С. Г. ПЕГЕЛЬМАН

Ранние морфо-функциональные изменения в постнатальном онтогенезе животных

205440

С. Г. ПЕГЕЛЬМАН

РАННИЕ МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ ЖИВОТНЫХ

IA-10555 III

АКАДЕМИЯ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БИОЛОГИИ

С. Г. ПЕГЕЛЬМАН

РАННИЕ МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ ЖИВОТНЫХ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «ВАЛГУС» · ТАЛЛИН 1966

Tartu Riikliku Ülikooli
Raamatukogu
205440

ВВЕДЕНИЕ

В широкой проблеме «Организм и среда» особое место занимает вопрос о том, как формируются взаимоотношения организма со средой в самом начале постэмбрионального онтогенеза животных, когда они впервые вступают в непосредственный контакт с многообразием внешнего мира. Здесь, в раннем возрасте, начинается сложный путь развития морфо-функциональных систем организма и разнообразных реакций на внешние воздействия.

Целью наших исследований было определение влияния возникших в раннем постнатальном онтогенезе изменений на дальнейшее развитие и формирование организма.

Изучение тех изменений, которые возникают в организме под воздействием различных внешних факторов, имеет первостепенное значение в обосновании методов выращивания молодняка сельскохозяйственных животных с тем, чтобы повысить их жизнеспособность и, учитывая длительные последствия ранних изменений, направленно повышать их продуктивность.

Изучение морфо-функциональных изменений, возникающих в организме молодых животных под влиянием внешних воздействий в природных условиях, способствует пониманию закономерностей формирования естественных популяций.

Развитие организма протекает под непосредственным влиянием среды, являющейся для молодых животных качественно иной, чем для взрослых, формирование которых уже полностью завершено.

Каждый организм воспринимает среду, отдельные ее компоненты, соответственно своей рецепторной системе, своим видовым и индивидуальным особенностям и своему физиологическому состоянию. Это последнее, в свою очередь, определяется предшествовавшими условиями жизни организма, одновременными влияниями других сопутствующих факторов и другими причинами.

Вероятно, наиболее глубокие различия в реагировании организма на внешнюю среду обусловлены возрастными особенно-

стями. Нет необходимости доказывать, что на одно и то же воздействие молодой, развивающийся организм и взрослый будут реагировать по-разному. В литературе имеется большой фактический материал, подтверждающий неодинаковую реакцию молодых и взрослых животных на внешние воздействия.

Влияние различных внешних факторов на взрослый организм вызывает, в зависимости от интенсивности воздействия и состояния организма, более или менее глубокие нарушения, выводит организм из гомеостаза. В то же время взрослый организм обладает чрезвычайно сложной системой нейро-гуморальной регуляции для противодействия этому нарушению функций, для восстановления исходного равновесного состояния. В случае, если воздействие по своей интенсивности оказывается для организма преодолимым, возникает состояние устойчивости по отношению к данному фактору. Если воздействие слишком интенсивно или продолжительно и организм не способен ему противодействовать, наступает гибель. Соответствующий механизм происходящих в организме изменений обстоятельно изучен Гансом Селье и изложен в многочисленных исследованиях [H. Selye, 1936, 1950 и др.].

Молодые организмы существенно отличаются от взрослых не только характером и уровнем биохимических процессов, связанных с быстрым ростом и дифференциацией клеток, но и реакциями на внешние воздействия. При рождении у животных еще далеко не завершено развитие морфо-функциональных систем, отсутствуют специфические устойчивые реакции на различные воздействия. Поэтому они легче поддаются изменениям. Возникшие изменения, в силу лабильности молодого организма глубже, труднее поддаются каким-либо сдвигам и в большей или меньшей степени отражаются на последующих ступенях индивидуального развития.

Ламарк (1809) впервые подчеркнул эволюционное значение изменчивости молодых стадий развития организма. В дальнейшем это положение было разработано в ряде крупнейших исследований по эволюции животного мира. Ф. Мюллер, А. Н. Северцов, Г. де Бэр [F. Müller, 1864, G. de Beer, 1930] и ряд других ученых пришли к заключению о зависимости между филогенезом и онтогенезом. Этот вывод сформулирован А. Н. Северцовым следующим образом: «Филогенетические изменения взрослых органов происходят путем изменения хода эмбрионального развития этих органов. Филогенез является, таким образом, функцией онтогенеза.» («Морфологические закономерности эволюции» изд. АН СССР 1955, т. 5, стр. 504).

С конца прошлого и в начале этого столетия начинается изучение закономерностеи развития морфологических и функциональных особенностей молодых организмов. Появляются исследования особенностей детского организма (Гундобин, 1906,

и др.). Уделяется большое внимание изучению развития сельскохозяйственных животных. Выясняется слабая обратимость возникших в раннем возрасте изменений (Натузиус, 1872; Кулешов, 1923; Богданов, 1923; Дюрст, 1936 и др.).

В последние десятилетия вопросам физиологии и морфологии раннего возраста начинают уделять все больше внимания. Основные теоретические положения отечественной физиологии, разработанные Сеченовым, Павловым, Ухтомским, Быковым, Орбели и др., нашли свое отражение и в изучении процессов онтогенеза. В изучении возрастной физиологии и морфологии главное внимание начинает уделяться взаимоотношениям организма и среды на всем протяжении его индивидуального развития.

Значительное место в исследованиях онтогенеза животного организма отводится изучению различных этапов индивидуального развития и связи с окружающими условиями на разных стадиях.

Наиболее лабильным является организм в эмбриональном периоде развития. Здесь всякие нарушения извне часто приводят к тяжелым патологическим изменениям. Однако именно этот период проходит внутри организма матери, который защищает его от прямого воздействия внешних условий и обеспечивает ему максимально возможное постоянство среды. Всякие внешние факторы действуют на организм эмбриона опосредовано через изменения самого материнского организма.

С момента рождения животное вступает в непосредственный контакт с внешней средой и вынуждено активно приспосабливаться к ней. В результате этих контактов и сложных приспособительных реакций на протяжении постэмбрионального развития складывается тот или иной тип животного.

И. П. Павлов поставил задачу выяснить то влияние, которое условия воспитания накладывают на весь склад нервной деятельности животных. По заданию Павлова, Выржиковский и Майоров провели обстоятельное исследование на собаках (1933). Благодаря большой пластичности нервной системы в раннем возрасте влияние воспитания резче отразилось на молодом организме: они установили, что у собак, выращенных с двухмесячного возраста в клетках, изолированных от внешней среды, от окружающего мира, проявляется ярко выраженная пассивно-оборонительная реакция, несмотря на то, что среди подопытных собак имелись особи с различным типом нервной системы. У этих собак была также очень сильно выраженная ориентировочная реакция, в результате которой легко возникало внешнее торможение условных рефлексов.

В результате проведенных многолетних экспериментов авторы показали, что у собак, лишенных свободного общения

с внешним миром в раннем возрасте, и во взрослом состоянии сохраняется тип поведения, свойственный щенятам.

Основываясь на этих исследованиях, И. П. Павлов писал, что «первичный и временный рефлекс естественной осторожности», свойственный молодым щенкам, постепенно заменяется специальным исследовательским рефлексом. «Щенок, которому не была дана возможность пройти самому эту жизненную школу, на очень долгий срок, а может быть на всю жизнь, остается с этим неизжитым временным рефлексом, который постоянно и маскирует истинную силу нервной системы» («Общие типы высшей нервной деятельности животных и человека», 1935).

Сходные данные были получены Зевальдом (1938), Быковым (1955), Бурдиной и др. (1960), Крушинским (1960) и рядом зарубежных исследователей.

Козлова (1963) установила у собак определенную этапность возникновения пассивно-оборонительной реакции и заменяющего ее исследовательского рефлекса.

Быков и Слоним (1960) приводят значительный литературный материал по экспериментальному изучению формирования безусловных и условных рефлексов в онтогенезе и отмечают стойкость этих рефлексов.

В тридцатых годах за рубежом возникло новое направление исследований, в котором особое внимание было обращено на изучение возникновения поведенческих реакций новорожденных животных и их влияния на дальнейшее поведение организма. Речь идет о так называемом запечатлевании (английский Imprinting, немецкий Prägung).

Уже давно было замечено, что у некоторых животных в раннем возрасте возникает стойкая реакция следования за впервые увиденным ими движущимся предметом. Первым описал такую тенденцию к следованию у только что вылупившихся цыплят Д. Спалдинг (Spalding, 1873).

Один из основоположников этологии Конрад Лоренц на птицах показал прочность возникающих в раннем возрасте реакций, их стойкость в дальнейшем, и дал этому явлению название «запечатление». Не затрагивая здесь вопроса о трактовке механизмов поведенческих реакций К. Лоренцом, критика которых была дана Д. А. Бирюковым (1960), мы подчеркиваем большую ценность собранного им и многими другими исследователями экспериментального материала. Эти работы подтвердили необычайно обостренную реакцию новорожденных животных и только что вылупившихся птенцов на различные внешние раздражители, особенно на особей своего или другого вида и на движущийся предмет (Scott, 1956, 1962, 1964; Collias, 1954, 1956; Melzack, 1956; Melzack a. Thompson, 1956; E. Hess, 1959; Clark, 1951; и другие).

Очень многие особенности поведения взрослых животных являются следствием условий их воспитания в раннем возрасте. Сейчас имеется немало данных, свидетельствующих о том, что даже такой, казалось бы, врожденный инстинкт, как материнский, обусловлен определенными «социальными» взаимоотношениями животных в раннем возрасте (Collias, 1956; Hersher a. oth. 1963; J. Scott 1964; Harlow a. oth., 1966; и др.).

Также и реакция организма на болевое воздействие может иметь совершенно различный характер в зависимости от условий развития животного в раннем возрасте (Melzack a. T. Scott, 1957).

Это направление исследований имеет значение не только для изучения онтогенеза животных, но и для изучения многих сторон развития ребенка (Dean a. Geber, 1964; материалы симпозиума по групповым процессам в Нью-Йорке, 1954).

Одним из наиболее ярких свидетельств необратимости ранних изменений у человека, вызванных условиями жизни, являются трагические случаи воспитания детей дикими зверями.

Следует сказать, что, несмотря на большой экспериментальный материал, собранный различными исследователями в этом направлении, до сих пор механизм запечатлевания остается неясным (Moltz, 1963).

В СССР близкие по направлению исследования развития поведенческих актов и становления сложных форм деятельности безусловно- и условнорефлекторной природы ведутся в физиологическом институте им. И. П. Павлова Образцовой (1963, 1964, 1964а и др.). Г. А. Образцова, на основании экспериментальных исследований, дает периодизацию развития условнорефлекторных реакций у кроликов и собак и сопоставляет материалы по развитию поведенческих реакций с отдельными периодами развития мозга.

Вышеизложенные исследования ограничиваются изучением только поведенческих реакций и условнорефлекторной деятельности животных в начальном периоде постнатального развития.

Не меньшее значение имеет исследование развития вегетативных функций и морфо-физиологических признаков в раннем онтогенезе животных в зависимости от условий развития.

В морфологии животных уже с конца прошлого столетия известно, что возникшие в раннем возрасте изменения в органах и тканях обладают особой стойкостью и сохраняют свое влияние на развитие взрослых стадий. Начало этим исследованиям было положено работами классика русской зоотехнии Н. П. Чирвинского (1894, 1909, 1926). Им был открыт закон недоразвития сельскохозяйственных животных, который гласил, что при недостаточном питании в молодом возрасте наиболее отстают в росте и развитии те части и органы животных, ко-

торые в данный момент имели наибольшую скорость роста, в результате чего возникают инфантильные формы. В дальнейшем это направление исследований было развито в работах Малигонова, С. Н. Боголюбского, К. Б. Свечина и других.

Единство морфологических структур с физиологическими функциями и нервной деятельностью животных заставляет предполагать, что и в развитии вегетативных функций на ранних этапах онтогенеза могут существовать механизмы запечатлевания, которые направляют дальнейшее их совершенствование.

Действительно, в настоящее время имеется значительное количество фактов, свидетельствующих о том, что различные воздействия в раннем эмбриональном и постэмбриональном периодах могут изменять врожденные функции и рефлексы животных (Аршавский, 1954[6]; Уждавини, 1958; Хаскин, 1963 и др.).

«Особо следует подчеркнуть, что в известные периоды индивидуального развития (главным образом раннего постнатального), возможности индивидуального приспособления возрастают, а отсюда возникают и предпосылки для формирования более прочных адаптаций, накладывающих свой отпечаток на физиологические особенности популяции в целом» (А. Д. Слоним, 1962, стр. 388).

Задачей наших исследований было изучение адаптационных сдвигов и реакций млекопитающих и птиц в раннем постэмбриональном онтогенезе, возникающих в ответ на воздействие различного рода физических факторов среды (температуры, света, ультрафиолетового излучения). Преимущественное внимание уделялось возникновению изменений морфо-функциональных систем, а так же изменений в железах эндокринной системы, которые являлись тестом для определения функциональной зрелости гуморального регуляционного аппарата, с одной стороны, и степени интенсивности данного воздействия — с другой.

Основная часть исследований проводилась в Институте экспериментальной биологии АН Эстонской ССР на протяжении 1960—1965 годов. Автор пользуется случаем с благодарностью отметить помощь, оказанную в процессе проведения работы сотрудниками сектора физиологии животных указанного Института — Х. Айнсоном, А. Т омом, С. Суомилайнен, В. Ковтуновой, В. Ноор, Ю. Вахером.

Приношу свою глубокую благодарность профессору И. Д. Стрельникову за постоянную консультативную помощь оказанную им в процессе работы и при подготовке рукописи к печати.

Выражаю свою искреннюю признательность профессору Р. П. Ольнянской и профессору И. Я. Полякову за сделанные ими замечания при просмотре рукописи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

В зависимости от степени развития морфо-функциональных систем молодых организмов окружающая среда воспринимается ими по-разному. Как известно, млекопитающие и птицы могут появляться на свет с различным уровнем развития — от крайне незрелых (среди млекопитающих мелкие мышевидные грызуны, кролики, среди птиц — птенцовые) до вполне сформированных (среди млекопитающих морские свинки, копытные животные, среди птиц — выводковые). Иногда в литературе встречаются названия имматуронатные (незрелорождающиеся) и матуронатные (зрелорождающиеся), предложенные Промптовым (1948).

С целью изучения реакций новорожденных с неодинаковой степенью зрелости физиологических функций, в опытах были использованы различные виды животных: белые мыши, крысы, морские свинки, кролики, кошки и ряд видов диких грызунов — домовые мыши (Mus musculus L.), обыкновенные полевки (Microtus arvalis Pall) и общественные полевки (Microtus socialis Pall), разводившиеся в ряде поколений в лабораторных условиях. Значительный экспериментальный материал получен на цыплятах. Часть опытов проведена на птенцах голубя и ласточки.

Подопытные кролики были двух пород — шиншилла и венский голубой. Цыплята были, в основном, трех наиболее распространенных в Эстонской ССР пород — леггорн, нью-гемпшир и австралорп. Исходный материал получен из племенного птицеводческого хозяйства Куртна (ЭССР). В дальнейшем цыплята выводились в лабораторном инкубаторе, что позволяло брать в опыт цыплят тотчас после вылупления.

Подопытные лабораторные животные содержались в помещении (мыши, морские свинки, кошки), кролики круглый год находились в клетках на открытом воздухе. Здесь же выращивался молодняк. Цыплята содержались в птичнике в условиях, близких к хозяйственным. Рационы лабораторных животных соответствовали общепринятым в виварiях, рационы цыплят — хозяйственным, рекомендованным в птицеводстве. В теплое время года основное поголовье птиц содержалось в летних домиках на выгулах. Цыплята, выращенные в птичнике, а летом на выгулах, принимались нами в опытах за контроль ко всем подопытным группам птиц.

Приспособительные реакции у животных в раннем постэмбриональном возрасте изучались в отношении наиболее важных факторов внешней среды — температуры (периодическое охлаждение и перегревание), света (различный ритм смены света и темноты, различная интенсивность освещения), ультрафиолетового излучения (длинноволновое и коротковолновое).

В некоторых опытах изучалось влияние различных кормомых рационов на животных раннего возраста.

Подопытные животные подвергались определенным дозированным воздействиям. Животные систематически взвешивались, у них изучались следующие физиологические функции: терморегуляция, газообмен, двигательная активность, частота дыханий и сердцебиений. В ряде опытов определялись предпочитаемые температуры и освещенность. В опытах, целью которых было наблюдение за длительным последействием ранних изменений, изучалась репродуктивная функция животных.

В соответствии с нашей основной задачей в опытах использовались животные первых дней или недель жизни. Как в отношении новорожденных млекопитающих, так и цыплят, мы не проводили разделения животных по полу. Кстати, у цыплят раннего возраста определение пола по внешним признакам весьма затруднительно и мало достоверно.

Следует подчеркнуть, что использование в опытах самцов и самок без разделения было оправдано потому, что нам, при анализе полученных в опытах данных, неоднократно приходилось убеждаться в отсутствии половых различий в изучаемых нами морфо-физиологических особенностях организма в раннем возрасте. Об этом же свидетельствуют многочисленные указания в литературе. Не обнаружено разницы в составе красной крови и величине сердца у петушков и курочек в раннем возрасте (Holmes a. Pigott, 1933; Francis, 1962). Отсутствуют половые различия в уровне метаболизма и в функциях надпочечников у животных до наступления половозрелости (Davis a. Hastings, 1934; Ch. Jones, 1957; Lissàk u. Endröczi, 1960; Siegel 1962). Отсутствует половая избирательность в выживаемости облученных в антенатальном периоде мышей (Rugh a. Wohlfromm, 1965).

Для изучения физиологических функций применялись обычные лабораторные методы исследования. Полостная температура измерялась при помощи электротермометра. Газообмен, как показатель общего уровня протекающих в организме окислительных процессов, определяли в респирационной камере по Н. И. Калабухову (1950). В некоторых опытах, где животные были несколько более крупного размера, потребление кислорода определялось в пневматических камерах. Анализ воздуха производился по Холдену. Проверка и сопоставление полученных обоими методами данных показали их достаточное совпадение.

Для регистрации движений животных при изучении двигательной активности мы использовали клетки с подвешенными на пружинках пластинами вместо пола, которые соеди-

нялись самописцем, и каждое движение животного отмечалось графически на барабане с часовым механизмом.

Частота сердцебиений определялась по электрокардиограмме, полученной на электрокардиографе ЭКП-5М. Для получения ЭКГ использовалось 1 отведение.

Частота дыханий отсчитывалась визуально по движению мениска в манометрической трубке, при нахождении животного в респирационной камере.

Физиологическое состояние животных, подвергавшихся тем или иным внешним воздействиям, в значительной мере устанавливалось по морфо-функциональному состоянию внутренних органов. У декапитированных животных взвешивались: сердце, мозг, печень, селезенка, почки, половые железы. Измерялась длина кишечника и взвешивалась слепая кишка. Особое внимание было уделено изучению изменений веса эндокринных желез: надпочечников, тимуса, щитовидных и паращитовидных желез. Все вскрытия, данные которых приводятся в настоящей работе, производились автором.

У подопытных животных анализировалась кровь — определялись содержание гемоглобина и число эритроцитов при помощи эритрогемометра. Содержание гемоглобина в крови в некоторых опытах параллельно измерялось в гемометре Сали.

В отдельных опытах определялись резервная щелочность крови и содержание в ней кальция и сахара.

Осмотическая резистентность эритроцитов, как один из показателей общей резистентности организма, а также и возрастные ее изменения, определялись по макроскопическому методу Лимбека и Рибьера (Предтеченский, 1960).

Функциональное состояние надпочечников устанавливали по изменениям их относительного веса, а также содержания в них аскорбиновой кислоты. Последнее производилось по методу Рое (Glick, 1954).

Охлаждение животных проводилось в холодильнике Т-60М, где температура тела поддерживалась на уровне +5—6°. Животные помещались туда в химических стаканчиках или ящике с перегородками. Изолированное содержание животных в опытах предотвращало скучивание, что, как известно, вызывает существенные изменения в теплоотдаче, газообмене и т. п. Холодильник освещался внутри электрической лампочкой.

В опытах, где требовались более низкие температуры, применялось охлаждение животных в холодильнике «ЗИЛ» (—12 — —15°).

Термостат для длительного содержания животных при стабильно-повышенной температуре представлял собой шкаф со стеклянной дверцей, обогреваемый электроспиралью, где температура воздуха регулировалась контактным термометром.

Периодическое кратковременное перегревание проводилось в небольших камерах со стеклянными стенками, позволявшими следить за поведением и состоянием подопытных животных.

Контролем к опытам служили животные того же возраста, содержавшиеся в стандартных для данного вида лабораторных условиях и не подвергавшиеся каким-либо особым воздействиям.

В опытах по изучению влияния света на животных, преимущественно цыплят, использовались обычные лампочки накаливания, количеством которых регулировалась необходимая интенсивность освещения. Для изучения воздействия на цыплят периодического освещения было применено автоматическое устройство, позволявшее включать и выключать свет через каждые $3^1/_2$ минуты. В контрольных группах тепло от лампочек заменялось излучением электрическими обогревателями таким образом, чтобы температура в световых и контрольных группах была одинаковой. Интенсивность освещения измерялась люксметром.

Для ультрафиолетового облучения животных применялись лампы разного типа — БУВ-15, БУВ-60 (бактерицидные, дающие излучение почти исключительно в коротковолновой части спектра — 254 мμк), ПРК-2 (наиболее распространенные в производственных условиях лампы, спектр излучения которых расположен преимущественно в области средних и длинных волн).

Все полученные данные подвергались статистическому анализу.

ГЛАВА I

УРОВЕНЬ МЕТАБОЛИЗМА И ВЕЛИЧИНА МОЗГА И НЕКОТОРЫХ ЭНДОКРИННЫХ ЖЕЛЕЗ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Основной чертой онтогенетического развития животного организма является непрерывное изменение его морфологических структур, физиологических функций и уровня биохимических процессов, протекающих в организме. Свойственные каждому отдельному этапу онтогенеза морфо-физиологические особенности организма, а также различная интенсивность метаболических процессов, определяют, в свою очередь, неодинаковые реакции животных на окружающую среду на всем протяжении индивидуального развития. Взаимоотношения организма с внешним миром, являясь отражением внутренних морфо-физиологических перестроек, претерпевают значительные изменения на различных этапах онтогенеза. Наибольшей пластичностью и лабильностью характеризуются начальные этапы онтогенеза — эмбриональный и ранний постэмбриональный. Именно в раннем возрасте животные обладают особыми, отличными от взрослых, реакциями на самые разнообразные факторы живой и неживой природы.

В литературе встречаются многочисленные указания на специфичность реакций животных раннего возраста.

В практике животноводства, а также в многочисленных экспериментальных исследованиях была установлена высокая устойчивость молодых животных к различным инфекционным заболеваниям. Вместе с тем, к ряду инфекций, особенно стрептококковым, молодые организмы значительно восприимчивее взрослых (Perla a. Marmorston, 1941; Сиротинин, 1949; и др.).

Известна устойчивость молодых мышей по сравнению со взрослыми к действию некоторых бактерийных ядов (Берман, 1947). Повышенная резистентность молодых полевок Брандта к пастереллезу наблюдалась в условиях естественных эпизоотий Кучеруком и Дунаевой (1948).

В опытах на серых полевках (обыкновенной и общественной) и на белых мышах разного возраста нам удалось показать

высокую степень устойчивости молодых грызунов к бактериям мышиного тифа (Пегельман, 1951; Бобович и Пегельман, 1953; Пегельман, 1958). Невосприимчивость организма к инфекционным заболеваниям в значительной мере обусловлена содержанием в крови антител. У новорожденных полевок до пятидневного возраста мы не обнаружили нормальных антител в крови. Сразу после прозревания — в возрасте 10—15 дней — нормальные антитела в крови полевок уже имеются. По-видимому, их образование по времени близко совпадает с моментом открытия глаз (Пегельман, 1951).

В литературе можно встретить указания на то, что способность вырабатывать антитела и в филогенезе, и в онтогенезе наступает довольно поздно. Новорожденные животные этой способностью не обладают, или она выражена у них чрезвычайно слабо (Белкин, 1940; Соколова и Калегаева, 1947; Зильбер, 1948; Здродовский, 1950; Casals, 1940; и др.).

Исследования реакций иммунитета, проведенные в лаборатории Сиротинина (Ятель, 1954), показали тесную зависимость иммунногенной реактивности организма от степени зрелости его физиологических функций в раннем возрасте. Вакцинация бактериями золотистого стафилококка или бактериями Бреслау новорожденных животных, характеризующихся неодинаковой зрелостью функциональных систем, вызвала у них образование в крови антител. Однако уровень содержания их в сыворотке крови был совершенно различным у незрелорождающихся кроликов, крыс и мышей и у зрелорождающихся морских свинок. Именно у последних титр антител был очень высок и по уровню приближался к титру взрослых животных.

Сиротинин (1949) установил меньшую восприимчивость новорожденных собак, кошек, крыс и кроликов, по сравнению со взрослыми, к дифтерийному токсину и стафилококковому эндотоксину.

П. Ф. Здродовский (1950) связывает низкий уровень иммунологической реактивности у новорожденных животных с недоразвитием у них нервной системы и отмечает, что главное значение имеет не сама новорожденность, а степень физиологической зрелости организма.

Ранее широко распространенное мнение об ареактивности новорожденных животных в настоящее время опровергается (И. А. Аршавский, 1954[а], Э. И. Аршавская, 1951, и др.). Уже на ранних этапах постэмбрионального развития организм обладает отчетливыми, хотя еще и не дифференцированными, защитными приспособлениями, позволяющими ему противодействовать инфекционному агенту (Берман, 1957).

Также по-разному отвечают молодые и взрослые животные на введение токсических веществ. Закономерности возрастных изменений чувствительности животных к ядам изучены, в

основном, на грызунах, так как вопрос об устойчивости разных возрастных групп животных к токсическим веществам имеет практическое значение в борьбе с вредными грызунами при помощи ядохимикатов.

По данным Дике и Рихтера (Dieke a. Richter, 1946), летальная доза крысида (альфанафтилтиомочевины) для подсосных крысят составляет 58 мг на 1 кг веса, для старых крыс, свыше 400 г весом — всего 6,2 мг на 1 кг. По нашим данным, такую же высокую устойчивость к этому яду показывают молодые золотистые хомячки по сравнению со взрослыми (Пегельман, 1960).

Наблюдается разная чувствительность молодых и взрослых сусликов к фосфиду цинка (Мокеева, 1955).

Правдина (1961) вводила разным видам грызунов — как молодым, так и старым животным — фосфид цинка в дозе 35,0 мг на 1 кг веса тела. В результате средний процент гибели от данной дозы фосфида составлял:

у обыкновенных полевок взрослых 100%, молодых 81,6%;
у общественных полевок взрослых 71,4%, молодых 42,9%;
у белых мышей взрослых 65,0%, молодых 35,0%;
у больших песчанок взрослых 60,0% молодых 40,0%.

Время выживания затравленных молодых зверьков было больше, чем взрослых, по каждому изученному виду.

В опытах Л. И. Правдиной следует подчеркнуть то обстоятельство, что большая устойчивость к фосфиду цинка проявилась у молодых зверьков всех изученных видов подобно тому, как мы это наблюдали в отношении крысида. Это дает основание считать, что механизм повышенной устойчивости молодых животных к некоторым токсическим веществам является сходным у разных видов.

Установлена различная чувствительность молодых и взрослых животных к голоданию, к введению гормонов и ряда фармакологических веществ (Цобкалло, 1946; Русанов, 1949; Танк, 1951; Галеева, 1952; Стегайло, 1960; Русин, 1963; Фролькис, 1965, и др.).

Известна устойчивость эмбриональных тканей высших животных к отсутствию или недостатку кислорода (Коштоянц, 1940). В постэмбриональном онтогенезе организм также неодинаково реагирует на гипоксию. Наиболее легко переносят ее новорожденные животные и дети (Ефимов, 1948; Лауэр и Колчинская, 1958; Колчинская, 1959).

Мыши и крысы в раннем возрасте более устойчивы к воздействию электрического тока, чем взрослые особи (Стегайло, 1963; Фролькис и соавторы, 1963).

Большое внимание было уделено изучению возрастных изменений радиочувствительности организма. Исследования про-

водились, в основном, на мышах; при этом выявилась высокая радиорезистентность новорожденных мышат. Однако в дальнейшем происходит быстрое снижение устойчивости к радиации, и у мышей в возрасте 3—7 недель смертность от облучения достигает максимума (Русанов, 1955; Патт и Брюс, 1960; Quastler, 1945; Bacq a. Alexander, 1961). Установлена также высокая радиорезистентность новорожденных крысят, по сравнению со взрослыми животными (Холин, 1956; Шпаро и сотр., 1957, 1960; Hursh, a. Casarett, 1959). Вместе с тем чувствительность семенников к ионизирующей радиации у новорожденных мышей выше, чем у взрослых (Померанцева и Рамайя, 1965). Репарационные процессы у молодых облученных крыс протекают медленнее (Шпаро и сотр., 1957, 1960). У молодых цыплят, облученных в 12-недельном возрасте, количество лейкоцитов, наоборот, восстанавливается скорее, чем у 12 и 18-недельных (Atkinson a. oth. 1961).

В наших опытах молодые степные пеструшки (Lagurus lagurus Pall) оказались устойчивее к гамма-облучению, чем взрослые (Пегельман, 1965[в]). Однако молодые морские свинки, рождающиеся функционально вполне зрелыми, оказались такими же радиочувствительными, как и взрослые особи.

В дальнейшем индивидуальном развитии организма, как было установлено в опытах на мышах, облученных гамма-лучами, радиорезистентность остается стабильной в первой половине жизни животного и падает к старости (Spalding a. Trujillo, 1962).

Здесь мы кратко упомянули некоторые особенности реакции животных в раннем возрасте на действие самых разнообразных внешних агентов. В дальнейшем изложении мы рассмотрим более подробно особенности реагирования животных в раннем постэмбриональном онтогенезе на ведущие физические факторы среды, а пока несколько остановимся на тех системах организма, благодаря функциональной деятельности которых осуществляется приспособление животных к условиям среды.

В основе развития адаптаций организма к разнообразным внешним условиям лежит, в первую очередь, реакция со стороны центральной нервной системы, как воспринимающего и интегрирующего аппарата. Деятельность нервной системы обусловливает функциональную активность эндокринных желез и разнообразные вегетативные функции организма.

ИЗМЕНЕНИЕ ОТНОСИТЕЛЬНОГО ВЕСА МОЗГА В ОНТОГЕНЕЗЕ

Как известно, нервная система образуется на очень ранней стадии развития эмбриона и играет большую роль в организации морфогенеза. Ранняя закладка нервной системы в онтогенезе обусловливает высокую дифференциацию ее к моменту рождения. Однако и после рождения в первое время продолжается еще относительно усиленный прирост мозга. Так, у ребенка вес мозга нарастает особенно быстро в течение первого года жизни. За это время вес головного мозга увеличивается в 2 $^{1}/_{2}$ раза, а к периоду половой зрелости — в 4 раза. В течение первых двух лет жизни мозг человека достигает $^{2}/_{3}$ своей окончательной величины (Валькер, 1959).

По В. Н. Никитину (1957), прирост живой мозговой ткани в граммах на 1 кг веса за 24 часа у белой крысы в возрасте 30 дней составляет 130 г/кг, 60 дней — 4,40 г/кг и у взрослой крысы в возрасте 1 года — всего 0,131 г/кг.

В постэмбриональном онтогенезе происходит неуклонное снижение относительного веса мозга, так как рост других органов и тканей, а особенно мышечной массы и скелета, опережает рост нервной ткани.

На рисунке 1 показано изменение относительного веса мозга в постэмбриональном онтогенезе цыплят. Кривая падения от-

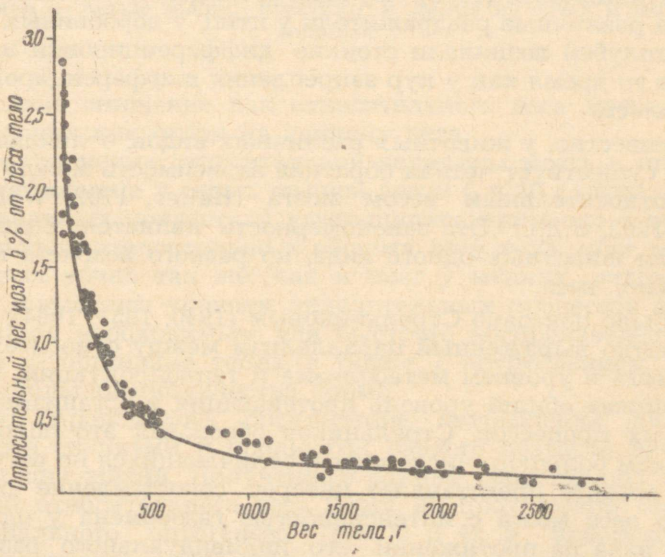


Рис. 1. Изменения относительного веса мозга цыплят в постэмбриональном онтогенезе.

носительного веса мозга является суммарной по двум изучавшимся нами породам — леггорнам и нью-гемпширам, так как никаких существенных различий в этом отношении мы у них не обнаружили.

Как следует из графика, в первые дни после выхода из яиц относительный вес мозга достигает 3%. В последующем происходит его быстрое уменьшение, и у взрослых кур относительный вес мозга составляет всего, примерно, 0,15—0,18% от веса тела птицы. Относительный вес мозга у кур, пожалуй, наименьший среди пернатых, что определяется, во-первых, достаточно крупными размерами их тела, во-вторых, длительным одомашниванием и, в-третьих, селекцией, при которой шел отбор на большую «мясность» домашней птицы, то есть на большее развитие мышечной массы и способность к значительному жироотложению.

На самом деле, если мы сравним относительный вес мозга у мелких воробьиных птиц с приведенными выше данными, то эта разница будет весьма наглядной. У взрослого королька (вес тела 6,0 г) относительный вес мозга составляет 6,1%, у более крупного поползня (с весом тела равным 21,2 г) он равен 4,9% (Скворцова, 1956).

Малым размерам мозга соответствует и низкий уровень функциональной деятельности мозга кур. В экспериментах Н. П. Овчинниковой (1960), изучавшей пищевые условные рефлексы на различные раздражители у птиц, у воробьиных и, частично, голубей возникали стойкие дифференцировки на свет и звук, в то время как у кур закрепления дифференцировок не наблюдалось.

Как известно, у животных различных видов, отличающихся по весу, существует четкая обратная зависимость между весом тела и относительным весом мозга (Haller, 1762; Welker u. Brandt, 1903, и др.). Эта закономерность является справедливой и для животных одного вида, но разного возраста и, следовательно, веса.

Как было показано Стрельниковым (1940, 1953, 1964), существует четко выраженный параллелизм между относительным весом мозга и уровнем метаболизма и теплопродукции, характеризующими общий уровень протекающих в организме окислительных процессов. Стрельников обосновал это положение сравнением большого числа видов, отличающихся по весу тела. В этом аспекте представляет интерес сопоставление относительного веса мозга с интенсивностью газообмена у одного и того же вида на протяжении его индивидуального развития. Такое исследование было проведено нами на белых, серых и гибридных мышах (Пегельман, 1959). Полученные данные приведены на рисунке 2. С возрастанием веса тела наблюдается

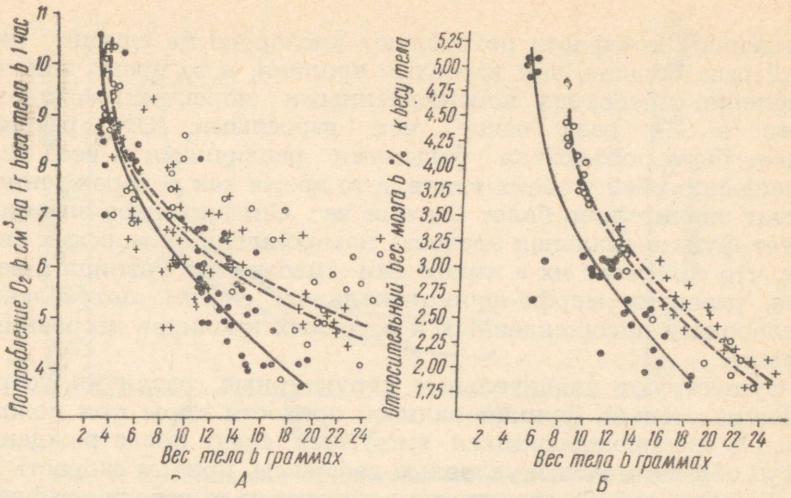


Рис. 2. Соотношение возрастных изменений относительного веса мозга и потребления кислорода серыми, белыми и гибридными мышами (Пегельман, 1959).

А — потребление кислорода в мл на 1 г веса.
В — относительный вес мозга в процентах к весу тела.
Точки и ровная линия — серые мыши; кружочки и пунктирная линия — белые мыши; крестики и линия из точек и тире — гибриды.

неуклонное снижение как относительного веса мозга, так и потребления кислорода на единицу веса.

При сравнении относительной величины мозга и интенсивности газообмена у серых мышей весом 6 и 20 г оказалось, что оба изучаемых показателя уменьшились примерно в три раза.

Большой, относительно к общему весу тела, мозг молодых животных точно так же, как и мозг у мелких видов, тесно связан с высоким уровнем окислительных процессов и теплопродукции, необходимым для быстрого воспроизведения уходящего из организма тепла, а также с потреблением относительно большого количества корма.

Нами проводилось определение потребления кислорода морскими свинками и кроликами разного возраста начиная с первого дня жизни. Полученные данные сопоставляются с величиной относительного веса мозга на протяжении их постэмбрионального онтогенеза (рис. 3 и 4). У новорожденных крольчат потребление кислорода несколько выше, а относительный вес мозга больше, чем у новорожденных морских свинок. Однако эти различия несущественны. Более ярко выражена разница в потреблении кислорода на единицу веса новорожденными и взрослыми животными обоих видов. Ново-

рожденные крольчата потребляют кислорода на единицу веса в 8,2 раза больше, чем взрослые кролики, в то время как потребление кислорода новорожденными морскими свинками всего в 2,8 раза выше, чем взрослыми. Эта разница может быть объяснена большими различиями в весе тела взрослых особей у обоих видов, в то время как новорожденные имеют значительно более схожий вес. Определенное значение имеет функциональная зрелость новорожденных морских свинок, что сближает их с взрослыми животными. Разница в весе тела, развитии морфо-функциональных систем, потреблении кислорода у новорожденных и взрослых кроликов несравнимо больше.

Существуют значительные структурные различия, отражающие степень функциональной зрелости коры при рождении. У зрелорождающихся животных сразу после рождения могут образовываться условные рефлексы, причем скорость их выработки почти не отличается от скорости выработки рефлексов у взрослых животных (Образцова, 1964[а, б]).

У незрелорождающихся животных условные рефлексы могут образовываться лишь в возрасте нескольких недель, что связано с функциональной и структурной незрелостью коры мозга при рождении (Образцова, 1964; Вавилова, Клявина, Образцова, Трошихин, 1960).

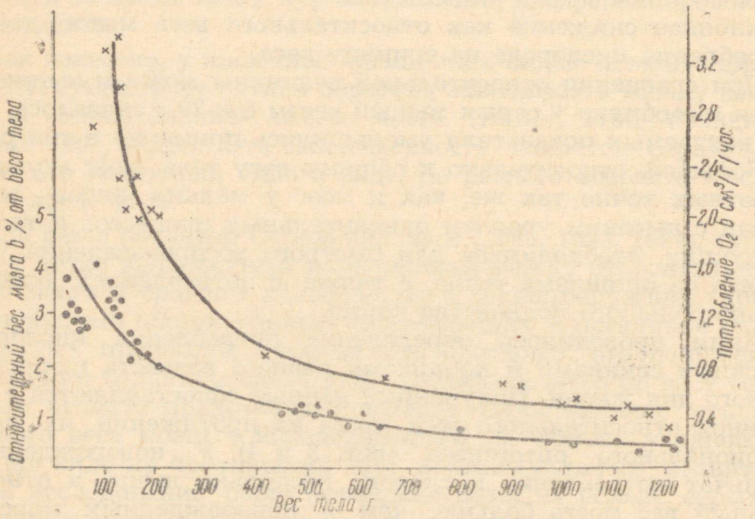


Рис. 3. Соотношение относительного веса мозга и потребления кислорода у кроликов в постэмбриональном онтогенезе. Верхняя кривая — потребление кислорода в мл на 1 г веса в час, нижняя — относительный вес мозга в процентах.

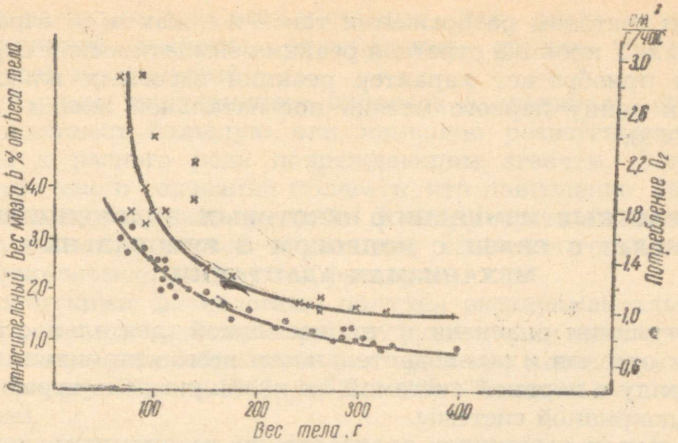


Рис. 4. Соотношение относительного веса мозга и потребления кислорода в постэмбриональном онтогенезе морских свинок. Верхняя кривая — потребление кислорода в мл на 1 г веса в час, нижняя — относительный вес мозга в процентах.

Существует глубокое различие в развитии коры мозга у зрелорождающихся и незрелорождающихся животных. У первых формирование коры в основном завершается ко времени рождения, а в дальнейшем происходит лишь незначительный рост. У незрелорождающихся животных этот процесс затягивается на длительный срок (на несколько месяцев).

У щенят, которые по своему развитию занимают промежуточное положение между зрело- и незрелорождающимися формами, спустя 30 часов после рождения кора головного мозга еще не развита, но в первые же дни постнатальной жизни происходит ее быстрое созревание и у щенков месячного возраста кора имеет уже вполне развитый вид с хорошо выраженными слоями (Рампан, 1961).

Морфологические особенности коры головного мозга щенят в раннем возрасте связаны с характером ее функциональной деятельности. Было установлено, что сшибка и перенапряжение тормозного процесса у щенят не вызывали нарушений нервной деятельности, наблюдавшихся у взрослых собак (Барышева, 1951).

Параллельно со структурным созреванием нервной системы происходят процессы и ее функционального развития, что было показано Образцовой и другими на кроликах и собаках.

У морских свинок уже с первого дня постнатальной жизни характер биоэлектрической активности симпатических ганг-

лиев при световом раздражении таков же, как и у взрослых животных. У кролика ответная реакция симпатической нервной системы приобретает характер реакции взрослых животных только к концу первого месяца постнатальной жизни (Шиллинг, 1963).

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ЭНДОКРИННЫХ ЖЕЛЕЗ В СВЯЗИ С ВОПРОСОМ О ГУМОРАЛЬНЫХ МЕХАНИЗМАХ АДАПТАЦИИ

В регуляции развития функциональной деятельности отдельных органов и жизнедеятельности всего организма в целом, наряду с нервной системой, важнейшую роль играют железы эндокринной системы.

При самых различных воздействиях на организм, нервная и эндокринная система берут на себя функцию регуляции всех процессов жизнедеятельности для сохранения и поддержания состояния гомеостазиса. Регуляторная функция эндокринной системы была известна давно, но с появлением работ Селье (Selye, 1936, 1950, 1956, 1960, 1961 и др.) об общем адаптационном синдроме интерес к ее изучению возрос. В настоящее время теория Селье широко известна и на ее сущности мы здесь останавливаться не будем.

Как известно, самые различные внешние раздражители вызывают в организме, помимо определенных специфических ответных реакций, изменения более генерализованные, более всеобъемлющие, называемые состоянием напряжения.

По Селье, состояние стресса определяется «как состояние неспецифического напряжения в живой материи, которое проявляется реальными морфологическими изменениями в различных органах и особенно в эндокринных железах, контролируемых передней долей гипофиза» (Селье, 1960, стр. 50).

И, далее, Селье характеризует признаки стресса: «... признаками стресса, на которых основывалась концепция об адаптационном синдроме, были увеличение и гиперемия коркового слоя надпочечников, язвы желудочно-кишечного тракта, атрофия тимико-лимфатического аппарата и аномалии полового цикла с отсутствием созревания фолликулов» (Селье, 1960, стр. 61).

Особенно важная роль в адаптационном синдроме принадлежит передней доле гипофиза, секреторная деятельность которой контролирует функциональную активность надпочечников, щитовидных желез и гонад.

В этих исследованиях перед нами стояла задача — определения реактивности организма к воздействиям различных, применявшихся нами, факторов на разных стадиях онтогенетиче-

ского развития, при использовании для этого показателей эндокринной системы, отражающих степень напряжения (стресса) в организме.

Состояние эндокринного аппарата в значительной степени обусловливает большую или меньшую резистентность организма к разного рода повреждающим агентам. Более того, имеется много оснований полагать, что повышение резистентности к одному какому-либо фактору среды (по-видимому, через развитие стресс — реакции) вызывает повышение его сопротивляемости к другим факторам.

Советскими физиологами получен экспериментальный материал, свидетельствующий о повышении резистентности животных к разнообразным факторам при адаптации их к одному агенту (Русин 1960, 1962, 1963[6]; Зимкин 1961, и многие другие).

В настоящее время симптомы адаптационного синдрома используются не только в физиологии и медицине, но и в различных экспериментальных, а также и в полевых исследованиях, для определения общего состояния организма в различных условиях жизни.

В наших исследованиях особое внимание уделено изучению изменений в надпочечниках и тимусе.

Надпочечники. Можно сказать, что надпочечники являются своего рода комплексом двух желез, обладающих раздельной гормональной функцией: коркового и мозгового вещества надпочечников. У млекопитающих, несмотря на ряд видовых различий в весе, строении и функциональной активности этих желез, слои хорошо выражены и четко разграничены. У птиц такое разделение на слои не выражено, хотя оба компонента имеются налицо. У них корковое и мозговое вещество перемежаются в виде отдельных участков.

Сильнодействующие факторы (стрессоры) влияют на переднюю долю гипофиза, чем вызывается повышение секреции АКТГ (адренокортикотропного гормона). Это вызывает резкое усиление функции коры надпочечников — стимулируется выделение кортикоидов — стрессорных гормонов. В синтезе кортикоидов в надпочечниках определенную роль играют холестерин и аскорбиновая кислота. Поэтому при интенсивном синтезировании кортикоидов в надпочечниках уменьшается содержание холестерина и аскорбиновой кислоты. Вследствие относительной сложности исследования гормональной деятельности гипофиза и коры надпочечников, в настоящее время при изучении адаптационного синдрома ограничиваются косвенными методами (Мандэй, 1964). Физиологическое состояние организма, степень напряженности его функциональных систем, в том числе и системы гипофиз-кора надпочечников, определяется по изменению веса надпочечников, содержания

в них аскорбиновой кислоты и холестерина, изменениям содержания эозинофилов в крови и лейкоцитарной формулы.

Содержание аскорбиновой кислоты в надпочечниках (и вообще в организме) отражает общий уровень обмена (Bessey a. King, 1933). Из всех органов животных надпочечники содержат наибольшее количество аскорбиновой кислоты. Например, у взрослых кроликов в надпочечниках содержится 135 мг аскорбиновой кислоты на 100 г ткани, в печени 13, в сердце 5, в семенниках 29, в мозге 22.

Относительный вес надпочечников у разных видов животных не связан ни с весом тела, ни с образом жизни. Так, например, у собаки, слона, кролика, льва, тигра относительный вес надпочечников одинаков и составляет около 0,01%. Очень мелкие надпочечники у бегемота и лошади — около 0,004%. Крупные у морской свинки — 0,07—0,08% (Spector, 1956).

Относительный вес надпочечников у разных видов птиц также неодинаков, но не отличается от их веса у млекопитающих. Хартман и Браунэлл (Hartman a. Brownell, 1961) показали на большом числе видов птиц, что вес надпочечников непосредственно связан с весом тела только у мелких видов, а у крупных видов эта закономерность нарушается.

На протяжении индивидуальной жизни животных в весе надпочечников и их функциональной деятельности происходят определенные возрастные изменения. Половых различий в весе надпочечников у молодых животных не наблюдается. Джонс (Ch. Jones, 1957) отмечает, что у молодых птиц надпочечники несколько тяжелее, чем у взрослых. Это наблюдается также у некоторых млекопитающих (табл. 1).

Таблица 1

Изменение относительного веса надпочечников у крыс с возрастом в мг% (по Jones, 1957)

Возраст в днях	21—30	31—40	41—50	51—60	61—70	101—105	300—500
Относительный вес надпочечников	42	33	27	24	21	22	14

Мы определяли относительный вес надпочечников у морских свинок и кроликов в разных возрастных группах (табл. 2).

Как следует из приведенных данных, ни у морской свинки, ни у кролика нельзя обнаружить возрастных закономерностей в изменениях относительного веса надпочечников. Увеличение его отмечается только у вполне взрослых животных. Здесь необходимо пояснить следующее: в весе надпочечников, как очень лабильном органе, отражаются сезонные изменения условий жизни и закономерные особенности годового цикла

Таблица 2

Возрастные изменения относительного веса надпочечников у морских свинок и кроликов (мг%)

Вид	Возраст в днях				Старше 5 месяцев
	1—4	10—15	30	60	
Морские свинки	n = 19 35,3±1,4	n = 9 39,2±2,5	n = 6 39,0±3,5	n = 14 35,5±2,0	n = 15 87,2±4,5
Кролики	n = 11 8,28±0,33	n = 28 7,9±0,3	n = 7 9,1±0,5	n = 12 8,1±0,6	n = 8 10,0±0,55

размножения (Смирнов, Шварц, 1957). Поэтому для вышеприведенной таблицы были использованы лишь животные, забитые в весенне-летний период, а среди взрослых животных были только самки, что снимает возможные искажения данных по животным разного пола.

Относительный вес надпочечников в различных условиях жизни может быть неодинаковым. По-видимому, именно этим можно объяснить тот разнобой, который существует в литературе. Так, по данным биологических таблиц Спектора (1956), относительный вес надпочечников взрослых морских свинок 70—80 мг%, по Итону (Eaton, 1938), у самок 117,5 мг%, у самцов 126 мг%. По нашим данным, у самок 87,2 мг%.

Часть свинок в нашей лаборатории содержится вне помещения. В зимние месяцы, когда температура воздуха держится ниже 0°, относительный вес надпочечников у свинок достигает 107—108 мг%, в то время как у таких же взрослых свинок, находящихся в лабораторных помещениях с температурой воздуха 12—16°, относительный вес надпочечников не отличается существенно от вышеприведенных в таблице данных (около 80—90 мг%). Более характерным является видовая разница в величине надпочечников, которая выявляется из приведенной таблицы. У морских свинок на всем протяжении их постнатального развития вес надпочечников значительно больше, чем у кроликов.

Существенные возрастные изменения можно установить в динамике содержания аскорбиновой кислоты в надпочечниках. Как отмечают Бессей и Кинг (Bessey a. King, 1933), во всех тканях молодых животных, находящихся в процессе интенсивного роста и обладающих повышенным обменом, содержание аскорбиновой кислоты выше, чем в тканях старых животных.

В гипофизах молодых животных выше концентрация АКТГ (Блок, 1962).

На рисунке 5 приведены кривые, полученные нами при определении содержания аскорбиновой кислоты в надпочечниках морских свинок и кроликов разного возраста. Здесь, как мы видим, закономерные возрастные изменения более выражены,

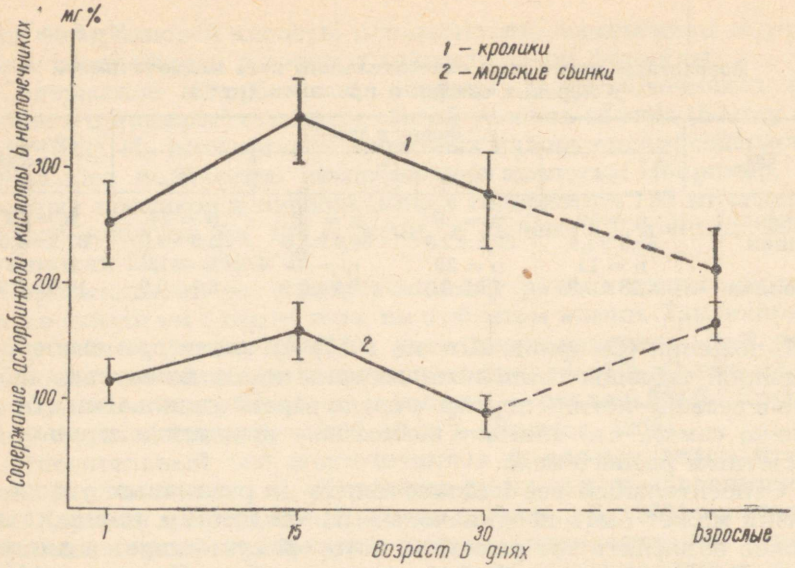


Рис. 5. Содержание аскорбиновой кислоты в надпочечниках морских свинок и кроликов в постнатальном онтогенезе, мг %.

чем в весе надпочечников. У обоих изученных видов в первые дни после рождения содержание аскорбиновой кислоты в надпочечниках значительно увеличивается, но уже к месячному возрасту опять наблюдается снижение.

По Римкуте (1965), абсолютное количество аскорбиновой кислоты и холестерина в надпочечниках у исследованных ею уток, белых крыс и морских свинок в течение раннего периода постнатального онтогенеза повышается, а дальше наблюдается снижение. Так, по ее данным, наиболее высокое содержание аскорбиновой кислоты и холестерина в надпочечниках утят наблюдается в возрасте 10 дней (холестерин 21,0 мг%, аскорбиновая кислота 191,2 мг%). В 3-месячном возрасте в надпочечниках уток холестерина содержится 15,5 мг%, аскорбиновой кислоты — 82,5 мг%.

В исследованиях Борсук (1948, 1949) было показано различное содержание аскорбиновой кислоты в органах зрело- и незрелорождающихся млекопитающих — морской свинки и кролика, и птиц — цыпленка и птенца грача. Сопоставление наших данных с результатами, полученными Борсук, затруднительно, так как в упомянутых исследованиях аскорбиновая кислота определялась иным методом (по Лапину и Владимирову). Однако автор подчеркивает высокий уровень содержа-

ния аскорбиновой кислоты в органах кроликов в эмбриональном и раннем постэмбриональном периодах развития.

В литературе имеются лишь разрозненные данные, касающиеся возрастных изменений содержания аскорбиновой кислоты в надпочечниках птиц. Лейбсон и Стабровский (1962) изучали изменение содержания адренализа и норадренализа в надпочечниках развивающихся куриных эмбрионов. Эти вещества появляются уже в 8—9-дневных эмбрионах, но особенно возрастает их содержание с 16 дня инкубации. Авторы приводят данные и по изменению веса надпочечников у эмбрионов кур. Надпочечники цыплят сильно увеличиваются перед вылуплением, после чего наблюдается некоторое уменьшение их веса, а затем с 10-го дня жизни опять значительное увеличение. В постнатальном онтогенезе кур происходит снижение относительного веса надпочечников с возрастом (Sturkie, 1954). Характерно, что у домашней птицы вес надпочечников и щитовидной железы намного меньше, чем у диких видов соответствующего веса (Quiring, 1951). Это же известно для диких и белых крыс (Donaldson a. King, 1929), диких и домашних индеек (Höhn, 1961).

Можно полагать, что повышенный вес надпочечников у диких форм по сравнению с домашними является отображением их более интенсивного обмена, повышенной мышечной активности и более разнообразных условий жизни, чем у их одомашненных сородичей.

Большая чувствительность надпочечников к самым различным общим воздействиям на организм, а также и относительная несложность их изучения, привлекают многих исследователей, изучающих реакции организма на тот или иной фактор. В частности, в последние годы обращается большое внимание на изучение адаптационного синдрома у облученных животных (Бетц, 1961; Бак и Александер, 1963; Граевская и Щедрина, 1962, и др.).

При изучении изменений, возникших в надпочечниках животных, подвергнутых тому или иному воздействию, важнейшими обстоятельствами являются: 1) интенсивность и длительность воздействия; 2) время, прошедшее с момента воздействия; 3) исходное физиологическое состояние, обусловленное как наследственными особенностями организма (или породными), так и предшествовавшими условиями его жизни; физиологическое состояние животных в значительной мере определяется и возрастом.

Адаптационный синдром у облученных крыс изучался Бетцом (1961) по изменениям в весе надпочечников, содержании в них аскорбиновой кислоты и холестерина начиная с первых часов после облучения до 30 дней. Если в первые часы после облучения в надпочечниках наблюдается некоторое снижение

концентрации аскорбиновой кислоты и холестерина, то в дальнейшем происходит их восстановление до исходного уровня, а иногда и превышение его.

У облученных крыс вес надпочечников начинает возрастать через несколько дней и особенно сильно увеличивается он у животных, подвергнутых облучению летальными дозами.

Состояние напряжения, проявляющееся указанными изменениями надпочечников, обнаруживается и под воздействием других факторов, поскольку сама реакция напряжения является неспецифическим проявлением реактивности организма. В настоящее время имеется большое число исследований, показывающих яркое проявление реакции напряжения у животных под воздействием экстремальных температур. Литература по этому вопросу приведена в сводках Бартона и Эдхолма (1947), Смита (1963), в монографии Майстраха (1964) и др.

Такие же изменения в надпочечниках могут быть вызваны и воздействиями на нервную систему. Например, у крыс, вращаемых в центрифуге, уже через 30 минут наблюдалось снижение содержания аскорбиновой кислоты в надпочечниках в среднем на 41% (Goswami, Trivedi, Gupta, 1961).

Работ, посвященных изучению реакции напряжения у птиц, относительно немного. В некоторых из них отмечается, что реакция напряжения у кур проявляется лишь в изменениях лейкоцитарной формулы крови, но не в изменениях веса надпочечников и содержания в них аскорбиновой кислоты (Wolford a. Ringer, 1962).

Особое место занимает вопрос о реакции напряжения у млекопитающих и птиц в самом начале их постнатального развития, который в литературе освещен чрезвычайно скудно. Вместе с тем, именно у молодых животных реакции на среду представляют значительный интерес, так как в раннем возрасте складываются их функциональные системы и роль внешних условий в их развитии очень велика.

Прежде, чем перейти к рассмотрению реакции напряжения у новорожденных животных, мы несколько остановимся на возрастных изменениях другого органа, играющего важнейшую роль в реакциях молодых животных на внешние воздействия — тимуса, или зобной железы.

Тимус. Тимус можно отнести к гормональной системе с некоторыми оговорками. Они необходимы потому, что до сих пор нет полной ясности в назначении тимуса для физиологических функций организма, не доказана и его гормональная природа (Sturkie, 1954; Дементьев, Ларионов, 1960, и др.).

По-видимому, тимус следует рассматривать как комбинированную лимфатическую эндокринную железу (Ларионов, 1940).

Существует тесная связь процессов роста с величиной и функциональным состоянием тимуса у молодых животных. Тимус имеет у всех новорожденных млекопитающих и только что вылупившихся птенцов относительно большой вес. Со временем происходит его уменьшение — так называемая возрастная инволюция тимуса. С наступлением половозрелости тимус постепенно исчезает и его остаток перерождается в жировую ткань. Возрастная инволюция тимуса тесно связана с созреванием половых желез.

Удаление тимуса приводит к задержке роста, к частичной редукции оставшейся лимфоидной ткани (Лурия, Фриденштейн, 1964).

Особую роль тимус играет в иммунитете. В настоящее время доказано, что в постнатальном развитии тимус имеет важнейшее значение для нормального развития иммунологических реакций. У животных, которым удалили зобную железу, подавлено образование антител и они легко погибают при любых инфекциях. Вместе с тем механизм этой зависимости иммунитета от функции зобной железы остается пока неясным (Perry, Faulk, a. oth., 1963; Лурия, Фриденштейн, 1964).

Закладывается тимус в эмбриональном периоде и к моменту рождения он уже хорошо развит.

Б. М. Тихомиров (1935) провел широкое по объему (20 250 цыплят) экспериментальное исследование с целью установления зависимости между величиной тимуса у только что вылупившихся цыплят, весом их тела и общей жизнеспособностью. В результате проведенной работы Тихомиров показал, что больший вес тимуса при вылуплении обусловливает повышенную выживаемость цыплят в дальнейшем, лучший их привес и раннее начало яйцекладки. Им был предложен метод ранней браковки цыплят по величине тимуса, который у птиц хорошо просматривается при вылуплении.

Тимус у цыплят продолжает увеличиваться примерно до 4-месячного возраста, после чего начинается его инволюция, обусловленная развитием половых желез. Не только при вылуплении, но и в течение первых недель постнатальной жизни цыплят сохраняется корреляция веса тела с весом тимуса. Так, например, в группе одновозрастных цыплят различного веса мы провели определение веса тимуса (рис. 6). Как видно из приведенного рисунка, и у двухнедельных цыплят вес тела четко коррелирует с развитием тимуса.

Такие же закономерные связи скорости роста и жизнеспособности организма от веса и функциональной активности тимуса известны и у млекопитающих (Оленев, 1961). Под жизнеспособностью или жизненностью понимается «наследственно обусловленная способность животного сопротивляться неблагоприятным влияниям среды, например, слишком высоким или

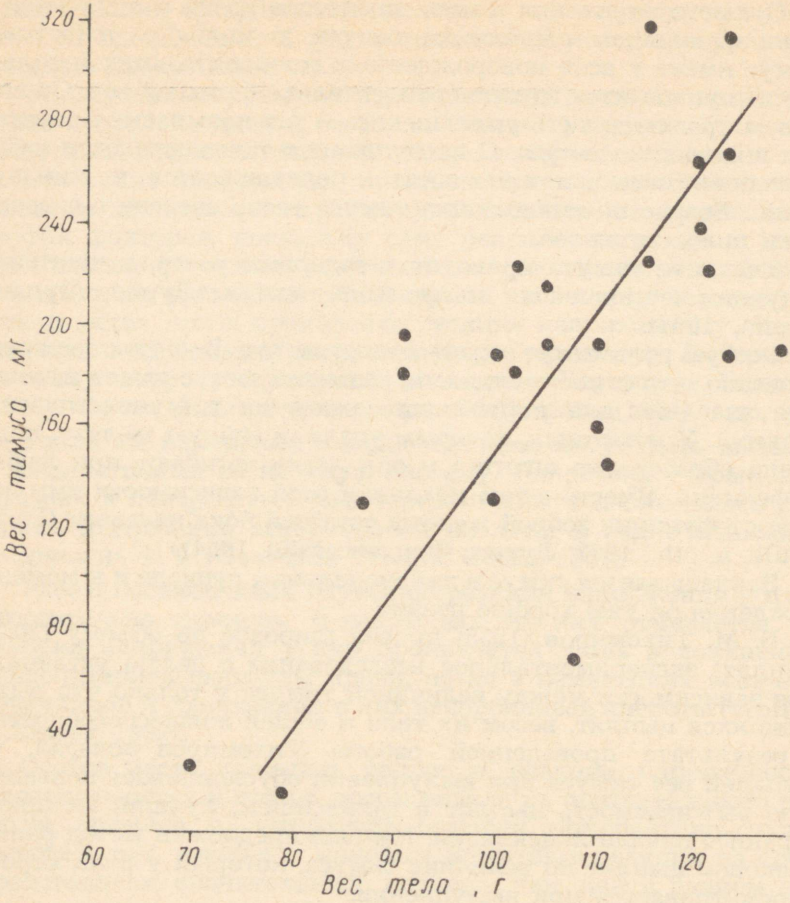


Рис. 6. Соотношения веса тимуса и веса тела у цыплят одной возрастной группы.

низким температурам или влажности, плохим условиям кормления и содержания, а также различным болезнетворным влияниям» (Хаверман, 1963, стр. 335).

Вес тимуса является очень хорошим индикатором физиологического состояния организма в раннем возрасте. Всякие неблагоприятные воздействия, обусловливающие в организме подавление жизненных функций, неизменно отражаются и на весе тимуса, вызывая так называемую акцидентальную инволюцию этой железы.

Известна высокая радиочувствительность тимуса. Нуждин

и Нечаев (1962) отмечали, что уже через сутки после облучения мышей дозой всего в 60 р вес тимуса уменьшился на 36%. В наших опытах у мышей, облученных дозой в 600 р и забитых на 10—12 день после облучения, отмечалось уменьшение тимуса на 40%, а у повторно облученных мышей даже на 66%.

Гамма-облучением цыплят в различных дозах (от 5 до 1000 р) нами было установлено, что вес тимуса уменьшается в обратной зависимости от величины дозы. Уменьшение веса тимуса, так же как и другого чувствительного к радиации органа — селезенки — наблюдалось уже на третий день после облучения (Пегельман и Вахер, 1965).

Уменьшение зобной железы в результате облучения обусловлено, главным образом, интенсивным разрушением в ней лимфоцитов (В. Блюм и М. Блюм, 1960).

Высокую чувствительность тимуса к ионизирующей радиации нельзя объяснить специфической радиочувствительностью. Нейро-эндокринная реакция организма на лучевое воздействие имеет существенное сходство с общим ответом организма на любой повреждающий агент. Об этом Бак и Александер (1963) пишут: «...типичная быстро-развивающаяся нейро-эндокринная реакция, имеющая место у крыс (и, вероятно, у всех млекопитающих) после облучения, очень сходна с неспецифическими реакциями после действия всякого рода стресс-агентов или сильного раздражения» (стр. 373).

РЕАКЦИЯ НАПРЯЖЕНИЯ (СТРЕССА) У ЖИВОТНЫХ В РАННЕМ ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

В связи с общей задачей нашей работы по изучению адаптационных изменений у животных в раннем возрасте, мы обратили особое внимание на проявления стресс-реакции у животных в первые дни после рождения. В литературе по этому вопросу данных немного.

В сводке Лишака и Эндрёци (Lissàk u. Endröczi, 1960) отмечается, что в раннем постэмбриональном онтогенезе крыс сильные воздействия не вызывают реакций со стороны надпочечников. Незначительное увеличение секреции гормонов наблюдается лишь при длительных и крайне глубоких воздействиях. Авторы приходят к заключению, что в раннем постнатальном периоде нейро-эндокринный механизм адаптации еще не находится под управлением гипоталамуса.

Вместе с тем, на введение АКТГ новорожденные крысята реагируют так же как и взрослые.

Левин и Луис (Levine a. Lewis, 1959) при охлаждении кры-

сят с первого дня жизни обнаружили у них ярко выраженную реакцию напряжения, которую они установили по уменьшению содержания аскорбиновой кислоты в надпочечниках. Эти данные полностью согласуются с данными Броуди (Brody, 1943) по адаптации новорожденных крысят к низким температурам.

