ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՌ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ—ԿԵՆԴԱՆԱԲԱՆԱԿԱՆ ԻՆՍՏԻՏՈՒՏ
ԿԵՆԴԱՆԱԲԱՆԱԿԱՆ ԺՈՂՈՎԱԾՈՒ, XIV, 1966

Академия наук Армянской ССР
Зоологический институт
Зоологический сборник, XIV, 1966

Academy of Sciences of Armenian SSR
Zoological Institute
Zoological Papers, XIV, 1966

Е. Ф. ПАВЛОВ, А. А. ЧИЛИНГАРЯН, Р. Н. САРКИСОВ

ОСОБЕННОСТИ ФИЗИОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ ГИБРИДОВ

Специфической чертой, осложняющей репродуктивную функцию при межвидовой гибридизации, является в различной степени выраженное несоответствие у исходных форм гомологичных физиологических систем, вовлекаемых в процесс размножения. Такое несоответствие отмечается в рефлекторной деятельности, предшествующей спариванию, в процессе оплодотворения и эмбрионального развития гибридного зародыша.

Работая на протяжении ряда лет в области гибридизации, лаборатория накопила некоторое количество материалов по вышеперечисленным вопросам*.

Для того, чтобы снять существующие противоречия рефлекторного порядка у форм, привлекаемых к скрещиванию, было использовано искусственное осеменение.

Вопрос разработки методов искусственного осеменения у птиц (основные объекты в наших экспериментах) имеет свою историю. Одной из первых попыток в этом направлении следует считать работу Пейна (Payne, 1914), который собирал сперму из клоаки курицы после спаривания. Хатт (Hutt, 1929) подставлял при копуляции часовое стекло к клоаке курицы. Ишикава (Ishikava, 1930) и Паркер (Parker, 1939) применяли тонкие мембраны, которые одевались на клоаку самки либо самца. Никитина (1932) предложила закреплять на туловище курицы фартук. Тиняков (1933) наклеивал на клоаку петухов резиновый спермособиратель. Серебровский и Соколовская (1934) получали сперму у селезня, гусака, цесарки и фазана методом электроэякуляции. Чайковская (1948), усовершенствовав метод Хатта, подставляла при спаривании к клоаке курицы бюкс. Боголюбский, Фомин и Козлова (1955) предложили получать сперму в стеклянную чашку при подпускании петуха на чучело курицы. При работе с дикими видами многие авторы применяли метод посмертного выжимания из тестикулов и семяпроводов семенной жидкости. Однако наиболее удобным и эффективным методом, по сравнению со всеми вышеперечисленными, является прием получения спермы массажем абдоминальной области у птиц, предло-

* Подробно см. статью А. А. Чилингаряна в настоящем сборнике.

женный Барроусом и Квинном (Burrows, Quinn, 1937, 1939) и в различных вариантах модифицированный Уилером (Wheeler, 1948), Мюллером (Mueller, 1949), Габриэлем (Gabriel, 1957), Сцумовским (Szumowski, 1961) и Камаром (Kamar, 1958). Этот метод, в настоящее время широко применяющийся в работах по искусственному осеменению кур и индеек, был положен в основу при работах по гибридизации, проводившихся в лаборатории.

Основное внимание было сосредоточено на получении гибридов и помесей от скрещиваний между: курами породы ♀ белый плимутрок ♂ бентамка, курами и цесарками (реципрокные скрещивания) и ♀ фазан х ♂ курица.

Кроме того, проводилась естественная гибридизация между пекинскими и мускусными утками (реципрокные скрещивания).

В первом варианте скрещиваний ставилась задача, при наличии адекватных рефлекторных механизмов у скрещиваемых форм преодолеть затруднения, возникающие в результате несоответствия размеров спариваемых особей.

Предварительные наблюдения за птицами при совместном содержании показали, что подобное скрещивание не может осуществляться в естественном порядке из-за разницы в величине между курами породы плимутрок и петухами бентамками. Оценивая сходный тип скрещивания (♀ минорка х ♂ бентамка), Кондырев (1926) приходит к следующему заключению: «На невозможность нормального скрещивания между большими курами и бентамским петухом указывал еще Дарвин. То же подтвердилось нашими двухлетними наблюдениями. Как выяснилось, невозможность скрещивания зависела от сильного сопротивления курицы».

Применение искусственного осеменения легко снимает это противоречие и обеспечивает получение нормального потомства.

Второй вариант скрещивания характеризуется более сложными рефлекторными взаимоотношениями между скрещиваемыми видами. Так, из литературных источников известно, что самцы цесарки никогда не спариваются с курами, а петухи спариваются с цесаркой в очень редких, можно сказать, исключительных случаях.

Такое поведение обусловлено видовой рефлекторной изоляцией. В этом случае искусственное осеменение играет еще более важную роль, так как позволяет избежать необходимости приспособления друг к другу двух различных условных, а отчасти и безусловных, рефлекторных систем, присущих скрещиваемым видам.

Высказанное положение о значении искусственного осеменения для гибридизационных работ иллюстрируется примерами получения гибридов между ♀ цесаркой и ♂ курицей. Одно из первых сообщений о получении таких гибридов принадлежит Мортону (Morton, 1847).

В период гибридизации, предшествующий применению искусственного осеменения, было получено в различных зоопарках и хозяйствах (по Серебровскому, 1935) до 15 голов гибридов от скрещивания самки

цесарки и петуха и не было зарегистрировано ни одного гибрида от реципрокной комбинации.

Введение в обиход метода искусственного осеменения позволило ряду авторов получать курино-цесариных гибридов в значительно больших количествах. Так, Стекленев и Треус (1963) получили 4 подобных гибрида, Огородний (1962) имел в своем распоряжении свыше 30 гибридов. Громов (не опубликовано) демонстрировал 17 гибридов. О получении курино-цесариных гибридов имеется ряд сообщений и в зарубежной литературе. В качестве примера можно сослаться на работу Мархлевского (Marchlewski, 1937), Войтишковой (Vojtiskova, 1958). Подавляющее большинство прямых курино-цесариных гибридов были самцами, как на это указывает Гайер (Guyer, 1909 и 1909a), Серебровский и Огородний, и только в оказавшейся недоступной нам работе Поля, относящейся к 1919 г., имеется указание на появление в потомстве первых экземпляров гибридных самок.

