

- Jamuar M. P. Electron microscope studies on the body wall of the nematode *Nippostrongylus brasiliensis*.—*J. Parasitol.*, 1966, 52, N 2, p. 209—232.
- Lee D. L. Physiology of the nematodes, Eds. W. H. Freeman a. Co., San Francisco, 1965, p. 1—154.
- Lee D. L. The structure and composition of the helminths cuticle.—In: *Advances in Parasitology*.—L.; N.Y., 1966, 4, p. 187—254.
- Lee D. L. The structure of the helminth cuticle.—In: *Advances in Parasitology*.—L.; N.Y., 1972, 10, p. 347—379.
- Lippens P. L., Coomans A., De Grisse A. T., Lagasse A. Ultrastructure of the anterior body region in *Aporcelaimellus obtusicaudatus* and *Aporcelaimellus obscurus*.—*Nematologica*, 1974, 20, p. 242—256.
- Lopez-Abella D., Jimenez-Millan F., Garcia-Hidalgo F. Estructura submicroscopica del esofago muscular de *Xiphinema* (Nematoda).—*Boln. R. Soc. esp. Hist. nat.*, 1966, 64, p. 177—185.
- Lopez-Abella D., Jimenez-Millan F., Garcia-Hidalgo F. Electron microscope studies of some cephalic structures of *Xiphinema americanum*.—*Nematologica*, 1967, 13, p. 283—286.
- Müller G. W. Die ernahrung Trichuroiden.—*Zeitsch. Morph.*, 1929, 15, S. 192—212.
- Roggen D. R., Raski D. J., Jones N. O. Further electron microscopic observations of *Xiphinema index*.—*Nematologica*, 1967, 13, p. 1—16.
- Samoiloff M. R., Pasternak J. Nematode morphogenesis: fine structure of the cuticle of each stage of the nematode, *Panagrellus silusiae* (de Man, 1913) Goodey 1945.—*Canad. J. Zool.*, 1968, 46, p. 1019—1022.
- Samoiloff M. R., Pasternak J. Nematode morphogenesis: fine structure of the molting cycles in *Panagrellus silusiae* (de Man, 1913) Goodey, 1945.—*Canad. J. Zool.*, 1969, 47, p. 639—643.
- Taylor C. E., Robertson W. M. Ultrastructure of the guide ring and guiding sheath in *Xiphinema* and *Longidorus*.—*Nematologica*, 1971, 17, p. 303—307.
- Taylor C. E., Robertson W. M. The structure and musculature of the feeding apparatus in *Longidorus* and *Xiphinema*.—*Nematologica*, 1973, 19, p. 40—48.
- Taylor C. E., Thomas P. R., Robertson W. M., Roberts I. M. An electron microscope study of the oesophageal region of *Longidorus elongatus*.—*Nematologica*, 1970, 16, p. 6—12.
- Thomas P. R., Taylor C. E. Fine structure of the oesophageal region of a juvenile *Longidorus elongatus*.—*Proc. 9-th Int. Nematol. Symp.*, Warsaw, 1970, p. 69—72.
- Weinstein P. P. Excretory mechanisms and excretory products of nematodes: an appraisal.—In: *Host influence on parasite physiology*.—Stauber L. A. (Eds.) Rutgers Univ. Pr. 1960, p. 65—92.
- Wright K. A. Cytology of the bacillary bands of the nematode *Capillaria hepatica* (Bancroft, 1893).—*J. Morphol.*, 1963, 112, N 3, p. 233—259.
- Wright K. A. The histology of the oesophageal region of *Xiphinema index* Th. a. All., 1950, as seen with the electron microscope.—*Can. J. Zool.*, 1965, 43, p. 689—700.

Институт биологии
Карельского филиала АН СССР

Поступила в редакцию
31.V 1979 г.

