

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ

В. Я. БРОВАР

О ТИПЕ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РОСТА СКЕЛЕТА ДОМАШНЕГО КРОЛИКА (*ORYCTOLAGUS CUNICULUS* DOM.)

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 21 VI 1940)

Трудно допустить, чтобы общая картина количественных (весовых) изменений, происходящих в постэмбриогенезе скелета *Bos taurus* L. (^{1,2}), была особенностью только этого вида. Естественнее предположить, что те же закономерности свойственны ряду других млекопитающих, а потому они составляют особый тип постэмбрионального роста скелета. Простые соображения говорят при этом, что могут быть некоторые иные комбинации тех же закономерностей и они образуют другие типы: с относительным к периферическому скелету уменьшением всего осевого и с относительным их постоянством (¹). Каждый тип, надо думать, даст внутри себя еще ряд подразделений с более или менее точной количественной обособленностью.

Все это дает надежду в результате количественного анализа онтогенетического формообразования уяснить как пути индивидуального развития, так и новые специфичные для разных таксономических единиц характеристики и количественные показатели результатов экспериментальных воздействий. Надежды эти встречаются, однако, серьезные затруднения со стороны в общем справедливого мнения, что всякие призывы к широкому охвату видов исследованиями по росту их скелета мало убедительны, так как работы эти обычно сопряжены с очень большими затратами труда и времени. Я хочу показать на примере, что существует крайне простой способ быстрого получения общего представления о типе постэмбрионального (весового) роста скелета; не претендуя на устранение иных методик, этот способ знакомит с течением постэмбриональных количественных процессов в скелете как системе.

В основе этого способа лежат две предпосылки: 1) признание, что для характеристики роста скелета первостепенное значение имеет изменчивость соотношений между его естественными частями и 2) что изменения этих соотношений в ряде отделов скелета протекают постэмбрионально преимущественно однозначно, как говорят математики, — монотонно.

Из первой предпосылки вытекает, что исследованием необходимо охватить все элементы скелета, как системы, объединенными в его естественные группы, число которых, однако, может быть изменено слиянием или разделением в зависимости от целей исследования. Вторая предпосылка означает, что отношение количественной (весовой) характеристики данной части скелета к какой-либо другой части изменяется так, что оно или только уменьшается, или только увеличивается, или только постоянно (последнее также случай монотонности, если считать приращение нулевым).

Монотонность изменения соотношений не общая и не строгая законо-

мерность: нет сплошной монотонности, судя по всему, в эмбриогенезе; затем она, несомненно, нарушается при переходе от эмбрионального роста к постэмбриональному, а потому в самих начальных этапах постэмбриогенеза. Недостаточна она и для обоснования гипотезы градиента роста, которая более эвристична. Тем не менее существование монотонности на подавляющем по величине отрезке постэмбрионального роста позволяет легко получить общее представление о росте между двумя не слишком близкими к началу фазами. Наша попытка охватить весь постнатальный рост еще более упрощает задачу в силу устранения трудностей точного разграничения избранных фаз от смежных. Действительно, и новорожденные, и взрослые животные, совершенно закончившие весовой рост скелета, как это имеет место у подавляющего большинства млекопитающих, представляют собой фазы, установить которые сравнительно с иными наиболее легко. Хотя различия в абсолютном и относительном уровне развития скелета у новорожденных имеются, но они не велики, а для гарантии от случайностей можно взять и несколько таких экземпляров, нередко притом из одного приплода, чтобы получить среднее при наличии малых взаимных отклонений. О числе взрослых см. ниже.

Исходя из этих предпосылок, я предпринял такое по объему очень простое исследование: придерживаясь определенной и в общем обычной схемы деления скелета, но отнюдь не углубляя ее до отдельных элементов (*os hyoideum*, *clavicula* и *ossa sesamoidea* не взвешивались, см. таблицу). Я взвесил с точностью до 0,01 г совершенно свежие кости трех новорожденных крольчат и их матери черно-огненной породы, возраста около 1 года, а затем обычным способом вычислил коэффициенты роста (К.Р.) как непосредственно взвешенных частей, так и полученных простым суммированием (см. Σ в табл.). К. Р. брались не как отношение одних приращений к начальным значениям, но обычным приемом деления последующего значения переменной (вес части взрослого) на начальное (вес гомологичной у новорожденного). На эту работу можно было считать законченной, так как для наших целей отношения между численными значениями коэффициентов можно усмотреть и без исчисления их относительной величины.

