

619  
Б-483

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР  
ОБЪЕДИНЕННЫЙ УЧЕНЫЙ СОВЕТ ИНСТИТУТОВ ЗООЛОГИИ  
И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БИОЛОГИИ

---

На правах рукописи

Ж. Б. БЕРДИМУРАТОВ

## ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВНУТРИУТРОБНОГО РОСТА ОВЦЫ

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Алма-Ата — 1968

1

619  
Б483

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР  
ОБЪЕДИНЕННЫЙ УЧЕНЫЙ СОВЕТ ИНСТИТУТОВ ЗООЛОГИИ  
И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БИОЛОГИИ

---

На правах рукописи

Ж. Б. БЕРДИМУРАТОВ

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВНУТРИ-  
УТРОБНОГО РОСТА ОВЦЫ

18784

АВТОРЕФЕРАТ  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель—кандидат биологических наук,  
доцент И. А. Чагиров.

3

Алма-Ата — 1968

619.21611

Б 483

Работа выполнена в лаборатории эмбриологии (зав. лабораторией—кандидат биологических наук И. А. Чагиров) Института экспериментальной биологии АН Казахской ССР.

Диссертация изложена на 184 страницах машинописи и состоит из «Введения» (4 стр.), «Обзора литературы» (33 стр.), «Материала и методики» (9 стр.), четырех разделов собственных исследований (107 стр.), «Заключения» (26 стр.) и «Выводов» (4 стр.). Текст иллюстрирован 21 таблицей, 23 графиками и 96 уравнениями.

Список использованной литературы включает 104 названия, из которых 28 на иностранных языках.

#### Официальные оппоненты:

1. **Ф. М. Мухамедгалиев** — доктор биологических наук, академик АН Казахской ССР, профессор.

2. **А. Ф. Шапилов** — кандидат биологических наук.

Защита диссертации состоится . *7 марта* . . . 1968 г.

Автореферат разослан *26 января* . . . . . 1968 г.

Отзывы на автореферат просим направлять по адресу:

г. Алма-Ата, 72, пр. Абая, 38, Институт экспериментальной биологии, ученому секретарю Совета,



## ВВЕДЕНИЕ

В работах, посвященных внутриутробному росту сельскохозяйственных животных, в последние 30—35 лет соседствуют два методологических подхода к обработке и интерпретации исходных экспериментальных данных. Один из них, названный нами статическим, основан на детальном сопоставлении относительных величин — прироста, процента, кратных чисел, отношений и т. п., исчисляемых в смежные сроки развития эмбрионов. Другой подход, названный нами динамическим, исходит из необходимости охвата одновременно всех первичных данных (по какому-либо определенному тесту), полученных на всем протяжении внутриутробного роста, и подбора для выражения последнего математических уравнений, константы которых отображали бы сущность процесса.

Статический подход в настоящее время широко распространен в количественных эмбриологических исследованиях, хотя он и не позволяет извлечь из первичных данных наибольшую информацию. Динамический подход, несмотря на его большую перспективность, особенно в свете современных требований к биологической науке, напротив, не нашел у нас дальнейшей разработки после классических работ академика И. И. Шмальгаузена. Возрождение исследований в этом направлении и восполнение таким образом существующего пробела, на наш взгляд, сыграли бы в дальнейшем громадную роль в познании количественных закономерностей внутриутробного роста животных.

Предлагаемая работа выполнена в плане динамического подхода. В этой связи следует подчеркнуть, что сложность самой проблемы и отсутствие сформулированного закона роста вынуждали исследователей на поиски разных математических моделей этого процесса, на подбор таких эмпирических уравнений, которые позволили бы выявить те или иные закономерности пренатального роста. Как показал анализ литературных данных, основные принципы обработки и интерпретации исходных данных сводятся к:

а) постулированию внутриутробного роста параболой и определению его основных параметров (скорость, прирост и т. д.) пу-

тем логарифмических преобразований исходных данных (И. И. Шмальгаузен, 1927—1935; Б. А. Логгинов, 1938);

б) внесению поправки в уравнение параболы — дополнительного алгебраического члена из-за того, что эмбриональный рост трудно выразить простой параболической зависимостью; определению на этой основе возраста плода по его весу и промерам (Cloete, 1939);

в) периодизации внутриутробного роста животных, в частности овец, путем деления кривых веса и длины плода на ряд прямых сегментов в полулогарифмических координатах с определением констант уравнения каждого из периодов (Joubert, 1956);

г) подбору кубической параболы длины плода к его весу и частичному, начиная с какого-то определенного возраста, спрямлению кривой эмбрионального роста в линейных координатах с последующим определением специфического (удельного) темпа роста плодов разных млекопитающих — мыши, крысы, кролика, морской свинки, коровы, овцы (Huggelt and Widdas, 1951);

д) применению многокомпонентного корреляционного (регрессионного) анализа для выяснения соотношения анатомических частей организма в процессе его становления (Cloete, 1939; Lascelles, 1959);

е) представлению эмбрионального роста как процесса непрерывного (волнообразного) и выражению его в виде аркфункции (Henning, 1939).

Приведенные сведения методического порядка разбросаны в различных периодических изданиях, преимущественно иностранных, что затрудняет их использование. Сосредоточение их в одном месте, систематизация их, оценка их достоинств и недостатков представляют, с нашей точки зрения, определенный научный интерес.

В свете изложенного, естественно, возникает необходимость совершенствования методов изучения эмбрионального роста, в частности, способов биометрической обработки его количественных показателей. В таком плане наиболее обобщающей характеристикой роста эмбрионов выступает их вес — собирательное и интегральное понятие.