Что же касается получения гибридов от скрещивания ♀ курицы и ♂ цесарки, то в литературе имеется несколько упоминаний о неудачных попытках искусственного осеменения кур разбавленной спермой цесарок, полученной путем выжимания семенной жидкости из тестикулов и семяпроводов только что убитых птиц. Например, работая этим методом, Стекленев и Треус среди 271 подопытного яйца отметили 5 оплодотворенных, из которых к моменту окончания инкубации не было выведено ни одного живого гибрида.

Сопоставление методов получения реципрокных гибридов между курицей и цесаркой прямо указывает на зависимость результатов скрещивания от метода получения спермы. Авторы, работавшие по получению гибридов между петухом и цесаркой, использовали для осеменения сперму петухов, получаемую в различные типы семяприемников или же методом ручного массажа. Попытки получения гибридов, где в качестве отца использовалась цесарка, всегда были связаны с посмертным выжиманием семенной жидкости из половых органов цесарок или же с применением электроэякуляции, дающей несколько куб. мм спермы (Серебровский, Соколовская, 1934). Оба эти приема, учитывая незначительное количество полученной спермы, требуют применения разбавителей, методика приготовления которых, по данным Новик (1964), удовлетворительно не разрешена, в приложении к семенной жидкости птиц, до настоящего времени.

Таким образом, для того, чтобы предпринять успешную попытку получения гибридов от скрещивания ♂ цесарки и ♀ курицы, необходимо было иметь в распоряжении достаточное для искусственного осеменения количество физиологически полноценной спермы цесарок без разбавления. Один из возможных путей получения физиологически полноценной спермы в количествах, достаточных для искусственного осеменения, зависит от степени изученности рефлекторных аппаратов, контролирующих эякуляцию, т. е. от топографического анализа локализации рецептивного поля, афферентной и эфферентной части рефлекторной дуги, а

также выяснения местонахождения полового центра у некоторых видов отряда куриных.

Сопоставление литературных данных и собственных наблюдений показало, что все элементы рефлекторной дуги у кур, индеек и цесарок, обеспечивающие эрекцию копулятивных органов и эвакуацию семенной жидкости, имеют общую топографию. Так, у птиц половой центр расположен в люмбо-сокральном отделе спинного мозга, заключенного в сложном крестце—synsacrum, состоящем из значительного количества сросшихся между собой позвонков и представляющем одно из характерных образований скелета птицы. Деление его на отделы, в общепринятом порядке, затруднительно вследствие плотного срастания его элементов. Поэтому отправной точкой для топографической локализации служит присутствие в его составе двух позвонков с крестцовыми ребрами, называющимися истинно крестцовыми позвонками и представляющими крестцовый отдел в собственном смысле этого слова.

Между грудным и крестцовым отделами находятся 6 позвонков, слившихся в одну сплошную костную пластинку, составляющую поясничный отдел. В межпозвоночные отверстия, как и у прочих позвоночных, выходят спинномозговые нервы, образующие по выходе из спинного мозга смешанные нервные стволы. Эти стволы дают отдельные ветви, иннервирующие кожную поверхность задней части туловища. Кожное рецептивное поле, раздражение которого во время массажа приводит к эрекции копулятивного органа и эякуляции спермы у представителей отряда куриных, расположено каудально от последнего ребра, дорзо-латерально по отношению к задней части киля грудины и краниально по отношению к кобчику. Афферентными путями, идущими к центру эрекции, находящемуся в крестцовом отделе, являются нервные волокна, входящие в состав I и II сакральных нервов, а афферентные пути, составляющие часть рефлекторной дуги, обеспечивающей эякуляцию, включены в состав I и VI люмбальных нервов и, возможно, присутствуют в первом сакральном. Эти нервы проводят импульсы к поясничному утолщению спинного мозга и заключенному в нем половому центру.

Эфферентные волокна, направляющиеся к семенникам и семяпроводам, проходят в составе: подвздошно-подчревного нерва, подвздошно-пахового, наружно-семенного, латерально-кожного нерва бедра и бедренного нерва. Кроме того, имеется симпатическая иннервация, отходящая от подчревного сплетения.

Эфферентные волокна, идущие к копулятивному органу, проходят главным образом в составе I—II сакральных нервов.

Новокаиновая блокада кожного рецептивного поля, описанного выше, приводит к невозможности получения спермы методом массажа у куриных.

Использование рассмотренного рефлекторного аппарата в целях получения спермы дает удовлетворительные результаты при работе с курами и индейками. Затруднения же с получением спермы этим методом у диких и прирученных представителей отряда куриных связаны с

торможением центрального происхождения, вызывающим ряд пассивно-оборонительных реакций.

На примере разработки метода получения спермы у цесарок было показано, что для угашения этих пассивно-оборонительных реакций требуется до 20 сеансов массажа, после чего рефлекторный механизм, обеспечивающий нормальную эякуляцию, выходит из-под тормозных влияний и начинает нормально функционировать.

Этот метод получения спермы у цесарок позволил впервые получить гибридов между ♂ цесаркой и ♀ курицей, об особенностях репродуктивной системы которых мы поговорим ниже.

Переходя к третьей комбинации скрещиваний между курицей и фазаном следует сказать, что рассмотренные особенности для кур и цесарок в этом варианте выступают еще более отчетливо и осложняются целым рядом алиментарных факторов и экологическими особенностями.

Наконец, рассматривая четвертый вариант естественного скрещивания между двумя родами уток (пекинской и мускусной), следует указать на особенности рефлекторных реакций у самцов этих двух родов.