Мы охлаждали котят со второго дня жизни при 0° ежедневно, начиная с 10 минут и постепенно увеличивая время экспозиции до 30 минут. На 6-й день котята были вскрыты. Средний относительный вес надпочечников у интактных котят был 23,0±1,5 мг%, у охлажденных 31,0±1,4 мг%. Содержание аскорбиновой кислоты у охлажденных котят несколько увеличилось — у интактных 106±18 мг%, у подопытных 158,0±25 мг%.

Забой котят в первый день после охлаждения ничего не дал. Для того, чтобы в организме развились адаптивные реакции, необходимо определенное время.

У шестидневных мышат, подвергнутых глубокому охлаждению с 1-го дня жизни, относительный вес тимуса составлял 0,26%, у интактных — 0,34%. Вес надпочечников установить не удалось, так как в этом возрасте у мышей он находится в пределах 0,5—1,0 мг и отделение его от смежных тканей является затруднительным. Однако и по весу тимуса можно судить о том, что новорожденные мыши отвечают на воздействие повреждающих агентов изменением в эндокринных железах.

Значительное внимание было уделено изучению гуморальных реакций у цыплят в раннем возрасте (Elton, Zarrow, M. Zarrow, 1959; Chanceller, Glick, 1960; Siegel, Beane, 1961, и др.). Зигель (H. Siegel, 1962) показал, что уже у трехдневных цыплят в ответ на введение АКТГ происходит увеличение надпочечников и повышение содержания в них холестерина. Это, по мнению автора, заставляет предполагать, что уже при вылуплении цыплята обладают определенной функциональной зрелостью гуморальной системы.

Различные исследования на цыплятах, подвергнутых с первых дней жизни воздействиям физических факторов среды, проводились в нашей лаборатории.

Канарик (1964) подвергал цыплят периодическому охлаждению с первого дня жизни. При этом изучалось функциональное состояние коры надпочечника и щитовидной железы. У охлажденных цыплят уже к пятому дню жизни проявляется некоторая гипертрофия надпочечников, которая в дальнейшем усиливается. К месячному возрасту повышение относительного веса надпочечников охлажденных цыплят достигло 36,0%. Одновременно у охлажденных птиц увеличивается, по сравнению с интактными цыплятами, число корковых клеток надпочечника, а также наблюдается подъем содержания аскорбино-

вой кислоты, который происходит до 20-го дня жизни (таблица 3).

Канариком также было показано явное стимулирование функции щитовидной железы цыплят при периодическом охлаждении.

Таблица 3

Изменение относительного веса надпочечников цыплят
(по У. Канарику, 1964)

Возраст в днях	Абсолютный вес надпочечников (г)			Относительный вес надпочечников, %		
	контроль	охлажд.	охлажд. +С	контроль	охлажд.	охлажд. +С
			Серия I			
5	0,0125	0,0133	0,0124	0,0240	0,0300	0,0272
10	0,0138	0,0148	0,0147	0,0205	0,0259	0,0244
20	0,0216	0,0209	0,0236	0,0227	0,0273	0,0246
30	0,0217	0,0271	0,0288	0,0206	0,0279	0,0236
			Серия II			
5	0,0090	0,0103	0,0096	0,0182	0,0265	0,0209
10	0,0151	0,0187	0,0158	0,0289	0,0390	0,0333
20	0,0201	0,0241	0,0272	0,0243	0,0284	0,0293
30	0,0218	0,0211	0,0345	0,0204	0,0255	0,0280

В наших опытах цыплята содержались при постоянно высокой температуре среды (+38°). Уже на третий день при вскрытии обнаружились изменения в весе тимуса, хотя ни по весу тела, ни по внешнему виду эти цыплята не отличались от контрольных, которые содержались при умеренных переменных температурах. В дальнейшем у «тепловых» цыплят температура среды поддерживалась на уровне +30°, но они ежедневно подвергались сильному перегреванию, причем температура тела у них поднималась примерно на 2°. В возрасте 45 дней цыплята были забиты. Как следует из приведенного рисунка 7, у них происходило дальнейшее уменьшение относительного веса тимуса, что свидетельствует о состоянии напряжения, вызванного перегревом. На этом же рисунке приведены диаграммы изменений надпочечников у подопытных цыплят. Относительный вес надпочечников у цыплят, подвергнутых перегреву, несколько увеличен по сравнению с контрольными, хотя эта разница и не так заметна, как в изменениях тимуса.

Эти данные представляют интерес не только потому, что показывают возможность возникновения стресс-реакции у цыплят в раннем возрасте, но и подтверждают возникновение этой реакции при перегреве, чего не наблюдалось, например, в опытах с крысами, содержавшимися при высоких температурах.

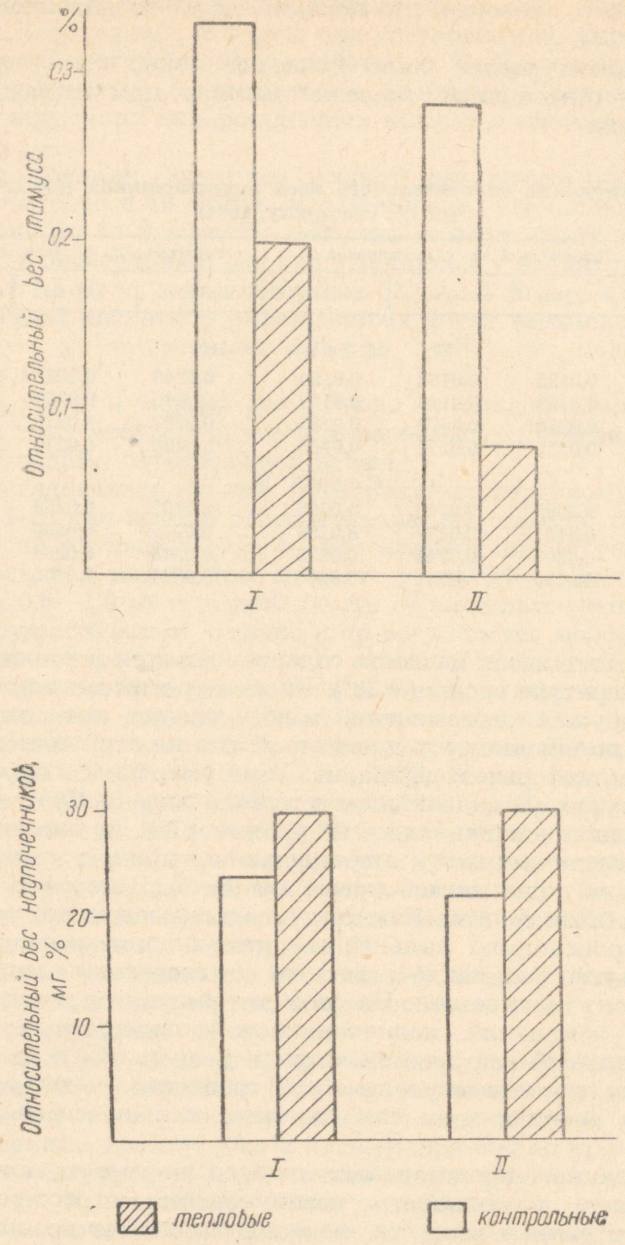


Рис. 7. Изменение относительного веса тимуса и надпочечников у цыплят в условиях перегрева. 1 — в возрасте 3 дней: 2 — в возрасте 45 дней.

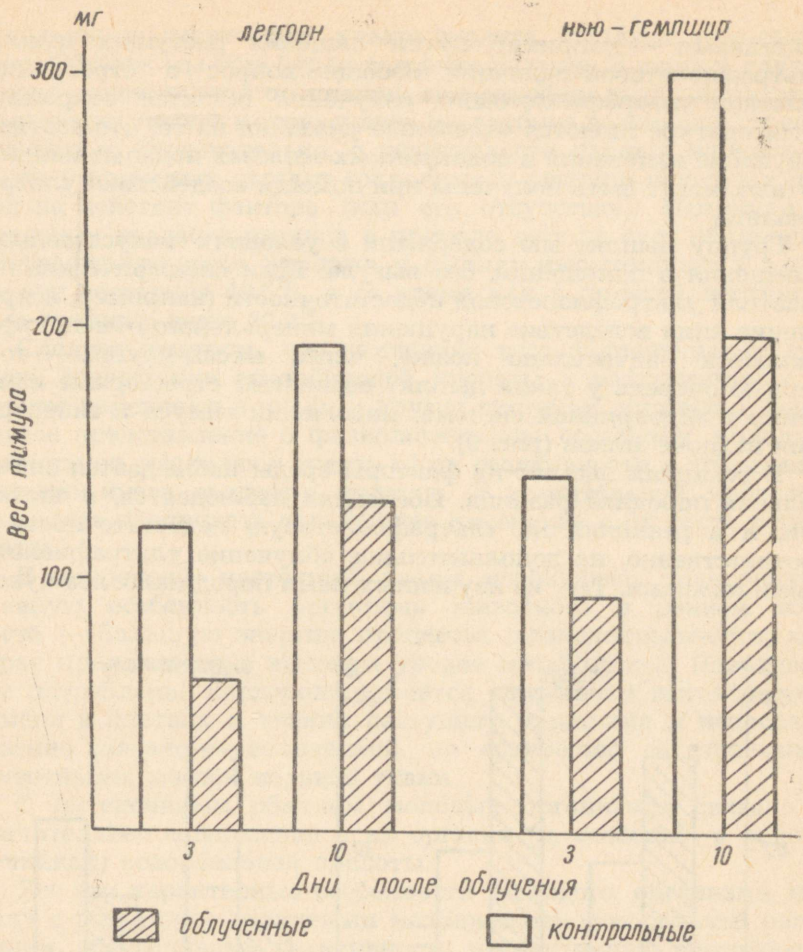


Рис. 8. Изменение веса тимуса у цыплят, подвергнутых гамма-облучению.

Выше мы уже упоминали о проведенном нами гамма-облучении 12-дневных цыплят. Цыплята подвергались вскрытию на третий и десятый день после облучения. На рисунке 8 показаны изменения абсолютного веса тимуса у облученных цыплят двух пород — леггорн и нью-гемпшир. В данном случае реакция тимуса возникает также в первые дни после облучения, задолго до того, как проявляются изменения в темпе общего роста и в других органах.

Наконец, стресс-реакцию можно получить и другими воз-

действиями — например, путем лишения растущих цыплят ультрафиолетовой радиации. Вообще вопрос о стрессорном действии ультрафиолетового излучения остается открытым. В литературе имеются отдельные указания на то, что соответствующие изменения в эндокринных железах подопытных животных могут быть получены при помощи воздействия ультрафиолета.

Группу цыплят мы содержали в условиях искусственного освещения в помещении, без выгула. Если специфические показатели ультрафиолетовой недостаточности (например, искривление киля вследствие нарушения минерального обмена) проявляются значительно позже, через месяц-другой — то в первую очередь у таких цыплят возникают стрессорные изменения в эндокринной системе: инволюция тимуса и гипертрофия надпочечников (рис. 9).

В реакциях цыплят на факторы среды наблюдается значительная породная разница. Последняя наблюдается, в частности, и в реакциях на ультрафиолетовую недостаточность и, соответственно, на дополнительное облучение ультрафиолетовыми лампами. Так, из изученных нами пород наиболее чувст-

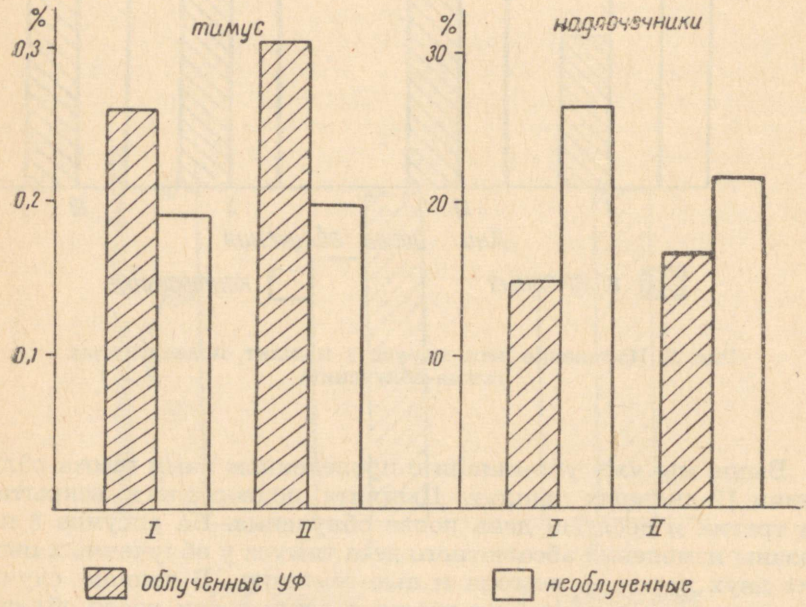


Рис. 9. Изменения относительного веса тимуса и надпочечников у цыплят в различных условиях ультрафиолетовой обеспеченности. I — помеси леггорн х нью-гемпшир, II — помеси нью-гемпшир х австралорп.

вительны к отсутствию ультрафиолета цыплята нью-гемпшир. Об этом мы еще будем говорить дальше. В данном случае важно отметить, что по степени гипертрофии надпочечников и инволюции тимуса можно судить и о глубине возникшей стресс-реакции и, следовательно, о реактивности данных животных. Даже у помесных цыплят сохраняются реакции исходных пород на действие фактора (или его отсутствие). Например, в месячном возрасте разница в природе веса за счет облучения ультрафиолетовыми лампами у цыплят нью-гемпшир х австралорп составила 49,6%, в то время как у помесей леггорн х нью-гемпшир всего 20,9%.

Следует отметить, что изменения веса надпочечников, тимуса, содержания аскорбиновой кислоты в надпочечниках, с учетом изменений в крови и других системах организма, дают четкое представление о физиологическом состоянии молодых организмов, позволяют судить об их реактивности в отношении того или иного внешнего фактора. В значительной мере это позволяет предвидеть дальнейшее изменение в их росте и развитии.

В заключение настоящей главы необходимо подчеркнуть главную особенность организма животного в раннем возрасте — большую энергию процессов жизнедеятельности, которая проявляется в высоком уровне метаболизма. Повышенное потребление кислорода является следствием интенсивного обмена в клетках и тканях растущего организма и непосредственно связано с увеличенной, по сравнению со взрослыми животными, массой нервной ткани.

С интенсивным обменом молодых организмов связано и значительное содержание в их органах (и, особенно, в надпочечниках) аскорбиновой кислоты.

Все эти характерные особенности молодого организма, наряду с достаточно развитыми механизмами гуморальной регуляции, обеспечивают реактивность и адаптивную способность животных к различным внешним воздействиям в раннем постэмбриональном онтогенезе.

ГЛАВА II

ВЗАИМОСВЯЗЬ ВЕЛИЧИНЫ (ВЕСА) СЕРДЦА И ЧАСТОТЫ ПУЛЬСАЦИИ С ВЕСОМ ТЕЛА В ОНТОГЕНЕЗЕ. ЧИСЛО ЭРИТРОЦИТОВ И КОЛИЧЕСТВО ГЕМОГЛОБИНА В ОНТОГЕНЕЗЕ

«Из всех органов «растительной» жизни органы кровеносной системы, пожалуй, больше всего участвуют в создании условий, обеспечивающих быструю перестройку жизнедеятельности тканей при изменении условий существования организма как целого в окружающей его среде» (Быков, 1944).

Закладываясь на очень ранней стадии эмбрионального периода развития, сердце опережает в своем росте другие органы. В связи с ранней закладкой, сердце у зародышей достигает очень крупных размеров: у 4-недельного человеческого зародыша вес его составляет $^1/_{10}$ всего веса плода (Жеденов, 1954). У 3-месячного плода крупного рогатого скота относительный вес сердца составляет 0,82%, в то время как у новорожденного теленка — 0,60% и у взрослых коров — 0,38% (Свечин, 1957).

Очень высокий сердечный коэффициент у плодов не связан с уровнем функциональной деятельности. Прямая зависимость между функциональной нагрузкой и морфологическим развитием проявляется на более поздних этапах онтогенеза (Copenhaver, 1955). Сердце, начинающее функционировать в организме значительно раньше других органов, к моменту рождения еще не завершает своего развития (Жеденов, 1954; Ника, Музлаева, Шова, 1965, и др.).

По мере развития эмбриона происходит постепенное уменьшение относительного веса сердца, но еще при рождении оно имеет крупные размеры.

Нами определялось изменение относительного веса сердца у нескольких видов животных, различающихся по величине тела, двигательной активности, зрелости физиологических функций при рождении. На рисунках 10—13 приведены кривые изменения относительного веса сердца после рождения. По оси абсцисс отложены показатели не возраста животных, а веса

тела. Это сделано потому, что животные одного календарного возраста, но разного веса, могут быть физиологически совершенно различными по степени развития, а поэтому отнесение величины органов, так же и ряда физиологических показателей, к весу тела более объективно отражает действительные закономерности развития организма.

На рисунке 10 приведены данные по изменению относительного веса сердца у кроликов в постнатальном онтогенезе. Вскрыты были кролики нескольких возрастных групп — новорожденные, весом до 80 г, крольчата 10-дневного возраста (после открытия глаз), имеющие вес до 200 г, кролики месячного возраста (400—600 г), двухмесячные (до 1600 г) и незначительное количество кроликов половозрелых.

Обращает на себя внимание сравнительно высокая (0,60%) относительная величина сердца при рождении и очень быстрое снижение ее в течение первых недель жизни. В дальнейшем изменения относительного веса сердца незначительны, хотя общий рост кролика продолжается еще длительное время.

На рисунке 11 приведены данные по онтогенетическому изменению относительного веса сердца у морских свинок, где также наблюдается высокий сердечный коэффициент при рождении (хотя и уступающий значительно относительному весу сердца новорожденных кроликов). Снижение сердечного коэффициента также происходит преимущественно в первый месяц постнатальной жизни, а затем кривая принимает пологий характер. Важно отметить, что в общем кривая сердечного коэффициента для кроликов имеет более крутой вид, чем для морских свинок.

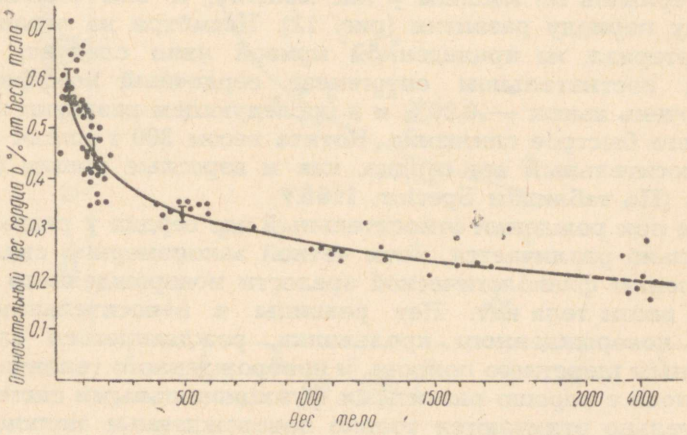


Рис. 10. Относительный вес сердца в постнатальном онтогенезе кроликов.

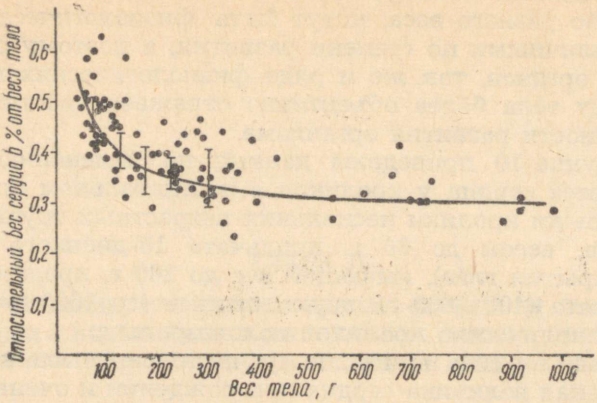


Рис. 11. Относительный вес сердца в постнатальном онтогенезе морских свинок.

Еще более крутой является кривая относительного веса сердца у мелкого мышевидного грызуна — обыкновенной полевки (Microtus arvalis Pall) (рис. 12). При этом следует иметь в виду, что у полевок, вес тела которых на протяжении индивидуального развития находится в пределах от 2 до, примерно, 30 г, относительный вес сердца при рождении достигает очень большой величины (у некоторых особей до 1,62%) и даже у взрослых остается на уровне 0,60%.

Материалов по кошкам у нас меньше, и они относятся к раннему периоду развития (рис. 13). Несмотря на ограниченный материал, из приведенной кривой явно следует, что в раннем постнатальном онтогенезе сердечный коэффициент котят очень высок — 0,90% и в последующем развитии происходит его быстрое снижение. Котята весом 300 г имеют такой же относительный вес сердца, как и взрослые кошки (около 0,45%). (По таблицам Spector, 1956.)

Уже при рождении относительный вес сердца у разных видов сильно различается, хотя четкой закономерной связи его со степенью физиологической зрелости новорожденного или с общим весом тела нет. Нет разницы в относительном весе сердца новорожденного крольчонка, рождающегося слепым, лишенным шерстного покрова, и новорожденного теленка, рождающегося с хорошо развитыми функциональными системами. Значительно отличаются только новорожденные мелкие грызуны — относительный вес сердца у них почти вдвое выше, чем у других сравниваемых видов животных.

На приведенных графиках отмечается быстрое снижение сердечного коэффициента после рождения. Следует обратить внимание на неодинаковый характер этого снижения у разных видов. Уменьшение веса сердца у взрослых животных по сравнению с новорожденными является наименьшим у человека, крупного рогатого скота, овцы, морской свинки; наибольшим — у мелких грызунов (табл. 4).

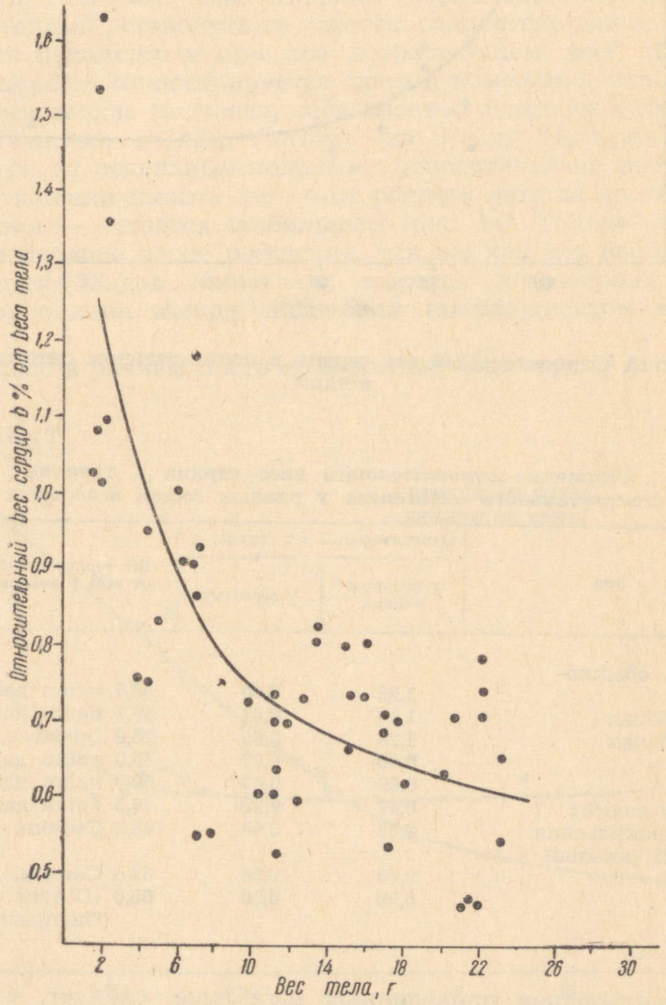


Рис. 12. Относительный вес сердца обыкновенной полевки (Microtus arvalis Pall) в постнатальном онтогенезе.

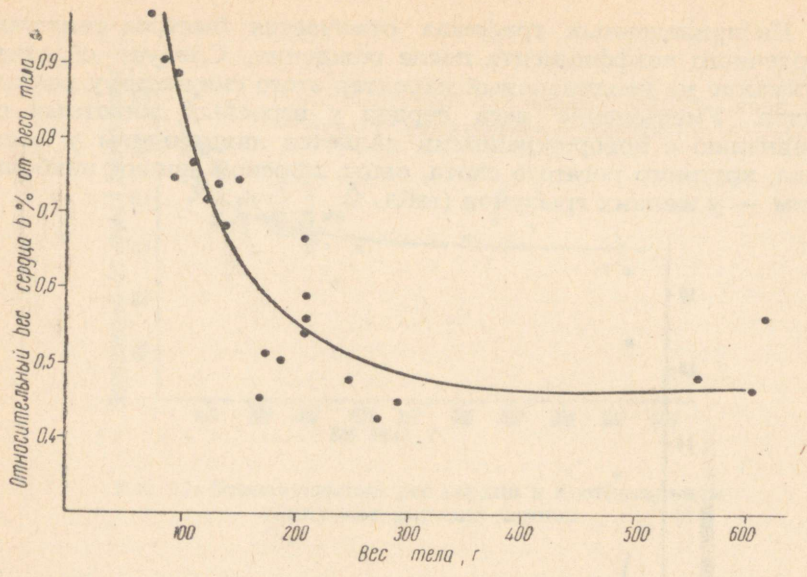


Рис. 13. Относительный вес сердца в постнатальном онтогенезе кошки.

Таблица 4

Снижение относительного веса сердца в течение постнатального онтогенеза у разных видов животных

Вид	Относительный вес сердца, %		Вес сердца взрослых в % от веса у новорожденных
	у новорожденных	у взрослых	
Полевка обыкновенная	1,23	0,60	48,7 наши данные
Мышь белая	1,10	0,51	46,3 наши данные
Крыса белая	1,20	0,30	25,0 Эрматов, 1963
Кролик	0,60	0,27	45,0 наши данные
Кошка	0,90	0,45	50,0 наши данные
Морская свинка	0,47	0,28	59,5 наши данные
Овца каракульская	0,73	0,48	65,8 Свечин, 1961
Крупный рогатый скот	0,60	0,38	63,3 Свечин, 1961
Человек	0,76	0,50	65,0 (D'Arcy Thompson, 1942)

Из материалов, приведенных в таблице, следует, что наибольшее снижение относительного веса сердца наблюдается у незрелорождающихся животных — относительный вес сердца у взрослых особей составляет от 25 до 50% соответствующего

веса его у новорожденных. У зрелорождающихся животных разница в относительном весе сердца новорожденных и взрослых значительно меньше.

На всех графиках, безотносительно к степени зрелорождаемости данного животного, видно, что только в самом начале постнатального онтогенеза, когда вес новорожденных еще относительно мал, имеется четкая обратная корреляция между весом тела и относительным весом сердца. В последующем развитии никакой закономерной зависимости между этими показателями установить не удается: относительный вес сердца остается неизменным при все возрастающем весе тела. Это очень хорошо иллюстрируется кривой изменения относительного веса сердца человека, составленной нами по материалам анатомических таблиц Vierordt (из D'Arcy Thompson, 1942). Несмотря на отдельные подъемы, относительный вес сердца на протяжении многих лет — от раннего детства до взрослого состояния — остается стабильным (рис. 14). Только в самом раннем периоде после рождения, так же как это наблюдается и у других видов животных, имеется достоверная обратная корреляция между сердечным коэффициентом и весом тела.

У крыс в раннем постнатальном периоде сердце растет бы-

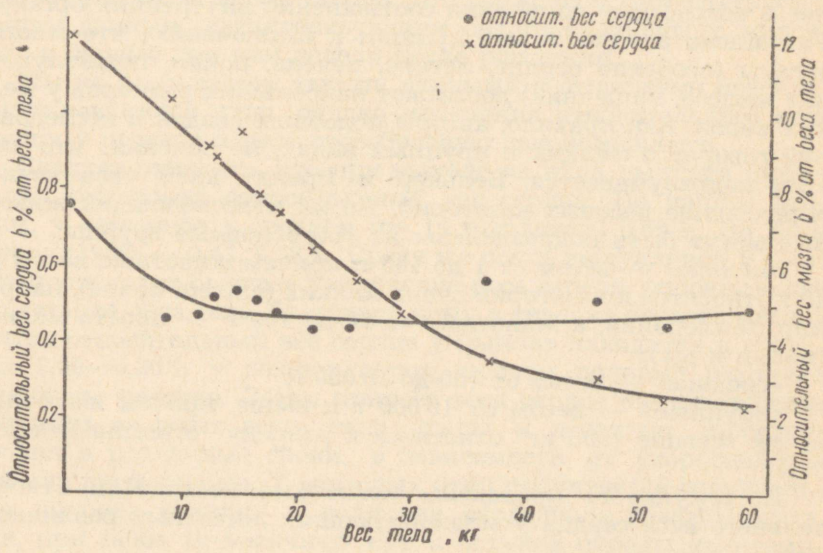


Рис. 14. Изменения относительного веса сердца (точки) и мозга (крестики) в постнатальном онтогенезе человека (по D'Arcy Thompson, 1942).

стро, увеличиваясь с возрастанием веса животного. На 4-й неделе жизни происходит перелом и прирост веса сердца начинает отставать от прироста веса тела (Rakušan, Korecky, 1963).

Здесь уместно сопоставить графики изменения относительного веса сердца у разных видов млекопитающих, обладающих различным весом, с полученными нами графиками изменения его в онтогенезе.

Первые исследования соотношений величины внутренних органов относятся к середине XVIII века. Робинсон (Robinson, 1748) показал, что у мелких видов теплокровных животных величина сердца относительно больше, чем у крупных.

В дальнейшем исследователи изучают весовые соотношения органов в более узких систематических группах и даже в пределах одного вида. Рибуазье (J. de la Riboisiere, 1910) изучал величину сердца у 156 видов птиц. Впоследствии величину сердца у 360 видов птиц исследовал Хартман (Hartman, 1961).

Значительные по охвату материала исследования посвящены изучению сравнительной величины одного и того же органа у разных видов животных, относящихся к разным классам. Гессе (R. Hesse, 1921) исследовал величину сердца у 623 птиц и 385 млекопитающих.

В 1903 году были опубликованы обстоятельные таблицы весовых соотношений внутренних органов у человека и многих видов животных, составленные Велькером и Брандтом (Welcker, Brandt, 1903). В этих таблицах нашли некоторое отражение и возрастные изменения соотношений внутренних органов. Указанные авторы также пришли к заключению, что многие органы (особенно сердце, легкие, печень, почки, поджелудочная железа, кишечник) достигают наибольших размеров у мелких видов. Как правило, авторы подобных сводок и исследований говорят о мелких и крупных видах, не поясняя, что под этим подразумевается. Велькер и Брандт дали свое четкое определение весовых категорий. По их классификации животные могут быть подразделены на три основные группы:

«мелкие» — весом от 1 до 100 г, причем животные весом до 20 г относятся к категории очень мелких (extrem kleine), например, землеройки, а животные от 20 до 100 г — просто мелкие (мыши и др.);

«средние» — весом от 100 до 10 000 г;

«крупные» — весом от 10 000 г и выше, причем животные весом свыше 1000 кг относятся к разряду огромных (kolossale).

На рисунке 15 приведены некоторые показатели относительного веса сердца у млекопитающих животных различного веса.

Как показал И. Д. Стрельников (1964), относительная величина сердца у животных мелких и крупных примерно одина-

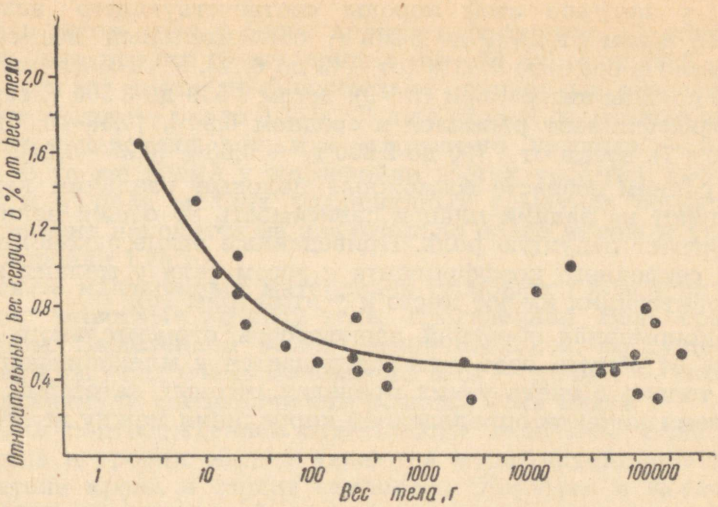


Рис. 15. Относительный вес сердца у млекопитающих разного веса (по материалам таблиц Spector).

кова. Однако у очень мелких видов (соответственно классификации Велькера и Брандта) наблюдается совершенно четкая, закономерная обратная зависимость между общим весом тела и относительным весом сердца. Это полностью соответствует и нашим данным, характеризующим онтогенез сердца у животных в первые дни или недели после рождения.

Мы не располагаем такими данными в отношении незреловылупляющихся птиц, однако изменения относительного веса сердца у цыплят имеют своеобразную закономерность.

Следует отметить, что при выходе из яйца цыплята имеют очень небольшой относительный вес сердца. По нашим данным, у леггорнов в среднем (по 14 цыплятам) 0,59%. По Коржуеву (1959) — 0,42, 0,38%. Сразу же после вылупления у цыплят происходит быстрое увеличение веса сердца, опережающее нарастание веса тела, благодаря чему в течение первого месяца жизни относительный вес сердца у цыплят находится в пределах 0,80—0,90% у разных пород, причем половые различия выявлены нечетко. Затем прирост веса сердца начинает резко отставать от роста всего тела птицы и достигает взрослого уровня в различные сроки, в зависимости от скороспелости той или иной породы. У взрослых птиц проявляется значительная половая разница в величине сердечного коэффициента. Так, при забое 10-месячных кур и петухов породы нью-гемпшир выяснилось, что у кур (n=4), весом от 2 260 до 2 400 г, относительный вес сердца составлял в среднем 0,39% (от 0,36 до

0,41); у петухов этой породы соответствующего возраста (n=12), весом от 2 700 до 3 300 г, относительный вес сердца составлял в среднем 0,63% (от 0,43 до 0,73). У 10-месячных петухов породы австралорп (n=3), весом 2 550 до 3 200 г, сердечный коэффициент равнялся в среднем 0,54% (0,53—0,56), а у кур (n=7), весом от 1 790 до 2 800 г, — 0,38% (0,36—0,41).

В раннем возрасте возможные половые различия как бы отступают на задний план и зависимость от общей величины тела играет ведущую роль. Приведенные выше закономерные связи сердечного коэффициента с весом тела у мелких видов млекопитающих имеют место и у птиц (рис. 16).

Закономерная обратная зависимость относительного веса сердца от общего веса тела наблюдается у млекопитающих и птиц только в очень узких пределах весовых категорий. В то же время никакой определенной корреляции между величиной

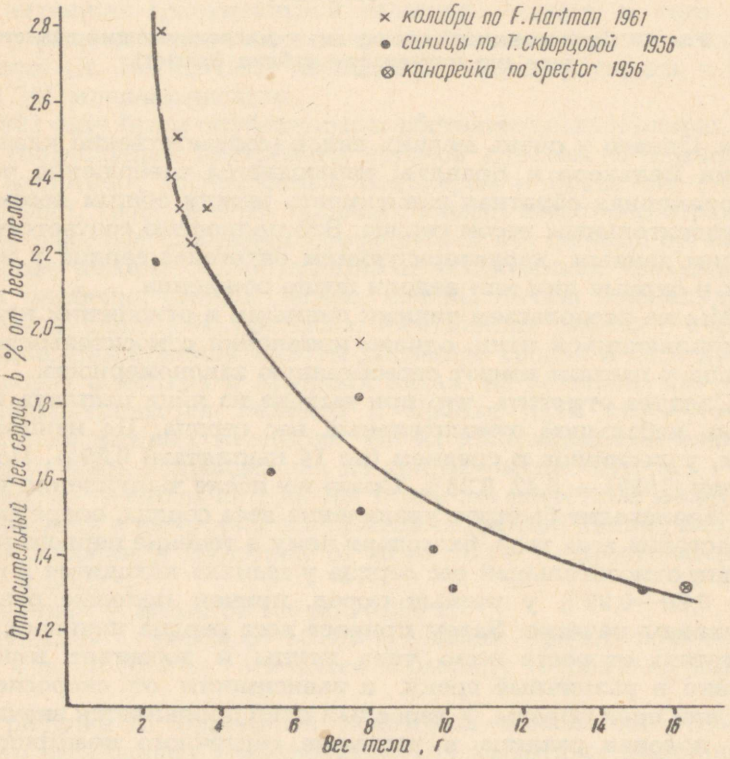


Рис. 16. Относительный вес сердца мелких птиц (по данным разных авторов).

сердца и весом тела у более крупных форм нет. Достаточно указать, что кролик (3 кг), свинья (60—70 кг), бык (900 кг) и слон (1 000 кг) имеют приблизительно одинаковый относительный вес сердца — около 0,35%. Также сходен сердечный коэффициент у человека, кошки и золотистого хомячка — 0,40—0,45%. В то же время у землеройки (Sorex vulgaris) весом в 7,730 г и у ряда мелких мышевидных грызунов сердечный коэффициент находится на значительно более высоком уровне (у землеройки 1,35%).

В свете изложенных материалов становится ясной классификация животных по весу тела, проведенная Велькером и Брандтом. Выделением весьма незначительной, по существу, группы животных очень маленького веса — до 20 г — они как бы подчеркнули специфичность реакций этих видов.

Ярким подтверждением зависимости величины сердца от веса тела и уровня обмена являются морфо-функциональные показатели крови и сердца землероек (Коржуев и Корецкая, 1959, 1962). Отмечая наименьший вес их среди всех млекопитающих, авторы подчеркивают необыкновенно высокий уровень у них обмена — до 20 $см^3$ кислорода на 1 г веса в час (что, примерно, в 4—5 раз выше, чем у мышей). У землероек, так же как и у мелких мышевидных грызунов (диких), указанные авторы отмечают очень высокое содержание гемоглобина в крови — 19,5—20 г%.

В силу своих мелких размеров землеройки, мыши, колибри, канарейки, мелкие виды синиц и др. обладают огромной относительной поверхностью тела, вследствие этого у них наблюдается очень большая теплоотдача и высокий уровень окислительных процессов. Все это особенности животных с маленьким весом обусловливают тесную зависимость их от внешних факторов — температуры среды, количества и качества корма. По этим же причинам именно такие виды обладают очень большой активностью, необходимой им для обеспечения кормом. Д'Арки Томпсон (D'Arcy Thompson, 1942) высказал предположение, что из-за специфических взаимоотношений мелких видов животных со средой — необходимости потреблять огромное количество корма для восполнения энергетических затрат — на земле не может существовать теплокровное животное много меньше мыши. Это же отмечает Сторер (Storer, 1960), подчеркивая, что самые мелкие формы теплокровных могут существовать лишь в том случае, если они способны питаться круглосуточно (землеройки), или на время суток, когда прекращается прием пищи, впадать в оцепенение, сопровождающееся снижением уровня обмена (колибри). Повышенная потребность мелких животных в пище определяет и характер их питания калорийным кормом (насекомые, зерно, нектар цветов).

У мелких видов, характеризующихся повышенным потреблением кислорода, обмен в тканях тоже несколько выше, чем в соответствующих тканях крупных животных. Лучше всего эта закономерность проявляется в ткани печени (Krebs, 1950). Следует отметить, что в течение онтогенеза в пределах одного и того же вида также наблюдается снижение потребления кислорода тканями по мере роста животного, что было установлено по изменению потребления кислорода печенью у мышей (Клебанова, 1938).

Здесь мы видим значительное сходство мелких форм с ранними стадиями развития новорожденных (хотя вес тела у них может быть отнюдь не таким уж маленьким — у кроликов, котят, щенят и др.). Однако они также характеризуются высокими затратами на теплоотдачу, интенсивным метаболизмом, а для восстановления значительных энергетических затрат на восполнение уходящего из организма тепла и на процессы роста и дифференциации они нуждаются в значительном потреблении корма. При этом эволюция также пошла по пути приспособления новорожденных организмов к питанию более концентрированными кормами: молоко — у новорожденных млекопитающих животных, насекомые — у многих зерноядных и питающихся плодами птиц. У некоторых птиц возникает и специфический вид питания птенцов выделениями зоба (голуби, фламинго). У фламинго, например, эта жидкость содержит кровь (Lang, 1963).

Функциональное состояние сердца определяется все же не столько его весом, то есть массой мышц, сколько его деятельностью — пульсацией. Известна закономерная зависимость частоты пульсации от величины тела (табл. 5).

Таблица 5

Частота сокращений сердца у млекопитающих разной величины по Коштоянцу (1940)

Объект исследования	Вес тела	Частота сокращений в мин.
Мышь	0,03 кг	500—700
Еж	0,25 кг	280—320
Кошка	2—3 кг	126—140
Свинья	100 кг	60—80
Лошадь	400 кг	34—36
Слон	2000 кг	25— 8

Следовательно, у мелких видов пульсация сердца значительно выше, чем у крупных (Коштоянц, 1940; Rensch, 1948, и др.). У птиц частота сокращений сердца несколько выше, чем

у млекопитающих соответственного веса (Sturkie, 1954; Worden и др.), что связано с более высокой интенсивностью обменных процессов в организме птиц.

Так же, как и у млекопитающих, у мелких птиц пульсация сердца выше, чем у крупных (табл. 6). Наибольшая частота сокращений сердца наблюдается у колибри — 1200—1400 сокращений в минуту (при весе тела 2—2,5 г).

Таблица 6

Частота сокращений сердца у птиц разного веса по данным разных авторов из Sturkie, 1954 и Simons, 1960

Вид	Вес тела	Частота сокращений в мин.
Петух	2190	286
Петух род-айленд	2743	243
Петух леггорн	2095	273
Курица леггорн	1733	341
Утка	2270	217
Индейка	8750	93
Канюк	658	301
Ворона	337	342
Голубь	240	192—244
Воробей	30,5	460
Канарейка	20	1000
Колибри	2—2,5	1200—1400

У кур обнаружены некоторые половые различия в деятельности сердца — у них частота сердцебиений несколько выше, чем у петухов. Впрочем, это может быть связано и с несколько меньшим весом кур.

Таким образом, мы видим, что наибольшая функциональная деятельность сердца наблюдается у мелких форм, обладающих и наибольшой интенсивностью обмена.

Подобно тому, как устанавливается зависимость пульсации сердца от величины тела у разных видов животных, и в пределах одного вида на протяжении его индивидуального развития можно проследить зависимость частоты сокращений сердца от веса тела и уровня метаболических процессов.

В таблице 7 приведены данные о частоте сердечных сокращений взрослых и молодых животных по материалам Кларка (1927), Аршавского (1960), Ренша (1948), Гельмрейха (1928).

Если у новорожденных крыс число сердечных сокращений всего 240—300 раз в минуту, то к моменту прозревания оно резко возрастает и достигает 500 раз в минуту. В дальнейшем пульсация сердца незначительно снижается и у взрослых крыс колеблется от 450 до 400 раз (Эрматов, 1963). На постепенное воз-

TKU Kuamatukogu

Таблица 7

Частота сокращений сердца у молодых и взрослых животных

Вид	Возраст	Вес тела, кг	Частота сокращений сердца в мин.
Кошка	взрослая	1,312	240
„	котенок	0,117	300
Собака	взрослая		70—120
„	10—12 дней		180—200
Заяц	взрослый	4,000	60—65
„	новорожденный	0,08—0,09	180—120
Крыса	взрослая	0,220—0,250	300—350
„	новорожденная	0,005	168—180
Кролик	взрослый	3,000—4,000	250—280
„	новорожденный	0,040—0,050	240—260
Кролик	взрослый		120—200
Овца	взрослая	50,000	70—80
„	новорожденная	1,900	129
Корова	взрослая	500—650	61—79
„	новорожденная	30—35	145—150
Человек	взрослый	66	55
„	новорожденный	3,200	134—140

растание пульса у новорожденных крысят с наивысшим уровнем между 11 и 21 днем указывали Маркуз и Мур (Marcuse and Moore, 1943).

Приведенная таблица хорошо иллюстрирует то положение, что у новорожденных и вообще молодых животных, обладающих и меньшим весом тела, сердце сокращается значительно чаще, нежели у взрослых. Вместе с тем, из этого правила есть исключение — именно, у новорожденных, рождающихся физиологически незрелыми, пульсация сердца ниже, чем у взрослых (крыса, кролик). Однако следует учитывать, что у детенышей животных, рождающихся незрелыми, слабо развита терморегуляция и они не способны поддерживать температуру своего тела на постоянном уровне при любых, даже незначительных отклонениях внешней температуры. При изменениях же внутренней температуры все обменные процессы в организме протекают с различной скоростью, а отсюда и деятельность сердца у таких животных изменяется. Поэтому оценивать деятельность сердца у животных с непостоянной температурой тела следует с учетом окружающей температуры среды. За стандартную (типичную для данного возраста и данного вида) температуру среды животных раннего возраста надо принимать температуру гнезда. Как известно, благодаря сложным процессам гнездостроения и поведению животных в гнездовой период температура гнезд имеет достаточно постоянный характер (Стрельников, 1934, 1940; Пегельман, 1966).

Мы изучали пульсацию сердца у молодых кроликов, только

что вынутых из гнезда, при разной степени охлаждения. Нами было установлено, что температура гнезда кроликов с новорожденными крольчатами имеет постоянный уровень, который не зависит от количества находящихся там крольчат, от времени года и при наличии достаточного количества подстилочного материала имеет температуру около 32°. Ниже приводим таблицу числа сердечных сокращений у охлажденных крольчат по нашим материалам (табл. 8).

Таблица 8

Зависимость частоты сокращений сердца у крольчат раннего возраста от температуры внешней среды

Возраст в днях	Вынутые из гнезда		После охлаждения	
	пульс	температура	пульс	температура
3	260—320	35,8—36,6°	20 мин. при +5° 150 (аритмия)	18,0°
5	360—390	36,6—37,2°	30 мин. при +5° 300	27—30°
12	360—390	около 37°	30 мин. при —5° 330	36°
32	320		300	

Известно, что у кроликов терморгуляция развивается медленно и что даже одномесячные кролики при понижении температуры среды несколько понижают температуру своего тела. С возрастом и соответствующим развитием терморегуляции зависимость сердечной деятельности крольчат от внешней температуры становится меньше, что обусловлено лучшей способностью поддерживать температуру тела на более постоянном уровне при внешнем охлаждении.

По-видимому, у крольчат, находящихся в гнезде и имеющих достаточно высокую и стабильную температуру тела благодаря постоянству микроклимата гнезда, в первые дни после рождения частота сокращений сердца несколько выше, чем у взрослых кроликов, то есть, сохраняется та же закономерность, что и у других видов животных.

Розанова (1960) показала, что чем моложе щенок, тем скорее и тем ниже падает у него температура тела после охлаждения. При этом у щенят снижение температуры тела также сопровождается урежением ритма сердечной деятельности вплоть до полной остановки.

Изменения относительной величины сердца и частоты пульсации не исчерпывают всех возможностей приспособления кровеносной системы к новым условиям среды после рождения. Значительные изменения на протяжении постэмбрионального развития организма претерпевает кровь, в частности те ее ком-

поненты, которые осуществляют дыхательную функцию. Уже давно было установлено, что состав крови в эмбриональном периоде развития отличается от крови животных после рождения. Обстоятельный обзор этого вопроса имеется в книге Иржака (1964).

Вследствие тесной зависимости между составом крови и общим функциональным состоянием животных, очень много исследований было проведено с кровью сельскохозяйственных животных, в том числе и в возрастном аспекте. Различными авторами получены материалы по возрастным изменениям крови крупного рогатого скота и других сельскохозяйственных животных (Акопян, 1939; Лоскутов, 1940; Никитин, 1948; Бобылева, 1952 и др.).

Отмечается строго закономерная периодичность изменений содержания гемоглобина, числа эритроцитов и лейкоцитов в крови телят разного возраста. Эта периодичность объясняется сменой комплекса условий среды, в первую очередь питания, на протяжении всего индивидуального развития животных. В связи с изменением режима кормления происходит соответствующая перестройка пищеварительной системы, которая отражается на морфологическом составе крови телят, связанном с общим обменом веществ (Солдатенков и Трухина, 1960).

У разных видов животных возрастные изменения в крови, в частности, содержание лейкоцитов, могут иметь неодинаковый характер. Например, у телят после рождения наблюдается снижение количества лейкоцитов в крови, у жеребят отсутствуют какие-либо существенные изменения в их числе, а у поросят, наоборот, число лейкоцитов от момента рождения до двухмесячного возраста возрастает более чем в два раза (Кудрявцев, 1958).

Изменения содержания гемоглобина и числа эритроцитов в крови животных в постнатальном онтогенезе имеют более закономерный характер.

Все сельскохозяйственные животные относятся по типу развития к зрелорождающимся (кроме кроликов). Этим определяется относительная зрелость их гемопоэтической системы ко времени рождения.

У незрелорождающихся животных некоторое время после рождения сохраняются в организме эмбриональные черты. У щенков раннего постнатального возраста до прозревания в крови обнаруживается много ретикулоцитов (ранней стадии созревания эритроцитов), что свидетельствует о еще неполном развитии у них красной крови. Также и фагоцитарная активность лейкоцитов у таких щенят выражена очень слабо (Исханов, 1962).

Смена условий существования при переходе к постэмбриональной жизни вызывает перестройку не только в органах и

тканях, но и в клетках. В крови крыс происходит изменение устойчивости эритроцитов к щелочи в связи с тем, что гемоглобин фетальной крови адаптирован к более кислой плацентарной среде, чем гемоглобин взрослого животного. Этот процесс адаптации эритроцитов представляет собой внутриклеточное изменение макромолекулярного состава цитоплазмы (Тринчер и Гинцбург, 1963).

Вряд ли можно сомневаться в том, что устойчивость отдельных тканевых или клеточных элементов имеет важнейшее значение в резистентности целого организма и в способности адаптироваться к условиям среды.

С целью выявления зависимости общего характера показателей красной крови от функциональной зрелости организма, мы изучали изменения в содержании эритроцитов и гемоглобина у морских свинок и кроликов на протяжении их онтогенетического развития. Материал для определения получен на 90 морских свинках и 85 кроликах разного возраста начиная с первого дня жизни. Изучалась периферическая кровь, получаемая у морских свинок и новорожденных крольчат при декапитации, у кроликов более старшего возраста при надрезе уха.

Пробы крови брались в определенные сроки после рождения — в первый день, на 10-й день (у кроликов соответствует прозреванию), на 30-й день жизни и в двухмесячном возрасте. К разряду взрослых животных мы относили особей старше 5 месяцев, хотя в эту категорию попадали животные и значительно более старшего возраста.

На приводимых графиках (рис. 17 и 18) даны кривые изменения числа эритроцитов в 1 $мм^3$ крови и содержания гемоглобина в граммах на 100 $мм^3$ крови.

Как следует из приведенных кривых, содержание гемоглобина и эритроцитов в крови на всем протяжении онтогенеза у морских свинок, особенно в раннем возрасте, значительно выше, чем у кроликов (на 25% по гемоглобину и на 28% по числу эритроцитов у новорожденных животных). Соответственно выше и показатель гематокрита: у кроликов 28—36%, у морских свинок 58—68%. Сразу после рождения содержание эритроцитов и гемоглобина в крови начинает снижаться, причем это снижение имеет довольно затяжной характер — у обоих изученных видов примерно до 30—60 дней, после чего оно опять возрастает и у взрослых животных близко к показателям новорожденных.

Интересно сопоставить наши материалы с данными Б. Констэбля (Constable, 1963), который провел сравнение онтогенеза красной крови у зрелорождающихся морских свинок и незрелорождающихся крыс (рис. 19). У крыс содержание гемоглобина в крови, так же как и у кроликов, ниже, чем у морских

свинок и, несмотря на некоторое увеличение его содержания в крови взрослых животных, продолжает оставаться на более низком уровне, чем у морских свинок во всех возрастных группах. Особенно низким является содержание эритроцитов в крови молодых крыс: у крысят весом 12,2 г при гематокрите 26,6% в крови содержится 2,76 млн. эритроцитов, что значительно ниже соответствующих показателей у кроликов. Следует, однако, отметить, что вес 12,2 г — наименьший, изучавшийся Констэблем, возраст крыс — соответствует уже нескольким дням после рождения, а не новорожденным. Не исключено, что такие низкие показатели крови обусловлены уже начавшейся физиологической анемизацией животных.

Характерная для новорожденных «физиологическая анемия» была обнаружена у различных видов животных и у человека. У кроликов анемия отмечена между 1 и 3 неделями жизни (Kunde, Green, Clark, 1932). У детей снижение числа эритроцитов и количества гемоглобина, происходящее в последующий за рождением период, не восстанавливается до уровня

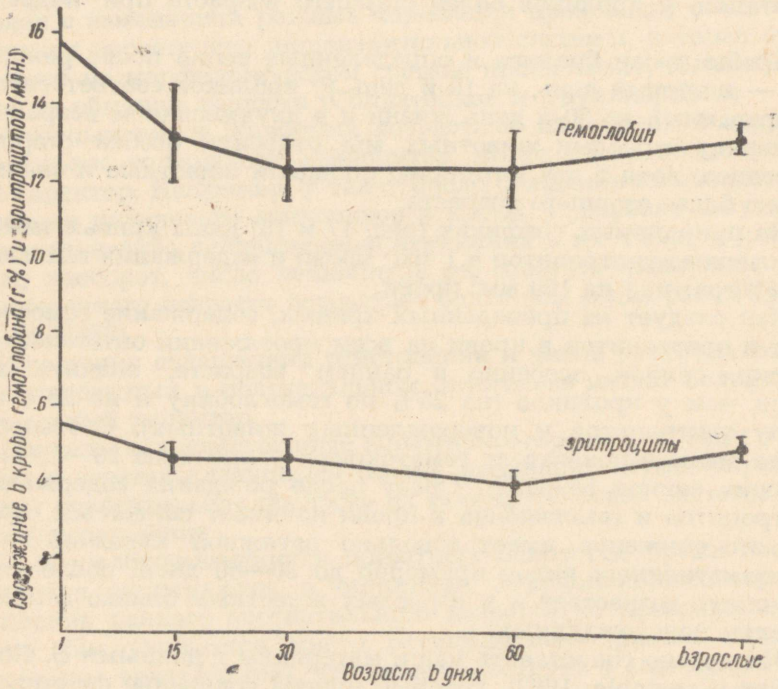


Рис. 17. Возрастные изменения числа эритроцитов и количества гемоглобина в крови морских свинок.

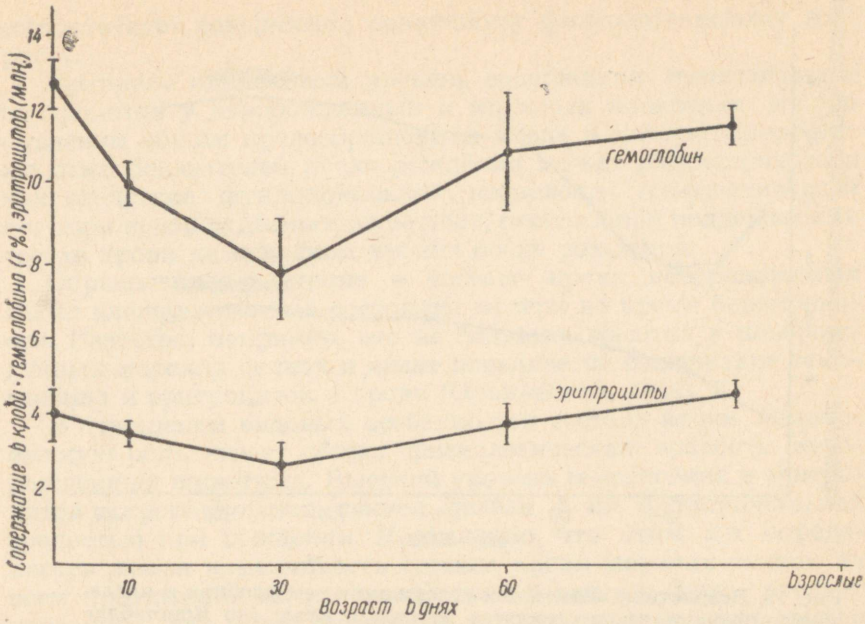


Рис. 18. Возрастные изменения числа эритроцитов и количества гемоглобина в крови кроликов.

новорожденных в течение 16 месяцев (Sisson, Lund, Whalen a. Talek, 1959). Описания физиологической анемии у человека и животных встречаются у многих авторов (Калабухов и Родионов, 1935; Семенов, 1963; Иржак, 1964; Wintrobe, 1946; Constable, 1963 и др.).

По материалам Констэбля (1963), анемия у морских свинок и крыс наблюдалась к концу подсосного периода. В наших опытах с кроликами и морскими свинками получены сходные результаты. Однако мы не склонны связывать этот процесс только лишь с подсосным периодом. У морских свинок, отнятых от матерей в возрасте 5—7 дней, наблюдается столь же длительное, как и у контрольных свинок, выращенных под матерями, снижение содержания гемоглобина в крови.

Брунер с соавторами (Bruner a. oth., 1938) изучали онтогенетические изменения в крови крыс и установили, что число эритроцитов со дня рождения непрерывно возрастает (с 2 400 млн. у новорожденных до 9 422 млн. у взрослых). Содержание гемоглобина уменьшается в первые дни после рождения, в

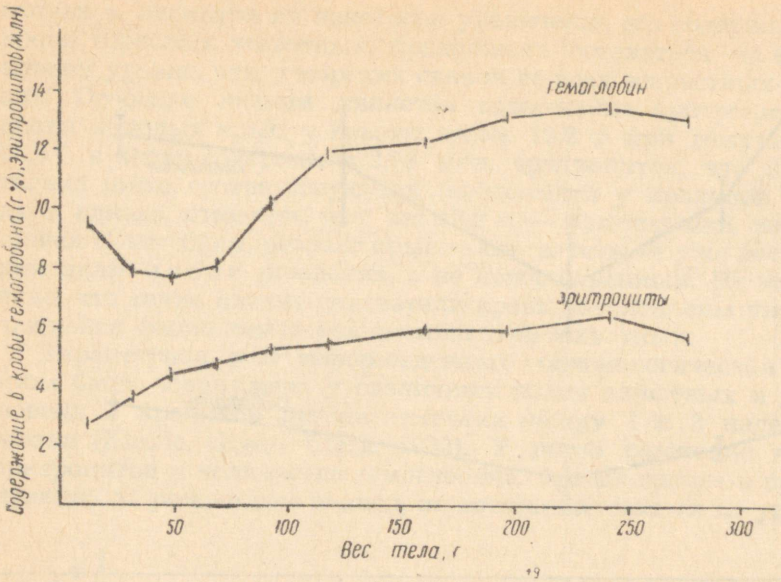


Рис. 19. Возрастные изменения содержания гемоглобина и числа эритроцитов в крови морских свинок и крыс (по Констэблю (Constable), 1963).

дальнейшем опять возрастает и достигает содержания взрослого организма.

Как отмечает Иржак (1964), глубина физиологической анемии у различных видов животных неодинакова.

Так, по Констэблю, у крыс снижение количества гемоглобина в крови после рождения достигает 20%, у морских свинок 17%. По нашим данным, у морских свинок — 21%, у кроликов — 39%.

У крупного рогатого скота, по материалам А. А. Кудрявцева (1953), глубина анемии после рождения достигает 28%. У кошек — 22% (Иржак, 1964).

Физиологическая анемия в раннем постнатальном периоде развития известна и у свиней. Аспиранту нашей лаборатории Р. Порку удалось в производственных условиях значительно снизить степень анемии новорожденных поросят в течение первой недели жизни путем дополнительного введения им железа, стабилизированного винной кислотой.

Заслуживает внимания, что во всех вышеприведенных случаях глубина анемизации, выявленная на разных видах животных, дана по состоянию на 30-й день жизни, хотя календарный возраст 30 дней для кошки, кролика, морской свинки и теленка

соответствует совершенно различному физиологическому возрасту.

Примерно одинаковый уровень содержания гемоглобина и эритроцитов у новорожденных и взрослых животных вполне объясним общим кровообращением плода и матери. Снижение же этих показателей после рождения может рассматриваться как следствие функциональной незрелости гемопоэтической системы новорожденных животных, неспособной поддерживать состав крови на исходном уровне после рождения.

Определенное значение в составе крови новорожденных имеет физиологическое состояние матери во время беременности. Известно, например, что на больших высотах у новорожденных морских свинок и ягнят повышается содержание гемоглобина и эритроцитов в крови (Ольнянская, 1949).

В отношении видовых особенностей состава крови немаловажную роль играет общая физиологическая зрелость новорожденных животных. Высокий уровень гемоглобина и эритроцитов в крови морских свинок связан с их функциональной зрелостью при рождении. Несомненно, что этим же определяется малая изменчивость состава крови морских свинок на всем протяжении их постнатального развития. Здесь следует напомнить, что и относительный вес сердца у морских свинок на протяжении их постнатального онтогенеза изменяется в значительно меньшей степени, чем у незрелорождающихся животных.

Изменения в крови птиц в постэмбриональном периоде развития также имеют различный характер у зрело- и незреловылупляющихся видов. Обстоятельные данные по содержанию в крови птенцов воробьиных птиц гемоглобина и эритроцитов приведены в работе И. А. Шилова (1964). Он показал, что у изучавшихся им видов (скворцы, мухоловки, пеструшки и дрозды рябинники) в первые дни после вылупления содержание гемоглобина и эритроцитов в крови наименьшее по сравнению с последующими днями их развития. Число эритроцитов, в зависимости от вида, находится в пределах от 1 до 1,5 млн. в 1 $мм^3$, содержание гемоглобина колеблется от 4,8 до 7,7 г%. Важно подчеркнуть, что в соответствии с быстрым темпом развития птенцов воробьиных птиц у них наблюдаются быстрые изменения показателей красной крови. В возрасте 10—11 дней содержание гемоглобина в крови изученных видов достигает уже 9,5—11,6 г%, а число эритроцитов к этому времени увеличивается в 2—3 раза по сравнению с первыми днями постэмбриональной жизни. В дальнейшем изменения в крови птиц менее значительны.

У цыплят, как представителей зреловылупляющихся птиц, изменения в крови носят несколько иной характер. По нашим данным, у цыплят всех трех изучавшихся нами пород в суточ-

ном возрасте в крови содержится около 8,0 г% гемоглобина. Эритроцитов в крови суточных цыплят около 2 млн., хотя здесь наблюдаются значительные индивидуальные отклонения. В связи с большей физиологической зрелостью цыплят при вылуплении, а также медленным постэмбриональным развитием, возрастные изменения в крови у них также происходят медленнее. В течение первых 10 дней жизни никаких существенных сдвигов в красной крови птиц не наблюдается.

С целью изучения реактивности организма в раннем постнатальном периоде развития, мы обратили внимание на один из показателей резистентности крови — осмотическую резистентность эритроцитов. Известно, что она отражает общую резистентность организма.

Повышение устойчивости крыс к гипоксии или общее повышение сопротивляемости организма крыс после мышечных тронировок сопровождается усилением резистентности эритроцитов к гемолизу (Барбашова, 1963[а], 1963[б], 1964; Барбашова и Брейдо, 1965). Установлено, что после дачи морским свинкам аскорбиновой кислоты, оказывающей на процессы их жизнедеятельности стимулирующее влияние, у них повышается осмотическая резистентность эритроцитов (Крюкова, 1964).

На протяжении индивидуального развития организма происходит закономерное изменение осмотической резистентности эритроцитов. Известно, что у плодов и новорожденных животных она выше, чем у взрослых особей (Шустров и Владос, 1920; Барбашова, 1964).

Представлялось необходимым сравнить изменение осмотической резистентности эритроцитов в постнатальном онтогенезе кроликов и морских свинок, отличающихся различной физиологической зрелостью при рождении.

В осмотической резистентности изучавшихся нами видов есть существенная разница. У морских свинок границы концентраций, при которых происходит гемолиз эритроцитов, сближены. У кроликов, особенно в раннем постэмбриональном онтогенезе, диапазон концентраций NaCl, при которых происходит гемолиз, значительно шире. При концентрациях, при которых произошел почти полный гемолиз, все еще встречаются отдельные нормальные эритроциты. В соответствии с большей функциональной зрелостью тканей морских свинок при рождении осмотическая резистентность эритроцитов у них ниже, чем у крольчат (рис. 20).

У обоих изучавшихся видов наблюдается снижение этого показателя с возрастом, однако у морских свинок разница между новорожденными и взрослыми животными значительно слабее выражена, чем у кроликов (Пегельман, 1965[а]).

Подытоживая сказанное об изменениях относительного веса

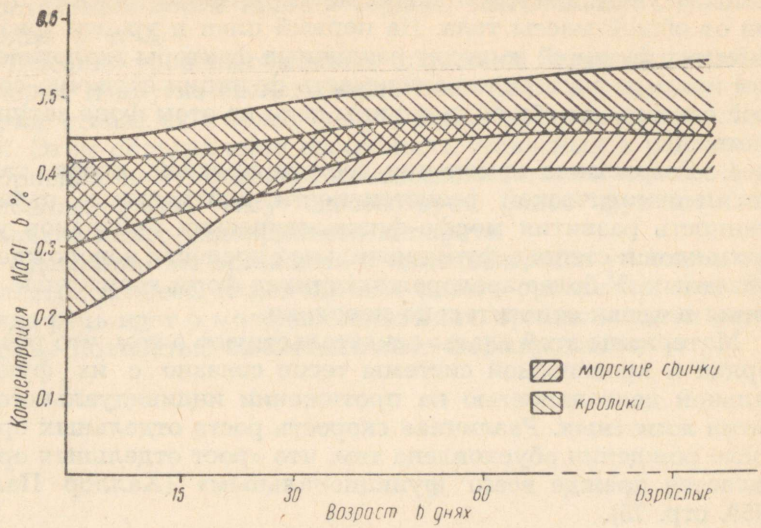


Рис. 20. Возрастные изменения осмотической резистентности эритроцитов у морских свинок и кроликов.

сердца и состава крови в онтогенезе животных, приходим к следующим выводам:

1. У всех животных в процессе постэмбрионального онтогенеза происходит уменьшение относительного веса сердца, что свидетельствует об отставании роста сердца от роста всего организма.

2. У новорожденных животных сердечный коэффициент является высоким, а в дальнейшем происходит его быстрое снижение.

3. Наблюдается параллелизм в изменениях относительного веса сердца у животных в онтогенезе и у разных видов животных различного веса. Четкая обратная корреляция веса тела и относительного веса сердца наблюдается лишь у наиболее мелких видов и у новорожденных животных. Мы объясняем эту закономерность очень тесной зависимостью системы кровообращения у мелких организмов от величины их теплопродукции и теплоотдачи, что требует мощного аппарата проталкивания крови в организме. В дальнейшем, когда молодые животные достигают более крупных размеров, у них возникает более или менее совершенная терморегуляция, развивается шерстный или перьевой покров, способствующий удержанию тепла в организме. Эта зависимость теплового обмена и уровня окислительных процессов от внешней температуры становится

меньше, уменьшается и зависимость физиологических процессов от общей массы тела. На первый план в уровне физиологических функций выходят различные факторы экологического или иного характера, а зависимость функции сердечно-сосудистой системы от общей величины тела на этом фоне затушевывается.

