

Ю. А. МАГАКЯН, С. Р. МАКАРЯН

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭМБРИОГЕНЕЗА МЕЖРОДОВЫХ ГИБРИДОВ ПЕКИНСКОЙ И МУСКУСНОЙ УТОК

Экспериментальной разработке вопросов, касающихся эмбриогенеза гибридных животных, посвящено чрезвычайно мало работ. Большая часть их проведена на низших формах позвоночных. Исследований, посвященных изучению эмбриогенеза гибридов высших позвоночных, нам обнаружить в литературе не удалось. Правда, в сообщениях ряда советских и зарубежных авторов [4, 11, 16, 18, 19, 21] встречаются отдельные фрагменты эмбриологических исследований, однако круг вопросов, рассматриваемых ими, крайне ограничен.

В Зоологическом институте АН АрмССР проводится работа, ставящая целью последовательно и по возможности подробно изучить особенности развития гибридных форм, проявляющиеся в интенсивности роста, морфо- и гистогенезе и некоторых биохимических показателях обмена. Настоящее сообщение посвящено анализу изменений, обнаруженных нами в процессе морфогенеза эмбрионов и динамики роста их внутренних органов при отдаленной гибридизации двух видов уток: пекинской (*Anas platyrhynchos*) и мускусной (*Cairina moschata*). Изучению подверглись эмбрионы, начиная с 8 суток инкубации до вылупления*.

Инкубация яиц показала, что сроки эмбриогенеза гибридных и исходных форм, как это было отмечено в работах Калина [16], Рудольф [19] и А. А. Чилингаряна [14], неодинаковы. Эмбриогенез гибридов от прямого скрещивания (♀ пекинская) длится 28 суток, в то время как реципрокные гибриды (♀ мускусная) вылупляются лишь на 30—32 сутки инкубации. Указанные различия обуславливаются с одной стороны неодинаковой интенсивностью процессов роста эмбрионов гибридных и исходных форм, с другой—доминирующим влиянием материнской формы. По обоим показателям—интенсивности роста и продолжительности эмбриогенеза,—можно отметить определенное тяготение: в группе прямого скрещивания к пекинской утке, в реципрокной группе—к мускусной.

В связи с этим нам кажется интересным рассмотреть вопрос, касающийся появления и развития пигментации оперения у гибридных эмбрионов. Этот признак, несмотря на его чисто внешний характер, во многом определяется глубокими биохимическими и физиологическими

* Количество эмбрионов по группам составляло: пекинская утка—не менее 3 на каждый возраст, мускусная утка и гибриды—не менее 2. При вылуплении количество исследованных утят колебалось в пределах 25—34 голов.

особенностями животного, обладающего пигментированным покровом, что в свою очередь обуславливается наследственной основой его. У гибридов пекинской (непигментированной) и мускусной (пигментированной) уток в ряде случаев отмечается черно-белая (пестрая) окраска первого покрова с различной степенью распространенности пигментированных участков (смешанная наследственность). Кроме этого, выделяется тип пигментации, несвойственный ни одной из родительских форм: черная окраска различных оттенков с переходом в красновато-коричневую с переливами (слитная наследственность). В последнем случае клюв и лапки оказываются окрашенными в серо-черный цвет, в отличие от первых с красно-оранжевой окраской клюва и лапок [13]. Как показали наши исследования, истоки этих различий обнаруживаются еще в процессе эмбрионального периода жизни гибридов. Первые признаки пигментации эмбрионального пухового покрова у мускусной утки проявляются начиная с 14 суток инкубации. К концу 15 суток пигментированные участки располагаются двумя довольно широкими и длинными полосами по обе стороны от линии позвоночника, несколько более широкими и короткими полосами по бокам туловища и на хвосте, оставляя непигментированными участки пухового покрова по спинному хребту, брюшку, на шее и голове. Далее пигментация, распространяясь в каудокраниальном направлении, захватывает затылочно-теменную область и надбровия. После этого начинается процесс интенсификации окраски и расширения площади пигментированных участков. К 19—20-м суткам инкубации процесс развития пигментации у мускусных уток завершается. В реципрокной группе можно отметить полное отсутствие расхождений как в сроках появления, так и в интенсивности развития пигментации пухового покрова, по сравнению с эмбрионами мускусной утки. В группе же прямого скрещивания наблюдается задержка в появлении и развитии пигментации: у 14-дневных эмбрионов мы не смогли обнаружить признаков появления пигментированного пуха, к 15 суткам инкубации эти признаки появляются лишь у 50% особей и только к началу 16 суток можно констатировать нормальное развитие пигментации пухового покрова. Это свидетельствует о доминировании материнской линии (пекинская утка), задерживающей развитие пигментации у гибридных эмбрионов в группе прямого скрещивания, несмотря на то, что эмбрионы указанной группы имеют более короткий период развития, чем эмбрионы реципрокной группы или мускусной утки. Однако в типе пигментации материнская форма не во всех случаях доминирует. Если в реципрокной группе доминирование материнской линии и по этому признаку проявляется в полной мере, то в группе прямого скрещивания мы этого не наблюдаем. Свидетельством тому служит наличие среди гибридных эмбрионов, полученных от прямого скрещивания, двух типов пигментации: в одном случае уже описанного выше, а в другом — характеризующегося появлением обширной пигментированной области на спинке с распространением на боковые участки и голову. В данном случае определяющим началом, как видно, является отцовская форма.

проявляющая свое влияние в большей или меньшей степени в зависимости от подбора пар при спаривании (рис. 1).

Определенные различия между зародышами гибридных и исходных форм обнаруживаются и в их морфогенезе. Морфогенез пекинской утки достаточно подробно описан рядом авторов [2, 10], поэтому в настоящем сообщении мы рассмотрим лишь те стадии его, где наиболее отчетливо проявляются различия между исходными и гибридными формами.