Самцы пекинской породы, как показали наблюдения на протяжении 3 лет, охотно спаривались с мускусными утками, без какого бы то ни было вмешательства экспериментатора и специального подбора.

Этого нельзя сказать о самцах мускусных уток. Шестилетняя работа по проведению скрещиваний этого типа показала, что более или менее удовлетворительное спаривание между мускусными самцами и пекинскими самками происходит при подборе мускусных самцов с ярко выраженным libido. Количество таких самцов не превышает 1/5 от общего поголовья производителей. Спаривание в этом варианте проходит более успешно при подборе мелких самок. Использование крупных самок снижает количество оплодотворенных яиц в связи с сокращением числа садок из-за активных оборонительных реакций самок.

Сопоставление двух разобранных выше форм полового поведения уток различных родов дает основание говорить об угашении некоторых форм видовой рефлекторной изоляции по мере углубления процесса домистикации.

В процессе проведения работы по искусственному осеменению мы вынуждены были неоднократно прибегать к микроскопическому контролю спермы, получаемой от петухов и цесарок. Общая картина, наблюдаемая при проведении такого контроля, показала наличие разницы в размерах головок сперматозоидов, принадлежащих различным видам птиц. Окраска мазков выявила, что эти различия относятся не только к толщине оболочки и прослойке цитоплазмы сперматозоидов, но характерны и для их ядерной субстанции. Сам по себе этот факт, взятый изолированно, не представляет сколько-нибудь значительного интереса, так как давно известно, что форма и размеры сперматозоидов у различных видов могут существенно варьировать. Однако ряд наблюдений над количеством ДНК, содержащейся в ядрах клеток гибридных и исходных форм, указывает на увеличение ее у гибридов (Чилингарян, Павлов,

1961; Чилингарян, Павлов, Мкртчян, 1962, 1964). Так, количество ядерной ДНК у межродовых гибридов скальных ящериц превышает родительский уровень на 50%. Причем в этом случае отмечается переход диплоидных форм в триплоидные (Даревский, Куликова, 1964). У гибридов пекинской и мускусной уток такое увеличение соответствует 33%, при сохранении диплоидного кариотипа.

Такое количественное увеличение одного из важнейших компонентов ядра, в ответ на различные типы скрещивания, указывает на наличие различных механизмов, ответственных за увеличение ДНК в ядрах.

Так, в случае скрещивания, приводящего к изменению плоидности клеток гибрида, подъем уровня ДНК естественно связать с кратным увеличением набора хромосом.

Во втором случае можно представить, что при межвидовых скрещиваниях, не ведущих к изменению кариотипа, в оплодотворении участвуют гаметы различных видов с различным количеством ДНК, что в сумме обеспечивает увеличение этого ядерного компонента, по крайней мере по сравнению с одной из родительских форм.

Что же касается превышения количества ДНК у гибридов по сравнению со второй родительской формой, то объяснение этого явления, по-видимому, следует искать в особенностях метаболизма нуклеиновых кислот.

И, наконец, имеется еще один возможный механизм, объясняющий увеличение количества ДНК в клетках межвидовых гибридов.

Исследователи, работавшие по гисто-морфологии семенников бесплодных гибридов пекинской и мускусной уток, неоднократно отмечали наличие в просветах семенных канальцев гигантских многоядерных клеток. Так, Поль и Тифензее (Poll, Tiefensee, 1907) дают следующую картину при описании семенников гибридов, полученных от скрещивания мускусной и домашней уток. Вместо правильно расположенного спермиогенного эпителия, который в каждом нормальном семеннике выглядит одинаково, здесь видны в широких границах варьирующие нарушения нормального строения. Просветы канальцев различны по ширине и заполнены более или менее ненормальными, порой гигантскими, клетками, содержащими до 20 и более ядер. Эпителий расположен неправильно, на различных местах окружности не одинаково высок и выглядит как бы разорванным. Треус, Стекленев, Волков, Андриевский (1963), характеризуя гистологическую структуру семенников гибридных самцов, отмечают, что «среди единичных дегенерированных клеток встречаются крупные многоядерные клетки. Обычно ядра таких клеток находятся на различных стадиях некроза, вплоть до их лизиса. Однако встречаются и такие многоядерные клетки, ядра которые круглые, с хорошо видимыми крупными зернами хроматина». Возникновение подобных клеток можно рассматривать как результат нарушения мейоза, завершающегося не образованием нормальных гамет, а переходящего в амитоз, следствием которого и является образование гигантских многоядерных клеток.

Это явление имеет место не только при мейотическом делении, которое является специальным случаем, присущим только половым клеткам, но, как показывают наши наблюдения, встречается и при обычных митозах. Сходное явление отмечается также и в базофильных клетках гипофиза. Правда, в этом случае вместо многоядерных клеток мы, как правило, встречаемся с двуядерными. Причем количество подобных клеток во много раз превышает число двуядерных клеток, отмечаемых некоторыми авторами в передней доле гипофиза (рис. 1).

Таким образом, можно допустить, что увеличение ДНК может быть связано не только с вышерассмотренными случаями, но и с переходом клеток различных тканей от митотического способа размножения к амитозам. Эта форма размножения ядерного материала распространяется на оба типа делений, присущих как половым, так и соматическим клеткам.

Наличие многоядерных клеток в различных эпителиальных тканях в общих чертах можно рассматривать как склонность клеточных элементов гибрида к полиморфным образованиям.

Большая вариабильность межвидовых гибридов характеризуется не только клеточным, тканевым и фенотипическим полиморфизмом, но и своеобразным состоянием различных функциональных систем.

В соответствии с задачами настоящей статьи, по-видимому, целесообразно рассмотреть только функциональные особенности воспроизводительной системы гибридов.