УДК (591.483+591.471.37)599

Н. Н. Ильенко, Л. В. Сопин

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ ИНКАПСУЛИРОВАННЫХ РЕЦЕПТОРОВ СУСТАВОВ ГРУДНОЙ КОНЕЧНОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Изменчивость нервной системы изучена значительно слабее других систем и органов животных. Имеются лишь данные об изменчивости количества глиальных и нервных клеток некоторых животных (Sauer a.o., 1946; Reinis, 1964). Известно, что вариабельность количества нервных клеток в коре головного мозга находится в пределах 10%, а коэффициент вариации длины спинного мозга составляет от 3 до 5% (Latimer a.o., 1955). Но изменчивость размеров различных элементов нервной

системы до сих пор не привлекала к себе большого внимания исследователей, и лишь в некоторых работах приводятся эти данные (Оганесян, 1952; Оганисян, 1970; Гранит, 1973; Boyd a.o., 1953 и др.). А между тем физиологи (Оганисян, 1974; Залкинд, 1972; Andrew a.o., 1953; Scoglund, 1956; Carli a.o., 1976; Collins, 1976; Matthews, 1977) считают, что информация рецепторов суставов играет существенную роль в звене обратной связи при управлении локомоторными актами конечностей, и поэтому изучение строения, размеров и изменчивости этих рецепторов может иметь большое значение при выяснении принципов функционирования суставов конечностей, выяснении филогенетических связей животных и эволюции рецепторного аппарата.

Поскольку показателем отношений «среда — популяция» является коэффициент вариации (Яблоков, 1966), то и изучение изменчивости рецепторов суставов весьма важно для выяснения процессов изменчивости животных в процессе приспособления к различным условиям.

Из трех типов нервных окончаний суставов конечностей млекопитающих наиболее сложными и разнообразными являются инкапсулированные рецепторы.

Нами статистически (Яблоков, 1966) обработаны результаты измерений 1915 инкапсулированных нервных окончаний 16 видов трех адаптивных групп — стопо-, пальце- и фалангоходящих животных (таблица). Анализировалась изменчивость линейных размеров рецепторов.

Нами ранее было показано, что у большинства животных наиболее изменчивый признак инкапсулированных рецепторов — их длина (Ильенко, 1978) и наименее — диаметр рецептора. Наши данные (таблица) иллюстрируют это для ежа, макака резуса, макака свиногохвостого, нутрии, собаки, кошки, лошади, лани и благородного оленя (т. е. представителей стопо-, пальце- и фалангоходящих), хотя выраженность различий не одинакова. У пятнистого оленя наибольшей изменчивостью отличается диаметр рецептора, а у козы, хомяка, антилопы канна коэффициенты вариации длины и диаметра примерно одинаковы. Для понимания этих видовых различий необходимо учитывать видовую специфику набора инкапсулированных рецепторов у разных видов животных. Так, у лошади Пржевальского наиболее вариабельна длина телец Руффини и колб Краузе, а у домашней лошади — диаметр телец Гольджи-Маццони, хотя там и там разница статистически недостоверна. У близких видов лани и благородного оленя изменчивость длины и диаметра колб Краузе одинакова. Однако для телец Руффини у лани больше коэффициент вариации длины, а у благородного оленя — диаметра рецептора, хотя достоверность разницы и невелика.

У домашней козы по-разному изменчивы однотипные рецепторы синовиальной и фиброзной оболочек капсулы сустава и суставного хряща, причем, изменчивость длины и диаметра колб Краузе примерно одинакова. Меньшей изменчивостью отличаются рецепторы суставного хряща (коэффициент вариации длины равен 26,4%) и диаметра (12,8%), а наибольшей — коэффициент вариации диаметра колб Краузе связок (66,1%). По-видимому, величина изменчивости зависит от того, в каком компоненте сустава залегают рецепторы.

Если у домашней овцы изменчивость размеров рецепторов в общем сходна с таковой у домашней козы, то у их диких родичей она различна, как неодинаковы у них строение и размеры костей конечностей (Егоров, 1955). Это объясняется тем, что дикие козы обитают в горах и им свойственны прыжки со скалы на скалу, тогда как дикие бараны обитают на пологих склонах и равнинах и приспособлены к длительному бегу. Под влиянием одомашнивания и унификации условий содержания животных эти различия исчезли.

