

А. А. ЧИЛИНГАРЯН

## БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ ГИБРИДОВ ПРИ МЕЖВИДОВЫХ И МЕЖПОРОДНЫХ СКРЕЩИВАНИЯХ.

**Эмбриональное развитие. Постэмбриональное развитие. Характеристика ядерно-цитоплазматических взаимоотношений. Физиологическая и биохимическая характеристика. Особенности проявления гетерозиса. К вопросу о причинах бесплодия**

Гибридизация является одним из важных факторов естественной эволюции органического мира и одним из эффективных методов создания новых сортов и видов растений и пород животных. Гибридизация растений и животных проводится с древнейших времен. Народы многих стран мира уже более двух тысяч лет скрещивают лошадь с ослом, для получения более выносливых мулов, и одногорбого верблюда с двугорбым, с целью получения гибридов-наров, отличающихся более крупными размерами и физической силой, чем оба родительских вида. Имеются упоминания (Куперман, 1960) о том, что «селекционеры» древнеиндийских племен использовали скрещивание различных сортов кукурузы для увеличения урожайности.

Известны выдающиеся успехи И. В. Мичурина, широко применявшего гибридизационный метод в плодоводстве, Н. В. Цицина—в создании новых видов злаковых, М. Ф. Иванова—в выведении новых пород животных. Уже в наше время путем межвидового скрещивания индийского зебу с шортгорнами создана новая порода скота—Санта-Гертруда, обладающая выдающимися мясными качествами. Путем гибридизации дикого барана с тонкорунными овцами также выведена новая порода тонкорунных овец—казахский архаро-меринос.

Несмотря на отдельные достижения, успехи в гибридизации животных (особенно высших позвоночных) весьма ограничены. При гетерогенных скрещиваниях основными затруднениями, с которыми встречается экспериментатор, являются: нескрещиваемость видов, а также полная или частичная неплодовитость получаемого гибридного потомства. Следует отметить, что бесплодие гибридов в какой-то мере является определяющим в проблеме гибридизации, так как преодоление затруднений, связанных с гетерогенным оплодотворением и жизнеспособностью первого поколения гибридов, в конечном итоге утрачивает боль-

шую долю своей значимости из-за получения неплодовитого потомства. Нескрещиваемость видов обусловлена разнообразными причинами, в том числе морфологическими, физиологическими и экологическими. Однако многие препятствия, ранее считавшиеся непреодолимыми, в основе которых лежат эколого-морфологические факторы, в ряде случаев снимаются в результате хорошо разработанного за последние годы метода искусственного осеменения птиц. Для примера можно сослаться на опыт получения в нашей лаборатории гибрида ♀ белого плимутрока и ♂ бентамки, в то время как эта комбинация скрещивания ранее, при естественном спаривании, как правило, не давала положительных результатов (Кондырев, 1926).

Несмотря на это, использование имеющихся ресурсов высших позвоночных для гибридизации все же остается недостаточным. Так, например, многие виды подсемейства *Taigiinae*, представляя значительный интерес для гибридизации, не могут быть использованы из-за частичной или полной стерильности полученных гибридов. За исключением плодовых гибридов, полученных от реципрокных скрещиваний бизона с зубром и крупного рогатого скота с зебу, скрещивание крупного рогатого скота с яком, бизоном и гаялом, зебу с яком, при плодовитости гибридных самок приводит к стерильности самцов. При этом самцы, полученные от возвратного скрещивания гибридных самок первого поколения с исходными чистыми видами, также оказываются бесплодными. По данным Серебровского (1935), среди гибридов, полученных с участием утки кряквы, можно видеть почти всех представителей обширного семейства *Anatidae* вплоть до гусей и крохалей. Тем не менее из названного семейства, объединяющего более 250 видов, до сего времени плодовитыми оказались, с одной стороны, лишь гибриды утки с шилохвостью и некоторыми другими, уже совсем близкими к крякве видами, а с другой — гибриды гусей: серого, гуменника и сухоноса. Этим пока исчерпываются фактические возможности размножения гибридов *Anatidae*.

Из сказанного, естественно, напрашивается вывод, что исследования в этом направлении, имеющие своей целью познание особенностей гибридного организма и поиски путей преодоления нескрещиваемости видов и стерильности гибридов, являются важной предпосылкой для расширения масштабов гибридизационных работ с последующей разработкой методов управления процессом гибридизации.

В литературе имеется достаточное количество публикаций, относящихся к вопросам гибридизации. В данной статье не ставится задача обобщения этого материала, так как это сделано в ряде превосходно составленных обзоров и монографий отечественных и зарубежных авторов (Серебровский, 1935; Лус, 1938; Николюкин, 1952; Baltzaer, 1952; Мооге, 1955; Грау, 1958; Боголюбский, 1960; Рубайлова, 1965).

Мы, на основании собственных исследований и исследований сотрудников нашей лаборатории, ставим задачу осветить некоторые вопросы онтогенеза гибридных организмов, касающиеся роста и развития

их, гистоморфологической характеристики ряда органов и тканей, особенностей проявления гетерозиса, причин бесплодия, отдельных цитологических показателей (содержания ДНК в ядрах клеток, величины клеток и ядер, ядерно-цитоплазматических взаимодействий, митотической активности) и некоторых физико-химических параметров мышечных белков.

\*\*\*

Лаборатория располагает материалами по онтогенезу гибридов, полученных в результате скрещивания различных видов птиц. Поскольку гибриды, полученные от скрещивания мускусной и пекинской уток, сравнительно лучше изучены, при изложении материала им уделяется больше внимания (рис. 1).

Мускусная утка (*Cairina moschata*) родом из Южной Америки. Довольно легко скрещивается с другими видами. Население южных районов Китая издавна скрещивает указанных уток с домашними в целях получения высокопродуктивных и устойчивых к неблагоприятным условиям гибридов. Такие гибриды хорошо откармливаются и имеют печень высоких диетических качеств (Stohl, Gerencser, 1961). У мускусной утки в достаточно сильной степени выражен половой диморфизм. Самцы характеризуются большой, грубой головой, с обеих сторон которой располагаются кожистые образования, начинающиеся от ушного отверстия, идущие через надбровья и смыкающиеся у основания верхней части клюва. Окраска этих кожных образований варьирует у различных особей от красного до черного. У самок кожные наросты отсутствуют, неоперенные же кожистые участки щек в ряде случаев смыкаются у верхней части основания клюва, проявляя некоторую тенденцию к образованию нароста. Голова самок легкая и меньших размеров. Туловище у обоих полов широкое и длинное. Постановка тела горизонтальная. Окраска ног серовато-черная. Клюв розовато-белого цвета с сильно варьирующим количеством черного пигмента. Пальцы заканчиваются острыми когтями. Окраска оперения обычно темная (черная) с зеленоватым блеском. На крыльях и шее имеются белые пятна. Взрослые самки весят 2,0—2,5 кг, самцы же на 1/3—1/2 тяжелее самок. Мясо взрослой птицы имеет легкий запах мускуса, но если при убое удалить голову и мускусные железы, то этот запах не чувствуется. Мясо же молодых уток этим свойством вообще не обладает (Horn a. co auth., 1952).

Материалом для наших опытов послужили мускусные утки разных возрастов, полученные из Ереванского зоологического парка и Кировабадской конторы Зооцентра. Средний живой вес самок равнялся 1,8 кг, самцов—3,5 кг. Другим компонентом для скрещивания явилась пекинская утка, полученная из совхоза «Масис», находящегося недалеко от города Еревана. Указанная птица местной популяции обладала средним живым весом 2,08 кг и типичным экстерьером пекинской утки. Мускусные и пекинские утки содержались отдельно, зимой—в птичнике с

бассейном, а в остальное время года—в огороженных сетчатых вольерах с проточной водой. С ноября 1962 г. птица находилась в специально построенном для этой цели вивариуме, приспособленном для водоплавающей птицы. Тип кормления—концентратный, с добавлением в летнее время небольшого количества травы, а зимою—моркови.

Скрещивание проводилось путем естественного спаривания. Заслуживает внимания описание особенностей, отличающих биологию размножения гибридов от чистых видов. В группе прямого\* скрещивания наблюдалось выпадение целого комплекса половых рефлексов, связанных с брачными играми, обычно проявляющимися перед садкой. В поведении мускусного самца перед садкой не удалось отметить видимых признаков возбуждения. Внешне спокойный самец внезапно устремлялся к одной из ближайших самок, которая пускалась в бегство. Преследование продолжалось иногда в течение нескольких минут, пока самцу не удавалось схватить клювом самку и остановить ее. Затем, в зависимости от места спаривания ( в воде или на суше), происходил довольно длительный процесс собственно садки, иногда длившийся до десяти минут. Садка, при данной схеме скрещивания, сильно затруднена несоответствием размеров спаривающихся особей (самец примерно в полтора-два раза больше самки) и пассивно-оборонительными рефлексами самки, вызванными предыдущим преследованием. Из-за этого только около одной трети садок заканчивалось копуляцией. По-видимому, тем же можно объяснить и чрезвычайно малое количество садок в течение суток (1—2 на каждого самца в группе). Календарные сроки начала спаривания в этой группе также имеют свои особенности: нормальные садки в группе мускусных уток были отмечены уже начиная с декабря, в то время как спаривание мускусных самцов с пекинскими самками происходило позже—с конца марта.

В противоположность описанному, в группе реципрокного скрещивания нарушений полового поведения не было отмечено. Спаривание происходило в обычном порядке и со стороны пекинского самца сопровождалось комплексом рефлексов, характеризующих брачные игры, а со стороны мускусной утки имела место положительная реакция, выражающаяся в характерной для начала садки позе.

Исходя из особенностей процесса спаривания можно было предположить наличие определенных нарушений процесса оплодотворения в варианте прямого скрещивания, что повело бы к повышению числа оплодотворенных яиц по сравнению с группой реципрокного скрещивания. Однако наблюдения показали, что по данным первого миража оплодотворенные яйца в группе прямого скрещивания составили 30—40%, в то время как в группе реципрокного, несмотря на внешне благоприятное спаривание,—только 20—25%. Инкубация яиц пекинских и мускусных уток, проводившаяся параллельно, выявила процент опло-

---

\* Вариант скрещивания, где самка—пекинская, а самец—мускусный, мы будем называть «прямым», обратный же—«реципрокным».

дотворения по данным первого миража соответственно 80—90 и 50—60%. Между обеими группами имелись также различия в сроках инкубации яиц. Так, в группе прямого скрещивания он составил 27—28 дней, совпадая со сроком инкубации яиц пекинских уток. В группе же реципрокного скрещивания продолжительность инкубации равнялась 30—32 дням, приближаясь по времени к сроку инкубации яиц мускусных уток, длящемуся 31—35 дней. Наблюдения за процессом вылупления гибридных утят из яиц показали, что он в обеих группах скрещивания протекает с определенными затруднениями: после первого проклева утята зачастую прекращают разбивание скорлупы и на протяжении 24—36 часов погибают внутри яйца. Те же факты были отмечены и при насиживании яиц под индейкой\*. Это вынуждало нас в целом ряде случаев прибегать к принудительному извлечению утят из яиц через 18—24 часа после проклева. В противоположность опытам 1959—1960 гг. в последующие годы сравнительно лучшие результаты давало реципрокное скрещивание, но и здесь выводимость была низкая, составляя в среднем 30—40% от количества оплодотворенных яиц. Однако при всем том следует отметить, что полученные гибриды обладали поразительной жизнеспособностью, практически не давая отхода.

Указанные особенности, касающиеся затруднений при вылуплении из яиц, различий в продолжительности инкубационного периода и процесса размножения, в зависимости от направления скрещивания и, как будет показано в настоящей работе, многих других сторон онтогенеза гибридов, обусловлены гетерогенной природой гибридных организмов, сильно отличающейся от чистых родительских видов.

Очевидно, что для выявления особенностей гибридного организма важное значение должно иметь изучение всего цикла индивидуального развития, а не только отдельных его отрезков. Ценность такого рода исследований возрастает, если учесть, что в литературе имеется мало сообщений, касающихся вопросов онтогенеза гибридов у высших позвоночных, а большинство работ в этом направлении охватывает лишь постэмбриональный период их жизни.

## ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

В данном разделе в сравнительном аспекте рассматриваются вопросы, касающиеся: дифференцировки и развития самых ранних эмбрионов (на стадии зародышевых дисков), характера морфогенетических процессов, динамики роста и особенностей гистоструктуры важнейших внутренних органов эмбрионов более поздних возрастов, а также митотической активности эмбриональных клеток. Изучение морфогенеза и дифференцировки внутренних органов проведено сотрудниками нашей лаборатории Магакяном и Макарян (1961).

\* Использование индеек в качестве наседок было обусловлено тем, что рефлекс насиживания у мускусных уток в условиях вольерного содержания был заторможен.

Исследованию подверглись эмбрионы различных возрастов и утят при вылуплении, полученные от реципрокных скрещиваний и родительских видов. Количество эмбрионов по группам составило: пекинская утка—не менее 3 на каждый возраст, мускусная утка и гибриды—не менее 2. При вылуплении количество исследованных утят колебалось в каждой группе в пределах 25—34 голов. Морфогенетические процессы и динамика роста эмбрионов изучались начиная с 8 дня, динамика внутренних органов—с 17 дня инкубации (плодный период развития пекинской утки). В связи с тем, что морфогенез пекинской утки достаточно подробно описан рядом авторов (Бордзиловская, 1955; Рагозина, 1955), здесь рассматриваются те стадии его, где особенно четко проявляются различия между исходными и гибридными формами (рис. 2).

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 углублений, наружный слуховой проход сформирован. Закладки конечностей достаточно четко расчленены на отделы, обнаруживаются первые признаки различий между крыльями и лапками. В дистальных отделах конечностей намечается закладка пальцев: три—на передней конечности и четыре—на задней. В глазах появляются склеральные сосочки. У одновозрастного зародыша мускусной утки наблюдается картина, свойственная более ранним зародышам пекинской утки. Начинает формироваться ротовая область, несколько увеличен 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. Гибридные эмбрионы реципрокной группы в это время находятся на стадии развития, соответствующей 6-суточному эмбриону пекинской утки. В группе же 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 малы. Появляется очень большой зачаток мигательной перепонки. Дистальные отделы конечностей уплощены, однако концы их имеют все еще округлую форму, закладки пальцев не намечены. 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. Зародыши пекинской утки к этому времени имеют уже значительно увеличенный клюв, в связи с чем форма головы принимает характерный для зародыша 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, ха-

рактенный 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 стделение третьего пальца. Морфогенез мускусной утки и гибридных зародышей реципрокной группы к этому времени достигает лишь стадии, описанной выше для 8-суточного зародыша пекинской утки. Гибридные эмбрионы, полученные в результате 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 конечностях хорошо выражено расчленение на отделы. Появляются первые признаки типичного для водоплавающих птиц строения задней конечности. Веки еще не закрывают (однако подходят близко) склеральных сосочков, число которых достигает 10. 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. У гибридных зародышей в это время голова несколько менее загнута, чем у пекинских; нижнее веко поднимается 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 лучше выражена, чем у зародышей в группе прямого скрещивания.

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. Наоборот, морфогенез 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-е сутки инкубации) эмбрионы указанной группы выравниваются по морфогенетическим признакам с эмбрионами пекинской группы.

Таким образом, морфогенетические процессы в эмбриональный период протекают с различной скоростью. Наиболее интенсивно они выражены у пекинской и наименее у мускусной утки, интенсивность морфогенеза гибридных уток варьирует в зависимости от типа скрещивания. Гибридные эмбрионы, полученные от прямого скрещивания, отставая вначале от эмбрионов пекинской утки, затем, во вторую половину эмбриогенеза, в результате ускоренного развития, выравниваются с эмбрионами пекинской утки, в то время как реципрокные гибриды в целом отстают как от прямых гибридов, так и от одной из родительских форм, взятых для скрещивания, пекинской утки (Чилингарян, 1963).

Характеристика степени онтогенетической зрелости описанных групп эмбрионов может быть дополнена гистологическими данными, касающимися дифференцировки клеточных элементов слизистой тонкого отдела кишечника утят при их вылулении.

Эпителиальные клетки слизистой пекинских утят (рис. 3а) цилиндрические, цитоплазма их окрашена гетерогенно: апикальная часть базофильно, базальная—амфифильно. Ядра круглые или слабо-овальные, в основном содержат одно или два ядрышка, довольно интенсивно окрашенные оранжевым Ж. Видны Либеркюновы железы на различных стадиях развития. Ворсинки хорошо выражены, эпителиальная кайма тоже. Ворсинки нормально васкуляризированы. Циркулярный и продольный мышечные слои представлены довольно мощными пластами. В целом гистоструктура слизистой кишечника свидетельствует о зрелости эпителиальных клеток.

Развитие слизистой тонкого отдела кишечника мускусных утят (рис. 3б) несколько отстает от пекинских. Эпителий—высокий цилиндрический, однако цитоплазма окрашена более гомогенно. Ядра занимают центральное положение, гетерополярность выражена гораздо слабее. Здесь реже встречаются Либеркюновы железы.

Гистоструктура слизистой гибридных утят, полученных от реципрокного скрещивания (рис. 3г), резко отличается от описанных выше. Эпителиальные клетки—округлой, овальной, иногда полигональной, формы. Высота эпителия примерно в 2 раза ниже, чем у предыдущих форм. Ядра крупные; иногда диаметр ядра и клетки оказывается почти равным. Цитоплазма эпителиальных клеток по окраске гомогенна, оксилли амфифильна, зерниста. Ворсинки слабее васкуляризованы, чем это наблюдается у вышеописанных форм. Либеркюновы железы в массе отсутствуют, лишь в отдельных точках среза можно наблюдать единичное их образование. В целом описанная картина свидетельствует о значительно меньшей функциональной зрелости слизистой кишечника гибридных утят реципрокной группы.

Гистоструктура слизистой гибридных утят, полученных от прямого скрещивания (рис. 3в), довольно сильно отличается от вышеописанной. Клетки эпителия в основном кубической, иногда полуовальной, изредка полигональной формы. Цитоплазма клеток эпителия базофильна, местами обнаруживает гетерогенность. Ядра в основном расположены в центре, интенсивно окрашены оранжевым Ж. Встречаются отдельные Либеркюновы железы в достаточно активном состоянии. Их число несколько уступает таковому у пекинских утят, но превышает количество у мускусных и гибридных, полученных от реципрокного скрещивания. Васкуляризация ворсинок нормальная, четко видна эпителиальная кайма. В целом гистоструктура свидетельствует о достаточно высокой физиологической активности.

Нам представлялось, что морфогенетические процессы, определяющие, в конечном итоге, различную онтогенетическую зрелость эмбрионов уток, должны найти свое отражение в степени митотической актив-



ности клеток. Тем более, что по современным данным имеется определенная взаимосвязь между обменом веществ и делением клеток (Алов, 1955). В этих целях нами было проведено изучение митотической активности клеток бедренной кости в динамике эмбриогенеза уток, результаты которого приводятся в табл. 1.

Т а б л и ц а 1

Индексы митотической активности клеток  
эпифизов бедренной кости у уток (в %)

Возраст в днях	8	10	14	17
Группы уток				
Мускусные	$23 \pm 1,33$	$9 \pm 0,91$	$8 \pm 1,06$	$5 \pm 0,69$
Пекинские	$13 \pm 1,06$	$8,7 \pm 0,89$	$5 \pm 0,69$	$4 \pm 0,62$
Прямые гибриды	$18 \pm 1,21$	—	$7 \pm 0,89$	$4,5 \pm 0,66$

Как видно из приведенных данных, сравниваемые группы уток по индексу митотической активности отличаются друг от друга, в особенности на ранних стадиях эмбриогенеза, что свидетельствует о различной степени интенсивности роста исследованной ткани.

Эмбрионы родительских видов занимают противоположные стороны, гибридные эмбрионы — промежуточное положение. Более высокий индекс митотической активности клеток у мускусных и гибридных эмбрионов, объясняющийся удлиненным инкубационным периодом и низкой интенсивностью роста их на ранних стадиях, поначалу вызывает недоумение. Однако оно рассеивается, если вспомнить, что морфогенетические процессы у пекинских эмбрионов идут гораздо интенсивнее на ранних стадиях развития, чем и обуславливается высокая степень их биологической зрелости в исследуемый отрезок эмбриогенеза по сравнению с остальными формами. Биологически же более зрелые особи в эмбриональный период жизни всегда имеют менее высокие индексы митотической активности клеток.

Аналогичные данные, свидетельствующие о прямой зависимости индекса митотической активности клеток печени от интенсивности ее роста и дифференцировки у эмбрионов пекинской и мускусной уток, получены Макарян (1964).

Выше указывалось, что гибридные эмбрионы, занимая промежуточное положение по интенсивности морфологических процессов в течение зародышевого и плодного периода развития, затем догоняют (прямое скрещивание) или почти догоняют (реципрокное скрещивание) пекинских. Индексы митотической активности клеток эпифизов бедренной кости гибридных эмбрионов свидетельствуют о том, что эти фенотипи-

ческие проявления более высокой интенсивности развития их в позднем эмбриогенезе уходят корнями в глубь внутриклеточных процессов.

Специфика морфогенетических процессов в большей или меньшей степени коррелирует также с динамикой весовых показателей эмбрионов (Чилингарян, 1961 а).

Как видно из приведенных данных (табл. 2), на всем протяжении эмбриогенеза гибриды, полученные от реципрокного скрещивания, по весовым показателям уступают гибридам, полученным от прямого скрещивания. Вместе с тем в момент вылупления гибриды первой группы, срок инкубации которых запаздывает на 3—5 дней, почти выравниваются

Таблица 2  
Динамика веса эмбрионов гибридных и родительских видов (в г)

Возраст зародышей в сутках	Пекинские		Мускусные		Гибриды (прямые)		Гибриды (реципрокные)	
	Вес	cv	Вес	cv	Вес	cv	Вес	cv
8	0,325		0,190		0,220		0,185	
9	0,713	0,783	0,500	0,967	0,465	0,753	0,455	0,899
10	1,356	0,645	0,525	0,048	1,035	0,800	0,700	0,450
11	1,460	0,074	0,985	0,629	1,390	0,294	1,135	0,483
12	2,013	0,321	1,445	0,383	2,055	0,390	1,600	0,180
13	2,900	0,365	1,962	0,395	2,450	0,176	1,950	0,360
14	3,617	0,220	2,480	0,234	3,310	0,300	2,445	0,226
15	6,310	0,556	2,990	0,184	3,625	0,090	2,945	0,186
16	7,653	0,192	4,025	0,274	4,070	0,115	4,000	0,323
17	13,470	0,567	5,360	0,284	7,825	0,653	6,985	0,540
18	14,650	0,083	5,495	0,024	12,290	0,451	9,715	0,329
19	16,463	0,116	6,665	0,193	14,710	0,179	10,430	0,071
20	21,293	0,257	10,370	0,442	19,080	0,237	13,015	0,221
21	23,827	0,112	12,133	0,156	22,140	0,171	15,625	0,182
22	30,410	0,243	15,770	0,262	24,350	0,095	17,080	0,088
25	33,526	0,032	21,960	0,110	29,210	0,060	23,955	0,112
28	35,890	0,023	23,480	0,014	33,420	0,044	31,083	0,120
31—35			24,780	0,011			33,315	0,023
Средн. за эмбриональный период		0,293		0,285		0,314		0,305

ся по весу с гибридами второй группы. Гибридные эмбрионы превосходят в весе мускусных и несколько отстают от эмбрионов пекинской утки. Причем это отставание особенно заметно в группе гибридов, полученных в результате реципрокного скрещивания. Возможно, что это обусловлено также величиной яиц материнской (мускусной) формы, которые меньше пекинских на 20—30%.

Для характеристики интенсивности роста мы вычисляли константы роста по Шмальгаузену (1935). Являясь постоянными величинами, они наиболее объективно характеризуют интенсивность роста организма. Как видно из данных, приведенных в той же табл. 2, коэффициент константы роста за весь исследованный отрезок эмбриогенеза у гибридов выше, чем у родительских форм: если для пекинской утки он выражается числом 0,293, для мускусной—0,285, то для гибридов, полученных в результате прямого скрещивания, он равен 0,314, а для гибридов от реципрокного скрещивания—0,305. Таким образом, при сохранении тенденции неравномерности развития ростовых показателей интенсивность роста у гибридных эмбрионов выше, чем у родительских видов. Обнаруженное явление гетерохронности роста и развития гибридов, полученных от пекинской и мускусной уток, является отличительной чертой этой комбинации скрещивания и таит в себе возможности для разностороннего развития, свидетельством чего могут служить отдельные экземпляры зародышей, характеризующиеся чрезвычайно большим весом и размерами (табл. 3).

Таблица 3

Возраст в сутках	Родительские виды (вес в г)		Г и б р и д ы (вес в г)			
	Пекинские	Мускусные	Обычные		„Супер-эмбрионы“	
			прямые	реципрокные	прямые	реципрокные
14	3,39; 3,42; 4,04	2,37; 2,52	3,03; 3,37	2,37; 2,52		5,10
15	5,06; 6,55; 7,32	2,74; 3,15	3,25; 4,22	2,74; 3,15		8,96; 9,06; 9,15
28	35,3; 38,6; 43,77	23,60; 26,19	30,90; 34,15	27,15; 35,6	41,7; 42,13	

Абсолютные весовые показатели шести крупных плодов, обнаруженных при изучении эмбрионального гибридного материала, даются в сравнении с «обычными» гибридами и их родительскими формами: 14-суточный гибридный «супер-эмбрион» весит в два с лишним раза больше, чем эмбрионы мускусной, и на одну четверть больше, чем крайний положительный вариант пекинской утки в том же возрасте. Превосходство гибридных «супер-эмбрионов» над эмбрионами родительских форм становится еще большим при сравнении их в 15-суточном возрасте (рис. 4). В дальнейшем (при вылуплении) степень различий несколько сглаживается.

Для выявления особенностей интерьера эмбрионов гибридного происхождения был проведен сравнительный анализ динамики ростовых показателей важнейших внутренних органов.

Известно, что внутренние органы эмбрионов растут с неодинаковой интенсивностью, особенно четко эти различия в интенсивности роста

проявляются в течение плодного периода эмбриогенеза (Чирвинский, 1951). Обуславливаются они, с одной стороны, временем закладки и интенсивного развития данного органа, а с другой—интенсивностью роста плода. В связи с этим целесообразно все внутренние органы развивающегося эмбриона разделить на несколько групп. В данном случае наибольший интерес представляют группы 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 под воздействием гибридизации. У эмбрионов уток к этой группе органов можно отнести головной мозг, гипофиз и некоторые др. При анализе динамики их роста у эмбрионов гибридного происхождения и исходных видов обнаруживаются явные различия (табл. 4). 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-х по 28-е сутки) относительный вес мозга эмбрионов мускусной утки снижается почти в два раза, в то время как

Таблица 4

Относительный вес головного мозга, гипофиза и мезонефроса и его динамика у эмбрионов гибридных и исходных видов (в %)

Возраст в днях	Головной мозг				Гипофиз в м %				Мезонефрос			
	Пекинские утки	Гибриды (прямые)	Гибриды (реципрокные)	Мускусные утки	Пекинские утки	Гибриды (прямые)	Гибриды (реципрокные)	Мускусные утки	Пекинские утки	Гибриды (прямые)	Гибриды (реципрокные)	Мускусные утки
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
Вылуп. на 28 день	4,47	4,74	4,88	5,25	25	30	39	59	0,01	0,02	0,03	0,10
Вылуп. на 30—35 дни	—	—	4,67	5,20	—	—	39	64	—	—	0,01	0,04

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. Обращает на себя внимание повышение относительного веса мозга у гиб-

ридных эмбрионов реципрокной группы, 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. Аналогичное явление увеличения относительного веса гипофиза было обнаружено также к концу эмбриогенеза свиней Магакяном (1960), который считает, что нарастание интенсивности роста эмбрионов в последние дни перед вылуплением или рождением обуславливается увеличением относительного веса гипофиза и интенсивной дифференциацией эозинофильных клеток в передней доле, имеющих прямое отношение к продуцированию гормона роста.