Из литературных данных (Серебровский, 1935; Poll, 1906, 1911, 1911а) известно, что гибридные формы, получаемые среди высших позвоночных, по функциональному состоянию воспроизводительной системы возможно подразделить на три категории: а) полностью фертильные гибриды с синхронизированным циклом общего развития и формирования половой системы; б) гибриды, частично плодовитые и бесплодные, начиная с первого поколения, с асинхронным запаздывающим и незавершенным гаметогенезом; в) гибриды, полностью стерильные, с редуцированной половой системой.

В настоящее время лаборатория располагает некоторыми материалами по воспроизводительной функции гибридов, относящихся ко второй и третьей категориям.

Представителями второй группы являются гибриды, полученные от реципрокных скрещиваний пекинской и мускусной уток.

Особенностью самцов в обеих группах является незавершенный сперматогенез, в массе доходящий до сперматоцитов 1 порядка, в редких случаях—до сперматид, и в виде исключения—до образования отдельных атипических сперматозоидов.

Эндокринная сторона вопроса, насколько можно судить по поведению гибридов, морфологии половых желез и гистологическим препаратам, у самцов представлена нормально.

Семенники проявляют отчетливо выраженную в размерах сезонную цикличность. В гипофизе ярко представлены базофильные клетки,

ответственные за продуцирование гонадотропина (рис. 2). Насколько можно судить по морфологической картине щитовидной железы, тиреотропная функция гипофиза также не претерпевает существенных изменений. Однако, несмотря на морфологическое благополучие эндокринных желез, обеспечивающих нормальное течение генеративной функции, сперматогенез у гибридов, как отмечалось выше, носит незавершенный характер. Герминативный эпителий и слой, в основном состоящий из сперматогоний, представляются более или менее нормально выраженными, хотя в последнем обращает на себя внимание понижение митотической активности, по сравнению с контролем. Но уже следующая фаза сперматогенеза, включающая образование сперматоцитов первого порядка, протекает атипично. Если в нормальном семеннике пекинского селезня, служившего контролем, многочисленные сперматоциты первого порядка обнаруживаются во всех семенных канальцах, то в семенниках гибридов складывается иная картина. Так, из просмотренных 355 канальцев сперматоциты первого порядка были обнаружены в 220, а в 135 отсутствовали. Подсчет сперматоцитов показал, что их количество составляет 721, т. е. около 3,3 в среднем на просвет канальца. Одновременно с нормальными сперматоцитами в тех же канальцах было обнаружено 362 полинуклеарных клетки с числом ядер от 2 до 16. Количественное соотношение между нормальными сперматоцитами и полинуклеарами представлено в табл. 1.

Таблица 1

Количество сперматоцитов 1-го порядка и полинуклеаров в семенниках гибридов

Число ядер в клетках	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Число клеток	721	83	106	74	46	27	7	3	6	4	1	2	2	—	—	1

Из таблицы видно, что на долю одноядерных клеток, которые можно рассматривать как сперматоциты первого порядка, приходится около 65% от общего числа крупных клеток, встречающихся в просветах канальцев гибридных семенников, остальные 35% крупных клеток представлены полинуклеарами. Сопоставление, главным образом, двуядерных клеток с обычными сперматоцитами первого порядка позволяет высказать соображение об общности их генезиса и происхождения первых из вторых. В пользу такой точки зрения говорят следующие факты: размеры клеток обоего типа довольно близки между собой, отношение к красителям массы цитоплазмы и ядер в обоих случаях сохраняется одинаковым, локализация клеток в просветах семенных канальцев идентична. Что же касается полинуклеаров с большим числом ядер, то их исследование указывает на наличие связи между ними и двуядерными клетками (рис. 3).

Высказанная точка зрения об образовании полинуклеаров находится в известном противоречии с утверждением Крок, приводимым в

сообщении Треуса с соавторами. По мнению этого автора, своим происхождением полинуклеары обязаны фагоцитозу, в результате которого гигантские клетки захватывают остатки некротизированного спермиогенного эпителия. Однако, несмотря на значительное число просмотренных полинуклеаров, нам не удалось ни разу наблюдать картин, связанных с фагоцитозом.

Таким образом, нарушение сперматогенеза в семенниках прямых гибридов, полученных от скрещивания пекинской и мускусной уток, внешне проявляется в понижении митотической активности клеток, составляющих слой сперматогоний, в уменьшении образования сперматоцитов первого порядка и в переходе части сперматоцитов первого порядка от мейотического деления, завершающегося образованием сперматозоидов, к амитозу, приводящему к появлению полинуклеарных гигантских клеток.

Иная картина присуща репродуктивной функции гибридных самок. Они в отношении поведения полового аппарата резко отличаются друг от друга. Так, самки, полученные от прямого скрещивания, могут быть отнесены даже к группе абсолютно бесплодных гибридов, так как на протяжении 6 лет из находившихся под наблюдением 20 с лишним голов самок только в одном случае впервые была зарегистрирована единичная яйцекладка. Яичники этих птиц на основе аутопсии, с последующей гистологической обработкой овариальных желез, могут быть охарактеризованы как сильно редуцированные органы с абортивным течением вителогенеза, причем ход овуляции таких недоразвитых желтков явно ненормален, так как в брюшной полости последние зачастую встречаются на различных стадиях резорбции. Часть желтков, не покидая яичника, резорбируется на месте, а некоторые фолликулы претерпевают кистозное перерождение (рис. 4). Яйцевод сильно редуцирован и оставляет впечатление ни разу не функционировавшего органа. Любопытно отметить, что у самок этой группы становление репродуктивных органов и сопутствующей им функциональной деятельности протекает значительно медленнее, чем у исходных форм, и приостанавливается, не завершив своего развития, к концу второго года жизни.