Изменчивость размеров инкапсулированных рецепторов

Вид животного	Форма рецептора	n	Длина	
			M±m	
Стопоходящие				
Еж	Колбы Краузе	30	151,1 ± 12,5	
Макак свинохвостый	Колбы Краузе	21	233,1 ± 30,0	
Макак резус	Колбы Краузе	15	196,0 ± 30,1	
Нутрия	Колбы Краузе	22	251,7 ± 15,7	
Хомяк	Колбы Краузе	21	139,6 ± 9,5	
Пальцеходящие				
Кролик	Колбы Краузе	7	144,8 ± 15,3	
Собака	Колбы Краузе	26	187,8 ± 16,8	
Кошка	Колбы Краузе	10	175,9 ± 29,6	
Фалангоходящие				
Лошадь Пржевальского	Тельца Руффини	6	356,6 ± 50,1	
	Колбы Краузе	10	236,3 ± 45,3	
Лошадь домашняя	Тельца Руффини	10	367,6 ± 50,1	
	Тельца Гольджи-Маццони	9	133,2 ± 18,6	
Лань	Колбы Краузе	8	210,8 ± 39,3	
	Тельца Руффини	13	321,5 ± 51,0	
Олень пятнистый	Тельца Руффини	29	475,8 ± 28,3	
Олень благородный	Колбы Краузе	16	133,6 ± 17,4	
	Тельца Руффини	12	291,5 ± 43,3	
Антилопа канна	Колбы Краузе	8	205,6 ± 24,6	
	Тельца Руффини	65	316,2 ± 13,5	
Коза домашняя (взрослые формы)	Колбы Краузе			
	(синовиальная оболочка)	76	142,2 ± 5,8	
	Колбы Краузе			
	(фиброзная оболочка)	180	145,8 ± 4,0	
	Колбы Краузе			
	(итого)	256	144,7 ± 3,3	
Коза домашняя (возраст 1 мес.)	Колбы Краузе			
	(суставной хрящ)	11	112,3 ± 8,9	
	Колбы Краузе (связки)	87	190,1 ± 5,9	
	Колбы Краузе (капсула)	73	154,5 ± 9,1	
Коза домашняя (возраст 2 мес.)	Колбы Краузе (капсула)	19	133,5 ± 11,8	
Коза домашняя (возраст 5 мес.)	Колбы Краузе (капсула)	87	164,7 ± 13,6	
Коза домашняя (возраст 3 года)	Колбы Краузе (капсула)	33	176,3 ± 15,9	
Овца домашняя	Колбы Краузе	24	153,0 ± 11,4	

Примечание: В таблице показаны достоверность и уровень вероятности раз-

Наши данные позволяют считать, что деление А. В. Яблоковым (1966) системы органов по их изменчивости на три группы должно быть дополнено четвертой группой — рецепторами с коэффициентом вариации в среднем больше 30%. Уже это указывает на необходимость изучения изменчивости рецепторов в широком плане с учетом вида, пола и возраста животного. Эти исследования важны еще и потому, что размеры инкапсулированных рецепторов суставов даже в постнатальном онтогенезе животного увеличиваются (Ильенко, 1972, 1978).

суставов конечностей млекопитающих

рецептора	Диаметр рецептора		t	p
	C±m _c	M±m		
45,5±5,9	39,8±1,8	25,8±3,3	2,9	>0,99
59,0±9,2	74,1±6,5	40,2±6,3	1,7	0,91
59,5±10,8	51,3±3,0	22,8±4,2	3,2	>0,99
29,4±4,4	86,0±4,4	22,1±3,3	1,3	0,80
31,2±4,8	31,8±2,0	28,8±4,4	0,4	0,31
27,9±7,5	53,0±6,0	30,0±8,1	-0,2	0,15
45,7±6,3	40,5±2,13	26,8±3,7	2,6	0,99
53,2±11,8	51,0±5,3	33,2±7,4	1,4	0,83
34,4±9,9	98,0±11,6	29,1±8,4	0,4	0,31
60,6±13,6	61,1±8,5	44,0±9,8	1,0	0,68
43,0±9,6	66,2±8,6	41,5±5,3	0,1	0,07
42,0±9,9	59,8±9,7	48,9±11,5	-0,4	0,31
52,8±13,2	57,0±6,8	34,2±8,5	1,2	0,76
57,2±11,2	88,3±9,9	40,5±7,9	1,2	0,76
32,0±4,2	124,6±23,1	31,5±4,1	0,1	0,07
52,3±9,2	42,0±3,4	32,9±5,8	1,8	0,92
51,4±10,5	114,0±19,3	58,7±11,9	-0,46	0,34
33,9±8,5	56,0±6,5	33,1±8,3	0,06	0,45
34,5±3,0	64,0±3,5	44,1±3,8	-2,0	0,95
36,1±2,9	38,7±1,3	31,2±2,5	1,3	0,80
37,3±1,9	37,6±1,1	41,0±2,1	-1,3	0,80
37,0±1,6	37,9±0,9	37,8±1,7	-0,34	0,26
26,4±5,6	34,0±1,3	12,8±2,7	2,2	0,97
29,0±2,2	44,2±2,0	42,9±3,2	-3,6	>0,999
50,7±4,2	36,7±1,0	23,5±1,9	5,9	>0,999
33,6±6,3	30,3±1,3	18,8±3,0	2,8	0,99
43,0±5,8	37,7±2,9	40,0±5,4	0,37	0,28
52,0±6,4	42,1±2,6	36,2±4,5	2,0	0,95
36,6±5,2	35,0±1,8	25,2±3,6	1,80	0,92

