

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

И. Я. ПРИЦКЕР

**К ВОПРОСУ О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ РОСТА ПТИЧЬИХ ЭМБРИОНОВ**

*(Представлено академиком И. И. Шмльгаузенем 17 VII 1939)*

Данная работа имела своей задачей выявить некоторые закономерности роста эмбрионов при комбинировании повышенных и пониженных инкубационных температур, а также определить, в какой мере при различном комбинировании температур могут иметь место явления компенсации роста.

Поскольку естественные периоды роста куриных эмбрионов еще недостаточно установлены, этапы инкубации, в которые мы осуществляли дифференцирование температурного режима, были взяты нами условно: мы изучали влияние комбинирования температур на рост эмбрионов в разрезе шестидневок. Это деление, конечно, искусственно, но в некотором приближении оно дает возможность иметь ответ на интересующий нас вопрос. Принято оно нами по той причине, что здесь мы имеем кратные промежутки времени и при искусственной инкубации; дифференцирование режима, согласно техническим инструкциям, проводится чаще также по шестидневам (например инкубатор Спартак). К тому же нам представлялось небезынтесным знать, насколько при различном комбинировании температур вырастают эмбрионы к моменту перевода яиц в выводные лотки, т. е. по истечении 18 дней инкубации.

Для получения ответа на эти вопросы мы провели две серии опытов. В первом случае мы в течение двух шестидневок поддерживали инкубационную температуру на уровне  $40^{\circ}$  и в течение одной из шестидневок на уровне  $37^{\circ}$ . В различных группах опыта понижение температуры приходилось на первую, на вторую или на третью шестидневку инкубации. Во второй серии опытов температура в течение двух шестидневок поддерживалась на уровне  $37^{\circ}$  и в течение одной шестидневки на уровне  $40^{\circ}$ . Здесь повышение температуры в различных опытных группах также приходилось на каждую из шестидневок инкубации.

Опыт проводился в двухкамерном инкубаторе «Стефенс» на 400 яйцемест. Одна из камер этого инкубатора была отрегулирована на температуру  $40^{\circ}$  и другая на  $37^{\circ}$ . Комбинирование температур по шестидневам осуществлялось путем перекладки яиц в соответствующие сроки из камеры, отрегулированной на  $40^{\circ}$ , в камеру, отрегулированную на  $37^{\circ}$ , и наоборот.

Для опытов были взяты яйца трехдневного возраста породы белый леггорн из одного и того же птичника, сбора одного дня.

Вскрывались яйца для взвешивания эмбрионов последовательно по истечении 6, 12 и 18 дней инкубации.

По истечении 6 суток инкубации вес эмбрионов, развивавшихся при 37°, оказался равным в среднем (по обоим опытам) 0,26 г и при 40° 0,59 г. Вес эмбрионов, извлеченных из 12-дневных яиц, показан в табл. 1.

Таблица 1  
Влияние различных комбинаций температуры (37 и 40°) по шестидневкам инкубации на вес 12-суточных эмбрионов

| № группы | Количество эмбрионов | Температура инкубации по шестидневкам |     | Средний вес яиц перед инкубацией |          | Средний вес эмбрионов |          |                |          |
|----------|----------------------|---------------------------------------|-----|----------------------------------|----------|-----------------------|----------|----------------|----------|
|          |                      | 1-я                                   | 2-я | 1-й опыт                         | 2-й опыт | в г                   |          | в % к весу яиц |          |
|          |                      |                                       |     |                                  |          | 1-й опыт              | 2-й опыт | 1-й опыт       | 2-й опыт |
| 1        | 22                   | 40                                    | 40  | 54.68                            | 56.00    | 6.31                  | 6.74     | 11.54          | 12.03    |
| 2        | 21                   | 40                                    | 37  | 55.37                            | 55.8     | 4.51                  | 4.98     | 8.14           | 8.92     |
| 3        | 20                   | 37                                    | 40  | 55.00                            | 56.6     | 3.55                  | 4.48     | 6.41           | 7.90     |
| 4        | 23                   | 37                                    | 37  | 55.06                            | 56.4     | 3.44                  | 3.54     | 6.25           | 6.27     |

Из табл. 1 видно, что наибольшего веса достигают 12-дневные эмбрионы, развивавшиеся обе шестидневки при 40°; второе место занимают эмбрионы, которые первую шестидневку инкубировались при 40° и вторую шестидневку при 37°; третье место заняли эмбрионы, инкубировавшиеся при обратной комбинации температур, и наконец четвертое место эмбрионы, инкубировавшиеся обе шестидневки при 37°. Здесь начинает выявляться уже новая закономерность: хотя для второй и третьей групп эмбрионов была дана одна и та же сумма температур, эмбрионы, развивавшиеся в течение первой шестидневки при повышенной температуре, показали больший вес, чем эмбрионы, развивавшиеся при повышенной температуре во вторую шестидневку.