Таким образом, в задачу данного исследования входят:

а) обобщение и систематизация литературных сведений о методических подходах к изучению внутриутробного роста животных, в частности овец;

б) разработка более приемлемых, с нашей точки зрения, способов обработки первичных экспериментальных данных с привлечением дополнительных критериев изучения роста эмбрионов;

в) изучение с помощью разработанных нами методов исследования закономерностей весового роста плодов овцы и некоторых их органов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал получен в 1957, 1958, 1963 и 1964 годах от овец трех пород — казахской тонкорунной, казахской курдючной и казахского архаромериноса в опытном хозяйстве Казахского института животноводства. Плоды фиксированы в 10—15% растворе формалина. Вес их определялся в свежем состоянии и после фиксации, разница в результатах взвешивания была не существенной. Всего использовано 180 зародышей и плодов в возрасте от 30 дней до рождения в основном с пятидневными промежутками между возрастными. Кроме того, привлечены литературные данные (Боголюбский, 1959; Третьяков, 1959; 1966; Диомидова, 1951; Андреева, 1951; Логгинов, 1938; Лопырин, 1953; Максудов, 1958) о весе 132 плодов в возрасте от 30 до 147 дней с интервалами между возрастными 1—3—5 дней.

У части эмбрионов органы взвешивались на весах АДВ-200 (до 60 дней) и на 5,20 и 100 граммовых аптекарских весах с точностью  $\pm 0,0001$  г в первом случае и  $\pm 0,001$  — во втором. Вес одних органов (головной мозг, спинной мозг, сердце, легкие, желудок, кишечник, печень) определялся в 30, 35, 40, 45, 50, 55, 60, 75, 90 и 120 дней, других (мышцы; скелет, почки, селезенка) — с 45 по 120 день с теми же промежутками развития.

С целью установления количественных критериев (коэффициентов), характеризующих те или иные отрезки развития, мы прибегли к выбору таких координат, которые позволили определить основные тесты (привесы, скорость роста и др.) и выявить наиболее общие закономерности весового роста плодов и их органов.

Использовано две модели: по первой — рост плодов рассматривался как прерывистый (периодичный), а по второй — как непрерывный (волнообразный) процесс.

При первом подходе был применен графо-аналитический метод: вес плодов изображался как функция их возраста в линейных, полулогарифмических и логарифмических координатах с использованием миллиметровой бумаги и бумаг с логарифмическим разграфлением. Вес органов, в отличие от И. И. Шмальгаузена, рассматривался не как функция времени, а как функция веса плода по формуле:

$$P_0 = aP^k \quad (1)$$

где  $P_0$  — вес органа;  $a$  — постоянная, связанная с закладкой органа и численно равная весу органа, когда вес плода ( $P$ ) равен 1;

$k$  — коэффициент роста, аналогичный понятию Шмальгаузена, но вычисляемый в координатах вес органа — вес плода.

Допустим,  $P_0 = aP$  и  $P_0^1 = aP_1$ . Логарифмируя их, находим коэффициент роста ( $k$ )

$$k = \frac{\lg P_0^1 - \lg P_0}{\lg P_1 - \lg P} \quad (2)$$

Дифференцируя формулу (1), при любом весе плода найдем дифференциальное приращение, или привес органа

$$\frac{dP_0}{dP} = akP^{k-1} \quad (3)$$

Поскольку скорость роста органа ( $C_0$ ) в нашем толковании — это привес органа на единицу его веса при увеличении веса плода на единицу, то подставляя значение привеса (3) и веса органа ( $P_0$ ), выраженного через вес плода ( $P$ ), нетрудно показать, что

$$C_{p_0} = \frac{dP_0/dP}{P_0} = \frac{akP^{k-1}}{aP^k} = \frac{k}{P} \quad (4)$$

т. е. скорость роста органа прямопропорциональна коэффициенту роста и обратнопропорциональна весу плода.

С помощью приведенных формул высчитаны привесы и скорость роста каждого из органов. Константы уравнений определены методом выбранных точек (Демидович и др. 1963).

Сопоставление характерных точек веса органов и веса плода позволило нам спрямить (отрезками) кривую внутриутробного роста овцы в полулогарифмических координатах с выделением пяти периодов. По оси ординат откладывался вес плодов (логарифмический масштаб), а по оси абсцисс — их возраст (линейный масштаб). Константы уравнения каждого из периодов роста эмбрионов определены также методом выбранных точек по формуле

$$P = AW^t \quad (5)$$

Здесь  $A$  — постоянная, связанная с закладкой зародыша и численно равная  $P$ , когда  $t=0$ ;  $W$  — постоянная, имеющая отношение к относительному темпу роста плода;  $t$  — возраст плода в днях;  $P$  — вес плода в граммах.

Данные, полученные графо-аналитическим методом (привесы, скорость роста органов, относительный темп роста плода), сведены в таблицы.

Второй подход основан на применении частотного анализа и синтеза с использованием электронно-вычислительной машины (ЭВМ) «Мишк-2». В этой связи следует отметить, что возмож-

ность привлечения сложных математических формул к задачам выявления количественных закономерностей эмбрионального роста в принципе не отрицали и наиболее крупные исследователи, работавшие по проблеме роста, в том числе академик И.И. Шмальгаузен, допускавший существование иных форм, иных закономерностей роста, кроме экспоненциального и параболического. Однако серьезной помехой этому, как правильно отмечал И. И. Шмальгаузен, является их громоздкость, наличие в них большого количества констант, в которые трудно вложить определенный биологический смысл. Следовательно, дальнейшие поиски в этом направлении, на наш взгляд, вполне оправданы.

