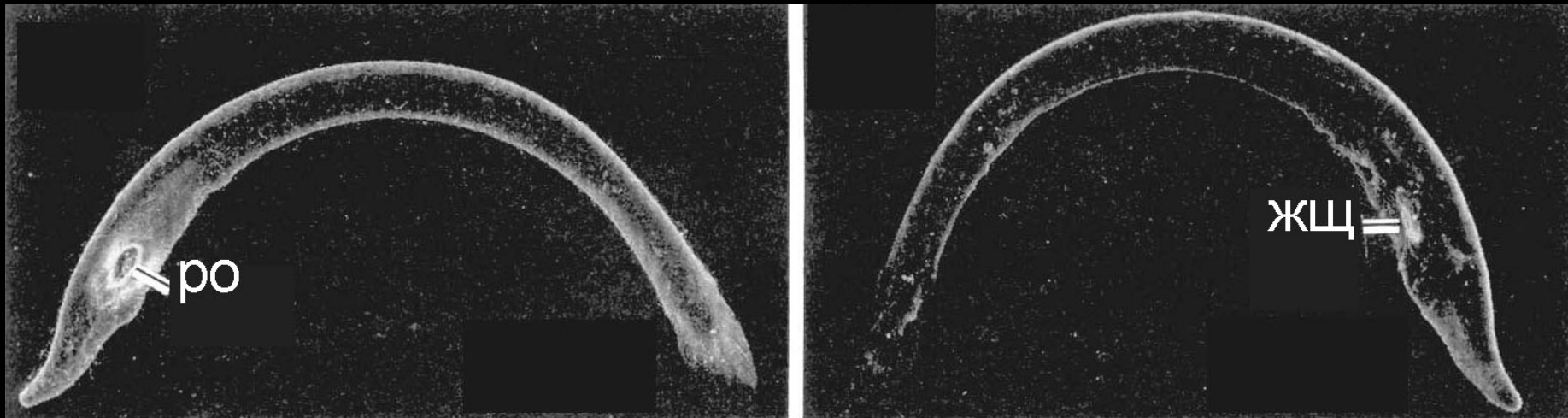


(а) поздняя нейрула, стадия 2 пар сомитов; (б) только что вылупившийся зародыш (стадия 9 пар сомитов).

нп – нейропор; нт – нейральная трубка; х – хорда; нк – нервно-кишечный канал; c_1 , c_2 – сомиты; мез – несегментированная мезодерма; лд – левый передний дивертикул кишки; кж – колбовидная железа; цм – миоцель (целомический мешок).

По Kellicott (1913) с изменениями

Ранняя личинка *Branchiostoma belcheri*



Branchiostoma belcheri, личинка после открытия рта.

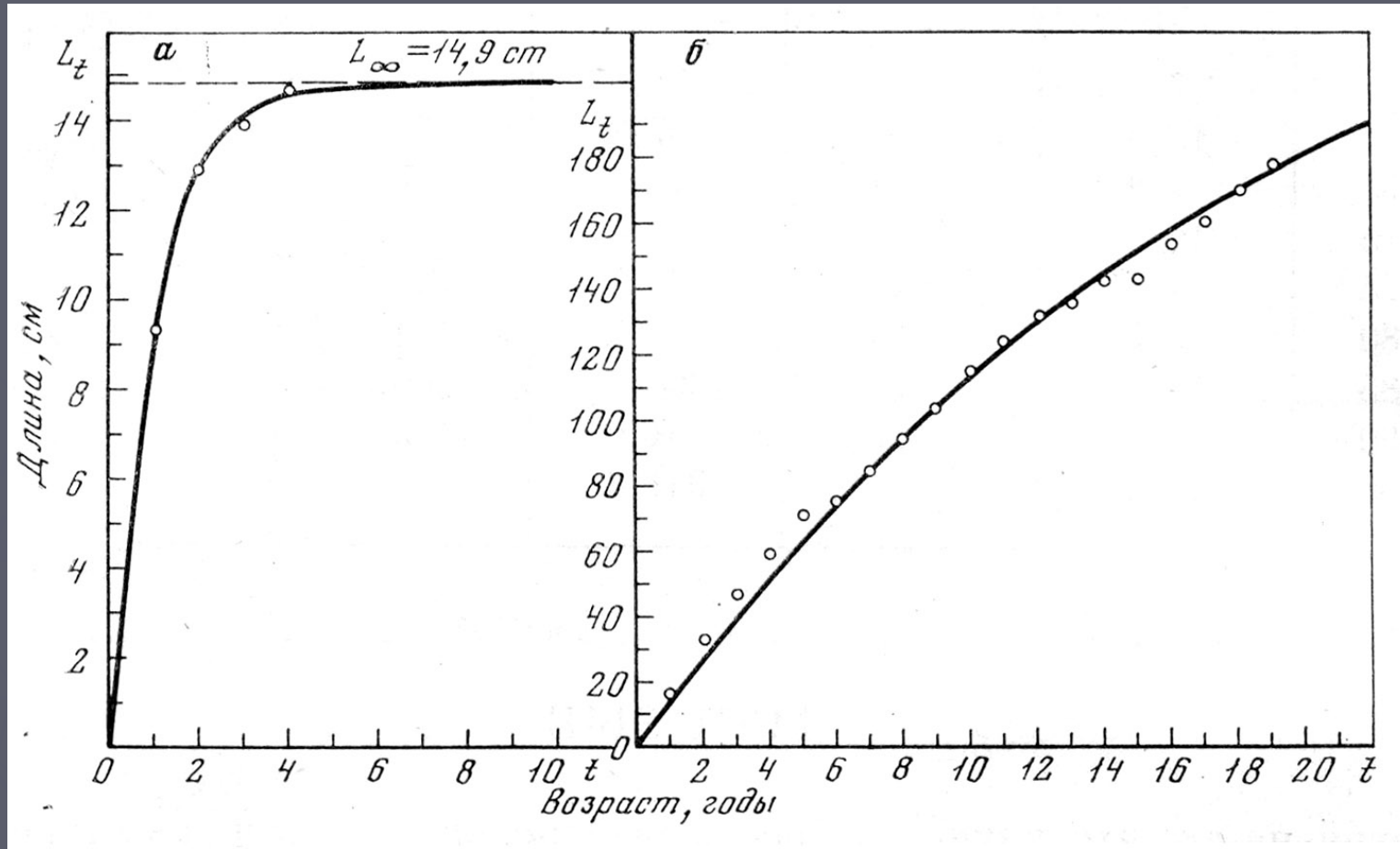
po – ротовое отверстие, жщ – первая жаберная щель (на данной стадии ещё не открыта). На левом фото хорошо виден формирующийся хвостовой плавник

Приведенный график является единственной запротоколированной ростовой динамикой в онтогенезе Бесчерепных. Из этого графика можно заключить, что линейный рост тела флоридского ланцетника оказывается неравномерным. В этой динамике можно выделить два периода активного роста, разделенные 8 сутками стабильного состояния (от открытия ануса и до закладки 4-й жаберной щели). Однако, первый период увеличения тела в длину вряд ли можно назвать периодом роста. Прежде всего, потому что большая часть его приходится на время, когда личинка не имеет еще ни рта, ни анального отверстия и, следовательно не может получать питание извне. Кроме того, обращает на себя внимания, что в это время параллельно с удлинением тела личинки происходит его значительное сужение. Можно думать, что в первые двое суток в организме совершаются различные морфогенетические преобразования, в том числе и реаранжировки клеток типа *конвергентного удлинения*. Нарастание же живой массы в это время не происходит.

Настоящий рост длины тела начинается после закладки 4-й жаберной щели. В течение месяца этот рост продолжается с относительно постоянной скоростью, затем начинается его замедление. К сожалению, нам ничего не известно о том, продолжается ли, и как долго, это увеличение размеров и после метаморфоза или после метаморфоза рост прекращается, и ланцетников можно отнести к организмом с предельным ростом. До сих пор не было сделано попытки представить наблюдаемую динамику (целиком или по частям) в математическом виде.

Рост рыб. Несмотря на очень большое количество работ, посвященных изучению особенностей ростовых процессов у рыб, до сих пор какой бы то ни было общей закономерности не выявлено. Причина этого кроется в чрезвычайной изменчивости практически всех показателей роста как в классе в целом, так и внутри отдельных видов. Но, тем не менее, все исследователи единодушны в том, что увеличение размерностей в онтогенезе рыб - яркий пример **“бесконечного роста”**; это едва ли не единственная характерная общая черта их роста.

Онтогенез рыб – яркий пример «бесконечного роста»



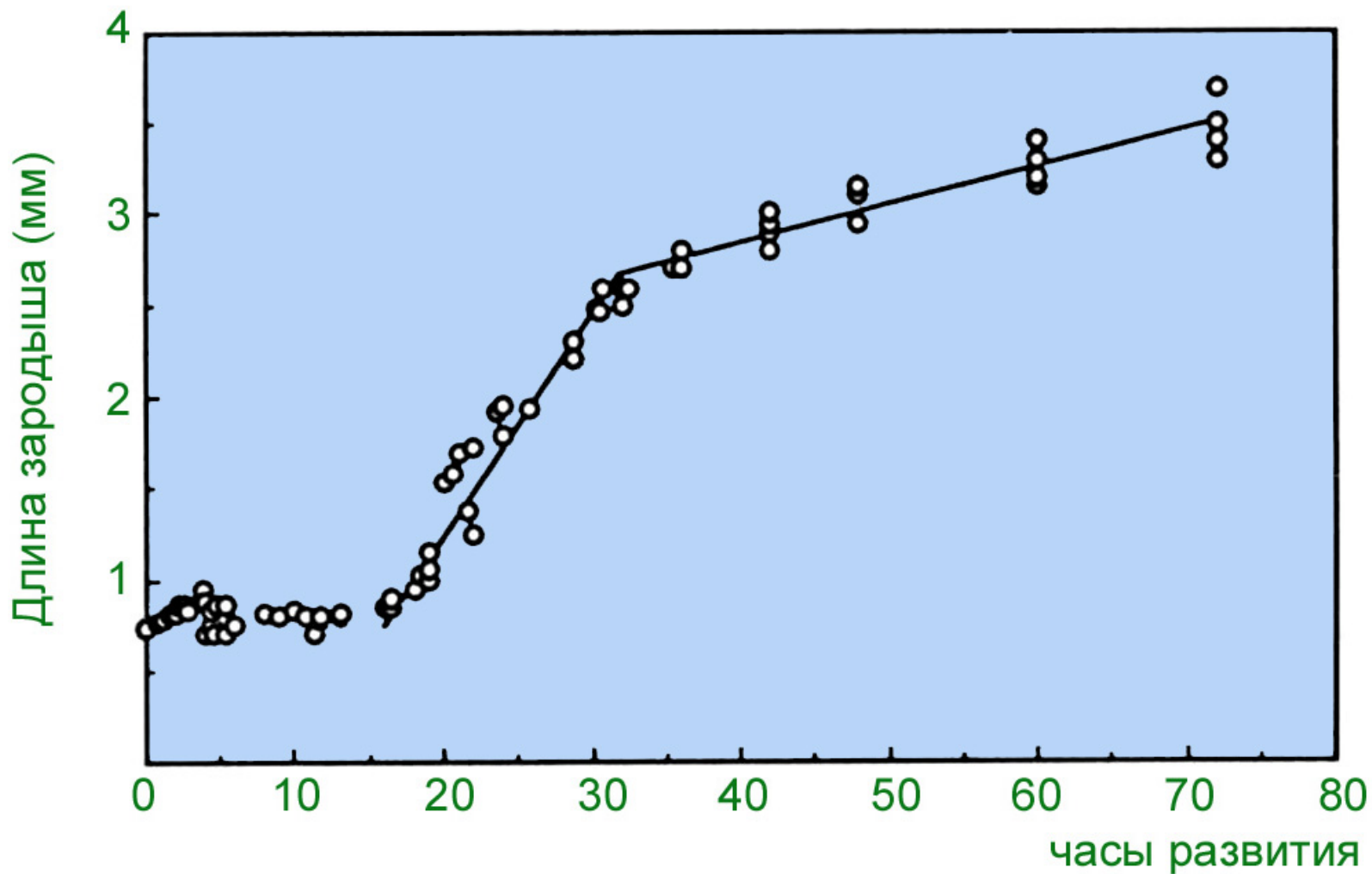
Кривые линейного роста шпрота *Sprattus sprattus* (а) и палтуса *Hippoglossus hippoglossus* (б)