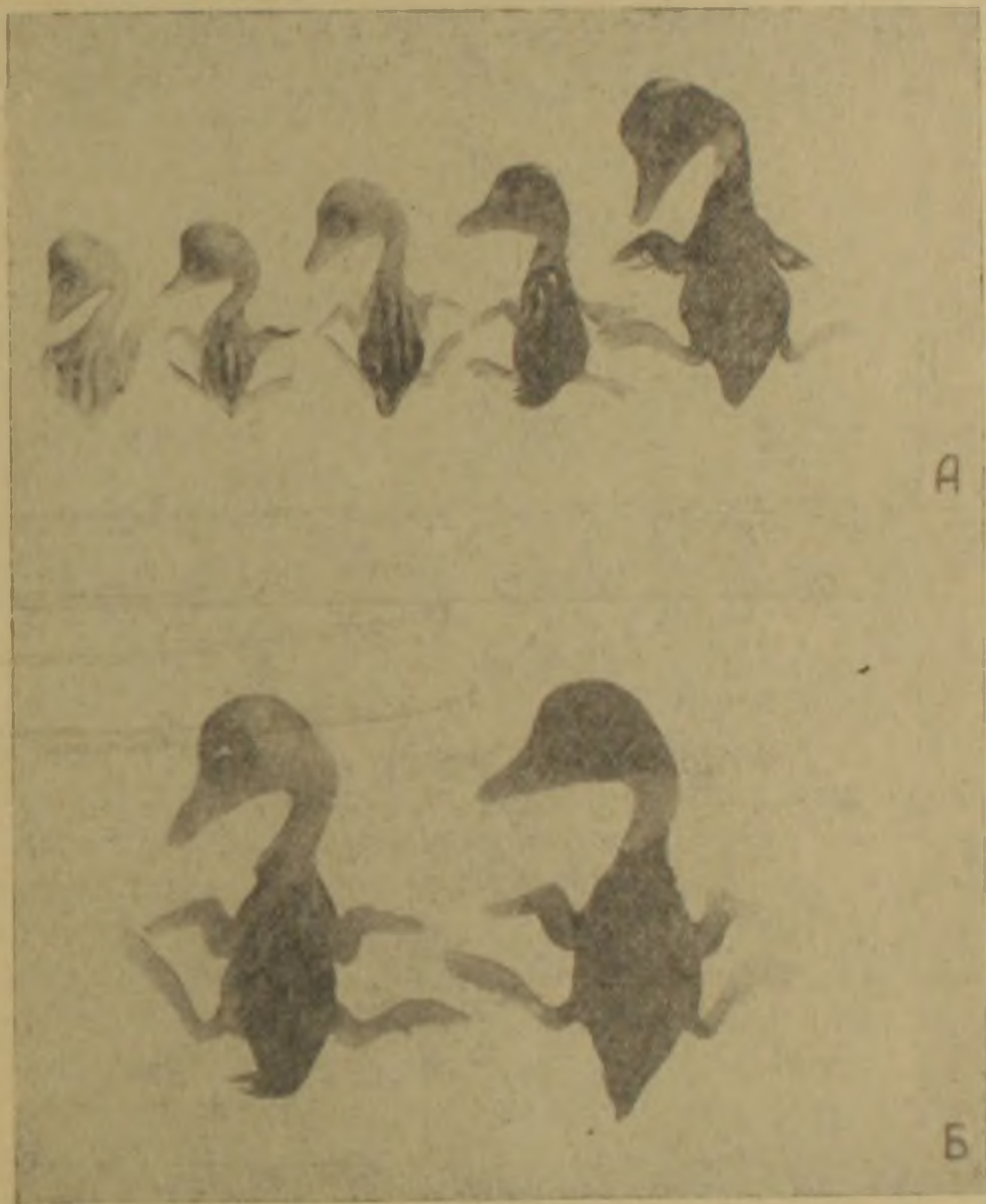


Рис. 1. А — развитие пигментации эмбрионального пухового покрова у гибридов реципрокной группы. Возраст эмбрионов (слева, направо): 14, 15, 16, 17 и 18 суток. Б — два типа пигментации эмбрионального пухового покрова у гибридов прямого скрещивания. Возраст эмбрионов — 20 суток. $\frac{3}{4}$ натуральной величины.

К началу 8 суток инкубации эмбрион пекинской утки приобретает первые признаки, характерные для птиц. Заканчивается формирование ротовой области, зачаток клюва имеет уже специфическую для ранних стадий развития форму. Носовые отверстия представлены в виде углуб-

лений, наружный слуховой проход сформирован. Закладки конечностей достаточно четко расчленены на отделы, обнаруживаются первые признаки различий между крыльями и лапками. В дистальных отделах конечностей намечаются закладки пальцев, три—на передней конечности и четыре—на задней. В глазах появились склеральные сосочки. Вес эмбрионов составляет 0,326 г. У одновозрастного зародыша мускусной утки наблюдается картина, свойственная более ранним зародышам пекинской утки. Начинает формироваться ротовая область, несколько увеличены: фронтальный выступ, парные зачатки верхней челюсти и висцеральные дуги (закладка клюва). Конечности имеют форму уплощенных лопаточек с едва намеченными изгибами в будущих локтевом, плечевом, коленном и тазобедренном суставах. Глаза интенсивно пигментированы, образованы зачатки век. Зародыши весят в среднем 0,190 г. Эмбрионы реципрокной группы в это время находятся на этой же стадии развития, которая соответствует 6-суточному эмбриону пекинской утки. В группе прямого скрещивания морфогенез доходит до несколько более высокого уровня. Верхняя челюсть и висцеральные дуги лучше развиты. Зачаток клюва сравнительно больших размеров, однако не имеет еще характерной формы. Входное отверстие в носовой канал представлено в виде щели. Висцеральные щели редуцированы. Зачатки век еще малы. Появился очень небольшой зачаток мигательной перепонки. Дистальные отделы конечностей уплощены, однако концы их имеют все еще округлую форму, закладки пальцев еще не намечены. Вес зародышей—0,22 г. Эта стадия соответствует 7-суточному зародышу пекинской утки.