В известном соответствии с вышеописанными картинами находится и состояние гипофиза. Гистологическая обработка шести гипофизов показала, что базофильная фракция клеток у этих птиц представлена небольшими группами клеток. Но даже и эти немногочисленные базофилы атипичны по форме и сильно уменьшены в размерах. Основная масса адено-гипофиза состоит из главных клеток с небольшой примесью эозинофилов (рис. 5). Такая картина оставляет несколько странное впечатление, так как редукция базофильной ткани, имеющаяся у птиц и млекопитающих в связи с сезонными явлениями, обычно сопровождается уменьшением общей массы передней доли гипофиза. В рассматриваемом же случае величина гипофиза остается постоянной и укладывается в вариации размеров, присущих исходным формам. Так, вес гипофизов пекинских уток в марте при начале яйцекладки колеблется

в пределах 18—20 мг, у мускусных соответственно составляет 20—50 мг, а у гибридных самок эта же величина укладывается в пределах 25—27 мг.

Щитовидная железа может быть охарактеризована как орган мало активный и, возможно, находящийся в состоянии гипофункции.

Иная картина наблюдается у самок, полученных от реципрокного скрещивания. Их репродуктивная функция может быть охарактеризована как система, имеющая нарушения в своих последних звеньях. Так, всем самкам этой группы присуще промежуточное положение, по срокам полового созревания, относительно исходных форм. Они начинают яйцекладку в 7—8-месячном возрасте. Количество снесенных яиц на голову оказывается сходным с яйценоскостью мускусных уток. Отклонения преимущественно наблюдаются только по величине яиц, вес которых колеблется в пределах от 41 до 57 г, в то время как эта же величина у пекинских уток соответственно составляет 65—85 г. Гистологическая картина яичников гибридных самок, полученных от реципрокного скрещивания, дает основание предположить, что уменьшение размера яиц по сравнению с исходными формами связано с недостаточным поступлением питательных веществ в фолликул во время вителлогенеза. В развивающихся ооцитах фолликулярный эпителий, обеспечивающий приток питательных веществ, представлен в виде плоских клеток с уплотненной маловакуолизованной цитоплазмой. Местами отмечается его дегенерация или же полное отсутствие, так что роль внутренней стенки фолликула выполняет theca externa. Очень слабо выражена также и theca interna, в составе которой обычно проходят кровеносные сосуды, обеспечивающие питание фолликула. Вообще остается впечатление, что развивающиеся ооциты, если исключить дегенеративные процессы, находятся в условиях питания, описанных рядом авторов для последней заключительной стадии быстрого роста куриного фолликула. Наряду с развивающимися фолликулами в гибридных яичниках довольно многочисленны дегенерирующие ооциты с уплотненным желтком, как правило, отслоившимся от пристеночного эпителия (рис. 6). Основная масса примордиальных фолликулов в яичниках гибридов также подвержена существенным изменениям как за счет соединительнотканного перерождения фолликулярного эпителия, так и вследствие утолщения theca interna и theca externa.

Гибридные самки отличаются также по продолжительности пожизненного репродуктивного периода. Так, если исходные формы сохраняют яйцекладку в пределах от 5 до 9 лет, то у гибридных уток этот процесс протекает только на протяжении двух сезонов. Такое укорочение репродуктивного периода, по-видимому, можно поставить в зависимость от функционального состояния гипофиза, который у молодых самок обнаруживает картины, сходные с описанными выше для гипофиза самцов, а начиная с 3—4-летнего возраста эти картины напоминают случаи, рассмотренные у гибридных самок, полученных от прямого скрещивания.

Дальнейшая судьба гибридных яиц, полученных от этих самок, рассмотрена Чилингаряном и Магакяном (1963) на примере зародышевых дисков. Здесь уместно только указать на то, что шестидневный зародыш второго поколения, о котором упоминают авторы, был получен от самок, предварительно обработанных гонадотропинами, и пекинского самца, обработанного путем долговременного введения изолированных ядер эритроцитов мускусной утки. Сейчас трудно сказать, что дало возможность удлинить сроки эмбрионального развития этого зародыша. Это в равной степени могло зависеть от таких моментов, как естественный партеногенез, гормональная стимуляция и иммунобиологическое сближение. Несомненным является факт, что самки, полученные от реципрокного скрещивания, представляют собой одну из наиболее перспективных форм для работ по преодолению бесплодия, возникающего в результате межвидовой гибридизации.

Материалы, относящиеся к третьей категории плодовитости гибридов, в лаборатории представлены данными, полученными на прямых и реципрокных гибридах между цесаркой и курицей породы русская белая.

Полученные и выращенные гибриды в половом отношении, в отличие от ранее опубликованных сообщений, подразделялись на самцов и самок. В случае прямого скрещивания было отмечено наличие 3 ♂ и 2 ♀. В реципрокном варианте 2 ♂ и 1 ♀.

По фенотипическим признакам, к пятимесячному возрасту существенных различий между прямыми и реципрокными гибридами не проявилось, что представляется не совсем обычным, так как при отдаленной гибридизации явление материнской наследственности обычно выступает достаточно контрастно.

Особенности экстерьера и морфологии самцов позволяют эту гибридную форму рассматривать как приближающуюся к цесарке, так как самцы имеют вытянутую форму туловища, горизонтально расположенный хвост, длинную шею, по сравнению с курицей слабее оперенную. Слабое оперение распространяется также и на область головы. По цвету ног (оранжевая окраска) самцы в описываемом возрасте приближаются к цесарке, для птенцов которой характерно оранжевое окрашивание конечностей, с возрастом переходящее в черное.

Голова самцов гибридов лишена кожистых и роговых образований, характерных для кур и цесарок. По форме клюва гибриды приближаются к цесарке, для которой характерна большая кривизна, чем у курицы. Цвет клюва у гибридов желтый, в то время как у цесарок он имеет темную пигментацию.

У основания клюва гибридов имеется зачаточная кожистая складка, соответствующая сережке цесарок.

Гистологическое исследование обоих типов половых желез и гипофизов гибридов не дает материалов для заключения о наличии своеобразного развития этих органов по сравнению с исходными формами соответственных возрастов. Это указывает на то, что моментом возникновения нарушений репродуктивной функции этих особей является отрезок онтогенеза, включающий в себя период полового созревания.