Данные по весу 18-дневных эмбрионов, развивавшихся при различных предусмотренных методикой комбинациях температур, приведены в табл. 2 и 3.

18-дневные эмбрионы наибольшего веса достигали в том случае, когда температура в 40° поддерживалась в течение всех трех шестидневок инкубации. Наименьший вес имели эмбрионы, инкубировавшиеся все три

Таблица 2  
Влияние повышения температуры на различных этапах инкубации на вес 18-суточных эмбрионов

| № группы | Количество эмбрионов | Температура инкубации по шестидневкам |     |     | Средний вес яиц перед инкубацией |          | Средний вес эмбрионов |          |                |          |
|----------|----------------------|---------------------------------------|-----|-----|----------------------------------|----------|-----------------------|----------|----------------|----------|
|          |                      | 1-я                                   | 2-я | 3-я | 1-й опыт                         | 2-й опыт | в г                   |          | в % к весу яиц |          |
|          |                      |                                       |     |     |                                  |          | 1-й опыт              | 2-й опыт | 1-й опыт       | 2-й опыт |
| 1        | 22                   | 37                                    | 37  | 37  | 55.52                            | 56.3     | 18.72                 | 19.47    | 33.72          | 34.58    |
| 2        | 20                   | 37                                    | 37  | 40  | 54.75                            | 56.1     | 19.00                 | 20.09    | 34.70          | 36.07    |
| 3        | 21                   | 37                                    | 40  | 37  | 54.43                            | 56.1     | 20.31                 | 22.19    | 37.59          | 39.55    |
| 4        | 18                   | 40                                    | 37  | 37  | 54.47                            | 56.8     | 22.37                 | 22.55    | 41.07          | 39.70    |
| 5        | 23                   | 40                                    | 40  | 40  | 55.47                            | 56.3     | 25.26                 | 25.63    | 45.54          | 45.52    |

шестидневки при температуре 37°. Веса эмбрионов, инкубированных две шестидневки при 37° и одну из шестидневок при 40°, расположились в промежутке между крайними вариантами, причем вес эмбрионов оказывался тем выше, чем ближе к началу инкубации оказывалась шестидневка, в течение которой эмбрионы инкубировались при повышенной температуре (см. табл. 2).

Эта же закономерность проявляется и в том случае, когда на фоне температуры 40° яйца одну из шестидневок инкубировались при температуре 37°: чем дальше от начала инкубации была шестидневка, в течение которой эмбрионы инкубировались при пониженной температуре, тем выше оказывался вес 18-дневных эмбрионов (см. табл. 3).

Таблица 3  
Влияние понижения температуры на различных этапах инкубации на вес 18-суточных эмбрионов

| № группы | Количество эмбрионов | Температура инкубации по шестидневкам |     |     | Средний вес яиц перед инкубацией |          | Средний вес эмбрионов |          |                |          |
|----------|----------------------|---------------------------------------|-----|-----|----------------------------------|----------|-----------------------|----------|----------------|----------|
|          |                      | 1-я                                   | 2-я | 3-я | 1-й опыт                         | 2-й опыт | в г                   |          | в % к весу яиц |          |
|          |                      |                                       |     |     |                                  |          | 1-й опыт              | 2-й опыт | 1-й опыт       | 2-й опыт |
| 1        | 23                   | 40                                    | 40  | 40  | 55.47                            | 56.3     | 25.26                 | 25.63    | 45.54          | 45.52    |
| 2        | 19                   | 40                                    | 40  | 37  | 54.84                            | 56.0     | 23.66                 | 23.90    | 43.14          | 42.67    |
| 3        | 16                   | 40                                    | 37  | 40  | 55.23                            | 56.1     | 20.70                 | 22.06    | 37.47          | 39.32    |
| 4        | 23                   | 37                                    | 40  | 40  | 54.66                            | 56.3     | 20.27                 | 21.64    | 37.08          | 38.43    |
| 5        | 22                   | 37                                    | 37  | 37  | 55.2                             | 56.3     | 18.72                 | 19.47    | 33.72          | 34.58    |

Поскольку опыты обеих серий велись одновременно, контрольные группы, инкубированные при постоянной температуре, равной 40 или 37°, были общими для обеих серий.