Рыбам, как и всем животным, присуще замедление роста к концу жизни [идет ли речь о линейных размерах, или о весовых показателях, которые всё более приближаются к предельным (*асимптотическим*) значениям].

Однако в прогрессивном замедлении роста с возрастом можно обнаружить, по крайней мере, **две тенденции**. Одна состоит в том, что животное очень скоро (относительно общей продолжительности жизни) достигает околопредельных размеров и в дальнейшем растёт очень и очень медленно. Такой тенденцией характеризуются т.н. “*быстрорастущие*” виды, например, балтийский шпрот *Sprattus sprattus*. Другие виды, напротив, очень медленно достигают предельных размеров (значения k малы, кривая роста слабо изогнута), слайд 15. Это так называемые «*медленнорастущие*» виды. Типичным представителем этой группы рыб Хендорф считает палтуса *Hippoglossus hippoglossus*.

Что касается явления периодичности роста у Teleostei, то и здесь высочайшая изменчивость и вариабельность предопределили большие разногласия, в отношении “периодов роста”. Резкие изменения скорости роста, характерные для особей данного вида (или популяции) на определённом этапе онтогенеза или при определённом физиологическом статусе неоднократно описывались в литературе. Как правило, они сопряжены либо с изменениями условий обитания (например, изменения темпов роста у проходных лососёвых при переходе в первые годы жизни из пресноводных водоёмов в море), или с возрастными физиологическими изменениями. К сожалению, нет детальной проработки вопроса об особенностях роста рыб в эмбриональном периоде. Только в последние годы в некоторых работах появились отрывочные сведения на этот счет, свидетельствующие о периодичности роста зародышей рыб в связи с дифференцировкой. Так, например, в эмбриогенезе окуня отмечены два пика роста (на 2-й и 7-й дни развития), разделенные периодом его остановки, совпадающим с процессом формирования тела зародыша. У зародышей лососевых рыб описаны периоды, когда интенсивность роста оказывается резко сниженной. Так первая депрессия приходится на интервал с 24-го по 30-й день развития, показано, что в это время совершаются морфогенетические процессы закладки некоторых отделов пищеварительной системы (печени, поджелудочной железы и плавательного пузыря). О разном проявлении неравномерности и периодичности роста у зародышей костистых рыб дает представление одна из работ американских ихтиологов Kimmel et al. (1995).

Рост зародышей *Danio rerio* (при 28,5°C)

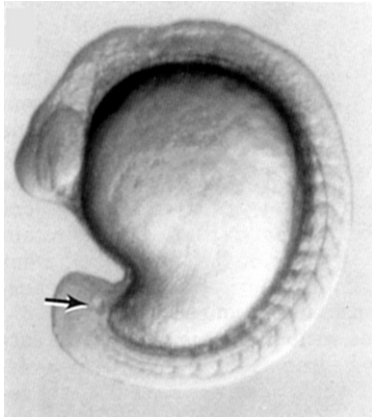


На данном графике показано изменение длины тела зародышей *Danio rerio* как функция от времени развития (от оплодотворения до личинки) при 28,5°C. Каждая точка на графике представляет среднюю длину группы эмбрионов (обычно 5-15, но не менее 3-х), развивающихся одновременно. В график вошли данные из нескольких фиксаций (Kimmel et al., 1995).

На графике видно, что в течение первых 16 часов (т.е. до стадии 14 п.с.) сколько-нибудь заметного изменения длины зародышей не происходит. По-видимому, в это время клетки еще не обладают циклозависимым ростом, и, следовательно, увеличение клеточности в это время не приводит к возрастанию массы зародыша и его длины. В дальнейшем, на втором этапе в течение 16 часов наблюдается интенсивный рост со скоростью 125 $\mu\text{m}/\text{час}$. Такой энергичный рост авторы объясняют не столько высоким уровнем пролиферации тканей и органов, сколько распрямлением тела зародыша к 30 часам развития. Причем, это распрямление начинается в хвостовой части, но вскоре переходит на голову, которая также все больше отделяется от желточного мешка. На следующем III-м этапе роста, включающим оставшуюся часть эмбрионального периода и ранний личиночный период, удлинение тела происходит с относительно постоянной скоростью около 20 $\mu\text{m}/\text{час}$.

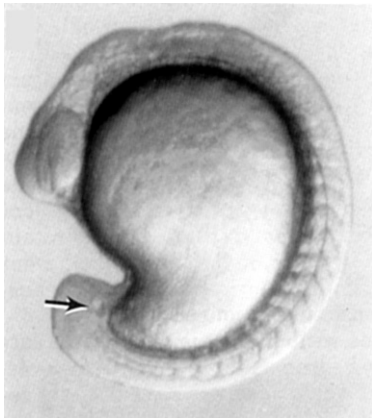
Приведенные здесь данные являются еще одной яркой иллюстрацией ранее высказанных соображений относительно сложного воплощения понятия «рост».

Рост зародыша *Danio rerio* во второй фазе (за счет выпрямления тела)



16,5 часов п/о (15
пар сомитов)

Рост зародыша *Danio rerio* во второй фазе (за счет выпрямления тела)

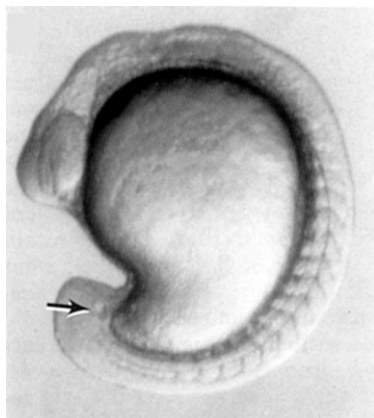


16,5 часов п/о (15
пар сомитов)

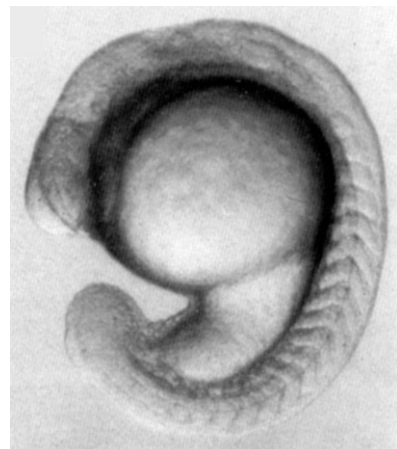


17,5 часов п/о
(17 пар сомитов)

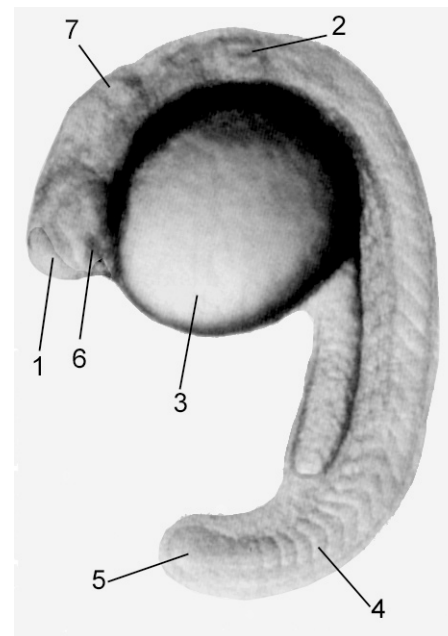
Рост зародыша *Danio rerio* во второй фазе (за счет выпрямления тела)



16,5 часов п/о (15
пар сомитов)



17,5 часов п/о
(17 пар сомитов)



21,5 часа п/о (25
пар сомитов)

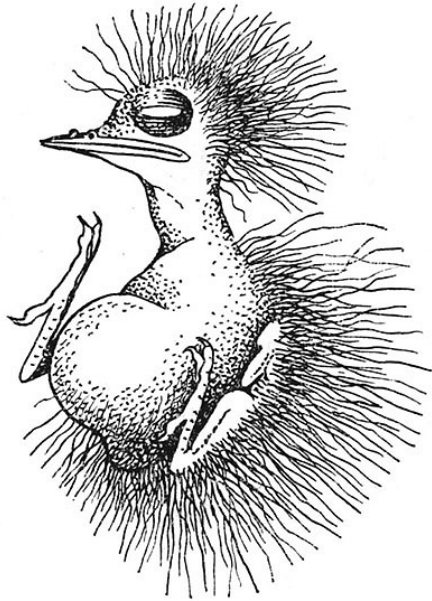
Рост земноводных и пресмыкающихся. Рост представителей этих классов позвоночных менее изучен, чем рост рыб, птиц и млекопитающих. Утвердилось представление, что эмбрионы, например, амфибий, не растут. “Истинный рост” начинается только с момента перехода на активное самостоятельное питание, т.е. в личиночном периоде. Увеличение же веса зародышей перед выклевом принято считать результатом набухания вследствие активного насасывания воды тканями. Однако данные по изучению других характеристик амфибий в эмбриогенезе заставляют усомниться в справедливости этих утверждений.