Ե. Ֆ. ՊԱՎԼՈՎ, Ա. Հ. ԶԻԼԻՆԳԱՐՅԱՆ, Ռ. Ն. ՍԱՐԿԻՍՈՎ

ՀԻԲՐԻԴՆԵՐԻ ԲԱԶՄԱՑՄԱՆ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱՅԻ ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ

Ամփոփում

Հիբրիդացման ճանապարհով բազմացման առանձնահատկություններից մեկը տրամախաչմանը մասնակցող անհատների ֆիզիոլոգիական սիստեմների մի շարք անհամապատասխանությունն է։ Այդպիսի անհամապատասխանությունն նկատվում է զարգացմանը նախորդող ռեֆլեկտոր գործունեության, բեղնավորման և հիբրիդային սաղմի էմբրիոնալ զարգացման պրոցեսում։

Հիբրիդացման մեջ ներգրավված ձևերի մոտ ռեֆլեկտոր կարգի հակասություններից խուսափելու նպատակով կիրառվել է արհեստական սերմնավորում։

Արհեստական սերմնավորման եղանակը՝ զուգակցված սեռական գեղձերի ներվավորող ռեֆլեկտոր ապարատի անալիզով, նպաստեց արու խայտահավից և փասիանից լիարժեք սերմնահեղուկ ստանալուն։ Հավերի սերմնավորումը այդ երկու տեսակների սերմնահեղուկով հնարավորություն տվեց տրամախաչման տվյալ վարիանտից առաջին անգամ ստանալու կենդանի հիբրիդներ։ ♀հավի և ♂խայտահավի տրամախաչումից ստացված հիբրիդների նկատմամբ կատարված դիտողությունները ցույց տվին, որ տրամախաչման տվյալ վարիանտում ուղղակի և հետադարձ հիբրիդների միջև նկատելի տարբերություններ չկան։ Հիբրիդներն արտաքին հատկանիշներով գրավում են միջանկյալ դիրք հավի և խայտահավի միջև մի քիչ թեքվելով վերջինիս կողմը։ 3 ամսական հիբրիդների սերմնարանների չափը և ձևը համընկնում են նույն հասակի խայտահավի նույնանիշ օրգաններին և մի քիչ փոքր են հավից։ Հիբրիդների հիպոֆիզի և սեռական գեղձերի հյուսվածաբանական ուսումնասիրությունները, նույն հասակի ծնողական ձևերի հետ համեմատած, ցույց են տալիս, որ օրգանների զարգացման ընթացքում փոփոխություն չի նկատվում։

Ըստ երևույթի այդ անհատների վերարտադրող ֆունկցիայի խախտման առաջացումը տեղի է ունենում սեռական հասունացման ժամանակաշրջանում։

Պեկինյան և մշկա բադերի խաչաձևումից ստացված ամուլ հիբրիդների արուների մոտ տեղի ունեցող շեղումների անալիզը ցույց տվեց, որ նրանց սերմնարանները հանդես են բերում, ըստ չափի արտահայտված սեզոնային ցիկլայնություն։ Սակայն գամետոգենեզը կրում է անավարտ բնույթ։ Սաղմնային վերահյուսվածքը և սպերմատոգոնիից բաղկացած շերտը ձևաբանորեն նորմալ են արտահայտված։ Սակայն սպերմատոգոնիայի շերտում, կոնտրոլի հետ համեմատած նկատվում է միտոտիկ ակտիվության նվազում։ Առաջին կարգի սպերմատոցիդների կողմնավորումը ընթանում է ոչ տիպիկ, բազմաթիվ բազմակորիզ բջիջների առաջացմամբ։ Առաջին կարգի միակորիզ սպերմատոցիդներ կազմում են 65%, իսկ 35%-ը կազմում են բազմակորիզ բջիջները։ Հիբրիդային արուների հիպոֆիզի բլթակի և վահանագեղձի հյուսվածաբանական պատկերը նորմայից նկատելի շեղումներ չունի։

Այլ պատկեր է նկատվում մշկա և պեկինյան բադերի հետադարձ տրամախաչաձևումից ստացված հիբրիդների էգերի վերարտադրման ֆունկցիայում։ Նրանք ըստ սեռական օրգանների ֆունկցիայի խիստ տարբերվում են միմ-

յանցից։ Այսպես ♀ պեկինյան ♂ մշկաբադերի տրամախաչաձևումից ստացված էգերը կարելի է բացարձակապես դասել անպտուղ հիբրիդների շարքին։ Այդ թռչունների-ձվարանները կարելի է բնութագրել խիստ կրճատվածությամբ և աննորմալ դեղնուցագոյացմամբ։ Նկարագրված ձվարանների վիճակին համապատասխանում է նաև հիպոֆիզը։ Հիպոֆիզի առաջնային մասի մոտ ներկայացված են բջիջները ոչ մեծ խմբերով, սակայն փոքրաթիվ բազոֆիլներն ատիպիկ են ըստ ձևի և չափերի, խիստ փոքրացած են։ Ադենո-հիպոֆիզի հիմնական մասն բաղկացած է գլխավոր բջիջների և էոզինոֆիլների փոքրաթիվ խառնուրդից։ Վահանագեղձը կարելի է բնութագրել, որպես սակավ ակտիվ օրգան, որը հավանաբար գտնվում է հիպոֆունկցիայի վիճակում։ Այլ պատկեր է նկատվում ♂ մշկա և ♀ պեկինյան բադերի տրամախաչումից ստացված էգերի մոտ։ Նրանց վերարտադրման ֆունկցիան կարելի է բնութագրել, որպես իր վերջին օղակներում խախտումներ ունեցող սիստեմ։ Վերջիններիս մոտ գամետոգենեզն ավարտվում է փոքր, շբեղմնավորված ձվերի ձվադրմամբ։ Հիբրիդային էգերը տարբերվում են սկզբնական ձվերից վերարտադրման շրջանի կրճատված տևողությամբ։ Սակայն, եթե սկզբնական ձվերը պահպանում են ձվադրությունը 5—9 տարվա սահմաններում, ապա հիբրիդային բադերի մոտ, այդ երևույթը շարունակվում է միայն 2 սեզոնի ընթացքում։ Վերարտադրման ժամանակաշրջանի այդպիսի կարճացումը ըստ երևույթին կախված է հիպոֆիզի ֆունկցիոնալ վիճակից։ Երիտասարդ էգերի հիպոֆիզի պատկերը մոտենում է նկարագրված արուների հիպոֆիզի պատկերին։