личий между коэффициентом вариации длины и диаметра рецептора.

Если увязать данные по изменчивости размеров рецепторов суставов с типами опоры, то получится следующая картина:

	Длина, %	Диаметр, %
Стопоходящие	25—59	22—40
Пальцеходящие	27—53	26—33
Фалангоходящие	26—60	12—66

Таким образом, наибольший размах изменчивости инкапсулированных рецепторов свойствен фалангоходящим, а наименьший — пальцеходя-

щим. Очевидно, объем и значение информации, поступающей от рецепторов суставов в центры у фаланго- и стопоходящих больше, чем у пальцеходящих. Кроме того, на изменчивость рецепторов влияют и другие факторы, в частности особенности функции компонентов суставов у различных животных.

Исследования показали, что изменчивость размеров однотипных рецепторов у родственных видов сходна, несмотря на их морфологические и экстерьерные различия. Особенно четко это проявляется у видов со сходными адаптациями конечностей. Это подтверждают наши данные о структуре коэффициента вариации рецепторов у козы и овцы.

На примере других материалов А. В. Яблоков установил, что коэффициент вариации является достаточно надежным показателем отношений системы «среда — популяция». Аналогично этому наше исследование варибельности рецепторов суставов свидетельствует, что коэффициент вариации может быть надежным показателем для системы «среда — организм». А раз так, то есть смысл проводить изучение сравнительной изменчивости микросистем даже внутри одного организма (одной особи).

Интересен и еще один аспект наших данных. В свое время Симпсон высказал мнение, что «функционирующие сложные структуры, имеющие приспособительное значение, т. е. структуры все время находящиеся под сильным давлением отбора, обычно характеризуются низкой, хотя все же заметной изменчивостью... С другой стороны, изменчивость значительных и нефункционирующих признаков, имеющих низкое селективное значение, в среднем выше» (Симпсон, 1948, с. 135). Наши данные как бы противоречат этому.

Несомненно, роль проприоцепторов конечностей, в том числе и рецепторов суставов, в процессах адаптации достаточно велика, чтобы считать их структурами, имеющими большое селективное значение и, тем не менее, изменчивость размеров их очень высока. Здесь ясно проявляется другая зависимость: чем сложнее функция сустава, тем сложнее его рецепторы и тем выше изменчивость их размеров.

Изучение изменчивости размеров и структуры рецепторов различных суставов грудных конечностей, а также сопоставление рецепторов гомодинамных суставов передней и задней конечностей таят в себе дополнительные возможности функционального анализа. Они позволяют дополнить схему анализа морфологической изменчивости млекопитающих, предложенную А. В. Яблоковым (1966), и уточнить филогенетические взаимоотношения изучаемых животных.

SUMMARY

Linear variability was studied in 1915 incapsulated receptors of limb joints in three main adaptive mammalian groups. It is shown that variability of the same forms of incapsulated receptors in different components of the joint is different. The highest scope of incapsulated joint receptors variability is observed in unguligrades. Variability of the same receptors in the phylogenetically similar species is the same.