У амфибий, особенно бесхвостых, весь период роста можно разделить на две фазы: рост до и рост после метаморфоза. Первая фаза - фаза личиночного роста относительно коротка и, как правило заканчивается в течение, чаще, одного или реже, двух сезонов. Продолжительность личиночного роста, как впрочем, и всего личиночного периода онтогенеза определяются условиями обитания, а среди них в первую очередь **температурными**. Показательны в этом смысле различия в длительности личиночного роста у головастиков *Rana catesbeiana*. Головастикам этого вида лягушек, развивающимся в штате Луизиана, для завершения роста и метаморфоза требуется только один сезон, тогда как для их собратьев, родившихся в штате Нью-Йорк, для этого необходимо 2 - 3 сезона.

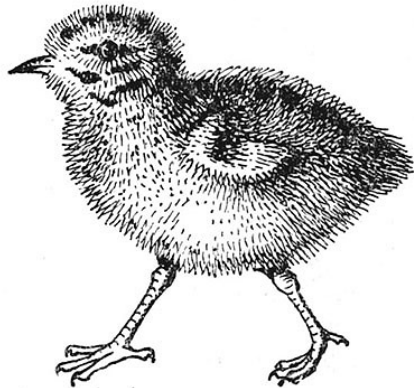
Рост птиц и млекопитающих

Эмбриональный рост

Явление «выводковости» и «птенцовости» в онтогенезе птиц



А



Б

- ▶ Как у птиц, так и у млекопитающих *неонаты* могут появляться на свет более или менее зрелыми. В соответствии с этим птиц делят на *птенцовых* и *выводковых*.
- ▶ У выводковых птиц птенцы вылупляются с открытыми глазами и ушными отверстиями, хорошо развитым пуховым покровом. Они способны бегать и самостоятельно отыскивать пищу.
- ▶ У птенцовых птиц неонаты появляются из яиц голыми, слепыми, совершенно беспомощными.
- ▶ На рисунке (А) – птенец лесного конька (птенцовый тип развития); (Б) – птенец серой куропотки (выводковый тип развития)



Выводок глухарей
(вскоре после
вылупления
неонатов).

*Пример типичного
выводкового типа
развития*

Эмбриональный рост птиц и млекопитающих. Эмбриональное развитие птиц и млекопитающих происходит в относительно постоянной среде, и по этой особенности резко отличается от периода постэмбрионального развития.

У гомойотермных животных различают две формы (образа) развития, существенно модифицирующие как рост эмбриона, так и постэмбриональный рост. И у птиц, и у млекопитающих новорожденные появляются на свет либо более или менее зрелыми (прежде всего в отношении самостоятельного поведения). В соответствии с этим птиц делят на птенцовых и выводковых. У выводковых птиц *неонаты* вылупляются с открытыми глазами и ушными отверстиями, хорошо развитым пуховым покровом; они способны самостоятельно, ходить, бегать, а некоторые и плавать, у некоторых видов – даже самостоятельно отыскивать пищу. Примером могут служить *Куриные* и *Гусиные*. У птенцовых птиц неонаты появляются на свет голыми, слепыми и беспомощными. Они долго остаются в гнезде под опекой родителей. В качестве примера можно привести представителей Воробьиных. Между этими типами имеются переходы.

Соответственно, у млекопитающих выделяют группы зрелорождающих («выводковые») и незрелорождающих («птенцовые»). Выразительным примером зрелорождающих млекопитающих являются копытные, которые рожают детёнышей зрячих, покрытых шерстью и способных активно двигаться (овцы, лошади и т.п.).

Примером незрелорождающих млекопитающих могут служить Насекомоядные, приносящие слепых, голых и беспомощных детёнышей. Но ещё большую зависимость от родительской опеки демонстрируют Сумчатые (*Marsupialia*).

«Птенцовость» развития у Marsupialia



Детеныш обыкновенного поссума или щеткохвоста (*Trichosurus vulpecula*) в сумке матери вскоре после рождения. Рождаются детеныши поссума, как, впрочем, почти всех Сумчатых, «недоношенными» и явно недоросшими. Их интенсивный рост продолжается уже в сумке матери.

В эволюционном плане выводковость у птиц рассматривается как явление первичное, (т.е. выводковые птицы появились эволюционно раньше), а птенцовость – как вторичное (Portmann, 1951; Гофман, 1955). У млекопитающих, в отличие от птиц напротив, рождение незрелых детёнышей – «птенцовость» - рассматривается как явление первичное, а «выводковость» - производство на свет зрелого потомства – вторичное. Широкое сопоставление типов онтогенеза по степени развития головного мозга (церебролизации), проведённое Портманом и Мангольд-Вирц, показало, что для всех групп птиц с относительно высоким показателем развития головного мозга, характерен птенцовый тип онтогенеза, а для птиц с низким показателем - выводковый тип. Среди млекопитающих исключением из правил Мангольд-Вирц считает медведей, которые имеют высокий индекс развития головного мозга и, вместе с тем, выраженный «птенцовый» тип развития. Правда, некоторые исследователи считают крайнюю «птенцовость» медведей явлением вторичным.

Это
интересно !



«Медвежий парадокс»

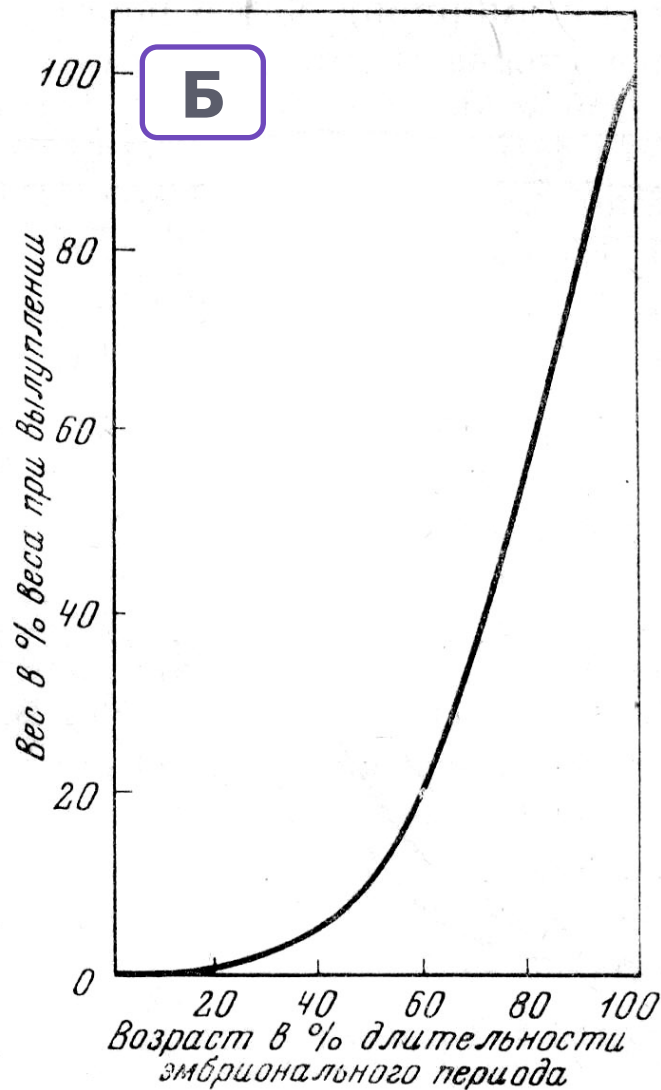
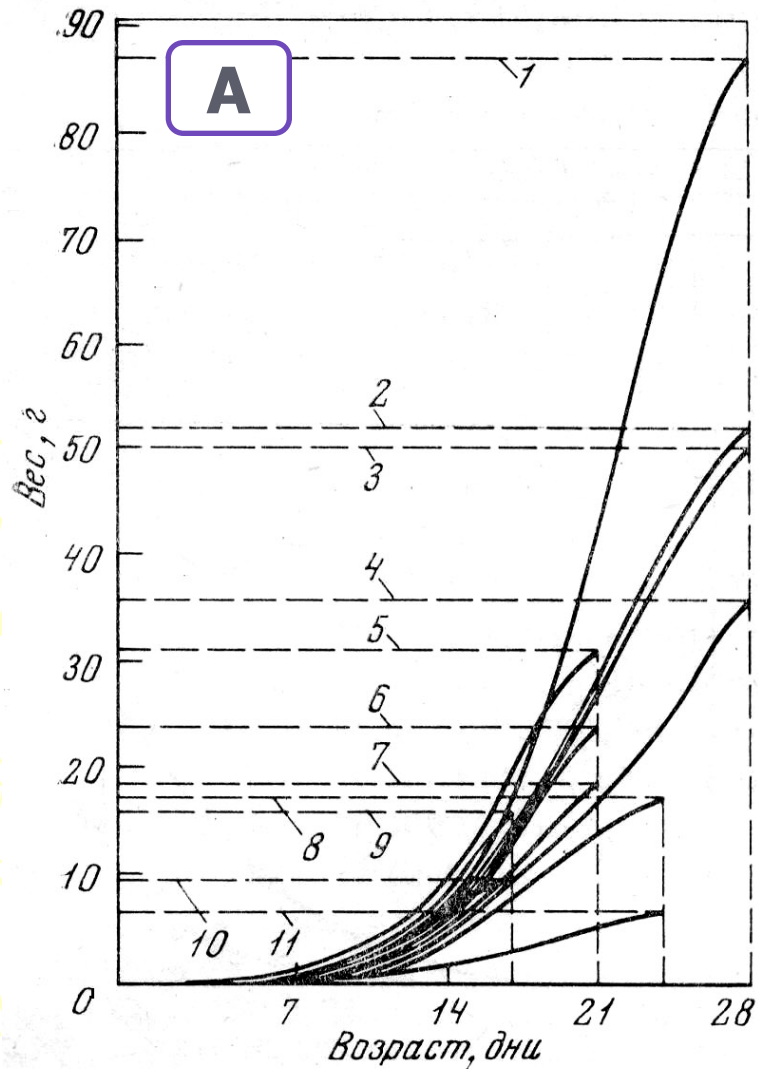
Среди млекопитающих исключением из правил оказываются медведи. При чрезвычайно высоком индексе развития мозга (*высокой церебрализации*), они, тем не менее, имеют выраженный «птенцовый» тип развития

Образ онтогенеза определённо сказывается на ходе эмбрионального развития, но не столь сильно на эмбриональном росте как таковом. Так, относительная скорость эмбрионального роста птенцовых и выводковых птиц, видимо, существенно не различаются; кривые нарастания веса курицы (выводковый тип) и голубя (птенцовый тип) в полулогарифмическом выражении идут параллельно. Романов (Romanoff, 1967) сопоставил динамику эквивалента веса эмбрионов (в % от веса при вылуплении самого неоната) относительно эквивалента времени развития (в % от всего периода насиживания) для перепела, фазана, трёх пород кур, утки, индюка и гуся (выводковый тип), вороны и голубя (птенцовый тип) и показал, что в таком «приведённом» виде кривые эмбрионального роста сливаются.

Автор заключил, что вес птиц при вылуплении определяется в первую очередь размерами яйца, которые всегда являются видоспецифичными.