Абсолютный и средний (M) вес (г) частей скелета крольчат

Sexus animalium et № eorum	Pondus totum	S c e l e t u m a x i a l e										
		C r a n i u m			V e r t e b r a e							Scel. axiale totum Σ
		calvarium	mandibula	Σ	cervicales	thoracales + costae sin. + sternum	lumbales	sacrales	caudales	Σ		
♀ 1	53,27	2,39	0,29	2,68	0,45	1,35	0,29	0,08	0,07	2,24	4,92	
♂ 2	54,95	2,54	0,34	2,88	0,58	1,97	0,52	0,10	0,11	3,28	6,16	
♂ 3	60,47	3,42	0,33	3,75	0,67	2,05	0,63	0,13	0,12	3,60	7,35	
♀ M. 4	56,23 2673,00	2,72 39,36	0,32 8,46	3,10 47,82	0,57 9,71	1,79 45,25	0,48 21,38	0,10 4,59	0,10 1,63	3,04 82,58	6,14 130,38	
C I	47,54	14,16	26,44	15,43	17,04	25,28	44,54	45,00	16,30	27,16	21,23	
C II	72,91	25,17	54,13	27,67	32,49	38,45	73,75	73,50	45,90	44,30	35,91	

Итоги сведены в таблице. Сравнивая полученные отвлеченные числа, непосредственно выводим данные о конечных итогах постэмбрионального роста:

1) Весь скелет по весу относительно общего веса животного, как это уже известно (4), уменьшался (то же у *B. taurus*); имеются отдельные части (особенно *os femoris*, *os tibia*), которые росли больше, чем рос живой вес (у *B. taurus* эти кости из осевого скелета: *sacrum* и *mandibula*).

2) Осевого скелет в целом рос еще меньше, чем весь скелет, и в итоге относительно него уменьшился, тогда как периферический соответственно увеличился (совершенно иной тип роста, чем у *B. taurus*).

3) В осевом скелете был аксиальный градиент весового роста; центр его находился в *sacrum*, от которого шло падение,—более медленное краиниально, более быстрое каудально (то же в общем у *B. taurus*).

4) Череп в целом у кролика в отличие от *B. taurus* растет по весу меньше любой иной непосредственно взвешенной части или их суммы. При этом *calvarium* рос гораздо медленнее, чем *mandibula* (после 2 мес. возраста то же у *B. taurus*).

5) *Costae* и *sternum* в целом росли почти теми же темпами, что и *vert. thorocales* (у *B. taurus* особый градиент) и потому объединены с ними.

6) Периферический скелет в целом рос с крайне большой интенсивностью; только *manus* имела скорость меньше средней для всего скелета и все же была далеко не самой медленно растущей частью скелета, как у *B. taurus*.

7) Различие весов гомодинамных конечностей увеличилось (у *B. taurus* отношение их постоянно).

8) Передняя конечность имела градиент от пояса к аутоподию. Нарушение в *ossa antibrachii* столь мало вероятно, что я считаю его результатом ошибки измерения веса, при том именно *humerus* и у новорожденных.

9) Задняя конечность также имела градиент, но с центром не в поясе (в конечном итоге, по крайней мере), а в *os femoris*; дистально от него падение—плавно, проксимально—вправе.

На этом извлечение выводов можно прекратить, так как для решения поставленной задачи их достаточно: а) тип постэмбрионального (весового)

(1—3), их матери (4) и коэффициенты роста ее (CI) и самца (CII).