E. F. PAVLOV, A. H. CHILINGARIAH, R. N. SARKISSOV

PHYSIOLOGICAL PARTICULARITIES OF REPRODUCTION IN HYBRIDS

Summary

As a result of improving the method of getting the fowl sperm by means of massage, hybrids have been obtained from the crossing of ♂ gunea-fowl x ♀ hen. The morpho-physiological analysis of the disturbances in the reproduvtive organs and the hypophysis of interspecific duck hybrids is presented. The question of the origin of gigantic polynuclear cells in the testicles of hybrid fowls is discussed.

ЛИТЕРАТУРА

Боголюбский С. И., Фомин А. И., Ильинская И. А., Козлова А. Н. 1955. Новый способ получения семени у петухов. Труды Пушкинской н.-и. лабор. развед. с/х животных, 7, Л.

Царевский И. С., Куликова В. Н. 1964. Естественная триплоидия в полиморфной группе кавказских скальных ящериц (Lacerta saxicola Eversmann) как

следствие гибридизации между двуполыми и партеногенетическими формами этого вида. ДАН СССР, 158, 1.

Кондырев Л. В. 1926. К вопросу о биологическом значении индивидуального развития. Труды Ин-та экспер. ветеринарии, 3, 1.

Никитина М. В. 1932. Проблема искусственного осеменения кур. «Проблемы животноводства», 9—10.

Новик И. Е. 1964. Биология размножения и искусственное осеменение сельскохозяйственной птицы. Изд-во «Наука», М.

Огородний Ю. М. 1962. Сельскохозяйственная птица. Т. 1, гл. Отдаленная гибридизация птицы. Сельхозгиз, М.

Серебровский А. С. 1935. Гибридизация животных. Биомедгиз, М.—Л.

Серебровский А. С., Соколовская И. И. 1934. Электроэякуляция у птиц. «Проблемы животноводства», 5.

Стекленев Е. П., Треус В. Д. 1963. Гибридизация куриных в Зоопарке «Аскания-Нова». Укр. н.—и. ин-т животноводства им. М. Ф. Иванова, «Аскания-Нова». Научные труды, 13.

Тиняков Г. Г. 1933. Новый метод получения спермы у куриных. «Проблемы животноводства», 6.

Треус В. Д., Стекленев Е. П., Волков С. А., Андриевский И. В. 1963. Гибридизация мускусных уток с домашними и характеристика некоторых особенностей гибридов. Укр. н.-и. ин-т животноводства им. М. Ф. Иванова, «Аскания-Нова». Научные труды, 13.

Чайковская М. Я. 1948. Изучение физиологических свойств спермы петухов. Труды НИИП, 20.

Чилингарян А. А., Павлов Е. Ф. 1961. Количественное изменение содержания ДНК в ядрах эритроцитов крови у межвидовых гибридов птиц и рептилий. ДАН Арм. ССР, 32, 1.

Чилингарян А. А., Павлов Е. Ф., Мкртчян Л. П. 1962. Наследственная трансформация окраски и изменение количества ДНК у пекинских уток, вызванное инъекциями изолированных ядер эритроцитов уток другого вида. Известия АН Арм. ССР (биол. науки), 15, 12.

Чилингарян А. А., Магакян Ю. А. 1963. Сравнительное исследование ранних стадий развития пекинской и мускусной уток и их гибридов. «Журнал общ. биол.», 24, 1.

Чилингарян А. А., Павлов Е. Ф., Мкртчян Л. П. 1964. Изменение количества ДНК в ядрах клеток печени у кроликов при межпородном скрещивании. Известия АН Арм. ССР (биол. науки), 17, 9.

Burrows W. H. and Quinn J. P. 1937. The collection of spermatozoa from th domestic fowl and turkey. Poultry Sci., 16, 1.

Burrows W. H. and Quinn J. P. 1939. Artificial insemination of chickens and turkeys. Seventh World's Poultry Congr. Proc. Cleveland, Ohio.

Gabriel I. 1957. A complete one-man technique for the collection of cock semen and the insemination of caged hens. Poultry Sci., 36, 5.

Guyer M. 1909. Atavism in guinea-chiken hybrids. J. Exp. Zool., 7, 4.

Guyer M. 1909a. La livrée du plumage chez les hybrides de pintade et de poule. Bull. du Mus. d'hist. natur., 1.

Hutt F. B.. 1929. On the relation of fertility in fowls to the amount of testicular material and density of sperm suspension. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, 49.

Ishikava H. 1930. The live duration of cock spermatozoa outside the body. Fourth World's Poultry Congr. Proc., London.

Kamar G. A. R. 1958. The collection of cock's semen without milking the copulatory organ. Poultry Sci., 37, 6.

Marchlewski J. H. 1937. Guinea fowl, a common fowl hybrid obtained by meanse of artificial insemination. Bul. Inst. de L'Acad. Polon., Ser. B-11, 127.

Morton S. G. 1847. Description of two living hybrid fowls Gallus and Numidä. Ann. mag. nat. hist., 19, 210.

Mueller C. D. 1949. Artificial insemination for progeny-test breeding in poultry. Poultry Sci., 28, 1.

Parker J. E. 1939. An avian semen collector. Poul. Sci., 18, 4.

Payne L. F. 1914. Preliminary report on vitality and activity of sperm cells and artificial insemination of the chicken. Oklahoma Agric. Sta., 30.