4. Возрастные изменения состава красной крови, так же, как и осмотической резистентности эритроцитов, отражают этапность развития морфо-физиологических признаков у разных видов и степень функциональной зрелости новорожденных животных. У более зрелорождающихся форм возрастные изменения в крови относительно невелики.

Материалы этой главы свидетельствуют о том, что развитие сердца и кровеносной системы тесно связано с их функциональной деятельностью на протяжении индивидуального развития животных. Различная скорость роста отдельных органов после рождения обусловлена тем, что «рост отдельных органов является прежде всего функциональным» (Халлор Палссон, 1959, стр. 75).

Четкая закономерность изменений соотношения органов и состава крови в постнатальном онтогенезе животных свидетельствует о том, что возникли они на протяжении длительной эволюции видов и несут на себе печать сменяющихся взаимодействий организма со средой.

У разных видов животных весовые соотношения различных внутренних органов изучены достаточно хорошо, по этому вопросу имеется достаточно обширная литература. Мы попытались дать анализ изменения величины сердца, мозга и некоторых показателей красной крови у отдельных видов животных в течение их постнатального развития и установить некоторый параллелизм между теми закономерностями, которые наблюдаются у мелких и крупных форм, и теми, которые присущи одному и тому же виду в течение онтогенеза.

Глубокое сходство биологических закономерностей, наблюдаемых в онто- и филогенезе животных, имеет место при сравнении самых разнообразных функций организма (Матвеев, 1957).

Естественно, что молодые животные отличаются от взрослых, вполне сформированных особей не только меньшими размерами, но, главным образом, интенсивностью и специфичностью процессов метаболизма (Нагорный, 1951; Никитин, 1957, 1960, и др.).

Таким образом, изложенные в двух первых главах экспериментальные материалы свидетельствуют о том, что животным в начале постэмбрионального онтогенеза присущ высокий уровень обмена, который связан с некоторыми характерными особенностями строения молодых организмов — большим от-

носительным весом мозга и сердца, интенсивной пульсацией сердца и т. д.

Высокий уровень обменных процессов, большая потребность в корме и другие свойственные животным в раннем возрасте черты ставят их в более тесную зависимость от внешних условий. Этим определяется способность животных в раннем постэмбриональном онтогенезе приспосабливаться к изменяющимся условиям среды, чему способствует ранее функциональное развитие нейро-эндокринного аппарата.

Адаптация же организма к изменяющимся условиям среды является основой изменчивости самого организма, тем более, когда речь идет о молодых животных, органы и части которых еще не полностью закончили свое формирование.

ГЛАВА III

ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПТИЦ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ХАРАКТЕРА ПИТАНИЯ В РАННЕМ ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Развитие внутренних органов на протяжении постэмбриональной жизни животных находится в теснейшей связи с условиями их существования на том или ином этапе онтогенеза. Смена условий жизни на протяжении индивидуального развития, обусловленная исторически-сложившимися связями организма со средой, закономерна для каждого отдельного вида. В настоящей главе мы поставили задачей показать, как отражается на развитии организма и его строении смена условий питания и в какой связи находятся возрастные изменения в пищеварительной системе с физиологической зрелостью новорожденного животного.

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВЕСА ПЕЧЕНИ И ДЛИНЫ КИШЕЧНИКА В СВЯЗИ СО СМЕНОЙ ХАРАКТЕРА ПИТАНИЯ

Вес печени, вероятно, меньше зависит от веса тела, чем мозг и сердце. Однако в литературе встречаются указания на то, что у мелких видов печень имеет относительно бóльший вес, чем у крупных (Welcker u. Brandt, 1903).

Шарль Рише (Richet, 1891) показал, что у разных пород собак, весом от 1,25 до 43,7 кг, вес печени обратно пропорционален весу тела. Ренш (Rensch, 1948) приводит свои материалы по весу печени, полученные на 154 взрослых птицах, относящихся к 46 видам, и на 52 взрослых млекопитающих, относящихся к 13 видам. Ренш приходит к заключению, что относительные размеры печени, так же как и других вегетативных органов, являются наибольшими у мелких видов.

Существуют и другие закономерности весовых соотношений печени. Ренш отметил, что у самок относительный вес печени несколько больше чем у самцов.

Птицы, питающиеся насекомыми или рыбой, имеют относительно более крупную печень, чем птицы, питающиеся мясом или зерном (J. Ribosiere, 1910).

Общих закономерностей для всего животного мира здесь нет. Зависимость веса печени от мясной или растительной пищи в разных классах животного мира может иметь разную направленность. Именно, у млекопитающих хищники имеют наименьший вес печени, у птиц — обратная зависимость (Шварц, 1958).

Вероятно, косвенное влияние измененного питания при одомашнивании проявляется и в относительном весе печени. Известно, что вес печени у серых мышей меньше, чем у белых (Rothe, 1934; Пегельман, 1959).

Проводя скрещивание серых и белых мышей, мы обнаружили, что вес печени гибридов коррелирует с окраской (таблица 9).

Таблица 9

Вес печени у серых, белых и гибридных мышей Mus musculus L (Пегельман, 1959)

Группа мышей	Число особей	Вес печени в г		
		средний	минимальный	максимальный
Белые	13	1,35	0,94	1,70
Серые	21	0,75	0,52	1,20
Гибриды I поколения все серые	34	1,08	0,62	1,60
„ II поколения белые	13	1,07	0,63	1,42
„ „ серые	19	0,96	0,43	1,55

Проведенные нами опыты показали, что у гибридов серых и белых мышей первого поколения, обладающих серой окраской, относительный вес печени занимает промежуточное положение между исходными родительскими формами, а во втором поколении, где происходит расщепление окраски и часть потомков имеет серую, другая — белую окраску, в величине печени также наблюдается некоторое увеличение ее веса у белых гибридов по сравнению с серыми (Пегельман, 1959).

Гладкина, Мейер и Мокеева (1962, 1963), изучая внутривидовую изменчивость степных пеструшек, отметили у разных подвидов Lagurus lagurus различный относительный вес печени, а также сердца и почек, в зависимости от подвижности и уровня процессов обмена у того или иного подвида.

Но наиболее существенная разница наблюдается в весе печени при разных режимах питания. Изменение режима питания в онтогенезе, по-видимому, является одной из главных

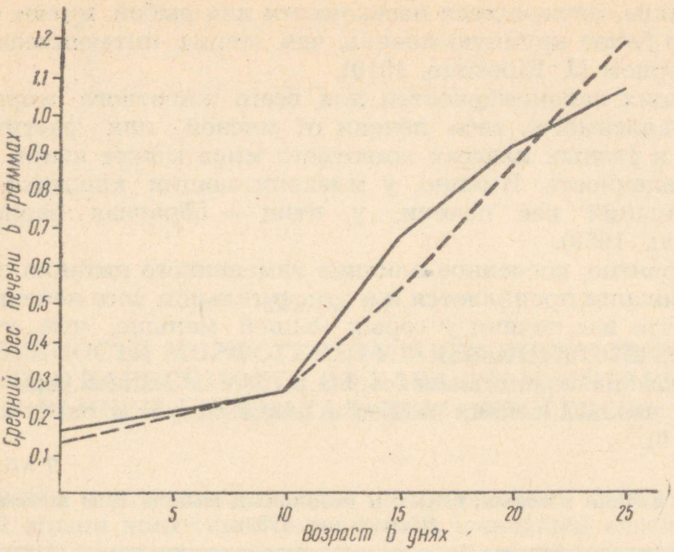


Рис. 21. Изменения веса печени в постнатальном онтогенезе серых полевок (по Полякову и Пегельман, 1953). Сплошная линия — обыкновенная полевка, прерывистая линия — общественная полевка.

причин изменения величины печени на протяжении постнатального развития. У цыплят, режим питания которых не подвергается особым изменениям, вес печени непрерывно увеличивается в течение первых двух месяцев после вылупления (Al-Dabagh, Muaziz, 1963). У двух видов серых полевок мы проследили изменение прироста печени в течение первого месяца постнатальной жизни (Поляков и Пегельман, 1953). На рисунке 21 представлены кривые изменения веса печени у обыкновенной и общественной полевок (Microtus arvalis, M. socialis). У обоих видов в возрасте около 10 дней происходит прозревание детенышей и сразу же после этого молодые полевки начинают наряду с молоком матери поедать зеленый корм. Именно в это время в величине печени у обоих видов происходит существенный скачок.

Нам не удалось установить каких-либо определенных закономерностей возрастных изменений относительного веса печени у кроликов и морских свинок. По-видимому, вес печени является в бóльшей мере результатом влияния кормовых факторов среды, чем функцией возраста.

Длина кишечника у разных видов животных может различаться в очень широких пределах и теснейшим образом свя-

зана с характером питания. У хищников кишечник превышает длину тела примерно в 5 раз, у лошади в 10 раз, у свиньи — 15, у крупного рогатого скота — 20, у овец и коз — 25 раз (и даже до 35—45 раз). (Ellenberger-Baum, 1943).

Шепелева сравнивала особенности питания пасюка и черной крысы (1950). Она показала, что различия в питании этих двух близких видов грызунов отражены в строении их кишечного тракта. Серая крыса (пасюк) в значительной мере питается мясом и на чисто растительном рационе теряет вес. Черные крысы мяса почти не едят, довольствуясь только растительными кормами. Отношение длины слепой кишки к длине кишечника у серой крысы равно 4,5, а у черной — 6,4%. Отношение веса печени к весу тела у серых крыс составляет 6,5%, а у черных, соответственно, 5,0%.

У близких видов при однородном типе питания количество потребляемой пищи связано с величиной тела. Это ярко проявляется у самых мелких млекопитающих — землероек. Мелкий вид землероек Sorex cinerea, весом около 3-х граммов, потребляет в сутки на 1 г веса тела 1,58 г корма (говяжьей печени), в то же время крупный вид Blarina brevicauda весом 20—22 г, в сутки поедает на 1 г веса своего тела всего 0,56 г этого же корма (Morrison, Pierce, Ryser, 1957).

Различным родом пищи обусловлено также структурное строение стенок кишечника. В зависимости от характера питания различается высота ворсинок. Так, наиболее высокие ворсинки имеются у насекомоядных, например, у ежа 800μ и у летучей мыши до 630μ; довольно высокие ворсинки в кишечнике у хищников — в тощей кишке у кошки 550μ, у собаки до 760 μ, у корсака, хорька, барсука 800 μ, у ласки 600 μ. Среди растительноядных у лошади 420 μ, коровы и овцы 300—350 μ, у грызунов значительная разница — мыши 600—680 μ, у песчанки и тушканчика 300—400 μ (Халилов, 1961).

Относительная длина кишечника сильно различается даже в пределах одного и того же вида и у животных одного возраста. Тем не менее, существуют вполне закономерные изменения относительной длины кишечника с возрастом. Если видовые различия в длине кишечника определяются различиями в типе питания, то следует допустить, что возрастные изменения в характере питания могут вызывать определенные изменения в соотношении длины кишечника у животных на разных стадиях индивидуального развития.

Видовые особенности соотношения длины кишечника к длине тела, обусловленные специфическим для данного вида характером питания, наблюдаются уже при рождении. У новорожденных котят относительная длина кишечника в среднем составляет 360±32 (300—510), у новорожденных крольчат —

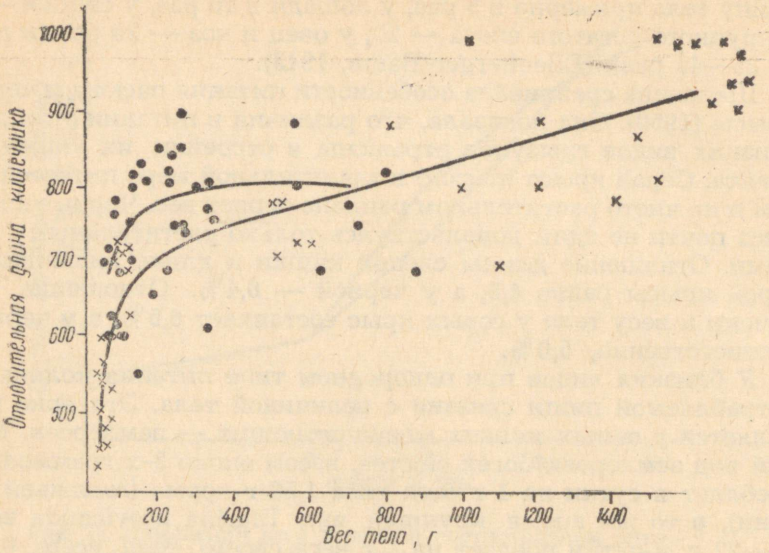


Рис. 22. Изменение относительной длины кишечника в постнатальном онтогенезе морских свинок (точки и верхняя кривая) и кроликов (крестики и нижняя кривая), в %.

в среднем 508±13 (436—570). Наконец, у морских свинок, способных уже в первые дни после рождения наряду с материнским молоком поедать и растительную пищу, относительная длина кишечника составляет в первый день жизни в среднем 700±12 (590—770).

В дальнейшем развитии происходит увеличение относительной длины кишечника, причем у разных видов оно может иметь различный характер. На рисунке 22 приведены кривые возрастного изменения соотношения длины кишечника к длине тела на протяжении постнатального онтогенеза у кроликов и морских свинок.

Переход с молочного питания на растительное сопровождается у кроликов быстрым возрастанием длины кишечника в подсосном периоде, и к месячному возрасту его относительная длина составляет в среднем 730. Дальнейшие показатели относительной длины кишечника в большей мере зависят от типа питания и других факторов.

Возрастные показатели относительной длины кишечника у кошек мы приводим в таблице 10.

Как следует из приведенных данных, у котят вообще нельзя усмотреть каких-либо закономерных изменений относительной

Таблица 10

Относительная длина кишечника у котят

Возраст в днях	Вес тела в г	Отношение длины кишечника к длине тела
1	90	5,1
„	95	3,0
„	88	4,0
6	180	3,8
„	165	3,8
„	170	3,6
„	155	4,4
10	280	4,1
„	250	3,6
„	290	3,6
„	260	3,8
45	640	3,7
„	650	3,5
„	610	3,7

длины кишечника с возрастом, что, по-видимому, является следствием перехода с молочного питания в подсосном периоде на мясное, а не на растительное, как это имеет место у кроликов и морских свинок.

Отсутствуют резкие изменения относительной длины кишечника в онтогенезе у человека (Гундобин, 1906).

В возрастных изменениях относительной длины кишечника выражена тесная зависимость интерьерных признаков от условий жизни на разных этапах онтогенеза.

Определенное значение может иметь степень общей изменчивости относительной длины кишечника на протяжении постнатального развития. У котят она изменяется незначительно. У животных, переходящих с молочного питания на растительное после прозревания, длина кишечника по отношению к длине тела удваивается за весь постнатальный период развития. Это наблюдается, например, у кроликов и мышевидных грызунов. Морские свинки же, рождающиеся вполне сформированными, уже при рождении имеют близкое к дефинитивному соотношение длины кишечника.

Прямая зависимость длины кишечника от характера питания в онтогенезе хорошо прослеживается на полевках, отличающихся от других видов очень быстрым прохождением постнатального периода развития. У ряда видов серых полевок пометы могут следовать друг за другом через 20 дней. Прозревание же молодых полевок происходит около 10 дня жизни. С момента рождения до прозревания молодые полевки питаются только молоком матери в отличие, например, от золотис-

тых хомяков. Вследствие такого легкоусвояемого корма относительная длина кишечника у них вначале очень невелика; у обыкновенных полевок общая длина кишечника в первый день жизни превышает в 3,4 раза длину тела, у общественных полевок около 3,7. После десятидневного возраста прозревшие детеныши начинают брать наряду с молоком матери и растительный корм, который начинает играть все большую роль в питании молодых полевок. Соответственно изменяется и относительная длина кишечника, которая быстро увеличивается и к пятнадцатому дню достигает у обыкновенных полевок 4,95, а у общественных 4,4. Переломный момент в развитии кишечника у обоих видов происходит в одно и то же время, поскольку определяется одной и той же причиной (прозревание у обоих видов происходит одновременно). Дальше у полевок относительная длина кишечника продолжает увеличиваться пока еще продолжается формообразование молодых зверьков, но уже без резких скачков (Поляков и Пегельман, 1953). На рисунке 23 представлены графики возрастных изменений относительной длины кишечника у обоих вышеописанных видов полевок.

Переломный момент в развитии пищеварительной системы в связи с переходом на питание растительной пищей наглядно выявляется на изменении относительной длины слепой кишки,

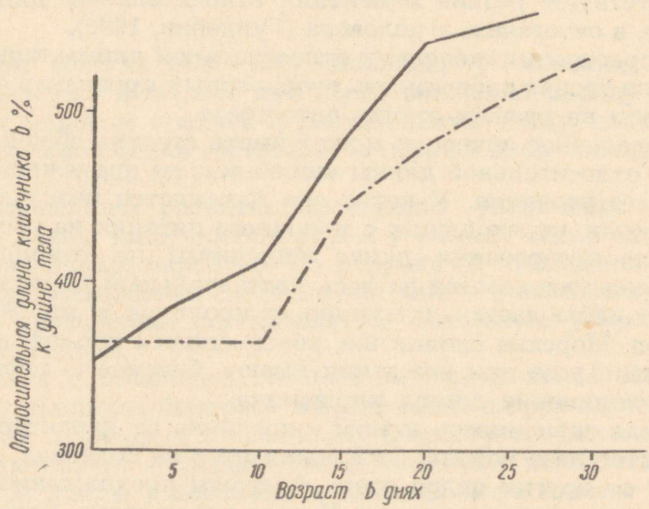


Рис. 23. Изменение относительной длины кишечника в постнатальном онтогенезе серых полевок (по Полякову и Пегельман, 1953). Сплошная линия — обыкновенная полевка, прерывистая линия — общественная полевка.

роль которой у грызунов, питающихся пищей, богатой клетчаткой, очень велика. После перехода на самостоятельное питание у полевок происходит быстрое удлинение спелой кишки (таблица 11).

Таблица 11

Увеличение длины слепой кишки у серых полевок с возрастом (в днях)

Вид полевок	Длина слепой кишки в см в возрасте (в днях)					
	0	5	10	15	20	30
Обыкновенная полевка	1,2	1,9	3,9	7,0	7,3	7,5
Общественная полевка	1,6	3,3	3,2	6,3	8,9	9,1

Таким образом, подытоживая сказанное об изменениях относительной длины кишечника у животных с возрастом, можно сделать заключение о прямой функциональной обусловленности развития кишечника на различных стадиях онтогенеза. Сходные данные получены на ягнятах (Давлетова, 1960) и телятах (Дмитроченко, 1960).

В заключение следует обратить внимание на огромную разницу в длине кишечника у полевок, морских свинок, кроликов, овец — видов, питающихся исключительно растительным кормом, но различающихся по весу тела. У полевок, весом 25—30 г, длина кишечника превышает длину тела примерно в 5 раз, у морских свинок, весом 600—800 г — около 8 раз, у кроликов весом 2,5—3 кг — в 10—12 раз и, наконец, у овец, вес тела которых достигает около 60 кг — в 25—30 раз.

Наблюдается неуклонное удлинение кишечника с увеличением веса тела. По-видимому, решающую роль играет высокий уровень метаболизма, интенсивность всех процессов жизнедеятельности у мелких животных, что обусловливает очень большое потребление корма и быстрое его переваривание.

Из всех изучавшихся нами органов наибольшие изменения в весе наблюдались в селезенке. Попытка найти какие-либо общие закономерности его изменения в процессе онтогенеза оказалась неудачной. По-видимому, здесь более, чем во многих других внутренних органах, проявляется специфика вида. Мы приведем данные по возрастным изменениям веса селезенки у полевок (рис. 24), у кроликов и морских свинок (табл. 12). В таблице приведены только данные по раннему постнатальному онтогенезу. Из-за ограниченного материала по взрослым животным обоих видов и очень большого разброса показателей у разных индивидуумов, мы их приводить не стали.

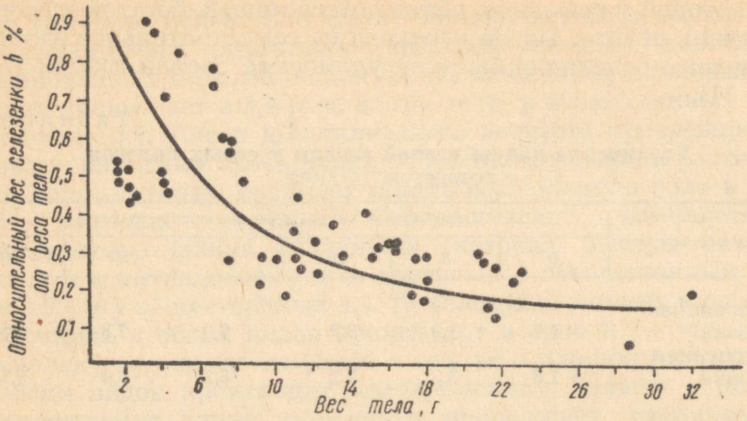


Рис. 24. Изменение относительного веса селезенки обыкновенной полевки в постнатальном онтогенезе.

Таблица 12

Возрастные изменения относительного веса селезенки (мг%)

Вес тела	до 100 г	100—200 г	200—400 г
Морские свинки	n = 19 136±1,2	n = 14 141±8,1	n = 25 140±2,0

Вес тела	30—60	61—100	100—200	200—700
Кролики	n = 12 27,7±2,7	n = 11 60,4±5,0	n = 32 83,5±3,5	n = 13 60,0±4,5

В первую группу, весом до 100 г, вошли новорожденные морские свинки. В последнюю, до 400 г весом, — были включены взрослые, половозрелые животные. Как следует из материалов таблицы 12, рост селезенки у морских свинок в постэмбриональном онтогенезе идет параллельно с ростом всего тела. У кроликов совсем иная картина: сразу после рождения относительный вес селезенки очень мал — он составляет менее половины величины его в более старших возрастных группах. На протяжении всего времени наблюдений у кроликов относительный вес селезенки был вдвое меньше, чем у морских свинок.

Наиболее закономерную зависимость веса селезенки от веса тела, а соответственно, и возраста, мы обнаружили у полевок.

Следует заметить, что при рождении вес селезенки может

очень широко варьировать у разных особей одного вида. Особенно большие различия наблюдаются между особями разных выводков, в то время как в одном выводке колебания в весе селезенки незначительны. В выводке крольчат со средним весом 51 г (49—52) вес селезенки был от 15 до 21 мг. У крольчат другого выводка, где детеныши были еще меньше — от 30 до 45,5 г, вес селезенки был от 5 мг до 13 мг. В данном случае приписывать различия в весе селезенки каким-либо внешним факторам, обусловленным сезонностью, нельзя, так как оба эти выводка родились в марте-апреле, когда условия были сходными.

Такую же картину мы наблюдали и в выводках котят, родившихся одновременно. В одном выводке, где вес котят был от 155 до 180 г, вес селезенки колебался от 0,20 до 0,47 г. У котят другого выводка, имевших вес 205 до 210 г, вес селезенки был от 0,70 до 0,92 г. Налицо прямая зависимость величины селезенки от веса тела новорожденных — маленькие котята имели мелкую селезенку, относительный вес которой составлял около 0,25%, а у крупных, селезенка была крупнее и составляла 0,40% от веса тела. Можно предположительно сказать, что вес селезенки при рождении может быть следствием неодинаковых условий эмбрионального развития, которые определили различный вес самих новорожденных животных.

Влияние условий питания в раннем постэмбриональном онтогенезе на рост и развитие животных. Исследования классика отечественной зоотехники Н. П. Чирвинского уже в конце прошлого столетия показали, что временное воздействие тех или иных внешних условий на организм растущего животного оказывает наиболее сильное влияние на те части или органы животного, которые в данный момент обладают наибольшей интенсивностью роста. Такое влияние может быть как положительным (стимуляция роста), так и отрицательным (торможение роста). В результате возникают животные с нарушенным соотношением частей.

Н. П. Чирвинский многие годы изучал формирование скелета в зависимости от уровня питания. Отмечая характерные особенности скелетов новорожденных и взрослых овец и свиней, различающихся не только по величине, но и по соотношению составляющих их костей, Чирвинский (1894, 1909, 1926) обнаружил, что в результате недостаточного кормления животных в молодом возрасте у них на всю жизнь сохраняются соотношения между размерами частей, свойственные молодому организму. Далее, он пришел к выводу, что под воздействием неблагоприятных внешних условий (в частности, неблагоприятного питания) наименее страдают те части скелета, которые у новорожденных отличаются наименьшими коэффициентами роста.

Исходя из принципа смен интенсивности роста частей и степени дифференцировки на разных этапах развития, С. Н. Боголюбский (1960) показал, что внешние условия эффективнее затрагивают наиболее интенсивно растущие на данном этапе части тела. Отсюда вытекает большое значение «критических периодов» развития, так как именно в эти моменты происходит глубокая дифференцировка и образование новых морфологических структур, (Сиротинин, 1951; Борисенко, 1957; Боголюбский, 1960[б]; Светлов, 1960 и др.).

Теперь установлено, что орган или часть тела могут быть изменены только в тот период, когда их формирование еще не завершено.

Емельянов пишет, что «... внешними воздействиями можно изменить ход развития лишь на достаточно ранних стадиях развития в период становления органов, ... сформированные органы уже не поддаются или поддаются в значительно меньшей степени изменяющему воздействию внешней среды» (1956, стр. 157).

Воздействием тех или иных факторов среды на формирующийся организм молодого животного можно направленно влиять на онтогенез, что имеет глубокое практическое значение при выращивании сельскохозяйственных животных.

Конечно, изменением внешних условий можно добиться морфологических сдвигов, изменений соотношений органов и у взрослых животных, однако для этого требуется более длительное время и изменениям подвергаются не все системы и органы.

Имеются многочисленные факты, показывающие, что изменения, возникшие в эмбриональной стадии развития, в дальнейшем имеют тенденцию усиливаться. В сущности, изменения в эмбриогенезе наступают при воздействии на родительские организмы еще в период гамотообразования, в предзародышевый период, по классификации Г. А. Шмидта. Кормление самок кроликов до спаривания рационом с увеличенным содержанием переваримого белка привело к тому, что 9-дневные зародыши были на 13,3% больше, чем у самок, получавших обычный рацион, и имели большее число сомитов, чем зародыши контрольных крольчат (Шахназаров, 1956).

Условия кормления и содержания молодняка оказывают необратимое влияние на последующие стадии развития животных. Животные, недокормленные в раннем возрасте, не выправляются даже при дальнейшем хорошем питании и уходе (Чирвинский, 1894, 1909, 1926; Свечин, 1957; 1961; Халнен и Гарнер, 1957; Боголюбский, 1957, 1960[б], 1964; Пшеничный, 1957 и др.).

Свечин (1961) отмечает, что недостаточное кормление в раннем возрасте наиболее тяжело отражается на тех животных,

которые рождаются онтогенетически менее зрелыми (кролики, свиньи и др.). Он приводит пример из своих опытов, где свинка, содержавшаяся в течение многих месяцев в темноте, при переводе ее затем в лагерь к другим свиньям так и не стала размножаться.

В наших опытах с кроликами мы неоднократно убеждались в том, что крольчата из многоплодных пометов или от маломолочных самок впоследствии плохо растут и мало жизнеспособны. Подсадка таких крольчат в раннем возрасте, еще до прозревания, к обильномолочным самкам способствует выправлению положения — крольчата начинают лучше расти и выживаемость их значительно повышается (табл. 13).

Таблица 13

Рост крольчат до и после отъема в зависимости от условий молочного питания

№	Пол		Вес в граммах в возрасте			
			1 дня	10 дней	30 дней	4 месяца
1		♀	50,5	200	440	1600
2		♀	44,8	154	250	пал
3		♂	50,0	190	390	1800
4		♂	50,5	190	282	пал
5	подсажены к		48,5	184	500	2800
6	обильномолочной самке	♀	45,0	164	482	2800

Примечательно, что отставание в росте проявляется в большей мере к месячному возрасту, хотя уже с 16—18-дневного возраста крольчата начинают питаться самостоятельно и корм им предоставлялся в избытке. Падеж же крольчат наблюдался уже на втором месяце жизни, причем никаких симптомов заболевания не обнаруживалось. Крольчата этого же выводка, но подсаженные на второй день жизни к самке, у которой было всего два крольчонка и молока было в избытке, обогнали в весе своих однопометников тоже к месячному возрасту и дальше их рост продолжался более интенсивно, хотя крольчата обеих групп были отсажены от матерей в месячном возрасте и условия их жизни в дальнейшем были совершенно одинаковыми.

Рождение слабых детенышей может быть обусловлено различными причинами, среди которых важнейшими являются состояние здоровья родителей, особенно матери, ее возраст, наследственные особенности и т. д. Но известно, что у многоплодных животных, как, например, грызуны, свиньи, овцы и другие, большой разброс показателей веса тела и других особенностей животного при рождении может быть обусловлен разным числом детенышей в помете. В выводке, где число

детенышей велико, вес каждого ниже, чем в маленьких выводках.

Это было хорошо показано на овцах Хэммондом (1937), Боголюбским (1956), Можаевой (1952).

Е. С. Можаевой удалось показать, однако, что длительное угнетающее воздействие недостаточного молочного вскармливания в подсосный период усугубляет недоразвитость ягнят из больших окотов, возникшую за счет ослабленного питания в эмбриональном периоде развития. Ягнята из четверневых окотов, помещенные в благоприятные условия питания, подсаженные под маток с одинцовыми ягнятами, впоследствии догоняют в росте ягнят из небольших окотов.

Среди птицеводов распространено мнение, что слабых, отставших в развитии цыплят следует своевременно выбраковывать из хозяйства, так как из них невозможно впоследствии вырастить полноценную жизнеспособную птицу (Робинсон, 1959). Такая выбраковка производится сразу после того, как цыплята вынимаются из инкубатора.

Однако и условия постэмбрионального развития оказывают на жизнеспособность и рост цыплят очень большое воздействие. На ранних этапах развития могут быть очень сложные взаимоотношения между средой и организмом. Так, в нашей лаборатории в одно и то же время вылупились цыплята помеси австралорп х леггорн в инкубаторе и у наседки. При вылуплении разницы в весе цыплят отмечено не было. Все цыплята содержались вместе на выгуле, где получали корм, а для обогрева были открыты двери в помещение с включенными брудерами. На этом же выгуле содержалась и наседка со своими цыплятами. Корм задавался всем вместе, а для того, чтобы наседка не отгоняла от корма чужих цыплят, он задавался всегда в нескольких кормушках в разных местах выгула. Наседка водила цыплят 30 дней, затем оставила их и была удалена с выгула, а ее цыплята содержались в дальнейшем вместе с инкубаторными в одинаковых условиях. Уже в месячном возрасте цыплята, выращенные наседкой, были значительно крупнее инкубаторных, в дальнейшем эта разница продолжала нарастать. В возрасте 4 $^1/_2$ месяцев инкубаторные петушки имели вес 1,153 г, в то же время как выращенные в течение одного месяца под наседкой — в среднем 1,621 г. На рисунке 25 показаны цыплята курочки, выращенные под наседкой и инкубаторные.

Таким образом, воздействия на организм в раннем возрасте в зависимости от их направленности и интенсивности могут либо стимулировать, либо тормозить развитие и рост как животного в целом, так и отдельных его частей или органов.

В лабораторных экспериментах было установлено, что мыши и крысы, получавшие в раннем возрасте хорошее пита-



Рис. 25. Одновозрастные цыплята, выращенные в раннем возрасте под наседкой (слева), и инкубаторные (справа). Фото А. Тоома.

ние, в дальнейшем оказались более жизнеспособными и резистентными к воздействию различных неблагоприятных факторов, в частности, к ионизирующей радиации (R. Silberberg, Jarrett, M. Silberberg, 1961; Carroll, Brauner, 1961; Koldovsky a. oth., 1963).

Для проведения опытов по влиянию контрастных кормовых режимов на морфогенез в разные возрастные периоды мы избрали крыс и мышей.

В опытах с белыми крысами были использованы четыре помета. Детеныши родились 16, 21, 22 и 23 апреля. Близкие сроки рождения крысят позволили выращивать их при идентичных условиях температуры, влажности, длины светового дня. Различались только заданные кормовые условия. В течение всего срока беременности и последующих 15-ти дней пока крысята были еще слепыми и самостоятельно не питались, все четыре подопытные самки получали одинаковый корм, включавший продукты как животного, так и растительного происхождения. По достижении крысятами пятнадцатидневного возраста самки с выводками стали получать дифференцированный рацион. Две самки с выводками (всего пятнадцать крысят) получали корма животного происхождения — мясопро-

дукты, рыбу, вареные яйца, молоко. Через день к основному рациону добавлялось небольшое количество зерна овса. Другие две самки с детенышами (семнадцать крысят) получали исключительно растительный корм, богатый клетчаткой: траву, главным образом листья и стебли одуванчика, хорошо поедаемого крысами, вареный картофель, черный хлеб, корнеплоды в сыром виде и незначительное количество овса. В возрасте 30 дней крысята были отсажены от матерей и рацион в обеих группах сохранялся прежним. Опыт продолжался еще один месяц, после чего крысы были умерщвлены эфиром и вскрыты. Таким образом, весь опыт продолжался два месяца. С момента рождения и до открытия глаз крысы питались только материнским молоком, затем, с момента прозревания и до месячного возраста наряду с материнским молоком получали специфический рацион, и, наконец, с месячного возраста до конца опыта получали только специфический рацион.

Взвешивание крысят проводилось в первый день жизни, в день отъема в месячном возрасте и в двухмесячном возрасте.

При вскрытии у подопытных крыс были определены: вес тела, длина тела, вес сердца, мозга, печени, семенников, измерена длина кишечника. Средний вес крысят в первый день жизни был около 4,2 г. В течение первого месяца жизни, пока крысята находились вместе с самками, специфичный кормовой рацион еще слабо отразился на их развитии. Средний вес крысят, получавших мясной рацион, в 30-дневном возрасте равнялся 47,9 г, а на растительном корме — 44,1 г. В течение второго месяца жизни разница в весе между обеими группами стала больше. К двухмесячному возрасту крысы на мясном корме имели вес в среднем 93,4 г, то есть, привес их равнялся 95%, а крысы, получавшие растительный рацион — 65,4 г, привес 48%. Упитанность крыс на мясном рационе также значительно больше. Индекс упитанности (отношение веса тела к длине) у них равен 5,9, а у крыс, выращенных на растительном рационе, 4,9.

Характер питания сыграл большую роль в половом развитии подопытных крыс. К двухмесячному возрасту у всех самок, питавшихся мясной пищей, половые щели были открыты, а у самок на растительной пище — только у двух из восьми. Однако при вскрытии животных ни в той, ни в другой группе не обнаружено беременных самок, хотя содержались крысы вместе — и самки, и самцы. Средний вес семенников в двухмесячном возрасте достигал у самцов крыс, выращенных на мясном рационе, $1{,}69 \pm 0{,}07$ г (от 1,50 до 2,0), а на растительном — $1{,}29 \pm 0{,}06$ (от 1,05 до 1,55).

Наши опыты длились только два месяца, поэтому мы не имели данных по размножению крыс на разных рационах. В опытах Я. А. Эголинского (1931), где крысы содержались

только на мясной или только на хлебной пище, у первых размножаемость была значительно выше — за одно и то же время 4 «мясные» крысы принесли 23 крысенка, а 4 «растительные» всего 8.

По нашим данным сердце у крыс, питавшихся мясом, значительно крупнее — в среднем 0,45 г (0,30—0,60), чем у крыс, получавших исключительно растительный корм — в среднем 0,31 (0,25—0,40).

Наиболее существенные морфологические изменения возникли в пищеварительной системе. Вес печени у крыс на мясном рационе в среднем составил 5,98 г, или 6,4% от веса тела, а у «растительных» 3,88 г или 5,8%.

Существенно различалась длина кишечника. У крыс, воспитанных на мясном рационе, кишечник превышал длину тела в 5,3 раза, а у воспитанных на растительном корме — в 6,6 раза.

Аналогичные опыты по изучению влияния кормовых условий на формирование внутренних органов были проведены с белыми мышами. В возрасте 20 дней два выводка мышей были отняты от матерей и далее в течение 30 дней содержались на контрастных кормовых рационах — мясном и растительном, подобно вышеописанным рационам крыс, с той разницей, что растительный корм был представлен только зерном (а не зелеными частями растений). В возрасте 50 дней все подопытные мыши были убиты током и вскрыты. Мясной рацион вызвал у мышей нарушение трофики — у всех мышей этой группы отмечались покраснения и локальные облысения кожи. Однако, несмотря на внешне нездоровый вид, мыши «мясного» варианта опыта имели бóльший вес тела — в среднем 18,8 г (16,7—21), чем контрольные, выращенные на растительном корме — в среднем 15,8 г (12,9—18,6).

В зависимости от типа питания у мышей той или другой группы возникли некоторые, хотя и не существенные, различия в соотношениях внутренних органов. Однако, наиболее значительная разница обнаружилась в относительной длине кишечника — у «мясных» в среднем 450 ± 8 (430—470), а у «растительных» (контрольных) — в среднем 510 ± 15 (474—560). Здесь наблюдаются такие же изменения, как и у крыс.

Тип кормления, как известно, определяет общий уровень физиологических процессов в организме. У мышат, выращенных на мясной пище, содержание гемоглобина в крови в среднем равнялось 12,4 г%, то есть, было на 12% выше, чем у контрольных (11,1 г%).

У этих мышей наблюдались изменения в надпочечниках. Относительный вес надпочечников в мг% у подопытных («мясных») мышей составлял 32,5 (23,8—40,7) мг%, в то время как у контрольных 45,4 (37,6—50,6). У подопытных мышей при

меньшем весе надпочечников содержание в них аскорбиновой кислоты значительно больше (321 мг%), чем у контрольных (263 мг%).

Чтобы выяснить, в какой мере существует возрастная лабильность организма, опыты с белыми мышами по вышеприведенной схеме были проведены на трех возрастных группах: а) половозрелые мыши в возрасте свыше 4-х месяцев; б) молодые — с 1,5-месячного возраста; в) детеныши — с 15-дневного возраста. Все три группы мышей имели своих аналогов в соответствующих по численности возрастных группах, содержавшихся на обычном лабораторном рационе (растительные корма). В младшей возрастной группе вместе с детенышами находилась и мать, так что в начале самостоятельного питания мышата получали наряду с мясом дополнительно материнское молоко. На мясном рационе мыши всех трех групп содержались в течение одного месяца, затем были декапитированы и вскрыты.

На рисунке 26 приведены данные по весу печени, селезенки, слепой кишки и длине кишечника у «мясных» и «растительных» мышей во всех трех возрастных группах. Следует отметить, что старшие мыши болезненно реагировали на мясной корм — на коже появились небольшие язвы, мыши имели нездоровый вид. Тем не менее, каких-либо заметных морфологических изменений мы у этих мышей не обнаружили, если не считать незначительного уменьшения селезенки. В средней группе морфологические изменения несколько больше выражены. Однако, как видно из диаграммы, только у самых молодых мышат, у которых действие специфического корма наложилось на период интенсивного формообразования, наблюдались наибольшие изменения во внутренних органах. Относительный вес печени, селезенки, особенно слепой кишки у мышат, выращенных на мясной пище, значительно меньше, чем у контрольных, выращенных на растительном корме. Вес слепой кишки у «растительных» мышей на 88%, вес селезенки на 60%, печени на 34% больше, чем у «мясных». Относительная длина кишечника у мышат «растительной» группы на 29% больше, чем у мышат «мясной». Естественно, что под влиянием измененных кормовых условий наибольшим изменениям подверглась именно пищеварительная система. Однако кормление мясом вызвало изменение и общего уровня обменных процессов — потребление кислорода было выше у мышей, питавшихся мясом, при одинаковых условиях опыта.

Весь приведенный материал является иллюстрацией высокой пластичности молодых животных, органы и части которых находятся в процессе интенсивного роста и формообразования.

В какой мере возникающие в раннем возрасте морфологи-

ческие изменения сохраняются в дальнейшем, когда данные условия, вызвавшие их, перестают действовать? Для ответа на этот вопрос группу мышей, с момента открытия глаз и до полуторамесячного возраста содержавшихся на мясном рационе, перевели затем на обычный лабораторный рацион, на котором содержались контрольные мышата того же возраста. Учитывая раннюю половозрелость и быстрое окончание роста мышей, 3 месяца можно признать за вполне зрелый возраст, в котором все морфологические структуры и физиологические функции полностью сформированы и никаких существенных изменений в строении больше не происходит. Мы постарались проследить, в какой мере условия кормления в раннем возрасте отразились на особенностях взрослого организма. Несмотря на однородность исходного материала, мыши, выращенные на мясной пище, оказались несколько более тяжелыми — средний вес их 23,5±0,5 г (♂♂ 23—26, ♀♀ 19—25), чем контрольные — средний вес 19,5±0,69 г (♂♂ 15—24, ♀♀ 16—21). Как уже было указано в предыдущих главах, различные воздействия в раннем возрасте вызывают изменения в соотношениях внутренних органов тех систем, которые наиболее сильно реагируют на данный фактор.

Наиболее сильному изменению подверглась селезенка — у мышей, в раннем возрасте питавшихся мясом, она вдвое больше по весу, чем у контрольных,

Вес слепой кишки у контрольных мышей на 35% больше, чем у подопытных. Разница в весе печени и относительной длине кишечника меньше, но сохраняется та же закономерность, что и во время действия фактора. Относительная длина кишечника у мышей, выросших на мясном рационе 490±11, у контрольных 510±11. Средний вес печени у контрольных несколько больше, чем у «мясных».

Несмотря на быстрое восстановление функции кроветворения у подопытных мышей сохранились различия в составе крови. У подопытных мышей содержание гемоглобина в крови в среднем равно 15,5±0,18 г%, эритроцитов — 5,01±0,26 млн. в 1 мм^3. У контрольных, соответственно, 13,7±0,47 г% и 4,36±0,16 млн.

В данном опыте состояние репродуктивной системы не изучалось. Однако определенный интерес представляют данные по размножению. В группе подопытных мышей к концу опыта было на пять самок два выводка — в одном 6 двухнедельных мышат, в другом 6 двадцатидневных мышат. В контрольной группе на 8 самок не было ни одного выводка. Беременных самок обнаружено не было.

В относительном весе надпочечников никаких существенных различий нет (у подопытных в среднем 23,9 мг%, у контрольных 24,6 мг%), что вполне естественно, поскольку вес

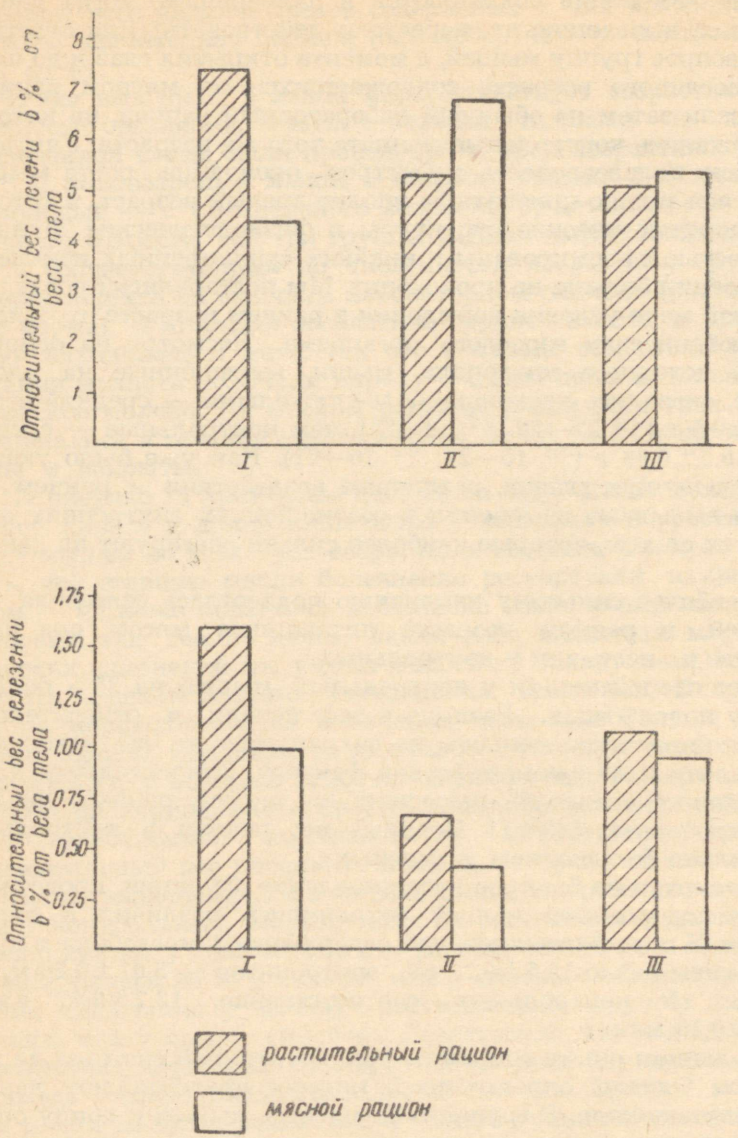
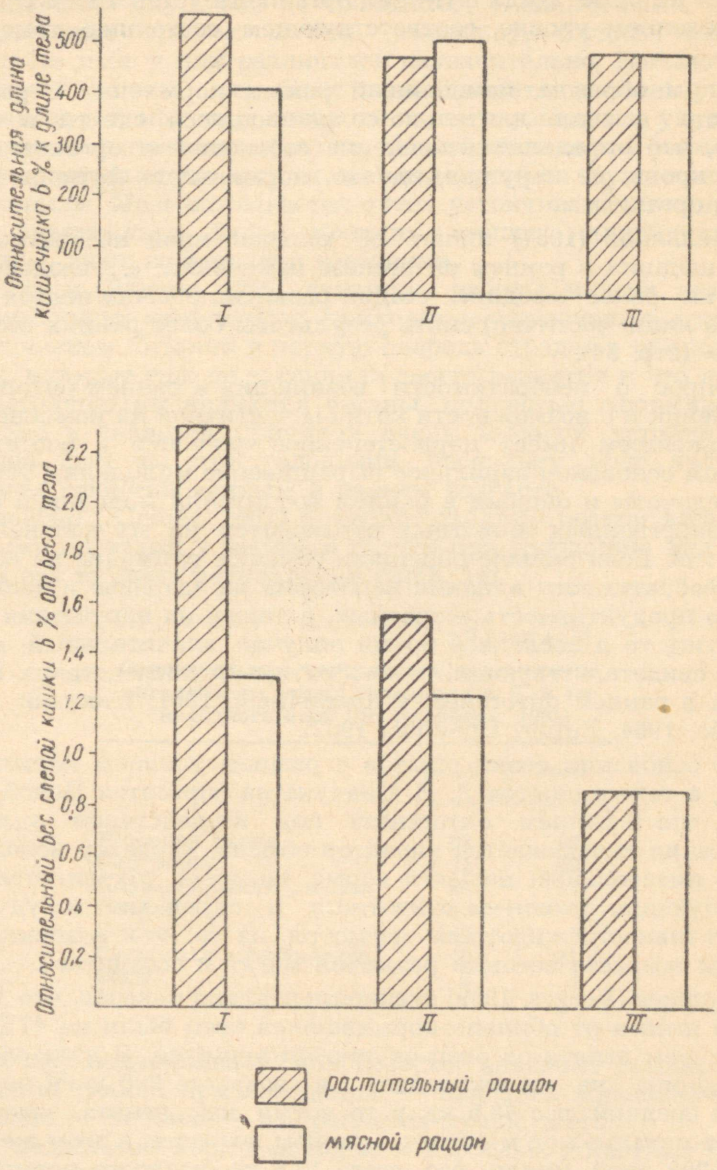


Рис. 26. Изменения веса печени, селезенки, слепой кишки и относительной длины кишечника у мышей разного возраста под влиянием дифференцированного кормления. I — детеныши 15-дневного возраста, II — молодые мыши, с полуторамесячного возраста, III — половозрелые мыши.


Относительная длина кишечника в % к длине тела
500
400
300
200
100
I
II
III
Относительный вес слепой кишки в % от веса тела
2,2
2,0
1,8
1,6
1,4
1,2
1,0
0,8
0,6
0,4
0,2
I
II
III
растительный рацион
мясной рацион

надпочечников отражает лишь момент напряжения, связанный с возникновением адаптационной ситуации и возвращается к норме, когда функции организма устанавливаются на определенном уровне, соответствующем состоянию гомеостазиса.

Таким образом, измененный режим кормления в раннем возрасте вызвал длительно-сохраняющиеся сдвиги в организме, что определяет изменение соотношения органов и состава крови, не нарушая, однако, нормального функционирования организма.

Емельянов (1957) пишет об определенной необратимости происшедших в раннем онтогенезе изменений: «... воздействиями на более поздние стадии развития обычно нельзя (или можно лишь частично) снять результаты более ранних воздействий» (стр. 54).

Вопрос о необратимости возникших в раннем онтогенезе изменений и о возможности хотя бы частичной их компенсации в дальнейшем имеет первостепенное значение в зоотехнии. На этом основано правильное выращивание молодняка, так как все недочеты и ошибки в раннем воспитании молодняка сельскохозяйственных животных отражаются на их дальнейшем развитии. Если раньше обращали большое внимание на изучение необратимости влияния недокорма на здоровье и последующую продуктивность животных, а также на нарушения в их развитии, то в последнее время получен значительный материал, свидетельствующий о необратимых последствиях перекорма в раннем онтогенезе (Пшеничный, 1961; Никитин, 1961; Подоба, 1964; Fuller, Dunahoo, 1962).

На основании своих опытов с разным уровнем кормления телят, а также опытов Д. И. Савчука на поросятах Подоба показал, что в раннем онтогенезе под воздействием условий кормления складывается характер обмена, характер использования питательных веществ корма, который сохраняется и в последующем развитии животного и определяет в будущем продуктивность животных несмотря на то, что возникшие в раннем возрасте весовые различия могут и сгладиться.

Верджес (Verges, 1939) экспериментально показал, что двойневые ягнята от обильно-кормившихся овец были на 47% тяжелее, чем ягнята от овец скудно-питавшихся. В дальнейшем эта разница не сглаживалась: в возрасте 290 дней первые имели средний вес 48,5 кг, в то время как ягнята, имевшие плохое питание под матками в раннем возрасте, в этом же возрасте 290 дней имели вес всего 13,6 кг (которого нормально развивающиеся ягнята достигают в возрасте 12 недель).

Боголюбский (1956), изучавший развитие частей тела и органов в плодный период у одинцовых и четверневых ягнят,

показал, что соотношения внутренних органов у них были различными. У четверневых ягнят, питание которых в утробном периоде было ухудшено по сравнению с одинцовыми, имели уменьшенные органы: печень, селезенку, сердце, желудок и т. п. Но мозг у них различался незначительно. Боголюбский объясняет это тем, что мозг закладывается в очень раннем онтогенезе и к моменту, когда начинает сказываться ухудшенное питание четверневых ягнят, оказывается почти полностью сформированным, почему и не подвергается существенным изменениям. Мозг оказывается очень устойчивым к голоданию и на значительно более поздних этапах индивидуальной жизни — даже во взрослом состоянии.

Палссон (Pàlsson, 1955), суммируя работы многих авторов, исследовавших этот вопрос, приходит к заключению, что при ограниченном питании в первую очередь страдают те органы и ткани, которые еще не закончили своего развития и что наиболее устойчивыми являются органы, полностью сформированные. Это и является причиной очень высокой устойчивости нервной системы при голодании, поскольку мозг является наиболее сформированным в раннем возрасте.

Клейбер (Kleiber, 1961) приводит таблицу потери веса различными органами у кошки и голубя при голодании. Мы приводим эту таблицу неполностью (табл. 14).

Таблица 14

Относительная потеря веса различными органами во время голодания в %-х от исходного веса (по Клейберу, 1961)

	Голубь	Кошка
Жировая ткань	93	97
Селезенка	71	69
Поджелудочная железа	64	17
Печень	52	54
Сердце	45	3
Скелетная мускулатура	42	31
Мозг	2	3

Клейбер подчеркивает биологическое значение разного расходования тканей при голодании — наиболее жизненно-важная ткань — нервная — сохраняется лучше всего.

На недостаток корма молодые и взрослые животные отвечают различно. У последних, как мы видели из приведенной таблицы 14, происходит потеря веса за счет ряда тканей и органов. У молодых животных при голодании рост важнейших органов продолжается, а некоторые ткани (мышечная, жиро-

вая) прекращают рост. В результате возникают животные с измененными пропорциями тела (Huxley, 1932).

При любых нарушениях в питании организма, а также и при действии на него каких-либо физических факторов особенно большим изменениям подвергается пищеварительная система. Эти закономерности в зависимости строения кишечника от типа питания хорошо известны в зоотехнии (Красота, 1954; Торпатс, 1960, и др.). Чирвинский показал это на примере молодняка овец. В опытах с различным уровнем питания ягнят одна группа животных после отъема получала коровье молоко и концентраты вместе с объемистым кормом. Вторая получала только грубые корма — траву, сено, солому. Эти опыты продолжались до полной зрелости животных. У первых ягнят длина кишечника превышала длину тела в 33—38 раз, а у животных, получавших только грубые корма, в 44—51 раз. Изменился и вес желудка: у овец, выращенных на концентрированных кормах, на 1 кг веса приходилось 270 $см^3$ объема желудка, а на грубом корме — в три раза больше, 800—900 $см^3$.

Новик (1951) удалось получить изменение некоторых морфологических признаков у кроликов при воспитании их на холоде. У кроликов, воспитанных при температуре от —3 до —8°, вес печени равен в среднем 77 г, при темепературе от +12 до 16° — всего 48,9 г. Длина кишечника у кроликов, воспитанных на холоде, в 13,7 раза превышала длину тела, а у воспитанных в теплом помещении — в 11,8 раза. По-видимому, здесь имело место увеличение потребления корма на холоде. Сходные данные получены на кроликах Сильяндером (1946) и Зии (Hsieh, 1963) на крысах.

При рассмотрении подобных экспериментальных данных следует учитывать и то обстоятельство, что на холоде интенсивность обмена веществ выше, чем в тепле, а это, как отмечает Шварц (1956, 1958), благоприятствует развитию интерьерных признаков.

Связь морфологического строения кишечника у одного и того же вида с типом питания можно проследить и у диких животных. Обыкновенные полевки приспособлены к питанию в основном зелеными частями растений. По данным Мокеевой, у обыкновенных полевок в Азербайджане, где она вылавливала их на пастбищах, длина кишечника превышала длину тела в 5,4 раза (Величко и Мокеева, 1949). По нашим измерениям, у тех же азербайджанских полевок, но родившихся и выросших в лаборатории, это соотношение равнялось 4,87, что можно легко объяснить разницей в их питании — в лаборатории значительную часть рациона полевок составляли зерновые корма, в то время как в естественных условиях их жизни на пастбищах основная масса корма представлена зелеными частями растений, богатыми клетчаткой.

Такая же закономерность выявляется и при сравнении относительной длины слепой кишки у азербайджанских полевок. По данным тех же авторов, у азербайджанских обыкновенных полевок относительная длина слепой кишки составляет 105—110% к длине тела, в то время как у лабораторной популяции этих же полевок, по нашим данным, — только 80%.

Синантропные виды грызунов характеризуются особенно широкой пищевой приспособленностью. Серые крысы, как известно, могут жить в элеваторах и зернохранилищах, где основную (и, по-видимому, единственную) их пищу составляет зерновой корм, а также на бойнях, где они питаются исключительно мясом.

Также широко приспособлены к разнообразному питанию и мыши.

С другой стороны, мыши и крысы являются видами, рождающими физиологически незрелых детенышей, а именно у таких видов проявляется особенно высокая чувствительность к условиям существования в раннем послеутробном периоде (Свечин, 1961).

*

Внешние условия, с которыми взаимодействует организм с момента его появления на свет, оказывают сильное формообразующее влияние на молодых животных. При этом изменяется не только какая-нибудь одна система или орган, хотя существует значительная избирательность в ответных реакциях разных органов. Коррелятивно изменяются и другие органы. Все эти изменения отражаются на общей конституции животных и приводят в дальнейшем к возникновению разного типа строения.

Изменения морфологические сопровождаются изменениями в развитии различных физиологических процессов. Нередко такие морфологические сдвиги определяют разную скорость развития репродуктивной системы и даже ее разное функционирование в дальнейшем.

Как бы ни изменялись те или иные пропорции животных, все же они возможны только в определенных, свойственных виду пределах. Переход за этот предел обозначает гибель животного. Коррелятивные взаимозависимости разных органов обеспечивают организму сохранение свойственных ему форм, несмотря на изменяющее влияние среды (Huxley, 1932).

Изменения во внутреннем строении возможны только в пределах, позволяющих осуществлять специфические для вида физиологические функции. Все возникающие в онтогенезе морфологические отклонения и изменения направлены, в конечном

счете, на то, чтобы сохранить состояние устойчивых, свойственных виду жизненных процессов.

«Устойчивость организма покоится не на прочности каких-либо структур, а на сложности системы взаимозависимостей (корреляции) и на регуляторном их характере» (Шмальгаузен, 1964, стр. 3).

ГЛАВА VI

РАЗВИТИЕ НЕКОТОРЫХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПТИЦ В РАННЕМ ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ ПОД ВЛИЯНИЕМ НИЗКОЙ И ВЫСОКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ СРЕДЫ

Температура является важнейшим фактором физической среды в процессе эволюции живых организмов.

У теплокровных животных — млекопитающих и птиц — возникли разнообразные приспособления к окружающей температуре и ее колебаниям, позволяющие сохранять постоянство внутренней среды организма.

У взрослых теплокровных животных температура тела поддерживается на постоянном уровне с относительно небольшими колебаниями в норме. Даже в пределах класса в целом колебания температуры у разных видов невелики и у млекопитающих равны, примерно, 36—38°, безотносительно к величине животного. Температура тела землеройки 37,8°, слона 36°, кита 37,6° (Morrison a. Ryser, 1952; Kleiber, 1961). У птиц температура в норме выше, чем у млекопитающих, но также сохраняется на постоянном уровне и между видами нет существенных различий (Шилов, 1964, и др.). Такое постоянство температуры тела обусловлено сходством основных биохимических процессов, обеспечивающих гомеостатическое равновесие теплокровного организма. Постоянство температуры внутренней среды поддерживается образованием тепловой энергии при окислительных процессах. Поэтому обмен веществ представляет собой важнейшую функцию организма. Уровень обменных процессов находится в тесной зависимости от условий окружающей среды, от состояния животного, возраста и других факторов. Установлено, что на уровень основного обмена большое влияние оказывает кора головного мозга. (Ольнянская, 1935, 1950, 1964; Ольнянская и Слоним, 1938, и др.).

Следуя нашей основной задаче, в настоящей главе мы ограничимся рассмотрением реакций лишь новорожденных млекопитающих и только что вылупившихся птенцов на высокие и низкие температуры среды.

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ СРЕДЫ НА НОВОРОЖДЕННЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Перед нами стояла задача проследить способность новорожденных млекопитающих с различной степенью развития физиологических функций реагировать на экстремальные температуры и изучить возникающие при этом морфо-функциональные изменения в организме.

У большинства теплокровных животных потомство появляется на свет с недоразвитой (в различной степени) терморегуляцией, что ставит его в более тесную зависимость от окружающей температуры, чем это наблюдается у взрослых животных.

Химическая терморегуляция проявляется у незрелорождающихся животных в первые дни жизни только при определенных, достаточно высоких, температурах среды. При понижении окружающей температуры у них уменьшается потребление кислорода, сопровождающееся падением температуры тела. Подобно тому, как это наблюдается у млекопитающих, у птенцов химическая терморегуляция возникает вначале тоже только в узком диапазоне температур (Шилов, Николаева, 1963).

Вначале химическая терморегуляция появляется очень ярко, и только постепенно она приобретает характер, свойственный взрослому животному. Первой же ступенью развития терморегуляции является «образование гомойотермии» — в этот период температура тела в норме ниже, чем у взрослых (Слоним, 1952).

Реакция новорожденных животных на окружающую температуру нацело зависит от степени их физиологической зрелости. Чем ниже уровень развития новорожденных, тем они пойкилотермнее при рождении. Изучению становления терморегуляции в процессе постэмбрионального развития у млекопитающих и птиц посвящены многочисленные исследования (Гулик, 1935; Антошкина, 1939; Хатчинсон, 1958; Джелинео, 1959; И. А. Шилов, 1959; Слоним, 1959; Brody, 1943 и др.).

Между двумя крайними группами животных, различающихся по степени развития терморегуляции при рождении, гомойотермными и пойкилотермными (термины даны в 1847 году К. Бергманом, C. Bergmann), существует значительное количество переходных групп. Например, кролики и собаки

при рождении еще не обладают развитыми механизмами терморегуляции и относятся к незрелорождающимся формам, однако между ними имеется существенная разница в реакциях на охлаждение. У щенят в первые дни жизни ректальная температура очень сильно колеблется в зависимости от температуры окружающей среды, что доказывает недостаточное развитие у них терморегуляции (Корниенко, 1960). Но терморегуляторная система и связанная с нею лихорадочная реакция у щенков значительно лучше развита, чем у кроликов, что обусловлено относительно более высоким развитием центральной нервной системы щенят по сравнению с кроликами (Шевелько, 1961).

У котят и крольчат, относящихся к незрелорождающимся животным, мы наблюдали уже на второй день жизни при охлаждении четко выраженную сосудистую реакцию — гиперемию лап и кончика носа.

Аршавский (1963) пишет, что вопреки распространенным представлениям об отсутствии физической терморегуляции у новорожденных животных, она функционирует у них тотчас после рождения и обеспечивается в этот период сосудистыми реакциями оголенных участков кожи.

Различная реакция зрело- и незрелорождающихся животных наиболее ярко проявляется при сильном охлаждении их. На рисунке 27 приведены кривые изменения температуры тела при одинаковом внешнем охлаждении у новорожденных кроликов и морских свинок. Охлаждение производилось в холодильнике, куда животные помещались изолировано в химических стаканчиках, при температуре +2°.

Данные, приведенные в кривых, свидетельствуют о совершенно различном характере теплообмена у новорожденных кроликов и морских свинок.

Опыты проводились в июне месяце, когда температура в виварии была достаточно высокая и этим объясняется высокая температура тела новорожденных морских свинок при помещении их в холодильник. При более низких температурах среды температура тела у морских свинок тоже несколько ниже. По данным Шевелько (1963), у молодых морских свинок температура тела на 1—2° ниже, чем у взрослых. Эта разница в уровне температуры молодых и взрослых животных определяется, главным образом, внешней температурой.

В зимнее время, когда температура воздуха у нас в виварии колебалась от 12 до 16°, температура тела новорожденных морских свинок была на 3—5° ниже, чем взрослых. Следует иметь в виду, что морские свинки гнезда не делают и даже в естественных условиях пользуются норами других животных или трещинами в почве (King, 1956). Поэтому их детеныши имеют бо́льший контакт с окружающей средой, чем многие

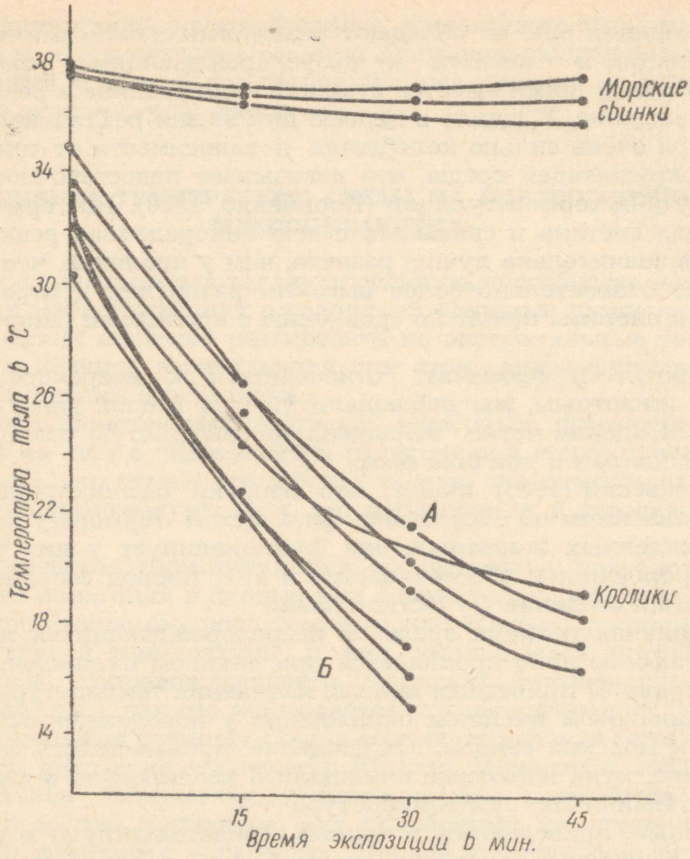


Рис. 27. Изменение температуры тела новорожденных морских свинок и кроликов при одинаковом внешнем охлаждении.

незрелорождающиеся новорожденные животные (кролики, мыши, полевки и др.), защищенные от непосредственного влияния внешних факторов достаточно однородными условиями микроклимата гнезда.

В вышеприведенном опыте новорожденные морские свинки сохраняли температуру тела почти на исходном уровне в течение всего времени экспозиции на холоде. Это объясняется, с одной стороны, развитыми механизмами терморегуляции их при рождении, а с другой — относительно незначительным охлаждением.

В другом опыте новорожденные морские свинки подвергались охлаждению при более низкой температуре —12°, в про-

должение 80 минут. Результаты этого опыта приведены в таблице 15.

Как следует из данных, приведенных в таблице, более суровые условия охлаждения вызывают большее падение температуры тела у новорожденных морских свинок, причем намечается тенденция к повышению устойчивости к охлаждению у более тяжелых особей.

Таблица 15

Температура тела новорожденных морских свинок после охлаждения при —12°

Вес тела, г	Исходная температура тела	Температура тела после охлаждения
50	32,2	замерз
65	33,0	25,0
80	32,2	17,0
82	33,0	27,0
90	32,0	30,0
91	33,5	31,6
106	33,1	30,5

Повторное охлаждение этих же морских свинок и контрольных, неподвергавшихся ранее охлаждению, через 3 дня в аналогичных условиях, показало, что никакого влияния на терморегуляцию предшествующее содержание не оказало: как контрольные, так и подопытные животные оказались одинаково устойчивыми к охлаждению.

Однако следует отметить влияние однократного сильного охлаждения на привес тела (табл. 16).

Таблица 16

Влияние однократного охлаждения новорожденных морских свинок на их дальнейший рост

Охлажденные		Контрольные	
вес новорожденных	вес 3-дневных	вес новорожденных	вес 3-дневных
80	82	66	82
82	86	91	110
90	93	62	70
91	103	74	82
106	127	100	117

Очевидно, что кратковременное однократное охлаждение новорожденных морских свинок оказало тормозящее влияние на их рост. Среди охлажденных животных только наиболее

крупная свинка, вес которой был 106 г, дала в последующие три дня высокий привес, но даже несмотря на это исключение, средний привес по группе охлажденных особей составил 10,9%, в то время как у контрольных 17,8%.