Кумулятивные кривые роста эмбрионов птиц в абсолютном (А) и приведенном (Б) выражении

[по Romanoff, 1967 из Мина и Клевезаль, 1976]



Пояснения к предыдущему слайду

Кумулятивные (накопительные) кривые роста эмбрионов птиц в абсолютном (А) и приведенном (Б) выражении

[по Romanoff, 1967 из Мина и Клевезаль, 1976]

1 – гусь; 2 – индюк; 3 – крупная утка; 4 – мелкая утка; 5 – курица; 6 – джунглевая курица; 7 – курица бентамка; 8 – фазан; 9 – ворона; 10 – голубь; 11 - перепел

ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ РОСТ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Зрелорождающий («выводковый») образ развития



1



2



3



4

В отличие от Птиц зрелорождаемость («выводковость») у Млекопитающих в эволюционном плане рассматривается как явление *вторичное* (т.е. зрелорождающиеся Млекопитающие появились эволюционно позже), а рождение незрелых детенышей (недозрелость, «птенцовость») – как *первичное*.

Но в целом, на эмбриональный рост и специфику развития млекопитающих тип развития оказывает значительно большее влияние. Неоднократно делались попытки систематизировать многообразные зависимости, полученные при изучении проблемы эмбрионального роста у млекопитающих.

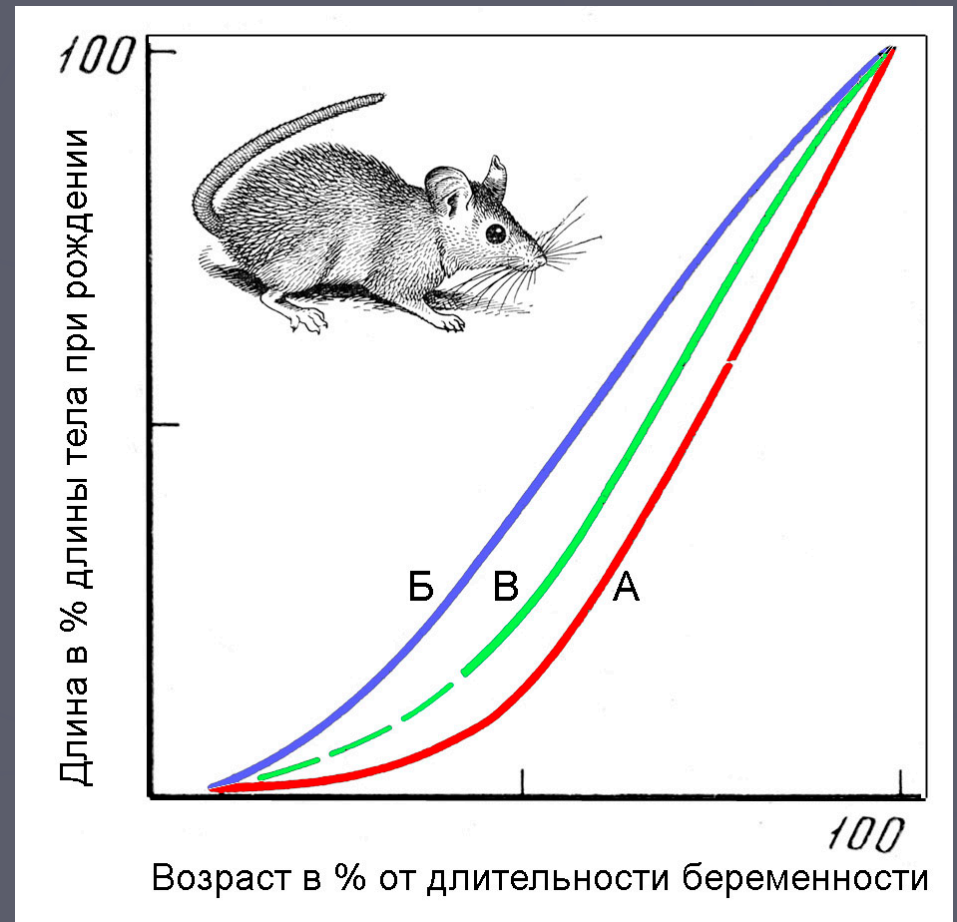
Общий характер роста. Штерба (1974) сравнивал эмбриональный рост лошади, коровы, свиньи («выводковый тип»), собаки, кролика, домовой мыши, серой крысы, обыкновенной полёвки («птенцовый тип») и *Acomys* (грызуна «выводкового типа»). Рост этих животных он представил в относительных величинах, как это сделал А. Романов для птиц.

Оказалось, что кривые роста «птенцовых» и «выводковых» млекопитающих существенно различаются (слайд). Рост «птенцовых» М вначале медленный; по прошествии половины эмбрионального периода они достигают лишь 15% веса при рождении, тогда как вес «выводковых» М в это время составлял 50 % веса. *Acomys* занял на графике промежуточное положение. Т.о. «зрелорождающие» значительно раньше начинают расти ускоренно, и растут более равномерно, чем «незрелорождающие» млекопитающие. Т.е. ***у млекопитающих «выводковость» предполагает раннее начало интенсивного роста.***

Рост зрело- и незрелорождающих млекопитающих

В отличие от птиц характер роста млекопитающих значительно более тесно связан с уровнем зрелости и, по-видимому, накладывает отпечаток на специфику развития в целом.

На графике – «*приведённые кривые*» эмбрионального роста «*птенцовых*» (А) и «*выводковых*» (Б) млекопитающих; (В) – промежуточный тип (*Acomys*).



От каких факторов зависят размеры новорожденного млекопитающего

Можно предположить влияние нескольких факторов:

- 1. Размеры яйцеклетки,*
- 2. Скорость роста,*
- 3. Продолжительность беременности самки,*
- 4. Размер помета (количество однопометников),*
- 5. Условия жизни (питания) беременной самки*

В каких отношениях эмбриональный рост находится с другими параметрами развития млекопитающих. Можно предположить, что его эффективность зависит от размеров яйцеклетки (исходной величины к началу отсчёта), от продолжительности беременности самок (или длительности периода эмбрионального роста) и, наконец, от скорости роста, собственно. При этом можно думать, что эффективность ростовых процессов детерминируется размерами взрослых форм.

Размеры яйцеклеток плацентарных млекопитающих оказываются относительно близкими (60-150 мкм) и не соответствуют размерам взрослых животных. Например, яйцеклетка крота имеет диаметр 125 мкм, а кита – 140 мкм. Поэтому, вычисляя среднюю скорость эмбрионального роста, вполне оправдано пренебречь столь малозначительными различиями в размерах яйцеклеток и учитывать вес новорождённых и длительность беременности. При этом следует постоянно помнить о том, что ряд Млекопитающих претерпевают в ходе эмбрионального развития диапаузы. Например, у морского слона зародыш начинает расти лишь через 4 месяца после оплодотворения, ещё позже, через 7-7,5 месяцев начинается рост у соболя (*Martes zibellina*).

От чего зависит продолжительность беременности? Естественно предположить здесь связь с размерами самки. Кильштрём (Kilström, 1972) сравнивал длительности беременности у М разных групп (кроме домашних и животных с выраженной диапаузой). Автором было показано, что продолжительность беременности *коррелирует с весом тела взрослой самки* согласно выражению $G=aW^b$. Показатель степени (b) здесь примерно одинаков у всех отрядов (0,17), кроме китообразных (0,04), а коэффициент

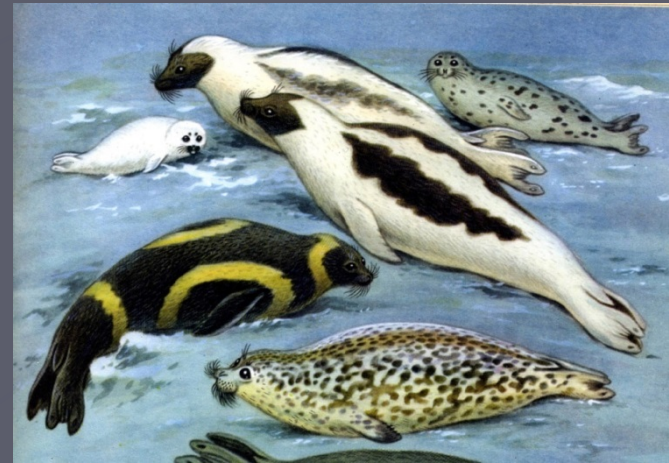
пропорциональности (a) зависит от типа плаценты. У усатых китов отмечается тенденция к обратной зависимости; у наиболее крупного из них *синего кита* беременность короче, чем у более мелких *финвала* и *сейвала*. Тем не менее, принято считать, что *относительно более крупные млекопитающие характеризуются и относительно более продолжительной беременностью.*

Относительно более крупные млекопитающие характеризуются и относительно более продолжительной беременностью



Например, беременность у самок самого крупного сухопутного млекопитающего — африканского слона (*Loxodonta africana*) (средний вес самок около 3 т и высота в холке около 4 м) длится 22 месяца. Новорожденные слонята имеют вес 100 кг и высоту до 1 м.

Существует ли зависимость между весом новорождённых и весом тела матери ?



- ▶ Да – существует , и на первый взгляд, неожиданная. А именно, *чем крупнее самка, тем меньше относительный вес новорождённого*. Но такая корреляция не выявляется при сравнении видов внутри отдельных групп. Например, нет её и среди ластоногих. См. табл. на следующем слайде

Соотношение весовых параметров у самок и новорожденных в группе Ластоногих

Вид животного	Очковая нерпа (<i>Pusa hispida</i>)	Гренландский тюлень (<i>Pagophilus groenlandicus</i>)	Морской слон (<i>Mirounga leonina</i>)
Вес самки	30-40 кг	70-90 кг	300-400 кг
Вес новорожденного	3,5-4,0 кг	7,1-8,5 кг	35-39 кг
Относительный вес	~ 10%	~ 10%	~ 10%

Выводы:

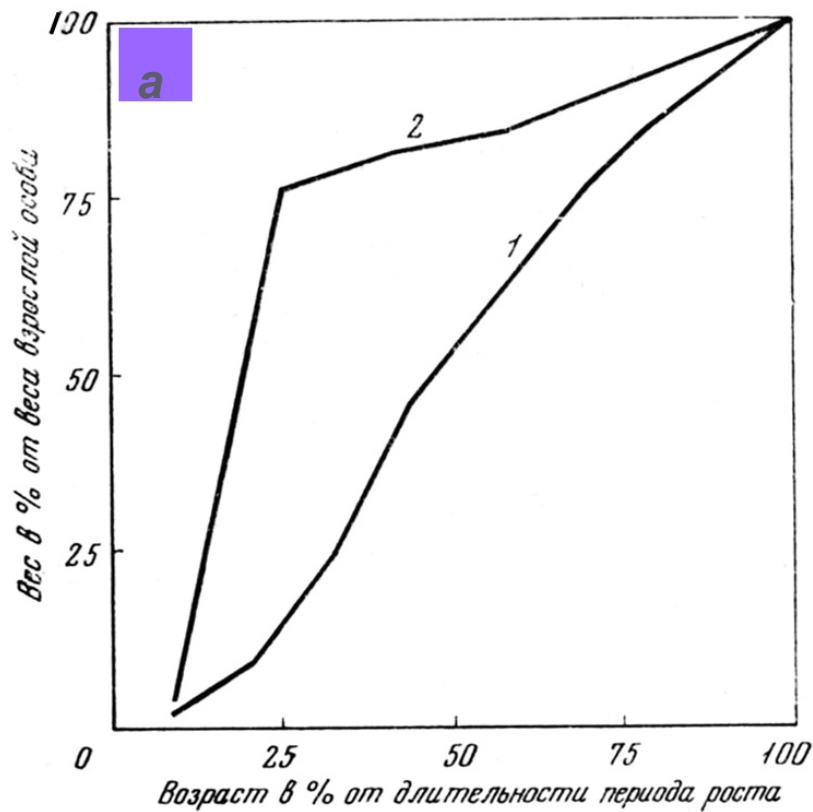
1. Для эмбрионального периода птиц, и млекопитающих характерно относительное постоянство внешних условий. В первом случае развитие совершается в «амниотическом» яйце; во втором – в утробе материнского организма.
2. Гомойотермным животным свойственны два варианта развития: выводковость (зрелорождение) и птенцовость (незрелорождение)], имеющие у птиц и млекопитающих разный эволюционный возраст.
3. Вариант (образ) развития у птиц меньше сказывается на эмбриональном росте, чем у млекопитающих, возможно, в последнем случае это связано с *матротрофией*.

Рост

птиц и млекопитающих

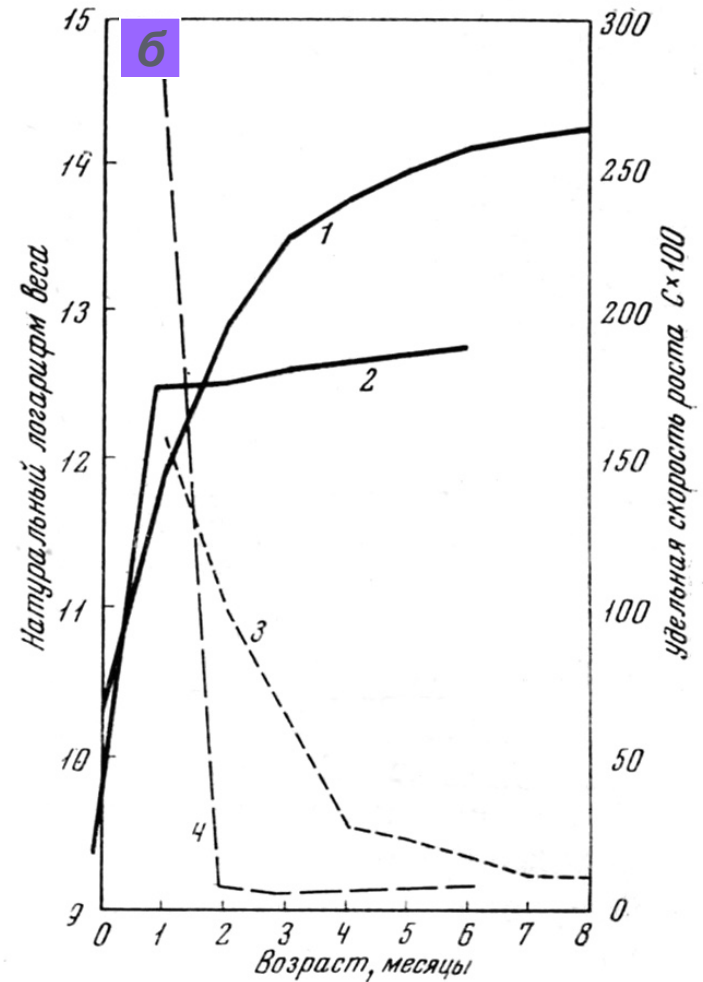
в ювенильном периоде

Ювенильный рост птиц



Кривые постэмбрионального роста курицы (1) и голубя (2) (Kaufman, 1930)

а — приведенные; б — неприведенные; 3 — удельная скорость роста курицы; 4 — удельная скорость роста голубя



Рост птенцов после вылупления протекает в сжатые сроки, определяемые длительностью гнездового периода и, часто, сезонными перелётами. В этот период у неонатов можно выявить три тенденции:

- I. За гнездовой период вес увеличивается примерно до веса взрослой птицы. Это наиболее *распространенный вариант*.
- II. За гнездовой период птенцы набирают вес, превышающий вес взрослой птицы; но перед вылетом из гнезда вес уменьшается. Это характерно для *птенцовых* птиц – хороших летунов (например, стрижей).
- III. За гнездовой период неонаты далеко не достигают веса взрослой птицы. Рост заканчивается уже после того, как молодые покидают гнездо. Этот вариант характерен для *выводковых* птиц.

Рост птиц **конечный**. Колебания веса взрослых особей отражают главным образом изменения жировых запасов.

*Период роста большинства неонатов очень короткий, рост заканчивается в течение первого лета их жизни. Исключение представляют некоторые группы крупных птиц, у которых рост продолжается дольше одного сезона [птенцы фрегата (*Fregata magnificens*) достигают размеров взрослых птиц за 150-200 дней, а птенцы королевского альбатроса (*Diomedea aratorpha*) через 200-230 дней. Самцы глухарей (*Tetrao urogallus*) растут в течение первого и второго лета жизни.*

Рост птиц, как правило, *изображается типичной S-образной кривой с выходом на плато.*

Наблюдается та же закономерность, что и у бесконечно растущих рыб – *крупные птицы растут дольше более мелких (альбатрос, аисты, страусы).*

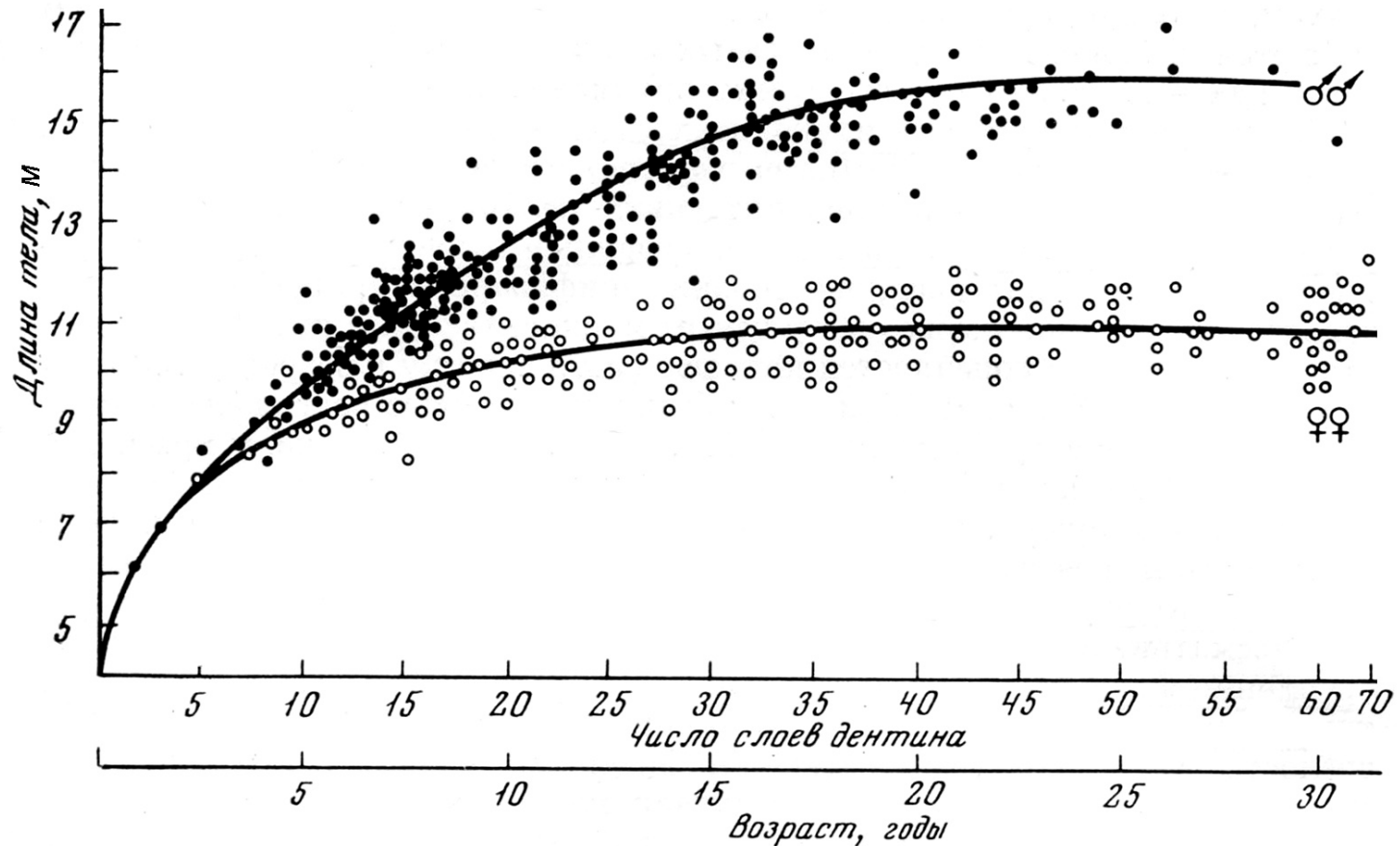
Периодичность роста отмечена у многих видов (*выявлены три периода роста*).

Самая характерная черта роста млекопитающих – чёткое подразделение постэмбрионального роста на *две фазы* (периода): **до и после полового созревания**. Броди утверждал, что в первой фазе рост «положительный экспоненциальный или *самоускоряющийся*»; во второй – «отрицательный экспоненциальный или *самозамедляющийся*». **Однако, правильнее, видимо, рассматривать рост в каждой фазе как параболический со своим значением констант.**

Общая тенденция роста *безусловно выражается S-образной кривой*, выбор же уравнения роста часто не имеет принципиального значения.