Poll H. 1906. Der Geschlechtsapparat der Mischlinge von Cairina moschata L. ♂ und Anas boschas var. dom. L. ♀. Sitz.—Ber. Ges. nat. Freunde, I.

Poll H. 1911. Mischlingsstudien. Y. Vorsamenbildung bei Mischlingen. Arch. micr. Anat., 78, 2.

Poll H. 1911 a. Mischlingsstudien YI. Eierstock und Ei bei fruchtbaren und unfruchtbaren Mischlingen. Arch. micr. Anat., 78, 2.

Poll H. und Tiefensee W. 1907. Mischlingsstudien II, Die Histologie der Keimdrüsen bei Mischlingen. Sitz.-Ber. Ges. nat. Freunde, 6.

Szumowski P. 1961. L'insémination artificielle en aviculture. La revue de l'élevage. Paris.

Vojtiskova M. 1958. Vzdáleni hybridi ziskani od rodičů se sniženou imunologickou reaktivitou. Cs. biologie, 7, 3.

Wheller R. S. 1948. A one-man technique for collecting cock semen. Poultry Sci., 27, 5.

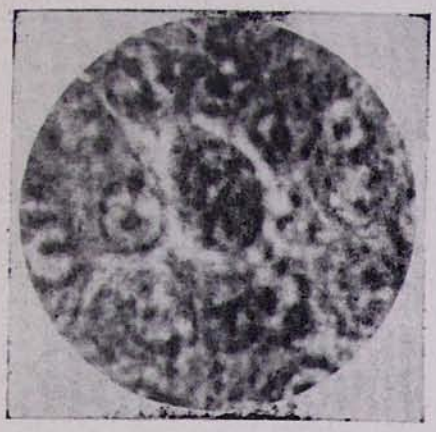

Рис 1. В центре—двуядерная клетка из передней доли гипофиза гибридной утки. Об.90×ок.10. Окраска азаном.

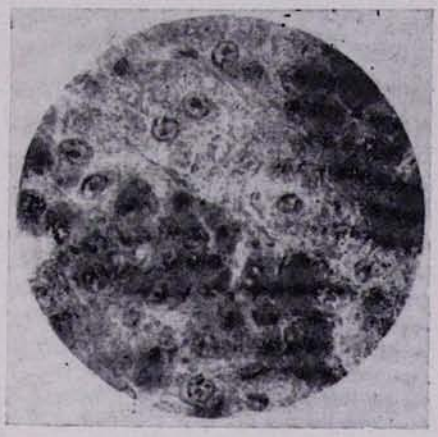

Рис. 2. Аденогипофиз гибридного самца с базофильными (темные) и главными клетками. Об. 40 х ок. 10. Окраска азаном.

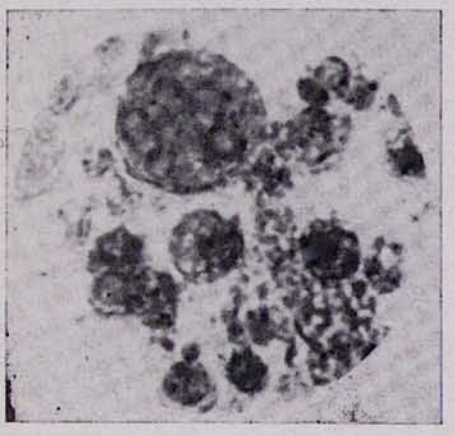

Рис. 3. Сперматоциты I порядка и полинуклеар из просвета канальца семенника гибридной утки. Об. 40 х ок. 10. Окраска азаном.

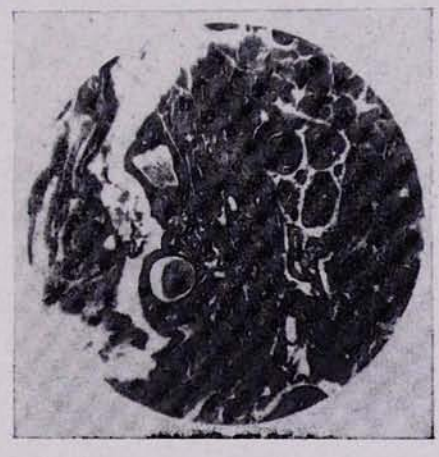

Рис. 4. Сильно редуцированный яичник гибридной утки. Об. 10 х ок. 10. Окраска азаном.

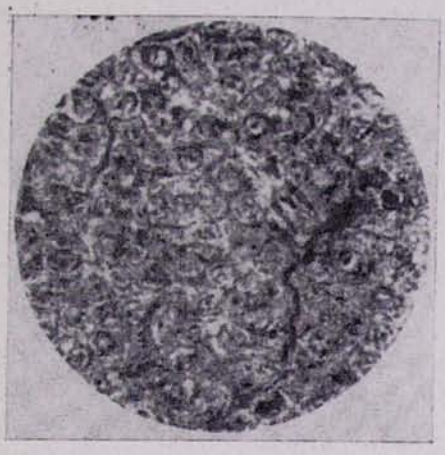

Рис. 5. Передняя доля гипофиза гибридной утки. Об. 40 х ок. 10. Окраска азаном.

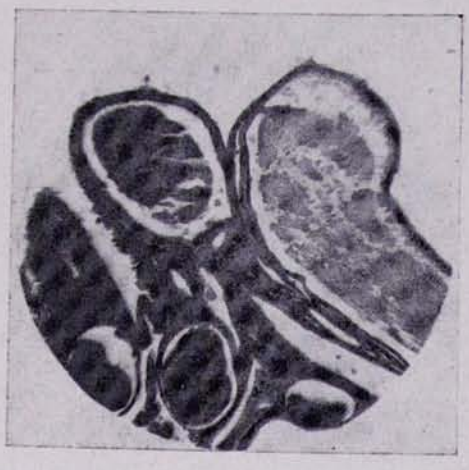

Рис. 6. Дегенерирующие фолликулы в яичнике гибридной утки. Об. 10 х ок. 10. Окраска азаном.