

Ю. А. МАГАКЯН

О ПЕРИОДИЗАЦИИ РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ

Сообщение I. Периодизация эмбрионального развития свиньи*

ՅՈՒ. Հ. ՄԱԳԱԿՅԱՆ

ԿԵՆԴՐԱՆԻՆԵՐԻ ԶԱՐԳԱՑՄԱՆ ՊԱՐԲԵՐԱՑՄԱՆ ՄԱՍԻՆ

Հաղորդում I: խոզի էմբրիոնալ զարգացման պարբերացում

J. A. MAGAKIAN

ON THE PERIODIFICATION OF THE ANIMAL DEVELOPMENT

Contribution I. Periodification of the Embryonic Development
of Pig

I. ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ О ПЕРИОДИЧНОСТИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ВЫСШИХ ЖИВОТНЫХ

В течение всего периода онтогенетического развития животный организм представляет собой целостную систему, характеризующуюся нерасторжимым единством морфологического строения и функций, с одной стороны, и условиями существования,—с другой. Это единство обусловливает осуществление основного процесса жизни — непрерывного обмена веществ и энергии. Рост и развитие организма характеризуются неуклонным изменением его свойств как морфологических, так и функциональных. Неодинаковый рост всего организма и отдельных его органов в разные отрезки жизни; резкие изменения, связанные с глубокими внутренними качественными перестройками организма; изменение пропорций с возрастом и ряд других фактов указывают на то, что онтогенетическое развитие высших животных складывается из определенных звеньев, качественно отличных одно от другого. Для каждого такого звена характерны свои специфические условия развития. В развитии высших животных прежде всего можно выделить два резко бросающихся в глаза звена, значительно отличающихся друг от друга как по морфологическим и функциональным признакам, так и по условиям существования — это эмбриональное и постэмбриональное звенья развития. При детальном изучении как в том, так и в другом можно отчетливо разли-

* Некоторая часть материалов настоящей статьи, подготовленной в 1959 г., использована в докладе на III совещании эмбриологов СССР.—Ю. М.

чить определенные периоды, отличающиеся один от другого качественно иными формами строения, иными формами биохимических и физиологических процессов, а также способами взаимоотношений с внешней средой. Некоторые авторы, в частности Шмидт (1957), выделяют еще одно звено в онтогенезе животных — звено предзародышевого развития гамет, что едва ли обосновано, так как развитие половых клеток в мужском и женском организмах не есть начальный этап онтогенетического развития, а, напротив, — завершающее звено в онтогенезе мужской и женской особи, аккумулирующее в себе предысторию формирования их и дающее начало новому онтогенетическому циклу лишь при условии слияния мужских и женских гамет.

В настоящей статье мы рассмотрим лишь вопросы периодизации эмбрионального звена жизни животных, имея в виду недостаточную изученность их и значительную актуальность исследований в этой области (в особенности, в отношении сельскохозяйственных животных), самым тесным образом связанных с разрешением проблемы управления развитием животных.

Еще в 1828 году Бэр (Бэр, 1828) были выделены периоды в эмбриональном развитии. В первой части своего классического труда по эмбриологии («История развития цыпленка в яйце»), основываясь на степени развития системы кровообращения, он все развитие цыпленка в яйце разделил на три периода. Первый период, продолжительностью в два дня, характеризуется отсутствием «полного кругооборота крови». Второй, охватывающий следующие три дня, определяется «кровообращением в желточных сосудах». Третий период наступает с момента участия в кровообращении сосудов мочевого мешка (аллантаонса). Если учесть, что кровь является основным переносчиком питательных веществ у зародыша, то в этом подразделении проступают контуры деления на периоды, характеризующиеся различным отношением зародыша к доставке питательных веществ и различными условиями снабжения ими.

В дальнейшем вопросами периодизации эмбрионального развития животных занимался целый ряд авторов, среди которых следует отметить Нидхема (Needham, 1931), подробно исследовавшего способы и последовательность усвоения зародышем питательных веществ, находящихся в полости яйца. Однако до последнего времени вопрос о количестве фаз, этапов, периодов в эмбриональном развитии животных, об основных морфо-физиологических и биохимических различиях, отличающих каждую фазу, этап и период друг от друга, остается открытым.

Полнее всего разработаны вопросы периодизации развития у некоторых представителей промысловых рыб. Работами Матвеева (1936, 1953), Рассы (1946, 1948), Васнецова (1946, 1948), Трифионовой (1933, 1935, 1937, 1949) и других авторов (Садов, 1941; Дислер, 1949; Зарянова, 1951; Алявдина, 1951; Вернидуб, 1951; Королева и Федорова, 1951) заложен основательный фундамент в дело разработки вопросов перио-

дизации развития рыб. Изучая степень и характер реакции развивающихся эмбрионов того или иного вида рыб, указанные авторы установили ряд критических периодов в их развитии, связанных с усилением процессов дифференциации, изменением типа обмена веществ и чувствительности к новым условиям существования. Трифонова в своих исследованиях показала, кроме того, что физиологические изменения предваряют видимые морфологические изменения и что последние наступают лишь после первых.

Более или менее полно разработан вопрос периодизации развития цыпленка в яйце и некоторых других видов домашних птиц. Мы уже говорили выше о системе периодизации, предложенной Бэрром; однако подразделение на периоды, исходя только из смены типов кровообращения, не дает полной картины связи развивающегося зародыша с окружающей средой, хотя и опирается на очень существенную, но не единственную сторону этих взаимоотношений. Наряду с кровообращением, очень важными для жизни организма являются способы и последовательность усвоения питательных веществ и дыхания. Эти вопросы подробно изучены в работах Нидхема (Needham, 1931, 1932, 1933), Липинкотта и Тейлора (цит. по Needham, 1931), Владимирского (1935), Горбачевой и Маслиевой (1951) и др. Данные этих исследований говорят о том, что в процессе развития цыпленка в яйце можно выделить три критических периода, которые связаны с процессами дифференцировки и усилением окислительных процессов в обмене веществ. Орлов (1938) различает шесть периодов в эмбриогенезе цыпленка, требующих различных режимов инкубации. Третьяков (1953) насчитывает всего пять таких периодов. Значительный вклад в разработку вопросов периодизации эмбриогенеза птиц внесли работы Шмидта (1953) и Рагозиной (1953, 1954, 1955). Основываясь на том, что развитие зародышевых оболочек, требующихся для переработки питательного материала, заключенного внутри яйца, идет в строго определенном во времени порядке и что «функциональная деятельность их тотчас сказывается на изменении обмена веществ в развивающемся организме», приводящем к морфо-физиологической перестройке последнего, указанные авторы выделяют в развитии цыпленка в яйце три периода: каждому из них соответствуют стадии изменения аппарата снабжения эмбриона питательными веществами и кислородом. По данным Шмидта (1953), первый период — собственно зародышевый — характеризуется закладкой почти всех систем органов, второй — предплодный — интенсивным процессом органогенеза, завершающимся формированием плода, и третий — плодный, продолжающийся до момента вылупления, — интенсивным ростом и завершением эмбрионального развития. Рагозина (1954), кроме того, выделяет еще четвертый период, период вылупления, характеризующийся внутрикишечным питанием плода за счет желтка и легочным типом дыхания.

В течение ряда последних лет были проведены исследования, позволяющие ближе подойти к решению проблемы периодизации процес-

сов роста и развития млекопитающих животных как в эмбриональный, так и постэмбриональный периоды их жизни.