Особое место среди внутренних органов занимает мезонефрос—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 (табл. 4). 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. 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 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 вышеизложенном, можно констатировать следующее: эмбрионы пекинской утки по сравнению с эмбрионами остальных трех форм имеют ускоренный тип развития, характеризующийся сдвигом периода наиболее интенсивного роста на ранние фазы эмбриогенеза; наоборот, эмбриогенез мускусной утки являет собой пример развития более позднеспелой формы.

Относительно гибридных эмбрионов можно сказать, что большая скорость инволюции мезонефроса по сравнению с эмбрионами исходных видов и высокий уровень интенсивности роста в конце инкубации должны свидетельствовать о большей потенциальной энергии роста, реализующейся, как будет показано позже, в постэмбриональном развитии гибридов.

Своеобразно складывается характер развития органов пищеварительного аппарата у эмбрионов гибридного происхождения и родитель-



ских видов (табл. 5). Важнейшие органы пищеварения эмбрионов пекинской утки имеют, по-видимому, лучшее развитие, чем у эмбрионов мускусной утки. Развитие желудочно-кишечного тракта гибридных эмбрионов по показателям относительного веса, превосходя мускусных, приближается к эмбрионам пекинской утки.

Таблица 5

Динамика относительного веса органов пищеварительного аппарата у эмбрионов гибридных и исходных видов (в %)

Возраст в днях	Желудок				Кишечник				Поджелудочная железа (в т %)			
	Пекинские утки	Гибриды (прямые)	Гибриды (реципрокные)	Мускусные утки	Пекинские утки	Гибриды (прямые)	Гибриды (реципрокные)	Мускусные утки	Пекинские утки	Гибриды (прямые)	Гибриды (реципрокные)	Мускусные утки
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	0,52	464	366	319	473
19	2,84	2,32	2,06	2,00	1,36	0,78	0,64	0,57	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

К одному из важнейших органов пищеварения относится поджелудочная железа, поэтому изменения в интенсивности роста и в весе ее представляют несомненный интерес. Из данных табл. 5 видно, что относительный вес поджелудочной железы у эмбрионов гибридного происхождения выше, чем у эмбрионов мускусной утки. Поджелудочная железа относится к одному из наиболее быстро растущих органов эмбрионов в течение плодного периода их развития. Интенсивность роста ее у гибридных эмбрионов и эмбрионов исходных видов также неодинакова. Так, если абсолютный вес поджелудочной железы эмбрионов пекинской и мускусной уток в течение плодного периода развития увеличивается примерно в 12 раз, то у эмбрионов гибридного происхождения он увеличивается в 15—17 раз.

Одним из важнейших органов, который принимает участие в процессе обмена веществ, начиная с середины эмбриогенеза, является печень. 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. Можно отметить определенные различия в динамике его у эмбрионов гибридных и исходных видов. Как указывалось выше, 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 не одинаково. Быстрее всего он завершается у эмбрионов пекинской утки (18-е сутки инкубации), после чего начинается повышение относительного веса печени (табл. 6), которое обуславливается увеличением абсолютного прироста ее веса на 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. Вес печени гибридных эмбрионов к моменту вылупления и в абсолютном, и в относительном выражении выше веса печени эмбрионов мускусной утки. Правда, гибридные эмбрионы уступают по весу печени эмбрионам пекинской утки, однако превосходят их по показателям интенсивности ее роста.

Таблица 6

Динамика относительного веса печени у эмбрионов гибридных и исходных видов (в %)

Возраст в днях	Пекинские утки	Гибриды (прямые)	Гибриды (реципрокные)	Мускусные утки
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

Описанные различия в динамике роста этого органа находят свое отражение и в гликогенообразовательной функции его. К моменту вылупления из яйца содержание гликогена в клетках печени пекинских утят резко сокращается, в то время как у мускусных утят этого явления не отмечается. По-видимому, клетки печени первых, закончив процесс накопления гликогена, расходуют его энергетические ресурсы при вылуплении, в клетках же печени вторых к моменту вылупления функ-

циональная дифференцировка еще не закончена и продолжается процесс накопления гликогена (Макарян, 1965).

Анализ динамики роста важнейших внутренних органов зародышей гибридных и исходных форм показывает, 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 мускусных, отстают от эмбрионов двух первых форм.

Из изложенного материала можно сделать заключение о том, что гибриды первого поколения, полученные при скрещивании пекинской и мускусной уток, обладают целым рядом специфических свойств, значительно отличающих их от животных исходных видов. Следует думать, что эти различия, обусловленные гетерогенным оплодотворением, находят свое выражение уже на самых ранних стадиях эмбриогенеза.

Для подтверждения сказанного были предприняты исследования зародышевых дисков гибридных и исходных видов в момент снесения яйца (Чилингарян, Магакян, 1963). Содержимое яиц, вскрытых до инкубации, целиком опускалось для предварительной фиксации в жидкость, предложенную Мак Клунгом (McClung, 1937), состоящую из смеси 10% формалина и 10% азотной кислоты. Это позволяло с относительной легкостью удалять желточную оболочку, не повреждая зародыш. Затем отделялись зародышевые диски вместе с агеа ораса и фиксировались в жидкости Буэна, Ценкера или Гелли. Срезы окрашивались азаном по Гейденгайну и гематоксилином Ганзена—эозином.

Микроскопический анализ гистологических препаратов показал, что между зародышами исследуемых групп наблюдаются различия в интенсивности роста и развития начиная с первых же дней эмбриогенеза, еще в период дробления: к моменту снесения яйца они оказываются на разных стадиях дифференцировки.

Зародышевый диск пекинской утки до начала инкубации вполне сформирован (рис. 5а). Представлены как верхний зародышевый слой (эктодерма и хордомезодерма), так и нижний (энтодерма в целом). Между этими слоями, смыкающимися на границе *area pellucida*, располагается подзародышевая полость, заполненная слабо базофильно окрашенной жидкостью. Клетки верхнего зародышевого слоя соединены в правильную, в центральной части диска двуслойную, вне ее однослойную, эпителиальную пластинку. Клетки внутреннего зародышевого слоя местами разрознены, местами скучены и налегают на желток. Эктодермальные клетки имеют высоко-призматическую или кубическую форму. Сравнительно некрупные (25—30 мк). Цитоплазма имеет слабые признаки базофилии и содержит мелкие желточные зерна. Встречаются клетки, цитоплазма которых содержит очень мало желточных зерен и более базофильна. Ядра эктодермальных клеток расположены гетерополярно, желточные зерна сконцентрированы в основном под ядрами,



в базальных частях клеток. К эктодермальному слою (в средней его части) прилегают группы мезодермальных клеток. Последние меньше эктодермальных и несколько вытянуты и уплощены. Ядра их занимают центральное положение, желточные зерна рассеяны в цитоплазме. К мезодермальным клеткам в редких случаях примыкают, выдаваясь в подзародышевую полость, отдельные клетки кишечной энтодермы. Основная же часть их взвешена в подзародышевой жидкости. Число клеток кишечной энтодермы невелико и достигает в плоскости одного среза 40. Клетки кишечной энтодермы местами разрознены, местами соединены в рыхлую неправильной формы однослойную пластинку. Форма клеток округлая или овальная. Величина их колеблется от 20 до 35 мк (в среднем 28 мк). Цитоплазма содержит больше желточных зерен, чем цитоплазма клеток верхнего зародышевого слоя, и они крупнее (6—7 мк). На границе между *agea orasa* и *agea pellucida* под внезародышевой эктодермой энтодермальные клетки образуют многослойные скопления, налегающие на желток (желточная энтодерма). Клетки желточной энтодермы имеют многоугольную форму. Границы клеток плохо различимы. Клетки в основном крупные, величина их колеблется в пределах 25—75 мк. Цитоплазма содержит очень много желточных зерен крупных размеров (до 10—12 мк в поперечнике). В этой же области над поверхностью желтка встречаются отдельные мероциты.

При сопоставлении отличительных признаков клеток энтодермы от клеток верхнего зародышевого слоя, заключающего в себе все остальные презумптивные зачатки, выясняется, что отличия между клетками желточной и кишечной энтодермы в неинкубированном яйце пекинской утки значительно меньше их общих отличий от клеток эктодермального слоя. Указанные выше отличительные признаки энтодермальных клеток типичны, но не везде ясно выражены, особенно в пограничной зоне между *agea orasa* и *agea pellucida*. По-видимому, между кишечной и желточной энтодермой нет резкой границы, одна непосредственно продолжается в другую.

Изложенное свидетельствует о том, что не инкубированные яйца пекинской утки находятся на стадии дифференциации энтодермального слоя клеток. Энтодерма подстилает весь эпибласт светлого поля и подразделяется на желточную и кишечную. Таким образом пауза в развитии зародышевого диска, имеющая место между снесением яйца и началом инкубации, у пекинских уток падает на последние стадии первого этапа «гаструляции». Дальнейшее развитие (в инкубаторе) начинается с перемещения клеток в верхнем зародышевом слое, в результате чего образуется первичная полоска.

Строение зародышевого диска в неинкубированном яйце мускусной утки несколько отличается от описанного выше. Здесь также представлены оба слоя зародышевых клеток (рис. 5б). Однако верхний образован только эктодермальными клетками (хордо-мезодерма отсутствует), нижний—в основном педифференцированными энтодермальными клетками.

Форма эктодермальных клеток плоско-овально-вытянутая. Клетки сравнительно некрупные (25 мк в среднем). Цитоплазма окрашена базофильно, содержит мелкие желточные зерна, которые группируются в основном вокруг слабоокрашенных ядер. Энтодермальные клетки крупные (в среднем 35 мк). Форма их различная: от кругло-овальной до многоугольной в местах большого скопления их. Цитоплазма содержит много интенсивно окрашенных и в целом крупных желточных зерен. Ядра четко обрисованы и окрашены бледнее цитоплазмы. Клетки энтодермального слоя пока не дифференцируются на желточные и кишечные: они легко укладываются в описания для желточных клеток. Однако в подзародышевой полости можно наблюдать отдельные клетки кишечной энтодермы. Под слоем клеток энтодермы располагаются мероциты. Размеры их иногда очень велики (160—200 мк). Цитоплазма содержит огромное количество желточных зерен от мелких до очень крупных. Эпибласт в зародышевых дисках мускусной утки не имеет утолщений в светлом поле, слой энтодермы имеет небольшое протяжение и состоит в основном из разрозненных групп клеток.

Таким образом, пауза в развитии зародыша мускусных уток приходится не на начало «гастроляции», как это мы могли видеть у зародышей пекинской утки, а на стадию образования нижнего зародышевого слоя (энтодермы в целом).

Гибридные зародыши первого поколения к моменту снесения яйца оказываются на еще более ранней ступени развития (рис. 5в). В центральной части зародышевого диска прослеживаются начальные стадии дифференциации собственно зародышевых клеток, окруженных мероцитами. Зародышевые клетки крупные, кругло-овальной, иногда вытянутой формы. Можно отметить дифференциацию наружного слоя эктодермальных зародышевых клеток. Он состоит из более мелких клеток (60—75 мк), цитоплазма которых окрашена базофильно и содержит меньше желточных ядер. Подлежащие клетки крупнее (150—200 мк), цитоплазма их очень богата желточными зернами, амфифильна. Большая же часть зародышевых клеток находится пока на стадии мероцитов, не обнаруживающих признаков дифференциации.

Сопоставляя данные, касающиеся степени дифференцировки зародышевых дисков, с характеристикой дальнейшего развития эмбрионов указанных групп уток, можно с уверенностью сказать, что несоответствие в интенсивности роста и дифференцировки в морфогенезе и продолжительности инкубационного периода эмбрионов гибридных и исходных форм уток прямо коррелирует с описанными выше различиями на ранних этапах эмбриогенеза в период дробления и первичной дифференциации клеток.

Чрезвычайно интересны факты, свидетельствующие о больших перестройках, происходящих в развитии гибридов в эмбриональный период жизни: отставая в момент снесения яйца в своем развитии от обоих родительских видов, они в последующем, благодаря более высокой интенсивности роста, обгоняют по весовым и морфогенетическим

показателям мускусную форму, приближаясь к пекинским эмбрионам. По-видимому, указанные перестройки, как это будет показано позже, обуславливаются более высоким содержанием ДНК в ядрах клеток гибридных эмбрионов и специфическими ядерно-цитоплазматическими отношениями.

Резюмируя изложенное можно сказать, что морфогенетические процессы наиболее интенсивно протекают у пекинских эмбрионов. Гибридные эмбрионы, в зависимости от направления скрещивания, существенно отличаются как друг от друга, так и от исходных родительских видов. Гибриды, полученные от прямого скрещивания, во вторую половину эмбриогенеза в результате ускоренного развития выравниваются с эмбрионами пекинской утки. Гибриды же, полученные от реципрокного скрещивания, отстают как от прямых гибридов, так и от эмбрионов мускусной утки, развивающихся наименее интенсивно.

Различная степень биологической зрелости гибридных эмбрионов и эмбрионов родительских видов согласуется с данными, полученными при изучении динамики роста и весовых показателей внутренних органов эмбрионов, митотической активности клеток эпифизов бедренной кости и печени, а также гистологического строения слизистой тонкого отдела кишечника. Создается впечатление, что гетерохрония, выявляющаяся в интенсивности роста и дифференцировке гибридных эмбрионов, наследственно обусловлена и типична для гетерогенных организмов. Заслуживает внимания появление среди эмбрионального материала отдельных экземпляров, названных нами «супер-эмбрионами», значительно превышающих по своей величине обычных гибридных эмбрионов. Эти факты можно рассматривать как результат сочетаний при скрещивании отдельных пар, вместе с тем они указывают на большие сдвиги, происшедшие в эмбриогенезе под влиянием скрещивания.

#### ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

Исследования, ставящие своей целью изучение влияния скрещивания на потомство в постэмбриональный период их жизни, проводились в сезоны инкубации 1959—1960 и 1964 гг. В скрещиваниях 1964 года одна родительская форма (пекинская) была заменена новой, более крупной популяцией, влияние которой сказалось на результатах опытов. Поэтому данные, полученные в экспериментах 1959—1960 и 1964 гг., рассматриваются раздельно.

Своеобразие эмбрионального развития гибридов, выражающееся в росте и дифференциации тканей и органов и определяющее, в конечном итоге, различную степень онтогенетической зрелости эмбрионов, в той или иной мере выявляется также и в постэмбриональный период развития гибридов (Чилингарян, 1962).

Гибриды, полученные в результате прямого скрещивания, независимо от года и популяций, использованных для скрещивания, отличаются большей величиной, чем реципрокные гибриды (быть может, за исключением самцов).

Гибриды первой группы (рис. 1) характеризуются данным, широким и глубоким туловищем. Постановка последнего несколько более вертикальна, чем у мускусных, и горизонтальнее, чем у пекинских уток. Голова по величине и очертаниям приближается к голове пекинской. Щеки без следов открытых кожных поверхностей. Цвет оперения коричневатый с отдельными белыми отметинами на туловище, шее и голове. Цвет клюва розовато-серый с отдельными пигментированными участками до темно-серого. Цвет лап у различных особей варьирует от оранжевого через желтый до серого. Величина и конфигурация когтей—средняя между мускусной и пекинской утками. Половой диморфизм почти не выражен, если не считать несколько более грубоватую голову у самцов по сравнению с самками. В половом отношении они малоактивны, внешне напоминают интерсексов, хотя и спариваются как между собой, так и с другими утками.

У гибридов, полученных в результате реципрокного скрещивания (рис. 1), сильно выражен половой диморфизм. Экстерьер самцов—форма и величина головы, окраска оперения, лап и когтей, постановка туловища и его очертания и др.—напоминает экстерьер самцов прямых гибридов, только что описанный.

Самки же отличаются от самцов меньшей величиной и более нежной конституцией как по сравнению с прямыми гибридами, так и с родительскими видами. Голова у них легкая, без кожных образований. Туловище более глубокое и узкое, чем у мускусных самок. По цвету оперения, ног и клюва они не отличаются от других гибридов. Хвост острый, конический и по своей форме напоминает хвост пекинской утки, в то время как последний у самцов более широкий и овальный и по форме приближается к мускусной утке. В комбинации скрещивания мускусной утки (♂) с пекинской (♀), помимо описанной коричневатой окраски оперения, встречается и пестрая: на белом фоне—значительное количество черных или коричневых перьев.

Развитие гибридных утят, полученных в опытах 1959—1960 гг. (Чилингарян, 1961) от реципрокных скрещиваний, в первый период постнатальной жизни характеризуется замедленным ростом. В это время наращивание веса идет на уровне мускусной и значительно отстает от более скороспелой пекинской утки. В дальнейшем рост гибридных утят несколько ускоряется, благодаря чему к 4—5 месяцам жизни, обогнав мускусных, они близко подходят к весу пекинских уток. Однако гибридные утки (как самки, так и самцы) не достигают величины самцов мускусной утки. После 6-месячного возраста гибридные утки не взвешивались, но систематическое наблюдение за ними убеждает нас в дальнейшем наращивании их веса, что не имело места у родительских видов, хотя утки на протяжении всего опыта находились в равных кормовых и

других условиях содержания. Взвешивание в 15-месячном возрасте показало, что часть гибридов по весу превосходит исходные родительские виды. Таким образом, гибриды в указанных опытах, в отличие от родительских видов, в начале постнатального периода характеризуются замедленным ростом, с последующей компенсацией отставания в росте в более поздние сроки онтогенеза.

В опытах 1964 года в качестве одной из родительских форм для скрещивания была использована пекинская утка из Всесоюзного научно-исследовательского института птицеводства. Указанная партия уток (молодняк инкубации 1963 г.) в количестве 25 голов была более крупной по сравнению с местной популяцией. Птица имела все признаки чистопородной пекинской утки, типичный экстерьер для породы и средний вес 3,14 кг. Использование новой популяции крупных пекинских уток в свободном скрещивании с мускусными обусловило определенные затруднения в получении прямых гибридов. Если при скрещивании мускусного селезня с пекинскими утками местной популяции (в опытах 1959—1960 гг.) получалось достаточное количество гибридов, обеспечивающих нужды лаборатории, то при скрещивании тех же селезней с завозными чистопородными пекинскими утками нам удалось получить и вырастить всего лишь несколько голов. Низкая воспроизводительная способность при указанной комбинации скрещивания, по-видимому, обусловлена, с одной стороны, недостаточной адаптацией завезенной птицы (декабрь, 1963) и, с другой,—активно оборонительными рефлексам пекинских самок, противодействующих копуляциям (факт, имевший место и при скрещивании с местной популяцией, но намного слабее выраженный). В табл. 7 приводятся данные о ростовых показателях птиц, полученных в опытах 1964 года.

Из-за малого количества гибридных утят, полученных от прямого скрещивания в опытах 1964 года, мы воздерживаемся от детального анализа динамики роста их. Можно отметить лишь хорошее развитие гибридов: начиная с 20-дневного возраста они по весу превосходят оба родительских вида. Реципрокные же гибриды в связи с половым диморфизмом характеризуются различной величиной. Самки, начиная с месячного возраста, превосходят по весу самок мускусной утки и отстают от пекинской. Самцы же, наоборот, начиная с того же возраста, что и самки, по указанному признаку превосходят оба родительских вида. Следовательно, кроме прямых гибридов (самцов и самок), гетерозис по весу проявили также самцы, полученные от реципрокного скрещивания. В связи с этим представляет интерес недавнее сообщение Стонакера (Stonaker, 1963) о зависимости степени проявления гетерозиса от гомоили гетерогаметной природы пола у данного вида животных. В опытах по межлинейному скрещиванию герефордского скота вес потомства при отеле был больше веса родительских линий по телкам на 15%, а по бычкам—только на 8%. (У млекопитающих самки гомогаметичны, самцы гетерогаметичны, у птиц—наоборот). У индеек в аналогичных опытах гетерозис у потомства по весу составил по самцам 9—10%, а по

Динамика веса гибридных и родительских витов уток

Группы уток	Пол	Количество	Вес птицы (в г)								
			Однодневные	10-дневные	20-дневные	30-дневные	60-дневные	90-дневные	120-дневные	150-дневные	180-дневные
Пекинские	Самки	7	—	—	—	271	1161	2164	2443	2657	2857
	Самцы	13	—	—	—	272	821	1915	2387	2875	3102
	Оба пола	20	50,5	113,4	156	272	940	2003	2407	2799	3020
Мускусные	Самки	6	44,6	81,8	144	203	827	1295	1488	1737	1603
	Самцы	6	45,0	77,6	138	235	683	1470	2078	2432	2347
	Оба пола	12	44,8	79,7	141	219	755	1375	1783	2084	1975
Прямые гибриды	Самки	2	45,3	115,1	238	335	1300	2650	2900	3255	3320
	Самцы	1	47,9	110,7	250	340	1300	3000	3320	3650	3880
	Оба пола	3	46,2	113,6	242	337	1300	2767	3040	3387	3507
Реципрокные гибриды	Самки	13	41,9	92,0	141	278	909	1488	1821	1898	1809
	Самцы	7	42,6	105,7	154	281	1027	2200	2700	2908	2940
	Оба пола	20	42,2	97,1	145	279	953	1725	2129	2282	2240

самкам—только 1—3%. Половой диморфизм в степени проявления гетерозиса автор связывает с различиями самцов и самок млекопитающих и птиц по набору у них половых хромосом. Данные Стонакера по гомогаметичному гетерозису веса тела согласуются с экспериментами Кидвелла и Неша (Kidwell and Nash, 1964), проведенными на трех видах лабораторных животных—мышьях, крысах и насекомых. Из 34 межлинейных сочетаний в 21 случае обнаружена большая степень гетерозиса у гомогаметичного пола, правда только в 3 случаях это преобладание оказалось статистически достоверным.

Анализ наших данных подтверждает эти интересные наблюдения вышеуказанных авторов. Так, в шестимесячном возрасте гибридные самцы, полученные от прямого скрещивания, превосходят по весу самцов пекинской утки на 25,8%, а самки—на 16,2%. Гибриды, полученные в результате реципрокного скрещивания, при сравнении с мускусными

утками в том же возрасте весят больше соответственно на 25,3 и 12,85%. Следовательно, если можно вообще говорить о гетерозисе в зависимости от пола, то у птиц он выражен очень сильно, во всяком случае в наших экспериментах проявление указанного феномена в отчетливой форме отмечается у гибридов, полученных от реципрокного скрещивания, и в несколько менее яркой—у гибридов, полученных от прямого скрещивания.

Как и следовало ожидать, существенное влияние на результаты скрещивания оказала популяция крупных уток, взятая для скрещивания в 1964 г. При сохранении общей тенденции неравномерности роста, выражающейся замедленным темпом его на ранних стадиях постнатального развития и интенсивным темпом в последующем онтогенезе, гибриды в опытах 1964 г. характеризуются большей величиной и интенсивностью роста, чем гибриды, полученные при использовании местной популяции. Влияние гибридизации на потомство выявилось также более полно и отчетливо, чем в предыдущих опытах.

Как уже указывалось выше, несоответствие в интенсивности роста между гибридами и исходными видами, проявляющееся в начальный период развития и компенсирующееся в поздние сроки онтогенеза, зарождается на самых ранних этапах индивидуального развития в период оплодотворения, дробления и первичной дифференциации клеток. Анализируя же материалы, полученные в результате изучения постнатального развития гибридов, мы снова убеждаемся в своеобразном характере процессов их развития, существенным образом отличающемся от типа развития чистых родительских видов. Гибриды в момент вылупления из яиц характеризуются несколько меньшей биологической зрелостью, чем родительские виды. Это отставание продолжает сохраняться некоторое время в течение постнатального периода их развития. Затем, в результате интенсивно идущего процесса роста гибридные организмы (кроме самок, полученных от реципрокного скрещивания) обгоняют в своем развитии исходные виды.

Можно допустить, что описанный характер онтогенетического развития наследственно обусловлен и типичен для гибридов, полученных при скрещивании мускусной и пекинской уток. В связи с этим представляет определенный интерес рассмотрение литературных данных об этих гибридах.

Первые сведения о них приводятся в сводке Сюшете (Suchetet, 1890). Согласно его данным, гибриды по своим размерам занимают то промежуточное положение, то превышают размеры исходных форм. Окраска оперения описана как промежуточная: перья крыльев черные, грудь кирпично-коричневая, клюв и ноги желто-оранжевые. Упоминания о фенотипических особенностях гибридов, полученных при скрещивании мускусной и домашней уток, имеются в сообщениях Поля (Poll, 1910), которого в первую очередь интересовало гистологическое строение репродуктивных органов гибридов. Размеры и тип окраски последних указанный автор характеризует как промежуточные. У Пауэл (Powell,

1930) и Мазинга (1933) есть указания на частые скрещивания между мускусными и домашними утками, однако в этих работах отсутствует описание гибридов.

Более подробные сведения о гибридах, полученных от мускусной и кряковой уток, мы находим у Соколовской (1935). По ее данным гибридные самки 34, 64, 94-дневного и годовалого возрастов, полученные от прямого скрещивания, по весу превосходят оба исходных вида. Гибридные самцы от реципрокного скрещивания занимают промежуточное положение. Самки же, полученные от реципрокного скрещивания, по указанному показателю сходны с более мелкой родительской формой—кряквой. Таким образом, по заключению автора, гетерозис по весу проявили только самки, полученные в результате прямого скрещивания. Сравнивая данные по оплодотворяемости и инкубации яиц, полученных в результате прямого скрещивания с кряковой уткой, автор констатирует более высокую жизнеспособность гибридов в эмбриональный период их развития и относит этот факт к одному из проявлений гетерозиса. При этом, как указывает автор, инкубация яиц проходила в неблагоприятных условиях и выводимость утят была низкая: гибридов—63,89%, кряквы—34,21%. По наблюдениям того же автора гибридные утята в течение первых трех месяцев жизни весят меньше, чем утята кряквы, но в дальнейшем они перегоняют в весе последних. Анализируя наследование отдельных признаков, Соколовская приходит к выводу о мозаичной природе описываемых гибридов. Так, например, общая форма туловища гибрида свойственна мускусной утке, наличие полости внутри туловища, как и наличие *pessulus*, свойственны крякве. Форма хвоста у гибридов такая же, как у мускусной, форма же и размеры каждого пера в отдельности—промежуточные. Промежуточными являются также размеры *pessulus* и размеры щели, ведущей в туловище.