Учитывая общее угнетающее воздействие низкой температуры на рост морских свинок в первые дни жизни, следовало выяснить, оказывает ли такое кратковременное охлаждение стрессорное влияние на организм новорожденных животных. С этой целью был проведен ряд опытов с охлаждением новорожденных детенышей.

Три выводка морских свинок были подвергнуты в первый день жизни действию низкой температуры (—3°) в течение 3-х часов. На третий день животные были убиты декапитацией и вскрыты. Приводим данные по относительному весу надпочечников у охлажденных и контрольных морских свинок отдельно по выводкам (табл. 17).

Таблица 17

Относительный вес надпочечников у охлажденных и контрольных морских свинок

№ выводка	Средний относительный вес надпочечников, мг %	
	контроль	охлажденные
I	38,8	42,0
II	28,8—36,0	38,5
III	28,6—30,4	39,5

Несмотря на неодинаковый относительный вес надпочечников у морских свинок одного возраста, но из разных выводков, все же в каждом отдельном случае у всех охлажденных животных наблюдается некоторая гипертрофия этих желез.

Некоторые реакции на низкую температуру среды выявляются у охлаждаемых морских свинок тотчас же после охлаждения. Так, охлаждение новорожденных морских свинок при температуре — 10° в течение 2—3 часов вызвало у них снижение числа лейкоцитов в крови с 2560 в среднем (2400—2700) до 2200 (2000—2300). В весе надпочечников за время экспозиции животных на холоде никаких изменений не произошло, также не изменилось содержание в них аскорбиновой кислоты, но содержание холестерина в надпочечниках упало на 24%.

На рисунке 28 приведены результаты одного нашего опыта по охлаждению новорожденных и семидневных морских свинок в течение 3-х часов при 0°. Такое охлаждение вызвало, как это следует из рисунка, крутое падение числа эозинофилов

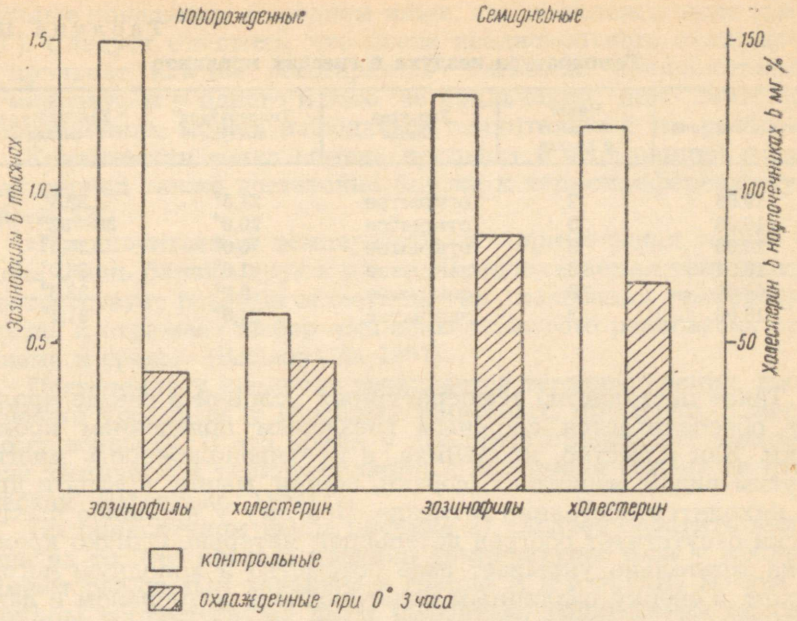


Рис. 28. Изменение содержания эозинофилов в крови и холестерина в надпочечниках у морских свинок разного возраста при охлаждении.

в крови, особенно хорошо заметное у новорожденных животных. В то же время снижение содержания холестерина в надпочечниках, наблюдающееся и у новорожденных морских свинок при охлаждении, лучше выявляется у более взрослых животных.

Все вышеизложенное свидетельствует о достаточно хорошо развитых механизмах адаптации к низким температурам у новорожденных морских свинок.

У крольчат при рождении почти отсутствует способность к поддержанию температуры тела при понижении температуры среды.

Слабое развитие терморегуляции компенсируется постоянством микроклимата гнезда, что наблюдается у животных, детеныши которых рождаются физиологически незрелыми (Пегельман, 1966).

Измеряя температуру в гнездах кроликов в разные месяцы, мы установили незначительные ее колебания, независящие от внешней температуры (табл. 18).

Таблица 18

Температура воздуха в гнездах кроликов

Дата измерения	Число крольчат в гнезде	Характер гнезда	Температура воздуха	Температура гнезда
19.06	7	открытое	21,5°	32,8°
16.06	5	открытое	20,0°	30—32°
14.09	9	открытое	6,0°	35,0°
18.04	8	закрытое	1,0°	32,0°
04.02	6	закрытое	0,2°	33,0°
18.06	3	закрытое	24,6°	31,5°

Такое постоянство температурных условий в гнезде крольчат обеспечивается сложным гнездовым поведением крольчихи. Как известно, крольчиха, в противоположность многим другим видам животных (собаки, кошки, мыши, крысы и др.), не находится постоянно в гнезде. Поэтому у кроликов фактически отсутствует обогрев детенышей матерью. Однако крольчиха тщательно укрывает свое потомство в холодную погоду пухом, а сверху различным подстилочным материалом и даже кормушкой, и, наоборот, оставляет гнездо совершенно раскрытым в жаркую погоду. Поддержание постоянства температуры в гнезде обусловлено хорошо развитыми механизмами терморецепции матери.

Критическая температура для взрослых кроликов находится в пределах от +15° до +20°. При температуре воздуха ниже 15° и выше 25° газообмен кроликов возрастает, а температура 35° оказывается летальной (Томме, 1949).

Об уровне летальной температуры для данного вида можно говорить лишь с определенным приближением. Здесь влияют многие факторы, учесть которые не всегда представляется возможным. Например, в опытах Джексона и Алонса (Jackson, Alonce, 1934) 62% кроликов, температура тела которых снизилась ниже 19°, пали. Из кроликов, охлажденных при тех же условиях, но температура тела которых сохранилась на уровне 25° или выше, пали всего 2,7%.

У крольчат раннего возраста реакции на температуру окружающей среды резко отличаются от реакций взрослых кроликов. Как у новорожденных, так и у десятидневных — то есть в период до прозревания, предпочитаемая температура по определениям в термоградиентприборе находится в пределах 32—34°, что, как мы видели, соответствует температуре гнезда. Периодическое охлаждение крольчат в раннем гнездовом периоде жизни вызывает нарушение этого узкого термопреферендума и такие крольчата дают при повторных определениях предпочитаемой температуры в термоградиентприборе раз-

личные показания, в среднем ниже, чем неохлажденные (около 30°). Следует отметить, что после неоднократного охлаждения у крольчат как бы расширяется диапазон предпочитаемых температур и у одного и того же крольчонка при повторных определениях может набюдаться значительный их разброс.

Критическая точка обмена крольчат в этот ранний гнездовой период также достаточно близка к термопреферендуму — около 32°.

«Предпочитаемая температура и «критическая точка» обмена очень близки друг к другу. Предпочитаемая температура соответствует реакции животных на колебания температуры среды и отражает выбор ими зоны теплового равновесия организма и среды» (Калабухов, 1957).

Постепенно у крольчат развивается терморегуляция, достигающая уровня ее у взрослых животных, примерно, к месячному возрасту. В это время у кроликов происходит уменьшение химической терморегуляции и частичная замена ее физической (Шевелько, 1965).

На приведенном выше рисунке 27 следует обратить внимание на то, что кривые падения температуры тела у крольчат имеют различный характер в группе А и в группе Б. Эти две группы соответствуют двум выводкам, родившимся одновременно. В выводке А крольчата при рождении имели вес от 50 до 78 г, а в выводке Б от 36 до 60 г. В зависимости от веса тела у них и сопротивляемость охлаждению различная. Крольчат выводка Б мы были вынуждены охлаждать только 30 минут, так как состояние их к этому времени стало угрожающим. Температура тела ниже 16° сопровождается у новорожденных крольчат состоянием глубокой гипотермии с потерей признаков жизнедеятельности, хотя у разных особей это состояние наступает при неодинаковой температуре тела. При последующем обогреве крольчат все процессы их жизнедеятельности полностью восстанавливаются. В этом отношении они резко отличаются от взрослых кроликов.

При сильном охлаждении взрослых кроликов у них наблюдается понижение температуры тела до 17—12°, урежение дыхания, вплоть до его полной остановки, пульс становится неровным (Веселкин, 1943).

Известно, что у взрослых кроликов реакция на охлаждение носит фазовый характер: в первой фазе происходит повышение жизненных функций, в частности, обмена веществ; лишь во второй фазе процессы жизнедеятельности угнетаются, что проявляется в снижении газового обмена, падении температуры тела и т. д. (Майстрах, 1964).

У крольчат раннего возраста первая фаза если и имеет место, то она носит весьма кратковременный характер и мы наблюдаем быстрое развитие второй фазы реакции на охлаж-

дение. Если при температуре 23° потребление кислорода новорожденными крольчатами весом 42—46 г равняется 4,47—4,91 мл на 1 г веса в час, то через 60 минут охлаждения их при +1° при той же температуре 23° они потребляют всего 0,71—0,91 мл кислорода на 1 г в час, что соответствует, в среднем, 17,2% исходного уровня их газообмена до охлаждения.

Во второй главе мы уже показали тесную зависимость деятельности сердца от температуры тела, причем наибольшие нарушения — урежение пульса и аритмия — наблюдаются у охлажденных новорожденных крольчат.

Ответная реакция новорожденных животных на ряд угнетающих воздействий внешних факторов (пониженную температуру, снижение содержания кислорода в окружающей среде и др.), выражающаяся в уменьшении потребления кислорода, урежении сокращения сердца и дыхания и снижении температуры тела, была названа Аршавским протрагированным коллапсом (Аршавский и соавт., 1959). По мере развития специфических приспособительных реакций, направленных на поддержание постоянства внутренней среды, способность животного к протрагированному коллапсу постепенно утрачивается.

На 4—6 день жизни у слепых еще крольчат в первые минуты охлаждения проявляется усиление двигательной активности. Крольчата поднимаются на стенку стаканчика, пытаясь из него выбраться, совершают очень сложные роющие движения. Иногда такое поведение наблюдается при охлаждении новорожденных крольчат. Если таких крольчат выпустить в холодильник, они быстро отыскивают друг друга и лежат тесно скучившись. Определяется реакция скучивания исключительно терморецепцией — скучивание уменьшает энергетические затраты организма. Точно также реагируют слепые крольчата на любой, излучающий тепло, предмет.

Известно, что скучивание животных, изменяя теплообмен, уменьшает потребление ими корма, способствует ускоренному росту, поддержанию температуры тела и уменьшению обмена (Слоним, 1952; Стрельников, 1940, 1955; Штефан, 1957; Понугаева, 1960; Vetulani, 1931; Benedict a. Ritzmann, 1931; Kleiber a. Winchester, 1933; Pearson, 1947/.

Повышение мышечной активности на холоде способствует, с другой стороны, большей теплопродукции и поддержанию температуры тела на высоком уровне. Возможноо, что у молодых крольчат интенсивная двигательная активность, проявляющаяся при понижении температуры среды, способствует теплопродукции. Известно, что такое повышение двигательной активности при охлаждении наблюдается у 9—12-дневных крысят, что объясняется необходимостью поддержания высокого уровня теплопродукции на холоде (Гулик, 1935).

Как мы уже отмечали выше, у новорожденных морских

свинок при охлаждении наблюдается гипертрофия надпочечников, свидетельствующая об определенной функциональной зрелости у них при рождении эндокринной системы. Возник вопрос, в какой мере выражены механизмы адаптации у новорожденных кроликов, характеризующихся крайней степенью незрелости функциональных систем вообще.

Вскрытие 75 крольчат до десятидневного возраста, охлаждавшихся и не подвергавшихся охлаждению, показало, что между отдельными выводками имеются настолько большие различия в относительном весе надпочечников, что сравнивать можно только крольчат одного выводка — подопытных и контрольных. В таблице 19 приведены данные по отдельным выводкам, часть особей из которых подвергалась охлаждению ежедневно или через день, начиная с первого дня постнатальной жизни.

Таблица 19

Вес надпочечников у охлажденных и контрольных десятидневных кроликов

Выводок	Средний относительный вес надпочечников, мг %	
	охлажденных	контрольных
1	7,82 (6,5—9,4)	6,0 (6,0—6,0)
2	8,4 (7,7—9,1)	7,7 (7,6—7,7)
3	7,1 (7,0—7,2)	5,8 (5,4—6,1)
4	10,6	7,6 (7,1—8,9)

Несмотря на значительные различия в относительном весе надпочечников у крольчат разных выводков, все же несомненно, что у охлажденных кроликов он выше, чем у контрольных животных того же выводка. Здесь, как мы видим, нет каких-либо различий в реакции надпочечников морских свинок и кроликов в раннем возрасте.

Описанные изменения в весе надпочечников и в содержании в них аскорбиновой кислоты при экспозиции новорожденных крольчат в условиях низких температур наблюдаются не сразу, а спустя несколько дней. Изменения же в крови, свидетельствующие об определенной реактивности новорожденных крольчат, наступают тотчас же после того, как животные были подвергнуты действию низких температур.

В наших опытах изучалась кровь новорожденных крольчат, содержавшихся в течение 30—40 минут при температуре 0°. Как отмечалось выше, в надпочечниках никаких существенных изменений не обнаружилось — вес надпочечников и содержание в них аскорбиновой кислоты и холестерина не отличались от соответствующих показателей контрольных неохлажденных кроликов. Количество лейкоцитов же упало с

2510 в среднем до 1270, то есть уменьшилось почти в два раза. Еще более резкие изменения произошли в количестве эозинофилов — их содержание в крови упало в среднем с 963 до 333.

У крольчат также наблюдается тесная зависимость между весом тела и реакциями организма на охлаждение. На рисунке 27 мы показали, что крольчата разных выводков одного возраста, но различающиеся по весу тела, по-разному способны поддерживать температуру тела при охлаждении. Крупные крольчата переносили временную гипотермию хорошо и в дальнейшем их рост мало отличается от роста неохлажденных крольчат. У мелких крольчат охлаждение вызывает бо́льшие нарушения в организме, а падение температуры тела ниже 15—16°, сопровождающееся оцепением, нередко приводит к снижению веса тела. В таком случае, как мы неоднократно наблюдали в опытах, гибель крольчонка неизбежна.

Задержку в росте крыс при пониженных температурах наблюдали многие исследователи (Kibler a. oth., 1963; Hsieh, 1963; Рогаль, 1958).

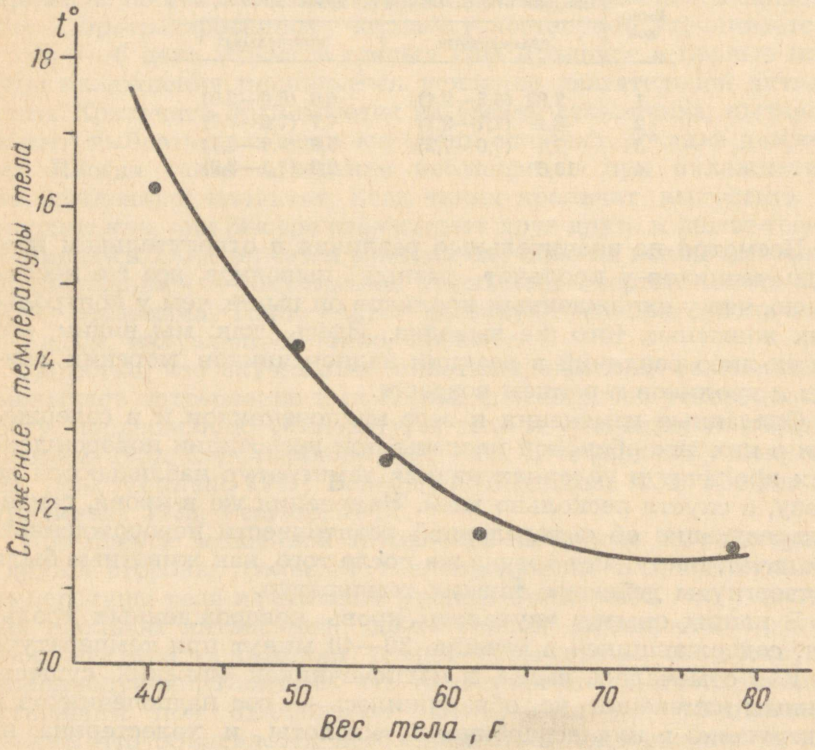


Рис. 29. Зависимость развития терморегуляции от веса тела у крольчат одного возраста.

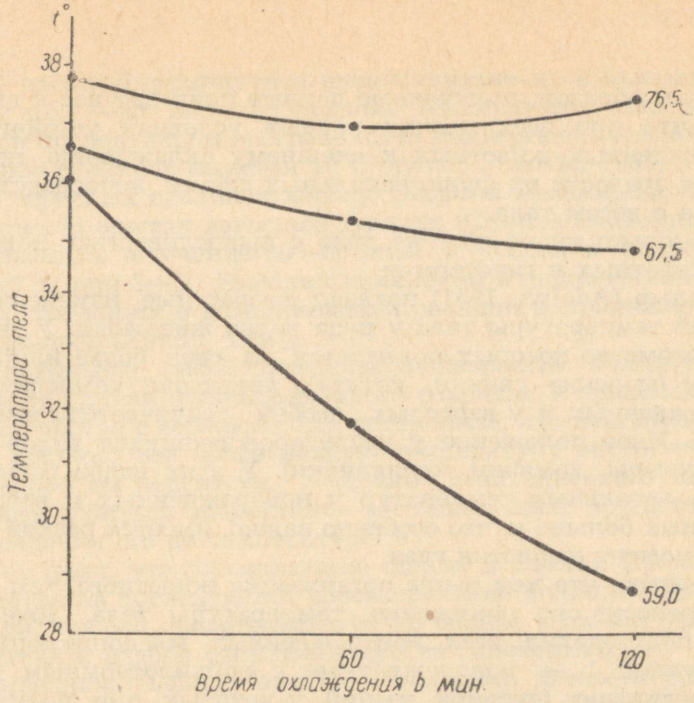


Рис. 30. Зависимость развития терморегуляции от веса тела у 3-дневных морских свинок.

В опытах по длительному содержанию мышей при —3° наблюдается снижение веса тела, несмотря на большее потребление ими корма, по сравнению с мышами, содержащимися при повышенных температурах среды (Barnett, Little, 1965). У молодых мышей устойчивость к холоду находится в прямой зависимости от веса тела (Barnett, Manly, 1956).

Тесную зависимость роста мышей от температурных условий среды наблюдал в своих опытах Калабухов (1938).

На рисунке 29 приведены данные одного нашего опыта с охлаждением новорожденных крольчат разного веса. Животные содержались при температуре +3° в течение 30 минут. Как следует из приведенного графика, существует достаточно тесная зависимость между весом тела и способностью к поддержанию температуры тела при охлаждении.

Соответствующие данные по морским свинкам приведены на рисунке 30. Три трехдневных морских свинки охлаждались в течение 2-х часов. Морская свинка с наибольшим весом тела даже после двухчасового охлаждения имела температуру тела, близкую к исходной. Чем меньше вес тела, тем ниже падает температура при одинаковом внешнем охлаждении.

Таким образом, полученные данные приводят нас к выводу о том, что при всех прочих равных условиях устойчивость новорожденных животных к внешнему охлаждению, независимо от зрелости их функциональных систем, непосредственно связана с весом тела.

Несколько иначе обстоит дело с выносливостью новорожденных животных к гипотермии.

Адольф (Adolph, 1951) показал возрастные изменения летальной температуры тела у ряда видов животных. У тех видов, потомство которых появляется на свет более или менее зрелым (морские свинки, котята), летальная температура у новорожденных и у взрослых особей различается незначительно. Иное положение у незрелорождающихся видов (кролики, крысы, хомячки, крапивники). У этих видов разница в уровне летальных температур у новорожденных и взрослых животных больше и, что особенно важно, имеется резкий перелом в момент открытия глаз.

Известно, что чем выше организация животного, тем труднее переносит оно понижение температуры тела. Джелинео (1959) подразделил всех новорожденных млекопитающих на две группы: 1 — новорожденные с пойкилотермным типом терморегуляции (суслики, мыши), у которых при понижении температуры среды падает потребление кислорода, 2 — новорожденные с гомойотермным типом терморегуляции, у которых понижение температуры среды сопровождается увеличением потребления кислорода вследствие повышения интенсивности окислительных процессов в тканях.

Вместе с тем, такие типично гомойотермные животные, как новорожденные морские свинки, неспособны переносить глубокое охлаждение, когда температура тела падает ниже 15,7°, а молодые крысята, относящиеся к первой группе (по Джелинео), выдерживают такое охлаждение без всяких последствий.

Динамика температуры тела поросят, например, в первую неделю постнатальной жизни хорошо отражает степень их общей жизнеспособности (Айзинбудас и Вагонис, 1962).

В исследованиях на крысах было показано, что сердечная деятельность взрослых животных прекращается при охлаждении их до температуры тела 16—12,5°, причем эта остановка сердечной деятельности приводит к неминуемой гибели. У новорожденных крысят сердечная деятельность прекращается при температуре тела 9—3,5°, при последующем обогреве сердце начинает работать и все функции организма восстанавливаются полностью (Fairfield, 1948).

Наибольшая выносливость новорожденных животных к глубокой и длительной гипотермии была обнаружена у сусликов. Новорожденные суслики до 3-го дня жизни, весом 3—4 г, выдерживали переохлаждение при температуре —3 —8° до

5—11 часов. Двухминутное выдерживание их в охлаждающей смеси при —35° вызвало падение температуры тела до —15°, но при последующем обогреве из 13 подвергавшихся переохлаждению сусликов выжили 10 (Popovic, Popovic, 1963).

У взрослых сусликов хорошо развиты механизмы терморегуляции. В опытах взрослые суслики (Citellus tridecemlineatus) содержались в течение 30—60 дней в условиях температуры 23—27° и при 3—5°. Никаких изменений в надпочечниках, свидетельствующих о возникновении реакции напряжения, не обнаружилось (Zimny, 1959).

Прокопьева (1957) показала зависимость холодоустойчивости от уровня функционального развития в пределах одного вида. Работая с собаками, она установила, что чем меньше возраст щенков, тем более низкую температуру переохлаждения они способны перенести. У одного девятидневного щенка ей удалось добиться временного восстановления функций после охлаждения его до температуры 0°.

Тот факт, что охлаждаемые щенки в опытах Прокопьевой, несмотря на последующее восстановление функций, все же погибали, так же свидетельствует об общем высоком уровне их развития и слабой сопротивляемости гипотермии.

Веселкин (1943) добивался снижения температуры тела взрослых кроликов до 17—12° с остановкой дыхания и последующим восстановлением функций дыхания и кровообращения. Тем не менее все эти кролики погибали в очень короткий срок.

В наших опытах по глубокому охлаждению крольчат они переносили без серьезных последствий охлаждение до 11,8—12,0°. Но после более глубокого охлаждения — до 11,0°, несмотря на временное восстановление дыхания и кровообращения, вскоре наступала их гибель при значительном падении веса тела. Соответственно более высокой организации взрослых кроликов летальная температура тела у них выше и равняется, по Клейберу (Kleiber, 1961), 15,9°.

Так же, как у кроликов, у мышат после глубокого охлаждения восстанавливаются все жизненные функции. Однако детенышам после охлаждения требуется искусственный обогрев, так как для восстановления нормальной жизнедеятельности необходимо поднять температуру тела. Свои возможности для этого у почти пойкилотермных новорожденных животных отсутствуют, а мать не проявляет никаких признаков заботы о холодных, неподвижных детенышах. Лишенные каких-либо источников тепла, они погибнут.

Если молодые животные несомненно лучше переносят падение температуры тела, чем взрослые, то время выживания молодых особей на холоде значительно меньше, чем взрослых. Здесь наблюдается обратная зависимость между весом тела и

скоростью гибели. Наибольшая гибель полевок при охлаждении, в опытах Башениной (1963), была обнаружена в группе зверьков до 12-дневного возраста. Гибель молодых зверьков от охлаждения зависит, в первую очередь, от нарушения энергетического баланса в связи с невозможностью восполнения затрат организма на теплопродукцию.

Особое значение имеет вопрос о том, в какой мере охлаждение животных в раннем возрасте может отражаться на их терморегуляции в дальнейшем.

В наших опытах новорожденные крольчата подвергались регулярному охлаждению при 0° в течение 30 минут ежедневно. У крольчат наблюдалось постепенное становление терморегуляции, что проявлялось в уменьшении падения температуры тела за время охлаждения. На 10-й день жизни подопытные и контрольные (не подвергавшиеся охлаждению) крольчата были помещены в холодильник на 60 минут. У под-

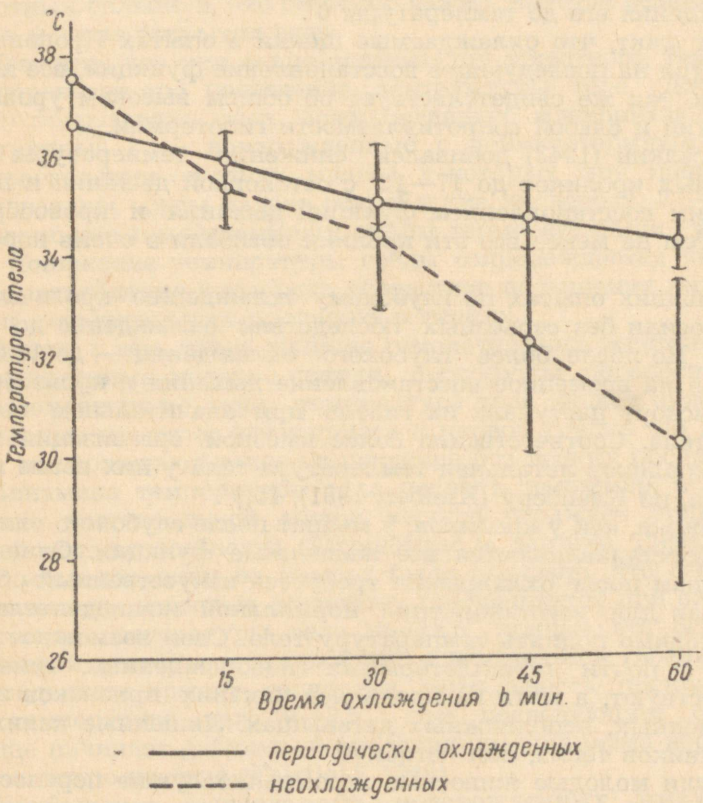


Рис. 31. Устойчивость к охлаждению у адаптированных к низким температурам и контрольных крольчат.

опытных животных температура тела снизилась за время охлаждения с 36,0 до 30,6° в среднем, в то время как у контрольных до 26,2°. Следовательно, воздействие низких температур на организм новорожденных крольчат может оказывать стимулирующее влияние на развитие у них терморегуляции.

В другом аналогичном опыте крольчата были несколько большего веса. Поэтому температура тела у них в начале опыта и при экспозиции на холоде оставалась на более высоком уровне, чем у кроликов в предыдущем опыте. Из данных, представленных на приведенном графике (рис. 31), следует, что у систематически охлаждавшихся крольчат к десятидневному возрасту терморегуляция достигает лучшего развития. Об этом свидетельствует способность подопытных животных поддерживать температуру своего тела на более высоком уровне, чем контрольные крольчата, которые никаким температурным воздействиям не подвергались.

Следует отметить, что у подопытных крольчат в возрасте одного месяца обнаружились следы перенесенного в раннем возрасте охлаждения. Так, у контрольных крольчат в возрасте 30 дней осмотическая резистентность эритроцитов была несколько ниже, чем у охлажденных: у первых максимальная резистентность эритроцитов равнялась 0,40, минимальная 0,46—0,48, у охлажденных кроликов максимальная — 0,32—0,36, минимальная 0,44—0,48.

Сходные данные были получены нами на мышах. Часть мышат из двух выводков подвергалась охлаждению в первые три дня жизни до полной потери признаков жизнедеятельности. В дальнейшем никаких отклонений в их содержании не было. В возрасте 2-х месяцев мыши обоих выводков — охлажденные и контрольные — были помещены в холодильник при 0° на 60 минут. Каждые 15 минут определялась температура тела (табл. 20).

Таблица 20

Температура тела охлажденных и неохлажденных мышей

Группа мышей	Исходная температура	Температура тела после охлаждения через			
		15	30	45	60 минут
Охлажденные	34,4±0,2	34,5±0,25	33,9±0,2	33,2±0,3	33,2±0,3
Контрольные	34,0±0,3	33,9±0,5	32,7±0,6	31,6±0,7	31,2±0,3

Повышенную устойчивость к повторному действию агента, в данном случае охлаждения, можно рассматривать, как общее усиление резистентности организма в результате тренировки. Однако в опытах по стимуляции развития терморегу-

ляции молодых животных необходимо иметь в виду изменения веса тела. Например, в вышеописанном опыте с охлаждением молодых мышат подопытные животные были несколько тяжелее контрольных: вес подопытных в среднем равнялся $18,5 \pm 0,6$ г, контрольных $16,0 \pm 0,4$ г. В данном случае трудно сказать, чему следует приписать их большую устойчивость к охлаждению — возникшей в результате предварительного охлаждения адаптации или повышенному весу тела.

Результаты наших опытов соответствуют полученным в последние годы экспериментальным данным, показывающим стойкие изменения терморегуляции у животных, подвергавшихся определенным температурным воздействиям в раннем возрасте. Это было отмечено у телят (Рогаль, 1955).

Антошкина (1939) установила, что у крысят, выращенных в условиях пониженной температуры среды, физическая терморегуляция развивается скорее.

Калашников (1963) показал, что охлаждение морских свинок при 0° вызвало снижение температуры тела у выращенных на холоде животных на 1,9°, а у выращенных в теплом помещении — на 3,1°.

Таким образом, новорожденные животные, относящиеся как к зрело-, так и к незрелорождающимся видам, отвечают на действие низкой температуры среды ярко выраженными реакциями нейрогуморального аппарата и способны активно приспосабливаться к ней.

Можно считать установленным, что периодическое охлаждение новорожденных животных в пределах, переносимых

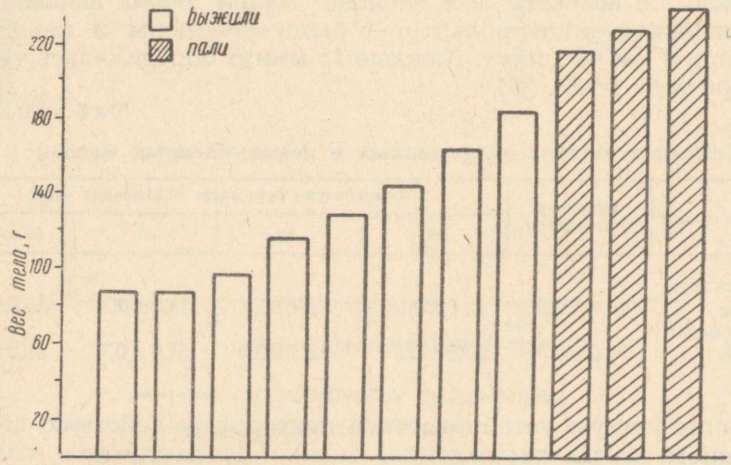


Рис. 32. Значение веса тела морских свинок в устойчивости их к перегреву.

ими без вреда для организма, оказывает стимулирующее влияние на развитие у них терморегуляции.

Высокая температура среды также вызывает различные реакции животных, имеющих неодинаковый вес тела. Хотя здесь, как и следовало ожидать, закономерность обратная.

В опытах с содержанием морских свинок разного возраста, начиная с 6 дней в условиях высокой постоянной температуры (32°), часть свинок погибла (рис. 32). Как следует из материалов этого опыта, от перегрева погибают именно самые крупные особи. Аналогичные данные получены нами и на обыкновенных полевках (табл. 21). Полевки одного возраста, но разного веса были подвергнуты перегреву.

Таблица 21

Вес выживших и павших полевок при воздействии высокой летальной температуры среды (по Полякову и Пегельман 1950)

	Выжили	Пали
1 группа	14,8; 16,5; 16,9; 18,0	18,4; 18,9; 21,2; 23,5
2 группа	20,9; 23,4; 23,6; 25,0; 33,6; 34,0	34,1; 45,6

Веселкин (1945), анализируя основные пути адаптации животных к резким уклонениям от оптимума температуры, отмечает широкое распространение среди всех теплокровных животных «барьерных» структур, подразумевая под этим возникновение морфологических структур и физиологических механизмов адаптации. Это и наблюдается у новорожденных животных при воздействиях экстремальных температур, однако в зависимости от зрелости физиологических функций адаптационные процессы протекают у разных видов неодинаково.

МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ОРГАНАХ НОВОРОЖДЕННЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПОД ВЛИЯНИЕМ НИЗКОЙ И ВЫСОКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ СРЕДЫ

Формообразующая роль внешней температуры была показана в классических опытах Пржибрама (Przibram, 1923, 1931) с выращиванием мышей и крыс при высоких и низких температурах среды. Впоследствии эти опыты были повторены Огл (C. Ogle, 1934). Чем ниже температура среды, при которой выращ[illegible]ваются крысы или мыши, тем короче у них хвосты. Эта зак[illegible]номерность настолько ярко выражена, что позволила

Пржибраму назвать относительную длину хвоста у этих грызунов «хвостовым термометром».

В исследованиях Дэвенпорта и Кэстля (Devanport and Castle, 1895) было установлено, что мыши, содержавшиеся в молодом возрасте при высоких температурах, приобрели ряд приспособительных изменений терморегуляции и шерстного покрова, которые сохранились в дальнейшем.

Хэйл с соавторами (Hale, Mefferd, Vawter, Foerster, Criscuolo, 1959) добились изменений в весе таких органов, как сердце, печень, почки, селезенка, семенники, тимус и надпочечники у взрослых крыс при содержании их в различных температурных условиях (от 3—5° до 34—35°) в течение 24 недель. Графический анализ веса внутренних органов показал, что между весом некоторых органов (тимус, селезенка, печень и семенники) и температурой среды существует почти линейная зависимость, в то время как между весом сердца, почек и надпочечников и температурой среды — нелинейная.

При длительной экспозиции (в течение 16 недель) взрослых белых крыс на холоде при +4 — +6° у них наблюдались тяжелые повреждения — гангрена хвоста и др. Надпочечники были значительно увеличены (59±0,3 мг у опытных, 43±1,5 мг у контрольных), что свидетельствует о том, что такое продолжительное охлаждение вызвало состояние напряжения в организме. Однако никаких изменений в весе других органов обнаружить не удалось (Gilson, 1950).

В других исследованиях продолжительное действие холода вызвало у животных (крысы и козы) изменения в покровных тканях — утолщение мальпигиева слоя и stratum corneum (J. Le Blanc, 1959).

Делль (1953) обнаружила у крольчат, выращенных при пониженных температурах среды, более крупное сердце, чем у выращенных в теплом помещении, что объясняется автором как результат большего потребления корма и повышения интенсивности обмена веществ на холоде.

Периодическое охлаждение куриных яиц, имитирующее естественные условия инкубации (Залетаева, 1958), приводит к тому, что в организме зародыша и вылупившегося цыпленка возникают существенные изменения. Такой важный показатель развития кровеносной системы, как относительный вес сердца, при инкубации в условиях постоянной температуры у 18-дневного зародыша равняется 0,64%, а в условиях переменных температур — 0,82—0,84%. У суточных цыплят эти показатели, соответственно, составляют при постоянной температуре 0,67% и при переменной — от 0,74 до 0,82%.

Воздействие различных внешних факторов на организм во время его роста изменяет соотношение частей вследствие неодинаковой реакции разных органов. Главную роль в избира-

тельности органов к одному и тому же фактору играет степень их развития в момент воздействия фактора (Huxley, 1932).

Представляет интерес вопрос о том, в какой мере отражается температура среды в раннем возрасте на морфогенезе зрело- и незрелорождающихся животных. С целью получения подобного экспериментального материала были поставлены опыты с морскими свинками и кроликами. Ввиду их глубоких физиологических различий при рождении охлаждение этих двух видов производилось по-разному. В силу высокой степени зрелости физиологических функций у морских свинок при рождении, для охлаждения они помещались на более или менее длительное время в холодильник. Опыты проводились в течение 30 дней. «Холодная» группа содержалась в отдельных клетках по одному зверьку, при температуре +5 — +6° (в течение опыта свинки были на несколько дней вынесены на холод при 0°). Вторая, контрольная, группа содержалась при температуре вивария 16—18°. Наконец, одна группа молодых свинок содержалась в термостате при +32°. Кормовые условия для всех вариантов опыта одинаковые — сено, корнеплоды, а в термостате дополнительно ставилась вода для питья. В опытах были использованы морские свинки двух возрастов — старшая, которая в начале опыта была в возрасте 2-х месяцев, и младшая — в возрасте 7 дней.

Через месяц после начала опыта все морские свинки были декапитированы и взяты на исследование.

Некоторые материалы этого опыта приведены в таблицах 22 и 23.

Таблица 22

Влияние температурного режима на внутренние органы морских свинок

Возраст свинок в начале опыта	Условия содержания	Средний вес	Относительный вес сердца, %	Относительный вес печени, %	Отношение длины кишечника к длине тела
2 месяца	+5°	274	0,44±0,05	4,39±0,10	8,5 (8,2—9,1)
2 месяца	+16—+18°	321	0,30±0,05	3,62±0,08	7,7 (7,0—8,2)
7 дней	+5°	234	0,45±0,03	4,80+0,14	7,0 (6,6—7,5)
7 дней	+16—+18°	223	0,34+0,01	4,00±0,15	8,3 (8,0—9,6)
7 дней	+32°	144	0,34±0,05	3,30±0,08	8,3 (8,1—8,6)

Таблица 23

Влияние температуры среды на надпочечники и кровь морских свинок

Возраст свинок в начале опыта	Условия содержания	Относительный вес надпочечников, мг %	Содержание аскорбиновой кислоты	Содержание гемоглобина, г %	Число эритроцитов, млн.
2 месяца	+5°	68,0±1,5	—	—	—
2 месяца	+16—+18°	47,0±2,6	—	—	—
7 дней	+5°	46,8±4,4	89,9±4,5	14,0	5,5
7 дней	+16—+18°	39,0±3,5	72,6±3,3	13,7	4,8
7 дней	+32°	43,3±6,1	44,1±4,7	10,5	3,7

Как следует из таблицы, в реакциях молодых и полувзрослых морских свинок на охлаждение особой разницы нет. В обеих возрастных группах на холоде происходит некоторое увеличение относительного веса сердца, связанное, по-видимому, с повышением обмена на холоде; очень сильно увеличивается вес печени.

Заметные изменения произошли в соотношениях органов, в функциональном состоянии надпочечников и в составе крови у морских свинок, содержавшихся при высокой температуре среды. Избранная нами температура 32° выше критической точки газообмена молодых морских свинок, которая, по нашим определениям, находится в пределах 28—29°. Это привело к угнетению процессов жизнедеятельности подопытных животных, которое проявилось в снижении привесов за время опыта. Так, за месяц опыта морские свинки при температуре +5° имели привес в среднем 112%, в условиях умеренной температуры +16 — 18° привес их в среднем равнялся 100%, а в условиях высокой температуры — всего 30%.

При пониженных температурах у морских свинок наблюдается некоторое увеличение относительного веса надпочечников, лучше выраженное у животных старшей возрастной группы.

Изменения в крови и содержании аскорбиной кислоты в надпочечниках изучались только у младшей группы животных. Наблюдалось повышение содержания гемоглобина и количества эритроцитов в крови морских свинок, подвергнутых воздействию низкой температуры. Содержание аскорбиновой кислоты в надпочечниках животных, выращенных в условиях низких и высоких температур, также различалось. Так, у морских свинок, в условиях холода, отмечалось вдвое большее содержание аскорбиновой кислоты в надпочечниках, чем у животных, помещенных в термостат. Мы рассматриваем резкое уменьшение аскорбиновой кислоты в надпочечниках, подвергнутых действию высокой температуры животных, как свидетельство наличия у них фазы истощения.

Отмеченные изменения в крови и в надпочечниках у морских свинок при высокой температуре среды находятся в полном соответствии с наблюдавшимся нами общим угнетением организма — снижением привеса за время опыта.

Сходство в реакциях на температуру среды, которое обнаружилось у свинок после отъема, в возрасте 7 дней, и у полувзрослых, в возрасте 2-х месяцев, можно рассматривать, как следствие их физиологической зрелости при рождении и отсутствия существенных возрастных морфо-функциональных различий.

С целью уяснения динамики возникновения ответных реакций на охлаждение, в серии опытов морские свинки в возрасте

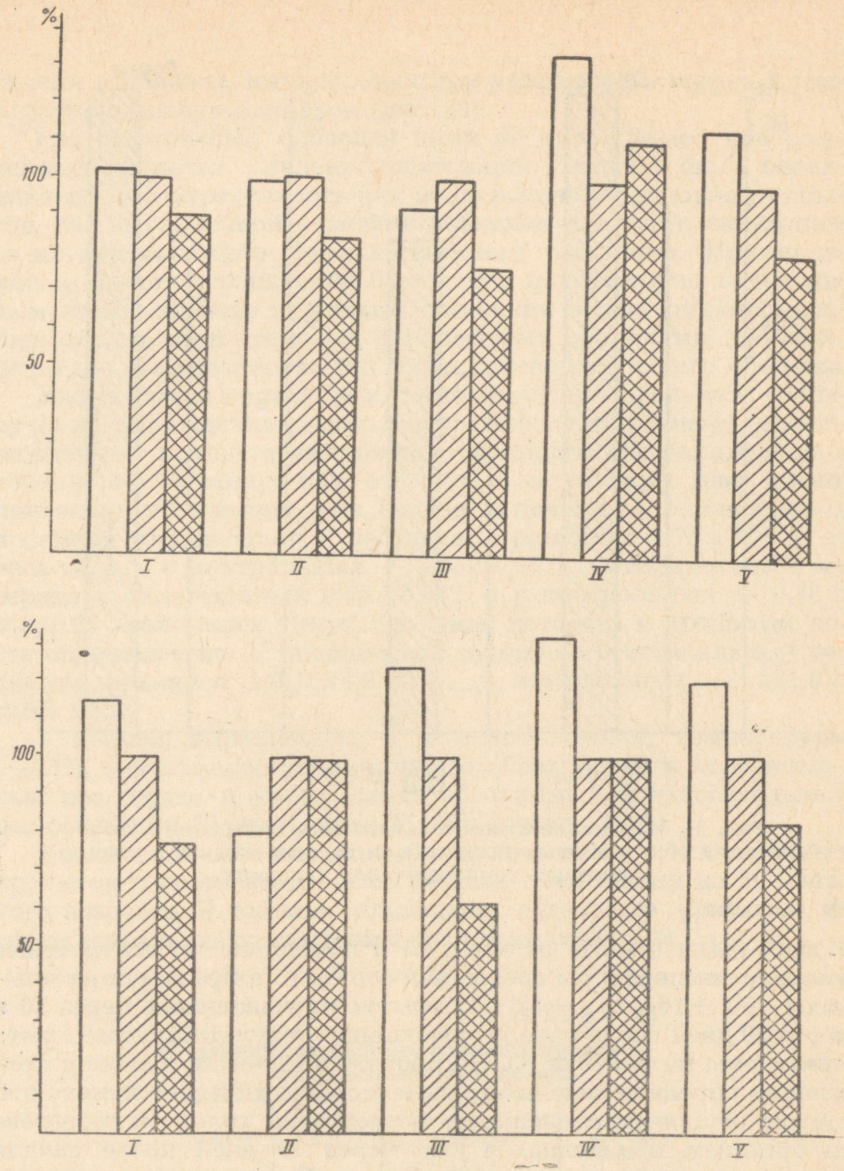


Рис. 33. Морфо-функциональные изменения у морских свинок, обусловленные температурными условиями среды (в % к показателям контрольных свинок, содержавшихся при комнатной температуре): заштрихованные столбики — контроль, незаштрихованные — +5°, двойная штриховка — +32°. I — число эритроцитов, II — содержание гемоглобина, III — содержание аскорбиновой кислоты в надпочечниках, IV — относительный вес сердца, V — относительный вес печени.
Верхняя диаграмма — животные через 10 дней экспозиции, нижняя — через 30 дней экспозиции при различных температурах.

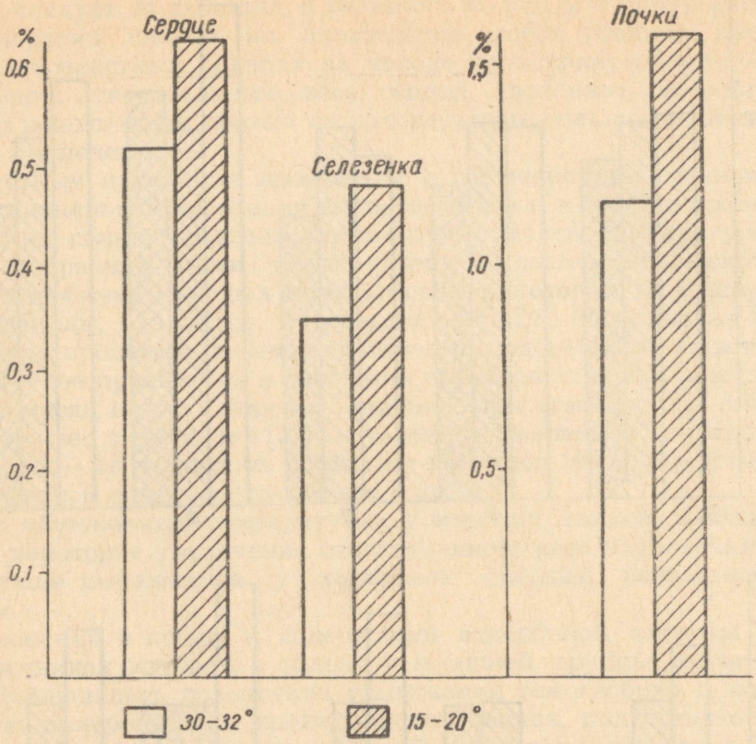


Рис. 34. Изменение относительного веса внутренних органов у общественных полевок при содержании их в контрастных температурных условиях.

7 дней были отняты от матерей и помещены в контрастные условия температуры среды, как это было в предыдущих опытах (+5°, +16—18°, +32°). Вскрытие производилось через 10 и через 30 дней после начала экспозиции. Результаты этого опыта приведены на рисунке 33. На протяжении опыта у свинок произошли определенные возрастные морфологические изменения, однако общая направленность воздействия холода и перегрева на организм, выявившаяся уже через 10 дней после начала опыта, сохранилась и в дальнейшем. Время только усилило возникшие сдвиги.

Влияние температурных условий на морфогенез мы наблюдали и в опытах на общественных полевках (Microtus socialis Pall). Молодые полевки с момента отъема, в возрасте 20 дней, содержались при температуре 15—20 и 30—32°. При умеренной температуре среды относительный вес сердца, селезенки и почек выше, чем при высокой температуре. Относительный вес

печени у полевок, выращенных при умеренной и высокой температурах, почти одинаков (рис. 34).

Ряд опытов был проведен нами по охлаждению новорожденных крольчат. Степень охлаждения крольчат была неодинаковой, что определялось как неодинаковыми условиями опытов, так и различной ответной реакцией крольчат, зависящей от их веса и общего физиологического состояния. Применяемое в опытах охлаждение было хотя и достаточно интенсивным, чтобы вызвать ощутимые изменения морфо-функциональных систем, но в пределах, переносимых кроликами, что обеспечивало выживаемость их после соответствующего обогрева.

Уже в самые первые дни после рождения крольчата реагируют на охлаждение рядом морфологических сдвигов: у новорожденных крольчат ежедневное периодическое охлаждение в течение 30—45 минут при +5° уже к четвертому дню жизни привело к изменению веса сердца и печени. У охлажденных кроликов относительный вес печени равнялся 4,76±0,35% от веса тела, а у контрольных — 3,53±0,09%. Относительный вес сердца у охлажденных 0,55±0,027, а у контрольных — 0,48± ±0,012. Увеличился тимус, значение которого в процессах роста общеизвестно. У подопытных кроликов относительный вес тимуса равнялся 148,0±4,6 мг%, у контрольных — 121,0± ±6,5 мг%.

У мышей, выращенных в условиях низкой температуры (—3°С), значительно увеличивается абсолютный и относительный вес сердца и уменьшается абсолютный и относительный вес селезенки (Barnett, Elsie M. Widdowson, 1965).

Увеличение веса печени наблюдалось нами у охлажденных кроликов разного возраста от первых дней жизни до 30-дневного возраста. В таблице приведены отдельные примеры из серии опытов по охлаждению крольчат (табл. 24)

Таблица 24

Относительный вес печени у кроликов после воздействия холода

Возраст	Вес тела, г	Группа	Относительный вес печени, г
4 дня	84	контроль	3,39
„	61	„	3,20
„	97	„	3,66
„	90	„	3,89
4 дня	90	охлажденный	4,84
„	93	„	4,03
„	86	„	3,72
„	79	„	5,19
„	74	„	6,00

12 дней	158	контроль	4,1
„	153	контроль	4,2
„	143	охлажденный	5,2
30 дней	400	контроль	4,8
„	429	контроль	5,0
„	420	охлажденный	5,3
„	460	охлажденный	5,65

Наши опыты показывают очень ранее проявление формообразовательного воздействия температуры среды на крольчат.

У взрослых кроликов при содержании их длительное время на холоде также наблюдается увеличение относительного веса печени (Сильяндер, 1946).

Известно, какую большую роль в теплопродукции организма играет печень. Поэтому увеличение относительного веса печени, наблюдаемое у животных в условиях низких температур, можно рассматривать как один из элементов адаптации их к холоду. Увеличение веса печени животных, подвергнутых длительному воздействию низких температур, сопровождается повышением в ней метаболических процессов.

При перемещении животного из условий умеренной температуры на холод обмен печени по сравнению с другими органами возрастает в наибольшей степени. Почки, обмен которых в норме очень высок, на холоде сохраняют его почти на таком же уровне. Очень высоким уровнем обмена отличается мозг. При перемещении животного на холод никаких изменений в уровне обмена в мозге не обнаружено (Weiss, 1954; Clark, Chinn, Ellis и др., 1954).

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ СРЕДЫ НА ПТИЦ В РАННЕМ ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Степень развития терморегуляции у птиц при выходе из яйца, связанная с реакцией на внешнюю температуру, является основой деления всех птиц на выводковых и птенцовых (Edwards, 1824). Как и у млекопитающих, у птиц существует множество переходных форм зрелости физиологических функций при вылуплении. У наиболее зрелорождающихся видов млекопитающих и птиц терморегуляционный механизм развивается еще в эмбриональном периоде. (Romanoff, 1941; Давыдов и Кескпайк, 1965). Более того, раннее формирование адаптационных механизмов у животных этой категории обусловливает и хорошо выраженную ответную реакцию эмбриона на внешнее охлаждение. У млекопитающих с их утробным эмбриональным развитием это проследить трудно, но у птиц охлаждение яиц приводит к стимуляции терморегуляции птен-

цов при вылуплении и расширяет диапазон переносимых ими температур (Третьяков и Залетаева, 1956; Хаскин, 1960).

Вопросу развития терморегуляции в онтогенезе птиц посвящено большое число исследований.

Здесь мы несколько остановимся только на реакциях птиц в раннем возрасте в ответ на охлаждение и на значении этих реакций в онтогенезе птиц.

Взрослые птицы обладают высокой сопротивляемостью к холоду и способны противостоять более низким температурам среды, чем млекопитающие. Однако сохранение общей жизнедеятельности на холоде достигается при некоторых перестройках внутренней среды. На холоде, например, репродуктивная функция кур снижается. По данным Кэмпос и соавторов (Campos, Wilcax, Shaffner, 1962), на холоде при —12° снижается вес тела птиц. Перестройка внутренней среды проявляется в изменениях биохимических процессов. Известно, что цыплята способны синтезировать аскорбиновую кислоту в организме (Scrimshaw a. oth., 1949). На холоде эта способность резко снижается (Thornton, 1961, 1962). Поэтому добавление в рацион цыплят, которые содержатся при пониженных температурах, витамина С оказывает на их рост и дальнейшее развитие очень благоприятное действие (Канарик, 1964).

Птенцов, вылупляющихся с недоразвитыми физиологическими функциями, можно с достаточным основанием относить к пойкилотермным животным, если признать качественным отличием гомойотермных животных «комплекс морфофизиологических механизмов регуляции теплообмена» (Шилов, 1962, стр. 493). Для поддержания необходимой для развития птенцов температуры, существует постоянный обогрев птенцов взрослыми птицами. У птиц северных, у которых отсутствие родителей вызывает быстрое остывание тела, особенно хорошо развита способность впадать в состояние гипотермического оцепенения, при котором в организме понижены все обменные процессы. Среди взрослых птиц такая способность известна у некоторых мелких видов. В наших широтах нередко наблюдается временное оцепенение при длительной холодной и дождливой погоде у ласточек. Очень характерна эта способность к оцепенению у колибри, которые в силу своих очень мелких размеров и высокого обмена веществ неспособны переносить длительное отсутствие пищи в ночные часы при сохранении высокого уровня обменных процессов. Способность впадать во временное оцепенение с соответствующим понижением обмена и температуры тела помогает этим птицам наиболее экономно расходовать свои энергетические ресурсы (Storer, 1960). Такой же биологический смысл, по-видимому, имеет и способность птенцов к охлаждению тела (торпидность по английским авторам). В процессах развития животных большое

значение имеет смена температур, их колебания (Стрельников, 1936).

Денисова (1958) на основании проведенного ею исследования предполагает, что колебания температуры тела у пойкилотермных еще птенцов оказывают стимулирующее влияние на процессы их роста.

Изучая возрастные изменения теплообмена в онтогенезе у мелких воробьиных птиц, Шилов установил у них 4 этапа возникновения терморегуляции: 1) ранний гнездовой до установления терморегуляции; 2) поздний гнездовой; 3) выводковый, после слета из гнезда, послегнездовые кочевки с родителями; 4) дефинитивный.

На протяжении первой недели (первый этап) птенцы пойкилотермны и потребление 0_2 зависит у них от температуры среды.

В возрасте 7—8 дней у открытогнездящихся птиц и 10—11 дней у дуплогнездников скачкообразно возникает терморегуляция. Как и у млекопитающих, момент возникновения терморегуляции совпадает по времени с развитием покровов, прозреванием и рядом морфологических изменений в организме. (Шилов, 1959, 1964 и др.). Высокий уровень метаболических процессов у птенцов после установления химической терморегуляции обеспечивается увеличением к этому времени количества сахара в крови. (Шилов, Розанов, Аметевская, 1960).

Скачкообразное установление терморегуляции у птенцов ряда птиц, гнездящихся на островах Баренцова моря, отмечает В. В. Рольник (1964). Рольник пишет, что день установления терморегуляции у разных видов птиц различен — от первого дня у гаги до 13-го у чисто птенцового баклана. Чайки и чистики, являясь полувыводковыми, становятся гомойотермными в различные сроки между этими двумя крайними для изученных видов днями.

У птенцов пеликанов днем температура тела достигает 43,7°, в то время как ночью она снижается до 21,4° (Bartholomew, Dawson, 1954), что связано с изменениями окружающей температуры в течение суток.

Среди сельскохозяйственных птиц, относящихся к выводковым, также имеются определенные различия в сроках развития терморегуляции, хотя все они появляются на свет в той или иной степени гомойотермными.

Наиболее изучены в этом отношении цыплята и утята. Известно, что к моменту вылупления у цыплят уже функционирует терморегуляционный аппарат и они обладают способностью повышать обмен веществ при понижении (кратковременном!) температуры среды. Однако температурный диапазон, в котором только что вылупившиеся цыплята могут регулировать температуру своего тела, является очень небольшим (Дж.

Хатчинсон, 1958). Только по мере развития цыплят и смены пухового покрова на перьевой у них развивается способность к удержанию постоянства температуры тела (Randall, 1943; Moreng and Shaffner, 1951; Marion a. Stadelman, 1957 и др.).

Общепризнанным является несовершенство терморегуляции при вылуплении цыплят. Отсюда вытекает ряд практических выводов об условиях выращивания цыплят в первые дни после вылупления.

Робинсон (1959) подчеркивает, что для успешного выращивания цыплят в первые дни их постэмбриональной жизни требуется достаточно высокая температура — 32—35°. В практике отечественного птицеводства преобладает мнение о необходимости создания цыплятам в первые дни жизни несколько пониженных температур, что способствует их большей жизнеспособности (В. П. Никитин, 1935; Бауман 1952; Третьяков, 1952; Третьяков и Крылов, 1958 и др.).

Время развития «совершенной» терморегуляции по разным авторам неодинаково. По-видимому, это является следствием расхождений в определении понятия «совершенства» терморегуляции. Чаще всего указывается 15—20-дневный возраст, что в общих чертах совпадает со сменой пухового покрова на перьевой (Бауман, 1952, Третьяков и Залетаева, 1960 и др.). По данным Соколовой (1953), трехдневные цыплята сохраняли температуру тела на постоянном уровне в течение четырехчасового пребывания при температуре +15°. С другой стороны, даже у взрослых кур при определенных условиях охлаждения понижается температура тела.

Мы провели серию опытов с цыплятами, подвергавшимися охлаждению и перегреву в первые дни и даже часы после вылупления. В опытах были использованы цыплята породы леггорн. Охлаждение проводилось в холодильнике при температуре +5°, куда цыплята помещались в химических стаканчиках. Температура измерялась через каждые 15 минут с помощью электротермометра.

Сразу после помещения только что вылупившихся цыплят в холодильник у них начинается снижение температуры тела и в течение первых 10—15 минут наступает дрожь, что свидетельствует о некотором развитии у них физической терморегуляции. При дальнейшем же охлаждении температура тела продолжает снижаться и постепенно цыплята впадают в состояние холодового оцепенения, которое наступает у разных цыплят при различной температуре тела. Цыплята первого дня жизни выдерживали такое охлаждение в течение 75 минут, после чего у части цыплят началась агония при температуре тела 16,4°; 16,9°; 16,4°; 16,0. По Моренгу и Шеффнеру, летальная температура цыплят первого дня жизни равна 15,6° (Moreng, Shaffner, 1951). В наших опытах цыплята, достигшие температуры

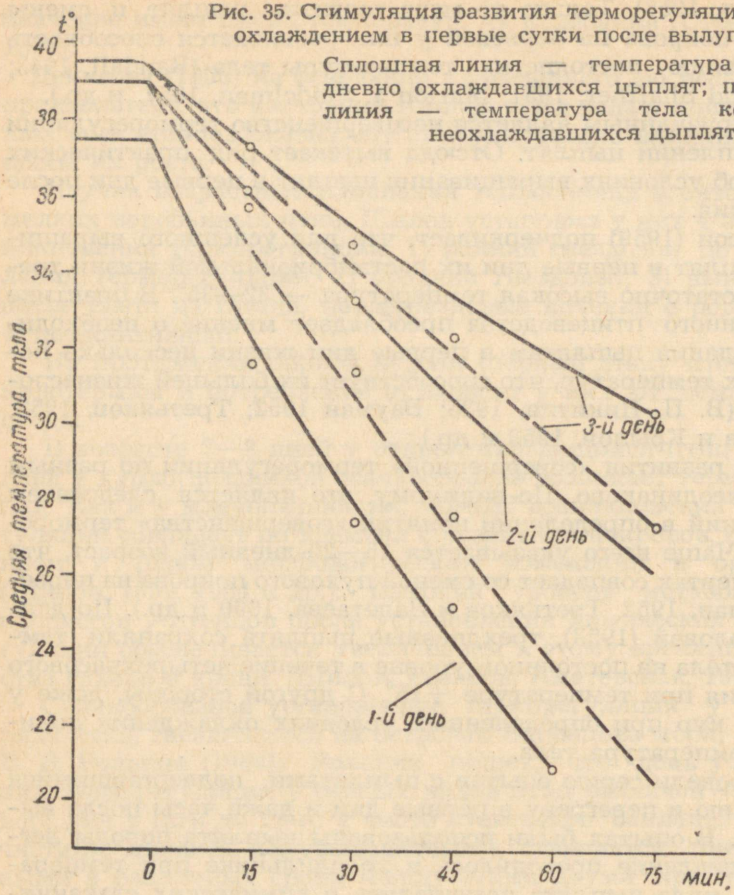


Рис. 35. Стимуляция развития терморегуляции цыплят охлаждением в первые сутки после вылупления.

Сплошная линия — температура тела ежедневно охлаждавшихся цыплят; прерывистая линия — температура тела контрольных неохлаждавшихся цыплят.

16—17°, при последующем обогреве выжили за исключением одного.

Встал вопрос о том, в какой мере такое охлаждение цыплят в первый день жизни отразится на развитии их терморегуляции, поскольку из опытов на млекопитающих известно, что периодическое охлаждение молодняка способствует ускорению развития у них терморегуляции (Антошкина, 1939; Слоним, 1959; Джелинео, 1959; Brody, 1943 и др.).

С этой целью опыт был повторен на второй и третий день жизни цыплят в таких же условиях охлаждения. В опытах участвовали цыплята, охлажденные в первый день, и контрольные, ранее не подвергавшиеся охлаждению. Результаты этого опыта приведены на рисунке 35 (Пегельман, 1963).

Несмотря на то, что на третий день жизни у цыплят наблюдается уже довольно хорошо развитая терморегуляция, подопытные цыплята, охлажденные с первого дня жизни, оказались лучше адаптированными к низкой температуре, чем контрольные. Это проявилось в меньшем падении температуры тела при одинаковом охлаждении и скорейшем ее восстановлении. У адаптированных цыплят холодовая дрожь наступала позже, чем у контрольных. Применительно к млекопитающим Харт (Hart, 1960), а также Дэвис и другие (Davis a. oth., 1960) нашли, что уменьшение значения дрожи для теплопродукции является одним из признаков адаптации к холоду.

В одной из серии опытов помесные цыплята леггорн х нью-гемпшир через два часа после того, как они были вынуты из инкубатора, подверглись часовому охлаждению при температуре +5°. На следующий день цыплята были охлаждены повторно. На третий день эти подопытные цыплята, а также контрольные, которые с момента выхода из яиц содержались при постоянной температуре +30°, были подвергнуты охлаждению при температуре +8° в течение двух часов. Данные, приведенные в таблице 25, свидетельствуют о лучшем развитии терморегуляции у охлажденных цыплят.

Таблица 25

Температура тела цыплят при охлаждении в зависимости от условий предварительного содержания, С°

Условия содержания	Число цыплят	Исходная температура	Температура после охлаждения	Снижение температуры в градусах в среднем
при +30°	11	37,8	31,4	6,4
при 28—30° с периодическим охлаждением	13	36,5	35,6	0,9

Как мы отмечали выше, способность адаптироваться к температуре среды возникает у цыплят еще в эмбриональном периоде (Хаскин, 1960). Поэтому при вылуплении цыплята способны отвечать на охлаждение быстрым развитием терморегуляции. В опыте 30 помесных цыплят (австралорп х леггорн) были подвергнуты охлаждению при +5° в течение 60 минут через 2—3 часа после вылупления. Затем они были обогреты под лампами и возвращены в птичник. На следующее утро эти подопытные цыплята и контрольные, вылупившиеся одновременно с подопытными, были помещены в холодильник на 60 минут. На кривых (рис. 36) приведены данные измерений

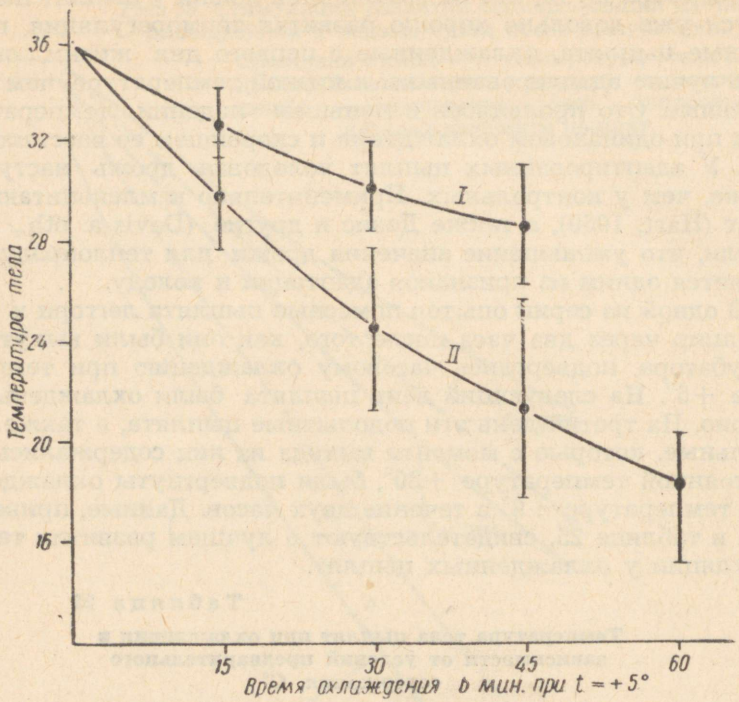


Рис. 36. Стимуляция развития терморегуляции цыплят однократным охлаждением. Верхняя кривая — температура тела однократно охлажденных цыплят, нижняя — контрольных цыплят.

температуры тела через каждые 15 минут (в среднем по 10 цыплятам). Как следует из приведенного рисунка, однократное охлаждение только что вылупившихся цыплят оказывает стимулирующее влияние на развитие терморегуляции.

Для изучения механизмов адаптации к низкой температуре в раннем постнатальном онтогенезе часть охлаждавшихся цыплят была вскрыта в трехдневном возрасте (табл. 26).

Таблица 26

Влияние периодического охлаждения цыплят на вес сердца, тимуса и содержание гемоглобина

Группы	Число цыплят	Вес тела, г	Вес тимуса, мг	Вес сердца, мг	Гемоглобин, г %
Охлажденные	7	34,5±0,97	114±5	320±20	9,8±0,2
Контрольные	11	32,8±0,81	67±5	270±17	8,3±0,2

Наибольшие изменения претерпел вес тимуса, как это следует из таблицы. Средний вес его у охлажденных вдвое превышает вес у контрольных. В весе надпочечников заметных изменений не наблюдалось, но содержание в них аскорбиновой кислоты у охлаждавшихся цыплят было несколько выше (120,6±7,7 мг%), чем у контрольных (114,9±6,2 мг%).

Подвергая цыплят первых дней жизни различным воздействиям внешних факторов, в том числе и температурным, мы пришли к выводу, что вес надпочечников изменяется у них не сразу, а с некоторым запозданием, в то время как в весе тимуса происходят очень быстрые изменения. Например, при содержании цыплят с момента выхода из яиц в условиях высокой температуры (+38°) наблюдалось резкое угнетение их жизнедеятельности: снижалось потребление корма, соответственно тормозился их прирост, отмечалось падение двигательной активности. В возрасте 3-х дней у этих цыплят вес тимуса был вдвое меньше, чем у контрольных, однако в надпочечниках никаких заметных изменений не обнаружилось. На пятый день у цыплят в условиях высокой температуры наблюдалась явная гипертрофия надпочечников и повышение содержания в них аскорбиновой кислоты. В возрасте полутора месяцев у цыплят, выращенных в условиях высокой температуры, вес тимуса составлял 0,08%, надпочечников 29,4 мг% от веса тела, в то время, как у контрольных цыплят, соответственно, 0,28% и 21,4 мг% (Пегельман, 1965).