Обосновывая применимость избранной нами математической модели внутриутробного роста — частотного анализа и синтеза, отметим, что любую функцию можно с практически удовлетворительной точностью подобрать в виде алгебраического или тригонометрического полинома (Серебрянников и Первозванский, 1965). Для выражения внутриутробного роста овцы как процесса непрерывного, с нашей точки зрения, наибольший интерес представляет т. п. ряд Фурье. Он интересен тем, что задача выявления скрытой периодичности будет полностью решена, если вычислить только три параметра: период  $T$ , коэффициенты  $A$  и  $B$ .

На основании общих соображений о существовании эмбрионального роста может быть высказана гипотеза — процесс роста содержит слагаемые, представляющие собой периодическую функцию времени:

$$Y = \sum_{k=1}^n (A_k \cos kx + B_k \sin kx) \quad (6)$$

где в нашем случае  $Y$  — вес плода,  $x$  — время или возраст плода,  $A_k$  и  $B_k$  — коэффициенты,  $k$  — временной коэффициент, значение которого равно  $\frac{\pi}{2}$ .

Данный тригонометрический полином рассматривается в применении к весовому росту плодов в интервале от 30 до 150 дней развития. Биологически более полную и ценную информацию мы могли бы получить, если был бы представлен ежедневный вес зародыша за первый месяц его развития. Однако и тот материал, который имеется в нашем распоряжении, позволяет делать определенные суждения о росте эмбрионов овцы как о процессе непрерывном и волнообразном: первичные экспериментальные данные в высшей степени совпадают с идеей, заложенной в приведенном выше полиноме.



Для ввода в машину использован ежедневный средний вес плодов овцы в возрасте 30—150 дней. Цифровой материал был передан в вычислительный центр для обработки по программе частотного анализа и синтеза. Значения экспериментального ( $P$ ) и расчетного ( $\bar{P}$ ) веса плодов сведены в таблицу, а величины коэффициентов полинома, кроме того, изображены графически.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Внутриутробный рост животных можно изучать не только дробно, от возраста к возрасту, но и в плане целостном, динамическом, подбирая такие уравнения, которые позволяли бы достаточно точно определить основные его параметры — скорость, привесы и т. д. В этом направлении предпринято немало усилий. Здесь напомним лишь, что внутриутробный рост высших позвоночных многие исследователи постулировали параболой. Чтобы удостовериться в справедливости этого по отношению к росту овцы, исходные данные (180 — собственных и 132 литературных) нами рассмотрены в различных координатах вес — время.

В линейных координатах вес—время точки наблюдения описывают кривую, сходную с параболой. В действительности вес плодов поздних сроков развития систематически отклоняется вниз от осредненной параболической линии. Такая кривая не дает возможности вычислить с доверительной точностью ежедневные привесы, скорость роста и т. д.

В полулогарифмических координатах вес (логарифмический масштаб) — время (линейный масштаб) вес плодов вычерчивает кривую, круто поднимающуюся в начальные, но экспоненциально падающую в последующие стадии развития, т. е. по мере приближения к асимптоте. Это означает, что кривая роста в названных координатах не спрямляется или спрямляется отрезками, т. е. эмбриональный рост овцы не подчиняется экспоненциальному закону.

В логарифмических координатах вес — время (оба — логарифмический масштаб) исходные данные ложатся на прямую, но неудовлетворительно: в поздние стадии вес плодов располагается заметно ниже прямой линии регрессии. Это означает, что кривая внутриутробного роста овцы не подчиняется параболической зависимости, что в свою очередь свидетельствует о невозможности выразить эмбриональный рост одной прямой и одним, соответствующим ей, уравнением.

Изображая средние значения веса органов в тех же координатах, мы могли убедиться, что рост каждого из взятых нами орга-

нов так же не подчиняется ни экспоненциальной, ни параболической зависимости: изменение их во времени сходно с изменением веса плода, что отражено в приведенных в работе графиках.

Поскольку рост как плодов, так и их органов не моделируем ни в виде экспоненты, ни в виде параболы, то было бы правильнее всего рассмотрение веса отдельных органов не как функции возраста, а как функцию веса плода, что отображало бы имманентную особенность каждого из них и подчеркивало бы единство частей и целого.

В линейных координатах вес органа — вес плода точки наблюдения по каждому органу ложатся опять-таки не на прямую, а описывают кривую, т. е. между весом плода и весом органов существует не прямолинейная, а криволинейная зависимость. Это означает, что вес любого эмбрионального органа в процессе роста связан с весом плода не линейно, а логарифмически.

Рассматривая исходные данные по каждому органу в логарифмических координатах вес органа — вес плода, нам удалось выделить периоды в их росте, охарактеризовать их соответствующими им уравнениями, рассчитать среднегеометрический вес, приросты и скорость роста в начале и конце каждого из периодов.

Касаясь выявленных при этом закономерностей, следует прежде всего отметить, что рост одних органов (головной мозг, спинной мозг, сердце и легкие, желудок и кишечник, селезенка) характеризуется перегибами прямых в рассматриваемых весовых интервалах, что обусловлено нарушением монотонности (равномерности) их роста в характерных точках веса плода. У другой группы органов (мышцы и скелет) этого не наблюдается. В более поздние стадии развития (между 90 и 120 днями) монотонность роста нарушается и у третьих органов — печени и почек, но имеющийся в нашем распоряжении материал не позволяет пока точно определить, когда и при каком весе плода наступает перегиб прямой в росте названных органов.