Основываясь на данных интенсивности роста внутренних органов в эмбриогенезе овец и свиней и интенсивности прироста массы всего тела плода, Свечин (1953) устанавливает две фазы в их эмбриональном развитии. Первая фаза, по его мнению, характеризуется усиленными процессами дифференциации, вторая — интенсивным ростом массы плода и большинства его внутренних органов. Свечин считает, что этот интенсивный рост обусловливается усилением функциональной деятельности внутренних органов на данном этапе развития организма. Пшеничный (1953), используя литературные данные (в основном, данные исследований Шмидта, см. список литературы), намечает три периода в утробном развитии сельскохозяйственных млекопитающих: предзародышевый, зародышевый и плодный. Студенцов (1949) в эмбриональном развитии животных выделяет две фазы: эмбриональную — фазу закладки органов, заканчивающуюся примерно в первую треть беременности, и фетальную — фазу роста органов и завершения оформления очертаний тела, свойственных данному виду, заканчивающуюся рождением животного. Добрынин (1950), исследуя явления взаимосвязи между процессами роста и дифференцировки в утробном периоде развития лошади, явления депрессии роста на некоторых стадиях этого развития и накопления продуктов обмена, приходит к выводу, что в развитии эмбрионов лошади существуют характерные и разнокачественные стадии. Ориентировочно Добрынин выделяет пока два критических периода: первый из них совпадает с началом плацентарного кровообращения и резким увеличением линейного прироста эмбриона, второй приходится на последние месяцы беременности, когда «в массе эмбриона резко увеличивается количество белка», происходит интенсивный прирост тканей и т. д. Переяславский (1957) выделяет три фазы в утробном развитии лошади, отличающиеся друг от друга неодинаковой интенсивностью роста эмбриона. Кудряшов (1948) в эмбриогенезе млекопитающих отмечает два критических периода, во время которых резко повышается острота реакции эмбриона на недостаточность притока того или иного витамина или их комплекса: первый — это период имплантации и плацентации, второй — период плацентарного развития эмбриона. Основываясь на данных своих исследований в области развития зародыша овцы и литературном материале, Шумкина (1957) подразделяет эмбриональное развитие овцы на три периода: зародышевый, предплодный и плодный, выделяя при этом в раннем зародышевом периоде пять этапов, определяющихся сменой форм питания зародыша.

Большое внимание вопросам периодизации эмбриогенеза млекопитающих уделяет в своих исследованиях Шмидт. Подробно разбирая вопросы периодизации эмбрионального развития крупного рогатого скота, Шмидт на протяжении многолетних исследований совершенствует предложенную им систему периодизации (1951а, б; 1952; 1953; 1954; 1955; 1956а, б), основывающуюся на том положении, что эмбри-

он проходит различные этапы, изменяя свое отношение к среде, в которой он развивается, в соответствии с последовательной сменой органов связи с материнским организмом. В развитии эмбриона коровы Шмидт выделяет три периода: I. собственно или ранний зародышевый — начальный период формообразовательных процессов развивающегося эмбриона; II. предплодный или средний зародышевый, характеризующийся интенсивными процессами органогенеза, результатом которых является формирование раннего плода; III. плодный или поздний зародышевый — период интенсивного абсолютного роста плода и формирования молодой особи, способной к существованию вне тела матери. Кроме указанных периодов, Шмидт в каждом из них выделяет ряд стадий, насчитывая в своих более ранних работах (1951а, б, 1952, 1953) всего шесть стадий (в течение всего эмбриогенеза), затем восемь (1954), а в последнее время десять (1957), называя их при этом уже не стадиями, а этапами. Кроме того, Шмидт отмечает ряд переломных пунктов в пределах каждого этапа, которые характеризуются «чередованием отрезков постепенного развития с убыстренным и даже резким нарастанием процессов роста». Автор вышесказанной системы периодизации эмбрионального развития крупного рогатого скота распространяет ее на остальные виды сельскохозяйственных млекопитающих, считая, однако, при этом указанную систему периодизации еще не совершенной и требующей уточнения на основе изучения физиологических и биохимических показателей изменений как в органах связи с материнским животным, так и в самом развивающемся организме.

В связи с этим нам хотелось бы привести некоторые сведения из исследований Волохова (1951) и Калининой (1955, 1956) в области развития в онтогенезе функций нервной системы. На основании данных относительно закономерностей нервной деятельности в эмбриогенезе кролика указанные авторы выделяют несколько фаз в развитии рефлекторной деятельности у эмбриона: фазу первичных локальных реакций в ответ на раздражение (16—18-е сутки эмбриогенеза кролика), фазу первичной генерализации рефлексов (20—24-е сутки), фазу вторичной генерализации рефлексов (21—26-е сутки) и фазу специализации рефлекторных реакций (последние сутки эмбриогенеза). Калинина (1956) выделяет, кроме того, еще одну (первую) фазу — фазу неподвижности в ответ на раздражение или, иначе говоря, полного отсутствия рефлекторной деятельности.

Ряд исследователей (в основном, зарубежных) занимается вопросами периодизации утробного развития человека. Гертлер (Goertler, 1957), например, используя наряду со своими исследованиями литературные данные, считает возможным подразделить эмбриональное развитие человека на четыре периода: бластогенез (от оплодотворения до образования трофобластического пузырька, первые 15 суток развития), органогенез (15—60-е сутки), ранний плодный период (60—180-е сутки) и поздний плодный период, продолжающийся до момента рождения.

Не останавливаясь на менее значительных исследованиях по во-

просам периодизации эмбриогенеза животных, мы считаем необходимым задержать внимание на некоторых положениях, вытекающих из анализа вышеизложенного литературного материала.

1. Прежде всего, по-видимому, можно считать бесспорным тот факт, что в эмбриональной жизни животного наблюдаются определенные этапы, фазы, стадии и периоды, различающиеся по морфологическим признакам, степени физиологической активности, интенсивности и разнокачественности биохимических процессов и т. д.

2. Исходя из этого можно предположить, что разработка глубоко обоснованной системы периодизации эмбрионального и вообще онтогенетического развития животных окажет значительную помощь разрешению проблемы управления развитием животных, чем, по-видимому, и следует объяснить тот интерес, который проявляется рядом исследователей к изучению данного вопроса.

3. Следует при этом отметить присущую почти всем работам в этой области односторонность, обусловленную, главным образом, рамками основной специальности исследователя и отсутствием координации в исследованиях различных специалистов в одной и той же области. Естественно, что уже сам характер таких работ не может позволить охватить всю широту и многообразие морфологических, физиологических и биохимических процессов, протекающих в интенсивно растущем и развивающемся организме эмбриона.

4. Сказанное, однако, не означает, что исследования такого рода не нужны, или что результаты произведенных до сего времени работ в области периодизации эмбриогенеза животных ни о чем не говорят; напротив, накопленные этими исследованиями достоверные факты уже в настоящее время дают возможность сделать известные обобщения в отношении, по крайней мере, некоторых наиболее значительных периодов эмбриональной жизни высших животных.

II. К ВОПРОСУ О ТЕРМИНОЛОГИИ

Как уже можно было заметить из изложенного выше, эмбриологическая литература по вопросам периодизации развития животных пестрит самыми разнообразными терминами, обозначающими одни и те же явления, факты, процессы. Сплошь и рядом мы встречаем термины: период и этап, стадия и фаза, плод, предплод, зародыш, эмбрион. При этом одна часть исследователей, следуя за авторитетом некоторых эмбриологов, безоговорочно приняла предложенную последними систему терминологии, другая же (большая часть) — продолжает пользоваться самыми различными терминами. Назрела необходимость договориться о том, каким термином что обозначать, что понимать под терминами «плод» или «зародыш», «стадия» или «период» и т. д. Вопрос о терминологии был поднят Шмидтом (1957) на совещании по проблемам индивидуального развития животных, однако никакого конкретного решения по этому вопросу на совещании принято не было. За рубе-

жом также были предприняты попытки рационализировать терминологию в области периодизации эмбриогенеза (Goerttler, 1957), но вопрос о единой терминологии остался открытым.

Прежде всего необходимо установить: как называть эмбриональный организм на той или иной ступени его развития?