По сообщению Хорна с сотрудниками, гибриды, полученные от прямого скрещивания мускусной с пекинской и местной утками, более жизнеспособны и более скороспелы, чем родительские виды. Гибриды лучше используют корма. При откорме вес печени гибридных уток увеличивается в 2,5—3 раза. При этом в печени откладывается большое количество внутриклеточного жира. Авторы считают, что полученные гибриды являют собой пример классического гетерозиса.

По сообщению Каллина (Kalina, 1958) гибриды, полученные в реципрокных скрещиваниях от мускусной и пекинской уток, по достижении ими убойного веса превосходят пекинских на 16—35%. Реципрокные же гибриды, хотя и весят больше, чем пекинские утки, легче прямых гибридов, поэтому автор для промышленных целей рекомендует скрещивание самцов мускусной утки с самками пекинской.

В опытах Рудольфа (Rudolph, 1958) гибриды от мускусной и американской пекинской уток не достигали веса мускусной и пекинской уток: гибридные самцы от прямого скрещивания весили 2600 г, а самки—2522 г, в то время как современные американские пекинские утки весят 3,0—3,5 кг. Процент оплодотворения гибридных яиц низкий.



Отрицательные результаты по гетерозису у гибридов были получены в экспериментах Маух и Боян (Mauch, Boian, 1958): в двухмесячном возрасте вес гибридов составил 1327 г, в шестимесячном—2790 г, в то время как одновозрастные пекинские утки весили соответственно 1584 и 2900 г. Авторы считают, что гибридизация идет более удачно при реципрокном, а не при прямом скрещивании.

В опытах Бебака (Bebak, 1959) гибриды, полученные, по-видимому, от реципрокного скрещивания мускусной и пекинской уток, гетерозиса не проявили. Утки в двухлетнем возрасте весили: самцы пекинской—3540 г, мускусной—3700 г, гибридов—3180 г. Самки соответственно: 2740, 2050 и 1600 г.

Штоль и Геренчер обнаружили гетерозис по весу только у гибридных самок, полученных от прямого скрещивания. Гибридные же самцы занимали промежуточное положение между родительскими видами.

По сообщению Вейцмана (1963) гибриды, полученные в результате прямого скрещивания, по сравнению с пекинскими, отличались высокой, почти 100-процентной жизнеспособностью и большей скоростью роста. Гибриды начиная с первого дня вылупления до взрослого состояния росли несколько быстрее, чем пекинские: в шестимесячном возрасте гибридные самцы весили 3470 г, самки—3290 г, против 3220 и 3200 г у пекинской утки. Разделка тушки в этом возрасте показала, что по количеству съедобных частей в тушках гибридная птица заметно превосходит одновозрастных пекинских уток и отличается хорошими мясными качествами, мощным развитием ткани.

Треус с соавторами (1963) в течение двух лет (1957 и 1959 г.) скрещивали мускусных уток с домашними беспородными и серой украинской. Исследователи пришли к заключению, что гибриды, полученные от скрещивания самцов мускусных уток с самками домашних, проявляют гетерозис как по мужской, так и по женской линии в направлении повышения мясной продуктивности и темпов роста. Однако анализ цифрового материала, приведенного ими же, не подтверждает сделанного вывода, во всяком случае на ранних этапах постэмбрионального развития. К сожалению, цифровых данных о развитии гибридов, полученных от скрещивания мускусной утки с серой украинской, авторы не приводят, поэтому весовые показатели гибридов можно сравнить лишь с домашней, как они называют, беспородной уткой. Так, в опытах 1959 г. гибриды только в однодневном и 10-дневном возрастах весят больше, чем домашние утки. Начиная же с 20-дневного возраста вплоть до трехмесячного гибриды по весу отстают от беспородных уток и лишь с четырехмесячного возраста обгоняют последних. В опытах 1957 года вывод о наличии гетерозиса сделан на основании сравнения гибридов только с одной, наименее скороспелой из родительских форм—мускусной уткой. Такая односторонняя оценка гетерозиса, к сожалению, применяемая многими авторами в особенности при межпородных и межрасовых скрещиваниях, не может считаться правильной и противоречит современным представлениям о сущности и природе гетерозиса.

Как видно из нашего краткого литературного обзора, сведения о гибридах между мускусными и пекинскими утками далеко не полны. Опыты проведены преимущественно в постнатальный период развития, в основном с целью изучения явления гетерозиса. Отдельные сведения о морфологии и функциональной деятельности репродуктивных органов будут приведены в соответствующих разделах настоящей работы, данные же, характеризующие гетерозис по весу у гибридов, весьма противоречивы и не всегда достоверны. Противоречивость их может быть объяснена тем, что исследования велись на отдельных отрезках постнатального развития без учета особенностей и своеобразия онтогенетического развития гибридных организмов в целом. Между тем, как это следует из наших данных и экспериментов ряда других исследователей, гибридизация мускусной и домашней уток в комбинации скрещивания, когда материнской формой служит пекинская, а отцовской—мускусная, является перспективной, в особенности если учесть при выращивании молодняка специфический характер развития гибридов, заключающийся в замедленном темпе роста в первые дни постнатального периода и ускоренном—в последующем. Затруднения в получении гибридов, обуславливаемые невысокой оплодотворяемостью и в особенности низкими инкубационными свойствами яиц, вызывают необходимость исследований по устранению этих отрицательных качеств. Поэтому на данной стадии экспериментирования едва ли можно гибридизацию мускусной и домашней уток рекомендовать для промышленных целей.

#### ХАРАКТЕРИСТИКА ЯДЕРНО-ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ

Большинство исследователей рассматривает гибридный организм как промежуточную форму между родительскими видами. Основанием для этого служит общая морфологическая характеристика гибридов, в той или иной степени совмещающая в себе видимые признаки родительских видов. Потомство, полученное от двух форм, естественно, сохраняет в себе определенные черты сходства с родительскими видами. Однако при этом нельзя забывать, что гетерогенное скрещивание дивергировавших форм не есть простое соединение двух генетических начал, приводящее к механическому смешению наследственности родительских видов. Отсюда изменчивость, проявляемая в гибридном организме,—не арифметическая сумма изменчивостей родительских форм, а, наоборот, в известном смысле форма более или менее самостоятельная. Организм в онтогенезе выступает, как целое,—в нем все строго коррелировано. Структурное и химическое его строение отвечает тем абиотическим и биотическим условиям, в которых он живет и развивается. Гибридизация же вызывает ломку установившихся генотипических корреляций, в результате чего появляется организм с иной морфо-физиологической структурой, биохимическим содержанием и корреляцией, по-новому контактирующей с данными конкретными условиями среды.

В нашей работе приведены экспериментальные данные, показывающие на примере гибридов, полученных от мускусной и пекинской уток,

коренные отличия их от чистых родительских видов. Они затрагивают цитологию и биохимию клеток, морфогенез и органогенез, морфологию и функцию репродуктивных органов, поведение гибридов и др., свидетельствующее о том, что указанные гибриды обладают только им присущим характером индивидуального развития, отличным от родительских видов, а изменения, определившие новый тип развития, могли быть результатом образования нового генотипа.

Подтверждение сказанному мы находим в литературных источниках. В исследованиях Навашина М. С. (1927) были показаны структурные хромосомные изменения, происшедшие под влиянием гибридизации у различных видов *Steris*. Это интересное открытие, названное им позже (1934) амфиопластией (цитировано по Гришко и Делоне, 1938), является наглядным цитологическим свидетельством образования нового генотипа в результате взаимодействия клеточных элементов родителей, соединяющихся в половом процессе при гибридизации.

Суждения Навашина о природе гибридного организма, высказанные 38 лет тому назад, настолько оригинальны и современны, что мы приводим их полностью.

«...В гибридизации цитолог может видеть совершенно новую сторону: в ней, по-видимому, не только источник комбинаторной изменчивости, но и сила, производящая настоящую изменчивость, как ее понимал Дарвин. Мне думается, давно следовало бы генетикам видеть в смешении разнородных «плазм», происходящем при гибридизации, нечто большее, чем сложение двух колод карт с различным крапом, или смешение разноцветных шашек в одном ящичке. Оплодотворение есть прежде всего важный процесс, нередко болезненно переживаемый клеткой и ведущий часто к величайшим пертурбациям. Мне думается, что существеннейший момент, который следует видеть в оплодотворении, это—именно взаимодействие сливающихся чужеродных «плазм»; в случае их различия, это взаимодействие, казалось бы совершенно естественно должно повести к образованию некоего нового третьего продукта, как это бывает при химической реакции» (подчеркнуто нами.— А. Ч.).

Без учета этого положения о природе гибридного организма, нельзя надеяться на большой успех в гибридизационных работах, во всяком случае, при отдаленных скрещиваниях. Поэтому изыскание методов и приемов воспроизводства гибридных организмов, разработка режимов воспитания и кормления и других стереотипов, согласно с нормой наследственной реакции гибридов на окружающие условия жизни, приобретают самое актуальное значение. Думать, что потребности гибрида будут совпадать с потребностями одного из исходных видов, взятых для скрещивания, или же будут более или менее промежуточными между ними, не оправдано. Гибридный организм, на основании имеющегося фактического материала, с большой долей вероятности можно охарактеризовать как организм с новой наследственной основой и, следовательно, с иной, чем у исходных родительских видов, реакцией на окружающие условия жизни.

Нам казалось, что морфологические, физиологические и другие изменения, происходящие у потомства под влиянием скрещивания (если они действительно имеют место) и обуславливающиеся генетическими факторами, можно уловить современными методами биологического анализа, в первую очередь на клеточном уровне, учитывая, что специфичность организма, как целого, складывается из взаимодействия составляющих его самостоятельных элементов. Тестами для этого мы избрали: количественное содержание дезоксирибонуклеиновой кислоты в ядрах эритроцитов и клетках печени, количество полинуклеаров в слизистой тонкого отдела кишечника, величину ядер и клеток и индекс ядерно-цитоплазматических отношений.

Выбор ДНК для исследований был обусловлен не только тем, что она является программирующим устройством в клетке, обеспечивающим сложное единое формирование специфических белков (Дубинин, 1963), но и нижеследующими методическими соображениями. Во-первых, среднее количество ДНК, приходящееся на одно ядро в пределах вида для нормальной покоящейся диплоидной клетки, является величиной более или менее постоянной (Boivin a. co auth. 1948; Mirsky and Ris, 1951; Vendreley C., 1952 и др.). Во-вторых, колебания в ее содержании в связи с изменениями, претерпеваемыми ядрами в процессе оплодотворения, легко улавливать методами современного анализа. В-третьих, наличие относительно простого метода количественного определения ДНК с дифениламиновым реактивом с последующим колориметрированием непосредственно в изолированных ядрах, что позволяет избежать потерь, неизбежных при выделении ее в чистом виде.

Количество ДНК определялось в ядрах эритроцитов\*. Одновременно со взятием крови для выделения ядер, бралась проба для подсчета эритроцитов с тем, чтобы впоследствии иметь возможность произвести расчеты количества ДНК, приходящейся на одно ядро. Подсчет эритроцитов производился по общепринятой методике в камере Горяева.

Первая серия опытов была поставлена на взрослых гибридах (8 голов), полученных от скрещивания мускусной и пекинской уток (по 10 голов) с равным набором хромосом у обеих форм родительской генерации и гибридов, как это следует из данных Соколовской (1935б). Результаты опыта (Чилингарян, Павлов, 1961) показали, что вес ядер, содержащихся в 1 мл крови, у гибридов и родительских видов примерно одинаков и составляет около 3%. Несколько иначе обстоит дело с количеством ДНК, содержащимся в одном ядре у исходных и гибридных форм. У пекинских уток оно равно  $2,37 \cdot 10^{-9}$  мг, у мускусных— $2,09 \cdot 10^{-9}$  мг, в то время как у гибридов оно составляет  $3,40 \cdot 10^{-9}$  мг. Такая же картина между сравниваемыми группами наблюдается по количеству ДНК в 1 мг ядер в %. Так, у мускусных и пекинских уток процент содер-

\* Методику выделения изолированных ядер и определения количества ДНК см. Чилингарян, Павлов, 1960.

жания ДНК в ядрах составляет 24—26%, тогда как у гибридов его содержание увеличивается до 34%, т. е. превышает соответственные показатели родительских форм примерно на одну треть.

Учитывая, что при проведении отдаленной гибридизации у целого ряда форм происходят видимые изменения в кариотипе, представлялось интересным проследить за изменением содержания ДНК в ядрах клеток гибридных особей, обладающих измененным кариотипом. В этих целях во второй серии опытов в качестве подопытных животных были использованы два подвида\* скальных ящериц и гибриды между ними. Отцовская форма была представлена *Lacerta saxicola ierentjevi* Dagevsky, материнская—*Lacerta saxicola agnensica* Mehely. Набор хромосом соматических клеток у обоих родительских видов, по данным Даревского и Куликовой (1962), составляет  $2n = 36$ , а у гибридов—  $2n = 42$ \*\*.

Характеризуя гибридов, возникающих в результате скрещивания вышеназванных подвигов в зонах соприкосновения ареалов их распространения, те же авторы отмечают наличие гетерозиса по величине.

Под опытом находилось по 10 голов ящериц из отцовской и гибридной формы и 20 голов—материнской. Результаты опытов показали, что вес ядер, содержащихся в 1 мл крови, у родительских форм ящериц практически одинаков. Для отцовской формы он составляет 26,05 мг, а материнской 28,40 мг, в то время как у гибридов он больше и составляет 40,27 мг. Этот факт указывает на правильность высказанного выше предположения о возможности уловить изменения, отмечаемые при морфоцитологических исследованиях в наборе хромосом и, следовательно, в общей массе ядер с помощью весового метода. Параллельно с увеличением веса ядер у гибридов происходит увеличение количества ДНК в них. Содержание ДНК в одном ядре у отцовского вида составляет  $6,05 \cdot 10^{-9}$  мг, у материнского— $6,30 \cdot 10^{-9}$  мг, а у гибридов— $13,29 \cdot 10^{-9}$  мг. Увеличение количества ДНК в этой комбинации скрещивания выражено более отчетливо, чем в предыдущем опыте с утками. Разница в содержании ДНК в 1 мг ядер достигает примерно 50%, а в количестве ДНК в одном ядре—в два с лишним раза по сравнению с родительскими видами.

Таким образом, в обеих сериях опытов, проведенных на утках, набор хромосом которых не меняется в условиях скрещивания, и на ящерицах, где подобное скрещивание приводит к изменению кариотипа, наблюдается увеличение, как абсолютного, так и относительного количества ДНК, содержащегося в ядрах эритроцитов крови гибридов.

Определенный интерес представляет исследование этого феномена также и в эмбриональный период развития. С этой целью были исследованы эмбрионы исходных видов уток и гибридные эмбрионы, полученные в результате прямого скрещивания (Магакян, 1963).

\* По данным некоторых авторов, возможно и вида (Даревский, 1958).

\*\* В сообщении тех же авторов, сделанном позже, набор хромосом гибридной формы составил  $2n = 54$  (Даревский, Куликова, 1964).

В отличие от предыдущих опытов, здесь количество ДНК определялось не в эритроцитах, а в смешанной популяции изолированных ядер соматических клеток целого эмбриона (табл. 8). Выделение ядер производилось по несколько видоизмененной методике Даунса (1957).

Таблица 8

Динамика ДНК в эмбриогенезе у гибридных и исходных видов уток (г. 10-12 по фосфору)

Возраст эмбрионов в днях	Пекинские утки		Г и б р и д ы		Мускусные утки	
	ДНК на ядро	Кол-во голов	ДНК на ядро	Кол-во голов	ДНК на ядро	Кол-во голов
4	0.329	18	0.338	20	—	—
5	1.170	10	1.212	15	0.351	20
6	0.693	7	0.807	12	1.268	14
7	0.599	7	0.794	8	0.887	10
8	0.533	2	0.730	4	0.872	4
9	0.526	4	0.735	2	0.879	4
10	0.439	4	0.721	4	0.803	4
12	0.444	3	0.720	2	0.735	3
14	0.427	2	0.682	1	0.756	2
17	0.405	2	0.682	1	0.623	1
22	0.391	1	0.669	1	0.590	1
Вылупление	0.364	2	0.670	2	0.502	2

Как видно из приведенных данных, количество ДНК на ядро у гибридов по сравнению с эмбрионами родительских видов выше начал с плодного периода развития. В раннем эмбриогенезе (вплоть до 14 суток) гибриды по этому показателю превосходят только один из родительских видов (пекинскую утку) и отстают от другого родительского вида (мускусной утки). Указанное явление нам не совсем ясно; возможно, это объясняется более медленным темпом падения количества ДНК в группе мускусных уток, чем у пекинских,—явление, которое имеет место во всех трех группах уток, но протекает с различной интенсивностью. Как было показано выше, характерная черта морфогенеза гибридов, полученных от прямого скрещивания, состоит в замедленном развитии на ранних стадиях и, наоборот, ускоренном—в плодный период и в период вылупления. Динамику изменения количества ДНК в эмбриогенезе у гибридных эмбрионов, вероятно, можно увязать с динамикой синтеза ДНК в ядрах клеток в процессе роста и развития эмбрионов.

Как показывают эти исследования, повышенное количество ДНК у гибридных уток по сравнению с исходными видами, взятыми для скрещивания, характерно не только для ядер эритроцитов, но и для ядер других соматических клеток. Увеличенное количество ДНК у

гибридных уток по сравнению с родительскими видами отмечается как в эмбриональный (начиная с плодного периода), так и постэмбриональный периоды развития.

Сдвиги, происходящие в одном из важнейших компонентов клетки у гибридов, полученных при отдаленных (межродовом и межвидовом) скрещиваниях, поставили перед нами задачу исследования этого феномена также у потомства, полученного в результате межпородного скрещивания. Для этой цели были изучены кролики пород белый и серый великан и их помеси в реципрокных скрещиваниях (по 6 голов в каждой группе в возрасте 8—12 месяцев). Анализ количества ДНК проводился на изолированных ядрах печени.

Результаты опыта показали (Чилингарян с соавторами, 1964), что увеличение количества ДНК в ядрах клеток имеет место также и у межпородных помесей. В связи с тем, что различие в количестве ДНК, приходящейся на одно ядро у кроликов пород белый и серый великан, между собой невелико, мы их рассматриваем вместе. То же самое имеет место и у помесей, полученных в реципрокных скрещиваниях. Поэтому здесь приводятся сравнительные данные по помесям, независимо от направления скрещивания, и родительских форм, независимо от породы.

Сравнение показывает, что среднее содержание ДНК в ядрах печени кроликов пород белый и серый великан составляет  $10,72 \pm 0,23 \cdot 10^{-9}$  мг, а у помесей— $11,85 \pm 0,29 \cdot 10^{-9}$  мг. Статистическая обработка этих величин свидетельствует о реальности найденных различий.

Результаты указанного опыта показывают, что не только отдаленное, но и межпородное скрещивание вызывает у полученного потомства определенное изменение в количестве ДНК в ядре. При этом нарастание количества ДНК связано с систематической отдаленностью скрещиваемых форм: превышение количества ДНК у гибридов скальных ящериц по сравнению с чистыми формами составляет 50%, у гибридных уток—33%, а у помесных кроликов—всего 11,4%.

Можно было ожидать, что увеличение количества ДНК должно было сопровождаться укрупнением ядер клеток. Последнее обстоятельство дало бы основание увязать кариометрические исследования с данными об увеличении количества ДНК, происходящем под влиянием скрещивания. Для подтверждения этого предположения были исследованы те же виды животных (утки и кролики), на которых проводились опыты по количественному анализу ДНК. Материалом для кариометрических исследований явились участки тонкого отдела кишечника утят при вылуплении и кроликов при рождении, забитых до первого кормления. Подбирая материал таким образом, мы исходили из того, что к моменту вылупления (рождения) эпителиальные клетки кишечника дифференцированы, но в отсутствие пищи еще не проявляют своей специфической функции. В это время удается наблюдать однородную гистологическую картину, не осложненную изменениями в связи с функциональной деятельностью кишечника. Кусочки ткани промыва-

лись, фиксировались в жидкости Рего и хромировались. Указанная фиксация при окраске азаном по Гейденгайну позволяла очень четко определять границы клеток и ядер, что значительно повышает достоверность кариометрических исследований.

Измерение клеток эпителия и их ядер (по 200 для каждого вида) производилось винтовым окуляр-микрометром (об. 90, ок. 15 х). Измерялись высота и ширина клетки и диаметр ядра. Ввиду того, что ядра клеток кишечного эпителия уток имеют круглую форму, площадь их определялась по формуле  $V_n = \pi r^2$ . Полученный материал обрабатывался принятыми статистическими методами.

Таблица 9

Площадь ядер гибридных уток и их родительских видов  
(Все данные — в делениях винтового окуляр-микрометра  
об. 90, ок. 15х, МБИ-1)

Группы уток	$M \pm m$	$\sigma$	$c$
Пекинские	$0,153 \pm 0,0016$	0,024	0,15
Мускусные	$0,146 \pm 0,0017$	0,025	0,17
Гибридные (прямые)	$0,165 \pm 0,0020$	0,028	0,17
Гибридные (реципрокные)	$0,202 \pm 0,0017$	0,024	0,12

Как видно из табл. 9, наши первоначальные предположения об укрупнении ядер у гибридных форм полностью подтвердились. Разница в величине ядер между родительскими видами (мускусной и пекинской утками) невелика и находится в пределах ошибки. Это явление хорошо гармонирует с данными о количестве ДНК, приходящейся на одно ядро, содержание которой у мускусной и пекинской уток практически одинаково. Иная картина наблюдается у гибридов. Ядра гибридов по размерам значительно превышают ядра обоих родительских видов. При этом разница во всех случаях между гибридами и родительскими видами статистически достоверна. Реальные различия в величине ядер имеются также между гибридами.

Естественно было ожидать, что укрупнение ядер, происходящее под влиянием гибридизации, вызовет сдвиги в ядерно-цитоплазматических отношениях. Индекс последних вычислялся по формуле  $Np = \frac{V_n}{V_c - V_n}$ ,

где  $V_n$  — площадь ядра,  $V_c$  — площадь клетки. В то время как индекс ядерно-цитоплазматического отношения у пекинской утки равен  $0,16 \pm 0,0023$ , у мускусной —  $0,15 \pm 0,0017$ , у гибридов, полученных от прямого скрещивания, он составил  $0,24 \pm 0,004$ , а у реципрокных —  $0,55 \pm 0,12$ . Статистическая обработка материала показала достоверность разницы при сравнении гибридов с их родительскими видами.



Реальная разница обнаружена также между прямыми и реципрокными гибридами. Анализ ядерно-цитоплазматических отношений клеток у кроликов пород белый и серый великан приведен в опубликованной ранее работе (Чилингарян, 1964). Здесь лишь отметим, что указанные сдвиги в ядерно-цитоплазматических отношениях в пользу помесей наблюдаются также и у кроликов.

Отсюда можно сделать вывод о том, что описанное выше повышение количества ДНК в ядрах клеток гибридных уток и, в несколько меньшей степени, помесных кроликов находит свое выражение в укрупнении ядер и в установлении новых ядерно-цитоплазматических отношений.

Указанные сдвиги, происходящие в ядрах клеток гибридных и помесных организмов под влиянием скрещивания, могли быть следствием полиплоидизации соматических клеток. Известно, что, в отличие от растений, среди высших позвоночных животных достоверные случаи полиплоидии отсутствуют (Астауров, 1965), однако в ряде исследований за последнее десятилетие отмечается широкое распространение полиплоидизации соматических клеток и у высших позвоночных, считавшейся ранее присущей лишь клеткам растений и беспозвоночных животных (Вильсон, 1936, Geitler, 1953). Количество полиплоидных клеток в органах широко варьирует от 10 до 70% всего числа клеток, причем основная масса их у позвоночных состоит из тетраплоидных клеток (Бродский, 1964). В связи с тем, что явление соматической полиплоидизации часто сопровождается наличием большего или меньшего количества двуядерных клеток (Лагучев, 1964), мы попытались проследить за этим явлением в наших экспериментах. Результаты приводятся в табл. 10.

Таблица 10

Количество одно- и многоядерных клеток кишечного эпителия уток и кроликов

Вид животного	Кол-во исследованных клеток	В том числе			
		одноядерных	двуядерных	трехъядерных	% двуядерных клеток
Пекинские утки	2045	1876	152	17	7.43±0.58
Мускусные утки	2258	2088	161	9	7.13±0.54
Гибриды (прямые)	2051	1855	179	17	8.72±0.62
Гибриды (реципрокные)	2033	1823	205	5	10.08±0.67
Серый великан	1024	981	43	1	4.20±0.63
Белый великан	1087	1035	52	1	4.78±0.65
Помеси	1001	948	53	1	5.30±0.71

Как видно из приведенных данных, кишечный эпителий уток и кроликов, кроме основной массы одноядерных клеток, содержит также

многоядерные. При этом подавляющая часть полинуклеаров приходится на двуядерные и гораздо меньшая—на трехъядерные клетки.

Любопытно отметить, что количество двуядерных клеток у гибридных уток превалирует над их количеством у родительских видов. Последних у реципрокных гибридов на одну треть больше, чем у родительских видов. В то же время родительские виды по количеству полинуклеаров между собой практически не отличаются. Это как нельзя лучше коррелирует с приведенными ранее данными по уткам относительно количества ДНК и величины ядер. Статистический анализ числа полинуклеаров показал, что разница между реципрокными гибридами и родительскими видами достоверна. Разница же между прямыми гибридами и исходными формами не достоверна. Достоверна также разница между реципрокными и прямыми гибридами. Подсчет двуядерных клеток в кишечном эпителии кроликов, как видно из той же таблицы, выявил менее четкую картину, чем у уток.

Из работ Бага (Бага, 1959) известно, что на гистологических срезах обнаруживаются не все двуядерные клетки: сравнительное определение числа двуядерных клеток в печени на гистологических срезах и на давленных препаратах, проведенное им, показало, что в первом случае обнаруживается только 47,8% от количества двуядерных клеток, обнаруживаемого на давленных препаратах. В связи с тем, что наши исследования проведены на гистологических срезах, можно предположить, что количество полинуклеаров в исследованных нами тканях должно быть гораздо большим.

По современным представлениям двуядерную клетку можно считать функциональным аналогом полиплоидной клетки. Мы здесь не намерены обсуждать вопрос о биологическом значении двуядерных и полиплоидных клеток, т. к. он подробно рассматривается в обзорных работах Лопашова (1947), Жинкина (1962), Бродского (1964, 1964а), Бродского и Куш (1962) и др. Одно только увеличение количества ДНК предполагает большие объем и поверхность матриц для синтеза белка в клетке. В литературе не раз уже обсуждался вопрос о том, что изменение размеров клеток, их внутренних и внешних поверхностей играет существенную роль в скорости физиологических процессов (Жинкин, 1962; Липаева, 1962; Бродский, 1964). Известно также, что увеличение количества ДНК в клетке способствует «повышению интенсивности и продуктивности ядерно-цитоплазматического взаимодействия» (Баранов, Матвеев, 1962). Согласно имеющимся гисто-цитологическим исследованиям можно говорить о более высокой метаболической активности двуядерных и полиплоидных клеток по сравнению с одноядерными.