- Гранит Р. Основы регуляции движений.— М.: Мир, 1973.— 383 с.
 Егоров О. В. Экология сибирского горного козла.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1955, 17, с. 7—134.
 Залкинд В. И. Электрофизиологическое исследование функций рецепторов лучезапястного сустава кошки: Автореф. дис. ... канд. мед. наук.— Л., 1972.— 19 с.
 Ильенко Н. Н. К сравнительно-анатомическому и возрастному анализу рецепторов плечевого сустава некоторых млекопитающих.— В кн.: Всесоюз. науч. конф. по возрастной морфологии (Самарканд, 12—14 декабря 1972 г.): Тез. докл. Самарканд, 1972, ч. 2, с. 38—39.

- Ильенко Н. Н. Рецепторы суставов грудной конечности млекопитающих.— К., : Наук. думка, 1978.— 82 с.
- Огенесян Т. Г. Функциональные изменения иннервации синовиальной оболочки коленного сустава особенно ее ворсин в нормальных условиях.— Архив АГЭ, 1952, 29, № 6, с. 60—67.
- Оганисян А. А. Электрофизиология проводящих путей спинного мозга.— М.: Наука, 1970.— 262 с.
- Оганисян А. А. Источники кинестезии.— В кн.: Механизмы сенсорного контроля (Материалы расширенного пленума союзной проблемной комиссии АМН СССР, Курск, 1974).— Курск, 1974, с. 41—43.
- Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит., 1948.— 356 с.
- Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих.— М.: Наука, 1966.— 362 с.
- Boyd J. A., Roberts T. D. Proprioceptive receptors in the knee joint of the cat.— Journ. Physiol., 1953, 124, N 3, p. 476—486.
- Carli G., Farabolini F., Fontani G., Meucci M. Confronto tra le proprietà statiche dei recettori articolari e di quelli muscolari.— Boll. Soc. ital. biol. sper, 1976, 52, N 18, bis 210. (Цит. по РЖБ-8П793, 1977).
- Collins John. Proprioceptive space reception after anaesthetization of the mid-interphalangeal joint of the finger.— Percept. and Psychophys, 1976, 20, N 1, p. 45—48.
- Latimer H. B., Sawin P. B. Morphological studies of the rabbits.— Anat. Rec., 1955, 143, N 1, p. 447—466.
- Matthews Peter B. C. Muscle afferents and Kinaesthesia.— Brit. Med. Bull., 1977, 33, N 2, p. 137—142.
- Reiniš St. Kvantitativní analýza morfoloických změn v mozku křečí v průběhu ontogeneze krysy.— Českosl. morfol., 1964, 12, N 3, s. 283—291.
- Sauer M. E., Rumble Ch T. The number of nerve cells in mesenteric and submucous plexuses of the small intestine of the cat.— Anat. Rec., 1946, 96, N 4, p. 373—382.

Институт зоологии АН УССР,
Иркутский с.-х. институт

Поступила в редакцию
12.XII 1978 г.

УДК 599.731:591.3

Б. И. Петрищев

ЛИНЕЙНО-ВЕСОВОЙ РОСТ ЭМБРИОНОВ ДИКОЙ СВИНЬИ (*SUS SCROFA*)

Изменчивость размерно-весовых характеристик эмбрионов дикой свиньи на разных этапах их развития, по нашему мнению, изучена еще недостаточно. Наше исследование проводилось в охотхозяйстве «Нерусса», где дикая свинья интенсивно эксплуатируется, и в целях лучшего сохранения и развития популяции в зимнее время организована подкормка, что можно рассматривать как фактор, благоприятствующий развитию продуктивных признаков, которые в естественных условиях обычно менее выражены (Курносов и др., 1977).

Материал и методика. Исследовано 96 разновозрастных эмбрионов и 5 новорожденных поросят. Возраст эмбрионов определяли по времени гона и примерного времени покрытия самок на воле, а также по внешне-морфологическим признакам эмбрионов, сопоставляя их с эмбрионами домашней свиньи, возраст которых был известен. При этом учитывали время образования зародышевого щитка, желточного мешка и аллантоиса, время появления складок сердца, время формирования головы и ее частей, печени, мезонефроса, пронефросов и других органов, время формирования туловища, конечностей, шеи, внешних половых органов, раскрытия век, закладки и пробивки волос и прорезывания зубов.

Для определения возраста эмбриона и характеристики его роста взвешивали и делали промеры: длины головы, косую длину туловища,