Ввиду того что между организацией и способами существования ранних и поздних эмбрионов имеются очень большие различия, мы считаем не только возможным, но и необходимым обозначать ступени их развития различными терминами, а именно: **ранний зародыш, зародыш и плод**. Отсюда следует, что мы подразделяем весь процесс эмбрионального развития млекопитающих на три крупных периода: **ранний зародышевый, собственно зародышевый и плодный**. Для обозначения этих ступеней в развитии эмбриона высших животных мы считаем целесообразным не применять термина «стадия» в том смысле, как его трактует Лысенко, основываясь на формообразовательной периодизации развития половой системы некоторых растений, сохранив его лишь для обозначения тех или иных отрезков в процессе эмбриогенеза в обычном эмбриологическом смысле (стадия морулы, стадия бластулы и т. п.). Что касается обозначения более коротких отрезков развития внутри каждого из периодов, то здесь подошел бы, на наш взгляд, термин **фаза**, а не «этап» (Шмидт, 1957), так как со словом «этап», в смысловом его толковании, связано понятие почти столь же обширное, что и «период». В отношении эмбрионального развития в целом мы не считаем необходимым разработку нового термина, так как термины «эмбриогенез» и «эмбрион» достаточно четко отражают: первый — суть этого процесса, а второй — предмет, подвергающийся процессам роста и развития на всем протяжении внутриутробной жизни.

III. ПЕРИОДИЗАЦИЯ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ СВИНЬИ

В течение 1952—1955 гг. нами, в результате длительного эксперимента на свиньях крупной белой породы, был получен строго датированный эмбриональный материал, в процессе изучения которого была разработана в общих чертах и изложена в наших работах (Магакян, 1956, 1957) система периодизации эмбрионального развития свиньи. В дальнейшем, по мере накопления новых фактов в процессе более детального изучения эмбриогенеза свиньи, возникла необходимость целого ряда уточнений и внесения изменений в предложенную ранее схему периодизации.

В основу предлагаемой ниже вниманию эмбриологов системы периодизации, кроме анатомо-гистологических и биохимических исследований автора, были положены также некоторые литературные данные, подкрепляющие те или иные выдвигаемые нами положения.

1. Ранний зародышевый период эмбриогенеза свиньи или бластогенез. Распространяется на отрезок времени от момента оплодотворения

до образования бластодермического пузырька. У свиньи продолжается по 5-е сутки эмбриогенеза включительно. Этот период не следует смешивать с ранним зародышевым периодом по системе периодизации Шмидта (1957), который распространяет его на отрезок времени от оплодотворения почти до окончания органогенеза. Ранний зародышевый период характеризуется интенсивным процессом дробления, первой дифференциацией клеток и закладкой зачатков зародышевого узелка и трофобласта. Эти процессы почти на всем протяжении периода раннего зародышевого развития протекают на базе питательных веществ, заключенных в яйцеклетке, и лишь к концу его (именно обуславливая завершение этого периода) формируется аппарат, способный усваивать питательные вещества из организма матери. Следует указать, что в более ранних своих работах (Магакян, 1956, 1957) мы этот отрезок эмбрионального развития не выделяли в самостоятельный период, включая его как фазу в зародышевый период развития свиньи. Однако в последнее время мы пришли к выводу о необходимости выделения этого периода ввиду значительных качественных различий, наблюдающихся между ним и остальными фазами зародышевого развития свиньи и выражающихся, прежде всего, в совершенно иных формах питания по сравнению с последующими фазами.

В периоде раннего зародышевого развития мы выделяем две фазы: а) фазу дробления и б) фазу первичной дифференциации клеток.

а) **Фаза дробления** у свиньи продолжается до конца третьих суток включительно, вплоть до образования морулы или, иначе говоря, до того времени, пока делящиеся клетки продолжают образовывать себе подобные. В течение этой фазы развития почти не происходит увеличения размеров зародыша, по-видимому, именно из-за отсутствия поступления питательных веществ извне. Величина его (собственно зародыша, без прозрачной оболочки) колеблется в пределах 100—105 микрон и резко увеличивается лишь с момента образования зародышевого диска и трофобласта, то есть с переходом в следующую фазу развития.

б) **Фаза первичной дифференциации клеток.** В течение этой фазы (4—5-е сутки эмбриогенеза) размеры зародыша увеличиваются от 105 до 149 микрон, то есть почти в полтора раза. Шумкина (1955а, б, 1957) приводит данные об увеличении размеров зародыша каракульской овцы также ко времени образования трофобласта, связывая это явление с началом экзогенного питания зародыша. В связи с этим нам кажутся очень интересными данные относительно интенсивности дыхания зародышей на этой фазе развития, которые удается получить при исследованиях в аппарате Варбурга. Полученные нами данные говорят о резком увеличении скорости дыхания зародышей с момента образования бластоциста и трофобласта. Потребление кислорода в это время возрастает более чем в 100 раз. Очень близкие к нашим результаты получены в исследованиях Фридхандлера, Хафеза и Пинкуса (Fridhandler, Hafez and Pincus, 1956), проведенных на ранних зародышах кролика. В течение периода раннего зародышевого развития удается наблюдать значительные изменения в

содержании ДНК и РНК в клетках зародыша. Во время дробления происходит постепенное нарастание количества ДНК в ядрах бластомеров, что свидетельствует о синтезе ее на этой фазе развития зародыша, который особенно усиливается ко времени образования морулы, а затем, вплоть до сформирования бластоциста, сохраняется на том же уровне. В синтезе РНК также наблюдаются два подъема, но не столь четко выраженные, как в синтезе ДНК. Зыбина (1953), проводившая исследования на зародышах кролика, описывает почти аналогичную картину.

2. Зародышевый период развития свиньи или органогенез. Этот период распространяется на отрезок времени от образования бластоциста до сформирования раннего плода — особи, в основных чертах своего строения специфичной для данного вида животных, — и завершения дифференциации (в анатомическом понимании) всех органов и тканей его. Зародышевый период развития у свиньи заканчивается к 45-м суткам эмбриогенеза (с колебаниями в зависимости от индивидуальных особенностей от конца 44-х до середины 46-х суток). Пшеничный (1953) определяет продолжительность зародышевого периода развития для свиней в 4—5 недель с момента оплодотворения, однако это определение страдает неточностью. Такого же рода погрешности в отношении определения сроков закладки и развития тех или иных органов и тканей зародыша можно отметить в исследованиях Винтерса, Грина и Комстока (Winters, Green and Comstock, 1942), Мелтона, Берри и Батлера (Melton, Berry and Butler, 1951), Чанга (Chang, 1952) и некоторых других авторов. Шмидт (1955) распространяет зародышевый период развития свиньи лишь до 22-х суток эмбриогенеза, придавая несколько иной смысл понятию «зародышевый период», чем автор настоящей статьи; но даже и в том случае, если объединить предплодный (по Шмидту, 1955) период с зародышевым, опять-таки наблюдается расхождение в сроках, так как Шмидт считает, что предплодный период заканчивается у свиньи к 38-м суткам эмбриогенеза. Мы не можем согласиться с этим сроком, так как наши исследования показали, что 38-дневный зародыш свиньи еще не является сформированным плодом, и должна пройти целая неделя эмбрионального развития, чтобы у него появились черты, присущие плоду. К ним мы, как уже указывалось выше, в первую очередь относим наличие признаков, специфических для данного вида животных в дефинитивном состоянии, и, кроме того, признаков, свидетельствующих о завершении формообразовательных процессов в зародыше (проявление рефлекторной деятельности, дифференцировка клеточных элементов эндокринных и других внутренних органов, завершение формирования мускулатуры брюшной стенки тела, начало процессов окостенения, дифференциация пола и пр.). Максудов (1956) также считает, что сроки, установленные Шмидтом для предплодного периода развития, являются неточными, и предлагает приурочить конец предплодного периода ко времени исчезновения эмбриональных органов, начала функционирования некоторых желез и т. д.

Зародышевый период развития характеризуется интенсивным процессом образования клеток, закладкой и развитием органов и тканей зародыша, интенсивнейшими процессами дифференцировки. В течение этого периода наблюдается нарастание белкового обмена с преобладанием гидролитических процессов в начале его и перестройкой, примерно со второй трети, биохимических процессов в сторону синтеза некоторых аминокислот: аспарагиновой, глютаминовой, гликокола, α - и β -аланина, аргинина, лизина и гистидина (Горбачева и Попехина, 1958). В это время значительно увеличивается содержания последних наблюдается нуклеиновых оснований. Увеличение содержания последних наблюдается вплоть до момента формирования раннего плода, то есть до окончания зародышевого периода развития, после чего количество их постепенно снижается. Отмеченные выше факты представляют большой интерес. Увеличение с развитием зародыша количества дикарбоновых аминокислот (моноаминокислот) обусловлено, по-видимому, усиливающейся интенсивностью процессов переаминирования. Указанные аминокислоты, превращаясь в амиды кислот, препятствуют накоплению аммиака, образующегося в тканях зародыша. Большое содержание лизина в зародышевом периоде развития свидетельствует об интенсификации процесса синтеза белков различных тканей и органов и полностью коррелирует с процессами интенсивнейшего органогенеза, достигающими максимума примерно к середине зародышевого периода развития.