Как показывает сопоставление графиков, приведенных в работе, перечисленные выше органы по характеру роста могут быть разбиты на три группы. Мышцы и скелет, составляющие первую группу, подчинены в своем росте одной закономерности: между 45 и 120 днями развития вес каждого из них располагается на одной прямой с постоянным коэффициентом роста. При этом коэффициент роста у мышц несколько (приблизительно на 8%) больше, чем у скелета. Относительно прямолинейный рост этих систем по отношению к целому — плоду объясняется, видимо, значимостью их для всего организма. Как известно, они являются генеральными системами, составляющими стенку тела и обеспечивающими опор-

подвигательную функцию животного, т. е. представляют общее ложе, каркас для других органов и систем, что, вероятно, и обуславливает однотипность их роста. Скорость их роста, как и большинства других органов, падает с нарастанием веса плода. Привесы же, наоборот, увеличиваются.

Ко второй группе органов относятся головной мозг, легкие, желудок, кишечник, селезенка, печень и почки, у которых рост сопровождается выпуклым перегибом кривых в точках, когда вес плода равен соответственно 10,5; 96; 28; 45 и 145 г, а для последних двух органов — после достижения плодом веса 500—600 г. Рост каждого из этих органов, следовательно, характеризуется двумя периодами. В первом периоде коэффициент роста наибольший у селезенки (1,88), легких (1,58), кишечника (1,54), заметно меньше у желудка (1,27), головного мозга (1,22) и совсем низок у почек (1,11) и печени (1,01). В соответствии с этим по величине коэффициентов роста первого периода они располагаются в такой последовательности: печень, почки, головной мозг, желудок, кишечник, легкие и селезенка. Во втором периоде коэффициенты роста их уменьшаются: головного мозга — на 48,8%, желудка — на 19,8, кишечника — 32,7, легких — на 83,7 и селезенки — на 54,1%. Скорость роста этих органов в конце каждого из периодов ниже, чем в его начале. Еще ниже она в точках перегиба, на которые нельзя распространять формулу как первого, так и второго периода. Скачкообразное падение скорости роста здесь объясняется нарушением монотонности кривой, когда первая производная веса органа на вес плода (т. е. привесы органа) терпит разрыв непрерывности. Привесы желудка, кишечника, печени, почек и селезенки увеличиваются с нарастанием веса плода как в первом, так и во втором периоде. Привесы же головного мозга и легких увеличиваются в первом, но уменьшаются во втором периоде.

Для роста органов третьей группы — сердца и спинного мозга — характерен вогнутый перегиб кривой в точках, где вес плода составляет соответственно 10,2 и 125,0 г. В связи с этим в росте каждого из них различается два периода. Коэффициенты роста сердца и спинного мозга в первом, начальном периоде небольшие, меньше единицы (0,68 и 0,71), а во втором, наоборот, — значительно больше и составляют соответственно 1,06 и 1,05, т. е. увеличиваются на 56 и 48%. Скорость роста и сердца и спинного мозга в конце первого периода по сравнению с его началом снижается, но скачкообразно возрастает в начале и сильно падает в конце второго периода.

Таким образом, рост органов третьей группы, по сравнению с ростом органов первой и особенно второй групп, носит иной ха-

раक्टर (вогнутый перегиб ломаной линии), что связано, видимо, с их ролью, особенностями их функции в определенные отрезки внутриутробного развития. В подтверждение сказанного обратимся к некоторым суждениям вероятностного характера.

Коснемся сначала сердца. У плода овцы весом 10—10,5 г. (возраст примерно 45—47 дней), как известно, сформированы все органы с их особенностями для данного вида животного, функция их нарастает изо дня в день, что требует усиленного кровоснабжения, все большего и большего приспособления работы сердца к изменившимся условиям жизни плода (Аршавский, 1960). Это, вероятно, в свою очередь влечет за собой активизацию деятельности сердца: усиливается сила его сокращений, увеличивается объем крови, проходящей через него в единицу времени. Все это в конечном счете приводит, очевидно, к более быстрому чем у других органов росту размеров сердца, возрастанию его веса. В пользу сказанного говорят также некоторые сведения о росте сердца у плодов советского мерипоса (Коржуев, Никольская, Радзиская, 1959). По данным этих авторов, относительный вес сердца от веса животного значительно больше в пренатальный период (9—10%), чем в постнатальный (5—6%). Плоды превосходят своих матерей также по общему относительному объему крови в организме.

Резкое увеличение веса спинного мозга во втором периоде его роста объясняется, видимо, более усиленным ростом иннервируемой периферии с момента приобретения плодом черт, присущих виду. С. Н. Боголюбским (1948, 1959, 1966), Н. Н. Третьяковым (1959, 1966), а также нами (Бердимуратов, 1960, 1964) установлено, например, что в течение большого отрезка времени — во втором, третьем и четвертом месяцах внутриутробного развития более быстрым темпом растет периферический скелет, чем осевой, что приводит к относительной высоконогости новорожденных. За это время мощное развитие получают также мышцы туловища и конечностей плода. Вполне допустима, следовательно, функциональная связь между ростом мышц и скелета, с одной стороны, и ростом спинного мозга — с другой. Удлинение и утолщение этого органа во второй половине внутриутробного развития сопровождаются, видимо, соразмерным развитием туловища и конечностей эмбриона, усилением роста его мышц и скелета, во все возрастающих масштабах иннервируемых соматическими нервами, отходящими со спинномозговых корешков.