Таблица 4  
Абсолютный и процентный прирост в весе эмбрионов при повышенной температуре на различных этапах инкубации

| № группы | Температура инкубации по шестидневкам |     |     | Вес на 6-й день в г | За 2-ю шестидневку   |             |             |                                    | За 3-ю шестидневку   |             |             |                                    |
|----------|---------------------------------------|-----|-----|---------------------|----------------------|-------------|-------------|------------------------------------|----------------------|-------------|-------------|------------------------------------|
|          | 1-я                                   | 2-я | 3-я |                     | вес на 12-й день в г | прирост в г | прирост в % | константа Гю-ста (по Шмальгаузену) | вес на 18-й день в г | прирост в г | прирост в % | константа Гю-ста (по Шмальгаузену) |
| 1        | 37                                    | 37  | 37  | 0.26                | 3.44                 | 3.18        | 1323.0      | 3.78                               | 18.72                | 15.28       | 544.2       | 4.20                               |
| 2        | 37                                    | 37  | 40  | 0.26                | 3.44                 | 3.18        | 1323.0      | 3.78                               | 19.0                 | 15.56       | 552.3       | 4.35                               |
| 3        | 37                                    | 40  | 37  | 0.26                | 3.55                 | 3.29        | 1366.0      | 5.05                               | 20.31                | 16.76       | 570.9       | 4.20                               |
| 4        | 40                                    | 37  | 37  | 0.59                | 4.51                 | 3.92        | 764.6       | 3.06                               | 22.37                | 17.86       | 496.0       | 3.90                               |
| 5        | 40                                    | 40  | 40  | 0.59                | 6.31                 | 5.72        | 1069.4      | 3.51                               | 25.26                | 18.95       | 400.6       | 3.30                               |

Для большей иллюстративности данные, полученные нами по обеим сериям опытов, обработаны по Майноту и Шмальгаузену, а также сопровождаются цифрами абсолютного прироста в граммах (табл. 4 и 5).

Таблица 5  
Абсолютный и процентный прирост в весе эмбрионов при температуре, пониженной на различных этапах инкубации

| № группы | Температура инкубации по шестидневкам |     |     | Вес на 6-й день в г | За 2-ю шестидневку   |             |             |                                   | За 3-ю шестидневку   |             |             |                                   |
|----------|---------------------------------------|-----|-----|---------------------|----------------------|-------------|-------------|-----------------------------------|----------------------|-------------|-------------|-----------------------------------|
|          | 1-я                                   | 2-я | 3-я |                     | вес на 12-й день в г | прирост в г | прирост в % | константа роста (по Шмальгаузену) | вес на 18-й день в г | прирост в г | прирост в % | константа роста (по Шмальгаузену) |
|          |                                       |     |     |                     |                      |             |             |                                   |                      |             |             |                                   |
| 1        | 40                                    | 40  | 40  | 0.59                | 6.31                 | 5.72        | 1069.49     | 3.51                              | 25.26                | 18.95       | 400.6       | 3.30                              |
| 2        | 40                                    | 40  | 37  | 0.59                | 6.31                 | 5.72        | 1069.49     | 3.51                              | 23.66                | 17.35       | 374.26      | 3.15                              |
| 3        | 40                                    | 37  | 40  | 0.59                | 4.51                 | 3.92        | 764.4       | 3.06                              | 20.70                | 16.19       | 458.98      | 3.60                              |
| 4        | 37                                    | 40  | 40  | 0.26                | 3.55                 | 3.29        | 1365.38     | 5.05                              | 20.27                | 16.72       | 470.98      | 4.20                              |
| 5        | 37                                    | 37  | 37  | 0.26                | 3.44                 | 3.18        | 1323.07     | 3.78                              | 18.72                | 15.28       | 544.2       | 4.20                              |

Рост эмбрионов, по крайней мере в течение первых трех шестидневок, определяется не только суммой температур, но и их распределением по периодам инкубации. При одной и той же сумме температур вес эмбрионов на 12-й или 18-й дни инкубации оказывался на фоне пониженной температуры (37°) тем более высоким, чем раньше осуществлялось шестидневное повышение температуры (40°), и на фоне повышенной температуры (40°) тем более низким, чем раньше осуществлялось шестидневное понижение температуры (37°). Эти закономерности нами наблюдались дважды и взаимно подтверждаются в обеих сериях опытов.