Значительное увеличение нуклеиновых оснований в тканях зародыша обусловлено усиленной пролиферацией клеток и синтезом белков, весьма характерными явлениями для эмбриональных тканей на данном этапе развития. К концу зародышевого периода развития, в результате завершения определенного этапа в дифференциации нервной системы зародыша, появляются первые признаки рефлекторной деятельности, выражающиеся в быстро протекающих спинальных рефлексах (первичные локальные реакции в ответ на раздражение: Волохов, 1951; Калинина, 1956).

В зародышевом развитии свиньи мы выделяем четыре фазы:

а) Фаза закладки и развития зародышевых листков, целомической мезодермы и образования нервной пластинки. Распространяется на отрезок времени с начала 6-х до 10-х суток эмбриогенеза включительно. Характеризуется тем, что процессы развития зародыша протекают на базе питательных веществ, поставляемых при помощи трофобласта или «питающей эктодермы» (Шмидт, 1956 в). В течение этой фазы происходит значительное увеличение бластодермического пузырька от 0,15 до 6—8 мм в диаметре. При этом процесс развития зародыша идет без участия его кровеносной и нервной систем, поскольку они начинают функционировать лишь в следующей фазе зародышевого развития, в связи с чем эту фазу развития зародыша можно было бы назвать «дососудистой и донервной» (Шмидт, 1955). В то же время, основываясь на данных Светлова (1956), обнаружившего влияние нервной системы материнского организма уже на самых ранних стадиях развития зароды-

ша белой крысы, можно предположить такое влияние и у свиней, играющее, по-видимому, значительную роль в формировании раннего зародыша. Питательные вещества на этой фазе развития поступают в трофобласт, а возможно, и в зародышевый диск, причем внутри трофобластического пузырька, по-видимому, может накапливаться известное количество их. Исследованиями Нью (New, 1956) установлено, что с момента образования энтодермы зародышевый пузырек получает возможность секретировать и накапливать полостную жидкость. Вместе с тем данные наших исследований говорят о значительном увеличении размеров трофобластического пузырька у зародыша свиньи при повышении количества переваримого белка в рационе матери (Магакян, 1956). Шмидт (1955) также считает возможным выделить стадию трофобластического питания зародыша, обладающего специфической особенностью — «осмотрфностью». В связи с возрастанием интенсивности процесса дифференциации клеток зародыша, примерно с середины этой фазы его развития, увеличивается окислительная активность тканей зародыша. Фрезер (Fraser, 1956) для куриного зародыша отмечает увеличение окислительной активности, начиная с середины стадии первичной полоски.

К концу 10-х суток развития зародыша начинается примитивная дифференциация его органов и происходят значительные изменения в способе снабжения питательными веществами. С этого времени развитие зародыша переходит в следующую фазу — фазу примитивной (или первичной) дифференциации его.

б) Фаза примитивной дифференциации. Распространяется на отрезок времени с начала 11-х и до конца 15-х суток эмбриогенеза свиньи. За этот сравнительно короткий отрезок времени происходит значительное увеличение размеров зародыша (от 0,85 до 4,3 мм) и, в особенности, его оболочек, вытягивающихся в длинную (до 1 метра) нить с ампулообразными расширениями на концах ее. Процессы роста и развития зародыша в течение этой фазы осуществляются на базе питательных веществ, поставляемых сначала системой трофобласт — сосудистое поле желточного мешка, а затем быстро сменяющей ее системой трофобласт — сосудистое поле аллантоиса. В течение этой фазы осуществляется образование осевых органов зародыша, закладка печени и первичной почки, примитивная дифференциация головного отдела нервной трубки, сомитов и пищеварительного канала, формирование первичного сердца и системы зародышевого кровообращения. Поскольку в основу нашей системы периодизации положен принцип смены форм питания и развития функций в онтогенезе, мы не считаем необходимым подразделять эту фазу на две, как это предложено Шмидтом (1955), так как, несмотря на различия в способах доставки питательных веществ в начале и в конце этой фазы, последняя характеризуется в целом образованием и интенсивным развитием сосудисто-нервных связей. Таким образом, если для первой фазы развития зародыша характерно трофобластическое питание (или «осмотрфное», Шмидт, 1955), то для второй фа-

зы характерным является образование и развитие сосудисто-нервных связей. Этот факт имеет особенно важное значение для целей управления эмбриональным развитием животных, так как именно с этого момента появляется реальная возможность активного воздействия тем или иным способом на процесс эмбрионального развития. Возможность эта определяется в свою очередь тем, что в течение описываемой и следующей за ней фазы развития оказываются уже сформированными тесные связи зародыша с материнским организмом, и в то же время сам зародыш еще не достиг того момента в своем развитии, когда функционирование регуляторных систем его (нервной и эндокринной) обуславливает определенную автономность развития.

в) **Фаза собственно органогенеза.** Распространяется на отрезок зародышевого развития свиньи с конца 15-х или начала 16-х суток до 34—35-х суток включительно. В течение этой фазы развития зародыша идет интенсивный процесс дифференциации и развития внутренних органов его одновременно с резким нарастанием массы зародыша, вес которого увеличивается с 0,036 до 4,912 г. Питание зародыша осуществляется посредством системы хорион—аллантоис, получающей значительное развитие одновременно с ростом зародышевых оболочек, на поверхности которых появляются ворсинчатые ареолы. Именно в этих ареолах сосредоточиваются в дальнейшем процессы поглощения питательных веществ и выделения.

На этой фазе развития возникает хрящевой скелет, а затем появляются очаги окостенения, образуются скелетные мышцы, закладываются эндокринные органы и определяются закладки присущих млекопитающим особенностей строения центральной и периферической нервных систем, органов чувств, дыхательной и пищеварительной систем. Закладываются и получают значительное развитие первичная почка, селезенка и поджелудочная железа, редуцируется жаберный круг кровообращения. Прекращается нарастание относительной интенсивности роста зародыша, достигающей своего максимума к 25-м суткам эмбриогенеза, а затем резко снижающейся (рис. 1).

Таким образом, фаза органогенеза в нашем толковании обнимает довольно значительный по своему внутреннему содержанию отрезок времени в развитии зародыша, имеющий особо важное значение (Магакян, 1956; Коряжнов, 1958) с точки зрения воздействия на эмбриогенез млекопитающих через материнский организм.

г) **Фаза перехода от зародышевого к плодному периоду развития.** Распространяется на отрезок времени с 35-х по 44-е — начало 46-х суток развития. Питание эмбриона и выделение осуществляется в течение этой фазы, а затем и в течение всего плодного периода вплоть до рождения, при помощи мощной хорио-аллантоидной плаценты, которая к этому времени вся покрывается сотнями хориальных ареол. На этой фазе развития у зародыша уже отчетливо проявляются видовые признаки. Начинается интенсивный процесс окостенения (Тихонов, 1950), завершается формирование мускулатуры брюшной стенки тела, становит-

ся возможным определением пола сначала при помощи гистоанализа половых желез, а затем и по наружным половым органам. К концу этой фазы развития окончательно исчезает физиологическая пупочная