Следует далее указать, что органы, привесы (первая производная) которых в определенных точках веса плода терпят разрыв непрерывности, по соотношению коэффициентов роста в первом и втором периодах составляют три группы. У сердца и спинного моз-

га коэффициент роста меньше единицы в первом периоде и больше единицы — во втором, а у легких и головного мозга — наоборот. У желудка, кишечника и селезенки он, хотя и больше единицы, во втором периоде, по сравнению с первым, падает. Это означает, что в линейных координатах вес сердца и спинного мозга представляет в первом периоде выпуклую, а во втором — вогнутую кривую. В тех же координатах легкие, головной мозг, а также желудок, кишечник и селезенка, наоборот, растут в первом периоде по вогнутой, а во втором — по выпуклой кривой. Все это означает, что рост каждого из перечисленных органов с возрастанием веса плода протекает не прямолинейно, а волнообразно. Уместно в связи с этим заметить, что рост органов как по отношению ко времени, так и по отношению к весу плода подчиняется не линейной, а логарифмической зависимости. Поэтому при оценке первичных данных по росту эмбрионов и их органов лучше исходить не из среднеарифметических, а из среднегеометрических величин, наиболее точно отражающих значение среднего.

В работе приведен ежедневный среднегеометрический вес как плодов, так и некоторых их органов в рассмотренных нами временных интервалах. Эти данные, на наш взгляд, могут быть использованы как ориентировочные при приближенном определении возраста плода и его органов с внесением к ним соответствующих поправок.

Продолжая суждение о росте отдельных органов, важно подчеркнуть два обстоятельства, касающиеся понятия «коэффициент роста». Об одном из них было уже упомянуто. Имеется в виду последовательность расположения органов в зависимости от величины коэффициентов их роста в начальном периоде. Она подчинена общему правилу — чем меньше коэффициент роста, тем раньше заложен орган и наоборот. Это положение согласуется с утверждением И. И. Шмальгаузена о том, что каждый орган в процессе становления имеет свою константу роста, что величина последней, помимо прочего, связана с последовательностью закладки органов. Различие состоит в том, что данная закономерность нами установлена на основе рассмотрения роста органов не как функцию возраста, а как функцию веса плода. Другим существенным обстоятельством является возможность более точного определения скорости роста органов на основе использования их коэффициентов, что так же созвучно с интерпретацией этого понятия И. И. Шмальгаузенем. Различие состоит в том, что коэффициенты роста органов рассматриваются не по отношению ко времени, а по отношению к весу плода.

Касаясь скорости роста, необходимо заметить, что она у каждого из рассмотренных органов падает по мере увеличения веса

или возраста плода. Привесы же органов, как и привесы самого плода, наоборот, увеличиваются с возрастом животного или по мере нарастания общей массы тела. Все это подчинено известной закономерности — чем моложе организм (орган), тем выше темп его роста и наоборот, а падение темпа роста организма (органа) сопровождается повышением его привесов.

Однако во всем сказанном, на наш взгляд, гораздо важнее выделить другое, а именно неравномерность роста органов, которая напоминает своеобразное «соревнование» этих органов в течение внутриутробного развития. Данную закономерность убедительно демонстрируют приведенные в работе сводная номограмма, ежедневный среднегеометрический вес и кратные числа, показывающие соотношение веса рассмотренных органов между 30 и 120 днями развития. Из этих материалов мы могли убедиться, что в течение трех месяцев различные органы по своему весу располагаются не в раз и навсегда заданной последовательности, не в каком-то изначально определенном порядке, а многократно перекрещиваясь друг с другом, что является выражением разной интенсивности их роста.

Так, в исходном, 45-дневном возрасте мышцы весят больше скелета лишь в 1,4 раза, а в последующем разрыв в их весе увеличивается, причем постоянно, хотя и медленно, по в том же направлении, т. е. в течение 45—120 дней мышцы растут более быстрыми темпами, чем скелет.

Головной мозг тяжелее спинного: в 30 дней — в 2,33 раза, в 60 дней — 10,12, 70 дней — 10,83 раза, т. е. до этого возраста первый растет более интенсивно, чем второй. В дальнейшем, наоборот, темп роста спинного мозга выше, чем головного, что косвенно свидетельствует об относительно быстром нарастании массы спинного мозга при одновременном относительном уменьшении ее у головного.

Соотношение интенсивности роста сердца и легких таково, что между 41 и 42 днями наступает их весовое равенство. До этого времени сердце тяжелее легких, а в последующем, наоборот, легкие по весу многократно превосходят сердце. При этом превалирование веса легких максимально до 65-дневного возраста. Другими словами, до 65-дневного возраста легкие, по сравнению с сердцем, отличаются более высоким темпом роста, но далее, между 65 и 120 днями, интенсивнее растет сердце.

В исходной, 30-дневной стадии желудок в два раза тяжелее кишечника, а в 35 дней — лишь в полтора раза, к 43 дням они равны по весу. В последующем, наоборот, тяжелее кишечника. Наибольший разрыв в весе этих органов отмечается к 110 дням.

Все это означает, что кишечник, заложившись позже, по весу быстро обгоняет желудок и до конца четвертого месяца внутриутробного развития сохраняет по отношению к последнему высокую интенсивность роста.

Такие перекрещивания в росте органов по смыслу имеют много общего с инверсией, установленной С. Н. Боголюбским (1959, 1966) в отношении периферического и осевого отделов эмбрионального скелета.

Неравномерность роста органов как по отношению друг к другу, так и по отношению к целому — плоду объясняется, видимо, прежде всего разновременностью их закладки, улавливаемой в нашем случае через различия коэффициентов и скоростей их роста. Молодые, позже заложенные органы, по сравнению с ранее заложенными, богаче недифференцированными клетками, способными к энергичному делению (Шмальгаузен, 1935), и обладают более высокой энергией роста, реализуемой в конечном счете в быстрейшем достижении ими дефинитивных размеров. Это и обуславливает, видимо, относительно высокий темп их роста. Кроме того, скорость роста различных органов как во времени, так и по отношению к весу плода может быть поставлена в связь с их функцией, которую они выполняют на разных стадиях развития и которая в своих частных проявлениях остается пока что неясной. Не располагая на этот счет прямыми наблюдениями, выше мы высказали отдельные соображения о связи функции и характера роста у некоторых систем и органов — мышц и скелета, сердца и спинного мозга. Они наводят на мысль, что в процессе эмбрионального роста доминирует роль то одних, то других органов, хотя они и находятся в полном взаимодействии в каждый конкретный момент развития.