S c e l e t u m p e r i p h e r i c u m											Sceletum periph- ericum totum $\Sigma\Sigma \times 2$	Sceletum omne $\Sigma\Sigma\Sigma$
Extremitas anterior sinistra					Extremitas posterior sinistra							
scapula	humerus	ossa antibrachii	ossa manus	Σ	coxa	temur	ossa cruris	ossa pedis	Σ			
0,08	0,14	0,09	0,12	0,43	0,13	0,15	0,12	0,22	0,62	2,10	7,02	
0,09	0,13	0,11	0,13	0,46	0,14	0,15	0,11	0,22	0,62	2,16	8,32	
0,13	0,20	0,12	0,13	0,58	0,15	0,18	0,19	0,22	0,74	2,64	9,99	
0,10	0,16	0,11	0,13	0,49	0,14	0,16	0,14	0,22	0,66	2,30	8,44	
3,14	4,33	3,11	2,72	13,30	5,79	8,32	7,01	7,34	28,66	83,92	214,30	
31,40	27,06	28,27	20,92	27,14	41,36	53,25	50,07	33,36	43,42	36,49	25,39	
75,20	51,50	56,64	39,61	55,39	100,93	103,25	93,64	62,18	87,03	73,55	46,16	

роста скелета кролика иной, чем у *B. taurus*; б) в основе роста обоих лежат вместе с тем сходные закономерности, что является хотя и косвенным, но мощным аргументом за правильность ранее полученных данных о постэмбриональном весовом росте скелета *B. taurus*.

Существенность этих выводов и их значение для дальнейшего исследования роста скелета кролика понятны. Тем желательнее устранить возможные сомнения в праве делать выводы из столь исключительно малого для исследования по росту материала, как одно взрослое животное.

Достоверны ли такие выводы? Ответ на этот вопрос упирается в общий и коренной вопрос проблемы роста: могут ли «количественные анализы формообразования»⁽¹⁾ быть биологически значимыми и каково значение отдельных показателей данного, в нашем случае весового, количественного изменения для этих целей.

Все же добавление и одного животного будет полезным для подкрепления обоснованной общими соображениями методики. Лучше всего взять экземпляр, по возможности резко отличный от самки № 4, почему выбран самец (№ 5), не мелкой, как самка, но крупной породы (белый великан), по возрасту значительно старше ее (почти на год); значительно превосходя ее и по живому весу, он вместе с тем хуже упитан.

Сопоставляя вес частей его скелета с весом ранее обследованных новорожденных, получаем К. Р. в последней строке таблицы. При резком их отличии по абсолютной величине (почти вдвое большей) от К. Р. самки, по соотношениям между собой, они обнаруживают без всякого исключения, как это видно и без вычисления, те же самые закономерности, какие были найдены в росте скелета самки. Однако точной пропорциональности между абсолютными весами обоих взрослых нет: отношение близко к 2, но с колебаниями: $\text{lim. } 1,50$ (жив. вес)— $2,82$ (скелет хвоста), для прочих уже: $\text{lim. } 1,60$ (sacrum)— $2,39$ (scapula). Отнесение к новорожденным породы самца, возможно, уменьшило бы размах колебаний; все же последние не беспорядочные, особенно в скелете задней конечности. Неприведенное здесь вычисление дважды отнесенных К. Р., если за единицу взять К. Р. всего скелета каждого взрослого, показывает разительное сходство обоих рядов.

Таким образом на поставленный вопрос получаем такой ответ: 1) простые К. Р., т. е. вычисленные обычным приемом, по абсолютной величине резко различны при различии по полу, породе, конституции, состоянию (кондиции), но при тех же различиях могут быть и сходными; значит, для целей межвидового исследования роста они имеют малое значение, так как плохо коррелируют с биологическими особенностями; 2) относительные, или дважды отнесенные К. Р.⁽²⁾, взятые в скелете, как системе, коррелируют всегда лучше, а некоторые и столь постоянны, что их можно считать систематическими признаками, специфично характеризующими постэмбриональную фазу онтогенеза данной таксономической группы.

Последнее и дает право делать выводы об общих закономерностях роста скелета без обязательного исследования нескольких экземпляров данного вида.

Очень важно, что относительные К. Р. все же дают количественные отклонения, которыми открывается возможность углубленного анализа.

Сельскохозяйственная академия
им. К. А. Тимирязева

Поступило
21 VI 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В. Я. Бровар и Е. Ф. Леонтьева, Бюлл. exper. биол. и мед., VII, 1 (1939). ² В. Я. Бровар и Е. Ф. Леонтьева, Вест. животнов., № 2 (1940). ³ J. Hammond, Growth of the Rabbit in Relation to Flesh Production, Yearbook Nation Rabb. Council (1931). ⁴ I. I. Schmalhausen, Roux'Arch, 109—110 (1927).