К началу переходной фазы развития зародыша пекинской утки (10-е сутки инкубации) эти различия в морфогенезе усиливаются. Зародыш пекинской утки к этому времени имеет уже значительно увеличенный клюв, в связи с чем форма головы принимает характерный для зародышей птиц вид. Веки уже достаточно хорошо развиты, глазная щель уменьшена и нижнее веко покрывает все склеральные сосочки, число которых увеличивается до 16. Задняя конечность имеет вид характерный для водоплавающей птицы, пальцы хорошо развиты и между ними имеются перепонки. В передней конечности пальцы резче обособлены, появилась вырезка между первым и вторым пальцами, намечается отделение третьего пальца. Тело зародыша покрыто закладками пуха в виде бугорков, которые располагаются тремя рядами на хвосте и пятью шестью рядами по сторонам от линии позвоночника. Краниально они распространяются лишь до основания шеи, голова, крылья и шея остаются не покрытыми пуховыми бугорками. Вес зародышей равен 1,356 г. Морфогенез гибридных зародышей реципрокной группы и мускусной утки к этому времени достигает лишь стадии, описанной выше для 8-суточных зародышей пекинской утки. Гибридные эмбрионы, полученные от прямого скрещивания, отстают от эмбрионов пекинской утки примерно на одни сутки. У зародыша этой группы можно отметить появление первых закладок пуховых бугорков на хвосте и каудальной части спины. В

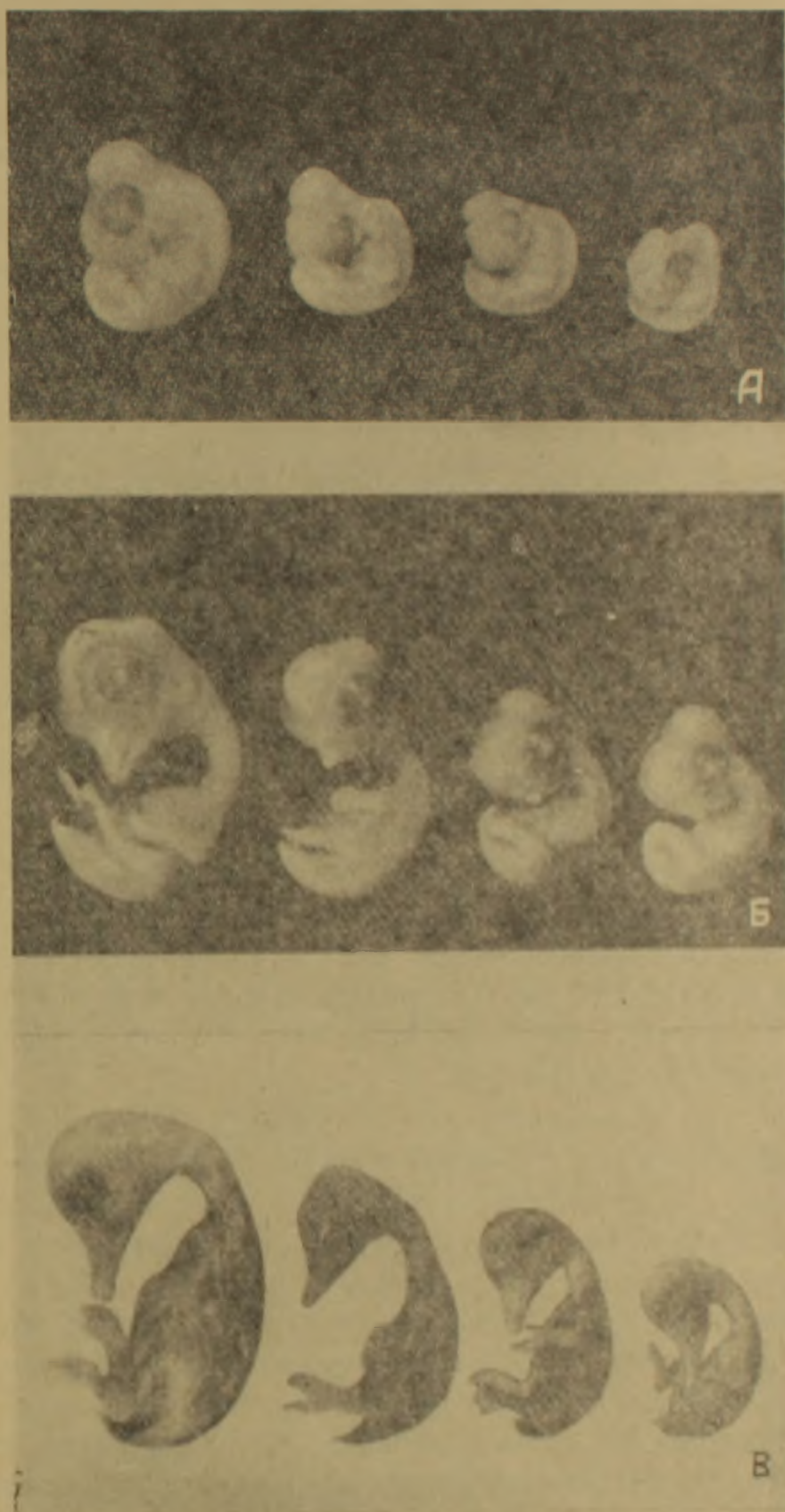


Рис. 2. Различия в интенсивности морфогенеза у эмбрионов исходных и гибридных форм. Слева направо: пекинская утка, гибриды, полученные от прямого скрещивания, реципрокные гибриды, мускусная утка. А — 8 суток. Увеличено в 3 раза. Б — 10 суток. Увеличено в 1,5 раза. В — 16 суток. $\frac{1}{4}$ натуральной величины.