КОЛЕБАНИЯ В СКОРОСТИ РОСТА ЗАРОДЫША

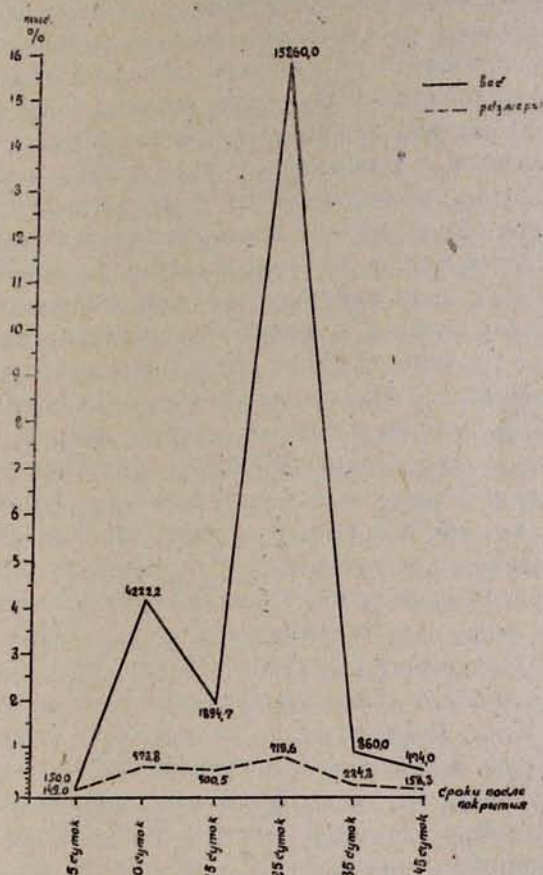


Рис. 1. Динамика скорости роста эмбриона свиньи в течение зародышевого периода развития (5—45-е сутки эмбриогенеза). Коэффициенты роста вычислены по формуле Майнотта, где:

$$x = \frac{\text{вес или размеры послед. возраста}}{\text{вес или размеры предыд. возраста}} \times 100$$

грыжа. Продолжается снижение относительной интенсивности роста эмбриона и нарастание его абсолютного веса. Весьма характерным для этой фазы является, с одной стороны, появление первых признаков специфической дифференцировки и развития клеточных элементов definitivo-внутренних органов и, в первую очередь, эндокринных органов, а с другой — проявление признаков ранней рефлекторной деятельности

сначала в виде первичных локальных реакций, а затем — рефлекторных реакций с вовлечением в деятельность всей мускулатуры тела. Этой фазой завершается зародышевый период развития свиньи; к концу фазы мы имеем дело уже со сформированным плодом.

3. Плодный период развития свиньи. Плодный период распространяется на отрезок утробного развития свиньи от конца зародышевого периода до момента рождения. По сравнению с ранним и собственно зародышевым периодами развития, характеризующимися большими качественными преобразованиями начальных закладок будущих систем органов и огромной напряженностью процессов органогенеза и дифференцировки, плодный период характеризуется значительно более спокойным темпом развития и интенсивным нарастанием абсолютных размеров и веса плода, одновременно со снижением относительной интенсивности роста его. В течение плодного периода развития, продолжающегося у свиньи около 70 суток и составляющего примерно 60% общей продолжительности эмбриогенеза, идет дальнейшая дифференцировка внутренних органов и тканей плода, а также завершение формирования структур, определяющих его жизнеспособность во внеутробной жизни, то есть способность к дыханию, пищеварению, движению, терморегуляции, функциональной деятельности органов чувств и эндокринных органов. У плода развивается кора полушарий большого мозга, формируются мозговые центры, определяющие функции анализаторов различных воздействий внешнего мира, что выражается в развитии, универсализации и усложнении рефлекторной деятельности в начале плодного периода развития и утонченной специализации рефлекторных реакций к концу его. В основе все возрастающей специализации рефлекторных актов лежит структурное и функциональное созревание высших отделов мозга и совершенствование «внутрицентральных» связей (Волохов, 1951). Биохимические исследования свидетельствуют о сильных изменениях в обмене веществ и качественном составе белковых веществ у развивающегося плода. В это время наблюдается уменьшение содержания дикарбоновых аминокислот в тканях плода, в связи с чем изменяется соотношение между ними и диаминокислотами, определяющее зрелость тканей. Так, значительные изменения претерпевает аминокислотный состав мышечной ткани плода. Появление карнозина и значительное уменьшение количества β -аланина и глутаминовой кислоты примерно к 65-м суткам эмбриогенеза свиньи свидетельствует о функциональной зрелости мышц плода (Вульфсон, 1955; Магакян, 1956; Горбачева и Попехина, 1958).

Таким образом, плодный период развития характеризуется в целом не только резко выраженными процессами роста плода, но и значительной интенсивностью морфо-физиологической дифференцировки органов и тканей.

Длительный плодный период развития характерен не только для свиньи, но и для некоторых других сельскохозяйственных млекопитающих — представителей крупного и мелкого рогатого скота (Шмидт,

1955). Этот факт может быть объяснен с экологической точки зрения необходимостью рождасть хорошо доношенных детенышей, способных в ближайшее после рождения время ходить, а затем бегать, зрячих, с хорошо развитыми центральной и периферической нервными системами. Очевидно, что новорожденные детеныши в условиях дикой природы после рождения должны были сопровождать свою мать, а затем и стадо, что было бы невозможным без завершения не только анатомической, но и морфо-функциональной дифференцировки всех важнейших органов и тканей плода.

Плодный период развития свиньи мы считаем необходимым подразделить на две фазы. В первой фазе развития плода, которая продолжается примерно до 65-х суток эмбриогенеза свиньи, процессы гистофизиологической дифференцировки преобладают над процессами роста плода. Во второй же фазе, напротив, подавляющее значение приобретает процесс интенсивного абсолютного роста массы тела плода.

а) Фаза гистофизиологической дифференцировки внутренних органов плода и его тканей. Распространяется на отрезок времени с 45-х по 65-е сутки эмбриогенеза свиньи. Ткани и органы плода в течение этой фазы приобретают ту специфичность в своей микроструктуре, которая отличает definitive органы. Очень важным моментом в развитии плода является начало функционирования эндокринных органов его, в особенности гипофизарно-тиреоидного комплекса, который как по нашим данным (Магакян, 1956), так и по данным Мицкевича (1949, 1950, 1957) включается в регулирование процессов обмена, роста и развития именно на этой фазе развития плода свиньи. В течение этой фазы происходит перестройка в функциональной деятельности такого важнейшего органа, как печень, идет интенсивная дифференцировка клеток пищеварительного канала и поджелудочной железы, интенсивно развиваются definitive почка и половые органы и, наконец, что является специфической особенностью развития свиньи, впервые дифференцируются жировые клетки в кожной ткани плода (Глебина, 1957). Для нервной системы характерным на этой фазе развития является вторичная генерализация рефлексов.

б) Фаза интенсивного абсолютного роста плода и дальнейшей специализации функций. Распространяется на отрезок времени с 65-х суток эмбриогенеза свиньи вплоть до рождения. Наиболее характерными чертами для данной фазы развития плода является, как указывалось выше, интенсивное увеличение его абсолютных размеров и веса, нарастание массы тела и быстрый процесс окостенения, дальнейшая специализация, усложнение и утончение дифференцировки и функций нервной, эндокринной и других систем органов и тканей, в результате чего формируется жизнеспособный, в значительной мере приспособленный к самостоятельному образу жизни и функционально независимый с момента рождения организм.

Описанную выше картину иллюстрируют рис. 2, 3 и 4.

Проявление фазности или периодичности в развитии живых индивидуумов выражает общебиологическую закономерность, присущую всем без исключения живым существам. Эти фазы или периоды являются



Рис. 2. Схема развития зародыша свиньи в течение раннего зародышевого и собственно зародышевого периодов эмбриогенеза (оплодотворение — 45-е сутки эмбриогенеза): *a, b, c* — фаза дробления, увел. в 105 раз; *d, e, f* — фаза первичной дифференциации клеток, увел. в 105 раз; *g, h, i, j, k* — фаза закладки и развития зародышевых листков, целомической мезодермы и образования нервной пластинки, увел. в 35 раз; *l, m, n, o* — фаза примитивной дифференциации, увел. в 35 раз; *p, r, s* — фаза собственно органогенеза, увел. в 2,1 раза

ся теми необходимыми этапами смены и усложнения функций, на основе которых происходит развитие форм тканей и органов животных. Прохождение отдельных фаз и периодов, как можно было видеть, идет в строго определенной последовательности смены форм и функций.