Мы понимаем, что полученные нами экспериментальные данные хотя и являются определенным основанием для предположения о наличии соматической полиплоидизации, однако, для полной убедительности, они должны быть подкреплены в дальнейшем исследованиями морфологии хромосом и цитоспектрофотометрическими данными.

Представления о позитивном влиянии скрещивания на клеточном уровне, первично вызванном генетическими факторами, возможно, обусловлены тем, что в клетках гибридных и помесных организмов создаются иные условия синтеза нуклеиновых кислот и белковых молекул, активизирующих метаболические процессы, чем у исходных чистых видов. Указанные представления согласуются с фактами, имеющимися в литературе, о том, что различного рода функциональные нагрузки ведут к активированию синтеза белков и нуклеиновых кислот (Mandel et Schmitt., 1957; Simpson, 1961; Zac, 1962; Meerson, 1965).

К обсуждаемому вопросу относятся также факты, касающиеся физиологических и биохимических отличий гибридных организмов, к изложению которых мы и переходим.

### ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ И БИОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

В связи с развитием современной генетики за последние годы возрастает интерес к изучению физиологических особенностей организмов, получаемых в результате скрещивания, однако мы, к сожалению, должны констатировать скудость данных о физиологических особенностях гибридных организмов. Литературные сообщения разрознены, а приводимые данные разнохарактерны как по объектам исследований, так и по направленности. Не претендуя на изложение вопроса в полном объеме, мы попытаемся свести этот разрозненный материал в одно целое.

В сообщении Гинтовта (1959) об опытах по скрещиванию кур легкой яйценоской русской белой породы с петухами общепользовательной породы род-айланд отмечается, что помесная птица в раннем возрасте превосходит обе исходные породы по жизнеспособности и интенсивности роста. Несмотря на больший вес и высокую продуктивность, помеси на 1 кг веса потребляли столько же или даже меньше кормовых средств, чем русская белая (по данным респираторных опытов). В соответствии с этим, помесная птица превосходила исходные породы также и по белковому обмену. Данные о лучшей оплате корма помесной птицей приводят в своих работах также Зубарева (1956) и Добрынина (1958).

Кавенцка (1958) приводит сравнительную гистологическую характеристику мышечной ткани леггорнов, московской породной группы и помесей между ними в реципрокных скрещиваниях. Исследования ее показали, что с возрастом диаметр мышечных волокон увеличивается во всех четырех исследованных группах. Однако увеличение диаметра мышечных волокон у помесной птицы, полученной в результате скрещивания петухов леггорн с курами московской породной группы, выражено значительно меньше, чем у исходных форм. Поэтому в годовалом возрасте помесные куры указанной группы имеют меньший диаметр мышечных волокон и более нежное мясо, чем обе исходные родительские формы.

По сообщению Кушнера (1964), отличие помесной птицы, полученной от скрещивания кур кучинских юбилейных с петухами белого плимутрока, по скороспелости и мясным качествам сопровождается лучшим развитием слизистой оболочки тонкой кишки и железистого желудка и более интенсивной секреторной деятельностью печени.

Исследования Колотай (Kolotaj, 1962) на 120 курах пород леггорн, род-айланд и их помесей обнаружили некоторые различия в пользу помесной птицы в отношении общего белка сыворотки крови, уровня альбумина, особенно первой фракции, и уровня  $\gamma$ -глобулина. Тот же автор в другой работе (1963) приводит данные, указывающие на лучшее использование помесными курами питательных веществ корма.

Азимов (1962) установил, что одной из причин, обуславливающих повышенную мясную продуктивность помесных птиц-бройлеров, является определенное изменение обмена веществ. Оказалось, что печень у последних более насыщена общим белковым и остаточным азотом и общим кислоторастворимым фосфором, чем печень чистопородных цыплят.

Геренчер и Штоль (Gerencser and Stohl, 1963) показали, что гибриды, полученные от скрещивания мускусной и пекинской уток, обладая явным гетерозисом по величине, характеризуются сравнительно большей активностью базофильных клеток передней доли гипофиза и щитовидной железы.

Овсяников (1948), изучая обмен веществ у свиней пород крупной белой, сибирской северной, новосибирской рябой и помесей между ними, установил лучшую переваримость питательных веществ корма у помесей по сравнению с родительскими породами. Помесные животные, как оказалось, лучше используют также минеральные вещества, в особенности фосфор. Автор, на основании указанных наблюдений, делает вывод о более совершенной пищеварительной способности помесей. Это заключение находит свое подтверждение в высоких показателях абсолютного веса пищеварительного тракта помесей, полученных от крупной белой и брейтовской пород (Смирнов, 1961). Параллелизм между гетерозисом по скороспелости, весу и оплате корма установлен Неделковым (1963) на помесях, полученных в результате скрещивания между крупной белой и крупной черной породами свиней. Еще раньше Тоневецкий (1960) у помесей той же комбинации, правда в молодом возрасте, выявил более высокий коэффициент легочного газообмена. Автор устанавливает прямую связь между интенсивностью жиरोобразования и высоким легочным газообменом у помесных свиней.

Волков и Балашев (1962) исследовали развитие щитовидной железы у растущих чистопородных хрячков украинской степной белой породы и помесей первого поколения, полученных от скрещивания маток этой породы с производителями украинской степной рябой породы. Сопоставляя особенности роста поросят и функциональное состояние их щитовидной железы, авторы приходят к выводу, что у помесных поросят интенсивность обмена веществ в целом выражена более четко, чем у чистопородных.

Гибриды и помеси, полученные от лошадей и ослов, одногорбых и двугорбых верблюдов, крупного рогатого скота и яков, различных пород свиней и кроликов, отличающиеся гетерозисом по ряду признаков, по сравнению с родительскими формами характеризуются повышенным количеством эритроцитов и содержанием гемоглобина в крови (Кушнер, 1941).

В опытах Центмиали (Szentmihailyi, 1958) показано, что у гибридных уток, полученных от мускусной и домашней, и у мулов свертывание крови происходит быстрее, чем у родительских видов. У гибридных уток денатурация гемоглобина протекает медленнее, белковая ценность и показатель альбумино-глобулина и гамма-глобулина выше, чем у исходных видов. Автор считает, что быстрое заживление ран у мулов связано с быстрым свертыванием крови у них, а устойчивость гибридных уток к заболеваниям связана с повышенной ценностью их гамма-глобулина.

В исследованиях Теодореску с соавторами (Teodorescu a. со auth., 1958) не было найдено существенной разницы в показателях процента гемоглобина, количества красных и белых кровяных шариков между гибридами, полученными в результате прямого скрещивания мускусной и пекинской уток, и исходными видами. Что же касается количества тромбоцитов, то процент последних в крови у гибридов был выше по сравнению с чистыми видами в 1,5—2 раза.

Гибриды, полученные от межвидовых и межпородных скрещиваний тутового шелкопряда, обычно отличаются от родительских форм высокой жизнеспособностью, повышенной плодовитостью и другими признаками гетерозиса. При термоактивации яиц оказалось, что партеногенез гораздо сильнее выражен у гибридов, чем у родительских форм. Так, при первичной активации яиц домашнего вида (*B. mori*) обычно только около 20% кладок дают некоторый выход партеногенетических личинок. В среднем же выход личинок равен 3—5%. Результаты активации яиц дикого вида (*B. mandarina*) еще ниже: лишь 10—15% кладок дают партеногенетических личинок, а средний выход составляет всего 0,5—1,5%. У гибридов же, полученных в результате реципрокного скрещивания ( $\text{♀ } B. \text{ mandarina} \times \text{♂ } B. \text{ mori}$ ), средний процент выхода партеногенетических личинок из неоплодотворенных яиц достигает 25, а в отдельных кладках—до 80,5 (Асгауров, 1960). Параллелизм, наблюдающийся между гибридизацией и партеногенезом, можно увязать с явлением гетерозиса. Между тем автор считает это не единственным удовлетворительным объяснением. «По-видимому,—пишет он,—связь между гибридизацией и партеногенезом не может быть достаточно глубоко понята без расшифровки тех цитологических последствий, которые вызываются различиями в строении гомологичных хромосом-партнеров в гибридном ядре».

Шахбазов и Попель (1963) изучали действие высокой сублетальной температуры на инбредных линиях и межлинейных гибридах тутового и дубового шелкопряда. В эксперименте установлена более высокая

теплоустойчивость гибридных гусениц (тутовый шелкопряд) и яиц (дубовый шелкопряд). Отмеченные особенности реакций гибридных организмов на действие высокой сублетальной температуры авторы представляют как результат специфического проявления гетерозиса.

Кусакина (1959), исследуя теплоустойчивость мышечной ткани балтийского лосося и тайменя, рипуса и лудоги, а также гибридов, полученных между ними, установила повышенную устойчивость клеток гибридов первого поколения к температурным воздействиям. Эти гибриды, кроме того, обладали высокой устойчивостью к различным неблагоприятным воздействиям и большей выживаемостью мальков. Автор предполагает, что в основе этих явлений лежит изменение структуры белков клеток под влиянием гибридизации.

Физиологические отличия между гибридным потомством и их родительскими формами более четко выражены в межлинейных скрещиваниях. В опытах Лучника (1957) по рентгенооблучению были использованы две линии мышей и гибриды, полученные от них. При дозе воздействия 600 р. спустя 20 дней после облучения процент погибших мышей родительских линий составил 32,5 и 66,3. Среди гибридных же мышей, при той же дозе облучения, случаев гибели не наблюдалось. В экспериментах по рентгенооблучению семенников мышей двух чистых линий и гибридов, полученных от них, установлена более выраженная резистентность межлинейных гибридов по сравнению с родительскими формами: спустя 30 дней после облучения в дозах 500 р. мыши одной линии погибли полностью, второй—75%, в то время как среди гибридов не было случаев гибели. Цитологические исследования показали, что при рентгенооблучении семенников в дозе 400 р. количество сохранившихся клеточных слоев в семенных канальцах у гибридов было на 10,1% больше, чем у одной, и на 67% больше, чем у другой родительской линии (Rugh a. со auth. 1961). Аналогичные результаты в экспериментах по радиорезистентности чистых линий и гибридов между ними установил Курнишков (1964). При этом как между самками и самцами, так и в зависимости от направлений скрещивания (прямое и реципрокное) существенных различий в радиочувствительности не обнаружено.

Одним из наиболее тонких методов, позволяющих находить различия между отдельными организмами, являются иммунологические реакции. Поэтому представляет интерес рассмотрение этих реакций у гибридов. Так, в опытах по скрещиванию различных пород голубей, в сыворотке крови помесных животных были обнаружены новые антигены, которых не было у родительских форм (Irvin, 1947). В нашей лаборатории был проведен ряд экспериментов по выяснению реакций, характеризующих особенности и напряженность видоспецифичности иммунитета у мускусной и пекинской уток и их гибридов. Полученные данные согласуются с наблюдениями Соколовской (1936) о наличии выраженной иммунологической специфичности исходных форм и гибридов (Павлов, Саркисов, см. наст. сб).

Бариш и Фокс (Barrish and Fox, 1956) обнаружили аналогичные иммунологические особенности гемолимфы гибридов у дрозофил.

Указанные примеры из области иммунологических реакций дают основание предполагать наличие существенных перестроек в клеточных белках гибридов.

Воловик и Кебадзе (1957) исследовали изменение изоэлектрической точки и содержания ДНК в клетках слизистой оболочки дна желудка у кроликов пород белый великан, фландр, шиншилла и помесей между ними. Количество ДНК определялось путем подсчета глыбок хроматина в ядрах. Несмотря на несовершенство метода определения ДНК, авторы обнаружили повышенное количество глыбок хроматина в ядрах помесных кроликов по сравнению с родительскими формами. Аналогичные сдвиги в пользу помесей были обнаружены и в коэффициенте изоэлектрической точки протоплазматического комплекса. Авторы полагают, что указанные изменения, вероятно, объясняются большей напряженностью синтетических процессов в протоплазматическом комплексе, возникающем при скрещивании. В другой работе Воловик и Филиппова (1963) установили различие нуклеиновых кислот в семенниках и печени кроликов в пользу помесей тех же комбинаций скрещивания кроликов.

Физиологические отличия гибридов от родительских форм проявляются и в поведении.

Брулджен (Bguelljan, 1964) изучал поведение более 400 мышей, принадлежащих к 13 инбредным линиям и гибридам первого поколения от различных комбинаций скрещиваний этих инбредных линий. Тестами служили—скорость ориентировки в лабиринте, бег на вращающемся колесе и взлезание на столб. В 70% случаев гибриды превосходили по этим тестам инбредные линии, причем в ряде случаев весьма значительно—на 20—40%. В 16% случаев гибриды получили оценку ниже промежуточной между инбредными линиями. Следовательно, в подавляющем большинстве случаев у гибридов проявился гетерозис по поведению.

Любопытный пример изменения поведения гибридов ручьевой форели (самец *S. fontinalis* x самка *S. paltausch*) приводит Браун (Brown, 1961). Мальки ручьевой форели спокойно плавали по всему аквариуму, предпочитая верхние слои воды и освещенные участки, в то время как мальки-гибриды все время держались у дна и пытались спрятаться под камнями. Реакция на свет у гибридов была отрицательная.

Сведений о физиологических отличиях гибридных растений в литературе гораздо больше, чем гибридных животных. Здесь мы ограничимся приведением нескольких примеров. Уейли (Whaley, 1952), анализируя исследования, проведенные на гибридах кукурузы, ячменя и других растений, указывает на ускоренное и усиленное накопление в клетках гибридов некоторых белковых метаболитов, в частности ростовых веществ и энзимов. Балинт (Balint, 1961), изучая содержание фосфора, азота и аденина в генеративных органах кукурузы, показал наибольшее накопление этих веществ у 10-дневных гибридных зародышей по сравнению с зародышами инцухт линии. В опытах того же автора с томатом выявлено более интенсивное усвоение  $P^{32}$  зародышами гибридов, по сравнению с инцухтированными родительскими формами.

Мацков и Овечкин (1959) на основании литературного обзора физиологических исследований над гибридами и их родительскими формами отмечают, что «...преимущества первых над вторыми могут обуславливаться главным образом (но далеко не всегда) такими их свойствами: большими размерами зародышей, более быстрым их прорастанием, большей активностью меристематических тканей, более высокой продуктивностью фотосинтеза, лучшей возможностью поглощать питательные вещества из субстрата, большей способностью синтезировать ростовые вещества и, по-видимому, другие физиологически активные метаболиты».

Заканчивая краткий обзор физиологических и биохимических отличий гибридного и помесного организмов от чистых родительских форм, происходящих под влиянием скрещивания, можно заключить, что указанные отличия имеют самый разносторонний характер и затрагивают важные функциональные стороны развития организмов. В экспериментах были показаны морфологические изменения клеток, тканей и органов, по сравнению с родительскими видами лучше приспособленных для обменных функций, в результате чего в ряде случаев улучшается рост и развитие организма при меньшей затрате корма и его составных частей, благодаря лучшему использованию питательных веществ. Опыты с применением рентгенооблучения с большой убедительностью указывают на повышение резистентности гибридных организмов, выражающейся в лучшей жизнеспособности их по сравнению с родительскими видами. Опыты по иммунологическим реакциям, содержанию нуклеиновых кислот, белковых фракций сыворотки крови и др. с большой вероятностью дают основание предположить, что под влиянием скрещивания в клетках гибридных организмов происходит перестройки, ведущие к активации метаболических процессов. Указанная активация клеток, происходящая под влиянием скрещивания, увязывается с изменениями структуры белков клеток, биохимическим обогащением зиготы, большой напряженностью синтетических процессов в протоплазматическом комплексе, ускорением синтетических процессов нуклеиновых кислот и белков и др.

Можно не сомневаться в существовании определенных биохимических и других перестроек в клеточных элементах гибридных организмов, происходящих под влиянием скрещивания, но, насколько нам известно, экспериментальных данных, подтверждающих эти предположения, для высших позвоночных не имеется.

В связи с этим определенный интерес представляют исследования сотрудников нашей лаборатории Оганесяна, Тимошенко и Саруханян, проведенные на сократительных белках скелетных мышц гибридных уток и их родительских видов.

Были изучены кинетика АТФ-фосфогидролазы и некоторые физико-химические параметры белков: оптическая активность, вязкость, денатурируемость и др., что позволило обнаружить существенные различия



в указанных параметрах между гибридами в зависимости от направления скрещивания. Так, у рецiproкных гибридов субстратное торможение ферментативной активности резко ослаблено. АТФ в концентрациях, способных полностью тормозить АТФ-фосфогидролазную активность миозина прямых гибридов, не влияет на активность миозина рецiproкных гибридов. АТФ-фосфогидролазная активность миозина рецiproкных гибридов имеет два рН максимума, а прямых гибридов—три. Эти изменения, определяющиеся конформационными перестройками белков и их комплексов, хорошо гармонируют с описанными ранее морфологическими отличиями гибридов в зависимости от типа скрещивания. Различия обнаружены также между гибридами и их родительскими чистыми видами. Это относится к рН-оптимуму, субстратному торможению и другим показателям АТФ-фосфогидролазной активности сократительных белков. Гибриды, вероятно, отличаются от исходных форм также и по четвертичной структуре исследованных белков. Свидетельством тому являются более высокая вязкость и быстрая денатурируемость миозина у гибридов по сравнению с исходными видами.

В наших экспериментах, как указывалось выше, установлен параллелизм между гетерозисом по весу и изменениями в клетках тканей гибридных и помесных организмов. Поэтому представляло определен- ный интерес выяснение взаимосвязи между этими явлениями и функциональной деятельностью какого-либо органа. В качестве модели мы избрали регенерационную активность почечной ткани. Исследования проводились на самцах кроликов пород белый и серый великан и их помесей в рецiproкных скрещиваниях (по пять голов в каждой группе в возрасте 8—12 месяцев). Группы подбирались по принципу аналогов. У животных удалялась одна (левая) почка, а по истечении 60 дней извлекалась оставшаяся почка. Представление о выраженности компенсаторной гипертрофии составлялось на основании разницы веса между удаленной и оставшейся почками. Результаты опыта сведены в табл. 11.

Таблица 11

Компенсаторная гипертрофия почек у помесных кроликов и их родительских форм

Порода кроликов	Вес удаленной почки (в г)	Вес оставшейся почки (в г)	Разница в весе почек (в г)	Разница (в %)
Серый великан (ч/п)	9,87±0,28	12,24±0,97	2,37	24,00
Помеси (♂ серый х ♀ белый)	7,88±1,06	9,90±0,43	2,02	25,63
Белый великан (ч/п)	8,34±0,49	10,90±1,17	2,56	30,69
Помеси (♂ белый х ♀ серый)	8,48±1,06	12,50±1,35	4,02	47,40

Как видно из приведенных данных, вес интактной почки по истечении двух месяцев, по сравнению с удаленной, увеличивался во всех группах. Однако это увеличение имеет различное выражение по груп-

пам. У родительских форм (чистопородных кроликов белый и серый великан) увеличение веса интактной почки происходит почти одинаково. Выражение компенсаторной гипертрофии у помесей, полученных от ♂ серый х ♀ белый великан, по сравнению с исходными родительскими видами, несколько уступает последним (2,02 г вместо 2,37 и 2,56, в то время как другая комбинация скрещивания (♂ белый х ♀ серый) по компенсаторной гипертрофии превосходит не только животных от первого типа скрещивания, но и кроликов родительских форм. Так, оставшаяся почка в этой группе кроликов увеличилась на 4,02 г, или на 47,4%. Это увеличение по сравнению с одной из родительских форм, белым великаном, составляет 1,46 г, или 57,0%, с другой—серый великан—соответственно—1,65 и 70,0.

Таким образом, данные указанного эксперимента показывают, что повышенная компенсация почечной ткани имела место только у животных одной комбинации скрещивания, в то время как другая комбинация не имеет преимуществ перед родительскими формами. Следовательно, не всегда и не во всех случаях проявляется положительное влияние скрещивания на потомство, если о нем судить, как это имело место в нашем опыте, по компенсаторной функции органа.

Данные, приведенные в настоящем разделе, тесно связаны с проявлением гетерозиса. Учитывая научное и особенно производственное значение этого явления, мы решили более подробно рассмотреть имеющиеся материалы, относящиеся к этому вопросу.

#### ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ ГЕТЕРОЗИСА

Потомство, получаемое в результате скрещивания, обычно (но не всегда) обладает более интенсивным развитием, или так называемой «гибридной мощностью», по сравнению с потомством, полученным от родственного спаривания.

Дарвин, характеризуя биологическое значение скрещивания, писал: «Доказательства, которые сейчас будут приведены, убеждают меня в существовании великого закона природы, по которому все органические существа извлекают пользу из случайного скрещивания с особями, не состоящими с ними в тесном кровном родстве, с другой стороны, по этому же закону продолжительное тесное кровосмешение приносит вред» (1941).

Разобрав многочисленные примеры увеличения размеров, мощности и плодовитости потомков в результате скрещивания, он же впервые дал причинную обоснованность данного явления, предположив, что польза от скрещивания заключается в определенных физиологических различиях половых клеток. Сопоставляя взгляды Ч. Дарвина с современными генетическими концепциями и экспериментальными данными, можно сказать, что его выводы о значении разнокачественности (дифференциации) родительских гамет для биологической полезности скре-

щивания подтверждаются современными данными (Турбин, Вахтин, 1959). Главным условием появления разнокачественности гамет, как указывает Дубинин (1955), является дивергенция форм, возникающая в процессе эволюции животных и растений и селекционной практики.

Американский генетик Д. Шелл в 1914 г. на лекции, прочитанной в Геттингене (США), предложил «гибридную мощность» называть «гетерозисом». В одной из работ он писал: «Я понимаю под этим объяснение увеличенной силы, размера, плодовитости, быстроты развития, устойчивости к болезням и к повреждениям насекомыми или к различным неблагоприятным климатическим условиям, которыми отличаются гибридные формы от соответствующих инбредных и которые возникают как специфический результат генетической разнокачественности соединяющихся родительских гамет» (Шелл, 1955).

В настоящее время термин «гетерозис» применяется как синоним «гибридной мощности».

Под гетерозисом Серебровский подразумевает повышение жизнеспособности гибридов, по сравнению с обеими родительскими формами, выражающееся наиболее наглядно в усилении роста, увеличении общих размеров и далее в понижении заболеваемости и процента отхода (смертности) на всех стадиях развития, в усилении плодовитости и различных сторон продуктивности.

Липаева (1961) вкладывает в понятие гетерозиса то специфически общее, что есть в этом явлении, наблюдаемое у гибридов высших растений и низших организмов, а именно его стимуляционный характер: усиление тех или иных сторон метаболизма, увеличение скорости роста и дифференциации тканей, увеличение плодовитости и прочее, связанное с некоторыми общими причинами.

Линтс (Lints, 1962), помимо общепринятых положений, в понятие гетерозиса включает также высокую приспособляемость гибридов к требованиям различных условий окружающей среды и способность гибридов к более интенсивному синтезу и обмену веществ.

Очевидно, что широкий диапазон взаимодействия наследственных начал, в зависимости от генетической разнокачественности гамет скрещиваемых форм и возможностей развития, обуславливает, как это и на самом деле имеет место, разное фенотипическое проявление гетерозиса. Последний обнаруживается не только при отдаленных скрещиваниях, он присущ также потомству, полученному от межрасового или межпородного, внутривидового и межвидового скрещиваний.

Весьма характерны различия, наблюдаемые в потомстве, в зависимости от направления реципрокных скрещиваний, когда в одной комбинации используется самец, а в другой—самка. Поскольку ядерные структуры особей первого поколения одинаковы, то различия, обнаруживаемые в потомстве от этих скрещиваний, мы должны приписать воздействию цитоплазмы или, более точно, материнского организма. Хорошими примерами в этом отношении являются: лошак, получаемый

при гибридизации жеребца с ослицей, и мул—при гибридизации осла с кобылой. Денисов (1958) приводит данные о жизнеспособности гибридов, полученных от реципрокных скрещиваний крупного рогатого скота с яком. При комбинации скрещивания: мать ячиха—отец швиц, из восьмидесяти отелов не обнаружено ни одного случая недонашивания плода, новорожденные гибриды обладали высокой жизнеспособностью и крепостью. В то время как при обратной комбинации скрещивания гибриды характеризовались слабостью здоровья и развития: из 160 коров стельных гибридами, 11 голов абортировали или принесли мертворожденных телят, а из родившихся телят—7 голов пало в первые два месяца жизни. Средний вес первотелок гибридов от первого скрещивания составляет 426,5, второго—278, 5 кг.

Интересный пример плазменного эффекта при гибридизации рыб приводит Павлов (1959). При оплодотворении икры горбуши молоками кеты развитие гибридов проходит нормально и они проявляют гетерозис, при обратном же оплодотворении мальки полностью погибают или превращаются в бесплодных уродов.

Влияние плазменного эффекта проявляется не только при отдаленных скрещиваниях, но и в межрасовых и межпородных скрещиваниях. Примеры, иллюстрирующие это положение, можно найти в монографии Кушнера (1964). Эти факты приобретают особый интерес в связи с тем, что в настоящее время обнаружена внеядерная ДНК, отличающаяся от ядерной по химическим и физическим свойствам (Sager, 1964).

Имеются отдельные наблюдения, указывающие на связь, при отдаленной гибридизации, между продолжительностью развития и направлением скрещивания. Так, в опытах Красинской (Krasinska, 1963) при комбинации скрещивания: мать—рогатый скот х отец—зубр, продолжительность беременности длилась 260—270 дней, при обратном же скрещивании—278—311 дней. В наших опытах, по скрещиванию мускусных уток с пекинскими, продолжительность периода эмбриогенеза гибридных утят, полученных в результате прямого скрещивания, составила 27—28 суток, а реципрокного—31—32 суток. Виллвок (Villwock, 1960) установил, что развитие гибридов, полученных от скрещивания зубчатых карпов двух подсемейств (*Tundululinae* и *Cypridoptinae*) при прочих равных условиях, длится на неделю дольше, чем развитие эмбрионов родительских видов.

Общезвестно модифицирующее влияние окружающих условий на проявление гетерозиса. Многие исследователи считают, что внешние условия оказывают на развитие гибридов не менее сильное влияние, чем генетические факторы. Гетерозис, подобно другим наследственным признакам, подвергается модифицирующему действию внутренних и внешних факторов.

Линте (Lints, 1963) в опытах с дрозофилой установил зависимость развития гибридов не только от генетического характера родительских форм, но также от их возраста и фазы развития, направлений скрещи-

вания. Он пишет о том, что если провести серию экспериментов над чистой линией дрозофилы с совершенно идентичной кардио-цитоплазмой, но с различным возрастом и различной скоростью роста, то потомство, несмотря на идентичность в генетическом отношении, будет различаться по выупляемости яиц и ходу развития.