конечностях хорошо выражены расчленения на отделы и появляются первые признаки типичного для водоплавающих птиц строения задней конечности. Веки еще не закрывают (однако подходят близко) склеральных сосочков, число которых достигает 10. Вес эмбрионов составляет 1,035 г. Указанные различия во внешних морфогенетических признаках зародышей гибридных и исходных форм свидетельствуют о том, что фаза органогенеза у зародышей мускусной утки и реципрокной группы заканчивается на двое суток позже относительно зародышей пекинской утки. Однако зародыши, полученные от прямого скрещивания, уже на этой стадии развития обнаруживают более высокую биологическую скороспелость, чем зародыши указанных групп, отставая в морфогенезе от зародышей пекинской утки всего на одни сутки.

К концу переходной фазы эмбриогенеза пекинской утки (16-е сутки инкубации) степень развития зародышей реципрокной группы почти выравнивается со степенью развития зародышей группы прямого скрещивания, однако в целом морфогенез гибридных зародышей продолжает отставать от морфогенеза зародышей пекинской утки. У 16-суточного зародыша пекинской утки голова загнута к брюшку, конечности согнуты, веки настолько развиты, что глазная щель почти закрывается, остается открытым лишь верхний участок зрачка, хорошо заметны чешуи на ногах, вес зародышей равен 7,653 г. У гибридных зародышей в это время голова несколько менее загнута, чем у пекинских; нижнее веко подымается выше середины зрачка, но не настолько закрывает его, как у зародышей пекинской утки; голова покрыта пухом, зачатки пуха на спине и хвосте пигментированы, однако пигментация у зародышей реципрокной группы, как уже отмечалось выше, лучше выражена, чем у зародышей в группе прямого скрещивания. Вес зародышей в обеих группах составляет в среднем 4,07 г.

В дальнейшем (в течение плодного периода развития) интенсивность морфогенетических процессов у реципрокных гибридов начинает снова отставать, по сравнению с гибридами, полученными от прямого скрещивания, и выравнивается с ними лишь к моменту вылупления, которое, однако, запаздывает, как указывалось выше, на 2—4 суток. Наоборот, морфогенез гибридных эмбрионов в группе прямого скрещивания идет очень интенсивно, что обуславливается ускоренным темпом развития зародышей этой группы в течение плодного периода. К началу периода вылупления (25 сутки инкубации) эмбрионы указанной группы выравниваются по морфогенетическим признакам с эмбрионами пекинской группы, уступая последним лишь в весе (29,2 г против 33,5 г в пекинской группе).

Таким образом, и в морфогенезе гибридных эмбрионов ярко проявляется доминирование материнской формы.

Начиная с 17 дня эмбриогенеза (плодный период развития у пекинской утки) исследовались ростовые показатели важнейших внутренних органов, что позволило обнаружить целый ряд особенностей в интерьере

эмбрионов гибридного происхождения и мускусной утки, отсутствующих у эмбрионов пекинской утки.

Внутренние органы эмбрионов растут с не одинаковой интенсивностью. Особенно четко эти различия в интенсивности роста проявляются в течение плодного периода эмбриогенеза. Обуславливаются они с одной стороны временем закладки и интенсивного развития данного органа, а с другой—интенсивностью роста плода. В связи с этим мы подразделяем все внутренние органы развивающегося эмбриона на несколько групп [7]. В данном случае наибольший интерес представляет группа органов рано закладывающихся, интенсивно растущих в первую половину эмбриогенеза, резко снижающих интенсивность роста в течение второй его половины и четко реагирующих на сдвиги в эмбриогенезе, возникающие не только под воздействием столь сильно действующего фактора как гибридизация, но и при значительно менее сильных влияний окружающей среды и питания [5, 6].

У эмбрионов уток к этой группе органов можно отнести головной мозг, гипофиз, мезонефрос и некоторые другие. При анализе динамики их роста у эмбрионов гибридного происхождения и исходных форм обнаруживаются явные различия (табл. 1). Относительный вес мозга эмбрионов мускусной утки на всем протяжении плодного периода выше, чем у одновозрастных эмбрионов пекинской утки. Однако при этом интенсивность снижения относительного веса мозга также выше: за один и тот же отрезок времени (с 17 по 28 сутки) относительный вес мозга эмбрионов мускусной утки снижается почти в два раза, в то время как в пекинской группе он снижается всего на 21 %. Гибридные эмбрионы по этому показателю занимают промежуточное положение с некоторым превышением относительного веса мозга у реципрокных гибридов. Следует отметить некоторое повышение относительного веса мозга у

Таблица 1

Относительный вес головного мозга, гипофиза и мезонефроса и его динамика у плодов гибридных и исходных форм

Возраст в днях	Головной мозг в %				Гипофиз в т %				Мезонефрос в %			
	пекинская утка	гибриды — прям. скрещ.	гибриды — рец. скрещ.	мускусная утка	пекинская утка	гибриды — прям. скрещ.	гибриды — рец. скрещ.	мускусная утка	пекинская утка	гибриды — прям. скрещ.	гибриды — рец. скрещ.	мускусная утка
17	5,60	7,01	7,48	9,24	29	64	71	93	0,18	0,35	0,41	0,59
18	5,44	6,33	6,77	9,06	27	40	62	109	0,15	0,21	0,28	0,55
19	6,22	6,16	6,43	8,32	30	41	57	90	0,12	0,18	0,26	0,42
20	5,37	4,95	6,12	6,97	28	31	46	77	0,07	0,13	0,20	0,26
21	4,95	5,13	6,31	7,02	25	27	38	65	0,05	0,09	0,16	0,22
22	4,71	4,98	6,29	6,43	20	25	47	57	0,03	0,08	0,14	0,16
25	4,46	4,85	5,28	5,55	24	27	37	45	0,02	0,05	0,08	0,11
Вылупл. на 28 день	4,47	4,74	4,88	5,25	25	30	39	59	0,01	0,02	0,03	0,10
Вылупл. на 30—35 дни	—	—	4,67	5,20	—	—	39	64	—	—	0,01	0,04

эмбрионов пекинской утки на 19 сутки развития и последующее снижение его вплоть до момента вылупления. Обращает на себя внимание аналогичное повышение относительного веса мозга у гибридных эмбрионов мускусной утки, которое, однако, наступает на двое суток позже, чем в пекинской группе.