Наконец особого внимания заслуживают точки перегибов прямых в росте большинства органов, выявленные нами при рассмотрении части как функции целого в логарифмических координатах. Они, на наш взгляд, могут быть оценены как переломные моменты, ступени роста соответствующих органов — головного и спинного мозга, сердца и легких, желудка и кишечника, а также печени, почек и селезенки.

\* \* \*

Названные ступени, на наш взгляд, важны не только тем, что подчеркивают специфику роста каждого из органов по отношению к целому — плоду. Они позволяют выдвинуть гипотезу об однозначной периодизации весового роста плодов овцы.

Так, сопоставление данных приведенной в работе сводной номограммы, отражающей закономерности роста отдельных орга-

нов, показывает, что точки перегибов прямых в росте головного мозга и сердца лежат почти на одной вертикали, пересекающей ось абсциссы при весе плода, равном 10 г, что соответствует возрасту 46 дней. Этот возраст представляется возможным принять за конец первого и начало второго периода в весовом росте плода. Вертикальная линия, опущенная от точки перегиба прямых в росте легких, пересекает абсциссу в точке, когда вес плода равен 96 г, т. е. при возрасте плода 65 дней, который можно связать с концом второго и началом третьего периода в росте организма. И, наконец, перегибы прямых в росте печени и почек, наступающие при весе плода, равном примерно 450—500 г, соответствуют возрасту плода около 83 дней. Этот возраст возможно оценить как конец третьего и начало четвертого периода роста плода. Что касается конца четвертого периода, то основанием для его выделения может послужить явное уменьшение темпа весового роста 130, 132 и 135-дневных плодов вплоть до рождения.

Таким образом, в отрезке времени от 30 до 150 дней в весовом росте плодов овцы усматривается пять периодов.

Первый период охватывает время 30—46 дней и характеризуется уравнением

$$\lg P_1 = t \cdot 0,072 - 2,24,$$

которое в линейных координатах приобретает вид

$$P_1 = 0,0058 \cdot 1,18^t$$

Среднегеометрический вес плода равен: в начале периода  $0,84 \pm 0,02$ , а в конце его  $9,9 \pm 0,3$  г. Относительный темп роста (в граммах на день и на грамм достигнутого веса), рассчитанный по принципу Снедекора (1961), составляет 0,168.

Второй период, распространяющийся на 46—65-дневные стадии, может быть описан с помощью уравнения

$$\lg P_2 = t \cdot 0,05 - 1,26,$$

которое преобразуется в линейных координатах как

$$P_2 = 0,055 \cdot 1,12^t$$

Среднегеометрический вес плода составляет  $12,0 \pm 0,5$  г в начале и  $100 \pm 5$  г в конце периода. Относительный темп роста 0,115.

В третьем периоде, охватывающем 65—83 дня внутриутробного развития, применима формула

$$\lg P_3 = t \cdot 0,035 - 0,29,$$

что то же самое в линейных координатах:

$$P_3 = 0,513 \cdot 1,08^t$$

Среднегеометрический вес плода не превышает в начале периода  $140 \pm 10$  и  $450 \pm 30$  г в конце его. Относительный темп роста равен 0,081.



Четвертый период, длящийся от 83 до 125 дней эмбрионального развития, характеризуется уравнением

$$\lg P_4 = t \cdot 0,02 + 0,94,$$

которое в линейных координатах может быть выражено в виде

$$P_4 = 8,71 \cdot 1,05^t$$

Среднегеометрический вес плода составляет  $440 \pm 60$  г в начале и  $2150 \pm 370$  г в конце периода. Относительный темп роста 0,046.

И, наконец, для пятого периода, охватывающего последние полмесяца внутриутробного развития, т. е. 125—150 дней, справедлива формула

$$\lg P_5 = t \cdot 0,007 + 2,56,$$

которая в линейных координатах выглядит как

$$P_5 = 363,1 \cdot 1,02^t$$

Среднегеометрический вес плода не превышает  $2780 \pm 750$  г в начале и  $4050 \pm 950$  г в конце периода. Относительный темп роста организма составляет 0,016.

Сопоставление приведенных данных показывает, что относительный темп роста плода систематически, от периода к периоду, падает, в то время как привесы его, судя по разностям среднегеометрического веса, постоянно возрастают.

Возможно, предлагаемая периодизация во многом не совершенна. Она безусловно требует дальнейшего уточнения с привлечением соответствующих материалов по другим, неучтенным нами органам. Но сама идея рассмотрения частей и целого во взаимной связи, в их единстве, поиски общих закономерностей роста в его частных проявлениях заслуживают, с нашей точки зрения, серьезного внимания и дальнейшей разработки. Подобная периодизация, кроме того, имеет ряд удобств: она, во-первых, дает возможность охарактеризовать рост организма точными математическими тестами и, во-вторых, позволяет провести сравнение подобных тестов у разных видов и пород животных после того, как по ним будет накоплен и обработан соответствующий материал.

Как по принципу периодизации роста, так и по продолжительности отдельных периодов наши данные наиболее сравнимы с данными Джуберта (Joubert, 1956), что видно из следующей таблицы.