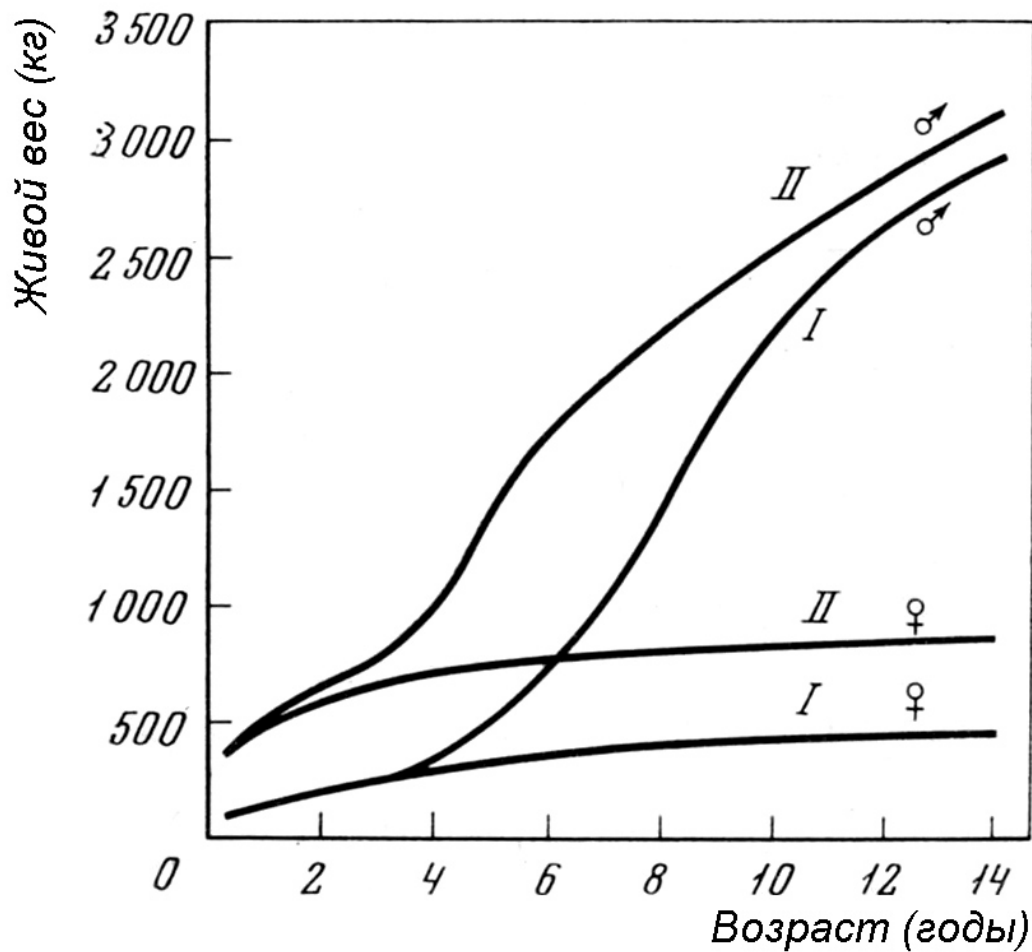
У многих млекопитающих имеет место ***половой диморфизм*** по размерам (см. слайд **46 ★**). Интересно, что на ранних этапах постнатального роста он, как правило, не обнаруживается или проявляется не резко. Различия в роста самцов и самок начинают проявляться лишь во второй фазе постнатального роста, часто после наступления половой зрелости, как это имеет место у морских слонов. **Как правило, у млекопитающих самцы крупнее самок, исключением являются китообразные и, в первую очередь, усатые киты.**

Половой диморфизм роста млекопитающих



Кривые линейного роста самцов и самок кашалота (*Physeter catodon*)

Половые различия увеличения массы тела у морских слонов *Mirounga leonina*



I – остров Маккуори;
II – Фолклендские острова

Главная характерная черта роста млекопитающих – чёткое подразделение роста после рождения на две фазы (периода): рост до полового созревания и рост после достижения половой зрелости

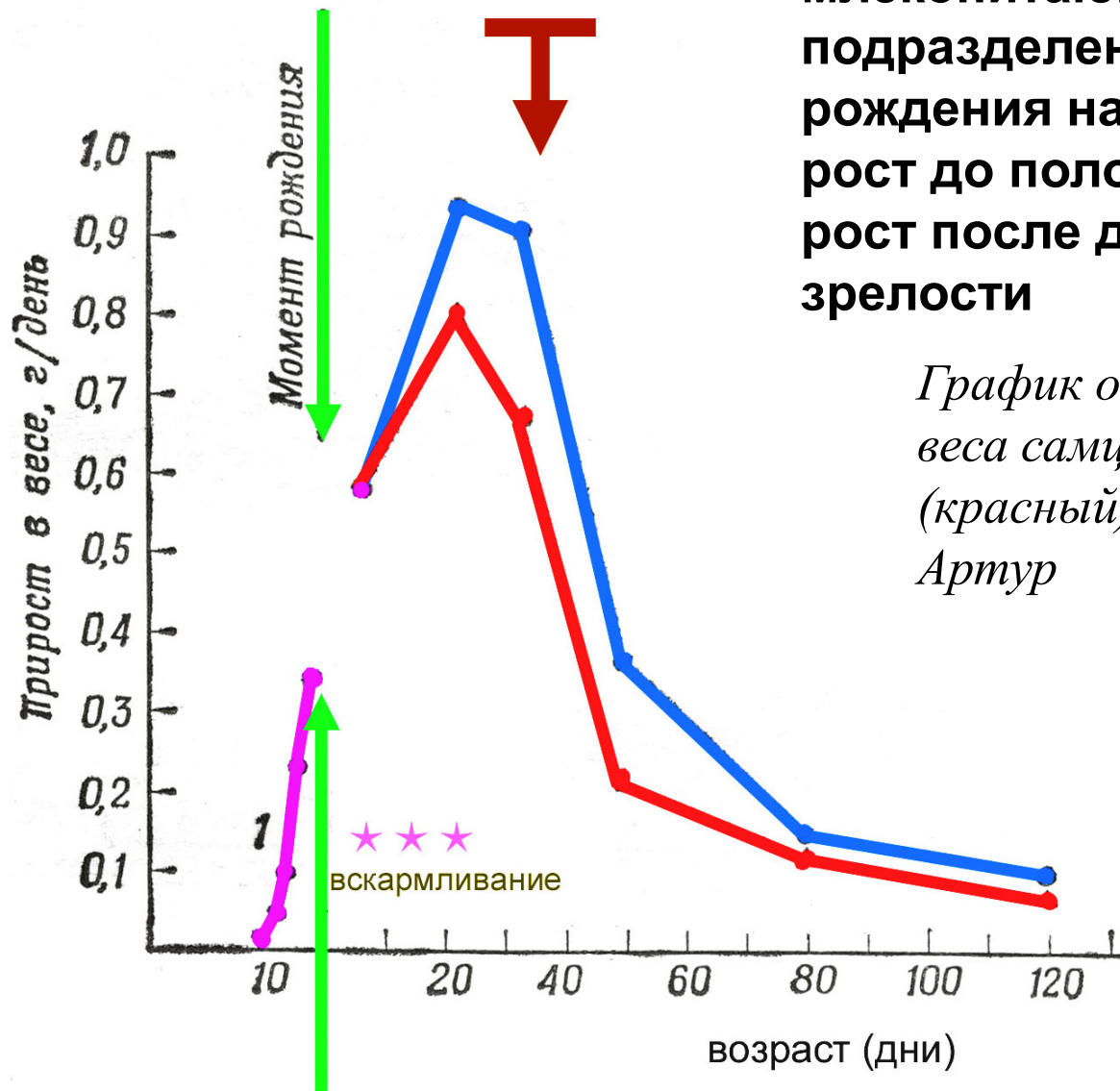


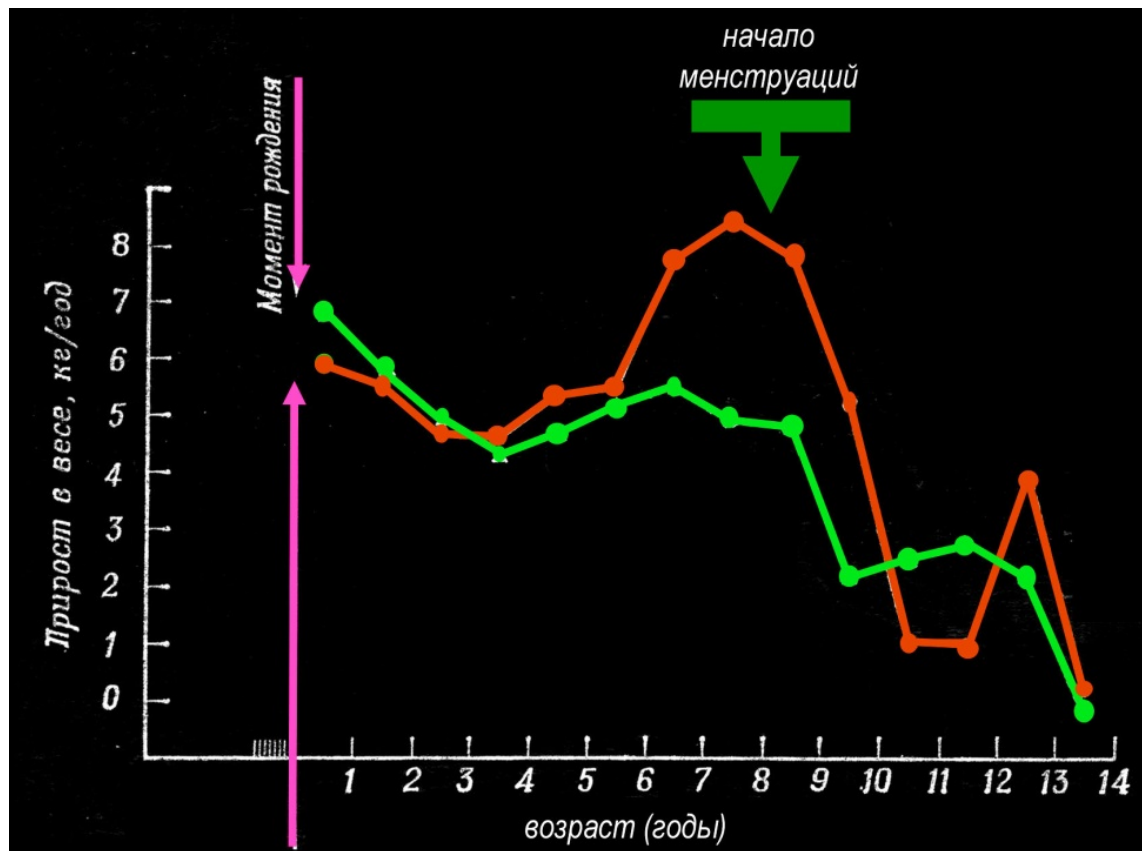
График отражает увеличение веса самцов (синий) и самок (красный) мышей линии Мак-Артур

из Tanner, 1963

На графике (по Tanner, 1962) (см. слайд **50★**) приведена кривая увеличения веса у *мышей*: 2 и 3 (данные для крупных самцов и самок линии Мак-Артур, полученные *продольным методом*); 4 и 5 – мелкие мыши той же линии. **Малая продолжительность интервала между окончанием вскармливания и половым созреванием** и отсутствие явного пубертатного скачка связаны с отсутствием периода низких скоростей роста между моментом рождения и наступлением половой зрелости. Мышь, по-видимому, рождается на более ранней стадии своего развития, чем приматы и человек.