Те же тенденции к снижению относительного веса наблюдаются и по гипофизу, с той разницей, что к началу периода вылупления относительный вес его снова начинает увеличиваться. У эмбрионов пекинской утки и гибридов, полученных от прямого скрещивания, вылупляющихся в одно и то же время, это повышение относительного веса гипофиза начинается с 25 суток инкубации. У эмбрионов мускусной утки и реципрокных гибридов оно запаздывает и приходится на начало 28 суток. С аналогичным явлением увеличения относительного веса гипофиза к концу эмбриогенеза мы столкнулись при изучении динамики роста внутренних органов плодов свиньи. Последняя фаза плодного периода развития свиньи характеризуется интенсивным абсолютным приростом массы тела плода и прямо коррелирует с увеличением относительного веса гипофиза и количества эозинофилов в передней его доле [6]. Возможно, что нарастание интенсивности роста утиных эмбрионов в последние дни инкубации также обуславливается увеличением относительного веса гипофиза и интенсивной дифференцировкой эозинофильных клеток в передней доле, имеющих прямое отношение к продуцированию гормона роста.

Особое место среди внутренних органов занимает мезонефрос (первичная почка)—наследие филогенетического прошлого высших позвоночных. Функционируя как орган выделения лишь в зародышевом периоде развития, мезонефрос в дальнейшем подвергается инволюции, что и определяет резкое снижение относительного веса его в течение плодного периода развития эмбрионов уток (табл. 1). Наименьшим относительным весом к началу плодного периода развития обладает мезонефрос пекинской утки, наибольшим—мускусной. Гибридные эмбрионы занимают по этому показателю также промежуточное положение, несколько уклоняясь в сторону мускусной утки. Причина этого несомненно кроется в преобладающем влиянии позднеспелой формы. Не так обстоит дело с интенсивностью процесса инволюции. Относительный вес мезонефроса у эмбрионов пекинской утки и гибридов, полученных от прямого скрещивания, в течение плодного периода развития уменьшается в 18 раз, у реципрокных гибридов в 41 раз, а у эмбрионов мускусной утки лишь в 14 раз. Показатели интенсивности снижения относительного веса мезонефроса у гибридных эмбрионов очень четко коррелируют с возрастанием интенсивности роста их именно в это время и могут служить достаточно точным «индикатором» скорости развития в эмбриогенезе.

Основываясь на изложенном выше, можно констатировать следующее: эмбрионы пекинской утки по сравнению с эмбрионами остальных трех групп имеют ускоренный тип развития, характеризующийся сдвигом периода наиболее интенсивного роста на ранние фазы эмбриогенеза;

наоборот, эмбриогенез мускусной утки являет собой пример развития некультурных форм животных, в массе своей более позднеспелых. Относительно гибридных эмбрионов можно сказать, что большая скорость инволюции мезонефроса по сравнению с эмбрионами исходных форм и высокий уровень интенсивности роста в конце инкубации свидетельствуют о большей потенциальной энергии роста, реализующейся в постэмбриональном развитии гибридов, обгоняющих в конечном итоге обе родительские формы по показателям живого веса [13, 15].

Своеобразно складывается характер развития органов пищеварительного аппарата у эмбрионов гибридного происхождения и родительских форм. Важнейшие органы пищеварения эмбрионов пекинской утки имеют, по-видимому, лучшее развитие, чем у эмбрионов мускусной утки. Относительный вес желудка 17-суточного эмбриона пекинской утки, на 26,8% превышает относительный вес желудка одновозрастных эмбрионов мускусной утки. К моменту вылупления эта разница несколько уменьшается, но все же остается достаточно большой—25,5% (табл. 2).

Таблица 2

Динамика относительного веса органов пищеварительного аппарата у эмбрионов гибридных и исходных форм

Возраст в днях	Желудок в %				Кишечник в %				Поджелудочная железа в мг %			
	пекинская утка	гибрид — прямое скрещивание	гибрид — реци-прок. скрещ.	мускусная утка	пекинская утка	гибрид — прямое скрещив.	гибрид — реци-прок. скрещ.	мускусная утка	пекинская утка	гибрид — прямое скрещив.	гибрид — реци-прок. скрещ.	мускусная утка
17	2,43	2,75	2,03	1,78	0,81	0,72	0,56	0,51	207	242	229	279
18	3,05	2,59	2,10	1,88	1,08	0,74	0,62	0,51	464	366	319	473
19	2,84	2,32	2,06	2,00	1,36	0,78	0,64	0,51	528	462	450	525
20	3,25	2,33	2,52	2,02	1,65	0,94	0,79	0,63	526	497	484	482
21	3,40	3,29	3,44	2,18	1,70	1,34	1,05	0,68	579	524	518	420
22	3,92	3,33	3,55	2,72	1,98	1,28	1,17	0,95	621	575	521	380
25	4,53	3,53	3,24	3,04	2,86	1,67	1,24	1,35	748	595	551	460
Вылупл. на 28 день	4,31	3,47	3,56	3,15	2,78	3,24	1,43	1,71	961	783	662	651
Вылупл. на 30—35 дни	—	—	3,89	3,30	—	—	3,12	2,37	—	—	831	766