В опытах Чанслера и Глика (Chanceller, Glick, 1960) с охлаждением и перегреванием цыплят было обнаружено отсутствие изменений веса надпочечников и лимфатических органов сразу после кратковременной экспозиции на холоде, в то же время количество лейкоцитов в крови увеличилось. Увеличение надпочечников наблюдалось у цыплят только после длительного воздействия холода.

У цыплят, как зреловылупляющихся птиц, уже в первый день жизни химическая терморегуляция достаточно хорошо выражена. У всех изученных нами цыплят при понижении температуры среды наблюдалось повышение потребления кислорода. Однако в уровне газообмена при одной и той же температуре обнаруживаются значительные колебания. Более того, нам не удалось установить у только что вылупившихся цыплят критической точки обмена, то есть той температуры, при которой уровень обмена является наименьшим — у разных цыплят это наблюдалось при различных внешних температурах.

На десятый день кривые газообмена у цыплят принимают вполне закономерный характер с двумя переломными точками — одна из них соответствует минимальному обмену и лежит в пределах 30—34°, а вторая соответствует максималь-

ному обмену и находится, примерно, на уровне 15—16° (рис. 37). Дальнейшее понижение температуры среды, сопровождающееся нарушением гомойотермии, вызывает резкое снижение потребления кислорода и падение температуры тела. Такие кривые газообмена с двумя переломными точками характерны для многих мелких птиц (Хатчинсон, 1958).

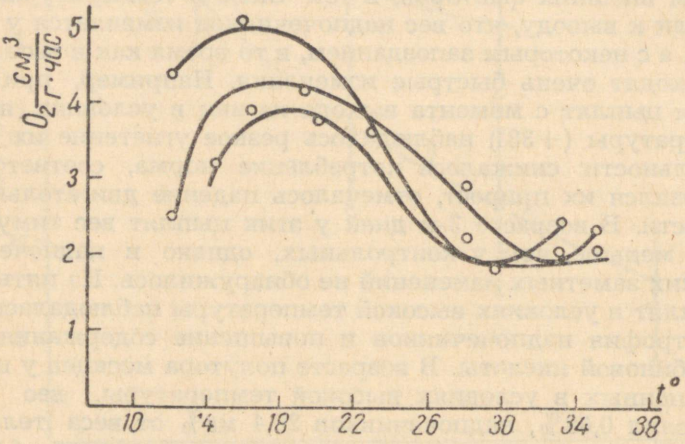


Рис. 37. Уровень газообмена десятидневных цыплят при различных температурах среды.

Не у всех изученных нами цыплят обнаруживался подъем потребления кислорода после достижения критической точки. Часть цыплят погибала от перегрева при дальнейшем возрастании температуры среды, причем потребление кислорода оставалось на постоянном уровне критической точки.

По исследованиям Хаскина (1958, 1960), в первый день после инкубации у утят химическая терморегуляция выражена очень хорошо. Верхняя критическая точка лежиг в пределах 40°, а нижняя — 5°. Такой широкий температурный диапазон, в пределах которого только что вылупившиеся утята могут осуществлять химическую терморегуляцию, является без сомнения результатом водного образа жизни, при котором им необходимо с первого дня поддерживать температуру тела в условиях охлаждения в воде.

Несмотря на то, что развитие терморегуляции в норме происходит в первые же дни постнатальной жизни, а поэтому стимулирующее влияние периодического охлаждения на возникновение способности к терморегуляции должно было бы сгла-

живаться, все же и у более взрослых цыплят мы обнаруживаем некоторые следы раннего влияния пониженных температур.

При охлаждении 20-дневных цыплят с исходной температурой 39,0±0,15° через два часа экспозиции на холоде средняя температура охлажденных в раннем возрасте цыплят равнялась 38,1±0,18°, а контрольных — 37,5±0,09°.

У трехнедельных цыплят можно также значительно снизить температуру тела, однако для этого требуются более интенсивные холодовые воздействия. Нам удалось добиться падения температуры тела 20-дневного цыпленка с 42,0° до 33,0° путем выдерживания его в тесной камере, поставленной на лед, в течение 2-х часов. Снижение температуры тела у этого подопытного цыпленка сопровождалось уменьшением потребления кислорода. До опыта при температуре воздуха 24° он потреблял 2,2 мл кислорода на 1 г веса тела в час, а через два часа после пребывания в камере, когда температура его тела упала до 33,0°. потребление кислорода снизилось до 0,9 мл, то есть составляло лишь 41% от исходного уровня газообмена.

На ответную реакцию организма в отношении различных внешних факторов в значительной степени влияют сопутствующие факторы среды, которые действуют на организм либо одновременно, либо оказывали на него действие в предшествовавший период. В экспериментальных условиях эти сопутствующие условия, факторы, создающие определенный фон для данного опыта, по возможности устраняют, либо уравнивают для всех изучаемых в данном опыте групп животных. В естественных условиях на организм одновременно или последовательно влияют многие факторы. Поэтому и реакции организма на окружающую среду могут быть в природе значительно разнообразнее.

В серии опытов мы поставили задачей проследить влияние некоторых сопутствующих (или обусловливающих, по Селье) факторов, на реактивность цыплят при их охлаждении. Опыты проводились на пятидневных цыплятах породы леггорн. Все подопытные цыплята были разделены на 3 группы — в 1-й группе цыплята подвергались систематическому охлаждению при температуре +5° — на протяжении первой недели опыта ежедневно по 60 минут, на протяжении второй недели 120 минут; во второй группе цыплятам ежедневно вводилась аскорбиновая кислота в количестве 50 мг на цыпленка в сутки, а в последние два дня опыта по 100 мг. Цыплята третьей группы никаким дополнительным воздействиям не подвергались и служили контролем к первым двум.

В нашей лаборатории Канариком (1964) было показано, что введение аскорбиновой кислоты цыплятам, подвергавшимся систематическому охлаждению, предотвращало возникновение

реакции напряжения со стороны надпочечников и щитовидной железы. Применительно к млекопитающим известно, что аскорбиновая кислота, введенная крысам при охлаждении, снимала реакцию напряжения (Bacchus, Toompas, 1951).

Перед нами стояла задача, выяснить, как предварительное введение аскорбиновой кислоты отразится на устойчивости цыплят к последующему охлаждению.

В возрасте 20 дней все цыплята данной серии были охлаждены при +5° в течение 1,5 часов с регистрацией температуры

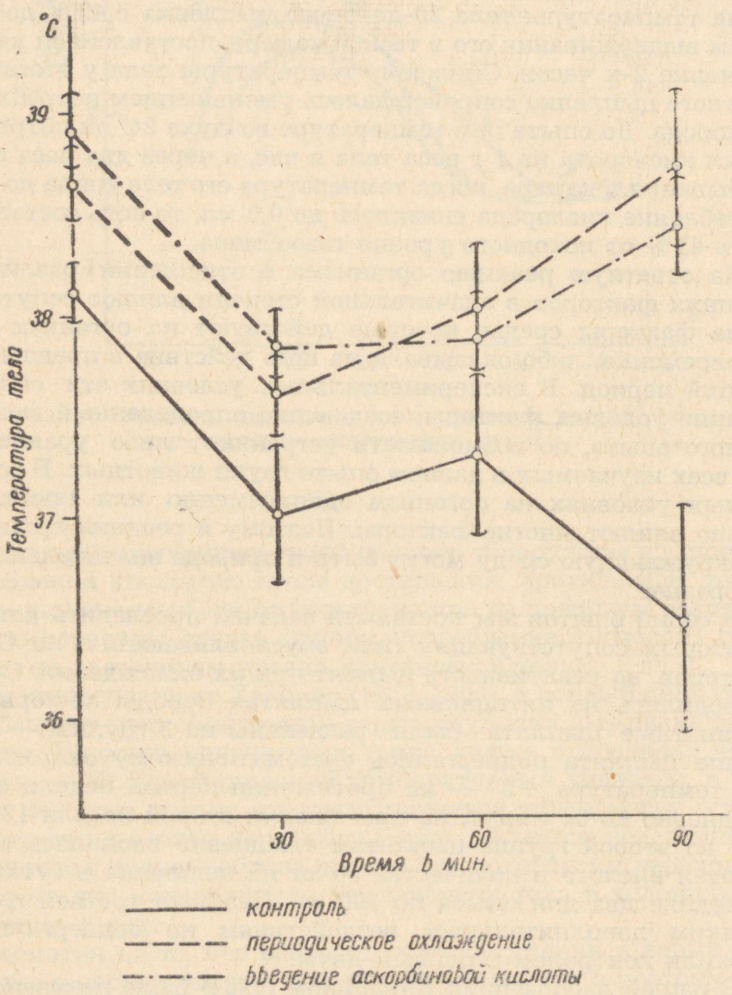


Рис. 38. Зависимость температуры тела охлажденных цыплят от условий их предварительного содержания.

тела через каждые 30 минут. После опыта цыплята были взвешены и затем декапитированы. На рисунке 38 приведены кривые изменения средней температуры тела у подопытных и контрольных цыплят. Температурные кривые цыплят, подвергнутых систематическому охлаждению, и цыплят, которым вводилась аскорбиновая кислота, очень близки. У обеих групп наблюдалось восстановление исходной температуры тела к концу экспозиции их на холоде. В контрольной группе температура тела цыплят продолжала снижаться. Потеря в весе тела за время опыта была различной: контрольные цыплята потеряли за время охлаждения в среднем 4,5% от исходного веса, систематически охлаждавшиеся — 3,7%, а цыплята, которым вводилась аскорбиновая кислота, 4,1%. Следовательно, адаптация цыплят к пониженным температурам позволяет поддерживать им температуру тела при внешнем охлаждении с меньшими затратами энергии. Дополнительное введение аскорбиновой кислоты также способствовало повышению сопротивляемости цыплят охлаждению.

При вскрытии было установлено, что в весе надпочечников никаких существенных изменений не произошло. Существовавшие различия находились в пределах статистической ошибки и поэтому нами здесь эти данные не приводятся. В то же время содержание аскорбиновой кислоты в надпочечниках заметно различалось (табл. 27).

Таблица 27

Содержание аскорбиновой кислоты в надпочечниках и сахара в крови у цыплят при охлаждении

Группа опыта	Содержание аскорбиновой кислоты в надпочечниках, мг %	Содержание сахара в крови, мг %
Контрольные	149,0±11,0	162,0±0,50
Предварительно охлажденные	168,4±3,1	156,4±0,68
Вводилась аскорбиновая кислота	206,8±4,0	152,6±3,4

Известно, что цыплята способны синтезировать аскорбиновую кислоту в организме и не испытывают необходимости в ее введении извне. Однако при низких температурах среды потребность их в аскорбиновой кислоте не может быть обеспечена за счет синтеза ее в организме. Следует обратить внимание на

то, что не только снабжение аскорбиновой кислотой организма в момент охлаждения предотвращает гипотермию и возникновение реакции напряжения, но и предварительное ее введение оказывает защитное действие при последующем охлаждении. Это обстоятельство заставляет предполагать возможность определенного накопления аскорбиновой кислоты в организме цыплят.

В свете такого предположения можно рассматривать и результаты описанного опыта. Адаптация к низкой температуре позволила цыплятам, систематически охлажденным, сохранить относительно постоянную температуру тела при более высоком, чем у контрольных, уровне содержания аскорбиновой кислоты в организме. У цыплят, которым предварительно вводилась аскорбиновая кислота, содержание ее в надпочечниках после охлаждения оказалось, как и следовало предполагать, наивысшим. У цыплят контрольной группы наблюдается незначительное снижение аскорбиновой кислоты за время опыта — с 152,4 мг% до 149,0 мг%, чем практически можно пренебречь.

Определенный интерес представляют реакции цыплят раннего возраста на высокие температуры среды. Из литературных источников известно, что маленькие цыплята более устойчивы к перегреву, чем взрослые куры, что объясняется их незначительными размерами. Также установлены существенные породные различия в устойчивости к перегреву (Хатчинсон, 1958; Wilson, 1948; Fox, 1951; Wilson and Plaister, 1951 и др.).

Приспособлением к условиям высоких температур является рефлекторное учащение дыхания, характерное для птиц и многих млекопитающих. Такая приспособительная реакция — полипноэ — возникает у цыплят в первые дни жизни. По Рендалю (Randall, 1943), цыплята в первые часы после выхода из яиц уже могут быть способны к тепловой одышке, однако она у них еще не имеет защитного значения.

Мы помещали цыплят в первые часы после выхода из яиц в теплую камеру с температурой 43—45°. Сначала цыплята воспринимают пребывание при повышенной температуре как благоприятный фактор: они ложаться, расправляют крылышки и дремлют. Постепенно, однако, тепло начинает накапливаться в организме вследствие затруднения теплоотдачи при высокой окружающей температуре, цыплята начинают проявлять беспокойство и пытаются уйти из неблагоприятной зоны. Температура тела возрастает и цыпленок непрерывно кричит, мечется по клетке. У цыплят первого дня жизни, впервые встречающихся с высокими температурами, нам не приходилось наблюдать четко выраженной реакции на перегрев в виде тепловой одышки. Тепловая одышка наступает у цыплят не

сразу, а спустя некоторое время после пребывания цыпленка в условиях перегрева, когда температура тела достигает достаточно высокого уровня, неодинакового у разных особей. Тяжелое состояние цыплят при перегреве усугубляется тем, что они находятся в непрерывном движении, повышающем их теплопродукцию.

В определенный момент крик заменяется учащением дыхания и поведение птицы тотчас резко меняется. Цыпленок стоит неподвижно, расправив крылышки, несколько вытянув шею (рис. 39). Такая поза, так же как и учащенное дыхание, способствует большей теплоотдаче. Хорошо выражена поза полипноэ у взрослых кур при сильном перегреве (Хатчинсон, 1958).

Полипноэ у разных птиц начинается при определенной, специфичной для вида, температуре тела. У утки при 41,6°, индейки — 41,0°, голубя 42—43° и т. д. (King a. Farner, 1961)

Нам кажется, что усиленный крик цыпленка в условиях высокой температуры стимулирует наступление полипноэ. Вызывается же полипноэ, как отмечает Слоним (1952), прежде

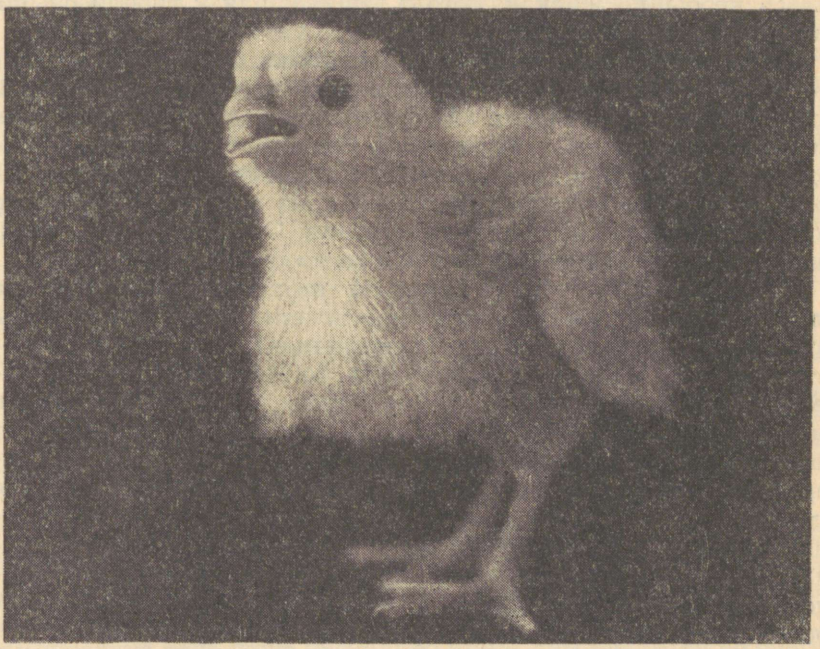


Рис. 39. Типичная поза полипноэ у цыпленка (фото А. Тоома).

всего ограничением теплоотдачи и накоплением тепла в организме.

У наших подопытных цыплят полипноэ наступало в первый день после выхода из яиц при температуре 43° в срок до 20 минут экспозиции их в теплой камере, при температуре тела 38—39°. По всей вероятности, здесь могут иметь место значительные индивидуальные отклонения.

Несомненно одно — у цыплят уже в первый день постэмбриональной жизни полипноэ наступает как защитная реакция организма от перегрева. Это же отмечает у однодневных утят Хаскин (1960).

Приспособительная роль учащенного дыхания при перегреве у цыплят в первый день является следствием высокой степени зрелости их терморегуляционного аппарата. У птенцов воробьиных птиц, вылупляющихся незрелыми, при высокой температуре среды регуляция влагоотдачи путем учащения дыхания наблюдается лишь во второй половине гнездового периода, незадолго до вылета (Шилов, 1964).

Вопрос об устойчивости цыплят к перегреванию в нашей климатической зоне большого практического значения не имеет, хотя в более южных районах этот фактор играет немаловажную роль. В США в конце августа 1948 года установилась необычно жаркая погода, приведшая к гибели свыше 1 миллиона кур (Fox, 1951).

При длительном нахождении цыпленка в условиях критической или близкой к ней температуры происходит тепловой шок и цыпленок погибает. Содержание цыплят при стабильно высоких, переносимых организмом температурах среды приводит к подавлению активности щитовидной железы, что сопряжено с понижением их общего обмена и отставанием роста (Joiner a. Huston, 1957. Adams, Andrews, Gardiner a. oth., 1962; Huston a. Carmon, 1962).

В опытах по изучению действия высоких температур на цыплят первых дней постнатальной жизни были использованы двухдневные леггорны. Перед помещением в камеру с температурой +43° у цыплят измерялась температура тела. В камере определялось время наступления тепловой одышки и температура тела, при которой она начиналась. Через 10 минут после пребывания в камере у цыплят опять измерялась температура тела, после чего их возвращали в лабораторию, где температура воздуха была 20°. Отмечалось время прекращения полипноэ и температура тела, при которой оно происходило. Такое кратковременное перегревание проводилось ежедневно в течение трех дней. С целью выяснения возможных последствий такого периодического перегревания цыплят опыт был повторен через три дня. Данные этого опыта приведены в таблице 28.

Таблица 28

Полипноэ у цыплят первых дней жизни при перегреве (+43°)
(по Пегельман, 1965)

Группа	Число цыплят	Возраст в днях	День опыта	Средняя температура		
				в начале одышки	через 10 мин.	в конце одышки
Опытная	20	2	1	38,2±0,12	42,0±0,13	40,1±0,12
Опытная	20	5	3	37,9±0,12	40,9±0,07	39,4±0,07
Контрольная	10	5	3	38,4±0,02	41,3±0,09	39,5±0,12

Из приведенных в таблице материалов явствует, что прекращение полипноэ происходит при более высоких температурах тела, чем его начало.

Ежедневное кратковременное перегревание цыплят вызвало адаптационные сдвиги в терморегуляции. У адаптированных к высокой температуре цыплят полипноэ начинается при более низкой температуре тела, чем у неадаптированных. Включение механизма полипноэ у таких адаптированных цыплят происходит сразу, без какого-либо предварительного беспокойства птиц или тревожного крика. В этом проявляется адаптация к высоким температурам в раннем онтогенезе цыплят.

Значение полипноэ для цыплят в условиях высоких угнетающих температур велико. В опытах с 8-дневными цыплятами мы имели возможность убедиться в совершенстве этого терморегуляционного механизма. 4 цыпленка были помещены в изолированных клеточках в термостат при температуре 40°. Через каждые 10 мин. производилось определение температуры (табл. 29).

Таблица 29

Изменение температуры тела цыплят при 40°

№ цыпленка	Исходн. темп-ра	Температура тела при 40° через						
		10	20	30	40	50	60	70 мин.
4988	41,3	41,4	41,6	41,6	41,4	41,0	41,0	41,0
4994	40,4	41,2	41,2	41,0	41,2	40,6	40,6	40,6
4058	40,8	41,2	41,2	41,2	41,1	40,4	40,2	40,2
4993	41,0	41,0	41,2	41,0	40,7	40,3	40,3	40,2

Как следует из приведенных данных, в первые минуты после помещения цыплят в термостат наблюдается незначительное повышение температуры тела, которое затем постепенно исчезает и к концу экспозиции — через 60—70 минут температура тела даже несколько ниже, чем она была до опыта, когда цыплята содержались при 28—30°. Такая гиперфункция

известна для низких температур — организм в условиях пониженных температур обладает способностью поддерживать температуру тела на более высоком уровне, чем при средних, «оптимальных» условиях жизни (Слоним, 1952; Поляков и Пегельман, 1953; Рогаль, 1955; Бартон и Эдхолм, 1957; Хензель, 1960 и др.).

В данном случае хорошо развитые механизмы терморегуляции цыплят позволяют несколько понижать температуру тела в условиях высокой температуры среды.

Для изучения вопроса о механизмах адаптации к высокой окружающей температуре, часть подопытных и контрольных цыплят была вскрыта на 5-й день жизни. Материалы этого вскрытия приведены в табл. 30.

Таблица 30

Влияние периодического перегревания на состояние тимуса и надпочечников у пятидневных цыплят (по Пегельман, 1965)

Группа	Число цыплят	Вес тела, г	Вес тимуса, мг	Вес надпочечников, мг	Hb, г %
Опытная	10	45,0±0,8	129±10	12,8±0,4	7,9±0,15
Контрольная	10	44,7±0,8	173±11	9,0±0,4	7,5±0,17

Как следует из материалов приведенной таблицы, кратковременные перегревания цыплят в первые дни жизни очень быстро приводят к функциональным изменениям в железах внутренней секреции. Увеличение веса надпочечников на 42% и уменьшение веса тимуса на 26%, по сравнению с весом их у контрольных цыплят, свидетельствует о ярко выраженном состоянии напряжения у подопытных птиц.

Выше мы отмечали большое значение веса тела новорожденных млекопитающих в реакциях их на внешнюю температуру. Здесь мы несколько остановимся на значении веса тела цыплят в их отношении к окружающей температуре.

В одном из опытов была поставлена задача выяснить реакцию на охлаждение цыплят породы суссекс (чистопородных) и помесей суссексов с другими породами. Одна помесная группа состояла из суссекс х нью-гемпширов, другая — суссекс х леггорнов (табл. 31).

Таблица 31

Терморегуляция чистопородных цыплят суссекс и их помесей

Породная группа	Число цыплят	Средний вес	Исходная температура	Потеря температуры в % к исходной
Суссекс×леггорн	10	35,8	38,4	11,8%
Суссекс×нью-гемпшир	10	40,6	39,97	9,5%
Суссекс	8	39,0	38,7	10,9%

Охлаждались суточные цыплята при температуре 5° в течение 60 минут.

Из таблицы следует, что существует определенная зависимость исходной температуры тела и способности поддерживать ее в условиях холода от веса тела. Падение температуры тела за время опыта было наименьшим у самых крупных — помесей суссексов с нью-гемпширами.

Конечно, в отдельных случаях могут быть те или иные отклонения, обусловленные как физиологическими, так и наследственными особенностями, однако несомненна общая закономерная зависимость отношения к температуре среды от веса тела.

В опытах с перегреванием цыплят наиболее чувствительными оказались, как можно было ожидать, более крупные особи: они погибали в первую очередь и в более короткий срок, чем мелкие.

При перегревании 8-дневных цыплят под инфракрасными лампами в течение 1 часа температура тела поднималась с исходной — 40,3° до 42,1° в среднем у черных и 41,9° в среднем у белых цыплят. Повышение температуры тела на 2° вызывает сильнейшие изменения в организме цыплят. Кроме окраски оперения значительную роль и в этих опытах играл вес тела. При перегревании в течение 3-х часов только белых цыплят погибли особи с наибольшим весом.

Длительное повторное воздействие высоких температур вызывает глубокие нарушения в росте цыплят. Систематический перегрев привел к тому, что в возрасте 45 дней цыплята имели вес тела, в среднем равный 50% веса контрольных цыплят. Соответственно, резко был уменьшен вес тимуса (относительный вес 0,08%, у контрольных 0,28%) и увеличины надпочечники (относительный вес у подопытных 29,4 мг%, у контрольных 21,4 мг%). Примечательно, что у этих систематически перегреваемых цыплят были сильно гипертрофированные паращитовидные железы (относительный вес 14,3 мг%) по сравнению с контролем (8,6 мг%). Это является свидетельством нарушения минерального обмена организма. Кстати, именно у этих цыплят были выражены признаки рахита.

К сожалению, у нас нет экспериментальных материалов, освещающих отношение к постоянным и кратковременным воздействиям экстремальных температур на птенцов незреловылупляющихся птиц. Однако имеющиеся в литературе данные показывают, что и у этой группы птиц воздействие колебаний температуры стимулирует скорейшее развитие (Денисова, 1958).

Рассматривая любое воздействие фактора — как кратковременное, так и длительное, можно оценивать его влияние, только учитывая, меру способности организма сопротивляться

ему. В этом отношении очень хорошим показателем реактивности организма является функциональное состояние надпочечников и тимуса. Отражая состояние стресса в организме, они являются как бы индикаторами чувствительности того или иного организма данного вида и возрастной категории к действующему фактору. При более длительных наблюдениях хорошим показателем общей реакции организма является прирост веса как интегральный показатель энергетических процессов, протекающих в организме.

Изложенные результаты экспериментальных исследований свидетельствуют о том, что у новорожденных млекопитающих и у цыплят сразу после вылупления существуют в большей или меньшей степени развитые механизмы адаптации к температурным условиям среды.

Условия теплообмена являются основой энергетического баланса организма и определяют в значительной мере общий уровень биохимических процессов. Чрезвычайная важность поддержания постоянства температуры тела теплокровных животных, обеспечивающего нормальное функционирование систем, привела к возникновению целого ряда физиологических и морфологических приспособлений. Взрослые теплокровные животные, в основном, обладают различными, достаточно совершенными механизмами поддержания гомеостаза. Иное положение у новорожденных организмов, которые появляются на свет с незавершенным развитием морфо-функциональных систем и неспособны к поддержанию постоянства температуры среды.

Рождение млекопитающих может происходить на очень различных ступенях развития — от почти эмбриональных (мыши, кролики) до высокосовершенных (морские свинки, лошади). То же относится и к птицам.

Если организм в эмбриональном периоде вполне обеспечивается постоянными условиями физической среды благодаря внутриутробному развитию у млекопитающих и гнездовому насиживанию у птиц, то с момента рождения теплокровных животных (или вылупления из яиц) им приходится в той или иной мере контактировать с изменяющимися условиями окружающей внешней среды.

Неодинаковая степень физиологической зрелости птиц и млекопитающих в начале постэмбрионального периода вызвала возникновение различных адаптационных механизмов.

У относительно зрелорождающихся животных уже в первые часы и дни постнатального периода существуют высокоразвитые механизмы гомеостатического регулирования: морфологические (наличие покровов, развитие внутренних органов и тканей); физиологические (химическая и физическая термо-

регуляция); поведения (реакция следования, способность к дифференцированию раздражителей, научению).

У физиологически незрелорождающихся животных адаптивные приспособления развиваются по иному пути. С одной стороны, возникает сложное гнездовое поведение родителей, обеспечивающее регулирование микроклимата в гнезде, с другой — у самих новорожденных детенышей и только что вылупившихся птенцов имеется способность выдерживать без вреда очень глубокие нарушения гомеостаза (под которым у новорожденных мы понимаем уровень биохимических и физиологических процессов, соответствующий характерным условиям температуры и других физических факторов в гнезде, специфическим для данного вида. Такие животные легко переносят глубокую гипотермию и гипоксию, состояние протрагированного коллапса является у них обратимым и жизненные функции легко восстанавливаются на исходном уровне.

Более того, такие периодические изменения функционального состояния организма в раннем возрасте хотя и вызывают стресс-реакцию, однако не могут рассматриваться только как повреждения. Они играют определенную роль в стимуляции развития физиологических функций.

Бесспорно, колебания уровня окружающей температуры имеют большое значение в развитии функции терморегуляции у новорожденных животных, что, в свою очередь, способствует лучшему выживанию молодняка в экстремальных условиях среды. Следовательно, колебания интенсивности факторов среды в определенных пределах (и особенно на определенных этапах развития) можно признать одним из положительных моментов влияния среды на формирующийся организм.

С другой стороны, следует подчеркнуть биологическое значение физиологической незрелости новорожденных — рождение на стадии развития, когда физиологические функции и морфологические структуры еще не сформированы, позволяет молодым организмам значительно лучше приспосабливаться к конкретным условиям температуры среды и к ее колебаниям.

ГЛАВА V

ВЛИЯНИЕ СВЕТА НА МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПТИЦ В РАННЕМ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

К физическим факторам, наиболее важным для жизнедеятельности животных, следует отнести и свет. Именно свет сыграл огромную роль в эволюции животного мира, создав наиболее сложный из органов чувств — глаз, как световоспринимающий и дифференцирующий орган. Закономерные периодические изменения освещенности в природе определили сложные ритмы суточной и сезонной активности животных, размножаемости и миграций и т. п.

Физиологическая роль света стала изучаться сравнительно недавно. Исследованиями Роуэна (Rowan, 1925; 1928; 1938) было показано, что ежегодный сезонный ритм активности гонад у птиц обусловлен не сезонными изменениями температуры, а изменениями светового режима. В условиях удлиненного светового дня он добился развития у канареек гонад в начале зимы. Птицы запели в декабре, несмотря на пониженную температуру, при которой они содержались.

Вслед за трудами Роуэна, появляется ряд исследований влияния света на размножение различных видов животных — как птиц, так и млекопитающих.

Бейкер и Рэнсон (Baker, Ranson, 1932) изучали половой цикл полевых мышей и показали, что сокращение светового дня с 15 до 9 часов приводит к полному прекращению их размножения.

Биссоннетт (Bissonnette, 1932) нашел, что изменением светового дня можно на несколько месяцев сдвинуть эстральный цикл у хорьков.

Позже была установлена связь светового режима с линькой птиц и млекопитающих (Ларионов, 1940, 1941, 1951, 1956; Bissonnette a. Wilson, 1999; Höst 1942; Muller a. oth. 1951; Hammond 1952, 1953 и др.).

Особенно значительное место в исследованиях роли света

занимает вопрос о стимуляции яйцепродукции кур. Известно, что испанские птицеводы еще в начале прошлого столетия использовали дополнительное освещение курятников с целью воздействия на продуктивность кур (Baker, 1939).

За последние десятилетия проведено большое количество исследований значения различных световых режимов при повышении продуктивности кур. Получены результаты, позволяющие эффективно использовать изменения светового режима с помощью дополнительного освещения курятников для повышения количества яиц. Однако по ряду вопросов, связанных с применением света в птицеводстве, у ученых имеются существенные противоречия. Хатт (Hutt, 1949) отрицает повышение общей продуктивности кур под влиянием добавочного освещения и считает, что значение этого зоотехнического приема заключается в передвижении максимальной яйцепродукции с весеннего периода, когда «всякая старая ворона несется», на осенне-зимний период.

Наоборот, Карапетян (1961, 1962 и др.) считает, что «удлиненная световая экспозиция приводит к увеличению не только сезонной (осенне-зимней), но и годовой яйценоскости домашних птиц» (1961, стр. 121).

В СССР влияние света на физиологические процессы птиц и млекопитающих изучалось Беляевым, Войткевичем, Светозаровым и Штрайх, Ивановой, Ларионовым и другими. Если, вследствие большой и очевидной роли света в физиологии птиц, этим вопросом занимаются широко и у нас и за рубежом, то роль света в физиологии домашних млекопитающих изучена значительно меньше. Здесь следует упомянуть исследования Йитса (1958) и др. по овцам, в результате которых выявилась решающая роль световых условий в их размножении. В северном полушарии спаривание овец происходит осенью, что обеспечивает окоты в весенние месяцы, в южном полушарии — наоборот. При искусственном создании овцам удлиненного или укороченного светового дня можно вызвать перемещение времени спаривания и окота.

Влияние светового режима на свиней изучал К. Б. Свечин (1961). При выращивании поросят в различных световых условиях, при которых интенсивность освещения различалась в 276 раз, он не получил существенных отличий в весе тела и отдельных органов. У подсвинков, содержавшихся в темноте, жироотложение было больше и подавлялась половая функция. Продолжительное содержание свинок в темноте оказало тормозящее действие на их репродуктивную функцию после перемещения их в нормальные световые условия.

Эти данные Свечина находятся в некотором противоречии с данными Йитса (1958), считающего, что свиньи благодаря их

одомашниванию полностью освободились от любого влияния сезонных изменений светового режима.

Влияние света на размножение млекопитающих зависит от их вида. Для овец и свиней значение света в размножении доказано, хотя в этом вопросе и существуют противоречия. Известна роль света в процессах размножения некоторых куньих (Bissonnette, 1932; Беляев, 1950 и др.). По Д. К. Беляеву, у ряда млекопитающих — ежей, сусликов, диких кроликов и других — изменением светового режима невозможно воздействовать на размножение.

Н. В. Башенина (1960) пишет, что несмотря на общее отрицательное действие отсутствия света на полевок, решающего значения в их размножении свет не имеет.

Весной укороченный световой день никак не отражается на размножаемости полевок, а осенью и зимой увеличение светового дня стимулирует развитие гонад и размножение молодняка (Lecyk, 1962).

Свет не влияет сколько-нибудь заметно и на размножение морских свинок (Dempsey, Myers, Young, Jennison, 1934).

Приведенные примеры показывают, что видовая специфичность реакции на свет определяется, главным образом, экологическими особенностями животных.

«Та или иная реакция на освещенность зависит от исторически возникших приспособлений животных к условиям освещения и соответствует их образу жизни и особенностям мест обитания» (Наумов, 1955, стр. 262).

При изучении влияния света на организмы, следует иметь в виду, что действие этого фактора является двояким — с одной стороны, свет оказывает на организм прямое физиологическое и биохимическое воздействие. С другой — у высших животных в связи с развитием центральной нервной системы свет начинает играть в основном роль сигнального фактора (Слоним, 1952, 1953; Наумов, 1955 и др.).

Условия освещенности и длительность светового дня определяют суточные и сезонные ритмы активности. Ашоф (J. Aschoff, 1952, 1952[a]), изучавший периодичность активности у животных, полагает, что суточная периодичность наблюдается лишь тогда, когда животное находится в условиях светового режима, к которому оно приспособлено. У дневных животных снижение двигательной активности наблюдается при длительном содержании их в темноте, у ночных — наоборот, при длительном воздействии света. У белых мышей в экспериментах нормальный ритм суточной активности зависит от освещенности, а в условиях продолжительной темноты суточная активность начинает подчиняться другим, ранее для животных безразличным факторам — суточным изменениям

температуры, различным звуковым воздействиям и др. (Meyer-Lohmann, 1955)

У мышевидных грызунов в естественных условиях отмечается значительная видовая специфичность суточной периодики активности, причем в разные сезоны года она может очень сильно изменяться. Ведущим фактором в смене суточной активности мелких грызунов является свет (Ostermann, 1956).

У взрослых кроликов суточная периодика сна и бодрствования носит полифазный характер, но никакой связи с условиями освещения она не имеет (Попова, 1963).

Влияние света на физиологические функции у экологически различных животных обнаруживается по изменению газообмена в темноте и на свету. У дневных животных свет, воздействуя на нервную систему, вызывает повышение интенсивности жизненных процессов и, соответственно, усиливает газообмен (Слоним, 1952; Макарова, 1953; Иванов, Макарова, Фуфачева, 1953; Йитс, 1959).

По данным А. Р. Макаровой (1953), у лесной мыши в темноте уровень газообмена повышается на 6%, у домовой мыши на 7%, у лесной сони на 11%. В то же время у грызунов, ведущих дневной образ жизни, наблюдается обратная картина — у малого суслика и общественной полевки в темноте обмен падает на 8,9%.

Известно, что у дневных птиц уровень газообмена и пульсация сердца в утренние часы выше, чем в вечерние. У цыплят в светлые часы пульс равен 316 ударам в минуту, в то время как в темноте всего 289 (Sturkie, 1954, 1963).

Прямую зависимость потребления кислорода от светового режима у канареек и попугаев установил Мойэт (Moyat, 1957), у синиц А. Н. Сегаль (1956).

Естественно, что особенно большое значение в физиологических функциях свет имеет у птиц, у которых зрение играет ведущую роль в жизненных процессах, что связано с величиной и строением глаз и мозга.

Соответственно повышенному потреблению кислорода птицами в часы их активности у них изменяется и температура тела. У Pterodroma hypoleuca — ночной птицы, гнездящейся в глубоких норах атолла Мидуэй, температура тела днем в норах 38,5° при температуре воздуха в норах от 23 до 23,8°, а ночью перед норой температура тела птиц поднимается до 39,9° при температуре воздуха 22,5° (Howell and Bartholomew, 1961).

ВЛИЯНИЕ СВЕТА НА РАЗВИТИЕ НЕКОТОРЫХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ ЖИВОТНЫХ В РАННЕМ ВОЗРАСТЕ

Особое место занимает вопрос о действии света на молодые организмы — на их рост и развитие различных физиологических функций.

Бенуа (Benoit, 1936) считал, что свет влияет только на половозрелых кур, а молодые растущие птицы нечувствительны к нему. Исследования других ученых, однако, свидетельствуют о влиянии света и на молодых птиц. В опытах Морриса и Фокса (Morris a. Fox, 1958) дополнительное освещение курятника ускорило половое развитие цыплят с 16-недельного возраста.

Выращивание мясных цыплят с 3-х до 8 недель при непрерывном освещении способствовало их лучшему росту (Beane, P. B. Siegel, H. S. Siegel, 1965).

А. М. Абражей (1957) содержал цыплят и утят с 10-дневного возраста при различных световых режимах. При продолжительном дне темп роста снижался, но ускорялось развитие половых желез. При коротком дне вес увеличивался, линька протекала скорее. На уток световой режим влиял меньше, чем на цыплят, хотя по данным Б. Г. Новикова (1953) свет оказывает на половое созревание уток и гусей стимулирующее воздействие.

Стимуляция яйцепродукции молодых курочек световым режимом с первых дней жизни была показана в работе Кинга (King, 1962). В опытах Маккласкли и Паркера (Mc Cluskley, Parker, 1963) цыплята содержались при 1-часовом дне и все же занеслись, хотя их яйцепродукция была значительно ниже, чем у цыплят, выращенных при 6 или 13-часовом дне.

У кур, содержавшихся с 8-недельного возраста при 12-ти и $23^1/_2$-часовом дне, кладка началась одновременно (Hutchinson, Taylor, 1957).

Менее изучен вопрос о влиянии света на метаболизм птиц на самой ранней стадии постэмбрионального развития — сразу после вылупления. С целью выяснения вопроса о том, является ли реакция птиц на воздействие света врожденной и в какой мере она зависит от условий окружающей среды в постнатальном онтогенезе, мы проводили определение потребления кислорода цыплятами, только что вынутыми из инкубатора, и через месяц содержания их в различных световых условиях. Параллельно проводилось определение потребления кислорода птенцами голубя и деревенской ласточки (Hirundo rustica L.).

У цыплят и голубят газообмен определялся при температуре 25°, у ласточек и голубят до развития оперения — при температуре 23—30°. У каждого птенца определение потребления

кислорода проводилось последовательно — на свету, при интенсивности освещения около 200 люксов, и в затемненной камере.

Для изучения роли световой адаптации в потреблении кислорода в темноте и на свету, часть цыплят сразу из инкубатора была помещена в камеру с непрерывным круглосуточным освещением, где они содержались до месячного возраста. Контрольные цыплята были оставлены в условиях естественного освещения и естественного ритма смены света и темноты. Температурные условия во всех вариантах опыта были одинаковыми.

У только что вынутых из инкубатора цыплят при одной и той же температуре среды потребление кислорода может варьировать в достаточно широких пределах, однако у большей части цыплят на свету уровень газообмена значительно выше, чем в темноте (табл. 32).

Таблица 32

Потребление кислорода только что вылупившимися цыплятами на свету и в темноте при 25° в мл на 1 г веса тела в час

№ цыпленка	Вес	Потребление кислорода	
		на свету	в темноте
3073	37	2,11	1,95
3083	42	3,28	2,38
3081	42	2,50	2,38
3064	39	2,31	2,13
3079	38	2,63	2,63
3300	36	2,64	1,53
3355	35	2,29	2,51
3255	40	3,57	3,17
3349	44	3,18	2,61
3333	35	3,71	2,29
3341	42	3,33	2,25
3357	41	2,31	1,36
3329	37	2,11	1,73
3322	37	3,23	2,50
3215	35	4,57	2,65
3225	36	2,00	1,61

Приведенные данные показывают, что у цыплят реакция на свет является врожденной.

Длительное содержание цыплят с момента выхода их из яиц в условиях непрерывного интенсивного освещения привело к подавлению двигательной активности и потребления корма, задержке роста и другим глубоким нарушениям в организме. (Пегельман, 1964). В работах ряда авторов было показано, что удлиненный световой день или интенсивное освещение вызы-

вают угнетение роста цыплят (Lamoreux, 1943; Clegg a. Sandford, 1951; Barrott a. E. Pringle, 1951, Moreng, Bryant, Gosslee, 1956). Длительное непрерывное освещение вызывает угнетение нервной системы кур (Савватеев, 1959; Лобашев и Савватеев, 1959). Ограниченное освещение оказывает на функцию задней доли гипофиза стимулирующее воздействие, чем и обусловлен лучший рост цыплят при ограниченном освещении (Moreng a. oth., 1956).

Подавление общей жизнедеятельности цыплят при непрерывном освещении отражается в общем понижении процессов обмена, в частности в снижении потребления кислорода. Несмотря на то, что вес цыплят, выращенных при непрерывном освещении меньше, чем контрольных, уровень потребления кислорода у них в одинаковых условиях опыта значительно ниже. На рисунке 40 приведены средние данные потребления кислорода на 1 г веса 9-ю контрольными цыплятами (I) и 9-ю подопытными, содержавшимися при непрерывном освещении (II). Заштрихованные столбики — потребление кислорода цыплятами в темноте, незаштрихованные — на свету.

Несмотря на общее пониженное потребление кислорода адаптированными к условиям постоянного освещения цыплятами, у тех и у других уровень газообмена на свету выше, чем в темноте. Если А. Р. Макарова (1953) отметила нарушение нормальных изменений обмена у млекопитающих при круглосуточном освещении, то, как мы увидели, у цыплят врожденная реакция на свет сохраняется и при длительном содержании их в условиях непрерывного освещения.

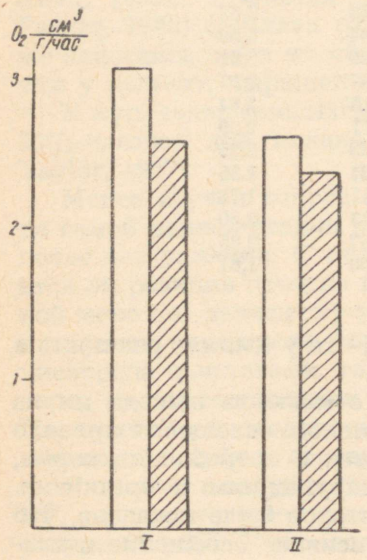


Рис. 40. Уровень потребления кислорода цыплятами на свету и в темноте. I — контрольные цыплята, II — выращенные в условиях непрерывного освещения. Заштрихованные столбики — газообмен в темноте, незаштрихованные — на свету.

По-видимому, такая стойкая реакция на свет у цыплят обусловлена высокой степенью морфо-функционального развития зрительного анализатора еще до вылупления (Collias, 1952).

Для выяснения вопроса о том, как же влияет свет на птенцов, вылупляющихся из яиц слепыми и слабо развитыми, были проведены определения потребления кислорода птенцами голубей и ласточек в темноте и на свету. Определение проводилось тотчас же после того, как птенцы были вынуты из гнезда и не успели охладиться. Так как точный возраст их нам неизвестен, то мы приводим весовые показатели и описание стадии развития по визуальным признакам. Потребление кислорода птенцами показано в табл. 33.

Таблица 33

Потребление кислорода птенцами на свету и в темноте

Вид	Вес, г	Степень развития	Темп-ра воздуха	Потребление кислорода, мл/г в час	
				на свету	в темноте
Голубь	20	слепой	30°	3,00	5,00
„	24	слепой	30°	3,00	3,90
„	24	слепой	28°	3,00	3,25
„	200	зрячий	25°	2,71	2,25
„	214	зрячий	25°	3,22	2,00
Ласточка	3,6	слепая	30°	12,00	10,33
„	3,6	слепая	30°	11,66	11,60
„	4,3	слепая	30°	11,36	13,63
„	4,2	слепая	30°	11,30	9,09
„	15,5	слепая	30°	9,10	9,46
„	20,5	зрячая	23°	7,56	6,84
„	20,0	зрячая	23°	5,50	4,75
„	23,9	зрячая	23°	6,69	6,04
„	23,6	зрячая	29°	8,17	6,77

Как видно из этой таблицы, у вполне сформированных прозревших птенцов существует четкая связь между потреблением кислорода и условиями освещенности, характерная для взрослых дневных птиц (Молчанова, 1927; Сегаль, 1956; Moyat, 1957).

При затемнении голубята до 12—13-дневного возраста растут быстрее, чем контрольные; позже у них наблюдается отставание в росте (Бельский, 1947).

Интересные данные получены Хаютиным (1963). В опытах с птенцами мухоловки он установил, что с открытием глаз роль слухового анализатора в пищевых реакциях птенцов полностью заменяется зрительным.

У новорожденных млекопитающих (крольчат и котят) после прозревания меняется реакция на свет, проявляющаяся по функциональной деятельности сердца (Лер, 1953).

Известно, что как яркий свет, так и темнота подавляют уровень обмена у некоторых видов птиц. Черномордиков (1963) и Надъярная (1963) считают, что уровень обмена зависит от интенсивности освещения. Однако нам не приходилось наблюдать у птиц, выращенных в условиях естественной освещенности, каких-либо изменений обмена в зависимости от интенсивности освещения. В естественных условиях интенсивность освещения в течение суток подвергается очень сильным изменениям — не будет преувеличением сказать, что в наших широтах она может изменяться в течение суток в тысячи и десятки тысяч раз. Поэтому животные в естественных условиях существования хорошо приспособлены к ее колебаниям.

Такая количественная вариабильность факторов окружающей среды не может не отражаться на организме. «Живое не смогло бы существовать, если бы оно не отразило в своей структурно-функциональной организации количественной изменчивости мира» (П. В. Симонов, 1962).

АДАПТАЦИЯ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ ЦЫПЛЯТ К РИТМУ И ИНТЕНСИВНОСТИ ОСВЕЩЕНИЯ

У выводковых птиц, к которым относятся и куры, птенец с первого дня жизни следует за матерью и встречается с целым комплексом раздражителей, среди которых колебания интенсивности освещения находятся не на последнем месте. Это вызывает необходимость быстрой адаптации к световому фактору.

С целью изучения процесса адаптации к свету у цыплят мы провели ряд опытов. Цыплята, поступившие из инкубатора, были размещены в отдельные камеры с различным режимом освещения. Одна группа содержалась при постоянном интенсивном освещении, колебавшемся в разных точках клетки на уровне глаз цыплят от 4000 до 5000 люксов. Лампы служили и для обогрева птиц. Температура во всех вариантах опытов поддерживалась на уровне 28—30°.

Вторая группа находилась в таких же условиях освещения, но свет периодически выключался, так что цыплята содержались при непрерывном 12-часовом дне и 12-часовой ночи.

В другой серии опытов одна группа цыплят содержалась при постоянном освещении 2000—2500 люксов, другая при слабом освещении — 20—25 люксов.

Наконец, группа цыплят содержалась при прерывистом освещении, когда периоды освещения в три с половиной минуты сменялись такими же периодами темноты.

Контрольные цыплята световых опытов содержались также в помещении без солнечной радиации, освещение они получали через окна, ритм смены света и темноты, так же как и интенсивность освещения были естественными.

Уже в первые дни у цыплят установились четкие суточные ритмы активности, соответствовавшие заданному ритму освещенности. В группах круглосуточного освещения любой интенсивности цыплята были активными в течение дня и ночи, хотя в ночные часы активность их была все же несколько меньше, чем днем, что вероятно объясняется сопутствующими факторами (отсутствие посторонних шумов, сотрясений при ходьбе обслуживающего персонала и т. д.).

У цыплят, содержавшихся при 12-часовом дне, выработалась четкая ритмичность периодов сна и покоя. Когда 20-дневные цыплята из этой группы были переведены в группу круглосуточного освещения, то при наступлении вечера, около 19.30 час., они стали проявлять сильное беспокойство, метаться по клетке с непрерывным тревожным писком. Такая буоная реакция продолжалась несколько часов, потом цыплята немного затихали, затем вновь приходили в возбуждение. Так продолжалось несколько дней. По истечении последних цыплята осваивались с новым режимом освещения, но и через неделю содержания их при постоянном световом дне на актограмме можно увидеть некоторый подъем активности в вечерние часы, когда в клетке, в которой они ранее содержались, выключался свет (Пегельман, 1964[а]) (рис. 41). Такая же реакция была и у цыплят из контрольной группы после перевода их в группу постоянного освещения. У них также наблюдался подъем активности, сопровождавшийся тревожным состоянием именно в те часы, когда в естественных условиях заходило солнце.

Нам приходилось наблюдать еще одну очень ярко выраженную реакцию зрительной адаптации цыплят. Это — реакция на ориентированность источника освещения. В помещении с ис-

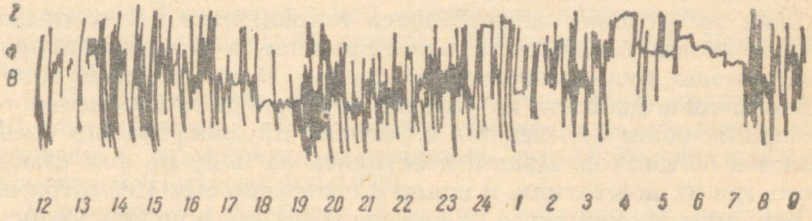


Рис. 41. Актограмма цыпленка, переведенного в условия круглосуточного освещения из условий 12-часового дня.

кусственным освещением были размещены клетки с только что взятыми из инкубатора цыплятами. Три клетки были поставлены в трех углах выгула. В каждой клетке содержалось по 8—10 цыплят. Через неделю, когда клетки стали для цыплят тесными, они все вместе были выпущены в помещение и клетки были убраны. Цыплята из каждой клетки быстро сгруппировались именно в тех углах, где стояла их клетка. Несмотря на то, что передвижения цыплят ничем теперь не были связаны, они продолжали упорно топтаться на «своем» месте. Корм разбрасывался им по всей площади, но они поедали его только на определенном месте. Лишь на третий день цыплята породы леггорн, обладающие, по-видимому, наиболее подвижными нервными процессами, стали отходить от того места, к которому они были приучены. Постепенно стали «расходиться» и другие цыплята (нью-гемпширы и австралорпы). Мы полагаем, что в этом опыте фактором, ориентирующим цыплят в пространстве, могло быть только расположение света — лампочки посреди помещения, так как оно само было для цыплят совсем «незнакомо» — первые дни их жизни проходили только внутри клеток. Зрительная ассоциация с видом данной породы исключалась, так как группы были смешанными.

Адаптация к свету в первые дни жизни цыплят имеет очень разносторонний характер. Помимо ритма смены света и темноты или зрительной ориентировки в отношении источника света, огромное значение имеет интенсивность освещения.

Например, цыплята, содержавшиеся в наших опытах при постоянном очень сильном освещении (4000—5000 люксов), через неделю были вынесены в помещение с естественным освещением к контрольным цыплятам. Они оказались настолько адаптированными к интенсивному освещению, что рассеянный дневной свет (40—50 люксов) был ниже порога их светочувствительности — они немедленно уснули, несмотря на то, что были голодными и наступил час кормления. Спали они в течение 7 часов и пришли в деятельное состояние только после того, как были возвращены в привычные условия сильного освещения. Постепенно эта адаптированность к определенному уровню освещенности усиливается.

Если же условия освещенности сохраняются постоянными на протяжении более длительного времени, то и адаптация, соответственно, будет значительно глубже. В одном опыте полуторамесячные цыплята из условий непрерывного интенсивного освещения были переведены в условия круглосуточного освещения в 60 люксов. Цыплята остались на полу на том самом месте, где их выпустили, и впали в состояние сна. Несмотря на то, что опыт продолжался 21 час, цыплята так и не проснулись, не сдвинулись с места, хотя рядом были расположены кормушки. По-видимому, цыплята, адаптированные к яркому ос-

вещению, восприняли свет в 60 люксов, как полную темноту. Один из цыплят, в течение полутора месяцев содержавшийся при ярком освещении, не был в состоянии «увидеть» корм, находившийся в помещении с освещенностью 400—500 люксов. Этот опыт продолжался 18 часов — цыпленок не сдвинулся с места и не притронулся к корму.

В исследованиях Кинга (King, 1962) куры содержались при режиме освещения в течение 1 часа в сутки. Когда их поместили на свет, они плохо видели, хотя в глазах никаких видимых повреждений не было. К сожалению, в работе не указывается, насколько длительным было такое нарушение зрения.

«У некоторых видов птиц, рыб, низших млекопитающих и приматов отсутствие нормальной световой стимуляции в период развития приводит к отсутствию приспособительной реакции на зрительный стимул, когда он впервые предлагается животному» (Вавилова и др., 1960).

Длительность восстановления нарушенных ритмов может быть различной. У человека, например, 1—2 дня (Бюннинг, 1961).

На перестройку ритма дня и ночи взрослым курам необходимо 4—7 дней (Hutt, 1949).

У цыплят, в зависимости от времени действия заданного светового режима, длительность перестройки также может быть различной — до недели. Что касается восстановления зрительной адаптации к различной интенсивности освещения, то у нас нет данных о максимальных сроках: в наших опытах наиболее узкоадаптированные цыплята в течение суток не могли освоиться с другой освещенностью.

Существует определенная корреляция в скорости вырабатывания адаптации и скорости ее затухания. «Если адаптация вырабатывается быстро, то затухание ее происходит, наоборот, крайне медленно» (Трифонова, 1958).

Длительное содержание животных при непрерывном освещении оказывает очень глубокое влияние на физиологические функции и биохимические процессы в организме. Воздействуя через глаза и мозг, длительное непрерывное освещение ведет к подавлению функциональной активности эндокринных желез, в частности, щитовидной железы (Войткевич, 1948, Беркович, 1953 и др.).

Т. П. Шестерикова (1952) показала, что в глазу кролика под действием длительного освещения усиливаются окислительные процессы и повышается содержание аскорбиновой кислоты (Кресина и Шестерикова, 1952).

Длительное содержание крыс при постоянном освещении вызывает изменения в задней доле гипофиза (Mylin, 1958).

Не всегда можно с достоверностью считать то или иное изменение физиологических функций животных следствием све-

тового воздействия. Нередко свет выступает только как сигнал к протеканию определенных процессов или физиологические процессы изменяются вследствие изменения поведения животного.

В темноте у дневных животных более или менее резко снижается двигательная активность, что само по себе является чрезвычайно важным фактором. Многие изменения в морфогенезе и в физиологических функциях организма обусловлены именно малой подвижностью животных. Не исключено, что отмеченное у домашних свиней большее ожирение при постоянной темноте является следствием их меньшей подвижности.

В первые 2—3 недели у цыплят, содержавшихся нами при непрерывном интенсивном освещении, никаких видимых отличий от контрольных не наблюдается. Впоследствии они становятся менее активными. На актограмме (рис. 47) приведены кривые суточной активности одного и того же цыпленка в условиях длительного содержания его при постоянном свете. Верхняя актограмма снята в двухнедельном возрасте, нижняя — в возрасте одного месяца. При круглосуточном освещении у двухнедельного цыпленка, так же как и у цыплят, только что помещенных в условия круглосуточного освещения, двигательная активность распределена почти равномерно в течение суток, причем находится на достаточно высоком уровне. К месячному возрасту характер суточной активности у этого же цыпленка совершенно меняется: на фоне общего спокойного поведения отмечаются отдельные спонтанные вспышки активности. В ночные часы наблюдается длительный перерыв активности.

При значительных различиях двигательной активности у отдельных цыплят в условиях непрерывного освещения всегда

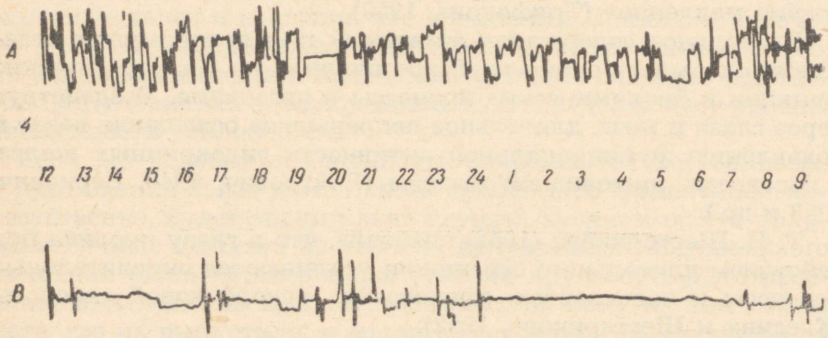


Рис. 42. Актограмма цыпленка, помещенного в условия круглосуточного освещения. На нижней актограмме — двигательная активность этого же цыпленка через две недели после содержания при круглосуточном освещении.

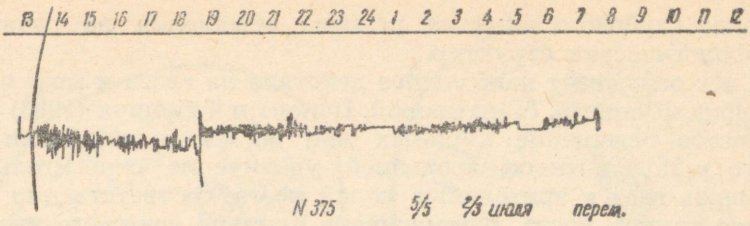


Рис. 43. Актограмма цыпленка в условиях круглосуточного переменного освещения.

возникает подобный перерыв в активности — примерно часов на 5—6 между 23—24 часами ночи и 4—6 часами утра. В помещениях курятника с 7 часов вечера до 7 часов утра никого не бывает, поэтому объяснять такой перерыв в активности прекращением звуковых сигналов не приходится.

У цыплят, которые длительное время содержались в условиях переменного освещения (когда свет выключался и включался через $3^1/_2$ минуты), такой перерыв в двигательной активности не наблюдался (рис. 43).

Потребление корма в сутки было у них выше, чем у цыплят при постоянном освещении (в первой группе в среднем на голову 29 г, во второй — 20 г), вес их был почти на 20% больше. Отсюда следует, что цыплята очень хорошо приспосабливаются к такому переменному освещению, чередуя короткие периоды активности с такими же периодами краткого отдыха.

ВЛИЯНИЕ СВЕТА НА МОРФОГЕНЕЗ

В литературе относительно мало данных о влиянии света на морфогенез млекопитающих.

Значительная работа в этом направлении выполнена А. Д. Бухавцевой (1959, 1961 и др.), изучавшей воздействие света на крольчат. Если взрослые кролики безразличны к световому режиму, как это было показано выше, то у молодых крольчат, начиная с 7-дневного возраста, свет вызывает активацию щитовидной железы, что проявляется в увеличении числа и размеров фолликулов, вакуолизации коллоида, расширении сети капилляров и т. д. Под влиянием усиленного и удлиненного светового дня Бухавцева наблюдала значительное ускорение роста, прорезывания глаз, развития волосяного покрова. В условиях затемнения задерживался рост семенников.

Поскольку птицы более чувствительны к воздействию светового фактора, чем млекопитающие, то у них можно ожидать

и более глубокого влияния режима освещения на развитие морфологических структур.

Свет оказывает наибольшее действие на глаза и мозг через гипофиз. В опытах Мануиловой, Попова и Тимошук (1963) прерывистое освещение куриных яиц во время инкубации вызвало у подопытных зародышей увеличение относительных размеров глаз и зрительных долей мозга, соответственно усилению темпов роста. Формативное влияние светового раздражителя сказывается начиная с 9-го дня инкубации и продолжается до конца эмбрионального периода.

В наших опытах мы подвергали цыплят световым воздействиям начиная с первого дня после выхода их из яиц (Пегельман, 1964[а], 1965[г]). Группа подопытных цыплят содержалась при непрерывном интенсивном освещении (4000—5000 люксов) в течение месяца и более. При этом наблюдалось подавление двигательной активности, понижение аппетита, в результате чего подопытные цыплята отставали в росте от контрольных. Отмечались и некоторые морфологические изменения, в первую очередь в нервной системе. Изменился относительный вес мозга, глаз, возникли глубокие изменения в структуре мозга. При вскрытии цыплят обнаружилось отставание роста мозга в группе круглосуточного освещения: в среднем вес мозга подопытных цыплят равнялся $2{,}00 \pm 0{,}04$ г, в то время как мозг цыплят, выращенных при естественном освещении — $2{,}26 \pm 0{,}05$ г.

Гистохимическое исследование среднего мозга цыплят, выращенных в различных условиях освещения, было проведено в нашей лаборатории К. Н. Культас (1964). Как показали ее исследования, в среднем мозге цыплят, выращенных при круглосуточном освещении, произошли некоторые структурные изменения: обнаружилось заметное увеличение количества хромофильных клеток в третьем и четвертом слоях зрительной коры (рис. 44). Форма митохондрий в хромофильных нейронах зрительного мозга более удлиненная и утолщенная по сравнению с митохондриями нейронов контрольных цыплят.

Резкое увеличение интенсивности окраски митохондрий хромофильных клеток по сравнению с митохондриями нормальных клеток, а также увеличение их размеров и сдвиг ИЭТ в кислую сторону, заставляет предполагать, что в них происходит увеличение содержания РНП. Вопрос о том, в результате каких именно физиологических процессов происходит образование хромофильных нейронов, остается нерешенным. Можно лишь предполагать, что перечисленные изменения возникают в результате угнетения и подавления деятельности нервной системы, что и было установлено у наших цыплят.

Следует отметить, что изменения в величине и в структуре мозга возникают преимущественно в антенатальном периоде

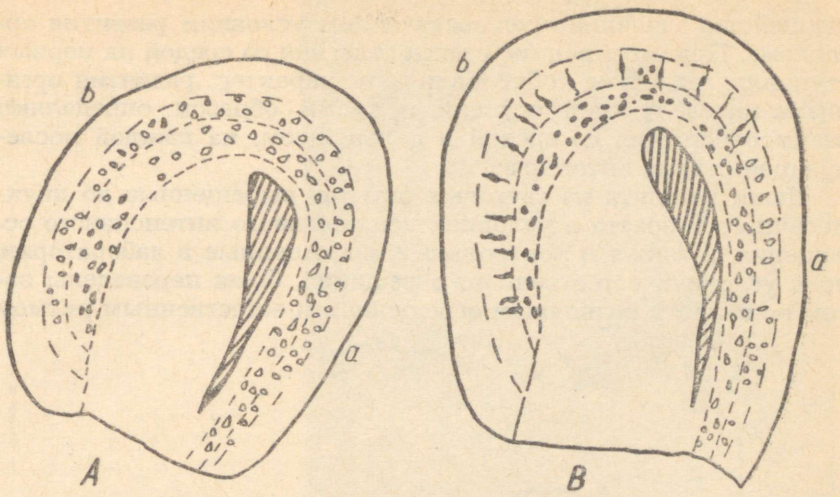


Рис. 44. Содержание хромофильных клеток в зрительной коре цыплят в условиях длительного действия постоянного освещения (по Культас, 1964).

А — естественное освещение, В — круглосуточное освещение, а — краниальная сторона (зачерненные хромофильные клетки 3 и 4 слоев).

развития, пока мозг еще не сформирован полностью. Облучение млекопитающих в антенатальном периоде развития, которое влияет на зародыш как опосредовано, через материнский организм, так и непосредственно, вызывает глубокие нарушения в нервной деятельности животных в последующем: у взрослых крыс (10—12 мес.), облученных в раннем эмбриональном периоде развития, относительный вес мозга ниже (0,43—0,58), чем у интактных (0,67%). (Пионтковский, 1964).

Однако у животных, подвергнутых воздействию того или иного светового режима (особенно резкоконтрастных световых условий), возникают изменения и в тех системах, которые прямого, непосредственного отношения к данному фактору, его восприятию, не имеют. Любое сильное воздействие на организм, вызывающее в нем морфологические изменения, тем самым оказывает определенное влияние и на все состояние организма, что отражается и на других системах и органах. Это влияние может быть отставленным во времени, то есть проявиться значительно позже.

Рассматривая развитие организма в целом, как процесс непрерывных изменений, обусловленный генетическими особенностями данного животного, а также и непрерывными взаимодействиями со средой на протяжении всей жизни, мы придаем

важнейшее значение предшествующим условиям развития организма. При этом ранние взаимодействия со средой на первых ступенях развития обусловливают характер развития организма на следующей ступени, и, таким образом, определяют взаимоотношения со средой в дальнейшем, на каждой последующей стадии онтогенеза.

Наши цыплята из световых опытов, выращенные до двухмесячного возраста в условиях непрерывного интенсивного освещения, а также и контрольные, выращенные в лаборатории, но в условиях естественного освещения, были переведены затем на выгул с солнечным освещением и естественным ритмом

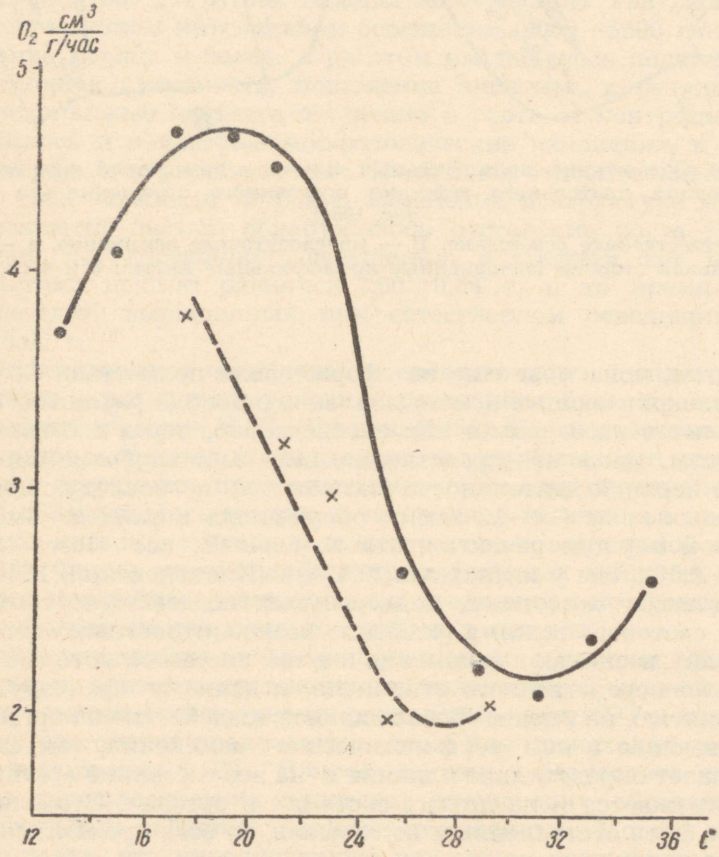


Рис. 45. Потребление кислорода цыплятами, выращенными в условиях постоянного освещения, и контрольными, выращенным в условиях естественного освещения.