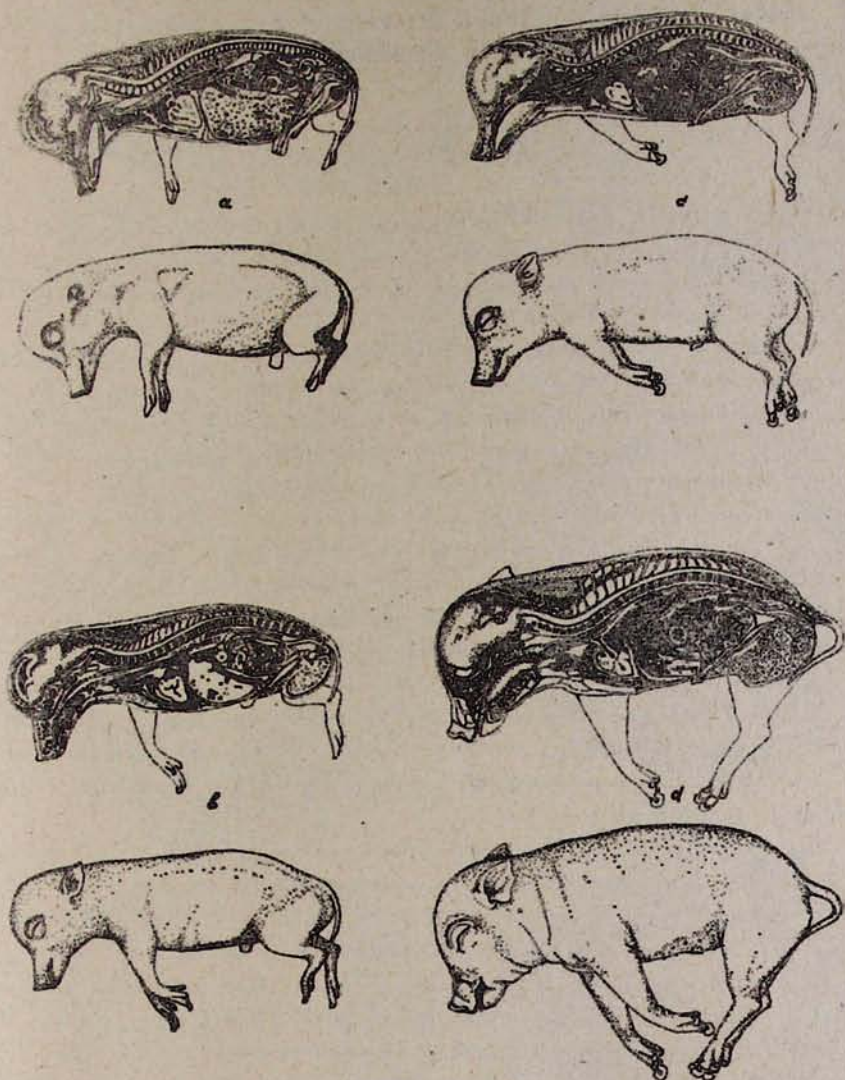


Рис. 3. Схема развития плода свиньи (45—75-е сутки эмбриогенеза; внешний вид и сагиттальный разрез по средней линии): *a, b, c* — фаза гисто-физиологической дифференцировки внутренних органов плода и его тканей: *a* — 45-дневный плод, увел. в 1,4 раза; *b* — 55-дневный плод, уменьш. в 2,8-раза; *c* — 65-дневный плод, уменьш. в 3,5 раза; *d* — начало фазы интенсивного абсолютного роста плода и дальнейшей специализации функций: 75-дневный плод, уменьш. в 3,5 раза

усложнения биохимических и физиологических процессов при наличии соответствующих для них условий снабжения питательными веществами, дыхания и выделения.

Предложенная выше система периодизации эмбриогенеза свиньи не может считаться окончательной. Она, так же как и системы периодизации, предложенные различными авторами для других видов животных, требует проведения дальнейших исследований с целью уточнения гра-

ниц отдельных фаз и периодов и значительно более глубокого физиологического и биохимического их обоснования.

Ա մ փ ո փ ու մ

Էմբրիոգենեզի և օնտոգենեզի պարբերացման սխեմանի խոր և հիմնավորված մշակումը կարող է նշանակալի շահով օգնել կենդանիների զարգացման ղեկավարման պրոբլեմի լուծմանը, քանի որ այդ հնարավորություն կատեղծի այն լուծելու էվոլյուցիոն դիրքերից:

Կաթնասուն կենդանիների էմբրիոգենեզի մեր կողմից առաջարկվող պարբերացման սխեմանը (տվյալ ղեպում, որպես օրինակ ծառայում է խոզի էմբրիոնալ զարգացումը) հիմնվում է՝ օնտոգենեզում սնման եղանակների փոփոխման և ֆունկցիաների զարգացման պրինցիպների վրա, որոնք պայմանավորված են տվյալ տեսակի էվոլյուցիոն պատմությամբ:

Հետազոտությունները կատարված են խստորեն թվագրված էմբրիոնալ նյութերի վրա, սկսած բեղմնավորման մոմենտից մինչև ծնվելու մոմենտը:

Մեր սխեմանում ընդունված են հետևյալ տերմինները՝ շրջան (էմբրիոնալ զարգացման որակական տեսակետից միմյանցից զգալիորեն տարբերվող խոշոր ժամանակաշրջաններ) և փուլ (զարգացման ավելի կարճ հատվածներ յուրաքանչյուր շրջանի ներսում):

Էմբրիոնների զարգացման տարբեր աստիճանները նշվում են հետևյալ տերմիններով՝ վաղ սաղմ, բուն սաղմ և պտուղ: Համապատասխանաբար էմբրիոնալ զարգացումը բաժանվում է՝ վաղ սաղմնային, բուն սաղմնային և պտղային շրջանների:

Վաղ սաղմնային շրջանը, կամ բլաստոգենեզը ընդգրկում է բեղմնավորումից մինչև բլաստոգերմիկ բուշտի առաջացման ժամանակաշրջանը (խոզերի մոտ մինչև 5-րդ օրը ներառյալ) և բնութագրվում է արոհման ինտենսիվ պրոցեսով, բջիջների նախնական դիֆերենցմամբ և սաղմնային հանգույցի ու տրոֆոբլաստի սկզբնակի հիմնադրմամբ: Զարգացումն ընթանում է ձվաբջջի սննդանյութերի հաշվին: Այդ շրջանը բաղկացած է երկու փուլերից՝ ա) արոհման փուլ և բ) բջիջների նախնական դիֆերենցման փուլ:

Սաղմնային շրջանը կամ օրգանոգենեզը ընդգրկում է բլաստոցիստի կազմակերպումից սկսած մինչ պտղի՝ անհատի ձևավորումը, որն իր կազմության հիմնական գծերով բնորոշ է տվյալ տեսակի կենդանու համար (խոզերի մոտ այն ավարտվում է էմբրիոնալ զարգացման 45-րդ օրում): Այդ շրջանը բնորոշվում է բջիջների ինտենսիվ առաջացման, սաղմի օրգանների և հյուսվածքների հիմնադրման, զարգացման ու գերինտենսիվ դիֆերենցման պրոցեսներով: Զարգացումն ընթանում է սննդանյութերի հիման վրա, որոնք մատակարարվում են հետևյալ սխեմաններով՝ (հետևողականորեն). տրոֆոբլաստ, տրոֆոբլաստ-ղեղնուցապարկի անոթային դաշտ, բորիոն-ալանտոիսային ընկերք (պլացենտա): Ստորաբաժանվում է չորս փուլերի. ա) առանցքային օրգանների հիմնադրման ու զարգացման փուլ, բ) պրիմիտիվ դիֆերենցման փուլ, գ) օրգանոգենեզի փուլ, դ) անցման փուլ:

Պտղային շրջանը տևում է սաղմնային շրջանի ավարտումից սկսած մինչև ծնման մոմենտը: Այն բնորոշվում է ներքին օրգանների և հյուսվածքների խո-