Исследованиями Рубцова (1946) на дрозофиле установлено, что явление гетерозиса резче в том случае, когда одна культура воспитывается на картофеле, а другая на изюме, чем тогда, когда обе культуры воспитываются на одинаковом или сухом корме. Санг (Sang, 1964), сравнивая скорость роста личинок и вес взрослых особей в четырех инбредных линиях дрозофил и у их гибридов при различных концентрациях в корме некоторых питательных веществ, таких, как казеин, фруктоза, холин, РНК, лецитин и некоторые витамины и соли, нашел, что при оптимальных концентрациях питательных веществ гибриды, по изучаемым показателям, превосходили особей в инбредных линиях и, наоборот, при снижении концентрации питательных веществ корма, преимущество гибридов исчезало. Автор полагает, что каждый гибрид обладает специфической потребностью к оптимальной питательной среде и специфической реакцией на отсутствие отдельных веществ.

Киселев (1961) получил различное потомство рыб в зависимости от степени оплодотворяемости икринок, химизма воды и интенсивности солнечной радиации. При высокой оплодотворяемости икры (более 50%), зависящей от концентрации спермиев, гибридное потомство между карпом и китайским золотым карасем бывает представлено только типичными формами «золотых» карасей. Гибридные же эмбрионы при низкой оплодотворяемости икры (вследствие недостаточной концентрации спермиев и регуляций условий инкубации) вместо одной типичной формы «золотого» гибрида представлены шестью формами, три из которых характеризуются особым комплексом морфологических признаков. В одном из опытов с икрой рамчатого карпа при инкубации на солнечном свете получены карпы со сплошным чешуйчатым покровом, при инкубации в тени—карпы с зеркальным типом чешуи. В другом опыте икру карпа после овуляции передерживали в полости рыбы в течение 11,5 ч. От оплодотворения этой икры спермой круглого карася получены карпо-караси, которые по развитию усиков, формулам глоточных зубов и по числу позвонков были ближе к карасю. У гибридов, полученных из икры тех же форм, не подвергшейся передержке в полости рыб, по этим признакам отмечено матрсклинное влияние карпа (Николюкин, 1952).

В опытах Пушкинской лаборатории разведения сельскохозяйственных животных была показана эффективность гетерозиса, проявляемого в потомстве от скрещивания свиней крупной белой с хряками породы беркшир, только лишь в оптимальных условиях выращивания животных. Аналогичные результаты получены Баньковским (1963) при скрещивании свиней крупной белой и миргородской пород. Здесь оказалось, что безусловные преимущества помесей, по сравнению с исходными, выявляются лишь в хороших условиях кормления и содержания, тогда как

при умеренном кормлении эти качества не проявляются. Такие же наблюдения на помесях крупного скота приводят Кушнер (1946), Пак (1946), Чилингарян и Калантаров (1939), Чилингарян (1959). За последние годы в СССР изучены результаты свыше 120 комбинаций скрещивания различных пород и породных групп, из которых становится ясным, что размер эффекта гетерозиса весьма изменчив—от резкой выраженности его до полного отсутствия в зависимости от географических и кормовых условий (Овсяников, 1963). На непостоянство проявления гетерозиса по годам, при межпородном скрещивании у кур, в зависимости от условий среды указывает Ворошилов (1963).

Накоплен обширный материал, показывающий зависимость проявления гетерозиса в результате влияния окружающих условий и в растениеводстве (Гречухин, 1937; Gustafsson, 1946; Горобец, 1953; Lewis, 1955; Циков, 1956; и др.).

Результаты гибридизации в меньшей степени зависят от выбора исходных видов и подбора пар, взятых для скрещивания. На важность этого в свое время указывал Вавилов (1938). Он писал: «Факты и опыт показывают исключительную значимость правильного подбора исходных видовых и даже сортовых компонентов для гибридизации. Отсюда, внимание должно быть направлено как на планомерное использование исходного видового и сортового разнообразия, так и на разработку учения о подборе пар при гибридизации, с привлечением методов физиологии, фитопатологии, биохимии. Индивидуальность компонента имеет значение не только при внутривидовой гибридизации, но, как показывает опыт, и при отдаленной гибридизации, что недостаточно учитывалось до последнего времени».

Характерный пример степени проявления гетерозиса при одностороннем межвидовом скрещивании в зависимости от выбора исходных компонентов приводят Лус (1938), Денисов (1938). При скрещивании яка с местным малопродуктивным крупным рогатым скотом гибриды первого поколения проявляют гетерозис по многим хозяйственно-полезным признакам, в том числе по молочной продуктивности. При скрещивании тех же яков с заводскими породами (швицкой), гибриды гетерозиса не проявляют и по своим качествам занимают промежуточное положение между исходными видами.

Выбор исходных компонентов и пар для сочетания является главным мериллом успеха в селекции сельскохозяйственных животных. В литературе не раз указывалось на значение подбора пар для успешности скрещивания при создании заводских пород сельскохозяйственных животных и их дальнейшего совершенствования (Богданов, 1925; Калугин, 1925; Кулешов, 1947; Кравченко, 1957; Рухкян, 1960, и др.).

Исследователи, занимающиеся вопросами гетерозиса, сталкиваются с еще одной группой фактов, относящихся к проявлению этого феномена в различные периоды онтогенетического развития организма.

Аслаян (1960), установив на двухмесячных помесных эмбрионах свиней лучшие показатели пищеварительного аппарата, говорит об «эмбриональном гетерозисе». О возможности обнаружения раннего гетерозиса у гибридных эмбрионов упоминают Серебровский (1935) и Лакова (1960). Некоторыми исследователями (Кушнер, Гинтовт, 1960) установлены у помесей, полученных от скрещивания различных пород кур, большой привес и лучшая оплата корма, по сравнению с родительскими формами, только в раннем возрасте («ранний гетерозис»). Сирл (Searle, 1957) и Чилингарян (1961) в связи с особенностями онтогенетического развития гибридов млекопитающих и птиц показали отсутствие гетерозиса в начальный период постэмбрионального развития и проявление его на более поздних стадиях («запаздывающий гетерозис»).

У гибридов первого поколения, полученных от скрещивания карпа с амурским сазаном, обнаруживается гетерозис по скорости роста и жизнеспособности. Но, как указывает Кирпичников (1960), наиболее отчетливо гетерозис выражен в течение первого месяца жизни гибридов. Позже различие между гибридами и исходными формами уменьшается. Гетерозис как бы «затухает».

Известны случаи проявления гетерозиса в раннем возрасте и затухания его к концу вегетации у растений. Так, Гречухин наблюдал, что гибриды первого поколения, полученные от скрещивания итальянской и кавказской конопли, в раннем возрасте превышали родителей в некоторых случаях вдвое, но позднее эта разница исчезала и они сравнивались с родителями. Цигов пишет, что гибриды первого поколения томатов нередко бывают гетерозисными только в раннем возрасте, позднее они сравниваются с родителями или даже уступают им в развитии. Густавсон приводит данные Карпера и Мангельсдорфа о том, что отношение коэффициента варьирования гетерозисных гибридов к коэффициенту варьирования родителей по длине стебля изменяется с возрастом у сорго от 1,27 до 0,75, а у кукурузы от 1,09 до 0,89. По мнению автора, создается впечатление, что гетерозис затухает с возрастом.

Приведенные факты указывают на то, что положительный эффект скрещивания имеет свое выражение на самых различных стадиях индивидуального развития организма—начиная от зародыша и кончая взрослым состоянием.

Все еще спорным является вопрос о целостности и дискретности проявления гетерозиса. Ист (East, 1936) считал, что гетерозису свойственна целостность, что он охватывает сразу все органы растения подобно действию удобрения. У высших позвоночных данные для анализа интегрирующего нас вопроса недостаточны. Это, по-видимому, объясняется трудностями работ, связанных с забоем животных, и дороговизной опыта. Экспериментаторы обычно судят о гетерозисе по хозяйственно-полезным признакам, каковыми являются: величина животного, молочность, шерстность, яйценоскость, скороспелость, плодовитость и др. Если судить по этим признакам, то в преобладающем числе случаев

проявление гетерозиса у животных при скрещиваниях дискретно: оно отражается на одних признаках и не отражается на других.

В опытах Братанова и Дикова (1960) у овидов и капридов, полученных в результате реципрокных скрещиваний козла с овцой, как правило, наблюдается преобладание материнских признаков (экстерьер, микроморфологическое строение кожи, шерстность), молочность же и строение черепа наследуется по промежуточному типу.

По данным Бутарина (1938), гибриды первого поколения от архара и мериносовой овцы по экстерьеру очень близко стоят к архарам. Одновременно имеет место мозаичный тип наследования экстерьера: по одним экстерьерным особенностям доминирует архар, по другим—меринос, а третьи имеют промежуточный характер; при этом по шерстным свойствам, промерам глубины и охвата груди гибриды первого поколения превосходят обе родительские формы.

В ранних сообщениях Денисова (1938) гибриды первого поколения, полученные от скрещивания между яком и швицама, по большинству показателей—живому весу при рождении, срокам полового созревания, количеству молока и содержанию жира—занимали промежуточное положение. Только лишь по индексу массивности, как это имело место и у гибридов архара с мериносовой овцой, указанные гибриды превосходили оба исходных родительских вида.

При гибридизации верблюдов дромадера с бактрианом (Лакоза, 1938) в потомстве первого поколения наглядно проявляется гетерозис по размерам, силе и выносливости, в то время как по молочной продуктивности гибриды занимают промежуточное положение.

Сравнительно-анатомические исследования яков, киргизского скота и их гибридов показали (Дружинин и соавторы, 1937), что по большинству признаков гибриды занимают промежуточное положение между исходными формами. При этом по одним внутренним органам (вес яичников, число ребер) гибриды схожи с яками, по другим (вес легких и парашитовидной железы)—с крупным рогатым скотом, по третьим же (вес сердца и селезенки, печени и поджелудочной железы) гибриды превосходят родителей.

Исследование черепов *Bovinae* и их гибридов (Андреева, 1935; Боголюбский, 1935, 1960) показало, что у гибридов первого поколения большая часть краниологических признаков занимает по сравнению с родительскими видами промежуточное положение. Было также установлено (Боголюбский, 1935), что черепа гибридов и их родительских видов в раннем возрасте в большей степени сходны между собой, чем черепа взрослых животных. Промежуточный тип наследования по большинству признаков выявлен и у гибридов дикого кабана с крупной белой породой (Бутарин с соавторами, 1955).

Мы располагаем сравнительным материалом по весовым показателям внутренних органов гибридов пекинской и мускусной уток и родительских видов в месячном, двухмесячном и годовалом возрастах.

В табл. 12 приводятся данные лишь по одному из родительских



видов—пекинской утке, поскольку сравнение гибридов с этой скороспелой формой представляет наибольший интерес.

Следует отметить, что при четком проявлении гетерозиса по весу у гибридных годовалых селезней, как это показано ранее, на органном уровне он почти отсутствует: кроме некоторых сдвигов в весе мозга и поджелудочной железы, которыми отличаются гибриды от пекинской утки, разница в пользу гибридов между сравниваемыми органами, такими, как сердце, легкие, надпочечники, щитовидная железа, кишечник, практически отсутствует. Более того, показатели веса печени, почек, селезенки, гипофиза и желудка у гибридов даже меньше, чем у пекинской утки. В месячном и двухмесячном возрастах эти показатели еще

Таблица 12

Вес внутренних органов гибридных и пекинских уток в месячном, двухмесячном и годовалом возрастах (в г) (n=3)

	Одномесячные		Двухмесячные (самцы)		Годовалые (самцы)	
	гибриды	пекинские	гибриды	пекинские	гибриды	пекинские
Живой вес .. ..	185	235	657,0	813,3	2810	2360
Вес тушки .. ..	126	166	505,7	543,3	2110	1560
Сердце .. . . .	1,75	2,75	4,51	5,61	19,1	19,1
Легкие .. . . .	1,87	2,21	5,93	5,31	18,9	19,1
Печень .. . . .	10,31	15,23	27,92	38,68	34,2	40,5
Почки .. . . .	2,65	3,47	6,64	5,99	16,7	17,6
Надпочечник . .	0,08	0,05	0,078	0,118	0,084	0,089
Селезенка . . .	0,19	0,29	0,31	0,54	0,95	1,10
Поджелудоч жел.	1,71	2,49	3,77	4,13	6,8	6,5
Щитовидная жел.	0,021	0,037	0,034	0,036	0,100	0,110
Мозг . . . . .	3,02	2,90	4,32	4,29	5,8	5,2
Гипофиз . . . .	0,005	0,005	0,008	0,008	0,023	0,027
Желудок . . . .	16,25	22,28	44,12	44,12	61,40	73,50
Кишечник . . .	15,80	20,75	40,52	33,31	61,50	61,40

менее выразительны. Следовательно, при довольно ярком проявлении гетерозиса по весу животных, внутренние органы не всегда имеют ту же реакцию: в одних случаях она положительна, в других—отрицательна, иногда же не проявляется вовсе. В данном случае большая величина гибридной птицы по сравнению с родительскими видами обусловлена, по-видимому, увеличением мышечной или костной тканей. Это предположение находит подтверждение в работах вышеупомянутого исследователя Вейцмана. Гибридные утки, полученные в результате скрещивания мускусной и пекинской уток (как самцы, так и самки), превосходили по весу пекинскую утку за счет лучшего развития скелета, грудных и ножных мышц. Общий вес крови у гибридов был также больший. В то же время они уступали пекинским уткам по весу печени и длине кишечника.

Анализ большого материала по межпородному скрещиванию сельскохозяйственных животных показывает, что помеси обычно превосходят исходные формы или одного из родителей, только по отдельным признакам. В связи с этим Арзумян (1959), рассматривая имеющийся фактический материал по гетерозису крупного рогатого скота, пишет, что помеси превосходят своих родителей чаще всего по весьма ограниченному числу свойств и признаков. Кушнер (1964), анализируя данные по гетерозису сельскохозяйственных животных, замечает, что формы проявления гетерозиса могут быть самыми различными, поэтому не обязательно, чтобы гибриды или помеси превосходили своих родителей по всем хозяйственно-полезным признакам.

Из литературных источников известно, что и у растений имеется своеобразие в проявлении гетерозиса. Очень часто гибридизация положительно отражается на одних органах, не влияя на другие, а на третьи оказывает отрицательное действие. Экспериментальный материал, подтверждающий сказанное, можно найти в работах Стейнегер (Steinegger, 1953), Уивер (Weaver, 1955), Потлог и Негоеску (Poflog and Negoescu, 1958), Мелвил (Melville, 1960) и др. Отрицательное действие скрещивания проявляется и в растениеводстве, и в животноводстве. Ч. Дарвин описал белоцветковую форму *Mimulus luteus*, которая при самоопылении в ряде поколений проявила большую плодовитость и мощность, чем при перекрестном опылении. Есть указания на это и в опытах Кельрейтера (1940). В наше время такие же примеры приводят Уейли (1952), Хейс (1955), Альтшулер (1959) и др.

Таким образом, литературные сведения из области животноводства и растениеводства и собственные наблюдения убеждают нас в том, что в преобладающем числе случаев, как при отдаленном, так и при межпородном скрещиваниях, проявление гетерозиса дискретно. Он может иметь место лишь у части признаков, совсем не затрагивая других, а иногда действие скрещивания вообще оказывается отрицательным.

Существуют различные гипотезы, объясняющие явление гетерозиса гетерозиготностью, взаимодействием неаллеломорфных генов, сочетанием сбалансированных ранее отбором систем генов и др. Мы здесь не намерены их разбирать, поскольку читатель может ознакомиться с этими вопросами в специально посвященных им работах отечественных и зарубежных авторов.

Следует лишь отметить, что материалы, приведенные в данной статье, свидетельствуют о глубоком влиянии гибридизации на клеточном уровне, выражением чего являются определенные сдвиги в их морфологии и нуклеиновом составе, вероятно активизирующие метаболические процессы в клетке. Что касается полезности скрещивания, то при ее рассмотрении нужно исходить не только лишь с точки зрения удовлетворения человеческих потребностей—повышения продуктивных качеств организма, а с точки зрения тех бесконечных преимуществ, которые приобретаются организмом для жизнеутверждения вида. Послед-

нее обстоятельство приобретает особую важность для свободно живущих популяций. Мы, к сожалению, знаем о них очень мало, но, по-видимому, можно считать вполне естественным, что эти преимущества должны затрагивать самые интимные стороны развития. Об одном из таких фактов недавно сообщила Кржановска (Krzanowska, 1964). В опытах на двух инбредных линиях мышей и межлинейных их гибридах 2—4-месячного возраста было установлено, что от копуляции до формирования пронуклеусов в случае инбридинга проходит больше времени, чем в случае гибридизации. Время проникновения сперматозоидов в *pellucula* и в *vitelus*, в течение которого 50% яйцеклеток достигает той или иной стадии оплодотворения, на 2 часа дольше при инбридинге, чем при гибридизации. На основании этого автор предполагает более низкую оплодотворяющую способность сперматозоидов у инбредных самцов, по сравнению с межлинейными гибридами.

Есть основание полагать, что в природной популяции естественный отбор так формирует особей, что соединяемые при оплодотворении гаметы наилучшим образом дополняют друг друга, давая особей с высокой жизнеспособностью (Мюнцинг, 1961). При изучении генетики природных популяций дрозофилы Дубинину (1948) удалось вскрыть целый ряд физиологических, наследственно обусловленных механизмов, определяющих широкое распространение ряда форм внутривидового гетерозиса, имеющих большое значение в жизни и эволюции популяции. Гетерозис, сохраняемый в природной обстановке перекрестно оплодотворяющейся популяцией и зависящий от взаимодействия между различными аллелями и генными комплексами, назван Добжанским (Dobzansky, 1950) зутогетерозисом (настоящим гетерозисом) в противовес так называемой пышности. Последнее явление характерно для тех случаев, когда продукты кроссов показывают до некоторой степени ненормальную величину роста, настолько сильно и односторонне выраженную, что она может быть использована только человеком у культурных растений и домашних животных, в то время как в природных условиях это не представляло бы ценности. Гетерозис, проявляющийся в хозяйственно-полезных признаках, нельзя отождествлять с адаптивным значением новых качеств гибридов, так как большая величина того или иного признака у гибридного организма не обязательно должна приводить к увеличению приспособленности последнего к условиям жизни.

Можно допустить, что под влиянием скрещивания в результате объединения в зиготе различным образом дифференцированных гамет создаются благоприятные ядерно-цитоплазматические отношения, ведущие к активации метаболических процессов в клетке. Последнее может быть обусловлено изменениями, связанными с синтезом белков и нуклеиновых кислот в результате поступления новой генетической информации.

Представление о положительном действии скрещивания, проявляющемся на клеточном уровне, которое, по-видимому, имеет широкое рас-

пространение, не означает, что это действие всегда должно быть сопряжено с явлением гетерозиса. Обычно о проявлении последнего судят по хозяйственно-полезным признакам, большинство которых обусловлены многими парами генов. Наследование полигенных признаков происходит очень сложно и оно еще недостаточно изучено. Степень эффекта полигенов сильно варьирует и, кроме того, развитие этих признаков является суммарным результатом многих и разнообразных, по характеру своего действия, причин. Мысль о том, что гетерозис является частью более широкой проблемы развития, точнее, проблемой наследственной регуляции процессов развития организмов, высказал Турбин (1961) в связи с гипотезой генетического баланса. Еще раньше аналогичную концепцию о природе гетерозиса развил Мазер (Mather, 1942, 1943, 1955) в работах, посвященных изучению закономерностей полигенного наследования.

Нам кажется, что рассматривая проблему гетерозиса, как часть более обширной проблемы развития, можно лучшим образом раскрыть и понять своеобразие фенотипического проявления гетерозиса. С этих позиций становятся объяснимыми и проявление гетерозиса на разных стадиях онтогенетического развития, и дискретность его выражения в различных признаках, и отрицательное действие скрещивания в некоторых случаях.

#### К ВОПРОСУ О ПРИЧИНАХ БЕСПЛОДИЯ

Как было указано, основными препятствиями, с которыми сталкивается экспериментатор при гибридизации животных, является нескрещиваемость исходных видов и частичная или полная стерильность полученных гибридов. Несмотря на то, что научная и прикладная гибридизация занимает умы многих биологов самых различных специальностей, проблема преодоления бесплодия гибридов остается одной из важнейших и недостаточно изученных проблем. Стерильность гибридов обусловлена разнообразными причинами, подробная классификация которых (для птиц) дана в работах Поля и Тифензее (Poll und Tiefensee, 1907).

Проблема бесплодия гибридов складывается из двух основных вопросов: эколого-физиологического, связанного с нашим незнанием потребностей гибрида, и собственно бесплодия гибридов, определяющегося нарушением половой деятельности. Подобные соображения заставили Поля предполагать, что одного факта неполучения потомства от гибрида еще недостаточно для утверждения о его бесплодности без тщательного изучения гаметогенеза. К сожалению, мы почти не располагаем экспериментальными данными об эколого-физиологических потребностях гибридных животных, в то время как последние характеризуются глубокими морфо-физиологическими отличиями от родительских видов. Эти отличия, как было показано в данной работе, в конечном счете обуславливают иной характер индивидуального развития и в ряде случаев оказываются настолько глубокими, что определяют совершенно иную реакцию гибридов на окружающие условия жизни. Характерным

примером в этом отношении может служить гибрид, полученный от рипуса и чудского сига. В связи с изменившейся формой рта и жаберно-глоточного аппарата гибрид с одинаковым успехом, в отличие от родительских видов, поедает и планктонные, и бентические организмы. Интенсивность питания гибрида всегда выше, чем у исходных родительских видов (Нестеренко, 1959). Известны случаи строптивного поведения и дикого нрава у межвидовых гибридов птиц и млекопитающих.

Наши представления о жизненных потребностях гибридного животного весьма ограничены. Мы почти ничего не знаем об оптимальных условиях роста и развития гибридов, особенно это касается эмбрионального периода жизни. Совершенно недостаточны наши знания о гормональных и ферментативных особенностях, пищевых потребностях, стереотипе поведения и других сторонах отправления гибридного организма. Обычно при выращивании гибридов все это не учитывается, что часто ведет к неудачам, большой эмбриональной смертности, гибели потомства и другим нежелательным явлениям. Представление о том, что жизненные потребности гибрида будут совпадать с таковыми одного из исходных видов, взятых для скрещивания, или более или менее будут промежуточными между потребностями родительских видов, как было указано выше, не оправдано. Успехи И. В. Мичурина в гибридных работах в известной мере объясняются разработанной им системой приемов воспитания гибридного растения. К сожалению, такой системы для гибридных животных до сих пор нет. Необходимы серьезные исследования и поиски в этом направлении.

Работы многих авторов показывают, что стерильность гибридов в большинстве случаев определяется аномалиями репродуктивных функций. Детальное анатомическое и гистологическое изучение гонад бесплодных гибридов птиц было впервые проведено Полем (1906). Было произведено сравнительное гистологическое описание гонад гибридов мускусной и домашней уток и канарейки с чижом, овсянкой, щеглом и зеленушкой. Семенники гибридов в период внебрачного сезона (полученных от реципрокных скрещиваний мускусной и домашней уток) не отличимы по строению от родительских видов. Сходны они и при грубом гистологическом сравнении. В обоих случаях обнаруживаются тонкие семенные каналцы с относительно широкими просветами, выстланные однослойным или иногда двуслойным высоким кубическим эпителием. Совершенно иной вид имеют железы, изученные в период половой активности. В гибридных семенниках, в отличие от семенников родительских видов, вместо правильно расположенного спермиогенного эпителия наблюдаются нарушения его нормального строения, варьирующие в широких границах. Просветы каналцев различны по ширине и заполнены ненормальными, порой гигантскими клетками, содержащими до 20 и более ядер. Сперматогенез не завершается образованием сперматозоидов, а останавливается на стадии деления сперматоцитов первого порядка. Нарушения сперматогенеза происходят как у прямых, так и у реципрокных гибридов. Подобные же

явления, по предположению авторов, должны были иметь место и у самок, хотя непосредственно они их не исследовали.

Соколовская (1935, 1935 а, б), исследовав яичники гибридов, полученных в результате скрещивания тех же видов уток, выявила макроморфологические различия гонад гибридов в зависимости от направления скрещивания. Гибридные самки, полученные от реципрокного скрещивания, имеют яичник с выраженным овогенезом, нормально развитые отделы яйцевода и несут нормальные с виду, хотя и мелких размеров, яйца. Самки же, полученные в результате прямого скрещивания, наоборот, имеют совершенно недоразвитый яичник в виде небольшого темно-красного образования неправильной формы; яиц, естественно, они не несут. Макроморфологическая и гистологическая характеристика половых желез гибридов, полученных от мускусных и домашних уток, дана также работниками «Аскании-Нова» (Треус и соавторы), в основном подтвердившими исследования предыдущих авторов. При этом были выявлены и некоторые детали: семенники гибридов внешне, как правило, достигают полного развития, иногда превосходят по размерам и весу семенники домашних, но всегда крупнее желез мускусных уток. Сперматогенез, однако, не завершается образованием полноценных спермиев, а прерывается на стадии массового продуцирования сперматоцитов 1 и 2 порядка и, в меньшей мере, сперматид. Чрезвычайно редко встречаются физиологически незрелые сперматозоиды неправильной формы, совершающие лишь колебательные движения. Имеют место случаи дегенерации и распада отдельных клеток спермиогенного эпителия. Среди дегенеративных клеток встречаются крупные многоядерные клетки.

Проведенные совместно с Павловым и Саркисовым (см. наст. сб.) наши исследования также выявили различные нарушения в ходе гаметогенеза у самцов гибридов (от мускусной и пекинской уток), доходящего до стадии сперматоцитов 1 порядка, в отдельных случаях до сперматид и лишь в виде исключения—завершающегося образованием отдельных атипических сперматозондов.

Изучение репродуктивной функции гибридных самок показало, что последние в зависимости от происхождения резко отличаются друг от друга строением полового аппарата. Самки, полученные в результате прямого скрещивания, яиц обычно не кладут. Яичники сильно редуцированы (рис. 6б), вителлогенез нарушен и незавершен, как правило овулируют недоразвитые желтки, зачастую встречаясь в брюшной полости на различных стадиях резорбции. Часть желтков, не покидая яичника, резорбируется на месте, а некоторые фолликулы претерпевают кистозное перерождение. Яйцевод сильно редуцирован и оставляет впечатление ни разу не функционировавшего органа. Нелишне отметить, что у самок этой группы развитие репродуктивных органов и становление сопутствующей ему функциональной деятельности протекает значительно медленнее, чем у исходных видов, и приостанавливается, не завершив этого процесса, к концу второго года жизни. У самок, полу-

ченных от реципрокного скрещивания, репродуктивная функция может быть охарактеризована как система, имеющая нарушения в своих последних звеньях (рис. 6в). Так, всем самкам этой группы присуще промежуточное положение по срокам полового созревания относительно исходных форм. Они начинают яйцекладку в 7—8-месячном возрасте. Количество снесенных яиц на голову оказывается сходным с таковым у мускусных уток. Отклонения наблюдаются только по величине яиц (рис. 7), вес которых колеблется в пределах от 40,8 до 59,3 г, в то время как у пекинских уток он составляет 71,0—95,5 г, а у мускусных уток— 59,4 и 68,5 г (по данным 1964 года).

Гибридные самки этой группы отличаются также по продолжительности пожизненного репродуктивного периода. Так, если исходные виды сохраняют способность к яйцекладке на протяжении 5—9 лет, то у гибридных самок она отмечается только в течение двух сезонов.