Сплошная линия — в условиях естественного освещения; прерывистая линия — при круглосуточном освещении.

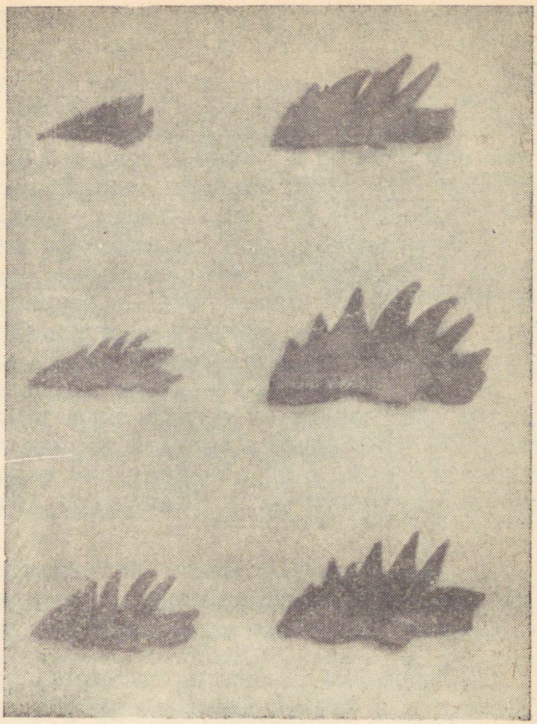


Рис. 46. Гребни цыплят, выращенных в условиях постоянного освещения в раннем возрасте (слева), и контрольные (справа).

смены света и темноты. На выгуле, в одинаковых условиях физической среды и кормления, цыплята находились до пятимесячного возраста. Затем они все были взвешены и забиты.

Если добавочное освещение цыплят способствует скорейшему развитию у них репродуктивной системы, то постоянное интенсивное освещение в течение продолжительного времени после вылупления оказывает несколько иное влияние. В наших опытах, где цыплята находились в течение двух месяцев под воздействием круглосуточного интенсивного освещения, у них наблюдалось уменьшение двигательноой активности и потребления корма, падение уровня газообмена (рис. 45). В результате вес у них оказался меньше, чем у контрольных цыплят, а также наблюдались изменения в соотношениях внутренних органов.

Даже последующее трехмесячное содержание цыплят в одинаковых условиях не изменило ранее образовавшихся сдвигов в морфогенезе и они существенно отличались друг от друга по своему строению. Возникли изменения и в тех системах, которые еще не были развиты во время экспозиции в различных световых условиях. В частности, половые железы и

вторичнополовые признаки (вес и величина гребня) были значительно меньше у подопытных цыплят, чем у контрольных (рис. 46).

Вес гребня у курочек, выращенных с первого дня на выгуле, в среднем равнялся 2,92 г (от 2,15 до 3,60) а у курочек из световой группы в среднем только 0,82 г (от 0,42 до 1,35). Вес яичников у контрольных цыплят в среднем равнялся 1,30 г (от 0,98 до 1,90), а у подопытных — 0,85 (от 0,65 до 1,00).

У подопытных курочек, развитие которых проходило в течение первых двух месяцев после вылупления в условиях круглосуточного освещения, в возрасте 5 месяцев вес сердца был значительно меньше — в среднем 6,3 г (5,8—6,8), чем у контрольных — в среднем 7,1 г (6,5—7,7).

Мы не связываем угнетение половой системы или уменьшение веса сердца с непосредственным воздействием непрерывного освещения, а считаем возникшие изменения вторичными явлениями, обусловленными подавлением функциональной деятельности мозга. (Савватеев, 1959; Культас, 1964).

ЗНАЧЕНИЕ ВРЕМЕНИ ПРОЗРЕВАНИЯ В РАЗВИТИИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ НЕЗРЕЛОРОЖДАЮЩИХСЯ ЖИВОТНЫХ

Об огромном значении светового фактора в жизни млекопитающих и птиц свидетельствуют те многообразные морфофизиологические изменения, которые наблюдаются у незрелорождающихся форм в момент прозревания.

Момент прозревания у незрелорождающихся животных в силу смены условий жизни сопровождается рядом изменений физиологических процессов, что отражается и на строении животного. Известно, что в момент прозревания происходит резкий скачок в общем обмене животных (Томмэ, 1949).

Кузник (1961) показал, что у щенков наблюдается связь изменения числа лейкоцитов с открытием глаз. Это представляет интерес потому, что картина белой крови отражает общее функциональное состояние организма. До прозревания действие сильного света не вызывало никаких изменений в числе лейкоцитов у щенков. В день открытия глаз (13—14 сутки) наблюдался подъем количества лейкоцитов и возникла периодичность этого показателя, связанная со сменой света и темноты. В дальнейшем, когда организм щенков адаптировался к световым воздействиям и они потеряли значение «чрезвычайных» раздражителей, число лейкоцитов устанавливалось на постоянном уровне и суточная периодичность, обусловленная световым фактором, исчезала. Увеличение числа лейкоцитов в день прозревания автор объясняет началом функционирования зрительного анализатора, благодаря чему световое

раздражение изменяет соотношение процессов возбуждения и торможения в коре головного мозга.

Электроэнцефалограммы щенят показывают, что в момент открытия глаз резко усиливается биоэлектрическая деятельность мозга (Данилов, 1958). Это, по-видимому, связано с обилием информации, поступающей в мозг в момент прозревания.

Взрослые мыши и крысы с трудом переносят понижение барометрического давления ниже 100 мм ртутного столба, новорожденные же выносят разрежение до долей миллиметра, но только до момента прозревания, после этого их выносливость быстро падает (Ефимов, 1948).

В исследованиях Лер (1963) выявилось влияние светового раздражителя на изменение функционального состояния сердечной деятельности в онтогенезе крольчат, котят и морских свинок начиная с первых часов жизни. До прозревания световые раздражения безразличны для организма незрелорождающихся новорожденных. В период прозревания у котят и крольчат в темноте отмечается урежение сердечного ритма и выражена аритмия.

Есть и косвенные показатели связи зрелости нервной системы с периодом прозревания. Отношение организма к судорожному яду пиротоксину связано со степенью развития нервной системы. На кроликах было показано, что реакция на пиротоксин у них меняется с возрастом, причем именно с 10-го дня (открытие глаз и развитие шерстного покрова), что указывает на зрелость нервной системы в этот переломный момент их раннего онтогенеза (Цобкалло, 1946).

На собаках было установлено, что до прозревания кора еще не дифференцирована (Рампан, 1961), а поведенческие реакции крайне ограничены (Scott, 1962).

У кроликов созревание корково-подкорковых взаимоотношений, имеющих важное значение в механизме условных рефлексов, обнаружено в период прозревания в возрасте 10—12 дней. В это же время проявляются первые условнорефлекторные акты на различного рода раздражения (Розанова, 1959; Волохов и сотр., 1960; Образцова, 1964).

У многих видов животных момент прозревания более или менее точно совпадает с началом самостоятельного питания (полевки, мыши, кролики и др.). Переход на самостоятельное питание в силу очень резкой качественной разницы в потребляемой пище вызывает изменения относительной длины кишечника. Это и было нами показано на примере полевок, кроликов и др. (см. глава III)

У незрелых форм млекопитающих и птиц нередко при появлении на свет отсутствует волосяной или перьевой покров, что является одной из важнейших причин неустойчивости их терморегуляции, так как вырабатываемое организмом тепло не

может задерживаться в нем. Появление покровов (волосяного или перьевого) связано по времени с возникновением терморегуляции. В литературе встречаются указания на связь развития терморегуляции с прозреванием у грызунов (Стрельников, 1946; Adolph, 1951).

Шилов (1959, 1965) установил 4 этапа в онтогенетическом развитии птенцовых птиц в зависимости от их морфофизиологического развития. Шилов четко показал, что если в течение первой недели после выклева птенцы пойкилотермны, то после этого у них скачкообразно возникает терморегуляция: у открытогнездящихся птиц в возрасте 7—8 дней, у дуплогнездников — 10—11 дней. Этот момент совпадает с прозреванием и сопровождается развитием оперения и другими морфологическими изменениями в организме, а также изменением поведения птиц.

После прозревания у птенцов резко возрастает содержание сахара в крови (Шилов, Розанов и Аметевская, 1960).

*

Подытоживая все сказанное о воздействии световых условий на животных, особенно на цыплят, приходим к заключению, что те изменения, которые мы наблюдаем у них при различных световых режимах, в значительной мере являются следствием изменения в поведении. Прямое световое воздействие на высших животных, влияющее на биохимические процессы, является более скрытым и нередко, как, например, у взрослых кроликов, не отражается на их физиологических процессах.

У взрослых животных мы встречаемся с определенными сложившимися адаптациями зрительного анализатора к свету. У новорожденных животных взаимоотношения зрения, нервной системы к световым условиям только еще складываются. На примере цыплят мы показали пути возникновения этих взаимоотношений и влияние их на поведение, рост и развитие организма.

Представляло бы несомненный интерес изучение этого вопроса и на других представителях птиц и млекопитающих.

Остается только отметить, что воздействие светового фактора на молодые организмы значительно сильнее, чем на взрослые. Те взаимоотношения, которые мы встречаем у взрослых животных, нередко являются результатом влияния светового режима в раннем возрасте.

В значительной мере это относится и к косвенным воздействиям светового режима, отраженным в морфо-функциональных особенностях организма.

ГЛАВА VI

ВЛИЯНИЕ УЛЬТРАФИОЛЕТОВОГО ОБЛУЧЕНИЯ НА ЖИВОТНЫХ В РАННЕМ ВОЗРАСТЕ

Если действие видимого света на высших животных имеет не столько биологическое, сколько сигнальное значение, то в отношении наиболее коротковолновой (невидимой) части спектра дело обстоит иначе. Именно эти коротковолновые лучи обладают наибольшей биологической эффективностью. По рекомендации II Международного конгресса по физиотерапии и фотобиологии ультрафиолетовое излучение делится в зависимости от длины волн на три области: А — от 4000 Å до 3200 Å, В — от 3200 Å до 2750 Å и С — от 2750 Å до 1800 Å.

По действию на организм ультрафиолетовая радиация по всему спектру неоднородна. В диапазоне 2000—3000 Å ультрафиолетовые лучи обладают сильным бактерицидным действием. Лучи с большей длиной волны в диапазоне от 2500 до 3200 Å оказывают преимущественно антирахитическое действие, способствуя образованию в организме витамина D из провитамина.

Естественная солнечная радиация, являющаяся в природе основным и единственным источником ультрафиолетовой радиации, содержит лучи только с длинами волн от 2900 Å, так как более короткие лучи поглощаются земной атмосферой. При низком стоянии солнца над горизонтом границы видимой части спектра сдвигаются в сторону еще более длинных волн.

Свет поглощается поверхностными слоями организмов. Тем более это относится к ультрафиолетовой части спектра. Например, видимый свет проникает в кожу человека только на несколько миллиметров, а ультрафиолетовые лучи — на доли миллиметра (Стейси, Уильямс и др. 1959).

Несмотря на слабую проникаемость ультрафиолетовых лучей, они оказывают на организм весьма глубокое и многообразное действие. В облученной коже происходит фотолиз

белков с образованием ацетилхолина, гистамина и других активных веществ. Проникая в кровь, они действуют на различные процессы жизнедеятельности организма (Барабой, 1962 и др.).

Большое значение в медицине и в сельском хозяйстве ультрафиолетовое облучение приобрело вследствие своего лечебного и стимулирующего действия. В медицине ультрафиолетовое облучение с успехом применяется при лечении многих заболеваний внутренних органов, в частности органов пищеварительной системы, суставных болезней, заболеваний центральной и периферической нервной системы и также инфекционных болезней (Обросов, 1964).

В сельском хозяйстве ультрафиолетовое облучение используется в основном в целях витаминизации сельскохозяйственных животных, что позволяет значительно экономить рыбий жир и препараты витамина D (Соколов, Клебанов и др., 1964).

Однако действие ультрафиолетового облучения на животных выходит за пределы только витаминизации и оказывает значительно более широкое биологическое воздействие на организм. Известно, что облучение благоприятно влияет не только на животных, лишенных витамина D, но и на тех животных, которые получают витамин в достаточном количестве и даже в избытке (Barrott a. oth., 1951; Тур, 1958; Беккер, 1964 и др.).

И. С. Кандрор (1959) пишет, что питание детей северных народностей рыбопродуктами, содержащими витамин D, не спасает их от рахита, не заменяет недостаток природной ультрафиолетовой радиации.

Г. М. Франк (1963) отмечает гораздо более широкое воздействие ультрафиолетового облучения на разные функции организма, выходящее за пределы только витаминизации.

Прямое действие ультрафиолетовых лучей на организм осуществляется через кожу и глаза. Оно повышает общий обмен, улучшает показатели крови, увеличивает щелочность организма (Новосад, 1958).

Есть данные, что облучение самок крыс эритемными дозами ультрафиолетовых лучей резко увеличивает, особенно в первые недели, количество половых циклов (Лузан, 1957).

Для нас ультрафиолетовое излучение представляло интерес в связи с той исключительной ролью, которую оно играет в процессах роста и развития молодых животных.

Недостаток витамина D и отсутствие ультрафиолетового излучения в раннем возрасте вызывают в организме нарушение фосфорно-кальциевого обмена, сопровождающееся размягчением и искривлением костей, общим понижением резистентности и т. д. Поэтому особое внимание уделяется облучению детей и молодняка.

В последние годы широкое распространение имеет ультрафиолетовое облучение инкубационных яиц, что повышает выводимость цыплят и их жизнеспособность в дальнейшем (Кодинец, 1959). Эффективность облучения яиц зависит в первую очередь от физиологического состояния кур, от которых получены яйца для инкубации. В период выгульного содержания кур, когда птицы получают достаточно солнечной радиации, дополнительное облучение яиц ультрафиолетовыми лампами никакого эффекта не дает (Шурмухин и Горбунова, 1962). Этот факт имеет важнейшее значение в оценке эффективности воздействия ультрафиолетового облучения. Ультрафиолетовая радиация, так же как и другие физические факторы, вызывает неодинаковую реакцию при различных физиологических и патологических состояниях организма (Попов, 1940; Варшавер и Вильчур, 1959; Павлов и Мельник, 1962 и др.).

На Херсонской инкубаторной птицеводческой станции, по данным Кодинца, выводимость цыплят из облученных яиц увеличилась в феврале на 8—13%, в марте на 6—7%, в апреле на 1,8—2,4%, в мае на 0,1—0,3% и в июне на 0,2%. По данным Мелюкова (1964), выводимость увеличилась в феврале на 6—7, в марте на 5—6, в апреле на 1—4 и в мае на 0,5%.

Не только доза полученного облучения и физиологическое состояние организма определяют биологический эффект ультрафиолетовой радиации, но и режим облучения. В последние годы было установлено, что прерывистое ультрафиолетовое облучение обладает большим биологическим эффектом, чем непрерывное. Прерывистое облучение оказывает большее воздействие на высшую нервную деятельность и структуру белков сыворотки, а фагоцитарная активность изменяется больше при непрерывном облучении (Кривова, 1963; Кривова и Мадиевский, 1963; Горкин, Кривова и Мадиевский, 1964).

Следует отметить, что, несмотря на широкое применение ультрафиолетового облучения в практике, до сих пор еще далеко не все вопросы механизма его действия и режима применения решены.

В животноводстве используется преимущественно облучение молодняка сельскохозяйственных животных, которые в северных районах нашей страны в течение многих месяцев в году испытывают серьезное световое голодание.

Очень сильно страдают от ультрафиолетовой недостаточности поросята зимних и ранневесенних опоросов. Вследствие длительного стойлового периода матки практически лишены естественной радиации, что приводит к рождению слабых, анемичных поросят. Облучение свиноматок ртутно-кварцевыми лампами способствует лучшему внутриутробному развитию поросят (Сокас, 1962). Поросята рождаются более жизне-

способными, с повышенным содержанием в крови кальция, фосфора, гемоглобина и эритроцитов.

Эффективным является также и непосредственное облучение ультрафиолетовыми лучами поросят до отъема и отъемышей (Воробьев, 1963; Духин, Сорокин, 1963; Мелюков, 1964 и др.). Было установлено, что действие ультрафиолетовых лучей на растущих поросят сильнее и многообразнее, чем действие витаминов.

Но особенно распространенным является ультрафиолетовое облучение сельскохозяйственной птицы. Выше мы уже писали об облучении инкубационных яиц. Однако и непосредственное облучение цыплят также дает немалый хозяйственный эффект.

Крайне необходимым является ультрафиолетовое облучение тех птиц, которые содержатся в искусственных условиях и полностью лишены естественной радиации. Так, в подземных курятниках облучение кур леггорнов и род-айлендов бактерицидными лампами (коротковолновой частью ультрафиолетового спектра) дало прибавление яйцепродукции на 16—19% по сравнению с контрольными (Barrott, Schoenleber a. oth., 1951). Также эффективно облучение цыплят и кур при клеточном их содержании (Пигарев, 1958 и др.).

Принимая во внимание особенности нашего климата, препятствующие круглогодичному использованию птицей естественных выгулов, особенно в северных районах, надо признать положительное влияние искусственной радиации и на выгульных кур и цыплят.

Проведенные в широких масштабах облучения только что вылупившихся цыплят на инкубаторных станциях лампами ПРК-2, дающими средне- и длинноволновое ультрафиолетовое излучение, показали, что даже краткосрочное облучение оказывает положительное действие на дальнейший рост цыплят (Кодинец, 1959; Кодинец и Шарыгин, 1964 и др.).

Облучение цыплят и утят в первые три дня после вылупления ртутно-кварцевыми лампами снизило их отход на протяжении первого месяца жизни: у цыплят с 11 до 5%, а у утят соответственно с 14 у контрольных до 5% у облученных.

В крови облученных ультрафиолетовыми лампами цыплят наблюдается повышение числа эритроцитов и других форменных элементов крови и содержания гемоглобина; повышается осмотическая резистентность эритроцитов (Алиева, 1959; Аджелян, 1965).

Наши опыты по ультрафиолетовому облучению животных проводились в основном на цыплятах и в меньшем количестве на других лабораторных животных.

Подопытными были три породы — леггорн, нью-гемпшир и

в меньшем количестве австралорпы. В дальнейшем в опытах были и поместные цыплята вышеперечисленных пород.

Наряду с облучением лампами ПРК-2, были использованы лампы БУВ, дающие 80% излучения в длине волны 2540 Å. Такое коротковолновое ультрафиолетовое облучение почти не применяется для повышения продуктивности и жизнеспособности животных, хотя в опытах Бэррота и Прингль (Barrott, a. Pringle, 1951) и Бэррота, Шенлебера и Кэмпбелла (Barrott, Schoenleber, Campbell, 1951) коротковолновое излучение дало хорошие привесы цыплят и большую прибавку яйцепродукции, чем длинноволновое.

В наших опытах цыплята содержались группами по 25 голов одной породы и возраста. Кормовой рацион соответствовал нормам, принятым в птицеводстве, и включал рыбий жир, пекарские дрожжи, зеленую траву. Облучение проводилось через день или, в некоторых опытах, ежедневно. Продолжительность каждого сеанса 1 час. Контрольные группы цыплят лампами не облучались. Одна часть контрольных цыплят пользовалась естественным выгулом с солнечной радиацией. Другая — находилась в помещении в таких же условиях, что и облучаемые цыплята, без выгула, и была полностью лишена какой бы то ни было ультрафиолетовой радиации (Пегельман, 1963; 1964[б]).



Рис. 47. Искривление киля у цыплят, лишенных ультрафиолетовой радиации (слева).

Как мы неоднократно убеждались, отсутствие ультрафиолетовой радиации в первые две недели после вылупления цыплят никак не отражается на росте и развитии последних. Только, примерно, с трехнедельного возраста у цыплят, лишенных ультрафиолета, наблюдается отставание в росте, слабое развитие оперения, снижение аппетита и другие признаки угнетения. Несколько позже, если цыплята продолжают оставаться без облучения, возникают признаки рахита (рис. 47). В очень тяжелых случаях — когда цыплята лишены ультрафиолетовой радиации весьма длительное время, наблюдается искривление ног.

В одном из наших опытов цыплята породы нью-гемпшир содержались в клетках без ультрафиолетовой радиации в течение 5 месяцев. В результате у подопытных цыплят возникли тяжелые патологические явления (табл. 34.). Важно отметить, что у них киль был хрящевым. У этих подопытных цыплят были сильно гипертрофированные паращитовидные железы. Относительный вес их в 7 раз превосходил вес паращитовидных желез здоровых цыплят.

Таблица 34

Некоторые показатели цыплят, лишенных в течение 5 месяцев ультрафиолетового облучения

Условия выращивания	Средний вес, г	Вес надпочечников, мг %	Гемоглобин, г. %	Эритроциты, млн.	Резервная щелочность, мг %
Без УФ	654	27,8	7,7	2,16	245
На выгуле	1688	8,1	9,8	2,76	277

У шестимесячных леггорнов, полностью лишенных ультрафиолетового излучения, относительный вес паращитовидных желез вдвое превосходил вес таковых у контрольных цыплят (Nonidez a. Goodale, 1927). Здесь сказывается породная разница в реакциях на ультрафиолетовое облучение. По нашим данным, нью-гемпширы значительно более чувствительны к ультрафиолетовому голоданию, чем леггорны, и более резко отвечают на дополнительное облучение (Пегельман, 1963[а]). Об этом свидетельствуют также изменения относительного веса надпочечников у цыплят обоих пород в различных условиях ультрафиолетового облучения (рис. 48).

Если отсутствие ультрафиолетовой радиации не сразу проявляется в видимых изменениях веса тела, оперения и т. д., то в эндокринной системе соответствующие изменения возникают быстро.

Даже недолгое лишение цыплят ультрафиолета вызывает гипертрофию паращитовидных желез (рис. 49). При сравнении



Рис. 48. Относительный вес надпочечников у цыплят леггорнов (I) и нью-гемпширов (II).

приведенных на диаграмме показателей веса паращитовидных желез у леггорнов и нью-гемпширов, в одинаковой мере лишенных ультрафиолетовой радиации, можно убедиться в том, насколько реакция нью-гемпширов более выражена. Среди цыплят нью-гемпширов, выращиваемых без выгула и без до-

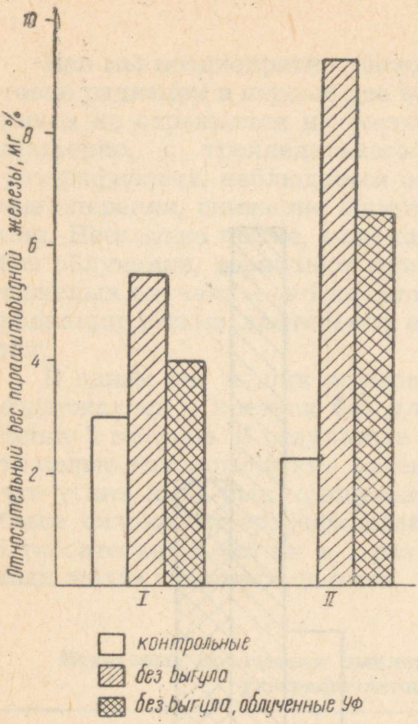


Рис. 49. Гипертрофия паращитовидных желез у цыплят в условиях ультрафиолетовой недостаточности. I — леггорны; II — нью-гемпширы.

полнительного облучения, отход очень велик. Из 25 голов подопытных нью-гемпширов к двухмесячному возрасту пало 10 (40%), в то время как в контрольной группе, содержавшейся на выгуле, пал один цыпленок, а среди подопытных, облученных лампами БУВ, не было ни одного случая гибели.

Ультрафиолетовое излучение в значительной мере повышает общий обмен в организме, что способствует интенсивному росту облучаемых цыплят (табл. 35).

Таблица 35

Потребление кислорода одновозрастными цыплятами леггорн при температуре 24° (по Пегельман, 1963а)

Условия содержания	Средний вес	Потребление кислорода в мл в час на 1 г веса
Искусственное освещение	115,1	1,9±0,16 (1,2—2,4)
То же + облучение	147,9	3,1±0,13 (2,7—3,6)
На выгуле	128,1	2,5±0,11 (2,3—3,0)

При скрещивании разных пород у помесей реакция на ультрафиолетовое облучение зависит от чувствительности к этому излучению исходных пород. При сравнении привесов

цыплят, облученных в первые 20 дней после вылупления, у помесей обнаруживаются породные различия. В месячном возрасте разница в приросте веса у помесей двух чувствительных к отсутствию ультрафиолетовой радиации пород — австралорпов и нью-гемпширов — за счет дополнительного облучения достигает 49,6%, в то время как у помесей леггорнов

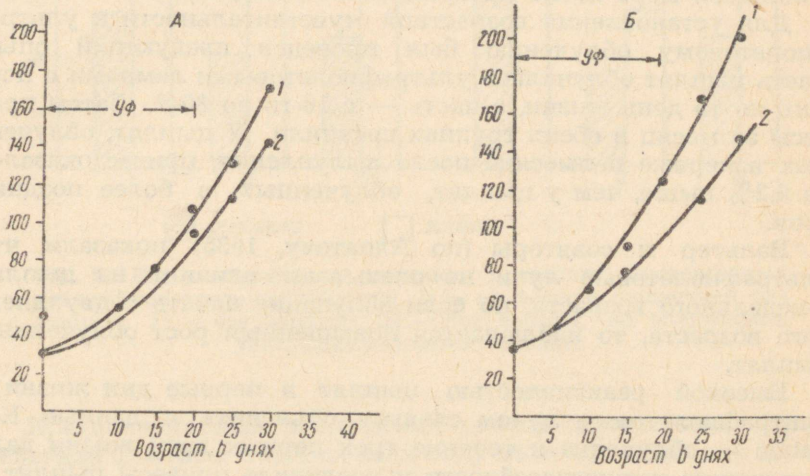


Рис. 50. Породные различия прироста веса у облученных цыплят. А — леггорн х нью-гемпшир, Б — австралорп х нью-гемпшир, 1 — облученные, 2 — необлученные.

с нью-гемпширами всего 20,9% (рис. 50). Ниже приведена таблица, показывающая изменения в эндокринных железах у этих цыплят (табл. 36).

Таблица 36

Изменения относительного веса тимуса, надпочечников и паращитовидных желез у цыплят, систематически облученных ультрафиолетовыми лучами

Исходные породы		Тимус, %	Надпочечники, мг %	Паращитовидные железы, мг %
Австралорп × нью-гемпшир	УФ	0,26±0,01	15,3±0,3	5,7±0,9
	контроль	0,18±0,02	27,3±0,9	11,7±0,7
Леггорн × нью-гемпшир	УФ	0,31±0,08	17,1±0,8	2,6±0,1
	контроль	0,20±0,09	21,9±0,9	6,5±0,6

Соответственно гипертрофии паращитовидных желез, у цыплят, лишенных ультрафиолетового излучения, наблюдается и значительное снижение содержания кальция в крови. У помесей австралорп х нью-гемпшир, содержавшихся без облучения, в крови было 4,90 гм% кальция, в то время как у облученных — 6,55 мг%.

Из рисунка 50 видно, что эффект от облучения проявляется в большей мере после прекращения последнего.

Для установления возрастной чувствительности к ультрафиолетовому облучению был проведен следующий опыт. Часть цыплят облучалась ультрафиолетовыми лампами с первого по 15 день жизни, а часть — с 16-го по 30-й. Затем привесы за месяц в обеих группах сравнили. У цыплят, облученных в первые полмесяца после вылупления, привес оказался на 6,2% выше, чем у цыплят, облученных в более поздний срок.

Вальтер и соавторы (по Алпатову, 1935) показали, что ультрафиолетовые лучи не оказывают влияния на цыплят 4-недельного возраста, но если облучение начать с двухдневного возраста, то наблюдается повышенный рост облученных цыплят.

Высокой реактивностью цыплят в первые дни жизни к ультрафиолетовым лучам следует объяснить и данные Кодинца — облучение в течение трех первых дней жизни дало повышение жизнеспособности и увеличило привесы цыплят и утят в последующий месяц.

Сдвиги в функциональных системах организма, возникающие в первые дни после вылупления под воздействием ультрафиолетового излучения, вызывают изменения даже в такой системе, как репродуктивная, которая непосредственно облучению не подвергается.

В наших опытах облучение цыплят в течение первого месяца жизни ртутно-кварцевыми лампами привело к повышению их продуктивности спустя полгода после облучения. Несмотря на то, что у облученных цыплят наблюдалось увеличение семенников и яичников (рис. 51), начало яйцекладки у них совпало по времени. Однако в количестве снесенных за одно и то же время яиц была существенная разница. Начиная с начала яйцекладки до 1-го апреля облученные в раннем возрасте леггорны снесли в среднем 57,0±6,4 яиц (в контроле 48,5±2,3); облученные нью-гемпширы — 77,0±3,7 яиц (в контроле 48,1±4,3); облученные австралорпы в среднем — 28,0±4,3 яиц (в контроле 19,9±3,1) (Пегельман, 1964[6]).

Таким образом, даже в отдаленном последействии ультрафиолетового облучения на яйценоскость проявилась породная разница в реакциях кур. У нью-гемпширов эффективность облучения по приросту продукции была наибольшая.

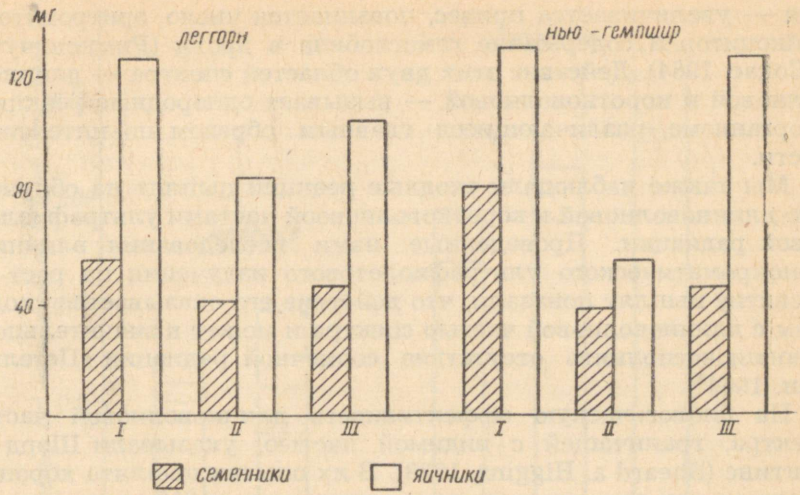


Рис. 51. Вес семенников и яичников у цыплят, подвергнутых ультрафиолетовому облучению. I — на выгуле (солнечная радиация), II — без выгула, III — без выгула, но облученных ультрафиолетовыми лампами.

Кратковременные наблюдения иногда скрадывают эффект действия фактора. Обычно, если облучение проводится в весенние месяцы, мы наблюдаем эффект в привесе тела уже в первые недели. Однако в одном из опытов, где облучению лампами ПРК-2 и БУВ-60 подверглись суточные цыплята леггорн, вылупившиеся 21 июня, то есть в то время, когда эффективность дополнительного облучения очень резко снижается из-за высокого уровня естественной ультрафиолетовой радиации, получился неожиданный для нас результат. Облучение цыплят в течение трех недель с момента вылупления обычно принятыми в наших опытах дозами не дало никаких изменений в привесах. Подопытные цыплята были выпущены на выгул вместе с контрольными и содержались в одинаковых условиях. Однако в возрасте 2-х месяцев прирост веса в облученной группе был на 20,6% выше, чем в контрольной, необлученной.

В литературе встречаются указания на большую реактивность молодняка млекопитающих, по сравнению со взрослыми животными, по отношению к ультрафиолетовому излучению. Известно, что ультрафиолетовое излучение вызывает изменения в углеводном обмене животных, в частности кроликов; у молодых крольчат этот эффект значительно больше, чем у взрослых (Dinu, 1963).

У кроликов при ежедневном облучении их эритемными или бактерицидными (БУВ) лампами возникают сходные явле-

ния — увеличивается привес, повышается число эритроцитов, лейкоцитов и содержание гемоглобина в крови (Римкевичуте и Сокас, 1964). Действие этих двух областей спектра — длинноволновой и коротковолновой — вызывает однородные реакции в организме, различающиеся главным образом по интенсивности.

Мы также наблюдали сходные реакции цыплят на облучение длинноволновой и коротковолновоой частями ультрафиолетовой радиации. Проведенные нами исследования влияния монохроматического ультрафиолетового излучения на рост и развитие цыплят показали, что действие его оказывается сходным с длинноволновой частью спектра и может в значительной степени восполнять отсутствие солнечной радиации (Пегельман, 1964[6]).

На биологическую эффективность длинноволновой части спектра, граничащей с видимой частью, указывали Шэрд и Хиггинс (Sheard a. Higgins, 1928). В их опытах цыплята хорошо росли за стеклом, поглощающим лучи короче 310 мμк.

В изложенном нами материале, в основу которого легли как наши исследования, так и литературные источники, оказываются смешанными специфическое и неспецифическое действие ультрафиолетовой части спектра. Несмотря на возможность разделения, мы излагаем их вместе, так как разделение было бы в значительной степени искусственным. В частности, все явления длительного последействия облучения на организм в основном связаны с неспецифическими или косвенными влияниями его на животных. Очень широкий диапазон действия ультрафиолетового излучения на организм заставил многих исследователей признать ведущую роль именно его неспецифического действия (Павлов, Мельник, 1962; Франк, 1963 и др.). Были сделаны попытки изучения стрессорного действия ультрафиолетового излучения на организм (Кандрор, Демина и др. 1964; Племянникова и Людвинская, 1964 и др.).

Перцовский (1964) нашел, что облучение интегральным потоком ультрафиолетовых лучей вызывает повышение уровня 17-оксикортикостероидов в крови морских свинок, максимальное при двух биодозах.

В отношении реакций морских свинок на ультрафиолетовое облучение следует также учитывать возрастные особенности.

В наших опытах мы облучали лампами ПРК-2 взрослых морских свинок (самок) и детенышей в возрасте 6—7 дней. Облучение проводилось через день по 30 минут на расстоянии 1 метр от источника излучения, в течение одного месяца. Через три недели после окончания опыта все облученные морские свинки и контрольные соответствующего возраста были вскрыты. На рисунке 52 приводятся некоторые показатели

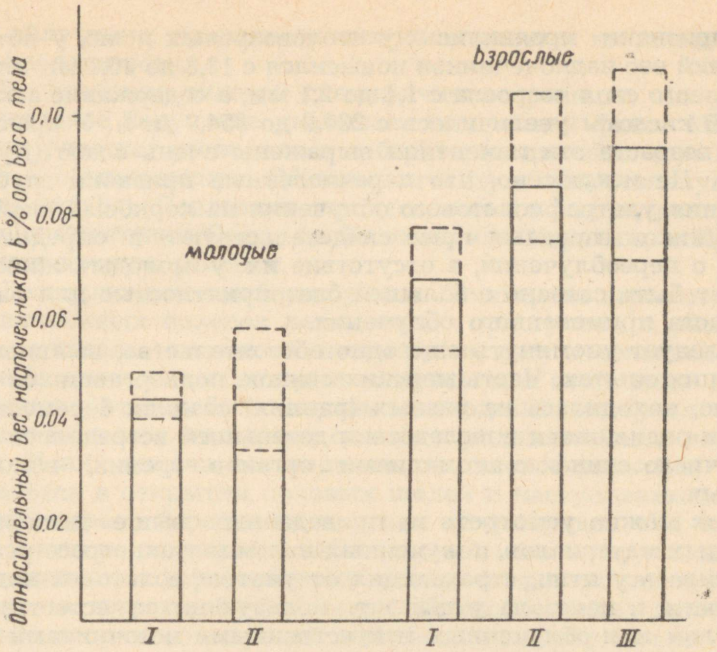


Рис. 52. Относительный вес надпочечников молодых и взрослых морских свинок, подвергнутых ультрафиолетовому облучению.
I — контрольные, II — облучавшиеся ультрафиолетовыми лампами, III — охлаждавшиеся

морфо-функционального состояния организма взрослых и молодых морских свинок после облучения. Характерно, что изменения, особенно в надпочечниках, лучше выражены у взрослых животных, чем у молодых. Несмотря на то, что с момента прекращения облучения прошло 3 недели, у подопытных взрослых морских свинок функциональное состояние надпочечников еще не восстановилось на исходном уровне, в то время, как у молодых морских свинок никаких существенных отклонений не наблюдалось.

Мы объясняем это явление тем, что, по всей видимости, молодые морские свинки больше нуждаются в ультрафиолетовой радиации, в то время как у взрослых животных наблюдаются симптомы переоблучения.

В опытах на крысах разного возраста было показано, что ультрафиолетовое облучение в эритемных дозах вызывало изменение веса надпочечников, увеличение их коркового слоя, повышение содержания аскорбиновой кислоты. Особенно ярко

эти признаки проявились у половозрелых крыс, у которых средний вес надпочечников повысился с 18,8 до 36,1 мг, ширина коркового слоя возросла с 1,4 до 2,1 мм, а содержание аскорбиновой кислоты увеличилось с 236,9 до 354,9 мг%. У крыс раннего возраста эти изменения выражены очень слабо (Дудник, 1958). Не исключено, что перечисленные признаки глубокого влияния ультрафиолетового облучения на корковый слой надпочечников взрослых крыс свидетельствуют в определенной мере о переоблучении, а отсутствие их у молодых животных может быть связано с большей благоприятностью для раннего возраста примененного облучения.

Следует упомянуть еще одно обстоятельство, выявившееся в наших опытах. Часть морских свинок, подвергавшихся облучению, находилась на разных (ранних) стадиях беременности. Среди родившихся впоследствии детенышей встречалось большое число свинок с аномалиями органов зрения, вплоть до слепых.

Как можно усмотреть из приведенных выше экспериментальных материалов, полученных на цыплятах, стресс-реакция выявилась у птиц, страдающих от ультрафиолетовой недостаточности, и исчезала у цыплят, пользующихся естественным выгулом или облученных искусственными источниками излучения. Даже избыточное облучение, которое привело к снижению веса тела, конъюнктивиту, местным отекам и т. д., в наших опытах не вызвало признаков стресса у цыплят.

В опытах, где облучению подвергались белые мыши в дозах, предельно высоких для цыплят, также обнаружилось падение привесов, сильная гиперемия печени, некоторое увеличение селезенки и повышение содержания аскорбиновой кислоты в надпочечниках. Изменений веса самих надпочечников мы не обнаружили. В одном из опытов избыточной дозе ультрафиолетового облучения подвергались слепые крольчата. Облучение вызвало сильное поражение кожи: ожог, последующее слущивание эпидермиса, задержку и нарушение в развитии шерстного покрова. Часть облученных крольчат погибла. Оставшиеся были вскрыты. В надпочечниках никаких изменений не было обнаружено, а тимус хотя и был меньше нормы, но это соответствовало общему пониженному весу подопытных крольчат.

По-видимому, при изучении биологического действия ультрафиолетового излучения необходимо учитывать экологические особенности отдельных видов животных, так же как и при изучении действия на животных видимого света. Виды сумеречные или ночные, в естественных условиях не подвергающиеся солнечному излучению, навряд ли страдают от отсутствия ультрафиолетового облучения. Может быть именно поэтому лабораторные мыши, например, прекрасно обходятся

без облучения; при этом у них не снижается ни жизненность, ни плодовитость.

На значение видовой специфичности реакции на ультрафиолетовое излучение указывает следующий факт. Мы в течение ряда лет разводили в лаборатории два вида серых полевок — обыкновенную (Microtus arvalis) и общественную (Microtus socialis). Последняя, являясь южным видом, распространена в Советском Союзе на Кавказе, юге Украины, в Крыму и других южных районах.

Доставленные в лабораторию в Ленинграде взрослые самки общественных полевок немедленно приступали к размножению и давали пометы по численности, весу детенышей и частоте близкие к тем, которые известны для этого вида в Азербайджане, откуда был получен и исходный материал. Иначе обстояло дело с молодыми самками, родившимися в лаборатории. У них отмечалось нормальное половое развитие, проявлявшееся в открытии половых щелей и наступлении полового цикла, однако беременность у них не наступала. Из нескольких сотен родившихся в лаборатории самок в первые два года разведения их в лаборатории только 4 приступили к размножению в возрасте 6—8 месяцев. Молодые самцы, родившиеся в лаборатории, со старыми самками давали нормальное потомство.

У нас возникло предположение, что препятствием для полового созревания молодых азербайджанских общественных полевок является отсутствие какого-то фактора, имеющегося в наличии в Азербайджане и отсутствующего в лаборатории. Полагая, что таким недостающим фактором является солнечное освещение, мы подвергли группу молодых общественных полевок облучению ультрафиолетовыми лампами. В ближайшие 1—1,5 месяца все облученные самки приступили к размножению. По истечении двух лет разведения в лаборатории молодые самки начали легче включаться в размножение, не требуя дополнительного ультрафиолетового облучения, что является, по-видимому, результатом определенных адаптационных перестроек в организме (Пегельман, 1951).

Надо признать, что исследований действия ультрафиолетового излучения на разные виды млекопитающих и птиц вообще очень мало, если не считать сельскохозяйственных животных. Такие исследования, по преимуществу чисто практического направления, проводятся в основном в Советском Союзе, где это диктуется интересами народного хозяйства.

Действительно, трудно переоценить значение исследований влияния ультрафиолетового излучения на морфо-физиологические особенности домашних животных ввиду той роли, которую оно играет в животноводстве. Но особенно важное значение имеют исследования, проводимые в этом направлении на

молодняке, поскольку длительное последействие ультрафиолетового облучения, примененного в раннем возрасте, даст возможность впоследствии получать животных крепкого здоровья и повышенной продуктивности.

Широкие эксперименты биологического характера, на объектах естественной фауны также крайне необходимы, так как позволили бы лучше понять место, которое занимает эта специфическая часть спектра в жизни животных и формировании природных популяций.

ГЛАВА VII

ЗНАЧЕНИЕ ПЕРИОДИЧНОСТИ МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ В ИХ РЕАКЦИЯХ НА ФАКТОРЫ СРЕДЫ

ПЕРИОДИЧНОСТЬ РАЗВИТИЯ МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ОРГАНИЗМА

В предыдущих главах была показана различная реакция молодых и взрослых организмов на разнообразные факторы внешней среды. Возрастные изменения реактивности организма обусловлены возрастными различиями морфо-функциональных систем организма. Последние являются специфичными для вида и имеют периодический характер развития.

В настоящее время представление о периодизации процессов роста и развития прочно укоренилось в морфо-физиологических исследованиях и им уделяется в литературе достаточно большое внимание. В зависимости от того, какими сторонами изучения онтогенетического развития занимается тот или иной исследователь, соответственно подходит он и к периодизации.

А. Н. Северцов в «Морфологических закономерностях эволюции» писал, что жизнь всех Metazoa делится на два главных периода: индивидуальное развитие и период половой зрелости, то есть взрослого организма. Индивидуальное развитие, в свою очередь, распадается на период морфогенеза и период роста, причем первый характеризуется существенными преобразованиями формы.

И. И. Шмальгаузен (1935) дал периодизацию общего роста организма, считая, что резкие, внезапные изменения роста обусловлены соответствующими внезапными изменениями в характере обмена (переход на иной пищевой режим, конец лактации, наступление половой зрелости и др.). По Шмальгаузену, рост человека, например, делится на следующие периоды: 1) эмбриональный, 2) период лактации, 3) период детства, 4) период зрелости.

Шмальгаузен обращает особое внимание на способы взаимодействия частей развивающегося организма в процессе общего его реагирования на изменения во внешней среде, которые являются исторически обусловленными для каждой формы реагирования. Эти приспособительные изменения касаются как изменения морфологических признаков, так и физиологических процессов в органах, клетках и тканях всего организма.

В онтогенетическом развитии мышевидных грызунов установлены четыре стадии: 1) внутриутробное; 2) с момента рождения до прозревания; 3) с момента прозревания до половозрелости; 4) половозрелый период. Эти стадии характеризуются неодинаковыми реакциями на среду. Специфичность реакций на факторы среды в разных возрастных группах расширяет диапазон оптимальных условий для вида в целом, обеспечивая выживание той или иной части популяции при неблагоприятных условиях (Поляков, 1950, 1964 и др.).

Проблеме общей периодизации развития животного организма посвящены исследования Г. А. Шмидта (1957, 1964 и др.). Он делит весь жизненный цикл животных (млекопитающих и птиц) на три основных звена: предзародышевое, под которым он подразумевает условия существования половых клеток в половой железе до оплодотворения, зародышевое и послезародышевое. Зародышевое развитие характеризуется тем, что средой для зародыша является материнский организм и все влияния внешней среды передаются зародышу опосредовано. В послезародышевом звене организм существует в условиях внешней среды.

Здесь, таким образом, в основу деления на крупные звенья положен принцип взаимодействия организма и окружающей его среды. Такое деление является очень удобным с точки зрения возможности активного воздействия на организм на разных этапах его развития, что широко используется в практических целях в животноводстве.

Известно, что в развитии высшей нервной деятельности также наблюдаются определенные периоды, которые различаются реакциями нервной системы на внешние раздражители (Образцова, 1964, 1964[а]; Scott, 1962, 1964 и др.).

В основе периодичности физиологических функций лежит этапность развития биохимических процессов в онтогенезе. Особенно большое значение во всей жизнедеятельности организма имеют процессы белкового обмена. В. Н. Никитин (1948) показал, что на протяжении онтогенеза в организме происходят непрерывные изменения ассимиляторной и диссимиляторной фаз метаболизма. Сопоставив изменения энергетического обмена и обмена белков, Никитин подразделил все индивидуальное развитие организма на следующие 3 стадии: 1. Прогрессив-

ный рост от рождения до полового созревания; 2. стабильный рост; 3. регрессивный рост, характеризующийся низким энергетическим обменом. Автор приходит к заключению, что решающими в онтогенетических изменениях жизнедеятельности являются сдвиги в ассимиляторной фазе обмена.

Очень трудно говорить об общей периодизации онтогенетического развития различных видов животных в пределах одного класса потому, что главную роль в этапности развития отдельных функциональных систем играет степень физиологической зрелости новорожденных.

Никакой филогенетической зависимости между степенью зрелости новорожденных и местом, занимаемым данным видом в эволюционном ряду, нет. Скорее всего, степень зрелости новорожденных обусловлена исторически сложившимися видовыми особенностями экологии и физиологии животных.

Детальный анализ скелетов новорожденных грызунов, рождающихся с различной степенью физиологической и морфологической зрелости, провел Г. Г. Воккен (1964). По зрелости скелета новорожденных животных Воккен расположил изученных им грызунов и зайцеобразных в следующий ряд: наименее зрелый скелет у белки, затем у крысы, кролика, дикобраза, нутрии, зайца, морской свинки. По зрелости скелета крольчата догоняют уровень новорожденного зайца лишь на 11-й день постэмбриональной жизни. Вариабильность этого признака в пределах одного отряда очень велика. По степени дифференцированности скелета при рождении белка соответствует развитию 4-месячного плода человека, а морская свинка — подростку 12 лет.

Сопоставив данные по развитию скелета с длительностью беременности у изученных видов, а также и с весом новорожденных детенышей, Воккен пришел к выводу, что никакой корреляции между этими показателями нет и что различия в формировании скелета к моменту рождения обусловлены только образом жизни и экологическими особенностями вида.

Сходные данные по изучению скелетов птиц с разной степенью зрелости при вылуплении были получены Рогульской (Rogulska, 1962).

При значительном разнообразии по этому признаку даже у близких видов, в пределах одного и того же вида зрелость новорожденных чрезвычайно стабильна. Возможны лишь очень незначительные сдвиги во времени прохождения отдельных стадий развития, обусловленные либо состоянием матери, либо влиянием условий окружающей среды непосредственно на новорожденного.

У животных, детеныши которых родятся физиологически зрелыми, очень трудно провести какую-либо четкую границу

между отдельными периодами постнатального развития. Они уже при рождении обладают весьма специализированными функциями.

Под понятием «функция» мы понимаем целесообразную реакцию организма, имеющую приспособительное значение (Матвеев, 1957). Например, новорожденные тюлени хорошо плавают и ныряют (Уждавини, Шепелева, 1966). Новорожденные морские свинки способны в первые дни после рождения питаться грубыми кормами. По устному сообщению начкона Ташкентского конного завода Шкургина, новорожденный кулаженок уходил вместе с матерью от преследователей на машинах в течение трех дней, после чего был, наконец, пойман. Не исключено, что он просто обессилел из-за того, что не имел времени сосать.

В нашей работе представителем зрелорождающихся видов была морская свинка. Как мы показали в предыдущих главах, и в морфологических особенностях морских свинок, и в развитии их физиологических процессов очень трудно провести четкую грань между новорожденными и взрослыми животными. Величина сердца, относительная длина кишечника и другие особенности строения морских свинок уже при рождении приближаются к соответственным показателям взрослых особей. Это же наблюдалось нами при сопоставлении возрастных изменений осмотической резистентности эритроцитов у морских свинок и кроликов. У первых характер осмотической резистентности эритроцитов не имеет существенных возрастных различий.

Естественно, что структурные особенности организма обусловливают уровень функциональной деятельности отдельных систем. Отсюда возникают специфические реакции морских свинок на воздействие внешних факторов на протяжении всего онтогенетического развития. Например, в реакциях новорожденных морских свинок на окружающую температуру нет особых отличий от реакции взрослых особей: они так же относительно хорошо поддерживают температуру своего тела на постоянном уровне, низкие и высокие температуры вызывают у них одинаковые изменения и в отдельных органах.

По-видимому, у такого типа животных весь постэмбриональный онтогенез представляет собой один период, в течение которого происходит постепенное изменение функциональных систем, а календарная приуроченность различного рода морфофизиологических изменений связана, преимущественно, с изменениями в окружающей среде, типе питания и т. д.

У типично незрелорождающихся животных постэмбриональный период онтогенеза четко разделен моментом прозревания, который является переломным. В это время происходит

почти одновременная смена многих физиологических функций. Колебания в календарных сроках прозревания очень незначительны и всегда свидетельствуют о каких-либо серьезных нарушениях в индивидуальном развитии особи.

У крольчат прозревание наблюдается на 8—10 день. У слабых крольчат прозревание может значительно запаздывать, а в условиях удлиненного дня, как указывает Бухавцева (1961), ускоряется.

У щенят, которые подкладывались под суку не сразу после рождения, а спустя несколько часов, Аршавский (1954[6]) наблюдал задержку во времени прозревания, прорезывания зубов и в развитии в целом.

Наблюдается разница во времени прозревания мышевидных грызунов в зависимости от условий развития (Голенищев, 1958).

Даже в пределах одного выводка у многоплодных животных степень физиологической зрелости может быть различной. Как известно, у многоплодных животных, таких, как грызуны, свиньи, овцы и другие, наблюдается значительный разброс показателей веса тела при рождении, обусловленный, главным образом, числом детенышей в выводке. Чем больше выводок, тем хуже эмбриональное питание каждого отдельного детеныша.

Этой недостаточностью эмбрионального питания при большом числе эмбрионов обусловлен большой разброс показателей веса в многоплодных выводках, отмеченный Латимером (Latimer, 1950).

В выводках, где детенышей много, средний вес каждого значительно меньше, чем в маленьких пометах (Лопырин, 1946; Hempel, 1928; Wright a. Eaton, 1929; Lack 1948, 1954 и др.). Это имеет очень большое значение в сельском хозяйстве. Например, вес ягнят-одинцов в среднем 4,17—4,25 кг, в то время как средний вес пятеревых ягнят 1,30 кг (Можаева, 1952).

Дж. Хэммонд (1937) показал, что одинцовые ягнята на 29% тяжелее ягнят-двойняшек, а ягнята двойневые на 9% тяжелее, чем тройняшки.

Поскольку общий вес тела отражает морфо-физиологический возраст животного, то новорожденные с небольшим весом являются как бы более молодыми (Можаева, 1952; Pálsson, 1955). У них слабее, по сравнению с более тяжелыми собратьями, развиты механизмы терморегуляции (Brody, 1945).

Все вышеизложенное ни в коей мере не опровергает ранее высказанного утверждения об определенной консервативности процессов онтогенеза и этапности развития морфо-функциональных систем. Однако в пределах данного этапа развития, в зависимости от различных причин, могут наблюдаться определенные колебания.

Так же точно различается онтогенетическое развитие в постнатальном онтогенезе зрело- и незреловылупляющихся птиц. Хорошо развитые двигательные реакции, функционирование зрительного и слухового анализаторов, развитие системы регулирования позволяют птенцам выводкого типа уже в первые дни после выхода из яиц приспосабливаться к значительным колебаниям температуры среды (Бауман, 1952; Третьяков, 1952; Соколова, 1953; Пегельман, 1963 и др.), света и т. п. У выводковых птиц в онтогенезе происходят значительные изменения морфо-функциональных систем организма, однако установление переходных моментов от периода к периоду здесь так же затруднено, как и у зрелорождающихся млекопитающих.

У птенцовых птиц подразделение на периоды выражено значительно лучше. Познанин (1959) основывает свою классификацию развития птиц на неравномерности роста передних и задних конечностей и делит все развитие птенцов на 5 этапов: 1) от вылупления, 2) от начала увеличения относительных размеров передних и уменьшения задних конечностей; 3) этап одинакового прироста задних и передних конечностей; 4) практическое прекращение роста позвоночника, черепа, передних и задних конечностей; 5) этап полового созревания — взрослая стадия.

Шилов (1959, 1964, 1965) выделил 4 этапа в онтогенетическом развитии птенцов воробьиных птиц, взяв за основу развитие терморегуляции и теплового баланса: 1 — ранний гнездовой, до появления терморегуляции; 2 — поздний гнездовой, до слета из гнезда; 3 — выводковый — кочевки с родителями; 4 — дефинитивный. Исходя из теплового баланса птиц на разных этапах онтогенеза, Шилов показал связь этой важнейшей функции организма с развитием морфо-физиологических признаков и с поведением птиц.

Существуют и другие схемы этапности развития птиц в зависимости от того, развитие какой именно системы было положено в основу периодизации. Так, известна периодичность в развитии гормональных функций организма птиц, полностью согласующаяся с развитием других физиологических функций (Строганова, 1951).

Таким образом, у млекопитающих и птиц периодичность постэмбрионального онтогенеза всецело зависит от зрелости физиологических функций и морфологических структур ко времени рождения или вылупления.

Периодичность индивидуального развития, большая изменчивость начальных его этапов, имеют непосредственное отношение к процессам одомашнивания животных.

МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ У ЖИВОТНЫХ ПРИ ДОМЕСТИКАЦИИ

Лабильность и изменчивость молодых животных, позволяющая им приспосабливаться к различным условиям жизни, в частности, питания, а также и подвижность их нервных процессов, явились еще в древности предпосылкой для одомашнивания диких животных. И в настоящее время работы по одомашниванию некоторых копытных животных (антилопы) проводятся именно с молодыми особями (Боголюбский, 1960[а]).

При одомашнивании условия жизни животных подвергаются коренным изменениям — меняется тип питания, уменьшается предел колебания окружающей температуры, снижается двигательная активность. Все эти причины, а также и непрерывный отбор желательных признаков, вызывают глубокие изменения в морфологических и физиологических особенностях одомашненных животных.

Значительный интерес представляет изучение весовых соотношений органов у домашних животных в связи с доместикационными изменениями в морфогенезе.

Различные соотношения органов у белых и серых рас крыс (Rattus norvegicus) приводит в своей монографии Х. Дональдсон (Donaldson, 1924). Еще раньше изучал соотношения веса мозга у серых и белых крыс Хатаи (Hatai, 1909). Сравнительнае изучение весовых соотношений внутренних органов (сердце, печень, почки, селезенка) у серых и белых мышей провел Роте (Rothe, 1934).

Уже у белых рас домовых мышей и крыс отмечаются изменения в нервной системе и других органах, имеющие доместикационный характер. Относительный вес мозга крыс альбиносов на 12—15% меньше, чем у серых, что в большей мере связано с образом жизни тех и других. У серых крыс, содержащихся в неволе, относительная величина мозга и вес тела приближаются к показателям белых крыс (Hatai, 1909; Donaldson, 1924).

Вес надпочечников серых крыс в 2—3 раза выше, чем у белых (Watson, 1907; Donaldson a. King, 1929; Rogers a. Richter, 1948). Также у диких американских индеек (Meleagris gallopava) надпочечники значительно больше, чем у домашних, что объясняется более напряженным образом жизни диких животных по сравнению с одомашненными (Höhn, 1961). Эти морфологические различия обусловлены различным характером обменных процессов: обмен веществ у серых крыс значительно выше, чем у белых в одинаковых условиях жизни (Benedict a. Petrick, 1930).

Мы изучали относительную величину сердца у таких близ-

ких групп, как серые и белые расы домовой мыши и у их помесей. Известно, что серые и белые мыши чрезвычайно резко различаются по своей двигательной активности (Dawson, 1932; Grüneberg, 1952 и др.). Соответственно, сердечный коэффициент у белых мышей составляет 0,51, в то время как у подвижных серых мышей — 0,72. У их помесей в первом поколении относительный вес сердца занимает промежуточное положение, так же как и вес тела и общая двигательная активность. Во втором поколении, где происходит расщепление признаков, белые помесные мыши имели больший вес тела и меньший относительный вес сердца, чем их серые однопометники (Ilегельман, 1959). Даже в пределах одной подвидовой или породной группы отмечается тесная корреляция между активностью животного и относительной величиной его сердца.

Из работ Меллера (Meller, 1919) и Гессе (Hesse, 1921) известно, что у диких кроликов величина сердца и мозга больше, чем у домашних. Но особенно велика разница в сердечном коэффициенте у зайцев и кроликов: у зайца 0,75, у кролика 0,27 (Clark, 1927).

Коржуев и Гольдфарб (1954) показали, что особенности поведения зайцев в естественных условиях их жизни, связанные с большой двигательной активностью, обеспечиваются хорошо развитыми механизмами снабжения организма кислородом. Помимо высокого сердечного коэффициента у зайцев выше уровень таких компонентов крови, как гемоглобин (у зайцев 16,5—17,6 г%, у кроликов — 12,5 г%).

Известно, что при доместикации у животных уменьшается размер гипофиза (Медведева, 1946).

У домашних животных возникают признаки, никогда не встречающиеся у диких их родичей и предков — вислоухость, пегость, коротконогость, отсутствие или слабое развитие шерстного покрова и т. д. Лоренц (Lorenz, 1959) считает некоторые из этих признаков, например, вислоухость, коротконогость, загнутый хвост и, особенно, поведение домашних животных (неагрессивность) неотеническими признаками, закрепляющимися при доместикации.

Доместикация затрагивает все морфо-функциональные системы, поскольку у домашних животных очень сильно видоизменены условия жизни. В первую очередь, изменяются органы пищеварения — у домашних кошек, в питание которых включается значительное количество растительной пищи, кишечник удлиняется по сравнению с кишечником их диких родичей, а у домашних кроликов, в связи с тем, что в питании их немалое место занимают концентраты, кишечник короче, чем у диких.

Менее подвижный образ жизни домашних животных при-

вел к уменьшению относительного веса мозга. Дарвин в своей книге «Изменение животных и растений в домашнем состоянии» пишет, что если домашние породы кроликов имеют более крупные размеры и больший вес, чем дикие, то размеры мозга у них не увеличиваются соответственно, а имеют тенденцию к уменьшению. «Мы видим таким образом, что самый важный и сложный орган во всем организме подчиняется закону уменьшения в размерах вследствие неупотребления» (Дарвин, изд. 1941 г., стр. 108). Дарвин приводит также многочисленные материалы по изменению соотношения частей скелета при одомашнивании у сельскохозяйственных птиц.

Очень глубокие изменения при одомашнивании претерпевает кровеносная система и сердце у птиц. По Кларку сердечный коэффициент домашней утки 0,63, у дикой 1,06.

С. Н. Боголюбский изучал возникновение доместикационных изменений у домашних овец, сравнивая их с архарами (1958, 1959). Относительный вес сердца у домашних овец приблизительно в два раза меньше такового у архаров и муфлонов. У домашних овец относительно меньше вес легких и почек. Сравнивая органы плодов овец и архаров, Боголюбский установил у домашних овец меньший вес мозга (2,0%) по сравнению с архарами (2,63%). У домашних животных происходит высокая специализация функций — повышается плодовитость (сельскохозяйственная птица, свиньи, овцы), возникает высокая молочная продуктивность, многократно превышающая потребности потомства, и т. д.

Следует остановиться еще на одном вопросе, связанном с возникновением морфологических изменений в индивидуальном развитии организма. В процессе эволюции определенных групп животных возникающие в онтогенезе адаптивные морфологические изменения имеют тенденцию к сдвигу в более ранние стадии (гетерохронии). Очень ярко это проявляется у домашних животных, эволюция которых прошла под непрерывным влиянием человеческой деятельности. Если мы сравним возникновение в онтогенезе домашних животных породных различий, то они обнаруживаются в очень раннем эмбриогенезе, то есть на той стадии развития, когда отбор, по существу, не играл никакой роли.

Сравнение эмбрионального развития двух пород кроликов — крупной, весом 5 кг, и мелкой польской, весом 1,7 кг, показало, что уже на самых ранних этапах развития длина эмбриона у кроликов крупной породы была 23,1 мм, а мелкой 18,1 мм (Painter, 1928).

Кастл и Грегори (Gastle a. Gregory, 1929) сопоставили число бластомеров у эмбрионов крупной и мелкой породы кроликов через равные сроки (табл. 37).

Таблица 37

Число бластомеров у зародышей кролика (по Castle a Gregory)

Возраст в часах	Среднее число бластомеров	
	мелкая порода	крупная порода
32,5	4,06	4,41
40	8,29	9,94
41	8,62	11,64
48	14,00	21,75

Как следует из данных, приведенных в таблице 34, уже через двое суток после начала развития число бластомеров зародыша крупной белой породы в два с половиной раза превышает число бластомеров мелкой породы. Сходные материалы по различиям в величине тела эмбрионов у крупных и мелких пород цыплят (белый леггорн и род-айланд) получили Бланн и Грегори (Blunn a. Gregory, 1935), а также у зародышей десятидневного возраста Т. Байерли (Byerly, 1930).

У мясных и немясных пород овец в раннем эмбриогенезе по-разному идет развитие осевого и периферического скелета (Боголюбский, 1960[б]). Доказательством того, что породные признаки проявляются в зародышевом периоде, пишет Боголюбский, является закладка курдюка у курдючных овец уже в зародышевом развитии.

Работами Боголюбского (1957, 1959, 1960[а], 1964), Третьякова (1962) и другими установлено, что уже в раннем эмбриональном развитии сельскохозяйственных животных складываются породные и конституционные особенности их морфогенеза.

«Чем раньше появляется новый признак или свойство, тем сильнее отражается изменение на последующем процессе развития» (Боголюбский, «Проблема возникновения породных и продуктивных свойств в онтогенезе сельскохозяйственных животных», 1960, стр. 7).

Таким образом, периодичность развития морфо-физиологических особенностей организма тесно связана с возникновением специфических для каждого отдельного этапа реакций на факторы окружающей среды. Наиболее выраженными эти изменения реактивности организма на протяжении постэмбрионального онтогенеза являются у незрелорождающихся животных, ранний период после рождения у которых, до прозревания, является как бы продолжением эмбрионального развития.

Значение периодичности развития морфо-функциональных систем организма в жизнедеятельности животных очень велико. Лабильность организма на ранних стадиях онтогенеза позволяет лучше приспосабливаться к изменениям среды и, в

конечном счете, обеспечивает выживание в борьбе за существование.

В условиях жизни природных популяций смена реакций на среду в разных возрастных категориях определяет лучшую выживаемость вида, так как при экстремальных воздействиях факторов среды сохраняется та возрастная группа, для которой данные условия являются наименее губительными.

Наличие в популяции разных возрастных групп, характеризующихся неодинаковыми реакциями на среду, расширяет диапазон переносимых видом условий (Поляков, 1956, 1964 и др.).

Большая изменчивость ранних стадий развития является основной предпосылкой для одомашнивания диких животных, так как именно в молодом возрасте они способны лучше приспособиться к новым условиям жизни в неволе. Это приспособление идет как к отношении морфо-функциональных систем, так и высшей нервной деятельности — поведения. В дальнейшем лабильность организма домашних животных в раннем возрасте способствует возникновению новых пород.

В пределах одной породы специфическими воздействиями на животных в начале их онтогенетического развития можно направленно влиять на морфообразование, что позволяет получать животных с определенными конституциональными и функциональными особенностями. В конечном счете, условия выращивания молодняка обеспечивают уровень продуктивности взрослых животных.

ГЛАВА VIII

ЗНАЧЕНИЕ РАННИХ МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ В ОРГАНИЗМЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПТИЦ

СТОЙКОСТЬ ВОЗНИКШИХ В РАННЕМ ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ

Изменения, возникающие на ранних стадиях онтогенетического развития организма, являются наиболее общими и наиболее глубокими.

«...путем эмбриональных изменений зачатков на ранних стадиях развития во взрослом организме достигаются одинаково направленные изменения общего характера, путем изменения конечных стадий — частные и ограниченные по месту изменения частей и признаков взрослого животного» (А. Н. Северцов, 1912 — по изд. 1945 г., стр. 211).

Этим определяется и большая стойкость, длительность, возникающих в раннем периоде индивидуального развития особенностей.

В литературе встречаются многочисленные разрозненные факты, иллюстрирующие глубокое влияние ранних изменений в морфо-функциональных системах на всю дальнейшую жизнедеятельность организма.

Известно, какое глубокое влияние оказывает периодическое охлаждение инкубационных яиц на вылупляющихся цыплят и взрослых птиц. Охлаждение яиц во время инкубации не только способствует развитию терморегуляции цыплят (Хаскин, 1960), но и обеспечивает их лучший рост после выхода из яиц. В опытах Кучеровой (1962) цыплята породы белый леггорн, вылупившиеся из охлажденных яиц, имели в возрасте 45 дней вес 331—327 г, в то время как вес контрольных равнялся всего 270 г.

Температурные условия инкубации куриных яиц определяют различия в физиологическом состоянии вылупляющихся

цыплят, сохраняющиеся и в постэмбриональном периоде развития, по наблюдениям до 4-месячного возраста (Ротт, 1964).

Переменная температура инкубации гусиных яиц приводит в дальнейшем к значительным изменениям роста гусей при одинаковых условиях кормления и содержания (Руус, 1963).

На формировании организма сильнее сказываются те изменения, которые возникли в период раннего онтогенеза (Боголюбский, 1960).