Чем моложе эмбрионы, тем более быстрым ростом они реагируют на повышенную температуру, если только она, конечно, не слишком высока. Повышение температуры в более поздние сроки инкубации не может дать такого же эффекта в отношении быстроты роста, какой дает повышение температуры на более ранних стадиях инкубации.

Полученные нами данные показывают, что правило Вант-Гоффа перестает быть верным не только за пределами определенных близких к оптимуму температур, но для эмбрионов птиц (и вероятно не только птиц) и за пределами определенных возрастов. Это лишний раз подтверждает гипотезу о наличии у эмбрионов позвоночных, развивающихся вне утробы матери, активных реакций и приспособлений, которые позволяют эмбрионам позитивно реагировать на внешние температурные влияния. При этом указанные реакции и приспособления оказываются тем более резко выраженными, чем старше эмбрионы.

Отсюда и явления компенсации во время эмбрионального роста: замедленный рост в более ранние периоды развития компенсируется более быстрым ростом в последующие периоды и, наоборот, ускоренный рост компенсируется к концу инкубации более медленным ростом. Табл. 6 показывает, что это же имеет место, и даже в еще большей степени, после

18-го дня инкубации. Так, после 18-го дня инкубации скорость роста при температуре 37° оказывается и абсолютно и процентуально много выше, чем при температуре 40°.

За последние годы работниками в области инкубации делаются многочисленные попытки установить стандарт развития птичьих эмбрионов. Предполагается, что, сопоставляя рост эмбрионов в инкубируемых яйцах со стандартом, можно будет вносить в режим инкубации соответствующие коррективы. Однако эти попытки не увенчались успехом. Так,

Таблица 6

Показатели роста эмбрионов после 18-го дня инкубации при гипертермии (40°) и гипотермии (37°)

| № группы | Температура инкубации | Вес эмбриона на 18-й день в г | Вес суточного цыпленка без желтка в г | Прирост в г | Срок инкубации в днях | Количество дней до вывода | Средний дневной прирост после 18-го дня инкубации |       |
|----------|-----------------------|-------------------------------|---------------------------------------|-------------|-----------------------|---------------------------|---|-------|
|          |                       |                               |                                       |             |                       |                           | в г   | в %   |
| 1        | 37                    | 18.72                         | 32.53                                 | 13.81       | 22                    | 4                         | 3.45  | 18.43 |
| 2        | 40                    | 25.26                         | 29.59                                 | 4.33        | 20                    | 2                         | 2.16  | 8.55  |

Романов (1932) (1, сопоставляя кривые энергии роста эмбрионов кур, полученные рядом авторов (Фольк, 1885, Либерман, 1888, Хассельбах, Ламсон и Эдмонд, 1914, Мюррей, 1925, Митчель, Гамильтон и Кард, 1926, Шмальгаузен, 1926, Андерсон и Броди, 1927), пришел к выводу, что они трудно сравнимы. В свете полученных нами данных это понятно. Различие температурных кривых, применяемых при искусственной инкубации, не может не вызвать различий в динамике роста эмбрионов.

Все это делает совершенно бесперспективными попытки установить один стандарт развития эмбрионов для всех пород и популяций птицы, во всякое время года, во всяких инкубаторах и при всяком режиме инкубации. Тем не менее накопление материалов по динамике роста эмбрионов различных видов домашней птицы представляет и несомненный практический интерес. Зная частные кривые эмбрионного роста птиц определенных пород, при определенных режимах инкубации и общие закономерности эмбрионального роста, несомненно, уже в ближайшее время можно будет включить учет динамики роста эмбрионов в число критериев для биологического контроля инкубации.

**В ы ы ы ы.** 1. Одни и те же суммы инкубационных температур различно влияют на быстроту роста эмбрионов в зависимости от последовательности сменяющих друг друга температур.

2. Повышение температуры в течение определенного промежутка времени тем сильнее форсирует рост, чем раньше это повышение осуществляется. Понижение температуры в течение определенного промежутка времени тем сильнее замедляет рост, чем раньше осуществляется это понижение.

3. Более быстрый рост эмбрионов на ранних стадиях развития компенсируется несколько замедленным ростом в более поздних стадиях. И наоборот, более медленный рост в начале инкубации компенсируется более быстрым ростом в конце ее.

Поступило  
14 VII 1939

(1 A. L., Romanoff, 1932: Fat metabolism of the chick embryo under standard conditions of artificial incubation. Biol. bul. 62.