Всеми исследователями отмечается, как характерное явление, атипическое деление клеток герминативного эпителия, сопровождающееся образованием гигантских клеток, содержащих большое количество ядер, что указывает на нарушения в механизме распределения хромосом.

Изложенный материал свидетельствует о том, что у гибридных уток, полученных в указанных скрещиваниях, нарушения воспроизводительной системы обнаруживаются на различных стадиях спермато- и овогенеза. Несколько обособленное положение занимают самки реципрокной группы, характеризующиеся нарушением репродуктивной функции в последних звеньях, в связи с чем, нам кажется, они могут явиться наиболее перспективной формой для дальнейших работ по преодолению бесплодия гибридов.

Нескрещиваемость различных видов и бесплодие их гибридного потомства были известны Ч. Дарвину, который после детального анализа имеющегося в то время в его распоряжении материала пришел к заключению о том, что это «исключительно зависит от природы их половых элементов, а не от какого-нибудь различия в их строении или общем складе» (1935). Причины, обуславливающие стерильность гибридов, далеко еще не вскрыты до конца, но цитологические исследования последних лет значительно расширили круг наших возможностей в понимании этого сложнейшего биологического явления.

Предположение о том, что бесплодие гибридов вызывается нарушениями в процессе созревания их половых клеток, впервые было высказано Геккером (цитировано по Лусу). Доказательства правильности этой гипотезы, однако, были даны позже Федерлеем (Federley, 1913), изучавшим поведение хромосом в сперматогенезе гибридов различных видов бабочек. Он обнаружил отсутствие конъюгации между гомологичными хромосомами и обусловленные этим нарушения в нормальном процессе мейотического деления. Нарушения в клеточном делении, сопровождающиеся элиминацией или нерасхождением хромосом, были установлены и у гибридов иглокожих, рыб, амфибий (Baltzaer,

1910; Kupelweiser, 1912; Morris, 1914; Tchou-Su, 1931; Schönmann, 1938; Нилюкин, 1952, 1964; Бурцев, 1962 и др.). Впоследствии, в различные годы были опубликованы работы, в задачи которых входило изучение цитоморфологических особенностей гаметогенеза у гибридов высших позвоночных.

Помимо обсуждавшихся выше работ, проведенных на гибридах пекинской и мускусной уток, следует отметить исследования Бутарина (1935), изучавшего гибридов архара и курдючных овец. Соколова с соавторами (1936)—по морфологии хромосом у гибридов отряда куринных, Ивановой (1947)—на гибридах крупного рогатого скота с яком и др.

Заслуживают внимания исследования Новикова (1939, 1959), подробно изучавшего сперматогенез у плодовых и бесплодных гибридов ряда млекопитающих. Гистологическое и цитологическое изучение семенников межвидовых плодовых гибридов, полученных при скрещивании одnogорбого верблюда с двугорбым, муфлона с меринсовой овцой и крупного рогатого скота с аравийским зебу, как и следовало ожидать, показало, что в целом сперматогенез у них идет нормально.

Совершенно иная картина наблюдается у бесплодных гибридов, полученных при скрещивании самок зебу с бантенгом, лошади с ослом и куланом. В этих случаях на всех поперечных срезах канальцев хорошо видны нарушения в сперматогенезе: у одних он не идет дальше образованных сперматогоний, у других достигает сперматоцитов 1 порядка, а у третьих заканчивается сперматоцитами 2 порядка. Особенностью семенных канальцев указанных гибридов является их «запустевание», наличие значительного количества дегенерирующих клеток и распадение сперматогенного эпителия (Новиков, 1960).

Весьма характерным не только для бесплодных, но и для плодовых гибридов являются случаи атипического деления, приводящего к образованию клеток с нередуцированным или увеличенным (вдвое и более) числом хромосом. Так, у гибридов верблюдов обнаружены клетки увеличенных размеров, с числом хромосом в них, достигающим до 130 и более, в то время как диплоидный набор равен примерно 80. Атипическое деление с образованием многоядерных клеток значительно раньше было обнаружено в семенниках у мулов (Wodsedalek, 1916). Сходная картина атипического сперматогенеза, выражающаяся в нарушениях при распределении хромосом, наблюдается, как было показано и в нашей лаборатории, также у гибридов, полученных от скрещивания пекинской и мускусной уток. Эти нарушения сопровождаются появлением большого количества полинуклеаров в спермиогенном эпителии.

Подробный цитологический и генетический анализ этого биологического явления у дрозофил дается в монографии Соколова (1959). При скрещивании двух хорошо разграниченных видов дрозофил *virilis* и *littoralis*, гибрид развивается нормально, когда материнская форма принадлежит *littoralis*, если же материнской формой служит *virilis*, то развитие гибридов нарушается. Поскольку структура ядра зиготы в



обоих скрещиваниях одинакова, то различия, обуславливающиеся реципрокными скрещиваниями, должны быть объяснены лишь воздействием цитоплазмы. Изучение гибридов показало, что в основе плазменного эффекта лежит нарушение митоза на ранних стадиях развития, приводящее к расстройству эмбриогенеза, гибели значительной части зародышей и появлению уродливых особей. Сущность этих изменений, по-видимому, сводится к несовместимости цитоплазмы *Dg. virilis* и хромосом *Dg. littoralis*, которые не могут в этих условиях осуществить нормальный митотический цикл, и выражается в наличии ненормальных, толстых, разбухших хромосом в диплоидных наборах; отставании отдельных крупных хромосом в анафазе, а также нахождении их вне покоящегося ядра; нерасхождении части хромосом, т. е. одного из родительских наборов, в результате чего в одном и том же зародыше появляются гаплоидные и триплоидные ядра; элиминации одного из наборов хромосом, в результате чего возникают полностью гаплоидные зародыши; в пикнозе ядер, полиплоидизации их или наличии ядер, превышающих по своим размерам в 2—3 раза диплоидные ядра.

Соколов, анализируя собственные и литературные данные цитологических картин гетерогенного скрещивания насекомых, иглокожих, рыб и амфибий, приходит к выводу о сходном механизме нарушения митозов у отдаленных гибридов, в основе которого лежат нерасхождение и элиминация отдельных хромосом или всего набора одного из геномов, чаще всего происходящие под влиянием чужого вида.

Таким образом, можно констатировать широкое, если не всеобщее, распространение нарушений клеточного деления у гибридов при отдаленных скрещиваниях. Атипичский митоз у последних связан с двумя явлениями—элиминацией и нерасхождением хромосом одного из геномов, происходящих под влиянием цитоплазмы или ядра чужого вида. Оба эти процесса могут затрагивать отдельные хромосомы или весь набор. Лус в 1938 г. высказал предположение о том, что причины нарушения конъюгации хромосом и бесплодия межвидовых гибридов не могут быть отнесены целиком за счет хромосомных перестроек, а их следует искать в тех условиях, которые создаются в клетке (плазме) в результате взаимодействия геномов чуждых видов. Отсюда следует, что нарушение митозов в этих случаях не является первопричиной бесплодия гибридов, а само обусловлено создавшимися условиями. О том, что условия функциональных отношений в гибридной клетке являются иными, чем в нормальной, свидетельствуют данные, приведенные выше и касающиеся количества ДНК и ядерно-цитоплазматических отношений у гибридных и исходных форм. Соколов считает, что сущность цитологических изменений в митозе, которые вызывают нарушение нормального поведения хромосом, в настоящее время не ясна. В общей форме можно лишь высказать соображение такого порядка. Возможно, что для хромосом генома, подвергающегося элиминации в процессе атипичского митоза, не хватает каких-то условий для нормального воспроизводства хроматид и своевременного их расхождения. Не исключено, что это сви-

зано с нарушением синтеза нуклеиновых кислот во время репродукции хромосом.

Изложенное выше убеждает нас в том, что причины атипического митоза нужно искать в первую очередь в сложных взаимодействиях между ядром и цитоплазмой.

В печати периодически появляются сообщения о получении гибридов, вызывающие некоторые сомнения. К такому нужно отнести сведения, полученные из Китая, о том, что в селе Восток уезда Хомень, провинции Юнань, крестьяне, путем скрещивания буйволиц с быками местного крупного рогатого скота, получают гибридов (Ван Фу-Чжао, 1959; Арзуманян, 1961). При этом гибридные самки, скрещиваемые с быками местного скота или с буйволами, дают потомство, которое по внешнему виду больше напоминает буйволов.

Вейцман совсем недавно сообщил о получении им потомства при возвратном скрещивании самцов гибридов первого поколения (от пекинской ♀ и мускусного ♂ уток) с самками одного из родительских видов (пекинской уткой). Появление таких плодовитых гибридов, если оно действительно имеет место, можно объяснить случайностью. Быть может, при вовлечении в гибридизационный процесс большого количества индивидуумов можно натолкнуться на такие единичные примеры, но решать проблему несовместимости скрещиваемых видов и бесплодия гибридов таким путем, очевидно, бесперспективно. Между тем, в некоторых экспериментах, при использовании различных приемов воздействия на организм скрещиваемых форм, получены положительные результаты, в то время как аналогичные скрещивания ранее оказались безрезультатными. Сюда в первую очередь следует отнести работы Братанова и Дикова по получению межродовых гибридов от овцы и козла, названных ими овидами, и реципрокных гибридов от козы и барана—капридов. Авторы, в отличие от своих предшественников, получивших негативные результаты, до скрещивания применяли ряд биологических приемов, сближающих эти организмы. Они заключались в следующем:

1. Группе овец и коз до начала случной кампании в течение трех месяцев реципрокно инъецировалась гетерогенная кровь другого рода. Кровь вводилась парэнтерально, два раза в неделю, в дозе 10—15 мл.

2. В другой группе овец и коз женские половые пути подвергались воздействию спермы другого рода. Эта обработка начиналась за три-четыре месяца до спаривания и проводилась два раза в неделю многократно.

3. Третья форма обработки состояла в непосредственном воздействии на сперматозоиды, при этом сперматозоиды одного рода сохраняли в спермиальной жидкости или в гомогенизированных умерщвленных сперматозоидах другого рода. Сперматозоиды в этой новой среде сохраняли в продолжении 24 ч. при температуре 8—10°C, после чего они использовались для искусственного осеменения овец и коз, предваритель-

но подвергнутых обработке гетерогенной кровью или спермой по описанной выше методике.

4. В одной серии опытов группа овец и коз была одновременно подвергнута воздействию гетерогенной кровью и спермой и искусственно осеменена обработанной спермой. После осеменения инъекции гетерогенной кровью продолжались в период беременности.

Самый высокий процент оплодотворения был получен в той группе овец и коз, которая подвергалась комбинированной предварительной обработке одновременно тремя методами: воздействием на материнский организм гетерогенной кровью, введением в женские половые пути гетерогенной спермы и осеменением промытыми спермиями, сохраняемыми в умерщвленной гомогенизированной сперме другого рода. Всего от осеменения 172 овец и коз был получен 31 гибрид. Полученные гибриды имеют смешанную, по выражению авторов, наследственность, с преобладанием материнских признаков. У гибридов наблюдается сильно выраженный гетерозис по росту, шерстной продуктивности и устойчивости к заболеваниям. Самки-овиды при возвратном скрещивании с баранами дают потомство, самцы же оказались стерильными.

Заслуживают внимания также работы Войтишковой (Vojtiskowa, 1958), связанные с иммунологической реактивностью скрещиваемых животных. Опыты автора по трансплантации кожи у различных видов птиц показали, что инъекция эмбрионам-реципиентам клеток костного мозга доноров облегчает взаимную трансплантацию тканей в дальнейшем. В процессе развития реципиент адаптируется к антигенам донора и перестает вырабатывать против них антитела.

Принципиально аналогичные результаты были получены в опытах по скрещиванию цесарок с петухами. В опытах, где петухам интервенционно вводили кровь цесарок (3 раза в неделю по 0,5—1,0 мл), а цесаркам кровь петухов, количество оплодотворенных яиц при скрещивании составило 88%, при вылупляемости—13%, а вылупившиеся гибриды обладали нормальной жизнеспособностью, в то время как в контрольной группе количество оплодотворенных яиц составило всего 34%, а вылупление—6%. Все вылупившиеся цыплята погибли в первые 5 дней. Изучение титра агглютинации у опытной птицы показало, что вливание чужей крови приводит к резкому снижению продукции антител против чужих эритроцитов. Скрещивание было произведено в период, когда снижение титра проявилось в полной мере.

Ивановой (1960) путем специального подбора пищевых компонентов, стимулирующих сперматогенез, и переливания крови от половозрелых быков к неплодовитым удалось от быка «Вольта» (9/32 крови яка) получить потомство при скрещивании его с гибридными самками первого поколения. Полученные самцы от этого скрещивания оказались с нормальным гаметогенезом и, следовательно, плодовитыми, в то время как самцы, полученные в результате скрещивания крупного рогатого скота с яком, в первом, во втором и третьем поколениях от возвратного скрещивания обычно оказываются стерильными. Результаты биохими-

ческого исследования спермы, произведенного автором, выявили значительно меньшее количество фосфора (что указывает на нарушение фосфорного обмена) и большее—редуцирующих веществ (показатель нарушения окислительно-восстановительных процессов) в сперме бесплодных гибридов по сравнению с плодовитыми. Братанов и Диков показали отсутствие  $\gamma$ -глобулиновой фракции в сперме бесплодного овида, в то время как эта белковая фракция всегда имеется в сперме барана и козла.

Положительно оценивая работы по преодолению нескрещиваемости видов, которые, по-видимому, проведены под влиянием оригинальных работ И. В. Мичурина, необходимо изыскать пути и возможности воздействия на гибридные организмы химическими, физическими, гормональными и другими агентами с целью нормализации ядерно-цитоплазматических взаимоотношений.

Как было указано выше, гибридные самки, полученные от реципрокного скрещивания между мускусной и пекинской утками, по нашему мнению, могли бы служить материалом для работ по преодолению бесплодия. Определенные перспективы в этом направлении вытекают из исследований, проведенных автором совместно с Магакяном. Нами к группе гибридных самок был подсажен пекинский селезень, родителям которого были произведены инъекции изолированных ядер эритроцитов мускусной утки. Кроме того, гибридным самкам в начале яйцекладки производилась однократная подсадка ткани передней доли гипофиза (лошади) в количестве 150 мг на голову.

От гибридных самок было получено 179 яиц, часть которых была положена в инкубатор (120 штук), а другая—вскрыта для изучения строения зародышевых дисков гибридов второго поколения до начала инкубации. На 6-й день инкубации яйца овоскопировались и вскрывались. В 119 из них не было отмечено никаких сдвигов в развитии. В одном же яйце был обнаружен зародыш, речь о котором пойдет ниже.

Зародышевые диски гибридов второго поколения резко отличаются от описанных ранее дисков гибридов первого поколения. Прежде всего следует отметить чрезвычайную вариабильность ступеней развития зародышевых дисков. Если у гибридов первого поколения крайние варианты незначительно отличаются от средних, то у гибридов второго поколения прослеживается целая гамма достаточно резко отличающихся друг от друга вариантов, дошедших в своем развитии до разных этапов дифференцировки и находящихся на той или иной ступени распада. В целом их можно разделить на 4 группы.

Первая из них представлена наименее продвинувшимися в своем развитии зародышевыми дисками (рис. 9 а, б). В центральной части таких дисков можно видеть группу разложившихся мероцитов (6—8), среди которых, однако, встречаются еще не подвергшиеся разложению. Образовательный желток сильно вакуолизирован и содержит мало желточных зерен.

Следующая по степени развития группа зародышевых дисков характеризуется более далеко зашедшим процессом дробления, в результате которого насчитывается большее число мероститов, чем в предыдущей группе (12—20) (рис. 9 в, г). Величина их достигает 200—250 мк. Расположены они рыхлой массой, окруженной гомогенной и базофильно окрашенной субстанцией. Образовательный желток также сильно вакуолизирован. Никаких отчетливых признаков организации наблюдать не удается.

В третьей группе зародышевых дисков можно отметить едва намекающуюся дифференциацию на наружный и внутренний зародышевые слои (рис. 9 д). Поверхностный слой клеток разложился более сильно, чем внутренний, что объясняется различием в возрасте клеток верхнего и внутреннего слоев. Цитоплазма клеток сильно вакуолизирована и слабо окрашена в результате невосприимчивости к красителям из-за резорбции.

Последняя группа наиболее развитых зародышевых дисков характеризуется наличием довольно четких признаков, дифференцировки на экто- и энтодермальные слои (рис. 9 е). Под эктодермальным слоем клеток видна подзародышевая полость. Эктодермальные клетки мельче, круглоовальной формы, размеры колеблются в пределах 30—40 мк. Энтодермальные клетки крупнее, сильно варьируют по величине и обнаруживают попытку дифференцироваться на кишечные и желточные. Несмотря на это, четкого слоя не образуют. В большинстве клеток как эктодермального, так и энтодермального слоев наблюдается пикноз ядер и автолитические процессы в цитоплазме. Эту картину дополняет обнаруженный на шестой день инкубации и достигший наибольшей степени развития зародыш гибрида второго поколения, полученный от возвратного скрещивания гибрида реципрокной самки с пекинским селезнем (рис. 8).

Судя по данным макро- и микроскопического анализа, развитие его отставало примерно на 18—24 часа от эмбрионов исходных форм. Ко времени извлечения из яйца у зародыша оказался достаточно развитым головной мозг с особенно заметным разрастанием среднего пузыря. Представлены полушария переднего мозга в виде небольших латеральных выпячиваний и зачаток глаза. Амнион слабо развит. Вообще, передняя часть туловища развита непропорционально больше, чем задняя. Заложены почки передних конечностей, в то время как задние еще отсутствуют полностью. Количество пар сомитов равно 38. В передней части туловища можно отметить развитие миобластов. Представлена предпочка и заложена первичная почка. В сердечной трубке обнаруживаются признаки формирования предсердий и желудочков. Образованы зачатки легочных мешков. При большом увеличении обнаруживается весьма интересная особенность—чрезвычайно малое количество митотирующих клеток. В цитоплазме заметны артефакты—следствие автолиза. В результате распада цитоплазмы границы клеток большей частью плохо различимы. Встречаются пикнотические ядра.

Эти данные свидетельствуют о довольно широком диапазоне изменчивости уже на самых ранних стадиях развития гибридов второго поколения. По всей вероятности, репродуктивные органы самок-гибридов первого поколения продуцируют качественно неоднородный яйцевой материал, что и определяет различную степень развития зародышевых дисков гибридов второго поколения. Это обстоятельство обязательно должно быть учтено в дальнейшей работе по преодолению бесплодия гибридов первого поколения, так как оно может способствовать (при определенных сочетаниях пар самца и гибридной самки) полному развитию гибридов второго поколения.

Несомненный интерес представляет обнаружение в инкубированных яйцах, снесенных гибридными самками, зародыша, достигшего довольно высокой ступени развития. При исключении возможности партеногенеза можно допустить образование его в результате оплодотворения яйца спермой пекинского самца. Если учесть, что пекинский селезень был обработан изолированными ядрами эритроцитов мускусной утки, а самкам в начале яйцекладки была подсажена ткань передней доли гипофиза, то вероятность такого допущения увеличивается.

Резюмируя изложенное, можно сказать, что репродуктивные качества самок-гибридов первого поколения, полученных от скрещивания пекинской и мускусной уток, не исключают возможности дальнейшей работы по преодолению их бесплодия, однако для полного восстановления развития гибридов второго поколения необходимо проведение тонких цито-биохимических исследований зародышей с целью выявления и ликвидации нарушений, имеющих место в эмбриогенезе гибридов второго поколения, путем экспериментального вмешательства в их развитие.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экспериментальные и литературные данные, приведенные в настоящей работе, более или менее полно характеризующие биологические особенности развития гибридного организма, убеждают нас в том, что гибрид по целому ряду экологических, морфо-физиологических и биохимических признаков не всегда занимает промежуточное положение между родительскими чистыми видами, а является качественно новой формой.

В связи с этим при отдаленной гибридизации животных, в целях повышения ее результативности, важное значение приобретает разработка стройной системы обеспечения жизненных условий развития гибридов, включающая в себя методы и приемы инкубации, осеменения, содержания, кормления и базирующаяся на строго научном анализе важнейших особенностей развития данной гибридной формы, обусловленной только ей присущими наследственной структурой и реакцией на окружающие условия жизни.

За последнее десятилетие в литературе накоплен интересный фактический материал, свидетельствующий об интенсификации жизненных

процессов в гибридных организмах по сравнению с родительскими формами. В наших экспериментах выявлены особые взаимоотношения между ростом, развитием и некоторыми физиологическими отправлениями гибридных организмов, проявляющиеся в измененной морфологии клеток последних, укрупнении клеток и ядер, увеличении количества ДНК в ядрах, новом ядерно-цитоплазматическом взаимодействии, перестройке физико-химической структуры некоторых белков, активации метаболических процессов и др. Эти изменения находят также выражение в появлении большего числа полинуклеаров, что вместе с увеличенным количеством ДНК в ядрах клеток гибридов может свидетельствовать о полиплоидизации по крайней мере некоторой части клеток гибридов. Последнее предположение, естественно, требует проверки и подтверждения при помощи других методов биологического анализа, тем не менее наши данные могут представить интерес для дальнейших исследований в этом направлении.

Надо полагать, что полезность скрещивания действительно имеет всеобщий характер, как об этом писал Дарвин, и проявляется в разнообразных признаках и свойствах, весьма важных для жизнеутверждения вида. Вместе с тем ей не всегда и не во всех типах скрещивания сопутствует проявление так называемой гибридной мощности, или гетерозиса. Последний, как об этом не раз писалось в литературе, является лишь частью более широкой проблемы развития, точнее, проблемы наследственной регуляции процессов развития.

## Ա. Հ. ԶԻԼԻԳԱՐՅԱՆ

### ՀԻՔՐԻԴՆԵՐԻ ԶԱՐԳԱՑՄԱՆ ԲԻՈԼՈԳԻԱՆ ՄԻՋՏԵՍԱԿԱՅԻՆ ԵՎ ՄԻՋՑԵՂԱՅԻՆ ՏՐԱՄԱԽԱԶՄԱՆ ԴԵՊՔՈՒՄ

#### Ա մ փ ո փ ու մ

Հիբրիդիզացիան լայն տարածում ունի բուսական ու կենդանական աշխարհում: Տրամախաչման միջոցով (կիրառելով ընտրողականության մեթոդները) կատարելագործվում են գոյություն ունեցող սորտերն ու ցեղերը և առաջանում նորերը:

Հաճախ (բայց ոչ միշտ) տրամախաչման ժամանակ ազդակցական բուծման հակառակ, ստացված սերունդը օժտված է լինում այսպես կոչված, հիբրիդային հզորությամբ: Վերջինս արտահայտվում է նրանով, որ հիբրիդները համեմատած ծնողական ձևերի հետ, աչքի են ընկնում բարձր կենսունակությամբ, փարթամ զարգացմամբ, առավելագույն պտղաբերությամբ:

Դարվինը, անալիզի ենթարկելով նման բազմաթիվ տվյալներ, ենթադրեց, որ հիբրիդային հզորությունը պայմանավորված է սեռական բջիջների ֆիզիոլոգիական որոշակի տարբերությամբ: Դարվինի տեսակետը ծնողական ձևերի սեռական բջիջների տարրակության մասին (շերտավորում), նրանց նշանա-

կուսիցները տրամախաշման օգտավետութեան համար, համընկնում է արդի գե-  
նետիկական կոնցեպցիաներին: Ընդամին սեռական բշխչների տարրակուսիան  
առաջացման գլխավոր պայմաններից է օրգանական ձևերի դիվերգենցիան,  
որը առաջանում է շնորհիվ բույսերի ու կենդանիների էվոլյուցիայի և մարդ-  
կային սելեկցիոն պրակտիկայի:

Հիբրիդիզացիայի հարցերին նվիրված է մի շարք արժեքավոր մենագրու-  
թյուններ, որոնցում շարադրված է հեռավոր հիբրիդիզացիայից ստացված կեն-  
դանիների մորֆոլոգիան, նրանց զարգացման առանձին փուլերը, հեռավոր  
տրամախաշման դեպքում գոյություն ունեցող դժվարությունները կապված  
տեսակների անհամատեղելիութեան և ստացած սերնդի բացարձակ կամ մաս-  
նակի անպտղաբերութեան հետ: Սակայն, որքան մեզ հայտնի է, մենագրու-  
թյուններում և պարբերական գրականութեան մեջ բացակայում են կամ թե  
սակավ նյութեր կան նվիրված հիբրիդների ֆիզիոլոգիական և բիոքեմիական  
բնութագրմանը: Նույնը վերաբերվում է նաև հիբրիդների անհատական զար-  
գացմանը, մասնավորապես բարձր կարգի ողնաշարավորներին:

Սույն աշխատութեամբ հեղինակը հիմնվելով սեփական փորձերի և գրա-  
կան տվյալների վրա, աշխատում է որոշ շահով լրացնել այդ բացը:

Հիբրիդների օնտոգենեզի ուսումնասիրությունները՝ ցույց են տալիս, որ  
նրանց զարգացման փուլերը, համեմատած մաքուր ծնողական ձևերի հետ,  
տարբերվում են և բնորոշ են միմիայն նրանց: Այն արտահայտվում է սաղմնա-  
յին շերտավորմամբ, օրգանների առաջացմամբ, նրանց զարգացմամբ, մարմ-  
նակազմութեամբ, ֆունկցիոնալ և այլ հատկություններով: Ստացվում է այնպի-  
սի տպավորություն, որ հիբրիդները միշտ չէ, որ իրենցից ներկայացնում են  
երկու ծնողական ձևերի միջանկյալ խառնուրդը, այլ կազմում են մի ինչ-որ նոր  
գենետիկական տարր: Վերոհիշյալ տեսակետը ունի ոչ միայն տեսական, այլև  
գործնական նշանակութուն: Հեռավոր հիբրիդիզացիայի դեպքում էքսպերի-  
մենտատորը հաճախ հանդիպում է մի շարք դժվարությունների, կապված  
սերնդի աճի ու պահպանման, սաղմնային և հետսաղմնային կորուստների հետ:  
Սովորաբար հիբրիդ ձևերի պահպանումն ու խնամքը հիմնված է ծնողական  
ձևերի պահանջներին և կարիքներին համապատասխան: Մեր տվյալները ցույց  
են տալիս, որ այդպիսի մոտեցումը միշտ չէ, որ արդարացնում է իրեն:

Ծթե հիբրիդային ձևերին տիպիկ է ուրույն զարգացում, ապա նրանց պա-  
հանջները միշտ չէ, որ համընկնում են ծնողական ձևերի պահանջների հետ:  
Ուստի հեռավոր հիբրիդիզացիայի հաջողութունը բնորոշվում է նրանով, թե  
ինչ շահով են մշակված հիբրիդ օրգանիզմների աճման ու խնամքի հարցերը:  
Դժբախտաբար վերջիններս կենդանիների նկատմամբ բոլորովին մշակված  
չեն: Ի դեպ արժե նշել, որ Միչուրինի աշխատանքների հաջողութունը բույսերի  
հեռավոր հիբրիդիզացիայի բնագավառում բացատրվում է նույնպես նրանով,  
որ նա մշակեց և կիրառեց հիբրիդ օրգանիզմների դաստիարակութեան հատուկ  
մեթոդներ և միջոցներ:

Հիբրիդային հզորութեան, կամ ինչպես ներկայումս անվանում են հետե-  
րողիսի, վերաբերյալ առաջարկված են մի շարք տեսակետներ: Սակայն մինչև  
հիմա անհասկանալի է ինչու՞ հետերոզիսը արտահայտվում է մի դեպքում և  
չի արտահայտվում մյուսում, կամ թե չէ առանձին դեպքերում նրա արտահայ-  
տությունը բացասական է: Վերջերս հետերոցիսի արտահայտությունը վե-



րազրում են ֆիզիոլոգիական և բիոքիմիական փոփոխությունների, որոնք բնորոշ են հիբրիդներին: Այդ նկատի առնելով սույն աշխատության մեջ էքսպերիմենտալ անալիզի է ենթարկված հիբրիդային օրգանիզմների մորֆոլոգիան բջջային մակարդակի առումով: Հիբրիդների բարակ աղիքի էպիթելի բջիջները և նրանց կորիզները, համեմատած ծնողական տեսակների հետ, ավելի խոշոր են: Մոզեսներից, բաղերից ստացած հիբրիդների արյան կարմիր գնդիկները և ճագարների տարբեր ցեղերից ստացած խառնածինների լյարդի բջիջների կորիզները պարունակում են ավելի մեծ քանակությամբ դեզոքսիրիբոնուկլեաթթու (ԴՆԹ) քան ծնողական ձևերը: Վերոհիշյալ տեղաշարժերը հանգեցնում են կորիզա-ցիտոպլազմատիկ հարաբերության ռեալ փոփոխությունների:

Բջիջների (կորիզների) խոշորացումը և ԴՆԹ քանակի ավելացումը հիբրիդային ձևերի մոտ, որոնք դրսևորում են նոր կորիզա-ցիտոպլազմատիկ հարաբերություններ, կարող են պայմանավորվել սոմատիկ բջիջների պոլիպլոիդիզացիայով: Իրոք, էքսպերիմենտը ցույց տվեց, որ այդ ենթադրությունը զուրկ չի իրականությունից: Հիբրիդային բաղերի բարակ աղիքի էպիթելի հյուսվածքները, համեմատած մաքուր ծնողական ձևերի հետ, շուրջ 30% ավելի պոլիպլոիդ (երկկորիզային) բջիջներ են պարունակում: Նույն երևույթը գոյություն ունի տարբեր ցեղերից ստացած ճագարների խառնածինների մոտ, բայց այդ երևույթը այստեղ ավելի մեղմ է արտահայտված և մաթեմատիկորեն անվավերական է:

Գրականությունից հայտնի է, որ պոլիպլոիդ բջիջը, սովորական դիպլոիդ բջիջից տարբերվում է մետաբոլիկ ակտիվությամբ, սինթետիկ պրոցեսների արագությամբ և այլ կենսական առավելությամբ: Գուցե հիբրիդ օրգանիզմների բարձր կենսունակությունը կանխորոշվում է նրա սոմատիկ պոլիպլոիդացիայի բարձր աստիճանով:

Հիբրիդ օրգանիզմներում տեղի ունեցած փոփոխությունները բջջային մակարդակի առումով, ինչպես նաև մյուս մորֆոլոգիական փոփոխությունները օրգանների և օրգանիզմի մակարդակների սահմաններում հավանական է արդյունք է տեղի ունեցող բիոքիմիական տեղաշարժերի: Իրոք նախնական հետազոտությունները կատարված կմախքային մկանների սպիտակուցների հետ ցույց են տալիս, որ հիբրիդները ծնողական ձևերից տարբերվում են նշված սպիտակուցների ֆիզիկո-քիմիական ցուցանիշներով, ինչպիսիք են՝ օպտիկական ակտիվությունը, մածականությունը, pH օպտիմումը և այլն:

Օրգանիզմների ձեռք բերած օգտավետությունը, տրամախաչման հետևանքով ըստ երևույթին, ինչպես կարծում էր Դարվինը, ընդհանուր բնույթ ունի: Պետք է ենթադրել, որ նշված օգտավետությունը արտահայտվում է օրգանիզմի բազմազան հատկությունների և հատկանիշների վրա, որոնք կարևոր նշանակություն ունեն տեսակի զարգացման համար, բայց ինչպես վկայում են սույն հոդվածի մեջ բերված տվյալները, միշտ չէ, որ այդ համընկնում է հետերոզիսի երևույթի հետ: Վերջինս կազմում է ընդհանուր զարգացման պրոբլեմայի, ավելի ճիշտ՝ զարգացման պրոցեսների ժառանգականության կանոնավորման մի մասը:

Աշխատության մեջ շոշափվում են նաև տեսակների անհամատեղելիության, հիբրիդների ամլություն և դրա պատճառների ու նրանց վերացման հնա-

ըավոր էքսպերիմենտալ ուղիների հարցերը: Վերլուծման է ենթարկված հիբրիդների ֆիզիոլոգիական և բիոքիմիական առանձնահատկությունների և հետերոզիսի արտահայտության տարբեր ձևերին վերաբերող հարցերը:

A. H. CHILINGARIAN

## THE BIOLOGY OF HYBRID DEVELOPMENT IN INTERSPECIFIC AND INTERRACIAL CROSSINGS

### Summary

Experimental data on the ecological, morphological, physiological, biochemical and histo-cytological characteristics of the hybrids obtained from distant crossings is given in the present paper.

It has been shown that the hybrids are not always intermediate forms between their parents, but they are often qualitatively new forms. It has also been studied the particularities of heterotic manifestation, the causes of hybrid sterility, and the possible approaches to overcome it.

### ЛИТЕРАТУРА

- Азимов С. Г. 1962. Изучение биологических и хозяйственных особенностей помесных кыплат, выращенных на мясо в условиях Узбекской ССР. Автореферат канд. дисс. Ветеринарная академия.
- Альтшулер В. Е. 1959. Эволюционно-генетическая сущность гетерозиса и гомозиса. В сб.: «Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов», М.
- Алов И. А. 1955. О появлении клеточных делений. ДАН СССР, 104, 5.
- Андреева Е. Г. 1935. Морфологический анализ черепов взрослых гибридов и исходных форм у Bovinae. Труды Н.-и. ин-та гибридизации и акклиматизации с/х животных (Аскания-Нова), 2.
- Арзумян Е. А. 1959. Гибридизация отдельных видов рода Bos (быкообразных). Доклады ТСХА (Зоотехния), вып. 49.
- Арзумян Е. А. 1961. Межвидовая гибридизация в скотоводстве. В сб.: «Теория и практика разведения с/х животных». Изд-во МСХ СССР, М.
- Асланян М. М. 1960. Особенности эмбрионального и постэмбрионального развития помесей от реципрокного скрещивания контрастных пород. Тезисы докл. на III Всесоюзном совещании эмбриологов. Изд-во МГУ, М.
- Астауров Б. Л. 1960. Диплоидный и полиплоидный термический партеногенез у двух видов шелкопрячного червя и их гибридов. В сб.: «70-летие со дня рождения академика Н. И. Вавилова». Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Астауров Б. Л. 1965. Экспериментальная полиплоидия у животных. В сб.: «Полиплоидия и селекция». Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Баньковский Б. В. 1963. Влияние уровня кормления на проявление гетерозиса. «Свиноводство», 12.
- Баранов П. А., Матвеева Т. С. 1962. Значение полиплоидии в экспериментальной работе. Труды совещания по полиплоидии у растений, Изд-во АН СССР, М.
- Богданов Е. А. 1925. Основы подбора. М.

- Боголюбский С. Н. 1935. Морфологический анализ черепов юных Bovinae при их гибридизации. Труды Н.-и. ин-та гибридизации и акклиматизации с/х животных (Аскания-Нова), 2.
- Боголюбский С. Н. 1960. Проблема гибридизации в животноводстве. В сб.: «Отдаленная гибридизация растений и животных». Изд-во АН СССР, М.
- Бордзиловская Н. П. 1955. Эмбриональное развитие уток. Труды Ин-та зоологии АН УССР, 12.
- Братанов К. и Диков В. 1960. О некоторых вопросах наследственности при отдаленной гибридизации между овцами и козлами. «Журнал общей биологии», 21, 3.
- Бродский В. Я. 1964. Соматическая полиплоидия как форма физиологической регенерации структурных единиц органов в индивидуальном развитии позвоночных животных. «Журнал общей биологии», 25, 1.
- Бродский В. Я. 1964а. Прямое деление ядра. «Успехи соврем. биол.», 58, 3(6).
- Бродский В. Я. и Куш А. А. 1962. Изменение числа полиплоидных клеток в постэмбриональном развитии тканей крысы. ДАН СССР, 147, 3.
- Бурцев И. А. 1962. О воспроизводительной способности гибрида осетра со стерлядью. ДАН СССР, 144, 6.
- Бутарин Н. С. 1935. Хромосомный комплекс архара (*Avis polii karelini* Sev.), курдючного барана и F<sub>1</sub> гибрида между ними. ДАН СССР, 4(а), 6—7.
- Бутарин Н. С. 1938. Гибридизация архара (*Avis polii karelini* Sev.) с тонкорунными овцами и задача создания культурной высокогорной породы овец. Изв. АН СССР (серия биол.), 3.
- Бутарин Н. С., Еськов П. А., Малецкий Д. М. и Багровская Н. Н. 1955. Отдаленная гибридизация диких свиней с домашними. Алма-Ата.
- Вавилов Н. И. 1938. Значение межвидовой и межродовой гибридизации в селекции и эволюции. Изв. АН СССР (сер. биол.), 3.
- Ван Фу-Чжао. 1959. Гибриды буйволиц и крупного рогатого скота. «Животноводство», 4.
- Вейцман Л. Н. 1963. Некоторые морфологические особенности межродовых гибридов уток. Сборник научных работ Сибирского н.-и. ин-та сельского хоз., 8.
- Вильсон Э. 1936. Клетка и ее роль в развитии и наследственности. 1, Биомедгиз.
- Волков С. А. и Балашов И. Т. 1962. Возрастные изменения щитовидной железы у поросят украинской степной белой породы и помесей. Научные труды Украинского н.-и. ин-та животноводства им. М. Ф. Иванова (Аскания-Нова), 10.
- Воловик М. П. и Кебадзе Т. Т. 1957. О некоторых цитохимических изменениях у кроликов, возникающих при межпородных скрещиваниях. Труды биол. фак. Харьк. госунта, 30.
- Воловик М. П. и Филиппова И. П. 1963. Изменение в концентрации нуклеиновых кислот в печени и семенниках кроликов при межпородных скрещиваниях. Труды биол. фак. Харьк. госунта, 36.
- Ворошилов И. Б. 1963. Проявление гетерозиса при межпородных скрещиваниях у кур. Вестник ЛГУ, 15.
- Гинтовт В. Е. 1959. Некоторые особенности обмена веществ помесной птицы. Доклады ВАСХНИЛ, 4.
- Городец А. М. 1953. Влияние возраста опыляемых цветков на гетерозис у томатов. Вестник ЛГУ, 10.
- Гречухин Е. И. 1937. Изучение гетерозиса у конопли. Труды Всесоюз. н.-и. ин-та конопли, 5.
- Гришко Н. Н., Делоне Л. Н. 1938. Курс генетики. Сельхозгиз, М.
- Дарвин Ч. 1935. Происхождение видов. Сельхозгиз, М.—Л.
- Дарвин Ч. 1941. Изменения животных и растений в домашнем состоянии. Сельхозгиз, М.—Л.
- Даревский И. С. 1958. Естественный партеногенез у некоторых подвидов скальной ящерицы *Lacerta saxicola* Eversmann. ДАН СССР, 122, 4.

- Даревский И. С. и Куликова В. Н. 1962. Систематические признаки и некоторые особенности овогенеза гибридов между обоеполой и партеногенетической формами скальной ящерицы. «Цитология», 4, 2.
- Даревский И. С. и Куликова В. Н. 1964. Естественная триплоидия в полиморфной группе кавказских скальных ящериц (*Lacerta saxicola* Eversmann) как следствие гибридизации с двуполоыми и партеногенетическими формами этого вида. ДАН СССР, 158, 1.
- Даунс А. 1957. Выделение ядер и ядрышек клеток и их состав. В сб.: «Нуклеиновые кислоты», ИЛ, М.
- Денисов В. Ф. 1938. Гибриды яков с киргизским скотом и швицами. Изв. АН СССР (сер. биол.), 3.
- Денисов В. Ф. 1958. К вопросу о подборе пар при межвидовых скрещиваниях животных. «Журнал общей биологии», 19, 2.
- Добрынина А. Я. 1958. Решпрокные скрещивания московских кур и леггорнов. Труды Ин-та генетики АН СССР, 24.
- Дружинин А. Н., Иванова В. В. и Любимов И. М. 1937. К вопросу сравнительного анатомического изучения яка, киргизского крупного рогатого скота и их гибридов. Изв. АН СССР (сер. биол.), 3.
- Дубинин Н. П. 1948. Экспериментальное исследование интеграции наследственных систем в процессе эволюции популяции. «Журнал общей биологии», 3.
- Дубинин Н. П. 1955. Генетические методы управления гетерозисом—основа радикального повышения производительности растений и животных. Бюлл. МОИП (отд. биол.), 60, 2.
- Дубинин Н. П. 1963. Молекулярная генетика и действие излучений на наследственность. Госатомиздат, М.
- Жипкин Л. Н. 1962. Эндомитоз и соматическая полиплоидия у млекопитающих. Архив анатомии, гистол. и эмбриол., 42, 1.
- Зубарева Л. А. 1956. Эффективность межпородного скрещивания кур породы русская белая с петухами породы нью-гемпшир и первомайская. Докл. ВАСХНИЛ, 5.
- Иванов М. Ф. 1950. Избранные сочинения. 1—2, Изд-во с/х литературы, М.
- Иванова В. В. 1947. Сперматогенез у гибридов яка с крупным рогатым скотом. «Вестник животноводства», 5.
- Иванова В. В. 1960. Межвидовые гибриды яка с крупным рогатым скотом. В сб.: «Отдаленная гибридизация растений и животных». Изд-во АН СССР, М.
- Кавенцка М. 1958. Некоторые морфологические и биохимические особенности мышечной ткани кур в сравнении с чистопородными. Доклады ТСХА, 32.
- Калугин И. И. 1925. Скогозаводское искусство. Изд-во «Новая деревня», М.
- Кельрейтер Н. 1940. Учение о поле и гибридизация у растений. Сельхозгиз, М.—Л.
- Кирпичников В. С. 1960. Генетические основы гетерозиса. В сб.: «70-летие со дня рождения академика Н. И. Вавилова», Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Киселев И. В. 1961. К вопросу о скрещивании в семействе карповых. «Агробиология», 2.
- Кондырев Л. В. 1926. К вопросу о биологическом значении индивидуального развития. Труды Ин-та exper. ветеринарии, 3, 1.
- Кравченко Н. А. 1957. Племенной подбор. Сельхозгиз, М.
- Кулешов П. И. 1947. Научные и практические основы подбора племенных животных в овцеводстве. В сб.: «Теоретические работы по племенному животноводству». Сельхозгиз, М.
- Куперман Ф. И. 1960. К вопросу о физиологической природе гетерозиса. «Кукуруза», 10.
- Курнишков И. С. 1964. Сравнительное изучение радиочувствительности генетически различных линий животных и их гибридов. «Журнал общей биологии», 25, 2.
- Кусакина А. А. 1959. Цитофизиологическое исследование мышечной ткани при гетерозисе у некоторых межвидовых гибридов. «Цитология», 1, 1.

- Кушнер Х. Ф. 1941. О физиологической природе гетерозиса у животных. ДАН АН СССР, 27, 2.
- Кушнер Х. Ф. 1946. Влияние условий кормления и возраста на тип телосложения метисов 1-й генерации. «Агробиология», 5—6.
- Кушнер Х. Ф. 1964. Наследственность сельскохозяйственных животных. Изд-во «Колос», М.
- Кушнер Х. Ф. и Гинтовт В. Е. 1960. Биологические особенности помесных цыплят в связи с явлениями гетерозиса. Труды Ин-та генетики АН СССР, 20.
- Лагучев С. С. 1964. Значение полиплоидии и двуядерности в процессах физиологической регенерации. «Цитология», 6, 5.
- Лакоза И. И. 1938. Межвидовая гибридизация дромадеров и бактрианов. Изв. АН СССР (серия биол.), 3.
- Лакоза И. И. 1960. Закономерности гетерозиса при гибридизации верблюдов. В сб.: «Отдаленная гибридизация растений и животных». Изд-во АН СССР, М.
- Липаева Л. И. 1961. О природе гетерозиса у растений. Бюлл. МОИП (отд. биол.), 66, 5.
- Липаева Л. И. 1962. Полиплоидизация тканей в онтогенезе растений. Труды совещания по полиплоидии у растений. Изд-во АН СССР, М.
- Лопашов И. В. 1947. Механизмы образования клеточных типов. «Успехи соврем. биол.», 4, 3 (6).
- Лучник Н. В. 1957. Влияние гибридизации на радиочувствительность. ДАН СССР, 114, 4.
- Лус Я. Я. 1938. Современное состояние отдаленной гибридизации животных и перспективы дальнейшей работы. Изв. АН СССР (серия биол.), 4.
- Магакян Ю. А. 1960. К вопросу о воздействии измененного питания материнского организма на эмбриогенез потомства. Изв. АН Арм. ССР (биол. науки), 13, 1.
- Магакян Ю. А. 1963. О постоянстве ДНК в связи с новыми данными о содержании ее в изолированных ядрах эмбрионов пекинской и мускусной уток и их гибридов первого поколения. «Журнал общей биологии», 24, 5.
- Магакян Ю. А. и Макарян С. Р. 1961. Некоторые особенности эмбриогенеза межродовых гибридов пекинской и мускусной уток. Изв. АН Арм. ССР (биол. науки), 14, 12.
- Мазинг Р. 1933. К вопросу о происхождении домашних уток. Труды лаборатории генетики АН СССР, 1.
- Макарян С. Р. 1964. Сравнительная характеристика митотической активности клеток печени в эмбриогенезе уток. Изв. АН Арм. ССР (биол. науки), 17, 6.
- Макарян С. Р. 1965. Сравнительный анализ гликогенеза в эмбриональной печени пекинской и мускусной уток. Изв. АН Арм. ССР (биол. науки), 18, 9.
- Мацков Ф. Ф. и Овечкин С. К. 1959. Содержание в тканях гибридов кукурузы полных и уравновешенных систем ростовых веществ, как один из факторов гетерозиса. Труды Укр. н.-и. ин-та растениеводства, селекции и генетики, 4.
- Меерсон Ф. З. 1965. Проблема пластического обеспечения физиологических функций организма. «Журнал общей биологии», 26, 3.
- Мичурин И. В. 1955. Сочинения. I—IV, Сельхозгиз, М.
- Мюнцинг А. 1961. О причинах инбридинговой дегенерации и гетерозиса. В сб.: «Гетерозис». Изд-во АН БССР, Минск.
- Навашин М. С. 1927. Об изменении числа и морфологических признаков у межвидовых гибридов. Труды по прикладной ботанике, генетике, селекции, 17, 3.
- Недельков А. Д. 1963. Промышленное скрещивание свиней крупной белой и крупной черной пород и реакция этих свиней на повышенную температуру воздуха. Автореферат канд. дисс. ВИЖ, М.
- Нестеренко Н. В. 1959. Гибридизация как метод направленной перделки природы рипуса. Доклады на совещании по общим вопросам биологии, посвященном столетию дарвинизма. Изд-во Томского госуд. ун-та им. В. В. Куйбышева, Томск.
- Николюкин Н. И. 1952. Межвидовая гибридизация рыб. Саратов.

- Николюкин Н. И. 1964. Некоторые наблюдения по гистологическому строению гибридов осетровых рыб. Труды ВНИИ морского рыбного хоз-ва и океанографии, 55.
- Новиков И. И. 1939. Хромосомы в сперматогенезе одногорбого верблюда (*Camelus dromedarius* L.), двугорбого верблюда (*Camelus bactrianus* L.) и F<sub>1</sub> гибрида между ними. Труды Ин-та генетики АН СССР, 13.
- Новиков И. И. 1959. Отдаленная гибридизация млекопитающих после Ч. Дарвина. Доклады на совещании по общим вопросам биологии, посвященном столетию дарвинизма. Изд-во Томского госуд. ун-та им. В. В. Куйбышева, Томск.
- Новиков И. И. 1960. Особенности сперматогенеза у отдаленных гибридов млекопитающих. В сб.: «Отдаленная гибридизация растений и животных». Изд-во АН СССР, М.
- Овсянников А. И. 1948. Пищеварение и обмен веществ у метисов промышленного скрещивания. «Вестник животноводства», 4.
- Овсянников А. И. 1963. Закон Дарвина, жизнечность и гетерозис в животноводстве. «Животноводство», 8.
- Павлов И. С. 1959. Опыты гибридизации тихоокеанских лососей. «Рыбное хозяйство», 6.
- Павлов Е. Ф. и Саркисов Р. Н. Использование серологических реакций при отдаленной гибридизации птиц. В настоящем сборнике.
- Павлов Е. Ф., Чилингарян А. А. и Саркисов Р. Н. Особенности физиологии размножения гибридов. В настоящем сборнике.
- Пак Д. Н. 1946. Метисы-швицы Казахстана. «Вестник животноводства», 2.
- Рагозина М. Н. 1955. Влияние заглатывания белка на развитие пищеварительного тракта зеркальной утки. Труды ИМЖ им. Северцова АН СССР, 14.
- Рубайлова Н. Г. 1965. Отдаленная гибридизация домашних животных. Изд-во «Наука», М.
- Рубцов И. А. 1946. Явления гетерозиса, их теоретическое и практическое значение. Труды Зоол. ин-та АН СССР, 8, 1.
- Рухкян А. А. 1960. Армянская полутонкорунная жирнохвостая овца. Изд-во МСХ Арм. ССР, Ереван.
- Серебровский А. С. 1935. Гибридизация животных. Биомедгиз, М.—Д.
- Смирнов А. А. 1961. Особенности роста органов пищеварения у свиней под влиянием скрещивания. Сборник работ Ленинградск. вет. ин-та, 23.
- Соколов Н. Н. 1959. Взаимодействие ядра и цитоплазмы при отдаленной гибридизации животных. Изд-во АН СССР, М.
- Соколов Н. Н., Тиняков Г. Г. и Трофимов И. В. 1936. О морфологии хромосом в отряде куриных. «Биол. журнал», 5, 1.
- Соколовская И. И. 1935. Опыты по гибридизации птиц. I. Сцепленные с полом признаки у гибридов между *Cairina moschata* и *Anas platyrhynchos*. «Зоол. журнал», 14, 3.
- Соколовская И. И. 1935а. Опыты по гибридизации птиц. II. Некоторые наследственные явления у гибридов между *Cairina moschata* и *Anas platyrhynchos*. «Зоол. журнал», 14, 4.
- Соколовская И. И. 1935б. Сравнительное исследование кариотипов *Cairina moschata*, *Anas platyrhynchos* и гибрида между ними. «Биол. журнал», 4, 5.
- Соколовская И. И. 1936. Преципитиновая реакция в гибридизации. Изв. АН СССР, 2—3.
- Тоневецкий Г. Г. 1960. О некоторых физиологических показателях свиней в связи с гетерозисом. «Журнал общей биологии», 21, 1.
- Треус В. Д., Стекленин Е. П., Волков С. А. и Андриевский И. В. 1963. Гибридизация мускусных уток с домашними и характеристика некоторых особенностей гибридов. Труды Укр. н.-и. ин-та животноводства степных районов им М. Ф. Иванова (Аскания-Нова), 13.
- Турбин Н. В. 1961. Гетерозис и генетический баланс. В сб.: «Гетерозис», Изд-во АН БССР, Минск.

- Турбин Н. В. и Вахтин Ю. В. 1959. Дарвинизм и генетические теории гетерозиса. «Дарвинизм и генетика», 2, Минск.
- Хейс Г. 1955. Развитие представлений о гетерозисе. В сб.: «Гибридизация кукурузы». ИЛ, М.
- Циков В. К. 1956. Использование гетерозиса культурных растений. «Природа», 9.
- Цицин Н. В. 1957. Вопросы теории и практики отдаленной гибридизации. Изв. АН СССР (серия биол.), 6.
- Чилингарян А. А. 1959. К вопросу о развитии симментализированного скота в Арм. ССР. Труды Н.-и. ин-та животноводства и ветеринарии МСХ Арм. ССР, 3.
- Чилингарян А. А. 1961. Опыты по гибридизации между мускусной и пекинской утками. Изв. АН Арм. ССР (биол. науки), 14, 5.
- Чилингарян А. А. 1961а. Об интенсивности роста и явлениях гетерозиса в эмбриогенезе уток. ДАН Арм. ССР, 32, 5.
- Чилингарян А. А. 1962. Биологические особенности развития гибридов, полученных от скрещивания мускусной и пекинской уток. Тез. докл. на совещании «Закономерности индивидуального развития с/х животных», 2, М.
- Чилингарян А. А. 1963. О некоторых особенностях эмбриогенеза гибридов между мускусной и пекинской утками. Тез. докл. на IV Всесоюз. совещании эмбриологов. Изд-во ЛГУ, Л.
- Чилингарян А. А. 1964. Влияние скрещивания на ядерно-цитоплазматическое отношение. ДАН Арм. ССР, 34, 5.
- Чилингарян А. А. и Калантаров Т. П. 1939. Метисы местного скота Грузии со швицкой и симментальской породами. Изд-во Груз. медгиза, Тбилиси.
- Чилингарян А. А. и Павлов Е. Ф. 1960. Изменение окраски пекинских уток под влиянием инъекции изолированных ядер эритроцитов уток другого вида. Изв. АН Арм. ССР (биол. науки), 13, 1.
- Чилингарян А. А. и Павлов Е. Ф. 1961. Количественные изменения содержания ДНК в ядрах эритроцитов крови у межвидовых гибридов птиц и рептилий. ДАН Арм. ССР, 32, 1.
- Чилингарян А. А. и Магакян Ю. А. 1963. Сравнительное исследование ранних стадий развития пекинской и мускусной уток и их гибридов. «Журнал общей биологии», 24, 1.
- Чилингарян А. А., Павлов Е. Ф. и Мкртчян Л. П. 1964. Изменение количества ДНК в ядрах клеток печени у кроликов при межпородном скрещивании. Изв. АН Арм. ССР (биол. науки), 17, 9.
- Червинский Н. П. 1951. Развитие костяка овец и крупного рогатого скота во вторую половину эмбриональной жизни и в постэмбриональный период. Избран. соч., М.
- Шахбазов В. И. и Попаль А. Т. 1963. Действие высокой сублетальной температуры на инбредные линии и межлинейные гибриды тутового и дубового шелкопрядов. Труды биол. фак. Харьковск. госуд. ун-та, 36.
- Шелл Дж. 1955. Возникновение концепции гетерозиса. В сб.: «Гибридная кукуруза». ИЛ, М.
- Шмальгаузен И. И. 1935. Определение основных понятий и методика исследования роста. В сб.: «Рост животных». Биомедгиз, М.—Л.
- Baga, 1959. Экспериментальное изучение двуядерных клеток печени. J. Wakayama Med. Soc., 10, 2. Реф. ж. общ. биол., 1961, 2.
- Ballint A. 1961. A heterosis elméleti alapjai a növénylagban. Magyar tud., 68, 3.
- Baltzaer F. 1910. Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungserscheinungen bei Echinodermen. Arch. f. Zellf., 5.
- Baltzaer F. 1952. Symposia Soc. Exptl. Biol., 6.
- Barrish N. and Fox A. 1956. Immunogenetic studies of pseudoallelism in *Drosophila melanogaster*. II. Antigenetic effect of the vermilion pseudoalleles. Genetics, 41, 1.
- Bebak B. 1959. The histological background of fertility in an intergeneric cross. Bull. Acad. Polonaise Sci. Ser. Biol., 7, 9.