Выращивая молодых животных в дифференцированных условиях кормления и температуры, мы показали то глубокое влияние на морфогенез и на функциональное состояние систем организма, которое вызывает раннее воздействие факторов. У взрослых мышей и морских свинок сохраняются те особенности соотношения органов, которые были вызваны действием соответствующих факторов в раннем постэмбриональном периоде. Заслуживает внимания, что даже в такой лабильной ткани, как кровь, сохраняются длительные последствия ранних воздействий.

Общий рост животных также в значительной мере определяется условиями раннего постэмбрионального развития. Как мы показали в предыдущих главах, в зависимости от того, каким был уровень кормления кроликов или цыплят в первые недели постнатальной жизни, дальнейший рост их может проходить с различной интенсивностью, несмотря на одинаковые условия кормления и содержания животных. Специфичность действующего фактора играет здесь меньшую роль. Так, аналогичные результаты мы получали при выращивании цыплят в неблагоприятных для развития световых условиях — при длительном постоянном интенсивном освещении. Выращивание цыплят в угнетающих условиях освещения вызвало в дальнейшем их замедленный рост, несмотря на благоприятные условия содержания в течение трех последующих месяцев, и торможение развития репродуктивной системы, что проявилось в резком отставании роста и развития яичников и гребня.

Влияние условий развития организма в раннем возрасте на такую поздно формирующуюся систему, как репродуктивная, представляет особый интерес. В этом направлении наиболее убедительный материал был получен нами на цыплятах, которые подвергались тем или иным воздействям в первые дни или недели после выхода из яиц, а в дальнейшем содержались вместе с контрольными птицами в одинаковых условиях. Цыплята, которые в течение первого месяца жизни облучались ультрафиолетовыми лампами, дали в дальнейшем, как это было показано раньше, значительно бóльшую яйцепродукцию. Так как ультрафиолетовая часть спектра полностью поглощается в покровных тканях и не проникает в глубокие слои,

то прямым воздействием ультрафиолетового облучения на половые железы подобную стимуляцию их деятельности объяснить нельзя. Здесь, по-видимому, происходит повышение процессов жизнедеятельности организма в раннем возрасте, которое затем косвенно влияет и на дальнейшее развитие животного, обеспечивая функциональную активность и тех систем, которые в момент воздействия еще не были развиты.

Во всех подобных случаях, когда в начале постнатального онтогенеза (в «критический» период) происходят определенные сдвиги под воздействием различных внешних факторов, изменяющие уровень и характер морфо-функциональных систем, некоторые изменения неспецифического, по-видимому, характера происходят и в других системах. Поэтому те функциональные системы, которые возникают или развиваются значительно позже, также оказываются видоизмененными.

Эти зависимости являются достаточно сложными, многообразными и в конкретных случаях имеют свою специфику. Мы уже выше показали влияние ранних воздействий света и ультрафиолетовой радиации на репродуктивную систему, которое является поразительным в том отношении, что ее функционирование начинается значительно позже, чем происходили изменения в организме в раннем постэмбриональном онтогенезе. В других случаях влияние ранних воздействий может иметь еще более длительный характер.

У цыплят, подвергшихся в возрасте 12 дней гамма-облучению в различных дозах, в дальнейшем рост происходил неодинаково и находился в обратном соотношении с полученной цыплятами дозой радиации. При облучении дозами до 300 р наблюдалось стимулирующее влияние на рост цыплят. При действии больших доз — от 600 до 1000 р — происходило торможение общего роста тела. В дальнейшем весовые изменения у молодых кур, возникшие вследствие их облучения в раннем возрасте, не только не исчезли, но стойко сохранялись до полного развития птицы. Наблюдения за облученными курами велись до 16-месячного возраста и закономерная зависимость между весом птицы и дозой полученного ею облучения не уменьшилась.

Более того, обнаружилось некоторое увеличение веса яиц, снесенных курами, облученными в раннем возрасте небольшими, стимулирующими дозами, по сравнению с необлученным контролем. Вес яиц кур, облученных большими дозами, значительно меньше, чем контрольных (рис. 53). По-видимому, изменение веса яиц у кур, облученных в раннем возрасте, коррелятивно связано с изменениями веса тела.

Таким образом, влияние ранних воздействий факторов на размножение взрослых животных можно рассматривать как частный случай общего последействия на организм.

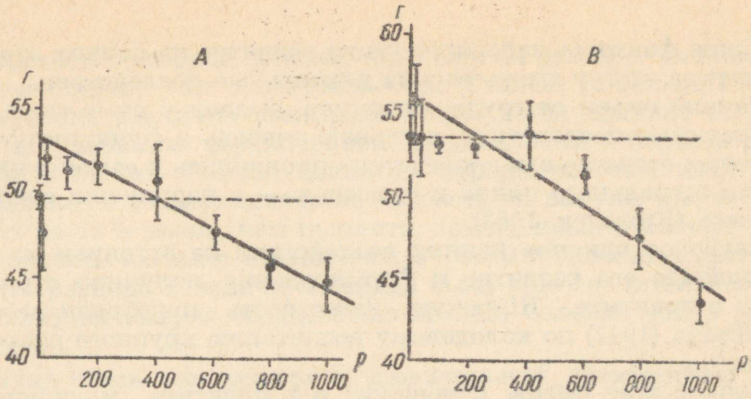


Рис. 53. Зависимость веса яиц, снесенных облученными курами, от дозы (по Вахеру, 1965). А — леггорны, В — нью-гемпширы.

Значительный материал получен на грызунах как в природных условиях, так и в лабораторном эксперименте.

Кошкина (1957), изучавшая в течение ряда лет динамику численности красно-серых полевок в лесах Кольского полуострова, показала, что молодые полевки, пережившие неблагоприятные условия жизни, впоследствии так и не приступают к размножению, даже если все необходимые условия микроклимата и корма находятся в пределах оптимума.

Каганцова (1953) в лабораторных опытах выявила различную реакцию молодых и взрослых полевок на угнетающие воздействия среды. Угнетение полевок неблагоприятными условиями температуры и корма вызывало глубокие нарушения в жизнедеятельности и молодых и взрослых зверьков. Однако при переводе их в благоприятные условия существования у взрослых зверьков восстанавливались функции размножения, в то время как молодые утрачивали их полностью.

Голенищев (1958) создавал полевкам несколько менее суровые условия, чем это делала Каганцова. Угнетению подвергались молодые полевки в возрасте 15—20 дней. У последних после длительного (3 месяца) восстановительного периода, в течение которого они содержались в оптимальных условиях, восстановилась функция воспроизводительной системы, но размножаемость была невысокая, что указывает на пониженную жизненность. Вес новорожденных детенышей был значительно ниже, чем у контрольных полевок, и в течение всего первого месяца жизни, пока они находились под наблюдением, вес их оставался на более низком уровне. У детенышей подопытных самок глаза открывались позже, чем у контрольных, что свидетельствует о задержке их развития.

Такие факторы, задерживающие развитие на ранних этапах онтогенеза, могут иметь весьма длительные последствия.

Ранний отъем от груди, например, вызвал у крыс тяжелые необратимые последствия, в первую очередь в функции почек. В зрелом возрасте эти последствия проявились у самок в нарушении эстрального цикла и у самцов — в нарушении сперматогенеза (Кржечек, 1963).

Глубокое влияние ранних воздействий на организм на все дальнейшее его развитие и формирование получило отражение и в практике. Широкую известность приобрели работы Штеймана (1947) по холодовому воспитанию крупного рогатого скота.

Вопрос этот имеет отношение и к практике медицины и воспитания человека. Аршавский (1954[6]) рассматривает так называемую физиологическую потерю веса новорожденными. Экспериментируя с собаками, он установил, что те щенки, которые начинают сосать мать сразу после рождения, не имеют никакого снижения веса в первые дни постнатальной жизни, прозревают на 8—10 день и зубы у них прорезаются на 22—23 день. Те же щенки, которые были отняты от суки на 20—24 часа после рождения и лишь после этого были подложены под мать, имели потерю в весе, глаза у них открылись на 13 и даже на 18 день, а зубы прорезались на 30—34 день. Также и возникновение пищевого рефлекса на мясо оказалось у подопытных щенят задержанным по сравнению с интактными щенками. Аналогичные данные были получены при сравнении новорожденных детей, которых прикладывали к груди в разные сроки после рождения. Если новорожденных детей кормить, как это принято в клиниках, через 12 часов после рождения, то условнорефлекторные реакции кожных рецепторов возникают у таких детей лишь на 6—8 день и даже позже. У детей, которые начинают сосать через 20—30 минут после рождения, эти условнорефлекторные реакции возникают уже на второй день жизни.

Коровы, покрытые в раннем возрасте (1 год — 1 год и 2 месяца), отстают в росте от коров, покрытых в более поздние сроки, и молочная продуктивность их на протяжении всей жизни остается на более низком уровне (Малышева, 1953).

Некоторые факторы влияют на формообразование косвенно, например, через ограничение двигательной активности. При клеточном содержании кур наблюдается изменение целого ряда весовых показателей, отражающих функциональное состояние систем организма: уменьшаются скелетная мускулатура, сердце, легкие, мозг, глаза (Глаголев, 1958). Характерно, что если цыплята помещаются в клетки в позднем возрасте (25 недель), то никаких изменений в относительном весе их внутрен-

них органов — сердца, печени, щитовидной железы, яичников, надпочечников — не обнаруживается (Francis, Roberson, 1963).

Глубокие различия возникают тогда, когда цыплят содержат в условиях ограниченной подвижности с первого дня жизни. В наших опытах цыплята породы нью-гемпшир, содержавшиеся до двухмесячного возраста на выгуле, имели вес сердца на 19% выше, чем цыплята, помещенные в клетки, где подвижность их была ограничена. У более подвижных леггорнов эта разница в величине сердца была еще значительнее — у цыплят на выгуле сердце было на 34% больше, чем у клеточных.

Такая связь веса сердца с двигательной активностью наблюдается и у млекопитающих. Боголюбский (1937) показал различие в относительном весе сердца у лошадей в зависимости от их подвижности: у тяжеловозов относительный вес сердца 0,58%, а у рысаков 1,0%.

Шварц (1948, 1959) приводит значительный материал, иллюстрирующий зависимость размеров сердца от активности животного в пределах вида, подвида, популяции и у отдельных особей.

Здесь следует остановиться несколько на длительном последействии температурного фактора. Терморегуляция является одной из наиболее генерализованных функций в организме высших животных. В эволюции животных она возникает на сравнительно позднем этапе видообразования, играя важнейшую роль в приспособительных реакциях наиболее высокоорганизованных форм. Также в онтогенезе птиц и млекопитающих терморегуляция возникает на сравнительно поздней стадии развития — в конце эмбрионального или начале постэмбрионального периода.

Вопрос о том, в какой мере температурные условия могут изменять нормальный ход развития терморегуляции, имеет немаловажное значение. В значительной мере мы осветили этот вопрос в четвертой главе. Здесь мы коснемся этой проблемы лишь в общих чертах. Исследованиями Броуди (Brody, 1945), Джелинео (1959), Антошкиной (1939), Калашникова (1963) и других было показано, что воздействие пониженной температуры среды в раннем возрасте оказывает стимулирующее влияние на развитие терморегуляции.

В норме развитие терморегуляции происходит в раннем периоде после рождения. Поэтому стимуляция развития терморегуляции может, как будто бы, иметь только временный эффект, ускоряя ход естественного развития. Однако это не совсем так.

Как показали исследования Рогаль (1955), развившиеся в период раннего онтогенеза механизмы терморегуляции у телят

при холодовом их воспитании, являются стойкими и обнаруживаются даже в возрасте 30 месяцев.

К этому вопросу можно подходить и с другой точки зрения. Установившаяся терморегуляция предохраняет молодых животных от переохлаждения и перегрева и способствует большей их сопротивляемости неблагоприятным температурным условиям. В конечном счете, это обеспечивает повышенную выживаемость животных. Если такое ускорение развития терморегуляции даже на несколько дней или недель повысит сопротивляемость животных неблагоприятным воздействиям, то оно даст им значительное преимущество в выживании в наиболее трудный для них ранний период постнатальной жизни.

В заключение следует подчеркнуть, что под воздействием внешних условий у новорожденных животных происходят изменения как в поведении, так и в морфо-функциональных системах.

Кольберт (Colbert, 1958) подчеркивает, что морфология и поведение развиваются вместе, как адаптация к среде.

Характерным соотношениям величины мозга и уровня основного обмена у представителей разных отрядов и семейств птиц и млекопитающих соответствует та или иная сложность их поведения (Стрельников, 1963). Если у взрослых форм при изменении условий жизни происходит изменение поведения, а затем возникают изменения в физиологических приспособлениях и морфологических структурах, как конечный результат действия среды (Кашкаров, 1939; Калабухов, 1950, 1954), то у молодых организмов положение несколько иное. У животных в раннем онтогенезе в силу того, что организм продолжает интенсивно расти и дифференцироваться, отсутствуют стойкие специфические реакции на среду, а само поведение животных еще не сложилось, все эти три последовательных этапа приспособления сближены и протекают одновременно, что обусловливает бóльшую изменчивость организма. Поэтому изменения у молодых животных возникают обычно как в сфере морфологических образований, так и физиологических реакций и поведения.

В начале постэмбрионального развития у животных наблюдается период расширенной ориентировочной реакции, который является важнейшим этапом формирования рефлекторной деятельности взрослого животного. Образующиеся в этот период рефлекторные акты связаны с развитием определенных морфологических и физико-химических особенностей организма (Слоним, Уждавини, Файзиев, 1955; Образцова, 1964).

Известны два типа адаптаций организма к факторам внешней среды: 1) путь функциональных адаптивных реакций

в пределах установившегося стабилизированного состояния системы; 2) изменение уровня стабилизации (Корниенко, Маслов, Шилов, 1965).

Первый путь в бóльшей степени характерен для взрослых, вполне сложившихся организмов.

Из-за отсутствия у новорожденных животных каких-либо сложившихся, сформированных реакций на среду, у них, по-видимому, адаптации к условиям окружающей среды в большей степени обусловлены изменением уровня стабилизации. Возникающие в раннем онтогенезе сдвиги оказывают влияние на интимные процессы жизнедеятельности и обусловливают изменения во всех системах и органах, что приводит к существенным изменениям в организации и жизнедеятельности взрослых форм.

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ «ЗАПЕЧАТЛЕВАНИЯ» ПОВЕДЕНЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ И МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Во введении мы останавливались на исследованиях современных этологов, разрабатывающих проблему «импринтинга» — «запечатлевания».

Как Лоренц, так и большинство других этологов, исследовавших явление «запечатлевания», сосредоточили свое внимание на возникновении и развитии поведенческих актов животных, по преимуществу возникновении социальных отношений между особями одного вида или разных видов. За истекшие 30 лет после опубликования первой работы Лоренца, посвященной этому явлению, этологами был собран обширный фактический материал и получены весьма интересные результаты, позволяющие сделать некоторые заключения о механизмах возникновения сложных взаимоотношений между особями в сообществе.

Дж. Скотт (J. Scott, 1964) описал поведение ягненка, выпоенного вручную в течение всего 10 дней после рождения. Впоследствии этот ягненок всюду следовал за людьми, но не взаимодействовал с особями своего вида. Даже во взрослом состоянии, в возрасте 3-х лет, эта овца не следовала за пасущимся стадом, держась особняком; родив ягненка, она его не отгоняла, когда он подходил сосать, но никогда не звала и не искала, что доказывает полное нарушение у нее нормального материнского инстинкта.

У разных видов животных «импринтинг» имеет очень различное проявление — у некоторых он возникает быстро и сохраняется стойко (среди птиц Anatidae, среди млекопитающих Ungulata).

У других видов он вырабатывается с трудом или вообще не возникает. В значительной мере это связано с развитием локомоторной функции организма (Klopfer, 1962).

Очень ярко выражена реакция следования у выводковых птиц в первые часы после вылупления (Lorenz, 1935; Collias, 1952; Hess, 1959; Schutz, 1963; Shein, 1963 и др.). При этом выяснилось, что развитие социальных отношений у птиц тесно связано с реакцией настораживания (Thompson, Dubanowsky, 1964). Это свидетельствует о генерализации поведенческих реакций птенцов в первые часы после вылупления.

Известно, что у овец и некоторых других копытных животных реакция следования является врожденной (Слоним, 1951; Понугаева, 1960 и др.). Однако эта реакция может осуществляться лишь при определенных условиях контакта матери с новорожденным. Были проведены обстоятельные исследования развития инстинкта следования у овец. Установлено, что родившая овца в первые часы после родов охотно принимает ягненка как своего, так и чужого; именно в это время и возникает прочный контакт овцы с ягненком. Уже через несколько часов овца, не видевшая до этого ягненка, отказывается его принять и у ягненка именно в силу поведения матери полностью отсутствует реакция следования не только за ней, но и за другими особями своего вида вообще (Collias, 1954 и др.).

Если у выводковых птиц и у ягнят эта реакция возникает в первые часы после рождения или вылупления, то у собак она отставлена во времени из-за периода раннего постнатального онтогенеза, когда они еще слепы. Только несколько позже у щенят обнаруживается способность закреплять определенные реакции на окружающую среду. Подобно тому, как в опытах Выржиковского и Майорова изолированное воспитание щенков привело к сохранившимся на всю жизнь реакциям раннего возраста на внешние факторы, так и в исследованиях, проведенных за рубежом в последние годы, получены материалы, позволившие периодизировать развитие поведенческих реакций собак. Было установлено, что до трехнедельного возраста собака еще не способна выработать контакт с человеком. Полная изоляция щенков до 14-недельного возраста от человека приводит к тому, что они неспособны в дальнейшем привыкнуть к нему. Даже представители таких давно окультуренных пород, как кокер-спаниель, становятся совершенно дикими. Если же щенята отняты от матери раньше, то у них может возникнуть контакт только с человеком, но не образуются нормальные взаимоотношения с особями своего вида (Scott, 1964; Clark et al. 1951; Melzak a. Thompson, 1956 и др.).

Известны критические периоды развития поведенческих реакций у мышей (Williams a. Scott, 1953; Denenberg, Hudgens, Zarrow, Fredericson, 1951; Terman, 1963).

Основные положения «импринтинга» (запечатлевания) заключаются в следующем:

1) «Импринтинг» может осуществляться на протяжении очень короткого, вполне определенного для данного вида периода времени, в раннем онтогенезе животного. Эти периоды были определены как критические в возникновении специализированных поведенческих актов. До и после этого критического периода внешними воздействиями очень трудно, а подчас и вообще невозможно изменить врожденные поведенческие реакции животного.

2) Отмечается необратимость возникших в результате «запечатления» в раннем возрасте особенностей поведения животного. «Запечатлевания», раз возникнув, сохраняются на протяжении всей жизни животного.

3) Многие аспекты поведения животных, не включенные в функциональную деятельность в раннем постнатальном возрасте, в течение которого действует «запечатлевание», впоследствии реагируют в направлении ранее возникшего «запечатлевания».

Так, например, если «запечатлевание» произошло у птенцов в первые часы или дни жизни по отношению к особи другого вида, то впоследствии, когда птица достигает половозрелости, у нее возникает половой рефлекс также в отношении этого другого вида. Такие факты отмечались в литературе неоднократно.

4) Если у птицы возникло «запечатлевание» в отношении одной какой-либо особи другого вида, то у нее сохраняется специфическая социальная реакция и на других особей этого же вида. «Запечатлевание», таким образом, происходит не в отношении одной отдельной особи, а является значительно более генерализованным процессом (Lorenz, 1935; Moltz, 1961).

Для разных видов животных в настоящее время получены характеристики их «критических» периодов. У зреловылупляющихся птиц, особенно у гусеобразных, эти реакции возникают тотчас после вылупления и имеют необычайно стойкий характер. Из млекопитающих «запечатлевание» хорошо изучено у собак и овец, хотя имеются исследования, проведенные на мышах и др. животных. У овец, также рождающихся на достаточно высокой ступени развития, «запечатлевание» наблюдается в течение первых дней постнатального периода. У щенят же, которые относятся в значительной мере к незрелорождающимся животным, критический период «запечатлеваний» наблюдается в возрасте нескольких недель, когда щенок уже прозрел и достаточно хорошо развит, чтобы у него могли возникнуть реакции на других особей своего или другого вида.

В работах этого направления, как мы уже отмечали выше,

исследуются только изменения в поведении животных, в их сложной нервной деятельности. По существу они не затрагивают изменений в морфологических структурах, в развитии физиологических функций в раннем возрасте под влиянием внешних раздражителей.

Гесс (Hess, 1959) в связи с влиянием раннего «запечатлевания» на последующие особенности сексуального поведения взрослых особей отмечает, что «запечатлевание» относится не только к поведенческим реакциям животных, но и к общебиологическим проблемам эволюции и специализации.

Надо сказать, что и Лоренц обнаружил значительное сходство в закономерностях возникновения «импринтинга», как стойких изменений поведения животного в результате влияния на него в раннем возрасте внешних раздражителей, с известными в механике развития стойкими изменениями морфологических свойств в раннем возрасте, установленными Шпеманом (Lorenz, 1937).

Однако все дальнейшие исследования этологов не затрагивают этого вопроса общности или сходства процессов развития поведения и морфо-функциональных систем.

Как мы видели из материала, изложенного в предыдущих главах, и морфологические, и физиологические изменения в раннем возрасте, и стойкий характер этих изменений имеют немало общего с особенностями поведенческих реакций при «запечатлевании». Такое отношение к явлениям «запечатлевания» было сформулировано Слонимом: «Под термином «запечатлевание» имеется в виду формирование таких условных рефлексов, которые, образовавшись на известных (главным образом ранних) этапах постнатального онтогенеза, являются практически неугасимыми» (Слоним, 1964, стр. 8).

К таким явлениям Слоним относит, например, стойкие изменения терморегуляции под влиянием температуры среды. Характерно, что длительно сохраняющиеся изменения терморегуляции вследствие ранних температурных воздействий наблюдаются у таких зрелорождающихся животных, как телята (Рогаль, 1955, 1958) и морские свинки (Калашников, 1958).

Сходство, и даже некоторый параллелизм, в развитии поведенческих реакций и физиологических функций в раннем постэмбриональном онтогенезе обусловлены существующими между ними теснейшими связями. Бирюков (1963) подчеркивает, что у животных имеется совпадение физиологического и психического, что психическая реакция всегда обусловлена определенными физиологическими процессами.

Если мы теперь постараемся сопоставить те закономерности, которые были выявлены в возникновении «запечатлевания» поведенческих актов в раннем возрасте у животных, с закономерностями, известными в возникновении морфо-функцио-

нальных особенностей организма, то мы убедимся в их совпадении.

1) Наличие критических периодов в раннем онтогенезе — тех определенных отрезков в индивидуальном развитии, в течение которых возникают различные морфологические и функциональные сдвиги в организме.

Практически на всем протяжении индивидуальной жизни животных могут возникать определенные изменения, имеющие адаптивный характер. Однако только изменения, вызванные воздействием внешних факторов на определенной ступени развития организма, могут иметь стойкий характер. Эти моменты, называемые «критическими» периодами, хорошо известны в морфологии (Светлов, 1956, 1960 и др.; Трифонова, 1963 и др.).

«Внешними воздействиями возможно изменить ход развития на достаточно ранних стадиях развития, в период становления органов... сформированные органы уже не поддаются или поддаются в значительно меньшей степени изменяющему воздействию внешней среды» (Емельянов, 1956, стр. 157).

Такие же периоды большей реактивности, чувствительности организма к внешним воздействиям наблюдаются и в развитии физиологических функций.

В предыдущих главах настоящей работы мы приводили многочисленные примеры, иллюстрирующие изменения физиологических функций животных в раннем постэмбриональном периоде под воздействием некоторых физических факторов среды.

Стойкость возникающих в раннем возрасте особенностей функционирования организма может быть можно в какой-то степени объяснить возникновением определенного типа обмена, который и сохраняется затем в течение всей жизни животного (Пшеничный, 1959; Подоба, 1964).

Анохин (1962) рассматривает функциональную систему как динамическое образование, которое в каждом конкретном случае складывается из различных структур, являющихся основой саморегуляции целого организма. В наибольшей степени это относится к ранним стадиям развития. Именно в это время и складывается тип динамической функциональной системы, уровень и характер которой сохраняется в дальнейшем.

2) Необратимость ранних изменений известна как в поведенческих реакциях — «импринтинге», так и в возникновении морфо-функциональных особенностей организма. Необратимость сдвигов в физиологических процессах, возникающих в раннем возрасте, менее исследована. Трудность здесь заключается в том, что сами физиологические процессы на протяжении индивидуальной жизни животного испытывают непрерывные закономерные изменения. Поэтому изменения определенных функций в раннем возрасте на следующем этапе развития

могут исчезнуть. Это мы наблюдаем в развитии терморегуляции у молодых животных, которых мы подвергаем периодическому охлаждению в раннем возрасте — эффект стимуляции наблюдается до тех пор, пока не развивается терморегуляционный аппарат и у контрольных животных. Вероятно, здесь могут быть закономерности более сложного порядка — как показали исследования Рогаль, у телят «холодного» выращивания изменяется весь характер терморегуляции, как результат ранних воздействий на организм низких температур.

3) Третья особенность или закономерность, характеризующая «запечатлевание» — это влияние «воздействий» в раннем возрасте на поведенческие акты, возникающие в более позднем возрасте и полностью отсутствующие в момент, когда соответствующее «запечатлевание» имело место.

В отношении развития вегетативных функций животных мы также можем констатировать влияние ранних воздействий на те функции, которые еще не развиты в момент воздействия. Так, мы отмечали влияние раннего ультрафиолетового облучения на размножаемость птиц через несколько месяцев после прекращения облучения. Мы показали также, что раннее воздействие угнетающего светового режима на рост и развитие взрослой птицы, в частности на развитие ее репродуктивной системы, сказывается через много месяцев после прекращения воздействия.

Периодическое охлаждение с дачей аскорбиновой кислоты, в опытах Канарика (1964), дало наибольший эффект не в момент воздействия, а спустя полгода.

4) Последняя, четвертая особенность «импринтинга» является наиболее специфической, имеющей отношение в основном к социальным контактам животных. Однако и распространение контактов, возникших в отношении одного представителя своего или другого вида, на всех представителей данного вида (или более общая реакция «импринтинга» на раздражитель), может быть вполне сопоставимо с реакциями животных на различные факторы среды, возникшие в результате воздействия одного какого-либо фактора в раннем возрасте.

Мы уже отмечали весьма распространенное в физиологической литературе направление исследований, рассматривающее действие какого-либо одного фактора на организм с точки зрения повышения его сопротивляемости, «неспецифической резистентности», и к другим факторам среды (работы Лазарева, Барбашовой, Русина, Зимкина, Петрова и др.).

В этом плане интересные соображения высказаны Левиным (Levine, 1957). Он считает, что возникшая в раннем возрасте реакция напряжения в организме, вызванная каким-либо стрессором (в его опытах процесс взятия крысят в руки — handling), позволяет животным впоследствии лучше противодейст-

вовать как этому же воздействию, так и другим факторам внешней среды. Это одно из немногих исследований, в котором так прямо ставился вопрос о том, что стрессорное состояние в раннем возрасте может повышать неспецифическую резистентность к физическим и психическим воздействиям одновременно. В применении к вопросу об «импринтинге» это общее в физиологических реакциях и поведении мы и стремились показать.

Мы понимаем запечатлевание в широком смысле слова, подразумевая под этим всякое, в достаточной степени сильное воздействие факторов различной природы на организм в раннем возрасте — антенатальном или постнатальном — вызывающее в нем определенные сдвиги приспособительного характера и накладывающее отпечаток на все дальнейшее развитие организма.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе была предпринята попытка показать на экспериментальном материале лабильность функциональных систем теплокровных животных в раннем постнатальном онтогенезе и ее значение в формировании склада взрослого животного. Основное внимание было направлено на изучение влияния некоторых важнейших физических факторов среды (температуры, света и ультрафиолетовой радиации) и характера питания на формирование морфо-физиологических особенностей млекопитающих и птиц в раннем онтогенезе.

Ранние изменения морфо-функциональных систем организма являются важнейшим звеном в эволюционном развитии животных. Воздействия внешних условий на молодой организм, в котором еще не завершены процессы формирования морфологических структур и физиологических функций, вызывают глубокие изменения хода развития функциональных систем. С другой стороны, молодые организмы обладают высоким уровнем метаболических процессов, наибольшей энергией жизнедеятельности, что определяет тесную зависимость их от внешних условий. Если изменения во внешней среде сохраняются длительное время, вызывая в каждом новом поколении те же направленные изменения молодых особей, то возникшие сдвиги в организации и функциях животных могут в дальнейшем закрепиться в наследственном коде (Waddington, 1957). Поэтому изменения внешней среды, вызывая глубокие изменения в организме молодых животных, приводят, в конечном счете, к формированию новых популяций.

Отсюда вытекает важнейшая роль изменчивости ранних стадий развития организма в процессах видообразования и эволюции животного мира.

Проблема лабильности раннего постнатального периода развития имеет немаловажное значение в животноводстве. Все одомашнивание животных происходило (в некоторой степени происходит и теперь) путем приручения молодых особей. Под-

вижность нервных процессов и еще не завершенное формирование морфо-функциональных систем организма животных в раннем возрасте являлись предпосылкой для лучшего приспособления их к изменившимся условиям жизни в неволе. Однако этой исторической ролью в процессах одомашнивания диких животных проблема изменчивости ранних этапов онтогенеза не исчерпывается. На протяжении длительной истории развития животноводства шел непрерывный процесс породообразования, в основе которого заложена изменчивость домашних животных.

Наконец, в пределах сложившихся пород сельскохозяйственных животных условия воспитания в раннем возрасте определяют как конституцию, так и продуктивность взрослых животных. Поэтому исследования развития физиологических процессов и морфологических структур в зависимости от различных внешних факторов в раннем постэмбриональном периоде индивидуального развития животных являются важнейшей основой создания системы выращивания молодняка.

ЛИТЕРАТУРА

Абражей А. М. 1957. К вопросу о влиянии светового режима на рост, развитие и яйценоскость домашней птицы. Тр. Ин-та зоол. АН УССР, 14, стр. 75—83.

Аджемян Х. Г. 1965. Влияние ультрафиолетовых лучей при экспериментальном пуллорозе птиц. Матер. докл. конф. молодых научных работников Ереванского зоовет. ин-та, Ереван, стр. 125—131.

Айзинбудас Л. Б., Вагонис З. И. 1962. О физиологическом направлении в учении о конституции сельскохозяйственных животных. Журн. общ. биол. т. 23, № 6, стр. 432—440.

Акопян К. А. 1939. Возрастная изменчивость картины крови крупного рогатого скота. Докл. ВАСХНИЛ, вып. 5—6.

Алиева З. 1959. Влияние ультрафиолетового облучения на рост и развитие цыплят при клеточном выращивании. Социал. с/х Азербайджана, № 3.

Алпатов В. В. 1935. Среда и рост животных. В кн. «Рост животных», Биомедгиз, стр. 326—366.

Анохин П. К. 1962. Общие принципы формирования защитных приспособлений организма. Вестн. Акад. мед. наук, 4, стр. 16—26.

Антошкина Е. Л. 1939. Онтогенетическое развитие терморегуляции. Физиол. ж. СССР, т. 26, 1, стр. 226.

Аршавская Э. И. 1951. Реактивность и ее особенности в онтогенезе. Тр. конф. по возр. изменениям обмена в-в и реактивности организма. Киев, стр. 173—181.

Аршавский И. А. 1951. Принципы и механизмы преобразования физиологических отправлений в онтогенезе. Сб. «Возрастные изменения обмена веществ и реактивности организма», Киев, стр. 62—74.

Аршавский И. А. 1951а. Проблема лабильности Н. Е. Введенского в связи с анализом механизмов преобразования деятельности нервно-мышечной системы в процессе онтогенеза. Усп. совр. биол. т. 32, в. 1(4), стр. 18—43.

Аршавский И. А. 1954а. Задачи физиологического обоснования гигиены и различные возрастные периоды в связи с этапностью онтогенеза. Тр. 1 научн. конф. по возр. морф. и физиол. изд. Акад. пед. наук РСФСР, М., стр. 86—95.

Аршавский И. А. 1954б. К характеристике кривой внеутробного изменения веса у новорожденных кроликов и щенков. Бюлл. эксп. биол. и мед. т. 38, № 8, стр. 63—66.

Аршавский И. А. 1958. Проблема специфичности в свете учения Введенского-Ухтомского — ее значение в анализе становления и преобразования функций в онтогенезе. Конф. по проблеме приспособительных реакций и методам повышения сопротивляемости организма к неблагоприятным воздействиям. Тез. докл. Л-д, стр. 5—7.

Аршавский И. А. 1960. Физиологическое значение преобразования деятельности скелетно-мышечной, дыхательной и сердечно-сосудистой систем у различных млекопитающих в процессе онтогенеза. Тр. Ин-та морф. животных, т. 31.
Аршавский И. А. 1963. К сравнительному сопоставлению энергетического правила поверхности и энергетического правила скелетных мышц в качестве факторов, определяющих индивидуальное развитие организма. «Физиологические основы сложных форм поведения». Реф. докл., АН СССР, М-Л, стр. 8—9.
Аршавский И. А., Гохблит И. И., Корниенко И. А., Розанова В. Д. 1959. К. характеристике особенностей экологии новорожденных млекопитающих в связи с возможностями их адаптации к меняющимся условиям среды. Тр. совещ. по экол. физиол. II, АН СССР, М.-Л., стр. 8—11.
Бак З., Александер П. 1963. Основы радиобиологии, Изд. иностр. л-ры, пер. с англ. М.
Барабой В. А. 1962. Биологическое действие ультрафиолетовых лучей. Усп. совр. биол. т. 53, в. 3, стр. 265—288.
Барбашова З. И. 1958а. Материалы по вопросу о регуляторных механизмах изменения сопротивляемости организма к внешним воздействиям. Тез. конф. по проблеме приспособит. реакций и методам повышения сопротивляемости организма. Л., стр. 8—9.
Барбашова З. И. 1958б. Роль верхних шейных симпатических узлов в реакции на проникающее излучение у контрольных и акклиматизированных к гипоксии крыс. Сб. «Радиобиология». АН СССР, стр. 229.
Барбашова З. И. 1963а. О корреляции между резистентностью организма и осмотической резистентностью эритроцитов. Физиол. ж. т. 49, № 5, стр. 626—631.
Барбашова З. И. 1963б. Повышение резистентности организма как биологическая защита при действии различных факторов внешней среды в полете. «Авиационная и косм. медицина» М., стр. 68—72.
Барбашова З. И. 1964. К вопросу о механизме повышения осмотической резистентности эритроцитов адаптированных к гипоксии крыс. Физиол. ж. 50, в. 11, стр. 1385—1392.
Барбашова З. И., Брейдо Г. Я. 1965. Об изменении осмотической резистентности эритроцитов при мышечной тренировке. Физиол. ж. 51, № 5, стр. 621—625.
Бартон А., Эдхолм О. 1957. Человек в условиях холода. Изд. ин. л-ры, М.
Барышева Л. М. 1951. Об особенностях высшей нервной деятельности в процессе онтогенеза у щенят. Ж. высш. нервной деят. т. 1, № 2.
Бауман В. К. 1952. Выращивание цыплят при пониженном температурном режиме. Сб. трудов инст. зоотехники и зоогигиены АН Латв. ССР, 2, стр. 167—215.
Башенина Н. В. 1960. Значение светового фактора в биологии серых полевок. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 65, в. 5, стр. 16—30.
Башенина Н. В. 1963. К вопросу о действии летальной температуры на мелких полевок (преимущественно Microtus arvalis Pall.) при естественном замерзании. Ж. общ. биол., т. 24, 5, стр. 366—373.
Беккер Р. И. 1964. О дозировании ультрафиолетового облучения сельскохозяйственных животных и птиц по данным азотистого обмена. Тр. Всес. совещ. по биол. действию ультрафиолетового излучения. Изд. «Медицина» М., стр. 29.
Белкин Р. И. 1940. Современные проблемы сравнительной патологии. Усп. совр. биол., т. 12, в. 3.
Беляев Д. К. 1950. Роль света в управлении биологическими ритмами млекопитающих. Ж. общ. биол. т. 11, № 1.
Беркович Е. М. 1959. Влияние белого и монохроматического света на животный организм. Усп. совр. биол., т. 36, в. 1 (4,). стр. 43—63.

Берман В. М. 1947. Иммунореактивность развивающегося организма. Педиатрия, 5.
Берман В. М. 1957. О некоторых чертах возрастной реактивности в инфекционных процессах. Сб. «Вопросы патогенеза и патологической анатомии инфекционных болезней», Медгиз. Л-д, стр. 13—26.
Бетц Э. 1961. Материалы к изучению эндокринного синдрома, вызванного общим облучением организма. Пер. с франц. Медгиз, М.
Бирюков Д. А. 1960. Экологическая физиология нервной деятельности. Медгиз.
Бирюков Д. А. 1962. Эволюция высшей нервной деятельности и психика. Природа, 9, стр. 44—49.
Блок Л. Н. 1962. О содержании адренокортикотропного гормона в гипофизах крыс разного возраста. Тр. НИИ биол. Харьк. гос. ун-та, т. 33—34, стр. 75—79.
Блюм В., Блюм М. 1960. Гистологические изменения после облучений. «Радиобиология», под ред. Холлендера, Медгиз, М., стр. 318—377.
Бобович В. Т., Пегельман С. Г. 1953. Влияние возраста и условий питания полевок на восприимчивость их к заражению мышеубивающими бактериями. Тр. Всес. НИИ с/х микробиологии, т. 12, в. 2, ч. 2. Сельхозгиз, стр. 59—63.
Богданов Е. А. 1923. Типы телосложения сельскохозяйственных животных и человека и их значение. М.
Богданов Е. А. 1947. Обоснование принципов выращивания молодняка крупного рогатого скота. ОГИЗ-Сельхозгиз, стр. 13—189.
Бобылева З. И. 1950. К вопросу о возрастных изменениях морфологического состава крови у крупного рогатого скота. Тр. Ставропольского с/х ин-та, вып. 5.
Боголюбский С. Н. 1936. Эволюционная морфология домашних животных. Изв. АН СССР, сер. биол., в 2—3.
Боголюбский С. Н. 1956. О периодизации в росте частей тела и органов у овец в плодный период. Сб. «Проблемы соврем. эмбриологии», ЛГУ, Л-д, стр. 140—150.
Боголюбский С. Н. 1957. Современные проблемы эмбриональной и возрастной морфологии сельскохозяйственных животных. Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, в. 22.
Боголюбский С. Н. 1958. О возникновении доместикационных изменений у овец. АН Каз. ССР, Тр. ин-та эксперим. биол., т. IV.
Боголюбский С. Н. 1959. Закономерности весового роста скелета и мышц у овец советского мериноса в плодный период. Тр. ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, в. 23.
Боголюбский С. Н. 1960а. Происхождение и преобразование домашних животных. Изд. «Наука», М.
Боголюбский С. Н. 1960б. Проблема возникновения породных и продуктивных свойств в онтогенезе сельскохозяйственных животных. Тр. ин-та морфол. животных им. А. Н. Северцова, в. 31, стр. 7—15.
Боголюбский С. Н. 1964. О задачах управления онтогенезом сельскохозяйственных животных. В кн. «Закономерности индивидуального развития сельскохозяйственных животных». Изд. «Наука», стр. 5—12.
Борисенко Е. Я. 1957. Разведение сельскохозяйственных животных. М., Сельхозгиз.
Борсук В. Н. 1948. Аскорбиновая кислота в крови и тканях кроликов и морских свинок в онтогенезе. ДАН СССР, т. LIX, № 2, стр. 397—399.
Борсук В. Н. 1949. Аскорбиновая кислота в онтогенезе у птиц. ДАН СССР, LXIV, № 3, стр. 421—423.
Бурдина В. Н., Красуский В. К., Чебыкин А. А. 1960. К вопросу о зависимости формирования высшей нервной деятельности собак от условий их воспитания в онтогенезе. Ж. высш. нервн. деят. т. 10, в. 3.

Бухавцева А. Д. 1959. К вопросу о действии света на развитие щитовидной железы. ДАН БССР, 3, № 10, стр. 426—429.
Бухавцева А. Д. 1961. Влияние света на процессы развития млекопитающих в ранний постнатальный период. Автореф. докт. дисс. Минск.
Бухвалов И. Б., Кирпичникова Е. С., Рябов В. Ф., Щербакова Э. Г. 1964. О видовых различиях крови птиц (по материалам, собранным в степных районах Целинного края). Вестн. Моск. ун-та биол.-почв. 3, стр. 51—55.
Быков В. Д. 1955. О проявлениях пассивно-оборонительного рефлекса у щенят разного возраста. Тр. 11 научн. конф. по возрастн. морфологии и физиол. АПН РСФСР, М., стр. 74—80.
Быков К. М. 1944. Кора головного мозга и внутренние органы. Медгиз.
Быков К. М., Слоним А. Д. 1949. Опыт изучения кортикальных регуляций в естественных условиях жизни. В кн. «Опыт изучен. регуляц. физиол. функций» АН СССР, М.-Л., стр. 5—20.
Быков К. М., Слоним А. Д. 1960. Исследования сложнорефлекторной деятельности животных и человека в естественных условиях. АН СССР, М.-Л.
Бюннинг Э. 1961. Ритмы физиологических процессов. Ин. л-ра.
Вавилова Н. М., Клявина М. П., Образцова Г. А., Трошихин В. А. 1960. О некоторых направлениях исследований по вопросам онтогенеза центральной нервной системы. Усп. совр. биол. т. 50, в. 1.
Валькер Ф. И. 1959. Морфологические особенности развивающегося организма. Медгиз.
Варшавер Г. С., Вильчур О. М. 1959. Значение реактивности организма в механизме действия ультрафиолетовых лучей. «Вопросы физиотерапии и курортологии», Медгиз, стр. 156—159.
Вахер Ю. И. 1965. О стимулирующем действии гамма-облучения на рост и развитие цыплят. «Действие гамма-излучений на организмы» АН ЭССР, Таллин, стр. 115—124.
Величко М. А., Мокеева Т. М. 1949. О некоторых характерных особенностях строения и функции кишечника грызунов. Сб. тр. ВИЗР, № 2.
Весёлкин П. Н. 1943. О восстановлении сердечной деятельности и дыхания у кроликов после «клинической смерти» от охлаждения. Бюлл. эксп. биол. и мед. т. 15, 1—2, стр. 58—60.
Весёлкин П. Н. 1945. Тепловая одышка. Изд. Военно-мед. академии им. Кирова, Л-д.
Войткевич А. А. 1948. Модификация светом реакции щитовидной железы на антитиреоидный фактор. Физиол. ж. т. 34, № 6, стр. 722—726.
Воккен Г. Г. 1964. Степень дифференцированности костного скелета у различных грызунов при рождении. «Проблемы современной эмбриологии» Изд. Моск. ун-та, стр. 425—430.
Волохов А. А., Крылова О. А., Никитина Г. М., Шилягина Н. И. 1960. К вопросу о становлении и развитии ретикулярной формации ствола мозга в онтогенезе. Матер. I научн. конф., посвященной проблеме физиол. и морф., формак. и клин. ретикул. форм. головного мозга, М. (по Образцовой, 1964).
Воробьев К. Г. 1963. Облучение ультрафиолетовыми лучами свиней, обеспеченных и необеспеченных витамином D в зимних рационах. «Использование ультрафиолетового излучения в животноводстве», АН СССР, М., стр. 159—162.
Выржиковский С. Н., Майоров Ф. П. 1933. Материалы к вопросу о влиянии воспитания на склад высшей нервной деятельности у собак. Тр. физиол. лаборат. акад. И. П. Павлова, т. V, стр. 171—192.
Галеева Л. С. 1952. Изменение устойчивости к полному голоданию у собак на разных этапах внеутробного развития. Физиол. ж. XXX III, № 1.

Гельмрейх Э. 1928. Обмен энергии у ребенка. Госиздат, М.
Герасименко Г. Т. 1950. Влияние света на некоторые сезонные изменения в организме крапчатого суслика. ДАН СССР, т. 71, 3.
Глаголев П. А. 1958. Некоторые анатомические особенности кур выгульного и клеточного содержания. Изв. Тимирязевской с/х академии, № 4, стр. 129—136.
Гладкина Т. С., Мейер М. Н., Мокеева Т. М. 1962. Морфо-физиологические особенности двух подвидов степной пеструшки (Lagurus lagurus abacanicus Serebr. и L. l. agressus Serebr.) Зоол. ж. т. X 1, вып. 2, стр. 260—274.
Гладкина Т. С., Мейер М. Н., Мокеева Т. М. 1963. Внутривидовая изменчивость степной пеструшки и ее приспособительное значение. Тр. Всес. н-и, ин-та защиты растений, вып. 18, стр. 123—151. Л-д.
Голенищев Н. Н. 1958. Влияние недостаточного питания в раннем онтогенезе на дальнейшее развитие обыкновенной полевки в условиях оптимума. «Биол. основы борьбы с грызунами» МСХ СССР, стр. 93—100.
Горкин З. Д., Кривова А. А., Мадиевский Ю. М. 1964. Влияние непрерывного и прерывистого ультрафиолетового облучения на организм животных. Тез. Всес. совещ. по биол. действию ультрафиолетового излучения. Изд. «Медицина», М., стр. 30—31.
Граевская Б. М., Щедрина Р. Н. 1962. Действие ионизирующей радиации на структуру надпочечников и гормоны их мозгового слоя. «Действие ионизир. излучений на организм», АН СССР, М., стр. 141—156.
Григорьева Г. И. 1952. Об изменении устойчивости тканей в онтогенезе. Физиол. ж. XLVIII, № 7, стр. 879.
Гулик А. 1935. Выработка терморегуляции у крысенят. XV Международн. физиол. конгресс, Л.-М., стр. 134—135.
Давлетова Л. В. 1960. Рост органов пищеварения в онтогенезе овец. Бюлл. МОИП, отд. биол. т. XV (2).
Давыдов А. Ф., Кескпайк Ю. Э. 1965. Развитие гомойотермии у полувыводковых птиц. «Физиология птиц», тез. докл., Таллин.
Данилов И. В. 1958. Изменение электрической активности головного мозга щенков в онтогенезе. «Эволюция функций нервной системы», стр. 201—209.
Дарвин Ч. 1941. Изменение животных и растений в домашнем состоянии. Изд. ОГИЗ—Сельхозгиз, 1941.
Делль Т. Р. 1953. Влияние воспитания молодняка кроликов при пониженных температурах на тонкое строение их органов. Учен. зап. ЛГУ, сер. биол. 165, вып. 33, стр. 240—247.
Дементьев Г. П., Ларионов В. Ф., Федоровский Н. П. 1962. Анатомия и физиология птицы. «Сельскохозяйственная птица», т. 1, под ред. Пенионжкевича, Сельхозгиз, М.
Денисова М. Н. 1958. Особенности роста птенцовых, полувыводковых и выводковых птиц. Учен. зап. Моск. ун-та, «Орнитология», в. 197, стр. 165—180.
Джелинео С. 1959. Развитие гомойотермии у млекопитающих. Усп. совр. биол. т. 47, в. 1, стр. 108—120.
Дмитроченко А. П. 1957. Рост молодняка в зависимости от условий кормления. «Выращивание молодняка сельскохозяйственных животных». Сельхозгиз, стр. 326—345.
Дмитроченко А. П. 1960. Влияние условий кормления на некоторые стороны роста и развития сельскохозяйственных животных. Тр. НИИ морфологии животных им. А. Н. Северцова, вып. 31, стр. 63—72.
Добринский Л. Н., Шварц С. С. 1965. Опыт изучения относительного веса почек птиц, как индикатора уровня обмена веществ. «Физиология птиц», тез. докл., Таллин, стр. 32—33.

Дудник И. А. 1958. Реакция коркового слоя надпочечников животных различного возраста на ультрафиолетовое облучение. Сб. научн. работ п-и ин-та охраны материнства и детства. УССР, вып. 2, стр. 90—94.

Духин И. П., Сорокин А. И. 1963. Ультрафиолетовое облучение поросят. «Использование ультрафиолетового излучения в животноводстве», АН СССР, М., стр. 151—158.

Дюрст И. 1936. Основы разведения крупного рогатого скота.

Емельянов С. В. 1956. Влияние внешних условий на формирование животных в ходе их индивидуального развития. «Проблемы современной эмбриологии», ЛГУ, стр. 153—159.

Емельянов С. В. 1957. Реакции животных на внешние воздействия в различные периоды их развития. Зоол. ж. т. 36, 1, стр. 49—63.

Ефимов В. В. 1948. Возрастная физиология. т. 1 — Физиология органов и их систем. Акад. пед. наук РСФСР, М.-Л.

Жеденов В. Н. 1954. Легкие и сердце животных и человека. «Сов. наука», М.

Залетаева Т. А. 1958. Влияние режима переменных температур на эмбриональное и постэмбриональное развитие кур. Моск. Вет. академия, автореф. дисс., М.

Зевальд Л. О. 1938. К вопросу о влиянии условий воспитания на склад высшей нервной деятельности у собак. Тр. лаб. акад. И. П. Павлова, т. VIII, стр. 231—243.

Зильбер Л. А. 1948. Основы иммунитета, Медгиз. М.

Здродовский П. Ф. 1950. Проблема реактивности в учении об инфекции и иммунитете. Медгиз, М.

Зимкин Н. В. 1961. Стресс при мышечных упражнениях и состояние неспецифически повышенной сопротивляемости организма. Физиол. ж. XLVII, 6, стр. 741—751.

Иванов К. П. 1965. Мышечная система и химическая терморегуляция. «Наука» М.-Л.

Иванов К. П., Макарова, А. Р., Фуфачева, А. Ф. 1953. Влияние интенсивности освещения на газообмен у обезьян. «Опыт изучения регуляции физиол. функций в естественных условиях существов. организма», АН СССР, М.-Л., стр. 94.

Иржак Л. И. 1964. Дыхательная функция крови в индивидуальном развитии млекопитающих. «Наука» М.-Л.

Исханов З. А. 1962. Возрастные изменения форменных элементов крови у нормальных животных. Физиол. ж. XLVIII, 6, стр. 717—721.

Йитс Н. Т. М. 1958. Влияние дневного света на животных. «Новое в физиологии домашних животных» т. I, Сельхозгиз, М.-Л., стр. 439-476.

Каганцова Р. М. 1953. Влияние условий существования на развитие обыкновенной и общественной полевок. Автореф. дисс., Л.

Какушкина Е. А., Плодовская Л. А., Мирер Н. Г. 1962. Физиология развития потомства, рожденного от самок, подвергавшегося лучевому поражению в эмбриональном периоде. Ж. общ. биол. т. XXIII, 4, стр. 296—301.

Калабухов Н. И., Родионов В. М. 1935. Изменения в крови животных по возрасту. Учен. зап. МГУ, вып. IV, стр. 22.

Калабухов Н. И. 1938. Некоторые данные о влиянии температуры среды на рост мышей Mus musculus L. Бюлл. МОИП, XVII, 3.

Калабухов Н. И. 1950. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Харьков.

Калабухов Н. И. 1951. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных. «Советская наука».

Калабухов Н. И. 1954. Эколого-физиологические особенности географических «форм существования вида» и близких видов животных. Бюлл. МОИП, отд. биол. т. LIX, вып. 1.

Калабухов Н. И. 1957. Предпочитаемая температура млекопитающих и ее связь с другими особенностями их терморегуляции. Сб. «Грызуны и борьба с ними», вып. 5.
Калашников В. П. 1963. О явлениях «запечатления» в терморегуляции. «Физиологические основы сложных форм поведения», тез., М.-Л., АН СССР, стр. 96—97.
Канарик У. К. 1964. О влиянии периодического охлаждения цыплят на функциональное состояние коры надпочечников и щитовидной железы на раннем этапе онтогенеза. Автореф. дисс., Тарту.
Кандрор И. С. 1959. О физиологических изменениях в организме человека в процессе акклиматизации на Крайнем Севере. Тез. совещ. по экол. физиол. II, АН СССР, М.-Л. 37—40.
Кандрор И. С., Демина Д. М., Соловьев Ю. Н. 1964. Об оценке профилактических доз длинноволнового ультрафиолетового излучения по стрессорному эффекту. Тез. Всес. совещ. по биологическому действию ультрафиолетового излучения. «Медицина», М., стр. 35.
Карапетян С. К. 1961. Роль света в физиологической стимуляции животного организма. Изд. АН Армянской ССР, Ереван.
Карапетян С. К. 1962. Экспериментальные данные о влиянии измененного светового режима на метаболические процессы в животном организме. «Агробиология», 3, стр. 433—435.
Карапетян С. К., Арутюнян Р. А. 1965. Действие длительно-постоянной температуры среды на терморегуляционную способность организма и дыхательную функцию крови кур. «Физиология птиц», Таллин.
Кашкаров Д. Н. 1939. Адаптивна ли эволюция и что такое видовые признаки? Зоол. ж., т. XVIII, 4, стр. 612—629.
Кескпайк Ю. Э., Давыдов А. Ф. 1965. Приспособительные реакции птенцов в уменьшении энергетического расхода на теплообразование во время гнездового развития. «Физиология птиц», Таллин, стр. 49—50.
Клебанова Е. А. 1938. Возрастные изменения в потреблении кислорода печеночной тканью. Физиол. ж. т. XXV, в. 4, стр. 426—429.
Кодинец Г. А. 1959. Влияние продолжительности ультрафиолетового облучения инкубационных яиц на выводимость цыплят. Научн. зап. Херсонского с/х ин-та, вып. 8, стр. 209—214.
Кодинец Г. А., Шарыгин А. А. 1964. Краткосрочное ультрафиолетовое облучение молодняка сельскохозяйственных птиц. «Использование ультрафиол. излучения в животноводстве». М., стр. 180—184.
Козлова Л. Н. 1963. Онтогенетические закономерности развития пассивно-оборонительного поведения у собак. «Физиол. основы сложных форм поведения». Реф. докл. АН СССР, М.-Л., стр. 97—98.
Колчинская А. З. 1959. О возрастных особенностях реакции организма на кислородную недостаточность. Тр. III научн. конф. по возрастн. морф., физиол. и биохимии. Акад. пед. наук РСФСР, М., стр. 302—308.
Коржуев П. А., Гольдфарб Н. Л. 1954. Некоторые эколого-физиологические особенности крови зайцев (беляка и русака) и домашних кроликов. Зоол. ж. т. 33, вып. 6, стр. 1384—1389.
Коржуев П. А. 1960. Различия в количестве крови и весе скелета в эмбриональный период у млекопитающих и птиц и их биологические причины. Тр. ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, вып. 31, стр. 51—59.
Коржуев П. А., Корецкая Т. И. 1962. Эколого-физиологические особенности крови землероек и кротов. Тр. ин-та морф. ж-ых, в. 41, стр. 129—136.
Корниенко И. А. 1960. К характеристике особенностей некоторых физиологических реакций у щенков раннего возраста при разной температуре. Труды 4 научн. конф. по возр. морф., физиол., биохим., АПН РСФСР, М., стр. 183—187.

Корниенко И. А., Маслов С. П., Шилов И. А. 1965. О некоторых общих принципах адаптации биологических систем. Ж. общ. биол. 26, № 1, стр. 121—125.
Коштоянц Х. С. 1940. Основы сравнительной физиологии. АН СССР, М-Л, часть 1.
Кошкина Т. В. 1957. Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге. «Фауна и экология» вып. 5.
Красота В. Ф. 1954. Анатомо-физиологические особенности пищеварительного тракта телят при разных условиях выращивания. Ж. общ. биол. т. 15, № 2, стр. 138—143.
Кресина Э. В., Шестерикова Г. П. 1952. Влияние света и его выключения на содержание аскорбиновой кислоты в тканях глаза. Укр. біох. ж. 24, № 1.
Кржечек Иржи. 1963. Период отнятия от груди, его физиология и его влияние на развитие млекопитающих. Тр. 6 научн. конф. по вопросам возр. морф., физиол., биохим. АПН РСФСР, М., стр. 378—379.
Кривова А. А. 1963. Физиологические изменения в организме животных при непрерывном и прерывистом действии ультрафиолетового излучения. Автореф. Харьков.
Кривова А. А., Мадиевский Ю. М. 1963. Теплоустойчивость сыворотки крови кроликов при непрерывном и прерывистом ультрафиолетовом облучении. «Вопросы медицинской химии» т. 9, вып. 5, стр. 463—469.
Крушинский Л. В. 1960. Формирование поведения животных в норме и патологии. Изд. Моск. ун-та.
Крюкова Л. В. 1964. О влиянии витамина С на осмотическую резистентность эритроцитов морской свинки. Бюлл. эксп. биол. и мед. № 11, стр. 56—58.
Кудрявцев А. А. 1953. Исследование крови в ветеринарной диагностике. Сельхозгиз.
Кузник Б. И. 1961. Роль внешних раздражений в формировании лейкоцитарной реакции в онтогенезе. Физиол. ж. СССР, XLVII, 2, стр. 217—220.
Культас Х. Н. 1964. Цитологические и цитохимические изменения в нейронах Tectum opticum цыплят под влиянием непрерывного освещения. «Исследования по физиологии животных» АН ЭССР, Таллин, стр. 73—86.
Кулешов П. Н. 1923. Методы заводского разведения домашних животных.
Кучерова Ф. Н. 1962. Охлаждение яиц кур на разных этапах эмбриогенеза и его значение для роста и развития молодняка. Агробиология, № 4, стр. 588—594.
Кучерук В. В., Дунаева Т. Н. 1948. Материалы по динамике численности полевки Брандта. «Фауна и экология грызунов» в. 3, МОИП, М.
Ларионов В. Ф. 1940. Органы внутренней секреции и их функции. «Руководство по зоологии» т. 6, Птицы, под ред. Г. П. Дементьева.
Ларионов В. Ф. 1941. Смена оперения и яйцекладка у птиц при постоянном световом режиме. Докл. АН СССР, т. XXX, № 4, стр. 371—373.
Ларионов В. Ф. 1951. Значение условий освещения для продуктивности сельскохозяйственной птицы. Птицеводство, 1, стр. 13—16.
Ларионов В. Ф. 1956. Свет и повышение продуктивности сельскохозяйственных птиц. Московский Госуниверситет.
Лауэр Н. В., Колчинская А. З. 1958. Влияние состояния нервной системы на устойчивость животных разного возраста к кислородной недостаточности. «Конф. по проблеме приспособительных реакций и методам повышения сопротивляемости организма к неблагоприятным воздействиям». Л., стр. 49—50.

Лер И. А. 1963. Влияние света на изменение функциональной деятельности сердца в онтогенезе. Ежегодник ИЭМ АМН СССР, VII—VIII, ч. 1, Л., стр. 82—86.
Лейбсон Л. Г., Стабровский Е. М. 1962. Содержание адреналина и норадреналина в надпочечниках развивающихся куриных эмбрионов. Физиол. ж. т. XLVIII, № 7, стр. 857.
Лобашев М. Е., Савватеев В. Б. 1959. Физиология суточного ритма животных. АН СССР, М-Л.
Лопырин А. И. 1946. Увеличение многоплодия сельскохозяйственных животных. М.
Лоскутов А. М. 1940. Об изменении морфологических и некоторых физико-химических свойств крови в связи с возрастом. Тр. Омского вет. ин-та, т. XII.
Лузан Л. Е. 1957. Действие лучистой энергии на половые циклы. Тр. Харьковского мед. ин-та, 15, стр. 36.
Лукина Е. В. 1963. О некоторых нарушениях гнездового поведения птиц в условиях неволи и гибридизации. Реф. докл. «Физиологические основы сложных форм поведения», М-Л, стр. 140—141.
Лурия Е. А., Фриденштейн А. Я. 1964. Роль зобной железы в иммунитете. Усп. совр. биол., т. 57, вып. 2, стр. 269—282.
Майстрах Е. В. 1964. Гипотермия и анабиоз. «Наука» М-Л.
Макарова А. Р. 1953. О влиянии освещения на газообмен у некоторых млекопитающих. «Опыт изучения регул. физиол. функций» АН СССР, М-Л, стр. 102—108.
Малышева А. 1953. Изменение живого веса, телосложения и продуктивности у коров в зависимости от возраста первого отела. Сб. студенческих работ ТСХА. М., вып. IV.
Мандэй К. 1964. Физиологический и экологический аспекты стресса. В кн. «Механизмы биологической конкуренции», «Мир», стр. 211—241.
Мануилова Н. А., Попов В. В., Тимошук Н. Б. 1963. Влияние прерывистого освещения на размеры глаз и зрительных долей головного мозга у зародышей курицы. Ж. общ. биол. т. XXIV, № 2, стр. 98—105.
Матвеев Б. С. 1956. Учение об этапности (стадийности) индивидуального развития животных. «Проблемы современной эмбриологии», Ленингр. ун-т, стр. 111—122.
Матвеев Б. С. 1957. О преобразовании функций в индивидуальном развитии животных. Зоол. ж. т. XXXVI, № 1, стр. 4—25.
Мелюков А. Н. 1964. Ультрафиолетовое облучение животных. «Колос», М.
Можаева Е. С. 1952. Рост и развитие ягнят при различном питании. МОИП, М.
Мокеева Т. М. 1955. Сезонные особенности отношения малого суслика к зерновым приманкам с фосфидом цинка. 4-ое совещание по изуч. вредных и промысловых грызунов, вып. 5.
Молчанова О. П. 1927. Ж. общ. биол. и мед. 13, стр. 528 (цитировано по Н. А. Попову, 1940).
Нагорный А. В. 1951. Основные закономерности изменений метаболизма на протяжении индивидуальной эволюции животного организма. «Возрастные изменения обмена веществ и реактивности организма», Киев, стр. 5—16.
Нагорный А. В. 1954. Высшая нервная деятельность в ее онтогенетическом развитии. Тр. ИНИ биол. Харьковск. гос. ун-та, т. 21, стр. 17—27.
Надъярная Н. Ф. 1963. О действии на газообмен птиц света постоянного спектрального состава. «Орнитология», в. 6, М, стр. 47.
Натузиус Г. 1872. Лекции о скотоводстве и познании пород. С-Петербург (по Можаевой, 1952).
Наумов Н. П. 1955. Экология животных. М.

Ника Г. А., Музлаева Н. А., Шова В. С. 1965. Изменение электрокардиограммы у собак в онтогенезе. Научн. сессия проф.-препод. состава Кишиневского ун-та. Кишинев, стр. 390—391.
Никитин В. Н. 1948. Синтез и распад белков в онтогенезе животных организмов. Ж. общ. биол. т. IX, 2, стр. 113—130.
Никитин В. Н. 1948а. Общие закономерности онтогенеза белой крови у крупного рогатого скота, свиней и лошадей. Вест. животноводства, 3.
Никитин В. Н. 1954. О некоторых биохимических основах процессов онтогенеза. Тр. н-и биологии Харьк. гос. ун-та, т. 21, стр. 29—71.
Никитин В. Н. 1957. Некоторые основные проблемы онтофизиологии. Тр. ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, в. 22, стр. 26—36.
Никитин В. Н. 1960. Возрастные изменения эндокринных желез. Усп. совр. биол., т. 50, в 2 (5).
Никитин В. Н. 1961. Периодическое калорийно-недостаточное питание и процессы онтогенеза. Ж. общ. биол. т. XXII, 2, стр. 81—88.
Никитин В. П. 1961. Птицеводство. 2-ое изд. М-Л.
Новик А. И. 1951. Влияние температуры внешней среды на морфологические и физиологические изменения в организме животных. Тр. Белорусс. с/х академии, т. 17.
Новиков Б., Фаворова Л. 1947. Влияние света на тиреотропную активность гипофиза у птиц. ДАН СССР, 58, № 4.
Новиков Б. Г. 1953. Половое созревание и яйценоскость водоплавающих птиц при различном световом режиме. АН УССР, Тр. ин-та зоол. т. X, в кн. «К биологии развития сельскохозяйственных птиц», стр. 35—52.
Новосад Р. 1958. К вопросу о путях воздействия ультрафиолетовых лучей у цыплят. Тр. Моск. вет. акад. 24, № 2, стр. 223—272.
Нуждин Н. И., Нечаев И. А. 1962. Влияние защитных веществ на выживаемость и изменение внутренних органов мышей с различной радиочувствительностью, подвергнутых рентгеновскому облучению. «Действие ионизирующих излучений на организм», АН СССР, М, стр. 173—197.
Образцова Г. А. 1963. О периодах развития высшей нервной деятельности в раннем постнатальном онтогенезе у животных. Реф. «Физиологич. основы сложных форм поведения животных» АН СССР, М-Л, стр. 99.
Образцова Г. А. 1964. К вопросу о периодах развития высшей нервной деятельности в раннем постнатальном онтогенезе у кролика и собаки. Ж. высш. нервн. деят. т. XIV, вып. 4, стр. 644—651.
Образцова Г. А. 1964а. Вопросы онтогенеза высшей нервной деятельности. «Наука», М-Л.
Обросов А. Н. 1964. Применение ультрафиолетовых лучей в лечебных и профилактических целях. Тез. Всес. совещ. по биол. действию ультрафиолетового излучения. «Медицина», стр. 11—14.
Овчинникова Н. П. 1960. Двигательные пищевые условные рефлексы на цепи раздражителей у птиц. Вестн. Ленингр. ун-та, сер. биол., в. 15, стр. 96—105.
Оленев В. Г. 1961. Сезонные и возрастные изменения зобной железы у грызунов. 1 Всесоюзн. совещ. по млекопитающ., II, Московск. ун-т, стр. 65—66.
Ольнянская Р. П. 1935. Кора головного мозга и основной обмен. XV Международн. физиологический конгресс, Биомедгиз. М.
Ольнянская Р. П., Слоним А. Д. 1938. Влияние коры голозного мозга на регуляцию тепла в организме. Физиол. ж. СССР, том. XXV, вып. 6,
Ольнянская Р. П. 1949. К физиологии высотной акклиматизации у новорожденных ягнят. «Опыт изучен. регуляций физиол. функций в

естественных условиях существования организмов», АН СССР, М-Л, стр. 164—170.
Ольнянская Р. П. 1950. Кора головного мозга и газообмен. АМН СССР, М.
Ольнянская Р. П. 1964. Очерки по регуляции обмена веществ. «Наука» М-Л.
Павлов И. П. 1935. Общие типы нервной деятельности животных и человека (по изд. «Избранные произведения», Госполитиздат, 1951 г., стр. 278—304).
Павлов В. Ф., Мельник И. Л. 1962. Неспецифическое действие ультрафиолетовых лучей. Матер. научной конф. по патол. физиологии с/х животных. Московская ветеринарн. акад., М, стр. 82—83.
Патт Г. М., Брюс А. М. 1960. Патологическая физиология лучевых поражений у млекопитающих. «Радиобиология» под ред. Холлендера. Медгиз, М. II часть, стр. 127—173.
Пегельман С. Г. 1951. Экспериментальное изучение восприимчивости серых полевок к заражению культурами мышеубивающих бактерий. Дисс. Л-д.
Пегельман С. Г. 1958. Влияние условий существования полевок на их устойчивость к культурам мышеубивающих бактерий. «Биологические основы борьбы с грызунами» ВАСХНИЛ, М, стр. 151—160.
Пегельман С. Г. 1959. Возрастные изменения в соотношении величины мозга, сердца и газообмена у мышей. Зап. ЛСХИ, в. 13, стр. 203—210.
Пегельман С. Г. 1960. Изменение газообмена у грызунов разного возраста под действием альфанафтилтиомочевины (крысида). Зап. ЛСХИ, т. 80, стр. 166—173.
Пегельман С. Г. 1963. К вопросу о развитии терморегуляции у цыплят. Изв. АН ЭССР, т. XII, сер. биол. № 2, стр. 148—158.
Пегельман С. Г. 1964а. О световой адаптации цыплят. «Исследования по физиологии животных» АН ЭССР, Таллин, стр. 55—72.
Пегельман С. Г. 1964б. Действие коротковолновой ультрафиолетовой радиации на постэмбриональное развитие цыплят. «Исследования по физиологии животных» АН ЭССР, Таллин, стр. 37—54.
Пегельман С. Г. 1965а. Некоторые показатели функционального состояния надпочечников и крови у кроликов и морских свинок. Тез. IV Всес. научн. совещания по эволюционной физиологии и биохимии, Л., стр. 209—211.
Пегельман С. Г. 1965б. Развитие интерьерных признаков животных и среда. Изв. АН ЭССР, т. XIV, сер. биол. № 3, стр. 390—400.
Пегельман С. Г. 1965в. К вопросу о видовой радиочувствительности грызунов. «Действие гамма-излучений на организмы» АН ЭССР.
Пегельман С. Г. 1965г. Приспособительные реакции в раннем постэмбриональном онтогенезе цыплят. «Сложные формы поведения» АН СССР, «Наука», М-Л, стр. 64—69.
Пегельман С. Г., Вахер Ю. И. 1965а. Действие сублетальных доз гамма-излучений на рост и развитие цыплят. Ж. «Радиобиология», т. 5, № 3, стр. 382—389.
Пегельман С. Г., Вахер Ю. И. 1965б. Об отдаленном результате гамма-облучения цыплят. «Действие гамма-излучений на организмы» АН ЭССР, Таллин, стр. 95—104.
Пегельман С. Г. 1966. Адаптивное гнездовое поведение некоторых видов диких и лабораторных животных. Ж. общ. биол. т. № 3.
Перцовский А. И. 1964. Влияние ультрафиолетовых облучений на уровень кортикостероидных гормонов в крови экспериментальных животных. Тез. Всес. совещ. по биол. действию ультр. излучения. «Медицина», М., стр. 51—52.
Подоба Е. Г. 1964. К вопросу о компенсации недоразвития и о переспелости молодняка. Ж. общ. биол. т. XXV, 5, стр. 376—385.