На следующем графике представлены кривые скорости увеличения веса у *шимпанзе* (см. слайд **50★**). Видно, что кривая имеет совершенно иной вид и полностью соответствует кривой роста у человека. Для обезьян, особенно, для самцов (кривая 1), характерен выраженный **пубертатный скачок**. Увеличение времени между окончанием вскармливания и половым созреванием, а также появление пубертатного скачка роста можно рассматривать как *этап в эволюции приматов* и человека. **Это дополнительное время для созревания мозга** (в процессе обучения сотрудничеству в групповой или семейной жизни).

Характерные особенности роста приматов (шимпанзе)



Увеличение времени между окончанием вскармливания и половым созреванием, появление пубертатного скачка роста, а также некоторую отсрочку в наступлении половой зрелости можно рассматривать как этап в эволюции приматов

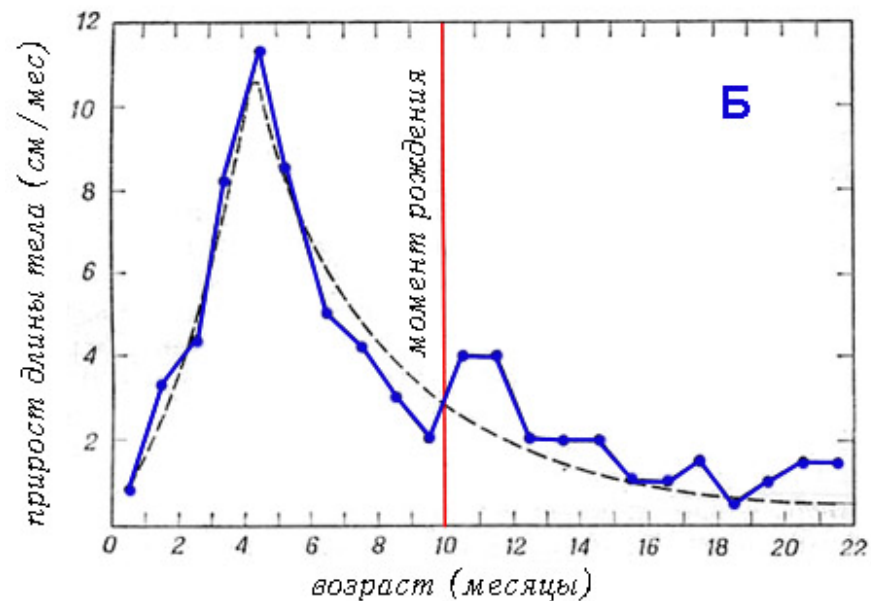
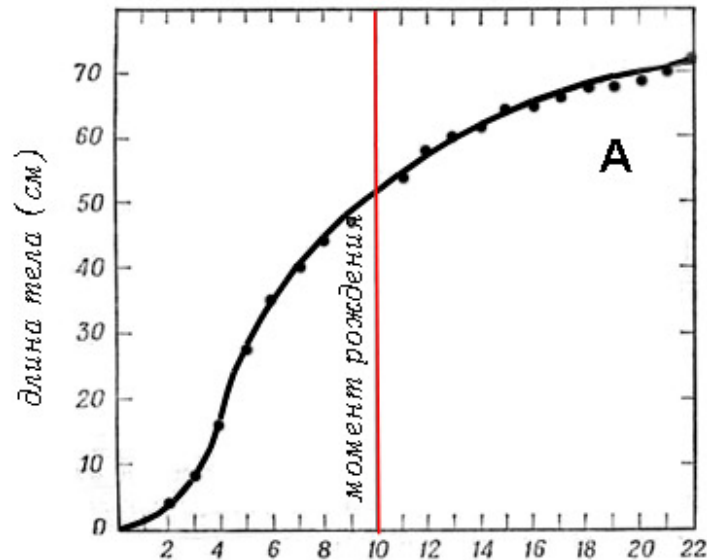
ПРЕНАТАЛЬНЫЙ и ЮВЕНИЛЬНЫЙ РОСТ ЧЕЛОВЕКА

Рост человека в пренатальном периоде. На одной из предыдущих встреч мы уже рассматривали пример периодичности роста организма человека в течение продолжительно отрезка жизни, установленной на основании вычисленной Шмальгаузенем константы параболического роста. Сейчас более подробно разберём динамику роста человека в *пренатальном периоде*. Обратимся к рисунку из известного труда Д'Арси Томпсона «Growth and form» (1942), на котором представлены два графика: абсолютного роста и абсолютной скорости роста длины тела человека в пренатальном и постнатальном периодах.

В первые два месяца внутриутробного развития скорость роста длины тела относительно не велика. Этот отрезок времени автор называет стадией «регионализации», т.е. подразделения некогда гомогенного целого на отдельные части, такие, как голова, конечности и т.д., и гистогенеза – дифференциации клеток с образованием специализированных тканей, таких как мышечная и нервная. В то же время благодаря дифференциальному росту и клеточным транслокациям (процесс морфогенеза) каждая часть приобретает совершенно определённые очертания. Морфогенез продолжается вплоть до взрослого состояния, а в некоторых частях тела – до старости. Но в основных чертах он завершается на 8 неделе внутриутробного развития, когда зародыш приобретает характерные признаки человека. Максимальная скорость роста плода отмечается на 4-м месяце беременности.

Рост длины тела человека в пренатальном и раннем постнатальном периодах (по Thompson, 1942)

Первые четыре месяца внутриутробного развития характеризуются максимальной скоростью роста плода. Постепенно к 36-й и 40-й неделям (момент рождения) скорость роста плода несколько замедляется, как полагают, в связи с абсолютным заполнением полости матки. Сразу же после рождения скорость роста вновь возрастает, особенно у генетически крупного ребёнка.



Такова же динамика и веса плода, с той лишь разницей, что максимальная скорость нарастания веса достигается несколько позднее – обычно на 34 неделе (8,5 месяцев) внутриутробного развития.

В период между 36 и 40-й неделями (момент рождения) скорость роста плода снижается, так как к этому моменту полость матки оказывается целиком заполненной. Скорость роста близнецов замедляется раньше – к тому времени, когда их общий вес становится равным весу одиночного 36-недельного плода. *Таким образом, вес и размеры тела зависят не столько от генотипа, сколько от окружающих условий, каковыми в данный момент является материнский организм.* Если генетически крупный ребёнок развивается в матке небольшой женщины, замедляющие рост механизмы обеспечивают успешные роды. Сразу же после рождения скорость вновь возрастает, особенно у генетически крупного ребёнка. Прибавка в весе достигает максимума через два месяца после рождения, т.е. в периоде лактации.

На представленных кривых замедление роста в пренатальном периоде выражается в более низких показателях в 9-ом и 10-ом месяцах и низкими скоростями роста в промежутках между 8 и 9 и от 9 до 10-го месяца. Увеличение скорости роста сразу после рождения несколько сглаживает кривую. Однако, поскольку эти кривые построены на базе данных, полученных по пренатальному и постнатальному периоду многих детей, трудно предполагать, в какой мере они отражают реальную динамику. Большая средняя скорость роста плода объясняется продолжающимися делениями подавляющего большинства клеток. По мере роста плода количество делящихся клеток постепенно уменьшается,

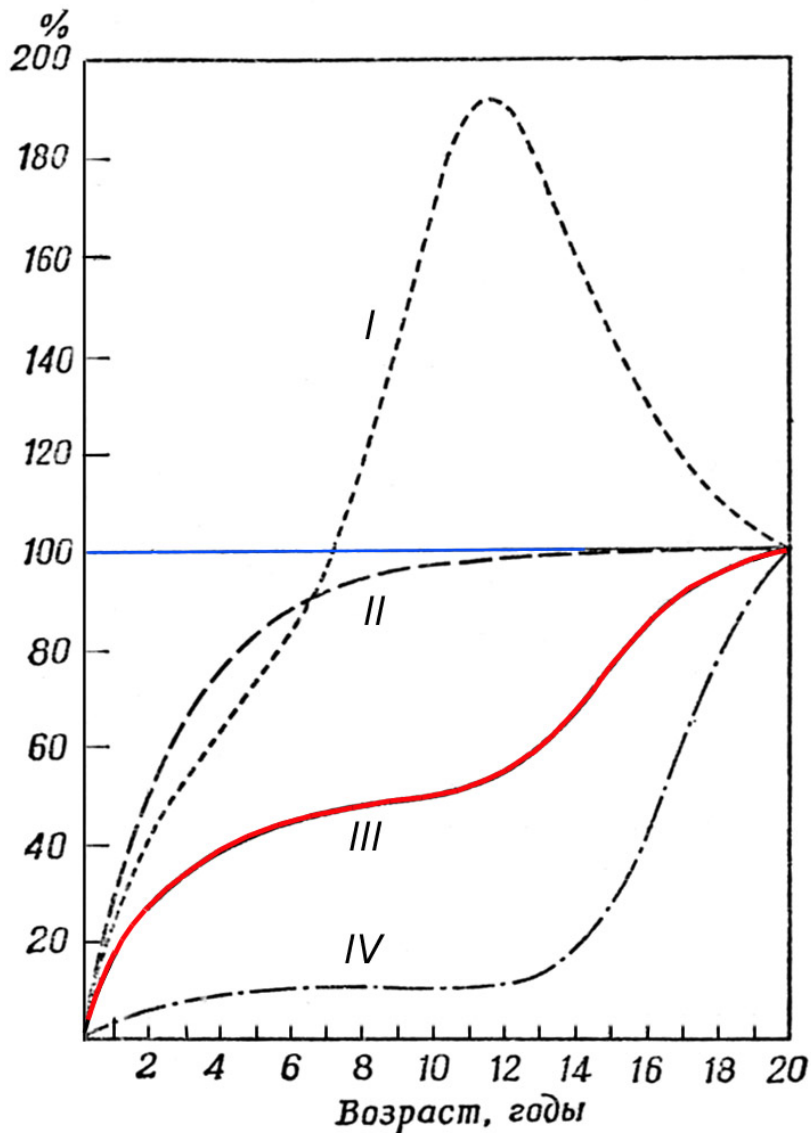
и принято считать, что после 6-го месяца внутриутробного развития не происходит (или почти не происходит) образования новых мышечных и нервных клеток (если не считать клеток нейроглии). В это же время скорость роста линейных размеров резко падает.

Что касается роста в постнатальном периоде, то он продолжается, по крайней мере, у некоторых тканей, за счёт развития и увеличения размеров уже существующих клеток (т.е. в результате гипертрофии), а не по причине образования новых клеток. Исключение, по-видимому, составляет жировая ткань, клетки которой (*адипоциты*) продолжают увеличиваться в количестве вплоть до пубертатного периода, правда при постепенно снижающихся темпах прироста и при прогрессирующей гипертрофии.