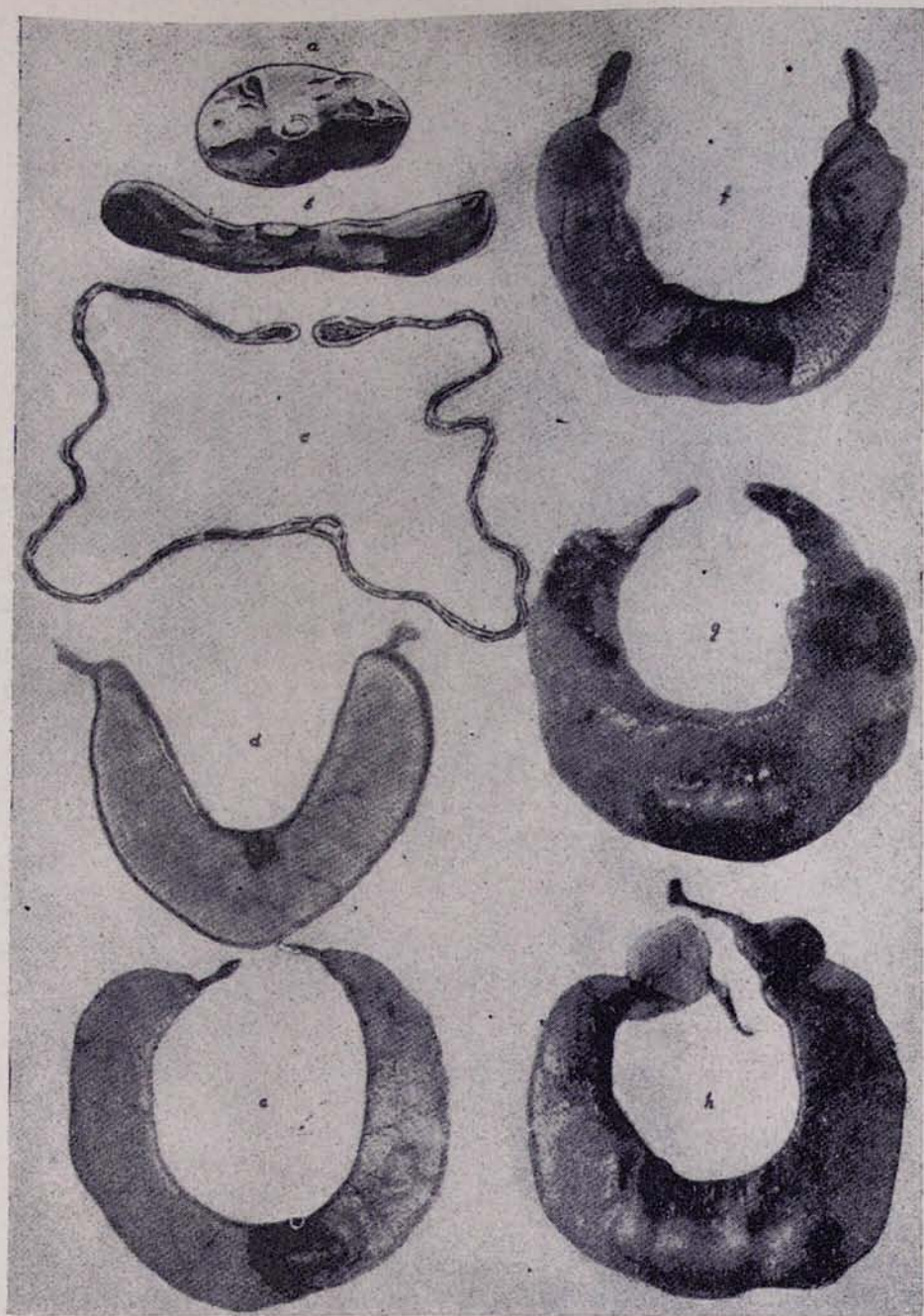


Рис. 4. Развитие питающих оболочек зародыша и плода свиньи (10—90-е сутки эмбриогенеза): *a, b* — фаза закладки и развития зародышевых листков, целомической мезодермы и образования нервной пластинки, увел. в 7,1 раза; *c* — фаза примитивной дифференциации, увел. в 1,4 раза; *d, e* — фаза собственно органогенеза, уменьш. в 11,2 раза; *f, g* — фаза гисто-физиологической дифференцировки внутренних органов плода и его тканей, 45—65-е сутки, уменьш. в 11,2 раза; *h* — фаза интенсивного абсолютного роста плода и дальнейшей специализации функций, 90-е сутки, уменьш. в 14 раз

շոր որակական վերափոխություններով՝ պտղի ավելի հանգիստ զարգացման տեմպով, քաշի բացարձակ մեծության ինտենսիվ աճով, միաժամանակ աճի ինտենսիվության նվազումով: Պտղային շրջանի հիմնական տարբերությունը պետք է համարել պտղի ներքին օրգանների և հյուսվածքների մորֆոֆիզիոլոգիական դիֆերենցումը: Վերոհիշյալ շրջանը ստորաբաժանվում է երկու փուլի՝ ա) ներքին օրգանների և հյուսվածքների հիստո-ֆիզիոլոգիական դիֆերենցման փուլ և բ) ինտենսիվ բացարձակ աճի ու ֆունկցիանների հետագա մասնագիտացման փուլ:

Փուլերը և շրջանները իրենցից ներկայացնում են ֆունկցիանների հաջորդական փոփոխման և բարդացման այն անհրաժեշտ էտապները, որոնց հիման վրա տեղի է ունենում կենդանու օրգանների և հյուսվածքների զարգացումը: Այդ էտապների անցումն ընթանում է ձևերի դիֆերենցման և ֆունկցիանների զարգացման խիստ որոշակի հաջորդականությամբ, համապատասխան պայմանների՝ սննդանյութերի մատակարարման, շնչառության և արտաթորման առկայության պայմաններում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Алявдина Л. А. 1951. К биологии и систематике осетровых рыб на ранних стадиях развития. Тр. Саратовск. отд. Каспийск. фил. ВНИРО, I.
- Бэр К. М. [1828] 1950. История развития животных, I. М.
- Васнецов В. В. 1946. Дивергенция и адаптация в онтогенезе. Зоол. ж., XXV, 3.
- Васнецов В. В. 1948. Этапы развития системы органов, связанных с питанием у леща, воibly и сазана. Сб. работ Лабор. экологич. морфол. Ин-та морфол. животных АН СССР.
- Вернудуб М. Ф. 1951. Морфо-физиологические этапы в развитии яиц и личинок осетровых рыб и их значение для рыбоводства. Уч. зап. ЛГУ, CXLII, сер. биол., 29.
- Владимирский А. П. 1935. Экспериментальное изучение инкубации яиц. Тр. Петергофск. биол. ин-та, XIII—XIV.
- Волохов А. А. 1951. Закономерности онтогенеза нервной деятельности. М.—Л.
- Вульфсон П. Л. 1955. Азотистые экстрактивные вещества в мышечной ткани в онтогенезе. Укр. биохим. ж., XXVII, 3.
- Глебина Е. И. 1957. Развитие шпига (подкожного сала) у свиней. Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, XXII.
- Горбачева А. П. и Масльева О. И. 1951. Закономерности азотистого (белкового) обмена куриного эмбриона на различных стадиях развития. Докл. ВАСХНИЛ, 7.
- Горбачева А. П. и Попехина П. С. 1958. Возрастные изменения в содержании аминокислот у эмбрионов свиней. Животноводство, 5.
- Дислер Н. Н. 1949. Развитие кожных органов чувств латеральной системы севрюги. Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, I.
- Добрынин В. П. 1950. О влиянии улучшенного кормления жеребых кобыл на развитие плода. Коневодство, 3.
- Зарянова Е. В. 1951. Морфо-биологическая характеристика осетра на ранних стадиях развития в связи с различными способами инкубации икры. Тр. Саратовск. отд. Каспийск. фил. ВНИРО, I.
- Зыбина Е. В. 1953. Цитологическое исследование процесса оплодотворения и ранних этапов развития яйца кролика. Докл. АН СССР, LXXXVIII, 5.
- Калнинина Е. И. 1955. Синапсы спинного мозга эмбрионов кролика в период развития двигательной рефлекторной реакции. Докл. АН СССР, С, 5.