Пигарев Н. В. 1958. Ультрафиолетовое облучение цыплят и кур при клеточном содержании. Птицеводство, № 10, стр. 36—39.
Пионтковский И. А. 1964. Функция и структура мозга животного, облученного ионизирующей радиацией в антенатальном периоде. «Наука».
Племянникова Н. Н., Людвинская П. Ф. 1964. К вопросу о влиянии коротковолнового ультрафиолетового излучения на нейроэндокринные механизмы. Тез. Всес. совещ. по биол. действию ультрафиол. излуч. «Медицина», М., стр. 52—53.
Поляков И. Я. 1949. Система мероприятий по борьбе с мышевидными грызунами в Азербайджане и теоретические основы ее построения. Тез. докл. на объед. сессии секции защ. р-ний ВАСХНИЛ, т. 1.
Поляков И. Я. 1950. Теоретические основы прогноза численности мышевидных грызунов и мероприятий по предотвращению их вредоносности в Европейской части СССР и Закавказье. Автореф. дисс.
Поляков И. Я. 1964. Прогноз распространения вредителей сельскохозяйственных культур. «Колос», Л-д.
Поляков И. Я., Пегельман С. Г. 1950. Некоторые возрастные особенности требований общественной полевки (Microtus socialis Pall.) к температурным условиям. Ж. общ. биол. т. XI, 6, стр. 449—461.
Поляков И. Я., Пегельман С. Г. 1953. Некоторые изменения физиологических особенностей обыкновенной и общественной полевок в процессе индивидуального развития. Зоол. ж. XXXII, № 6, стр. 1259—1265.
Померанцева М. Д., Рамайя Л. К. 1965. Радиочувствительность семенников новорожденных мышей. «Действие ионизирующих излучений на раст. и жив. организмы», «Наука», М, стр. 192—199.
Попов Н. А. 1940. О физиологическом действии физических агентов. Медгиз, М-Л.
Попова Л. А. 1963. К суточной периодике сна и бодрствования у кроликов. Ежегодник ИЭМ АМН СССР, т. VII—VIII, ч. 1, Л, стр. 46—48.
Познанин Л. П. 1959. Об этапности развития птиц. «Орнитология», Моск. гос. ун-т, вып. 2, стр. 46—53.
Понугаева А. Г. 1960. Физиологические исследования инстинктов у млекопитающих. АН СССР, М-Л.
Правдина Л. И. 1961. Влияние некоторых биологических факторов на устойчивость грызунов к фосфиду цинка. Автореф. дисс., Л.
Предтеченский В. Е. 1960. Руководство по клиническим лабораторным исследованиям, 5 изд. Медгиз, М.
Промптов А. Н. 1948. О некоторых закономерностях онтогенетического развития поведения птиц в связи с проблемой эволюции функций нервной системы. Ж. общ. биол. т. IX, 2, стр. 145—163.
Прокопьева Е. М. 1957. Пределы переохлаждения и выживаемость щенков. «К проблеме острой гипотермии», под ред. Старкова, М, Медгиз, стр. 211—219.
Пшеничный П. Д. 1957. Методы выращивания молодняка сельскохозяйственных животных. Тр. ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, вып. 22.
Пшеничный П. Д. 1959. Об изменчивости сельскохозяйственных животных в эмбриональный и постэмбриональный периоды под влиянием различного кормления. Агробиология, № 1, 111.
Пшеничный П. Д. 1961. Проблема роста и развития сельскохозяйственных животных. Животноводство, № 6, стр. 28—30.
Равикович О. Я. 1954. Тепловая одышка у собак в различные возрастные периоды. Бюлл. эксп. биол. и мед. т. 38, № 8, стр. 22—26.
Рампан И. И. 1961. Некоторые основные вопросы развития нервной системы в фило- и онтогенезе. «Вопросы физиол. и патологии цент-

ральной нервной системы человека и животных в онтогенезе», Медгиз, стр. 206—216.
Римкевичуте В. Б., Сокас П. И. 1964. Применение искусственных ультрафиолетовых источников для облучения кроликов. Тез. Всес. совещ. по биол. действию ультрафиол. излучений, «Медицина», М., стр. 58.
Римкуте В. 1965. Особенности содержания аскорбиновой кислоты и холестерина в надпочечниках у птиц и млекопитающих в постнатальном онтогенезе. «Физиология птиц». Тез. совещ. Таллин, стр. 89—91.
Робинсон Л. 1959. Современное птицеводство Англии. ИЛ, М.
Рогаль И. Г. 1958. О влиянии радиационного охлаждения на терморегуляцию у крыс, развивающихся и содержащихся при низкой температуре среды. «Опыт изучения регуляций физиологич. функций», АН СССР, т. IV, стр. 149—157.
Рогаль И. Г. 1955. О «холодном» методе выращивания молодняка сельскохозяйственных животных и его физиологическое обоснование. Журн. общ. биол. т. 16, 4.
Розанова В. Д. 1960а. К характеристике физиологических реакций при гипотермических состояниях в различные возрастные периоды. Тр. 4 науч. конф. по возр. морф., физиол. и биохим., АПН РСФСР, М., стр. 179—182.
Рольник В. В. 1964. Значение температуры среды для эмбрионального и постэмбрионального развития птиц. «Проблемы совр. эмбриологии», Моск. гос. ун-т, стр. 343—349.
Ротт Н. Н. 1964. Влияние температуры инкубации на развитие системы кровообращения у кур в эмбриональном и постэмбриональном периоде. «Проблемы современной эмбриологии», Моск. гос. ун-т, стр. 350—354.
Русанов А. М. 1949. Токсичность стрихнина в различных периодах развития животных. «Фармакология и токсикология», т. 12, № 4, стр. 39—40.
Русанов А. М. 1955. Выносливость белых мышей к воздействию рентгеновых лучей в различные периоды развития. Вестник рентгенологии и радиологии. № 3, стр. 17—19.
Русин В. Я. 1960. Сопоставление некоторых физиологических сдвигов в организме животных при адаптации к мышечной работе и при лекарственном повышении их устойчивости. Физиол. ж. т. 46, № 7, стр. 870—875.
Русин В. Я. 1962. Роль адаптации к низкой температуре и диабазола в повышении устойчивости мышей к неблагоприятным факторам. Физиол. ж. XLVIII, № 2, стр. 195—200.
Русин В. Я. 1963а. Влияние длительного введения диабазола на рост и резистентность белых мышей и их потомства. Физиол. ж. XLIX, 5.
Русин В. Я. 1963б. Резистентность к холоду и теплу у животных, получавших диабазол или подвергавшихся мышечной тренировке и закаливанию. Физиол. ж. XLIX № 3, стр. 359—365.
Руус Ц. Х. 1963. Исследования биологии размножения и мясности гусей в целях повышения их продуктивности. Автор. дисс., Тарту.
Савватеев В. Б. 1959. Влияние изменения суточного ритма на состояние функциональных свойств нервной системы кур. Ж. высш. нервной деят. т. 9, № 5, стр. 776—781.
Свечин К. Б. 1957. Особенности эмбрионального роста и развития свиней, крупного рогатого скота и кроликов при разном типе и уровне кормления. Тр. ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, вып. 22, стр. 74—90.
Свечин К. Б. 1961. Индивидуальное развитие сельскохозяйственных животных, Киев.
Свечин К. Б. 1964. Результаты изучения закономерностей индивидуального развития сельскохозяйственных животных и их использование

в практике животноводства. «Закономерности индивидуального развития сельскохозяйственных животных» АН СССР, М, стр. 13—23.
Светлов П. Г. 1956. Особенности раннего периода онтогенеза млекопитающих в свете общеэмбриологической и медицинской проблематики. «Проблемы совр. эмбриол.» Изд. Ленингр. ун-та.
Светлов П. Г. 1960. Теория критических периодов развития и ее значение для понимания принципа действия среды на онтогенез. Сб. «Цитология и общая физиология» АН СССР, М, стр. 163—285.
Северцов А. Н. 1912. Этюды по теории эволюции. Собр. соч. АН СССР, т. 3, 1945, стр. 19—216.
Северцов А. Н. 1935. Морфологические закономерности эволюции, АН СССР, собр. соч. т. V изд. 1955.
Сегаль А. Н. 1956. Двигательная активность и газообмен большой синицы при изменениях светового режима. ДАН СССР, 109, № 5, стр. 1073—1076.
Селье Г. 1961. Неспецифическая резистентность. «Патологическая физиология и экспериментальная терапия» т. VI, № 3.
Селье Г. 1960. Очерки об адаптационном синдроме. Медгиз, М.
Семенов Ю. В. 1963. Динамика эритроцитарного состава крови в период раннего постнатального онтогенеза. Матер. 6 научной конференции по вопросам возр. морф., физиол. и биохим. АПН РСФСР, М, стр. 458—459.
Сергиенко Е. Ф., Тимковицкая А. М. 1954. Количественные и качественные изменения структурных белков в зависимости от возраста животных и условий его питания. Тр. н-т ин-та биол. Харьковск. гос. ун-та, т. 21, стр. 81—86.
Сильяндер А. А. 1946. Влияние условий воспитания на развитие внутренних органов у кроликов. «Агробиология», т. 2.
Симонов П. В. 1962. Три фазы в реакциях организма на возрастающий стимул. АН СССР, М.
Сиротинин Н. Н. 1949. Иммунитет с точки зрения общей и сравнительной патологии. «Врачебное дело», № 4.
Сиротинин Н. Н. 1951. О взаимоотношениях различных видов реактивности в разные возрастные периоды. «Возрастные изменения обмена веществ и реактивности организма», Киев, стр. 62—74.
Скворцова Т. А. 1956. Величина и особенности строения мозга некоторых видов птиц в соотношении с другими органами и в связи с образом жизни и двигательной активностью. Л. Автор. дисс.
Слоним А. Д. 1952. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. АН СССР, М-Л.
Слоним А. Д. 1953. Сигнальные факторы внешней среды и их значение для медицинской климатологии. «Гигиена и санитария» 7, стр. 3—11.
Слоним А. Д. 1959. Химическая терморегуляция в онтогенезе и у взрослого животного. Успехи соврем. биологии. X II, в. 2.
Слоним А. Д., Уждавини Э. Р., Файзиев С. М. 1955. Об особенностях развития безусловных и натуральных условных рефлексов в раннем онтогенезе. Тр. 2 научн. конф. по возр. морф., физиол. и биохим. АПН РСФСР, М, стр. 65—73.
Слоним А. Д. 1961. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. АН СССР, М-Л.
Слоним А. Д. 1962. Частная экологическая физиология млекопитающих. АН СССР, М-Л.
Слоним А. Д. 1964. О физиологических механизмах природных адаптаций животных и человека. «Наука», М-Л.
Смирнов В. С., Шварц С. С. 1957. Сезонные изменения относительного веса надпочечников у млекопитающих в природных условиях. ДАН СССР, т. 115, № 6.

Смит О. 1963. Биологическое действие замораживания и охлаждения. Иностр. л-ра, М.
Солдатенков П. Ф., Трухина Е. П. 1960. Изменения морфологического состава крови у телят тагильской породы в онтогенезе в постнатальный период. Тр. ин-та морфол. животных им. А. Н. Северцова, вып. 31, стр. 75—84.
Сокас П. И. 1962. Исследование ультрафиолетовых лучей и их применение для облучения поросят в условиях Литовской ССР, Дисс.
Соколов М. В., Клебанов Г. И., Бахирев Н. Ф. и др. 1964. Применение ультрафиолетового излучения в сельском хозяйстве. Тез. Всесоюзного совещ. по биол. действию ультрафиол. излуч. «Медицина», М, стр. 22—24.
Соколова Ю. В., Калегаева А. И. 1947. Продукция антител в развивающемся организме. «Вопросы возрастной иммунологии», стр. 97—105.
Соколова А. Н. 1953. Влияние пониженных температур на развитие цыплят. Ученые записки ЛГУ, сер. биол., вып. 33.
Стегайло Е. А. 1960. Физиологическая устойчивость и выносливость организма в различные возрастные периоды к действию некоторых фармакологических веществ. Тр. 4-ой научной конф. по возр. морфологии, физиологии и биохимии. АПН РСФСР, М., стр. 189—192.
Стегайло Е. А. 1963. Возрастные особенности реакции на воздействие некоторых физических, химических и других агентов. 6 научн. конфер. по возр. морф., физиол. и биохим. АПН РСФСР, М, стр. 469—470.
Стейси Р., Уильямс Д., Уорден Р., Мак-Моррис Р. 1959. Основы биологической и медицинской физики, Ин. л-ра, М.
Стрельников И. Д. 1933. Физиологические основы экологии грызунов. Сб. ВИЗР, № 7.
Стрельников И. Д. 1936. Солнечная радиация и микроклимат в экологии лугового мотылька (Loxoste ge stricticalis L). Изв. научного ин-та им. Лесгафта, т. XIX, в 1, стр. 1—47.
Стрельников И. Д. 1940. Значение теплового обмена в экологии роющих грызунов. Изв. АН СССР, № 2.
Стрельников И. Д. 1950. Значение гнезда в тепловом режиме грызунов. Тез. II экол. конф., Киев.
Стрельников И. Д. 1953. О соотношении величины мозга и теплопродукции у грызунов. ДАН СССР,т. XXXVIII, № 2.
Стрельников И. Д. 1963. О сложных формах поведения птиц и млекопитающих в соотношении с разными размерами и строением их мозга и величинами метаболизма. «Физиологич. основы сложных форм поведения» АН СССР, М-Л, стр. 32—33.
Стрельников И. Д. 1964. О взаимосвязи величины тела позвоночных животных с их физиологией и экологией. «Вопросы закономерностей и форм развития органического мира». Тр. VII сессии Всес. палеонт. об-ва, стр. 128—142.
Строганова Е. В. 1951. Развитие желез внутренней секреции и нейрогуморальных регуляций в постэмбриональный период у птиц. Автореф. дисс., Л.
Танк Л. И. 1951. Возрастные различия в чувствительности к дикаину и роль гиосциамина в предупреждении дикаиновой интоксикации. «Фармакология и токсикология» т. 14, № 2, стр. 48—49.
Тихомиров Б. М. 1935. Корреляция между общим состоянием организма цыпленка и состоянием его тимуса. Учен. зап. Ленингр. гос. ун-та, № 3, т. 1, сер. биол. вып. 1, стр. 19—36.
Томме М. Ф. 1949. Обмен веществ и энергии у сельскохозяйственных животных. Сельхозгиз. М.
Торпатс Т. Ю. 1960. Влияние объемистого и неперевариморого грубого корма на длину и гистологическое строение тонкой кишки молодых

свиней. «Вопросы цитологии, гистологии и эмбриологии» Рига, АН Латв. ССР, стр. 137—144.
Третьяков Н. П. 1952. Результаты применения пониженных температур и периодического покоя при выращивании молодняка сельскохозяйственных птиц. Птицеводство, 4.
Третьяков Н. П., Залетаева Т. А. 1956. Влияние переменного режима инкубации на эмбриональное развитие птиц. «Проблемы совр. эмбриол.» Ленингр. гос. ун-т, стр. 206—211.
Третьяков Н. П., Крылов В. С. 1958. Новое в температурном выращивании молодняка сельскохозяйственной птицы. Тр. Всес. НИИ птицеводства, 25, стр. 144—156.
Тринчер К. С., Гинцбург Э. И. 1963. Адаптационное изменение гемоглобина в онтогенезе. Физиол. ж. XLIX, 5, стр. 621—625.
Трифонова А. Н. 1958. Повышение общей жизнеспособности при адаптации к действию повреждающих агентов. Ж. общ. биол. XIX, 3, стр. 187—201.
Трифонова А. Н. 1963. Критические периоды развития морфогенеза и их биологическое обоснование. Успехи совр. биол. т. 56, 3, стр. 381—403.
Тур А. Ф. 1958. Профилактика и лечение рахита у детей раннего возраста в условиях севера. «Ультрафиолетовое излучение», Медгиз.
Уждавини Э. Р. 1958. О формировании натуральных пищевых рефлексов в раннем онтогенезе. «Опыт изучения регул. физиол. функций», т. IV, АН СССР.
Уждавини Э. Р., Шепелева В. К. 1966. Очерки развития врожденного поведения. «Наука».
Франк Г. М. 1963. Биологическое действие ультрафиолетового излучения на животный организм. «Использование ультрафиолетового излучения в животноводстве» АН СССР, М, стр. 7—13.
Фролькис В. В., Свечникова Н. В., Вержиковская Н. В., Верхоратский Н. С. 1963. Стресс, возраст и адаптация. «Механизмы старения», Киев, Госмедиздат УССР, стр. 194—205.
Фролькис В. В. 1965. О возрастных особенностях чувствительности тканей к действию гормонов. Физиол. ж., LI, 7, стр. 857—862.
Хаверман Х. 1963. Наследование продуктивности у домашней птицы. Руководство по разведению животных, т. 2, пер. с нем., М, стр. 313—346.
Халилов Ф. 1961. К сравнительной морфологии кишечника млекопитающих. 1 Всесоюзн. совещ. по млекопитающим, Моск. ун-т, ч. 1, стр. 62—63.
Халнен Э., Гарнер Ф. 1957. Основы кормления сельскохозяйственных животных. Иностр. л-ра, М.
Хаскин В. В. 1958. Физиологические основы температурного режима выращивания утят. Птицеводство, № 12, стр. 18—21.
Хаскин В. В. 1960. Терморегуляция у домашней утки. Физиол. ж. т. XLVI, № 12.
Хаскин В. В. 1963. Влияние температурных условий эмбрионального развития на терморегуляцию вылупившихся цыплят. Физиол. ж. XLIX, № 10, стр. 1254—1259.
Хатчинсон Дж. К. Д. 1958. Теплорегуляция у птиц. «Новое в физиологии домашних животных» т. 1, Изд. сельхоз. л-ры, М-Л, стр. 374—438.
Хаютин С. Н. 1963. Значение сигнальных факторов в формировании пищевого поведения птенцов мухоловки-пеструшки (Musicapa hypoleuca). Бюлл. эксп. биол. и мед. т. 55, № 10, стр. 14—17.
Хензель Г. 1960. Регулирование температуры тела. «Процессы регулирования в биологии». Ин. л-ра, пер. с англ., М.
Холин В. В. 1956. О некоторых особенностях реагирования крыс на облучение рентгеновыми лучами в зависимости от возраста. Ж. «Медиц. радиология», 4, стр. 22—24.

Хэммонд Дж. 1937. Рост и развитие мясности у овец. Сельхозгиз, М.
Цобкалло Г. И. 1946. Действие пикротоксина на центральную нервную систему в различные периоды онтогенетического развития. ДАН СССР, т. 52, № 9, стр. 827—829.
Чекунов А. С. 1964. Гистохимическое исследование некоторых белковых веществ в клеточных образованиях зрительного анализатора незрелорождающегося (кролик) и зрелорождающегося (морская свинка) животных в онтогенезе. Бюлл. эксп. биол. и мед. № 2, стр. 109—113.
Черномордиков В. В., Горячева М. Г. 1961. Суточный ритм активности и реакция на свет у рыжих, черных и туркестанских крыс. 1 Всес. совещ. по млекопит. Тез., II, Моск. ун-т, стр. 105—106.
Черномордиков В. В. 1963. Освещенность как экологический фактор. Реф. Совещ. «Физиологические основы сложн. форм поведения», АН СССР, М-Л, стр. 85—86.
Чирвинский Н. П. 1894. Изменение сельскохозяйственных животных под влиянием обильного и скудного кормления в молодом возрасте. «Хозяин», № 9, 10, 11.
Чирвинский Н. П. 1909. Развитие костяка у овец при нормальных условиях, при недостаточном питании и после кастрации самцов. Известия Киевского Политехн. ин-та.
Чирвинский Н. П. 1926. К вопросу о развитии костяка у свиней при нормальных условиях развития, при недостаточном питании и после кастрации самцов в раннем возрасте. «Пути сельского хозяйства», стр. 2—12.
Шварц С. С., 1949. Новые данные по относительному весу сердца и печени птиц. Зоол. ж., т. XXVIII, вып. 4.
Шварц С. С. 1956. К вопросу о развитии некоторых интерьерных признаков наземных позвоночных животных. Зоол. ж. XXXV, вып. 6.
Шварц С. С. 1958. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных. Зоол. ж. XXXVII, вып. 2, стр. 161—173.
Шевелько Е. А. 1961. Теплорегуляция и лихорадочная реакция у щенков на разных стадиях постнатального онтогенеза. Физиол. ж., XLVII, № 6, стр. 729—734.
Шевелько Е. А. 1963. Материалы к возрастной физиологии и патологии теплорегуляции. Ежегодник ИЭМ АМН СССР, т. 7—8, ч. 1, Л-д, стр. 135—137.
Шевелько Е. А. 1965. К онтогенезу пирогенной реактивности в связи с возрастным формированием функции теплорегуляции. Физиол. ж. т. 1, № 7, стр. 877—883.
Шепелева В. К. 1950. Некоторые особенности питания пасюка (Rattus norvegicus Ber.) и черной крысы (Rattus rattus L.). Тез. II экол. конф., ч. 2, Киев, стр. 121—124.
Шестерикова Т. П. 1952. Вплив світла та іого виключення на біохімічни процеси в тканинах ока. Укр. біох. журн., XXIV, 1.
Шиллинг Н. В. 1963. Электрическая активность симпатических ганглиев в онтогенезе у зрело- и незрелорождающихся животных при световом раздражении. Физиол. ж. XLIX, № 10.
Шилов И. А. 1959. Возрастные изменения теплообмена у мелких воробьиных птиц в связи с вопросом об этапности их развития. «Научные доклады высш. школы». Биол. науки, 3.
Шилов И. А., Розанов С. И., Аметевская Е. И. 1960. О некоторых механизмах становления химической терморегуляции в онтогенезе мелких воробьиных птиц. Ж. общ. биол. т. 21, № 1, стр. 74—76.
Шилов И. А. 1962. О некоторых понятиях, связанных с изучением проблемы терморегуляции. Зоол. ж. т. XLI, вып. 4, стр. 491—497.
Шилов И. А., Николаева М. Б. 1963. О терморегуляции в постнатальном

развитии мелких птиц. «Орнитология», вып. 6, Моск. гос. ун-т, стр. 451—455.
Шилов И. А. 1964. Регуляция теплообмена у птиц (эколого-физиологический очерк). Автореф. докт. дисс., М.
Шилов И. А. 1965. Об этапности индивидуального развития птиц. Зоол. ж. т. 44, в. 12, стр. 1825—1834.
Шмальгаузен И. И. 1935. Определение основных закономерностей роста. «Рост животных».
Шмальгаузен И. И. 1964. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. «Наука», М.
Шмидт Г. А. 1957. О проблеме периодизации индивидуального развития сельскохозяйственных животных. Тр. ин-та морф. им. ак. Северцова, вып. 22, стр. 16—25.
Шмидт Г. А. 1964. Некоторые вопросы теории периодизации онтогенеза животных. В кн. «Закономерности индивидуального развития сельскохозяйственных животных». «Наука», М, стр. 29—37.
Шпаро Л. А., Фокина Т. В., Миримова Т. Д. 1957. Возрастная чувствительность животных к общему рентгеновскому облучению. Тр. 1 Всес. конф. по медицинск. радиологии, Медгиз.
Шпаро Л. А., Фокина Т. В., Миримова Т. Д., Рассадина З. А., Мельгунова Т. М., Москачева К. А. 1960. Особенности реакции растущего организма на действие ионизирующей радиации, Медгиз.
Штефан М. 1957. Сравнительно-физиологическое исследование «группового эффекта» у рыб. Автореф. дисс., М.
Шурмухин А. Ф., Горбунова З. И. 1962. Влияние ультрафиолетового облучения яиц перед инкубацией на выводимость цыплят. Тр. ин-та заочн. образования, вып. 3, стр. 58—62.
Шустров Н. М., Владос Х. Х. 1920. Мышьяк — гемолитический яд. Ж. «Клиническая медицина», вып. 2, М, стр. 4—8.
Эголинский Я. А. 1931. О физических и нервно-психических свойствах крыс, воспитанных на различном питании. Архив биол. наук, т. 31, вып. 4, стр. 232.
Эрматов Д. У. 1963. Особенности изменений основного обмена, деятельности сердца и дыхательной системы в различные возрастные периоды. Матер. 6 научн. конф. по вопросам возр. морф., физиол. и биохим. АПН РСФСР, М, стр. 514—515.
Ятель Т. П. 1954. Особенности некоторых реакций иммунитета на ранних этапах онтогенеза. Тр. 1 научн. конф. по возр. морф. и физиол. АПН РСФСР, М, стр. 116—125.

Adams, R. L., Andrews, F. N., Gardiner, E. E., Fontaine, W. F., Carrick, W. C. 1962. The effects of environmental temperature on the growth and nutritional requirements of the chick. Poultry Sci., v. 41, 2, 588—594.
Adolph, E. F. 1948. Tolerance to cold and anoxia in infant rats. Am. J. Phys., v. 155, IV 3, 366—377.
Adolph, E. F. 1951. Responses to hypothermia in several species of infant Mammals. Amer. J. Phys., v. 166, pp. 75—91.
Al-Dalagh, M. A., Muazuz Abdulla. 1963. Correlation of sizes and weight of livers and spleens to the ages and body-weights of normal chicks with a note on the histology of these organs in chicks. «Veter. Rec.» v. 75, N 15, pp. 397—400.
Aschoff, J. 1952 a. Aktivitätsperiodik von Mäusen im Dauerdunkel. Pflüger's Archiv, Bd. 255, S. 189—196.
Aschoff, J. 1952 b. Frequenzänderungen der Aktivitätsperiodik bei Mäusen im Dauerlicht und Dauerdunkel. Pflüger's Arch., Bd. 255, S. 197—203.
Atkinson, R. L., Quinsberry, J. H., Medlen, A. B., Berger, G. 1961. The effect of whole body-irradiation on the blood and other tissues of White Leghorn cockerels. Health Physics. Pergamon Press, V. 6, pp. 163—176.

Bacchus, H., Toompas, Ch. A. 1951. The influence of ascorbic acid pretreatment on the leucocyte responce of rats exposed to sudden stress. Science, v. 113, pp. 269—270.
Baker, J. R., Ranson, R. M. 1932. Factors affecting the breeding of the field mouse (Microtus agrestis). Proceed. Roy. Soc., p. 1 Light, ser. B, vol. CX, London.
Baker, J. R. 1939. Increasing winter egg production in Spain a hundred years ago. Nature, v. 143, N 3620, pp. 477.
Barnett, S. A., Manly, B. M. 1956. Reproduction and growth of mice of three strains after transfer to —3° C. Journ. Exp. Biol. v. 33, N 2.
Barnett, S. A., Margaret, J. Little. 1965. Maternal performance in mice at —3° C: food consumption and fertility. Proceed. Roy. Soc., Biol. sci., v. 162, ser. B. N 989, pp. 492—501.
Barnett, S. A., Widdowson, M. Elsie. 1965. Organ-weights and body composition in mice bred for many generations at —3° C. Proc. Roy. soc. v. 162, N 989, pp. 502—516.
Barrot, H. G., Schoenleber, L. G., Campbell, L. E. 1951. The effect of ultraviolet radiation on egg production of hens. Poultry Sci., v. 30, N 3.
Barrott, H. G., Pringle, Emma. 1951. Effect of environment on growth and feed and water consumption of chicks. IV The effect of light on early growth. J. Nutrition, v. 45, pp. 265.
Bartholomew, G. A., Dawson, W. R. 1954. Temperature regulation in young pelicans, herons and gulls. Ecology, v. 35, N 4, pp. 466—472.
Beach, F. A. 1954. Ontogeny and living systems. «Group processes», N-Y.
Bessey, O. A., King, C. G. 1933. The distribution of vitamin C in plant and animal tissues, and its determination. J. Biol. Chem., v. 103, N 2, pp. 687—698.
Beane, W. L., Siegel, P. B., Siegel, H. S. 1965. Light environment as a factor in growth and feed efficiency of meat-type chickens. Poultry Sci., v. 44, N 4, pp. 1009—1012.
Benoit, J. 1936. Facteurs externes et internes de l'activitè sexuelle. Bull. biol. France et Belg., 70, 487 (по Лобашову и Саввateеву, 1959).
Benedict, F. G., Petrik, J. M. 1930. Metabolic studies on the wild rat. Amer. J. Phys., v. 94, 662.
Benedict, F. G., Ritzmann, E. G. 1931. Über die Energieumsatz bei Schafeibeeinflussenden Faktiren. Arch. Tierernährung und Tiersucht, 5.
Bergmann, Carl. 1847. Verhältnisse der Wärmeökonomie der Tiere zu ihrer Grösse. Göttinger Studien, 1, 594—708 (D'Arcy Thompson, 1942).
Bissonnette, T. H. 1932. Modification of mammalian sexual cycles. Proc. Roy. Soc. B, v. 110, p. 322.
Bissonnette, T. H., Wilson, E. 1939. Shortening daylight periods between May 15 and September 12 and the pelt cycle of the mink. Science 89, pp. 418—419.
Blunn, C. T., Gregory, P. W. 1935. The embryological basis of size inheritance in the chicken. J. exp. Zool., 70, pp. 397—414.
Boulard, R. 1963, Effect of cold and starvation adrenocortical activity of rats. «Feder. Proceed.» 22, N 3, Part 1, pp. 750—753.
Brody, E. 1943. Development of homeothermy in suckling rats. Amer. J. Physiol. v. 139, N 2.
Brody, S. 1945. Bioenergetics and growth
Bruner, H. D., van de Erve, Carlson, A. J. 1938. The blood picture of rats from birth to twenty days of age. Amer. J. Phys. v. 124, N 3.
Budderbrock, W. von. 1928. Grundriss der Vergleichende Physiologie. Berlin.
Byerly, T. C. 1933. The effects of breed on the growth of the chick embryo. J. Morph. 50, pp. 341—359.
Campos, A. C., Wilcax, F. H., Shaffner, C. S. 1962. The influence of fast and slow drops in ambient temperature on egg production traits. Poultry Sci., 41, N 3, pp. 856—865.

Carroll, H. W., Brauner, R. W. 1961. Hypocaloric feeding and radiation tolerance. «Rad. Res.» v. 15, N 2, pp. 236—243.
Casals, I. 1940. Influence of age factors on immunizability of mice to rabies virus. J. Exp. med. 72 (4).
Castle, W. E., Gregory, P. W. 1929. The embriological basis of size inheritance in the rabbit. J. Morph. 48, pp. 81—104.
Chanceller, L., Glick, B. 1960. Effect of temperature as a stresser on white blood cells, adrenals and bursae Fabricius of chicks. Am. J. Phys., v. 198, N 6, pp. 1346—1348.
Clark, A. G. 1927. Comparative physiology of the heart. Cambridge.
Clark, C. E., Amin, M. 1965. The adaptability of chickens to various temperatures. Poultry Sci., v. 44, N 4, pp. 1003—1009.
Clark, R. A., Chinn, H. J., Ellis, James P., Pawel Nancy E. R., Dominic Criscuoulo. 1954. Tissue respiratory studies during altitude and cold exposure. Amer. J. Physiol., v. 177, N 2, pp. 207—210.
Clark, R. S., Heron, W., Tetherstonhaugh, M. L., Forgays, D. C., Hebb, D. O. 1951. Individual differences in dogs: preliminary reports on the effects of early experience. Canad. J. Psych., 5, N 3, pp. 150—156.
Clegg, R. E., Sandford, P. E. 1951. The influence of intermittent periods of light and dark on the rate of growth of chicks. Poultry Sci., v. 30, pp. 760—762.
Colbert, E. 1958. Morphology and behavior. «Behavior and evolution» Yale Univ. Press 35.
Collias, N. E. 1952. The development of social behavior in birds. «Auk», 69, pp. 127—159.
Collias, N. E., 1956. The analysis of socialization in sheep and goats. Ecology, v. 37, N 2, pp. 228—239.
Constable, B. J. 1963. Changes in blood volume and blood picture during the life of the rat and guinea-pig from birth to maturity. J. Physiol., v. 167, pp. 229—238.
Copenhaver, W. M. 1955. Heart, blood vessels, blood and entodermal derivates. «Analysis of development» Philadelphia—London, pp. 440.
Davis, T. R. A., Johnston, D. R., Bell, F. C., Cremer, B. J. 1960. Regulation of shivering and nonshivering heat production during acclimation of rats. Amer. J. Physiol., v. 198, N 3, pp. 471—475.
De Beer, G. R. 1930. Embryology and evolution. Oxford.
Denenberg, V. H., Hudgens, G. A., Zarrow, M. X. 1964. Mice reared with rats; modification of behavior by early experience with another species. Science, v. 143, N 3604, pp. 380—381.
Dean, R., Geber, Marcella. 1964. The development of African child. «Discovery», January, pp. 14—19.
Dempsey, E. W., Myers, H. I., Young, W. C., Jennison, D. B. 1934. Absence of light and the reproductive cycle in the Guinea pig. Amer. J. Physiol., vol. 109, N 2, pp. 307—311.
Dieke, S. H. A., Richter, P. C. 1946. Age and species variation in the acute toxity of Alpha-Naphtyl Thiourea. Proc. of the Soc. Exp. Biol. and Med., vol. 62, N 1.
Dinu Mircea. 1962. Influenta radiatiilor ultraviolete asupra metabolismului glucidic. Studii Si cercetàri biol. Acad. RPR 14, 1, 17—27.
Davis, J. E., Hastings, A. B. 1934. The measurement of the oxygen consumption of immature rats. Amer. J. Phys., v. 109, 4, pp. 683—687.
Donaldson, H. 1924. The rat. Philadelphia.
Donaldson, H., King, H. D. 1929. Life processes and size of the body and organs of the grey Norway rat during ten generations in captivity. Amer. Anat. Mem., 14.
Dawson, W. M. 1932. Inheritance of wildness and tameness in mice. Genetics, 17.

Eaton, O. N. 1938. Weights and measurements of the parts and organs of mature inbred and crossbred Guinea pigs. Amer. J. Anat., 63, p. 273.
Edwards, W. F. 1824. De l'influence des agents physiques sur la vie. Paris. (по Рольник, 1948)
Ellenberger-Baum. 1943. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. Springer-Verlag. Berlin.
Elton, R. L., Zarrow, I. G. 1959. Depletion of ascorbic acid and cholesterol: a comparative study. Endocrinology, 65, pp. 152—157.
Fairfield, J. 1948. Effects of cold on infantile body temperature, oxygen consumption, electrocardiogramms. Amer. J. Physiol., vol. 155, N 3, pp. 355—365.
Francis, D. W. 1962. Heart rate of day-old S. c. White Leghorn chicks. Poultry Sci., vol. 41, 6, pp. 1960—1962.
Francis, D. W., Roberson, R. H. 1963. Body characteristics of white Leghorn pullets housed in cages and floor pens. Poultry Sci., vol. 42, N 1, pp. 58—61.
Fox, T. W. 1951. Studies of heat tolerance in the domestic fowl. Poultry Sci., vol. 30, 4, pp. 477—483.
Fuller, H. L. and Dunahoo, W. S. 1962. Restricted feeding of pullets. Poultry Sci., 41, 4, pp. 1306—1314.
Gardner, L. L. 1930. On the body temperature of nestling altricial birds. The Auk, XLVII N 3.
Gilson, S. B. 1950. Studies on adaptation to cold air in the rat. Amer. J. Physiol., vol. 161, pp. 87—91.
Goswami, S. L., Trivedi, C. P., Gupta, R. P. 1961. A preliminary study of motion induced stress in rats. Arch. intern. Pharmac., vol. 134, N 1—2, pp. 1—9.
Grüneberg, H. 1952. The genetics of the Mouse. The Hague, Nyhoff.
Hale, H. B., Mefferd, R. B., Vawter, G., Forster, G. E., Griscuolo, D. 1959. Influence of long-term exposure to adverse environments on organ-weights and histology. Amer. J. Physiol., 196, N 3, pp. 520—524.
Haller, A. V. 1762. Elementa physiologicae corporis humani. Tome IV, Lousanne. (B. Rensch, 1948).
Hammond, J. 1952. Control of reproductive and pelt changes in ferrets. Some experiments with animals kept entirely upon artificial light. J. Agr. Sci., vol. 42, pp. 293—303.
Hammond, J. 1953. Photoperiodicity in animals. The role of darkness. Science, 117, pp. 389—390.
Harlow, H., Harlow, M., Dordsworth, R., Arling, G. 1966. Maternal behavior of Rhesus Monkeys deprived of mothering and peer associations in infancy. Proc. Amer. Phil. soc., v. 110, 1, pp. 58—66.
Hart, J. S. 1960. Energy metabolism during exposure to stress. Feder Proceed., 19, N 4, part 2.
Hatai, S. 1909. A comparison of the albino with the gray rats in respect to the weight of the brain and spinal cord. Proc. of Assoc. of Amer. Anat. Rec., vol. 3, p. 245.
Hartman, F. A. 1961. Locomotor mechanisms of birds. Smithsonian Misc. Man. collections, vol. 143, N 1, pp. 1—91.
Hartman, F. A., Brownell, K. A. 1961. Adrenal weights in birds. Auk, vol. 78, 3, pp. 397—422.
Hempel, K. 1928. Arb. Deutsche geslls. Züchtungsk., H. 37 (по Палссону, 1959).
Hersher, L., Richmond, J. B., Moore, A. U. 1963. Modifiability of the critical period for the development of maternal behavior in sheep and goats. Behavior, vol. 20, 3—4, pp. 311—320.
Hesse, E. H. 1959. Imprinting. Science, vol. 130, 3368, pp. 135—140.
Hesse, R. 1921. Das Herzgewicht der Wirbeltiere. Zool. Jhrb. Abt. Zool. u. Physiol., 38, H. 3, S. 243—364.

Higgins, G., Sheard, Ch. 1928. The effect of selective solar irradiation on the parathyroid glands of chicks. Am. J. Physiol., vol. 85, 2, pp. 299—310.
Holmes, A. D., Pigott, M. G. 1933. The hemoglobin content of chicken blood. The J. of Biological Chemistry, vol. 103, 2, pp. 657—664.
Howell, T. R., Bartholomew, G. 1961. Temperature regulation in nestling Bonin Island Petrels, Wedgetailed Shearwaters. Auk, vol. 78, 3, pp. 343—354.
Hsieh, A. C. D. 1963. The basal metabolic rate of cold-adapted rats. J. Physiol., v. 169, pp. 851—861.
Hursh, J. B., Casarett, G. W. 1959. Recovery from a single dose of x-ray in old and young rats. Am. J. Physiol., vol. 196, 3, pp. 649—652.
Huston, T. M., Carmon, J. L. 1962. The influence of high environmental temperature on thyroid size of domestic fowl. Poultry Sci., vol. 41, 1, pp. 175—179.
Hutchinson, J. C. D., Taylor, W. W. 1957. Seasonal variation in the egg productivity of fowls: effect of temperature and change of day length. J. Agr. Sci., vol. 49, 4, pp. 419—434.
Hutt, F. B. 1949. Genetics of the fowl. N. Y., Toronto.
Huxley, J. S. 1932. Problems of relative growth. Methuen & Co. London.
Höhn, E. O. 1961. Endocrine glands, Thymus and Pineal body. Biology and comparative physiology of birds. Ed. A. J. Marshall, vol. 2, pp. 87—114.
Jackson, F. K., Alonce, A. 1934. What constitutes a lethal reduction of temperature? Am. J. Physiol., vol. 109, 3, pp. 447—448.
Joiner, W. P., Huston, T. M. 1957. The influence of high environment temperature on immature domestic fowl. Poultry Sci., vol. 36, 6, pp. 1131.
Jones, Ch. J. 1957. The adrenal cortex. Cambridge.
Kibler, H. H., Silsby, H. D., Johnson, H. D. 1963. Metabolic trends and life span of rats living at 9° and 28° C. J. Gerontol., vol. 18, 3 pp. 235—239.
King, J. A. 1956. Social relations of the domestic Guinea pig living under semi-natural conditions. Ecology, vol. 37, pp. 221—228.
King, D. F. 1962. Egg production of chickens raised and kept in darkness. Poultry Sci., vol. 41, 5, pp. 1149—1503.
Kleiber, M., Winchester, C. F. 1933. Temperature regulation in baby chicks. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. vol. 31, pp. 158.
Kleiber, M. 1961. The fire of life. An Introduction to animal energetics. University of California. N. Y., London.
Klopfer, P. H. 1962. Behavioral aspects of ecology. New Jersey.
Koldovsky, O., Andel, J., Dlouha, H., Faltin, J., Flandera, V., Hahn, P., Kraus, M., Krecek, J., Kreckova, J., Kubat, K., Novak, M., Novakova, V. 1963. Late effects of early adaptations: the effect of premature weaning. Proc. 5th Nat. Congr. Chech. Phys. Soc, pp. 133—140.
Kunde, M. M., Green, M. F., Changnon, E., Clark, E. 1932. Variations in the blood of rabbits from birth to maturity. Amer. J. Physiol., vol. 99, pp. 463—468.
Krebs, H. A. 1950. Body size and tissue respiration. Biochemica et Biophysica Acta, vol. 4, pp. 249—269.
Lack, D. The significance of litter-size. J. Anim. Ecol. vol. 17, pp. 45—50.
Lack, D. 1954. The natural regulation in animal numbers. Oxford.
Lamoreux, W. F. 1943. The influence of different amounts of illumination upon the body weights of birds. Ecology, vol. 24, pp. 79—84.
Lang, E. M. 1963. Flamingoes raise their young on a liquid containing blood. Experimentia, vol. 19, 10, pp. 532—533.
Latimer, H. B. 1950. Variation in the number and in the weight of the fetuses in each litter in a series of puppies. Growth, vol. 14, 1, pp. 107—110.

Le Blanc, J. 1959. Morphological and physiological changes in the skin as a result of long exposure to cold. Amer. J. Physiol., vol. 196, 5, pp. 1042—1044.
Lecyk, M. 1962. The effect of the lenght of daylight on reproduction in the field vole (Microtus arvalis Pall). Zool. polon. 12, 2, pp. 189—221.
Levine, S. 1957. Infantile experience and resistance to physiological stress. Science, vol. 126, 3270, p. 405.
Levine, S., Lewis, G. W. 1959. Critical period for effects on infantile experience on maturation of stress responce. Science, vol. 129, 3340, pp. 42—43.
Lissák. K., Endröczi, E. 1960. Die neuroendokrine Steuering der Adaptationstätigkeit. Budapest.
Lorenz, K. 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. Der Artgenosse als auslösendes Moment sozialer Verhaltungsweisen. J. Ornit., B. 83, S. 137—213.
Lorenz, K. 1937. The companion in the bird's world. Auk, vol. 54, 3, pp. 245—273.
Lorenz, K. 1959. Psychologie und Stammesgesichte. «Die Evolution der Organismen», B. 1, Stuttgart.
Marcuse, F. L., Moore, A. U. 1943 a. Low heart rate in the newborn rat. Amer. J. Physiol., vol. 139, 1, pp. 49—52.
Marcuse, F. L., Moore, A. U. 1943 a. The heart rate in the tamed and untamed rats. The Amer. J. Physiol., vol. 139, 2.
Marion, W. W., Stadelman, W. J. 1957. Reactions of day-old chicks to extrems of environment. Poultry Sci., vol. 36, 5, pp. 984—989.
McCluskley, W. H., Parker, J. E. 1963. The effect of length of daily light periods on reproduction in female chickens. Poultry Sci., vol. 42, 5, pp. 1161—1165.
Melzack, R., Thompson, W. R. 1956. Effects of early experience on social behavior. Canad. J. Psychol., vol. 10, pp. 82—90.
Melzack, R., Scott, T. 1957. The effect of early experience on the responce to pain. J. Comp. and Physiol. Psychol., vol. 50, 2, pp. 155—161.
Meller, E. 1919. Vergleichende Untersuchungen an Haus-und Wildkaninchen. Zool. Jhrb., S. 36.
Meyer-Lohmann, J. 1955. Über den Einfluss täglicher Futtergaben auf die 24-Stunden-Periodik der lokomotorischen Aktivität weisser Mäuse. Pflügers Archiv. Bd. 260, 4, S. 292—305.
Mylin, R. 1958. Die Wirkung des Lichtes auf den Hypophysenhinterlappen der Ratte. Bull. Scient. Acad. RPFY, 1, S. 16.
Moltz. J. P. 1961. An experimental analysis of the critical period for imprinting. Transact. of the New York Acad. Sci. 11, vol. 23, pp. 452—464.
Moltz, J. P. 1963. Imprinting: an epigenetic approach. Psychol. Rewiew, vol. 70, 2, pp. 123—138.
Moreng, R. E., Shaffner, C. S. 1951. Lethal internal temperatures for the chicken from fertile egg to mature bird. Poultry Sci., vol. 30, 2, pp. 255—266.
Moreng, R. E., Bryant, R. L., Gosslee, D. G. 1956. Physiological reaction of chicks to limited light. Poultry Sci., vol. 35, 5, pp. 977—983.
Morris, T. Rà. Fox, S. 1958. Light and sexual maturity in the domestic fowl. Nature, 181, 4621, pp. 1453—1454.
Morrison, P. R., Ryser, F. A. 1948. Oxygen consumption in several small wild Mammals. J. Cell. comp. Physiol., vol. 31, pp. 69—96.
Morrison, P. R., Ryser, F. A. 1952. Weight and body temperature in Mammals. Science, vol. 116, 3009, pp. 231—232.
Morrison, P. R., Pierce, M., Ryser, F. A. 1957. Food consumption and body weight in the masked and short-tailed shrews. Amer. Midland Naturalist, vol. 57, 2, pp. 493—501.

Moyat, P. 1957. Über das Einfluss von Licht und Aktivität auf endogene Schtoffwechselrythmen bei Kleinsäugern und Vögeln. Z. vergl. Physiol., B. 40, 4, S. 397—414.
Müller, C. D., Moultry, F., Payne, L. F., Smith, H. D., Clegg, R. E. 1951. The effect of light and temperature on molting in turkeys. Poultry Sci., vol. 6, pp. 829—838.
Müller, F. 1864. Für Darwin. Leipzig.
Nonidez, F. J., Goodale, H. D. 1927. Histological studies on the endocrines of chickens deprived of ultraviolet lights. I Parathyroids. Amer. J. Anat., vol. 38, p. 319.
Ogle, C. 1934. Climatic influence on the growth of the male albino rat. Amer. J. Physiol., vol. 107, N 3, pp. 635—640.
Ostermann, K. 1956. Zur Aktivität heimischer Muriden und Gliriden. Zool. Jahrb., Bd. 66, S. 23.
Painter, T. 1938. Cell size and body size in the rabbit. J. Exp. Zool., 50, pp. 441—453.
Palsson, H. 1955. Conformation in body composition. «Progress in the physiology of farm animals», vol. 2, pp. 430—542.
Pearson, O. P. 1947. The rate of metabolism of small mammals. Ecology, vol. 28, p. 2.
Pearson, O. P. 1951. Metabolism of small mammals, with remarks on the lower limit on the mammalian size. Sci., vol. 108, pp. 44—46.
Perla, D., Marmorston, J. 1941. Natural resistance and clinical medicine. Boston.
Perry, G. S., Faulk, M., Shapiro, E., Mellors, J., Money, W. L. 1963. Function of the Thymus and growth of tumour homograft. Nature, vol. 200, N 4913, pp. 1294—1296.
Popovic Pava, Popovic Voijin. 1963. Survival of newborn Ground squirrels after supercooling or freezing. Amer. J. Physiol., vol. 204, 5, pp. 949—952.
Prichodko, W. 1958. Effect of aggregation of laboratory mice (Mus musculus) on food intake at different temperatures. Ecology, 39, 3.
Przibram, H. 1923. Temperatur und Temperatoren in Tierreiche. Leipzig und Wien. Fr. Deuticke.
Przibram, H. 1931. Connecting laws in animal morphology. University of London Press.
Quiring, D. P. 1951. Studies in the comparative anatomie of the endocrine system. Growth, 15, p. 121.
Rakusan, K., Korecky, B., Roth, Z., Poupa, O. 1963. Development of the ventricular weight of the rat heart with special reference to the early phases of postnatal growth. Physiol. bohemosl. 12, 6, pp. 518—525.
Randall, W. C. 1943. Factors influencing the temperature regulation of birds. Amer. J. Physiol. vol. 139, 1, pp. 56—63.
Rensch, B. 1948. Organproportionen und Körpergrösse bei Vögeln und Säugetieren. Zool. Jahrb., Abt. für Allgem. Zool. und Physiol. der Tiere, Bd. 61, H. 4, S. 337—412.
Roe, J. H. 1954. Methods based upon reduction of 2,6-dichlorphenolindophenol. — Glick D. Methods of biochemical analyses. 1, pp. 118—126.
Riboisiere J. de la. 1910. Recherches organometriques en function de regime alimentaire sur les oiseaux. Theses Fac. Sci., Paris, ser. A. N 52, 194 (по Ренш, 1948).
Riddle, O. 1923. Studies on the physiology of reproduction in birds. Suprarenal hypertrophy coinccident with ovulation. Amer. J. Physiol., vol. 66, p. 322 (Sturkie, 1954).
Riddle, O., Smith, G. S., Benedict, F. G. 1934. Seasonal and temperature factors and their determination in pigeons of percentage metabolism change per degree of temperature change. Amer. J. Physiol., v. 107, 2, pp. 333—342.

Richet, Ch. 1891. Poids de cerveau de la rate et du foie, chez les chiens de differents tailles. C. r. Soc. Biol. 3 ,S. 9, 405—415.
Rogers, P. V., Richter, C. P. 1948. Anatomical comparison between the adrenal glands of wild Norway, wild Alexandrine and domestic Norway rats. Endocrinology, vol. 42, p. 46.
Rogulska, Teresa. 1962. Differences in the process of oscification during the embryonic development of the chick (Gallus domesticus L) and black-head gull (Larus ridibundus L) «Zool. Polon.» 12, N 2, pp. 228—233.
Romanoff, A. L. 1941. Development of homeothermy in birds. Science, 94, pp. 218—219.
Rothe, H. 1934. Die Grösse des Herzens und einziger anderen Organe (Leber, Milz, Nieren) bei der grauen und weissen Hausmaus. Zool. Anzeiger, B. 105, Leipzig.
Rowan, W. 1925. Relation of light to birds migration and development change. Nature, 115, pp. 424—425, London.
Rowan, W. 1938. Light and seasonal reproduction in animals. Biol. Rev. vol. 13, N 4, pp. 374—402.
Schein, M. W. 1963. On theirreversibility of imprinting. Z. Tierpsychologie, 20, pp. 462—467.
Schultz, F. H., F. von Krüger. 1925. Das Blut der Wirbeltiere. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie. Bd. 1, 4, Hälfte, S 1111—1344.
Schutz, F. 1963. Objektfixierung geschlechtlicher Reaktionen bei Anatiden und Hühnern. Naturwissenschaften, 50, 19, S. 624—625.
Scott, J. P., Marston, M. 1950. Critical periods affecting the development of normal and mal-adjunctive social behavior of puppies. J. Genet. Psychol., 77, pp. 25—60.
Scott, J. P. 1956. The analysis of social organization in animals. Ecology (Am.), vol. 37, N 2, pp. 213—221.
Scott, J. P. 1962. Critical periods in behavioral development. Science, 138, N 3544, pp. 949—958.
Scott, J. P. 1964. Critical periods for social behavior. Discovery, June 2/6, pp. 20—24.
Scrimshaw, N. S., Ruth L. Goodland, Hutt, F. B. 1949. Variations in the ascorbic acid in the blood of hens. Poultry Sci., 28, N 1, pp. 45—51.
Selye, H. 1936. Syndrome produced by diverse nocuous agents. Nature, London, vol. 138, N 3479, p. 32.
Selye, H. 1950. Pathology and Physiology of exposure to Stress. Montreal.
Selye, H. 1956. The stress of life. McGrow-Hill Book Co., New York, Toronto, London.
Sheard, Ch., Higgins, G. M. 1928. The effect of selective solar irradiation on the growth and development of chicks. Amer. J. Physiol., vol. 85, N 2, pp. 290—299.
Siegel, H. S., Beane, W. L. 1961. Time responses to single intramuscular doses of ACTH. Poultry Sci., v. 40, 1, pp. 216—219.
Siegel, H. S. 1962. Age and sex modification of responses to adrenocorticotropin in young chickens. Poultry Sci., v. 41, N 1, pp. 321—334.
Silberberg, Ruth, Jarrett, S. R., Silberberg, M. 1961. Life span of mice feed enriched or restricted diets during growth. Amer. J. Physiol., vol. 200, N 2, pp. 332—334.
Sisson, T. R. C., Lund, C. J., Whalen, L. E., Talek, A. 1959. The fullterm infant in the first year of life. J. Pediatrics, 55, pp. 163—179.
Smith, W. W., Highman, B., Mitchell, J. R., Blount, H. C. 1949. Effect of environment temperature on the response of mice to wholebody roentgen radiation. Proc. Soc. Expt. Biol. and Med., 71, p. 498.
Spalding, D. A. 1873 — H. Moltz, 1961.
Spalding, J. F., Trujillo, T. T. 1962. Radiosensitivity of mice as a function of age. Radiat. Res. 16, N 2, pp. 125—129.

Spector, W. S. 1956. Handbook of Biological Data. Sounders Co., Philadelphia, London.
Stewart, H. W., Liljegren, E. J. 1955. Organ body-weight ratios for certain organs of laboratory animals. Amer. J. Anatom., vol. 97, N 1, pp. 129—154.
Storer, R. W. 1960. Adaptive radiation in birds. «Biology and comparative physiology of birds». Acad. Press New York, London, pp. 15—55.
Sturkie, P. 1954. Avian Physiology. New York, Comstock.
Sturkie, P. 1963. Heart rate of chickens determined by radiotelemetry during light and dark period. Poultry Sci., vol. 42, N 3, pp. 797—798.
Taylor, P. 1960. Oxygen consumption in new-born rats. J. Physiol. London, vol. 154, p. 153.
Terman, C. R. 1963. The influence of differential early social experience upon spatial distribution within populations of prairy deermice. Anim. Behav. 11, N 2—3, pp. 246—262.
Thornton, P. A. 1961. Increased environmental temperature influences on ascorbic acid activity in the domestic fowl. Federat. Proceed., 20, p. 210A.
Thornton, P. A. 1962. The effect of environmental temperature on body temperature and oxygen uptake by the chicken. Poultry Sci., 41, N 4, pp. 1053—1060.
Thompson, D'Arcy W. 1942. On Growth and Form. Cambridge, University Press.
Thompson, W. R., Dubanowsky, R. A. 1964. Early arousal and imprinting in chicks. Science, v. 143, N 3611, pp. 1187—1188.
Verges, J. B. 1939. Effect of the plane of nutrition on the carcass quality of Suffolk cross lambs. Suffolk sheep Society Yearbook.
Vetulani, T. 1931. Untersuchungen über das Wachstum der Säugetiere in Abhängigkeit von der Anzahl Zusammengehälteren Tiere. Biologia Generalis. B. 7.
Watson, Ch. 1907. A note on the adrenal gland in the rat. J. Physiol., vol. 35, p. 290.
Watson, Ch. 1910. The influence of diet on structure of the tissues. Food and feeding in health and disease. Edinburgh and London.
Weiss, A. Kurt. 1954. Adaptation of rats to cold air and effects on tissue oxygen consumption. Amer. J. Phys., vol. 177, N 1, pp. 201—206.
Welcker, H., Brandt, A. 1903. Gewichtswerte der Körperorgane bei dem Menschen und den Tieren. Arch. Anthrop., 28, S. 1—89.
Wilson, W. O. 1948. Some effects of increasing environmental temperatures of pullets. Poultry Sci., vol. 27, 6.
Wilson, W. O., Plaister, T. H. 1951. Breed differences in heat tolerance of day-old baby-chicks. Poultry Sci., vol. 30, N 4, pp. 625—627.
Windle, W. F. 1940. Physiology of the fetus. Origin and extent of functions in prenatal life. Philadelphia, London.
Wintrobe, M. M. 1946. Clinical Haematology, 2 nd vol. 77, London.
Wolford, J. H., Ringer, R. K. 1962. Adrenal weight, adrenal ascorbic acid, adrenal cholesterol and differential leycocyte counts as physiological indicators of «stressor» agents in laying hens. Poultry Sci., v. 41, 5, pp. 1521—1529.
Worden, A. N. Functional anatomy of birds. Cage birds. London.
Zimny, M. L. 1959. Histological studies of the Ground Squirrel adrenal following hibernation and cold exposure. Anat. Rec., vol. 135, N 41, pp. 279—284.

RESÜMEE

Käesolevas töös püüti katsematerjalile tuginedes näidata soojavereliste loomade funktsionaalsete süsteemide labiilsust varajases sünnijärgses ontogeneesis ja selle tähtsust täiskasvanud looma kujunemisele. Erilist tähelepanu osutati toitumise astme ja iseloomu ning mõningate tähtsamate keskkonna füüsikaliste faktorite (temperatuur, valgus, ultraviolettkiirgus) toimele imetajate ja lindude morfoloogilis-füsioloogilise omapära väljakujunemisele varajases ontogeneesis.

Loomade evolutsioonilise arengu tähtsaimaks lüliks on varajased muutused organismi morfoloogilis-füsioloogilistes süsteemides. Välistingimuste toime noororganismile, millises pole veel lõppenud morfoloogiliste struktuuride ja füsioloogiliste funktsioonide väljakujunemine, tingib sügavaid muutusi funktsionaalsete süsteemide arenemise käigus. Samas on aga noororganismile iseloomulik ainevahetuslike protsesside ja elutegevusliku energia kõrge tase, mis omakorda määravad ta tiheda sõltuvuse välistingimustest. Seetõttu kutsuvad väliskeskkonna muutused esile eriti olulisi muutusi noortel loomadel, põhjustades lõppresultaadina uute populatsioonide moodustumist. Loomariigi arengu pika ajaloo vältel on muutused ontogeneesi varajastes staadiumites olnud liikide moodustumise protsessi eeltingimuseks.

Esitatud probleem on küllaltki keeruline ja selle lahendamiseks on vajalikud põhjalikud füsioloogilis-geneetilised uurimused.

Ja lõpuks — varajase sünnijärgse ontogeneesi labiilsuse probleem ning selle toime organismi edasisele arenemisele omab olulist kohta loomakasvatuses. Varajases postembrionaalses perioodis toimivate elutingimuste mõju uurimine füsioloogiliste protsesside tekkele ja arengule ning saadud morfoloogilis-funktsionaalse iseloomuga muutuste püsivus organismis on tähtsaks lüliks põllumajanduslike noorloomade üleskasvatamise süsteemi loomisel.

SUMMARY

The main trend of our research work was to ascertain the significance of early modifications in the animals development. The attempt was made to show the changeability of the functional systems of the warm-blooded animals in their early postnatal ontogenesis.

The influence of some external factors on the development of the morphological and physiological responses of mammals and birds was studied. The chief factors we used to apply were the low and high temperatures, the light conditions, the ultra-violet radiation, the diet.

By using both physiological and morphological methods as indicators of physiological state of the organism examined, we expected to come closer to the understanding of the non-specific changes taking place under different environmental conditions.

The most striking organ-changes which occur during stress, as described by H. Selye, are the following; the adrenocortical enlargement and the atrophy of the thymicolymphatic organs.

The data obtained show the significance of external stimuli during the neonatal period in the development of physiological processes as well as in morphological responses.

All factors applied called out clear stress-reactions in organisms in the early neonatal period of their life. It could be observed in the enlargement of the adrenals, the decrease of leucocyte count and the rapid involution of the thymus. These reactions were noticed in new-born rabbits or kittens as well as in highly-developed new-born guinea pigs or newly hatched chickens. Moreover, the modifications of adrenal weights or the changes in thymus, attributed to some external stimuli, were closely connected with adaptation to the factor applied.

It is known that almost all animals in their early postnatal period have a very high level of metabolic processes attributed to the rapid growth and differentiation of cells. Small bodysize coupled with a high loss of heat results in active processes of restoring heat in the body. Thus the young organisms are more

dependant on environmental conditions than the adults are. On the other hand, animals at their early days have no experience with the external factors, no specific reactions have yet been created and they are very changeable. Their physiological functions could be changed without trouble when appropriate factors are used in sufficient amounts and in a proper way.

*

1. In a young organism the high susceptibility to external factors is attributed to the intensive processes of growth and development.

Adaptation processes in organism occur due to different kinds of factors, and they cause further alterations in the development. Sometimes such alterations are observed in an adult organism as a result of the same influence in the early days of embryonal or postembryonal life.

Thus, the physiological state of an adult organism is to a great extent attributed to the conditions of its evolution in the early period of life.

2. While examining the adaptation processes in early ontogenesis, it was noticed that on the very first days of postembryonal life of animals, notwithstanding the rate of maturity, they are able to adapt to several external factors, such as low or high temperatures, the intensity and periodicity of light, the ultraviolet radiation. Those adaptation processes may be seen both in physiological functions and morphological responses.

3. Probably, the general reaction of organism is more important to the further development than the specific processes which occur in the separate systems under different conditions of upbringing.

4. Early modifications in the development of the morphological and functional responses in a young organism and the phenomena known as «imprinting» in the behavioral reactions, are more or less coincident. Moreover, the main aspects of the development of the physiological functions fully correspond to the main aspects of the imprinting processes in the behavioral reactions of the organism.

5. From the practical point of view it is of utmost importance to create such conditions during the development of the young which mab result in an increasing of non-specific resistance and high productivity.

6. The modifications which occur in early period of ontogenesis are constant and could be observed in adult animals. Such changes in the functional systems of an adult organism may be described as a result of specific and non-specific influences of environmental factors in the early stages of development.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение 5
Материал и методика исследований 11
Глава I. Уровень метаболизма и величина мозга и некоторых эндокринных желез в онтогенезе 15
Изменение относительного веса мозга в онтогенезе 19
Возрастные изменения некоторых эндокринных желез в связи с вопросом о гуморальных механизмах адаптации 24
Реакция напряжения (стресса) у животных в раннем постнатальном онтогенезе 33
Глава II. Взаимосвязь величины (веса) сердца и частоты пульсации с весом тела в онтогенезе. Число эритроцитов и количество гемоглобина в онтогенезе 40
Глава III. Особенности морфогенеза млекопитающих и птиц в зависимости от характера питания в раннем постнатальном онтогенезе . 64
Возрастные изменения веса печени и длины кишечника в связи со сменой характера питания 72
Влияние условий питания в раннем постэмбриональном онтогенезе на рост и раззитие животных 73
Глава IV. Развитие некоторых физиологических функций у млекопитающих и птиц в раннем постнатальном онтогенезе под влиянием низкой и высокой температуры среды 89
Влияние температуры среды на новорожденных млекопитающих 90
Морфо-функциональные изменения в органах новорожденных млекопитающих под влиянием низкой и высокой температуры среды 107
Влияние температуры среды на птиц в раннем постнатальном онтогенезе 114
Глава V. Влияние света на млекопитающих и птиц в раннем постэмбриональном онтогенезе 134
Влияние света на развитие некоторых физиологических функций животных в раннем возрасте 138
Адаптация двигательной активности цыплят к ритму и интенсивности освещения 142
Влияние света на морфогенез 147
Значение времени прозревания в развитии физиологических функций незрелорождающихся животных 152

Глава VI. Влияние ультрафиолетового облучения на животных в раннем возрасте 155
Глава VII. Значение периодичности морфо-физиологического развития животных в их реакциях на факторы среды 171
Периодичность развития морфо-физиологических признаков организма 171
Морфо-физиологические изменения у животных при доместикации 177
Глава VIII. Значение ранних морфо-физиологических изменений в организме млекопитающих и птиц 182
Стойкость возникших в раннем постнатальном онтогенезе морфо-функциональных изменений 182
Общие закономерности «запечатлевания» поведенческих реакций и морфо-физиологических признаков 189
Заключение 196
Литература 199
Резюме на эстонском языке 225
Резюме на английском языке 226

Пегельман Сильвия Гансовна
РАННИЕ МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

На русском языке

Оформление

Издательство «Валгус»
Таллин, Пярнуское шоссе, 10

*

Редактор А. Мятинг
Художественный редактор А. Сяде
Технический редактор М. Таммес
Корректор. Н. Круглова

Сдано в набор 18 V 1966. Подписано к печати 16. IX 1966. Бумага 60×90,1/16. Печатных листов 14,5. Учетно-издательских листов 13,91. Тираж 800. МВ-08061. Заказ № 1574.
Типография «Юхисэлу», Таллин, ул. Пикк, 40/42.

Цена 1 р. 16 к.

4—7—1

X
1A-10555

TÜ RAAMATUKOGU
1 0300 01241512 3