Гормоны и в частности соматотропин (ГР), обладает высочайшей видоспецифичностью. Стимуляцию роста у человека вызывают только гормоны человека или обезьяны. ГР сам по себе не оказывает влияния на хрящ. Он вызывает рост посредством стимуляции печени, которая продуцирует промежуточный гормон, *соматомедин*.

Кривые роста отдельных тканей (на графике) (см. слайд **60** ★). Графики представляют собой динамики размеров, достигаемых различными тканями к каждому возрасту в % от общего прироста за период с момента рождения до наступления зрелости (20 лет). *Изменение длины тела и большей части других его размерностей* характеризуется «единой общей кривой» - **общий тип**, кривая **III**. **Рост репродуктивных органов** (кривая **IV**) как внутренних, так и наружных

Рост разных тканей у человека



I – **лимфоидный тип**: тимус, лимфоузлы, лимфатические массы кишечника;

II – **мозговой и головной тип**: мозг и его части, твердая мозговая оболочка, спинной мозг, глаз, размеры головы;

III – **общий тип**: тело в целом, внешние размеры, органы дыхания и пищеварения, почки, аорта и лёгочная артерия, мышечная система, объём крови;

V – **репродуктивный тип**: яички, придаток, предстательная железа, семенные пузырьки, яичники, фаллопиевы трубы

• По оси Y - достигнутая величина тела или его части к общему приросту от рождения до зрелости (20 лет), принятому за 100 %

может быть представлен в виде кривой, принципиально сходной с общей кривой, и, тем не менее, явно отличной от неё. В предпубертатном периоде рост этих органов замедлен, а в период полового созревания – ускорен. Эти органы чувствительны не ко всем, но лишь к определенным гормонам.

Рост мозга (а также черепа, глаза и уха). Эти органы развиваются раньше всех других и характеризуются специфичной кривой постнатального роста (кривая II): у новорожденного мозг уже достигает 25% своего дефинитивного веса; у пятилетнего ребенка вес мозга равен 90%, а у 10-летнего – 95%. Для мозга «нет пубертатного скачка» или он почти не выражен. Кривая роста лицевой части представляет некоторую промежуточную динамику между динамиками верхней части черепа и остального скелета; для роста нижней челюсти обнаруживается отчетливый пубертатный скачок. Таким образом, голова в целом опережает в своем развитии и росте остальные части тела, а верхняя часть её (мозг и глаза) опережает нижнюю.

Лимфатическая ткань миндалин, червеобразного отростка, кишечника и селезенки характеризуется совершенно иной кривой роста (I) Эта ткань достигает *максимального развития еще до наступления подросткового периода*. Затем, вероятно под непосредственным влиянием половых гормонов, она подвергается некоторому *обратному развитию* до уровня взрослого человека.

Постпубертатный рост. Рост позвоночного столба

Рост скелета не прекращается к концу подросткового периода. Эпифизарные хрящи у человека окостеневают и потому рост конечностей прекращается полностью вскоре после полового созревания.

Гормоны и рост в подростковом периоде. С наступлением подросткового периода начинается новая фаза роста, во время которой действие гормонов половых желез и надпочечников в сочетании с ГР вызывает пубертатный скачок роста. В частности, третья группа гормонов надпочечников – *андрогены* регулируют весь ход пубертатного ускорения роста. Рост позвоночного столба продолжается и в возрасте 20-30 лет (на 3-5 мм). Между 30 и 50 годами длина позвоночника постоянна.

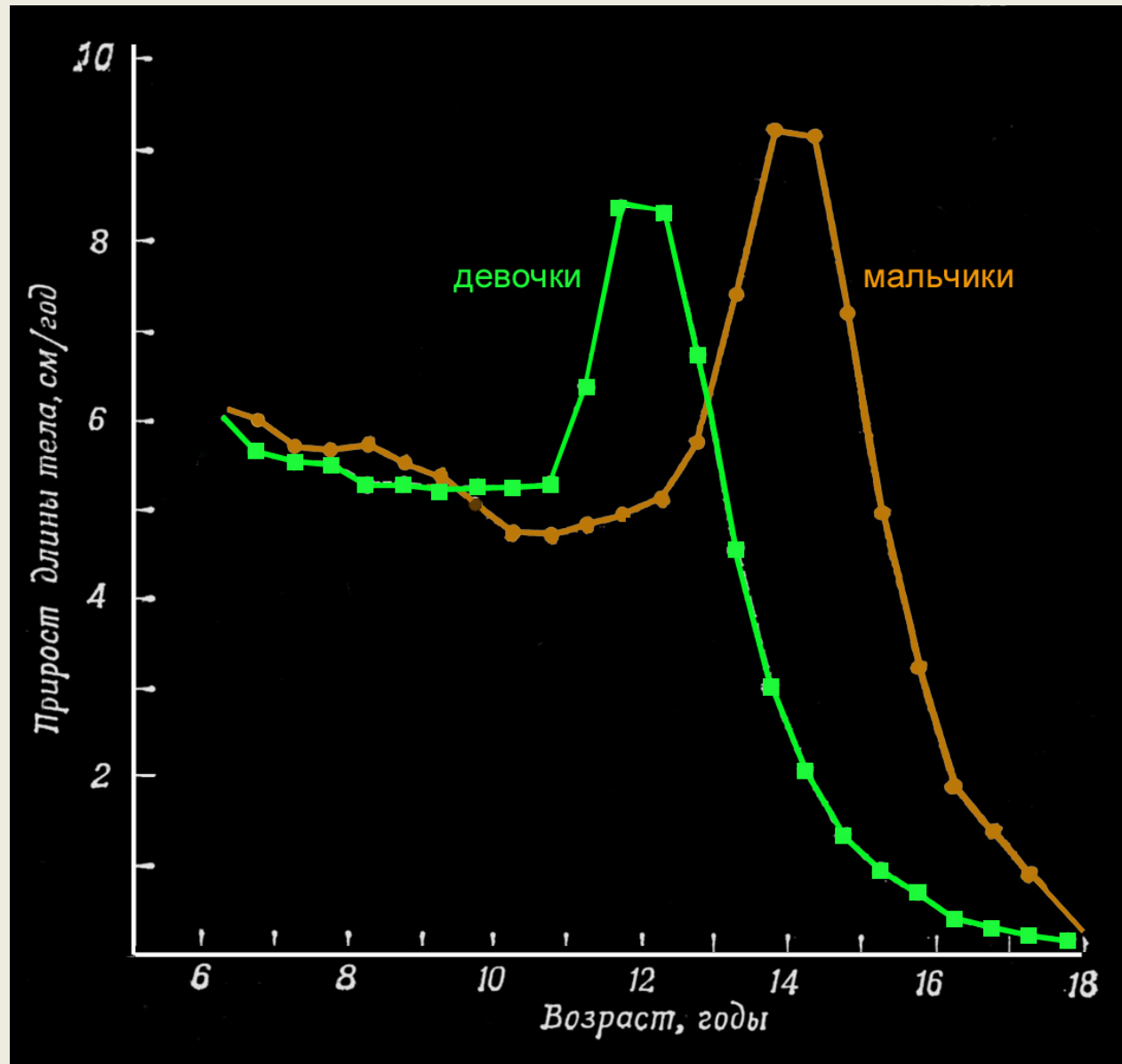
Голова и лицо растет до 60 лет. Между 20 и 60 годами прибавка составляет от 2 до 4% от размеров головы в 20-летнем возрасте.

Таким образом, очевидно, что рост человека конечный, хотя увеличение размеров разных органов и систем завершается в разном возрасте.

Пубертатный скачок роста человека

Пубертатный скачок роста – это общее для приматов и человека явление, варьирующее по интенсивности и длительности у разных индивидуумов. Максимальная абсолютная скорость роста длины тела на этом этапе в среднем составляет около 10 см/год для мальчиков и немного меньше для девочек. У мальчиков ПСР совершается в среднем между 12,5 и 15,5 годами, а у девочек – на два года раньше.

из Таннер, 1979



Пубертатный скачок роста человека

На слайде приведены кривые скорости роста, иллюстрирующие половые различия между группой мальчиков с максимумом скорости в 14-15 лет и группой девочек с максимумом в 12-13 лет.

Различия в размерах тела у взрослых мужчин и женщин зависят, прежде всего, от *времени наступления, продолжительности и интенсивности пубертатного скачка роста (ПСР)*. До этого скачка различия в длине тела между мальчиками и девочками не превышают 2%, а после него они достигают в среднем 8%. Различия возникают также вследствие *более позднего наступления ПСР у мальчиков*, в связи с чем увеличивается продолжительность периода предпубертатного роста, хотя и протекающего с малой скоростью; имеет значение и интенсивность самого скачка.

Длина тела. ПСР касается почти всех костных и мышечных размеров, хотя и не в равной мере. *Скачок роста длины тела происходит главным образом за счет роста туловища, а не конечностей.* Скачок в увеличении мышечной массы происходит через 3 месяца, а подъем веса – через 6 месяцев после скачка роста длины тела.

1. Пубертатный скачок роста затрагивает практически все костные и мышечные размеры, хотя и не в равной степени
2. Скачок роста длины тела происходит, главным образом, за счет роста туловища, а не конечностей
3. Скачок в увеличении массы мышц отмечен через 3 месяца, а подъем веса тела – через 6 месяцев после скачка роста длины тела
4. ПС захватывает почти все органы, в том числе и *сердечную мышцу* и такой орган, как *глаз* (развитие миопии)
5. Некоторое ускорение наблюдается в росте лицевого скелета, оно более выражено у мальчиков.
6. До сих пор точно не установлено, имеется ли ПС в развитии (росте) мозга

Постпубертатный рост позвоночного столба

Гормоны и рост в подростковом периоде. Рост скелета не прекращается к концу подросткового периода. Но поскольку эпифизарные хрящи у человека окостеневают, то вскоре после полового созревания рост конечностей прекращается полностью. А если и идет какой-то рост тела в длину, он осуществляется исключительно за счет удлинения позвоночника.

С наступлением подросткового периода начинается новая фаза роста, во время которой действие гормонов половых желез и надпочечников в сочетании с гормоном роста вызывает *пубертатный скачок роста*. В частности третья группа гормонов надпочечников – *андрогены* регулируют весь ход пубертатного ускорения роста.

Рост позвоночного столба продолжается и в возрасте 20-30 лет (на 3-5 мм). Между 30 и 50 годами длина позвоночника постоянна.

Голова и лицо растут до 60 лет. Между 20 и 60 годами прибавка составляет от 2 до 4% от размеров головы в 20-летнем возрасте.

Таким образом, очевидно, что рост человека конечный, хотя увеличение размеров разных органов и систем завершается в разном возрасте.

окончание презентации



СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