- Калинина Е. И. 1956. Формирование и эмбриональный гистогенез спинного мозга кролика в связи с развитием двигательной функции. Архив анатомии, гистол. и эмбриол., XXXIII, 2.
- Королева В. А. и Федорова Т. В. 1951. Критические периоды в развитии яиц и личинок донского осетра и их морфо-физиологическая характеристика. Уч. зап. ЛГУ, CXLII, сер. биол., 29.
- Коряжнов Е. В. [1958]. Эмбриональный рост и развитие поросят при повышенном уровне протейинового питания свиноматок в разные периоды супоросности. Дисс. канд. наук, Всес. н.-и. ин-т животноводства, М.
- Кудряшов Б. А. 1948. Биологические основы учения о витаминах. М.
- Магакян Ю. А. [1956]. Эмбриональный рост и развитие свиной и влияние на них повышенного уровня белкового и витаминного питания маток. Дисс. канд. наук, Всес. н.-и. ин-т животноводства, М.
- Магакян Ю. А. 1957. Оплодотворение и развитие зародыша свиньи. Тр. Арм. н.-и. ин-та животноводства и ветеринарии МСХ АрмССР, II.
- Максудов И. Х. 1956. О предвходном периоде развития каракульской овцы. Докл. АН УзССР, 5.
- Матвеев Б. С. 1936. Современные задачи эволюционной морфологии. М.
- Матвеев Б. С. 1953. О биологических этапах в постэмбриональном развитии осетровых рыб. Зоол. ж., XXXII, 2.
- Мицкевич М. С. 1949. Морфологические и функциональные показатели активности гипофизарно-тиреоидного комплекса в эмбриогенезе птиц и млекопитающих. Тез. докл. на V Всес. съезде анатомов, Л.
- Мицкевич М. С. 1950. Время обнаружения тиреотропного действия гипофиза у зародыша человека и некоторых сельскохозяйственных животных. Докл. АН СССР, LXX, 1.
- Мицкевич М. С. 1957. Железы внутренней секреции в зародышевом развитии птиц и млекопитающих. М.
- Орлов М. В. 1938. Дифференцирование режима инкубирования как метод получения высоких выводков цыплят. Тр. Ин-та птицеводства НКЗ РСФСР, 3.
- Переяславский И. К. 1957. О некоторых данных утробного роста и развития лошади. Сб. тр. Харьковск. зоовет. ин-та, 9.
- Лшеничный П. Д. 1953. Проблема воспитания сельскохозяйственных животных при племенной работе. Сов. зоотехния, 3.
- Рагозина М. Н. 1953. Периоды в развитии цыпленка внутри яйца в связи со сменой источников его питания. Докл. АН СССР, LXXXIX, 4.
- Рагозина М. Н. 1954. Роль белковой оболочки яйца в развитии цыпленка. Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, XII.
- Рагозина М. Н. 1955. Влияние заглатывания белка на развитие пищеварительного тракта зеркальной утки. Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, XIV.
- Расс Т. С. 1946. Ступени онтогенеза костистых рыб. Зоол. ж., XXV, 2.
- Расс Т. С. 1948. О периодах жизни и закономерностях развития и роста у рыб. Изв. АН СССР, сер. биол., 3.
- Садов И. А. 1941. Морфо-биологическая характеристика этапов развития осетровых рыб. Рыбное х-во, 5.
- Светлов П. Г. 1956. Особенности раннего периода онтогенеза млекопитающих. Тр. Совещ. эмбриол. в Ленинграде, 1955, Л.
- Свечин К. Б. 1953. Связь между возрастными изменениями роста и продуктивности сельскохозяйственных животных со стадиями их развития и условиями жизни. Сб. материалов Научн. конф. по вопросу значения возраста при развед. с.-х. животных, ТСХА, М.
- Студенцов А. П. 1949. Ветеринарное акушерство и гинекология. М.
- Тихонов В. Н. [1950]. Некоторые вопросы эмбрионального развития и роста свиньи. Дисс. канд. наук, Всес. н.-и. ин-т животноводства, М.
- Третьяков Н. П. 1953. Инкубация. М.

- Трифорова А. Н. 1933. Дифференцировка и рост в развитии рыб. Бюлл. Всес. ин-та эксперим. медицины, 57.
- Трифорова А. Н. 1935. К физиологии дифференцировки и роста. I. Влияние асфиксии на развитие и кариокинетическое деление у эмбрионов рыб. Архив биол. наук, XXXVII, 3.
- Трифорова А. Н. 1937. К физиологии дифференцировки и роста. II. Пастер-мейергофское равновесие при развитии рыб. Биол. ж., VI, 2.
- Трифорова А. Н. 1949. Критические периоды эмбрионального развития. Успехи соврем. биол., XXVIII, 1.
- Шмидт Г. А. 1951а. Периодизация внутриутробного развития крупного рогатого скота. Докл. АН СССР, LXXX, 1.
- Шмидт Г. А. 1951б. Тип развития и его значение для периодизации онтогенеза животных. Докл. АН СССР, LXXX, 3.
- Шмидт Г. А. 1952. Периодизация развития сельскохозяйственных животных. Тр. Совещ. по биол. основам повыш. продуктивн. животноводства, АН СССР, Отд. биол. наук, 1951, М.
- Шмидт Г. А. 1953. Эмбриология животных, II. М.
- Шмидт Г. А. 1954. Наблюдения над внутриутробным развитием крупного рогатого скота. Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, XII.
- Шмидт Г. А. 1955. Эколого-эволюционная характеристика внутриутробного развития сельскохозяйственных млекопитающих. Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, XIV.
- Шмидт Г. А. 1956а. Наблюдения над дроблением яйца коровы. Докл. АН СССР, CVII, 5.
- Шмидт Г. А. 1956б. Рост и дифференцировка зародышевого диска у коровы. Докл. АН СССР, CXI, 5.
- Шмидт Г. А. 1956в. Гомология питающей эктодермы (трофобласта) и факторы сдвига ее закладки на ранние стадии развития. Тр. Совещ. эмбриол. в Ленинграде, 1955, Л.
- Шмидт Г. А. 1957. О проблеме периодизации индивидуального развития сельскохозяйственных животных. Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, XXII.
- Шумкина О. Б. 1955а. Зародышевый период развития каракульской овцы. Тез. докл. Совещ. эмбриол. в Ленинграде, 1955, Л.
- Шумкина О. Б. 1955б. Развитие зародышевого диска и образование мезодермы у каракульской овцы. Докл. АН СССР, CIII, 4.
- Шумкина О. Б. 1957. Периодизация ранних стадий развития каракульской овцы. Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, XXII.
- Chang M. C. 1952. Development of bovine blastocyst with note on implantation. Anat. Rec., CXIII, 2.
- Fraser R. C. 1956. The presence and significance of respiratory metabolism in streak-forming chick blastoderm. Biol. Bull., CXI, 1.
- Fridhandler L., Hafez E. S. E. and Pincus G. 1956. Respiratory metabolism of mammalian eggs. Proc. Soc. Exptl Biol. and Med., XCII, 1.
- Goerttler K. 1957. Über terminologische und begriffliche Fragen der Pathologie der Pränatalzeit. Virchows Arch. pathol. Anat. und Physiol., CCCXXX, 1.
- Melton A. A., Berry R. O. and Butler O. D. 1951. The interval between the time of ovulation and attachment of the bovine embryo. J. Animal Sci., X.
- Needham J. 1931. Chemical embryology, II. London.
- Needham J. 1932. Biochemistry and morphogenesis. London.
- Needham J. 1933. Chemical embryology. Annual Rev. Biochem., II.
- New D. A. T. 1956. The formation of sub-blastodermic fluid in hens' eggs. J. Embryol. and Exptl Morphol., IV, 3.
- Winters L., Green W. and Comstock R. 1942. Prenatal development of the Bovinae. Univ. Minnes. Agric. Exptl Station Techn. Bull., 151.