**Продолжительность периодов весового роста плодов  
овцы (в днях, от и до)**

Периоды	По Джу- берту	По нашим данным	Периоды	По Джу- берту	По нашим данным
I	18—45	30—46	IV	78—109	83—125
II	46—60	46—65	V	110—147	125—150
III	61—74	65—83			

18784

Из приведенного сопоставления нетрудно заметить, что верхняя граница первого периода как у нас, так у Джуберта совпадает с точностью использованных экспериментальных данных: размах колебаний весовых параметров — дисперсия укладывается в рамки  $\pm 1$  день. О совпадении или расхождении нижней границы, т. е. о начале этого периода пока трудно судить: у нас отсутствуют материалы по весу зародышей ранних стадий развития. Однако, экстраполируя линию регрессии, возможно полагать, что совпадет и начало периода. В последующие периоды различия между сравниваемыми данными увеличиваются, составляя в конце второго периода 5 дней, в конце третьего и начале четвертого—5—9, в конце четвертого и начале пятого периода — 15 дней. Это расхождение, очевидно, связано с двумя причинами. Во-первых, Джуберт к делению кривой эмбрионального роста на отдельные сегменты не привлекал каких-либо критериев, кроме общего веса плода, чем допускал известную произвольность в определении протяженности периодов. Во-вторых, отклонения наблюдаемых данных от постулируемых прямых настолько велики, что легко ошибиться в стыковке названных прямых, т. е. в нахождении начала и конца каждого из периодов. Отсюда необходимость привлечения дополнительных критериев для более точного выделения периодов роста плодов, каковыми в нашем случае являются особенности роста отдельных органов.

\* \* \*

Изложенные выше методические приемы в изучении эмбрионального роста животных исходят из допущения разрыва непрерывности процесса роста. В силу этого такие его параметры, как скорость роста, сильно меняется от периода к периоду, а именно в точках перегибов ломаных линий эмпирических закономерностей. Так, например, при переходе от четвертого периода к пятому первая производная веса плода на возраст терпит разрыв непрерывности. Такие приемы удобны и, безусловно, позволяют решать многие вопросы пренатального роста. Однако, оценивая сущность

роста глубже, мы склонны думать, что закон роста, вероятно, гораздо сложнее, и многообразие его скрытых проявлений не в полной мере может быть охвачено указанными выше простыми математическими предпосылками. Отсюда необходимость использования более сложного математического аппарата, наилучшим образом способствующего раскрытию сущности внутриутробного роста животных, в частности овец.

В этих целях, как отмечалось, внутриутробный рост овцы нами был аппроксимирован как непрерывный и волнообразный процесс с привлечением для его выражения тригонометрических функций (6), в самой сути которых заложена высказанная выше идея. О правомерности приложения такой модели говорит не только высокое схождение экспериментальных и расчетных данных, обработанных машинным способом по программе частотного анализа и синтеза, но и возможность биологического истолкования коэффициентов подобранного нами полинома.

В уравнении (6) всего два коэффициента:  $A$  — положительный на всем протяжении взятого нами отрезка времени (косинусоидальная составляющая) и  $B$  — отрицательный (синусоидальная составляющая). Изменение их во времени, как показывают приведенные в работе таблицы и графики, не идентично: величина коэффициента  $A$  падает (от  $+362$  до  $+17$ ), а величина коэффициента  $B$ , наоборот, возрастает (от  $-652$  до  $-0,14$ ). Особенно это заметно до 46-дневного возраста. В последующие сроки развития как по характеру кривых, так и по абсолютным величинам они становятся близкими, оставаясь почти без изменений. Из изложенного следует, что процессы, воплощенные в указанных коэффициентах, особенно бурно протекают на начальных этапах развития, но в дальнейшем приходят в относительно стабильное состояние.

Все это наводит на мысль, что коэффициенты полинома (6) биологически связаны, вероятно, с двумя противоположно действующими факторами, на что указывают и разные знаки у этих коэффициентов.

Судя по характеру изменения во времени, в первом приближении коэффициент  $A$  может быть истолкован как выражение дифференцировки, а коэффициент  $B$  — как выражение «чистого роста». Две стороны единого процесса — рост и дифференцировка — носят, видимо, разный характер в начальные стадии развития, но в последующем синхронизируются, становясь в своих проявлениях адекватными. При этом рост как процесс протекает, вероятно, не прямолинейно, а волнообразно, о чем свидетельствует периодичность изменения величины коэффициента  $B$  во времени.

## ВЫВОДЫ

1. Обобщение и систематизация литературных сведений по проблеме внутриутробного роста сельскохозяйственных животных, в частности овец, показали, что многообразные математические способы обработки и интерпретации исходных данных после классических работ академика И. И. Шмальгаузена не получили у нас дальнейшей разработки и практического приложения.

2. В современных количественных эмбриологических исследованиях различаются два основных методологических приема:

а) статический, исходящий из по-возрастной, по-стадийной характеристики роста эмбрионов при помощи разного рода приростов, выражаемых в виде процентов, кратных чисел, отношений, разностей и т. п.;

б) динамический, основанный на изображении роста как непрерывного процесса с привлечением для его характеристики различных математических уравнений при вложении в их коэффициенты определенного биологического смысла.

3. В дальнейших исследованиях, посвящаемых внутриутробному росту животных, очевидно, более перспективно применение не статического приема обработки первичных данных, широко практикуемого в настоящее время, а динамического, позволяющего одномоментно охватить весь или почти весь эмбриональный период.

4. В математическом выражении процесса пренатального роста существовало много эмпирических подходов, с той или иной точностью описывающих выявленные закономерности. Был, в частности, сформулирован закон параболического роста. В последующем найдено, что пренатальный рост овцы и ее органов не укладывается в параболическую зависимость.