То же самое можно сказать и в отношении кишечника. Более высокий относительный вес желудочно-кишечного тракта у плодов пекинской утки объясняется скороспелостью этого животного и, следовательно, необходимостью на сравнительно более ранних фазах постэмбрионального развития поглощать и переваривать большое количество корма, признаками весьма ценными в хозяйственном отношении и сложившимися в процессе выведения этой культурной формы. Развитие желудочно-кишечного тракта гибридных эмбрионов по показателям относительного веса приближается к эмбрионам пекинской утки. Относительный вес желудка гибридных эмбрионов, полученных от прямого скрещива-

ния, к моменту вылупления на 5% превышает относительный вес желудка эмбрионов мускусной утки. У реципрокных гибридов показатели его еще выше и разница в весе составляет 15,2%. Относительный вес кишечника гибридных эмбрионов также выше, чем у эмбрионов мускусной утки, а у реципрокных утят к моменту вылупления превышает показатели даже утят пекинской группы (табл. 2). Абсолютные показатели веса желудочно-кишечного тракта гибридов, которых мы не приводим для сокращения объема статьи, еще выше, и превосходят показатели абсолютного веса желудочно-кишечного тракта эмбрионов мускусной утки в 1,5—2,0 раза. Таким образом, гибридные утята к моменту вылупления из яйца оказываются, по-видимому, лучше приспособленными к поглощению и перевариванию больших количеств корма, чем мускусные утята. Это в конечном итоге приводит к лучшему использованию и оплате корма взрослыми гибридами, о чем свидетельствуют опыты Хорна и сотр. [15]. Известно, что основное пищеварение у птиц происходит в кишечнике. В связи с чем интересно проследить за отноше-

нием $\frac{\text{желудок}}{\text{кишечник}}$ у гибридных эмбрионов и эмбрионов исходных форм. У пекинской утки к моменту вылупления это отношение равно 1,55, у эмбрионов мускусной утки—1,39, у гибридных же эмбрионов оно еще меньше и составляет в реципрокной группе—1,24, а в группе прямого скрещивания—1,07. Эти данные еще раз свидетельствуют о лучшем развитии пищеварительного аппарата у гибридов, превосходящих по этому показателю обе родительские формы.

К одному из важнейших органов пищеварения относится поджелудочная железа, играющая несмотря на сравнительно позднюю закладку (в конце зародышевого периода), большую роль в пищеварении плода. Экскреторная часть поджелудочной железы на поздних фазах развития эмбриона начинает выделять протеолитические ферменты, участвуя в белковом обмене плода. Поэтому изменения в интенсивности роста и в весе ее, происходящие у гибридных эмбрионов, представляют несомненный интерес. Из данных табл. 2 видно, что относительный вес поджелудочной железы у эмбрионов гибридного происхождения выше, чем у эмбрионов мускусной утки. Это может в какой-то степени определять и более высокий уровень развития ее у гибридных эмбрионов. Поджелудочная железа относится к одному из наиболее быстро растущих органов эмбриона в течение плодного периода его развития. Достаточно сказать, что абсолютный вес поджелудочной железы за это время увеличивается более чем в 10 раз. Интенсивность роста ее у гибридных эмбрионов и эмбрионов исходных форм также не одинакова. Так, если абсолютный вес поджелудочной железы эмбрионов пекинской и мускусной утки в течение плодного периода развития увеличивается примерно в 12 раз, то у эмбрионов гибридного происхождения он увеличивается в 15—17 раз.

Эти данные строго согласуются с показателями роста других органов пищеварения гибридов и также достаточно убедительно свиде-

тельствуют о более высоком уровне развития пищеварительной системы в целом у гибридных эмбрионов. Следует отметить, что органы пищеварения у птиц развиваются раньше многих других внутренних органов и тканей, и в силу особенностей эмбриогенеза (заглатывание яичного белка к началу плодного периода) раньше начинают усваивать пищу, поступающую *per os*. В связи с этим отмеченные выше различия в развитии пищеварительного аппарата между эмбрионами гибридных и исходных форм приобретают еще большее значение.

Одним из важнейших органов, который принимает участие в процессе обмена веществ, начиная с середины эмбриогенеза, является печень. У эмбрионов к многочисленным функциям печени добавляется еще одна и весьма существенная—это образование эритроцитов и некоторых других форменных элементов крови. Особенно важное значение эта функция приобретает в начале плодного периода развития в связи с интенсивным абсолютным приростом массы тела и органов плода. Печень закладывается на ранних фазах эмбриогенеза и интенсивно растет в течение зародышевого периода развития, снижая к концу его интенсивность роста. Этот низкий уровень интенсивности роста сохраняется и в течение плодного периода развития с некоторым повышением его к концу эмбриогенеза. За это время абсолютный вес печени у эмбрионов уток увеличивается примерно в 5 раз. Относительный вес ее не имеет больших колебаний и несколько увеличивается лишь к моменту вылупления. Однако и здесь можно отметить определенные различия в динамике его у эмбрионов гибридных и исходных форм. Мы уже указывали, что примерно с середины эмбриогенеза интенсивность роста печени снижается, в связи с чем снижается и относительный вес ее, однако этот процесс у различных групп эмбрионов идет неодинаково. Быстрее всего он завершается у эмбрионов пекинской утки (18 сутки инкубации), после чего начинается повышение относительного веса печени (табл. 3), которое обуславливается увеличением абсолютного прироста ее веса на

Таблица 3
Динамика относительного веса печени у эмбрионов гибридных и исходных форм, в %

Возраст в днях	Пекин- ская утка	Гибрид— прямое скрещи- вание	Гибрид— реци- прок. скрещ.	Муску- сная утка
17	2,16	2,63	2,83	2,31
18	2,08	2,43	2,72	2,27
19	2,43	2,08	2,54	2,06
20	2,51	2,22	2,07	2,92
21	2,54	2,47	2,38	2,01
22	2,55	2,49	2,38	2,21
25	2,79	2,59	2,42	2,37
Вылупл. на 28 день	3,92	3,83	2,51	2,61
Вылупл. на 30—35 дни	—	—	3,21	3,19