По целям и задачам упомянутые выше подходы составляют две группы:

а) подбор уравнений для отдельных отрезков роста (первый методологический подход),

б) подбор уравнений для всего внутриутробного времени (парабола, кубическая парабола, косинусоидальная зависимость и т. п.) (второй методологический подход).

5. При первом подходе антенатальный рост овцы нами постулирован как периодичный процесс. В качестве критериев для выделения периодов привлечены особенности роста отдельных органов и систем плода. В отрезке времени 30—150 дней во внутриутробном весовом росте овцы усматривается пять периодов: первый —

от 30 до 46 дней, второй — от 46 до 65, третий — от 65 до 83, четвертый — от 83 до 125 и пятый — от 125 до 150 дней. При этом относительный темп роста эмбрионов систематически падает, составляя в первом периоде 0,168, во втором — 0,115, третьем — 0,081, четвертом — 0,046 и в пятом периоде 0,016 граммов на день и на грамм достигнутого веса. Каждый из периодов роста охарактеризован уравнением вида

$$P = AW^{\epsilon} \quad (5)$$

Между 30 и 120 днями развития весовой рост рассмотренных нами органов подчинен трем типам закономерностей:

а) мышцы и скелет растут по типу монотонных прямых в логарифмических координатах с постоянным коэффициентом роста для всего периода, что связано, вероятно, с значимостью их для организма как генеральных систем, составляющих стенки тела и ложе для других органов и систем;

б) рост головного мозга, легких, желудка, кишечника, селезенки, печени и почек сопровождается выпуклым перегибом прямых в определенных точках веса плода; для каждого из двух периодов имеется свой коэффициент роста;

в) для роста сердца и спинного мозга характерен вогнутый перегиб прямых также в определенных точках веса плода и наличие двух периодов со своим коэффициентом роста каждый. Иной характер их роста во втором периоде связан, очевидно, с возрастанием роли этих органов в жизнедеятельности поздних плодов.

Периоды роста каждого из органов охарактеризованы соответствующими математическими тестами при помощи однотипных уравнений, как

$$P_0 = aP^{\epsilon} \quad (1)$$

6. Используя биологическую предпосылку — соображения о волнообразности роста и руководствуясь тем, что для любой сложной кривой возможен подбор эмпирического уравнения со сколь угодно заданной точностью в расхождениях экспериментальных и расчетных данных, при втором подходе весовой рост плодов овцы выражен нами одной закономерностью — тригонометрическими функциями вида

$$Y = \sum_{k=1}^n (A_k \cos kx + B_k \sin kx) \quad (6)$$

При этом привлечены современные средства вычислительной техники (ЭВМ). В приведенном уравнении — два типа коэффициентов, которые мы склонны биологически интерпретировать следующим образом: коэффициент  $A_k$  — как выражение дифференцировки, коэффициент  $B_k$  — как выражение «чистого роста».

7. Предлагаемые подходы в принципе приложимы к изучению закономерностей эмбрионального роста других видов животных. Они пригодны также для выявления породных, половых и иных особенностей роста плодов при условии, если по каждому из названных тестов будет накоплен достаточно полный и сравнимый материал.

По материалам диссертации автором опубликованы следующие работы:

1. Некоторые закономерности роста плодов тонкорунных овец. — Труды I научной конференции анатомов, гистологов и эмбриологов республик Средней Азии и Казахстана, Алма-Ата, 1961 (совместно с И. А. Чагировым и Л. Д. Литвиновой).

2. Особенности весового роста плодов овец тонкорунных пород. — Вестник с.-х. науки, 1963, № 4, Алма-Ата.

3. Рост и развитие плодов тонкорунных овец. — Труды Казахского ин-та животноводства, 1963, т. VI (совместно с И. А. Чагировым и Л. Д. Литвиновой).

4. Рост некоторых систем органов плодов казахских тонкорунных овец и казахских архаромериносов. — Труды ин-та экспериментальной биологии АН КазССР, 1964, т. I (совместно с И. А. Чагировым и Л. Д. Литвиновой).

5. Некоторые закономерности эмбрионального развития тонкорунных овец. — В сб. «Закономерности индивидуального развития сельскохозяйственных животных». М., «Наука», 1964 (совместно с И. А. Чагировым и Л. Д. Литвиновой).

6. Применение математической анаморфозы для изучения роста плодов овец. — Известия АН КазССР, серия биологическая, 1965, вып. 6.

7. Общий анализ результатов сравнительного изучения развития зародышей и плодов некоторых пород овец в Казахстане. — Тезисы VII Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, Тбилиси, 1966 (совместно с И. А. Чагировым и Л. Д. Литвиновой).

8. Применение математической анаморфозы для изучения роста плодов овец. — В сб. «Материалы научной конференции морфологов Казахстана, посвященной 100-летию со дня рождения А. Н. Северцова», Алма-Ата, 1966.

9. Общий анализ результатов сравнительного изучения раз-

вития зародышей и плодов некоторых пород овец в Казахстане.— Труды VII Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, Тбилиси, 1967 (совместно с И. А. Чагировым).

10. О методических подходах к изучению эмбрионального роста животных. — Труды ин-та экспериментальной биологии АН КазССР, 1967, т. 4 (в печати).

Основные результаты исследований по диссертации доложены на VII Всесоюзном съезде анатомов, гистологов и эмбриологов (Тбилиси, 1966), на конференции морфологов Казахстана, посвященной 100-летию со дня рождения Л. Н. Северцова (Алма-Ата, 1966), а также на юбилейной научной конференции Института экспериментальной биологии АН КазССР (Алма-Ата, 1967).