поздних фазах эмбриогенеза. У эмбрионов, полученных от прямого скрещивания, этот процесс запаздывает на одни сутки, в реципрокной же группе и у эмбрионов мускусной утки—на двое суток. Таким образом, интенсивный прирост абсолютного веса печени в двух последних группах начинается лишь с 20 суток инкубации. Вес печени гибридных эмбрионов к моменту вылупления и в абсолютном, и в относительном выражении выше веса печени эмбрионов мускусной утки. Абсолютный вес печени реципрокных гибридов в это время равен 1,07 г против 0,79 г у эмбрионов мускусной утки, разница в весе составляет 26,2%, у гибридных эмбрионов, полученных от прямого скрещивания, вес печени еще выше —1,28 г, разница в весе составляет 38,3%. Правда, печень гибридных эмбрионов уступает по весу печени эмбрионов пекинской утки, однако превосходит ее по показателям интенсивности роста.

Последнее обстоятельство обуславливает в постэмбриональном развитии также более высокий уровень интенсивности ее роста, так как по данным Хорна и сотр. [15] вес печени взрослых гибридов оказывается в 2,0—2,5 раза выше, чем у обеих родительских форм. Как можно было видеть из представленных выше данных, это ценное качество гибридных уток закладывается еще в процессе эмбриогенеза.

Большое значение в эмбриональной жизни животных имеет степень развития эндокринных желез, которые, как показали многочисленные исследования [3, 8, 12, 17, 20], проведенные на зародышах птиц, начинают функционировать и выделять инкрет в кровяное русло задолго до завершения эмбрионального периода развития. К таким эндокринным органам относятся в первую очередь гипофиз, динамику роста которого мы рассмотрели выше, и щитовидная железа. Дифференциация железистых клеток ее начинается еще в зародышевом периоде развития. По нашим данным, у пекинских уток этот процесс приходится на 9—11 сутки эмбриогенеза и с 12 суток можно говорить о начале инкреторной фазы (по терминологии Алешина [1]) ее деятельности. Не разбирая вопроса о функционировании щитовидной железы в эмбриогенезе птиц (этому будет посвящена специальная статья), остановимся лишь на динамике ее

Таблица 4

Динамика абсолютного веса щитовидной железы

Возраст в днях	Абсолютный вес в мг			
	пекинская утка	гибриды прям. скрещ	гибриды реципрок. скрещ.	мускусная утка
17	22	13	11	9
18	25	14	14	12
19	43	24	23	12
20	50	26	24	12
21	64	44	27	19
22	76	52	31	25
23	50	80	48	33
Вылупл. на 28 день	95	64	81	50
Вылупл. на 30—35 дни	—	—	67	41

роста в течение плодного периода развития эмбрионов гибридного происхождения и исходных форм.

Поскольку эта железа весьма лабильна в своих размерах и в весе, показатели ее относительного веса не дают четкого представления об изменениях в динамике роста ее. Гораздо интереснее в этом отношении показатели абсолютного веса щитовидной железы (табл. 4). Эта железа у эмбрионов уток не относится к числу быстро растущих органов в течение плодного периода развития. Вес ее за это время увеличивается всего в 4—5 раз. Данное положение объясняется тем, что щитовидная железа интенсивнее всего растет на более ранних фазах эмбриогенеза. Обращает на себя внимание тот факт, что щитовидная железа теряет в весе под конец эмбриогенеза, к началу периода вылупления. У эмбрионов пекинской утки этот процесс идет с 22 по 25 сутки инкубации, у гибридных эмбрионов, полученных от прямого скрещивания, с 25 по 28 сутки, у реципрокных гибридов и эмбрионов мускусной утки—с 28 суток до момента вылупления. Этот процесс снижения веса щитовидной железы перед вылуплением наблюдался многими авторами и может быть объяснен лишь сильным возбуждением железы и усилением ее экскреторной функции [12].

В ы в о д ы

1. Подвергнут анализу в сравнительном аспекте эмбриональный материал, полученный при отдаленной гибридизации пекинской и мускусной уток.

2. Выявлены особенности в морфогенезе и пигментации эмбрионального пухового покрова у гибридов при прямом и реципрокном скрещиваниях, обуславливающиеся типом наследственности их и интенсивностью процесса эмбрионального развития. Установлено, что начало развития пигментации пухового покрова у реципрокных гибридов и мускусных уток приходится на 14-сутки эмбриогенеза, в то время как у гибридов, полученных от прямого скрещивания, оно запаздывает на двое суток. Морфогенетические процессы наиболее интенсивно протекают у эмбрионов пекинской утки. Гибридные эмбрионы, полученные при прямом скрещивании, отставая вначале от эмбрионов пекинской утки, догоняют их во вторую половину эмбриогенеза, в то время как реципрокные гибриды уклоняются в сторону мускусной утки, морфогенез эмбрионов которой идет с наименьшей интенсивностью.

3. Произведен анализ динамики роста важнейших внутренних органов плодов гибридных и исходных форм, который показал, что наибольшей биологической скороспелостью обладают эмбрионы пекинской утки и гибридные эмбрионы, полученные от прямого скрещивания. Эмбрионы же реципрокной группы, хотя и превышают по показателям биологической скороспелости мускусную группу, отстают от эмбрионов двух первых групп.

4. Установлено, по целому ряду признаков, доминирующее влияние материнской формы на эмбриогенез потомства как при прямом, так и при реципрокном скрещиваниях.

Зоологический институт
Академии наук АрмССР

Поступило 5.VII 1961 г.

ՅՈՒ. Հ. ՄԱԳԱԿՅԱՆ, Ս. Ր. ՄԱԿԱՐՅԱՆ

ՊԵՆԻՆՅԱՆ ԵՎ ՄՈՒՍԿՈՒՅԱՆ ԲԱԴԵՐԻ ՄԻՋՍԵՌԱՅԻՆ ՀԻՐՐԻՊՆԵՐԻ ԷՄԲՐԻՈԳԵՆԵԶԻ ՄԻ ՔԱՆԻ ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Համեմատական վերլուծության է ենթարկված մուսկուսյան և պեկինյան բաղերի հետազոտ հիրրիդացումից ստացված էմբրիոնալ նյութի էմբրիոններն ուսումնասիրվել են սկսած ինկուբացիայի 8-րդ օրից մինչև ձվերից նրանց դուրս գալը։ Ուղղակի խաչաձևումից ստացված էմբրիոնները (♀ պեկինյան բաղ) ինկուբացիայի սկզբում ավելի դանդաղ են զարգանում, քան պեկինյան բաղերը։ Սակայն էմբրիոնալ զարգացման երկրորդ կեսից, աճի ինտենսիվության բարձրացման շնորհիվ, նրանք հասնում են պեկինյան էմբրիոնների զարգացման աստիճանին և ձվերից դուրս են գալիս միաժամանակ ինկուբացիայի 28-րդ օրը։ Իսկ հետագարձ հղանակով ստացված հիրրիդները (♀ մուսկուսյան բաղ) ավելի են թերվում դեպի երկրորդ ծնողական ձևը՝ մուսկուսյան բաղերը՝ դանդաղ են զարգանում և աճում, ձվից դուրս են գալիս ինկուբացիայի 30—32-րդ օրը։ Հետագարձ խմբի էմբրիոնների մոտ աղվափետրային ծածկույթի պիգմենտացիայի զարգացումը ո՛չ ժամկետների, ո՛չ էլ ձևի տեսակետից չի տարբերվում մուսկուսյան բաղերի էմբրիոններից, իսկ ուղղակի խաչաձևման խմբում այդ պրոցեսի զարգացումը տեղի է ունենում 2 օր ուշացումով, միաժամանակ նկատվում է նաև պիգմենտացիայի ձևի որոշ շեղում։ Ելված առանձնահատկությունները պայմանավորված են հիրրիդային էմբրիոնների ժառանգականությամբ։

Հիրրիդային ու ծնողական ձևերի էմբրիոնների կարևորագույն օրգանների աչսինքն՝ գլխուղեղի, հիպոֆիզի, վահանագեղձի, լյարդի, նախերկամի, մարսողական և այլ օրգանների զարգացման ու աճման դինամիկայի մեջ բացահայտված են շեղումներ, որոնք վկայում են ուղղակի խաչաձևումից ստացված հիրրիդների մոտ բիոլոգիական ավելի ուժեղ վաղահասության մասին, ի տարբերություն հետագարձ հիրրիդների և մուսկուսյան բաղերի էմբրիոնների։

Մի շարք հատկանիշների ուսումնասիրությամբ պարզված է ինչպես ուղղակի, այնպես էլ հետագարձ խաչաձևման ժամանակ մայրական ձևերի դերակշռող ազդեցությունը սերնդի էմբրիոնալ զարգացման վրա։

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Алешин В. В. Журн. Пробл. эндокринол., 5, 1938.
2. Бордзилонская Н. П. Тр. ин-та зоол. АН УССР, 12, 1955.
3. Ларионов В. Ф. Смена покровов и ее связь с размножением у птиц. Изд-во МГУ, 1945.

1. Лопырин А. И. и Логина Н. В. Журн. Успехи соврем. биол., 36, вып. 2, 1953.
5. Магакян Ю. А. Эмбриогенез свиньи и влияние на него повышенного уровня белкового и витаминного питания матери. Второе совещ. эмбриол. СССР, тез. докл., изд-во МГУ, 1957.
6. Магакян Ю. А. Известия АН АрмССР, биол. науки, т. XIII, 4, 1960.
7. Магакян Ю. А. О периодизации эмбриогенеза животных. Третье совещ. эмбриол. СССР, тез. докл., изд-во МГУ, 1960.
8. Мицкевич М. С. Железы внутренней секреции в зародышевом развитии птиц и млекопитающих. Изд-во АН СССР, М., 1957.
9. Рагозина М. Н. Влияние заглатывания белка на развитие пищеварительного тракта зеркальной утки. Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, 14, 1955.
10. Рагозина М. Н. Зависимость между положением зародыша утки в яйце и положением утенка в периоде вылупления. Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, 14, 1955.
11. Соколовская И. И. Зоолог. журн., т. 14, вып. 4, 1935.
12. Студитский А. Н. Эндокринные корреляции зародышевого развития высших позвоночных. Изд-во АН СССР, М., 1947.
13. Чилингарян А. А. Известия АН АрмССР, биол. науки, т. XIV, 5, 1961.
14. Чилингарян А. А. Доклады АН АрмССР, XVIII, 5, 1961.
15. Horn A., Gerencsér V., Toth G. S. Entenartbastard von grosser Leistungsfähigkeit. Acta agron., 2, 1, Budapest, 1952.
16. Kalina R. Krizení kachny pekingské s kachnou plizmovou. Sborník českoslov. Acad. zeměděl. věd., 3 (31), 1958.
17. Noether P. Über die Wirkung des thyreotropen Hormons des Hypophysenvorderlappens auf das Leghuhn. Klin. Wochenschr., 11, 1702, 1932.
18. Peters H. B., Ist der Thar an der Entstehung unserer ziegenartigen Haustiere mitbeteiligt. Züchtungskunde, 11, 7, 1936.
19. Rudolph W. Vorläufiger Bericht zur Frage der Bastardierung von Moschus- und Hausente. Deutsch Geflügel Zeitung, 29, 1958.
20. Schockaert J. A. and Forster G. L. Influence of anterior pituitary substances on the total iodine content of the young chick. J. Biol. Chem., 95, 89, 1932.
21. Warwick B. L., Berry R. O., Horlacher N. K. Results of mating rams to Angora female goats. Proc. Amer. Soc. Anim. Prod. 2, 7-th Annual Meeting 225, 1934.