- Boivin A., Vendrely R. et Vendrely C. 1948. Comptes Rend. Soc. Biol., 142.
- Brown B. E. 1961. Behavior of splake and brook trout fingerlings. Trans. Amer. Fish Soc., 40, 3.
- Bruelljan H. 1964. Inheritance of behavioral and physiological characters of mice and the problem of heterosis. Amer. Zoologist., 4, 2.
- Dobzansky Th. 1950. Origin of heterosis through natural selection in populations of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics, 35.
- East E. M. 1936. Heterosis. Genetics, 21, 4.
- Federley H. 1913. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pligra* sowie einigen ihrer Bastarde. Z. ind. Abst. Verebl., 9.
- Geitler L. 1953. Endomitose und endomitotische Polyploidisierung. Protoptasmatologia, 6, 1.
- Gerencser V. and Stohl G. 1963. Physiological basis of heterosis in hybrids between Muscovy and Hungarian white ducks. Anim. Breed. Abstr., 71, 1.
- Gray A. P. 1958. Bird hybrids. A check-list with bibliography. Commonwealth Agricultural Bureaux. England.
- Gustafsson A. 1946. The effect of heterozygosity and vigour. Hereditas, 32, 263.
- Horn A., Gerencser V. und Toth G. S. 1952. Entenartbastard von grosser Leistungstähigkeit. Acta Agron. (Budapest), 2, 1.
- Irvin M. 1947. Immunogenetics. Advances in genetics, 1.
- Kalina R. 1958. Krzení kachyn pekinské s kachnou puznovou. Sbornik Ceskoslov. Akad. Zemedel. Véd, 3.
- Kidwell G. S. and Nash D. G. 1964. An examination of homogametic heterosis in three species of laboratory animals. Canad. J. Genet. and Cytol., 6, 2.
- Kolotaj A. 1962. Badania nad białkami osocza krwi u kur w związku z heterozją. Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska, E. 17.
- Kolotaj A. 1963. O potrzebie badań fizjologicznych nad heterozją u zwirząt. Kosmos, A. 12, 3.
- Krasinska M. 1963. Weiter Untersuchungen über Kreuzungen des Wisents, *Bison bonanus* (Linnaeus, 1758) mit dem Hausrind, *Bos taurus dom.*, (Linnaeus, 1758). Acta Theriol., 7, 13-16.
- Krzanowska H. 1964. Time interval between copulation and fertilization in inbred lines of mice and their crosses. Pol. Biol. (Polska), 12, 2.
- Kupelweiser H. 1912. Weiter Untersuchungen über Entwicklungserregung durch Stammfremde Spermien. Arch. F. Zellf., 8.
- Lewis D. 1955. Gene interaction, environment and hybrid vigour. Proc. Roy. Soc., B. 144, 915.
- Lints F. A. 1962. Théorie de l'hétéronis et relation caryocytoplasmiques. Acta Biocheoret, 16, 1-2.
- Lints F. A. 1963. De l'influence de la formule caryocytoplasmique et du milieu sur les relations entre longévité et vitesse de croissance chez *Drosophila melanogaster*. Bull. Biol. France et Belgique, 97, 4.
- Mandel L. et Schmitt M. L. 1957. La répartition des acides nucléiques du cristallin de bovidés. Comptes Rend. Soc. Biol., 151, 2.
- Mauch A., Botan S. 1958. Contribuții la studiul ratel lasesti și a hibrizilor ei cu rasa peking. Analele institutului de cercetări zootehnice, 15.
- Mather K. 1942. The balance of polygenic combination. Biol. Rev., 43.
- Mather K. 1943. Polygenic inheritance and natural selection. Biol. Rev., 18.
- Mather K. 1955. The genetical basis of heterosis. Proc. Roy. Soc., B. 144, 915.
- McClung C. E. 1937. Handbook of microscopical technique. 2nd ed., New York.
- Melville R. 1960. A metrical study of leaf-shape in hybrids. I. The leaf-shape of some  $F_1$  hybrids and their parents. Kew Bull., 14, 1.
- Mirsky A. E. and Ris H. 1951. The composition and structure of isolated chromosomes. J. Gen. Physiol., 34, 5.



- Moore J. A. 1955. Abnormal combinations of nuclear cytoplasmic systems in frogs and toads. *Advances in Genet.*, 7.
- Morris M. 1914. The behavior of the chromatin in hybrids between *Fundulus* and *Gtenolabrus*. *J. Exper. Zool.*, 16.
- Poll H. 1906. Der Geschlechtsapparat der Mischling von *Calrina moschata* L. ♂ und *Anas boschas* var. dom. L. ♀. *Sitz. Ber. Ges. Naturf. Freunde*, 1.
- Poll H. 1910. Über Vogelmischling. Bericht über den V Intern. Ornithologie Kongress. Berlin.
- Poll H. und Tiefensee W. 1907. Mischlingsstudien. II. Histologie der Keimdrüsen bei Mischlingen. *Sitz. Ber. Ges. Naturf. Freunde*, 6.
- Potlog A. S., Negoescu C. 1958. Frecvente si interstitea fenomenului de heterosis in hibridările direct si reciprocedintee de proumb. (Cercetări genetice). *Studii si cercetări stiint. Acad. R. P. R. Baza Timisoarae. Ser. Stiinte agric.*, 5, 1-2.
- Powell O. 1930. The Pato Grillo or muscovy of S. America. *Souvenir of World Poultry Congress*. London.
- Rudolph W. 1958. Vorläufiger Bericht zur Frage der Bastardierung von Moschus- und Hausente. *Deutsch Gefflügel Zeitung.*, 29.
- Rugh A., Funk H., Wohlfromm M. 1961. Heterosis and testis X irradiation. *Atompraxis*, 7, 7.
- Sager R. 1964. Nonchromosomal heredity. *New England J. Med.*, 271, 7.
- Sang G. 1964. Nutritional requirements of inbred lines and crosses of *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res.*, 5, 1.
- Schönmann W. 1938. Der diploide Bastard Triton *palmaris* ♀ x *Salamandra* ♂. *Roux Arch. Entwicklungsmech.*, 138, 3-4.
- Searle A. C. 1957. Delayed hybrid vigour in mammals. *Proc. Intern. Genetics Sympos.* 1956. (6th-12th Sept. 1956). Tokyo Sci. Council. Japan.
- Simpson D. P. 1961. P<sup>32</sup> uptake in DNA nucleotides after partial hepatectomy and after unilateral nephrectomy. *Amer. J. Physiol.*, 201, 3.
- Steinegger E. 1953. Über Amphidiploide in der Gattung *Datura*. III. Heteroploide-Versuche an Arzneipflanzen. 18 Mitteilung. *Pharmac. Acta Helvetica*, 28, 2-3.
- Stohl G. und Gerencser V. 1961. Ergänzende Angaben zur Kenntnis der Gattungsbastarde von Moschas- und Hausente. *Z. Wiss. Zool.*, 165, 3-4.
- Stonaker H. H. 1963. A genetic hypothesis for sex-mating system interactions in growth of cattle and poultry. *J. Anim. Sci.*, 29, 2.
- Suchetet 1890. Oiseaux hybrides, rencontrés à l'état sauvage.
- Szentmihályi S. 1958. Adatok a fahibrid hirtalatok hematologiaj a hoz. *Allattanyeszes*, 7, 2.
- Tchou Su. 1931. Etude cytologique sur l'hybridisation chez les Anoues. *Arch. anat. micros.*, 27.
- Teodorescu N., Popescu C., Diomu V., Georgescu V., Botan St. 1958. Preliminary data on the formed elements of the blood and the sexual glands of hybrids between the musk duck and the common and Peking duck. *Lucrarile Stiint. Inst. Cercetari Zooteh.*, 16.
- Venderley C. 1952. L'acide désoxyribonucléique du noyau des cellules animales. Son rôle possible dans la biochimie de l'hérédité. *Bull. Biol. France et Belg.*, 86, 1.
- Villwock W. 1960. Über Bastarde zwischen Angehörigen zweier Subfamilien Oviparer Zahnkarpfen (*Microcyprini*, *Cyprinodontidae*). *Zool. Anz.*, 165, 9-10.
- Vojtiskova M. 1958. Vzdaeni hybridni riskani od rodiču se snizenon imunologicckou reaktivitou. *Ceskosl. Biol.*, 7, 3.
- Weaver H. L. 1955. A comparative study of procambium initiation in hybrid and inbred maize. *Amer. Bot.*, 42, 2.
- Whaley W. G. 1952. Physiology of gene action in hybrids. In „Heterosis“. Ed. John W. Gowen. Ames (Iowa). Iowa State College Press.
- Wodsedalek J. E. 1916. Causes of sterility in mule. *Biol. Bull.*, 30.
- Zak R. 1962. Activity and RNA content of muscle. *Federation Proc.*, 21, 2.



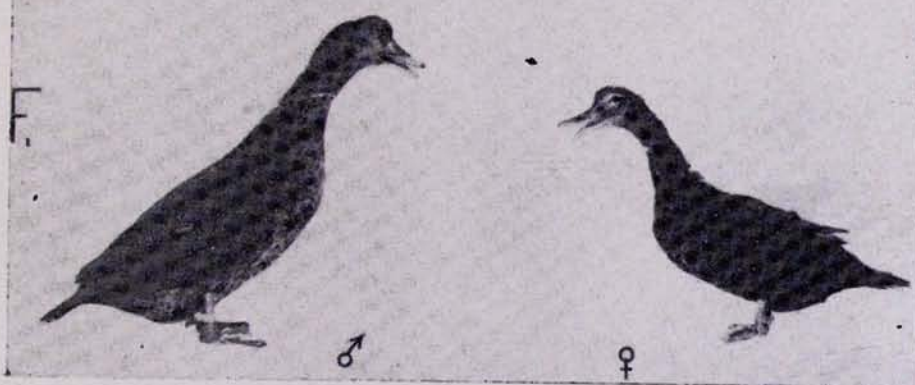
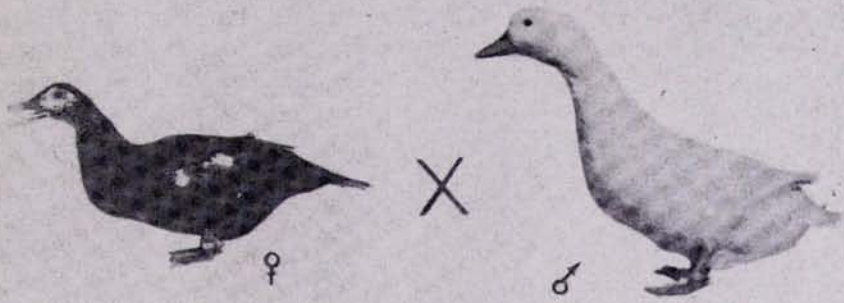
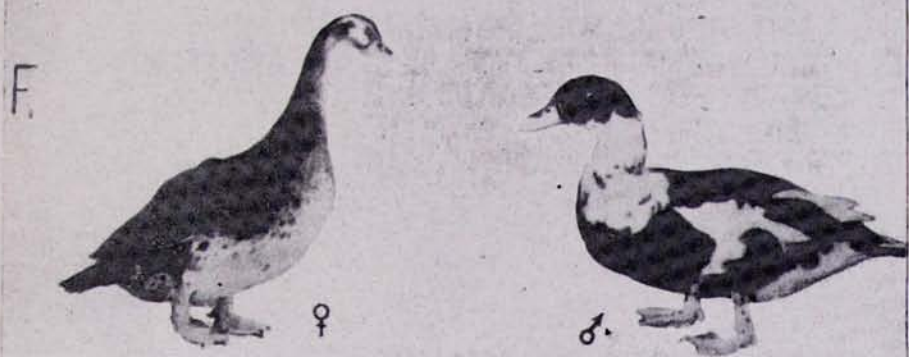


Рис. 1. Пекинские и мускусные утки и их гибриды:  
 верхний снимок—прямое скрещивание: ♀ пекинская x ♂ мускусная утки; нижний  
 снимок—реципрокное скрещивание: ♀ мускусная x ♂ пекинская утки.

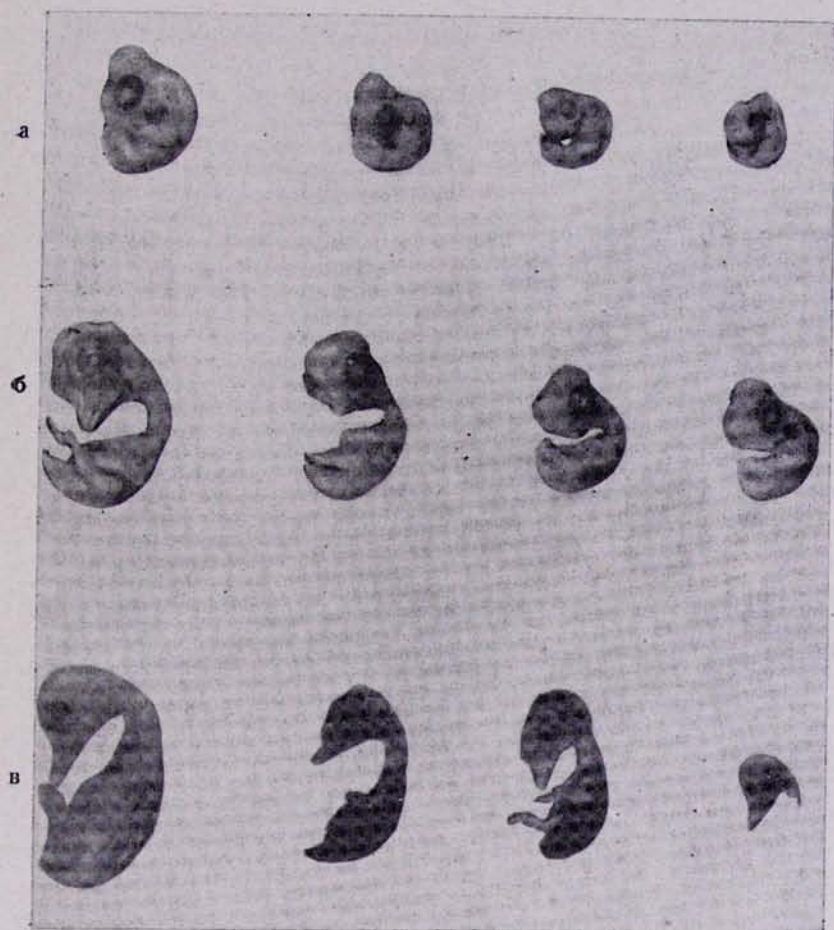
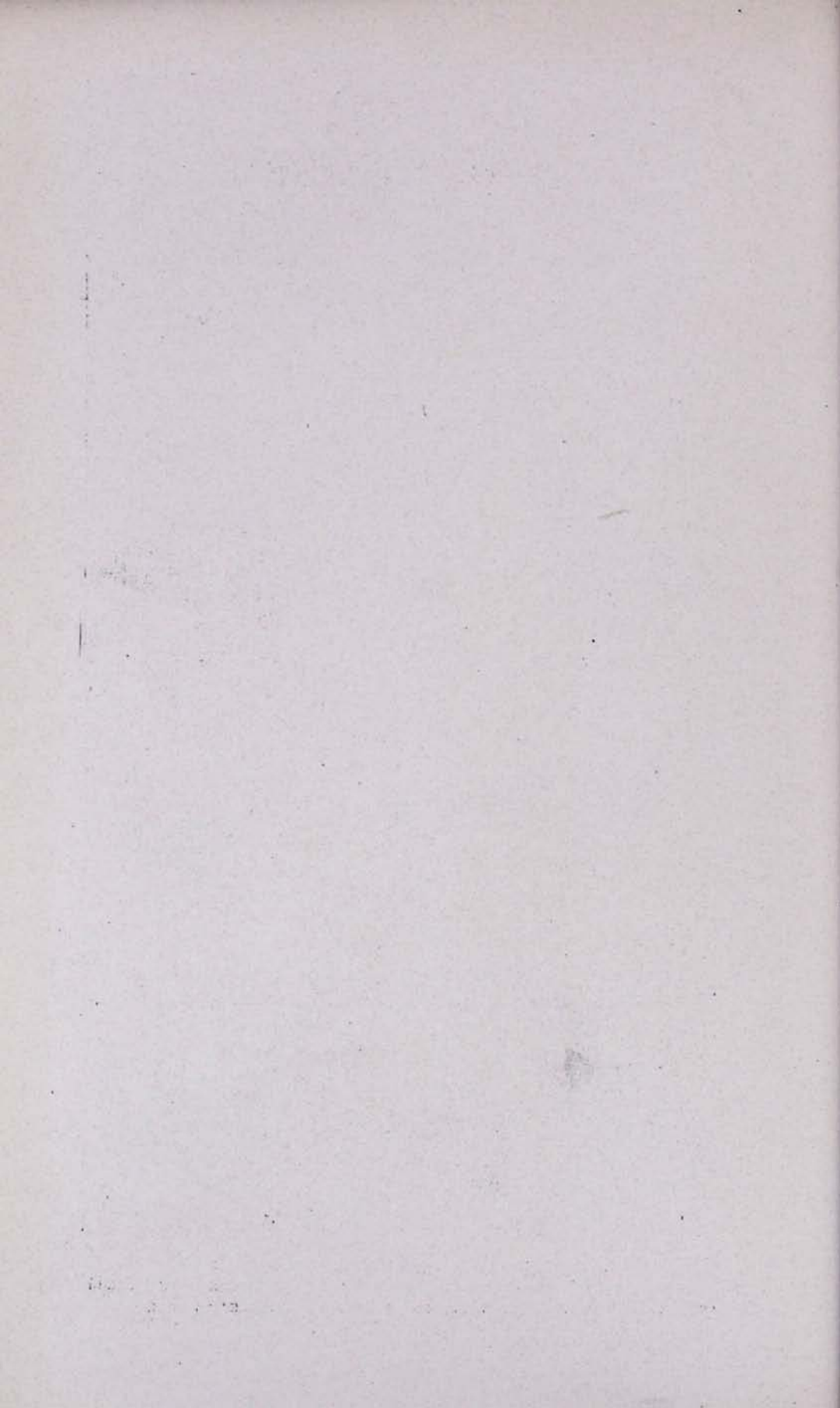
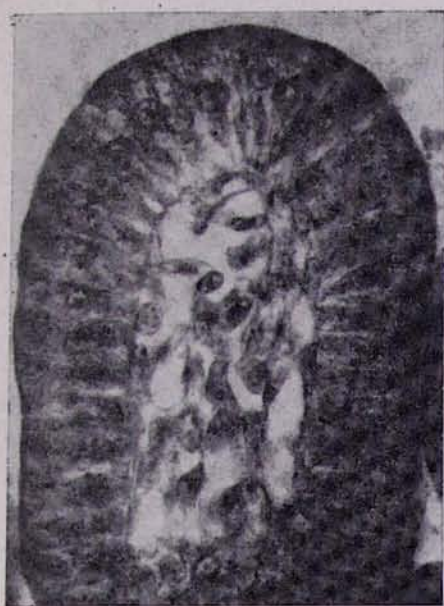
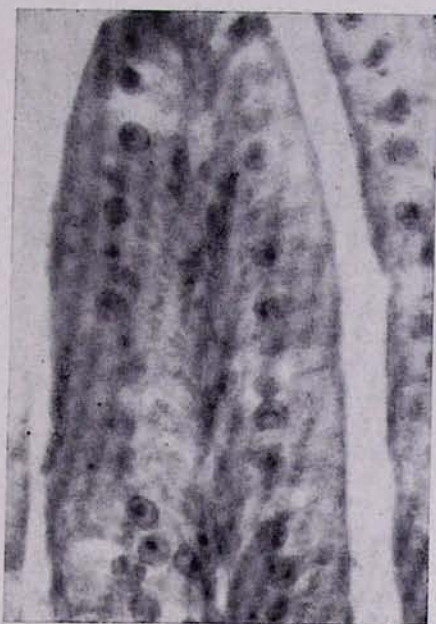


Рис. 2. Различия в морфогенезе эмбрионов исходных и гибридных форм. Слева направо: пекинская утка, гибрид, полученный от прямого скрещивания, реципрокный гибрид, мускусная утка: а—8 суток, увеличено в 3 раза; б—10 суток, увеличено в 1,5 раза; в—16 суток. 3/4 нат. вел.

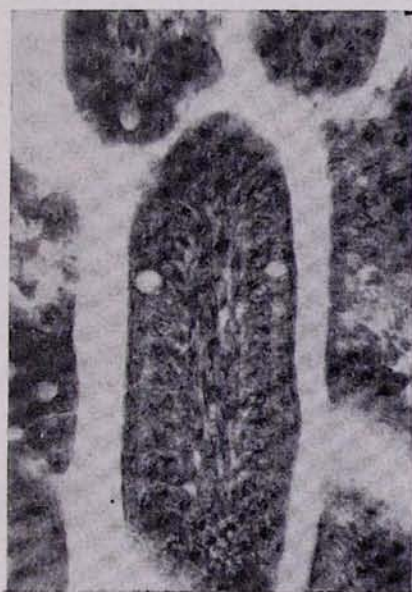




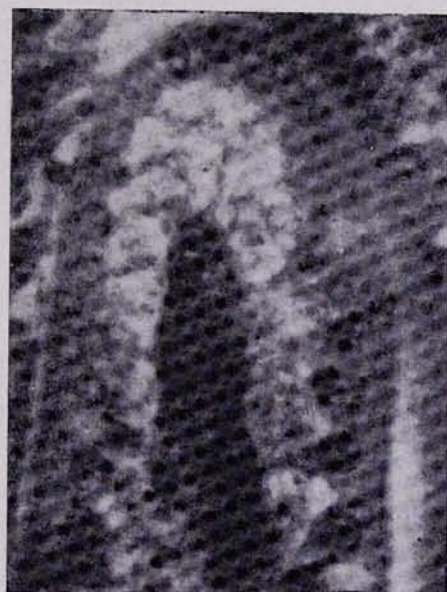
а



б



в



г

Рис. 3. Микрофотографии кишечного эпителия гибридов и родительских видов  
Об. 90 х ок. 10. Окраска азаном по Гейденгайну:  
а—пекинская, б—мускусная, в—прямые и г—реципрокные гибриды.



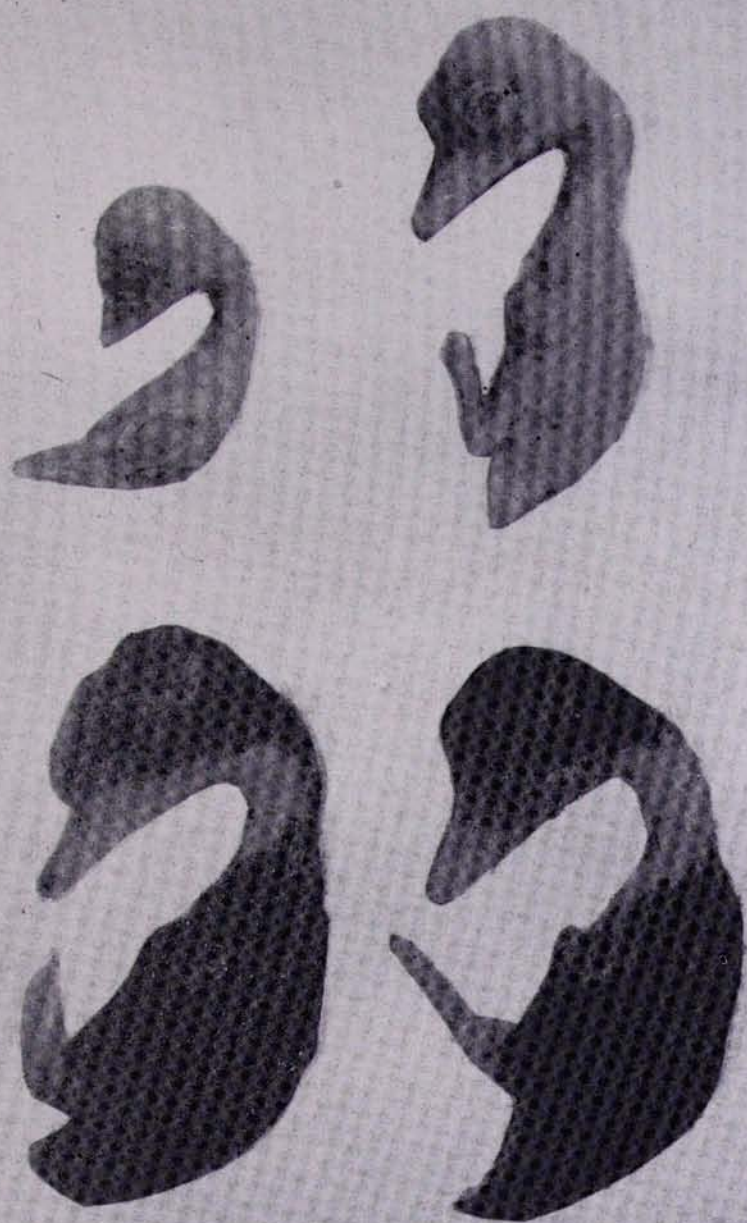
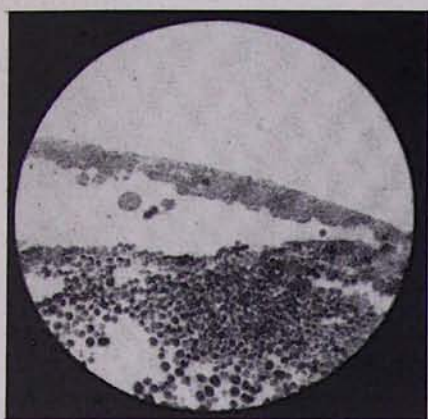


Рис. 4. 15-суточные эмбрионы:  
сверху исходные родительские виды, внизу—гибриды. Объяснения в тексте.



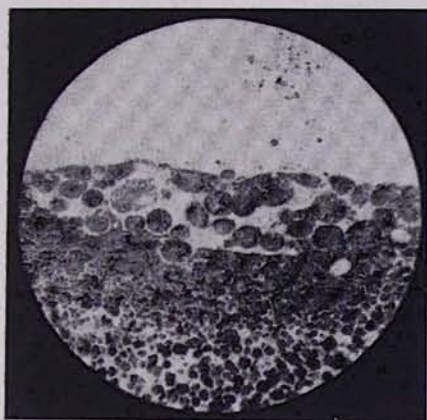




а



б

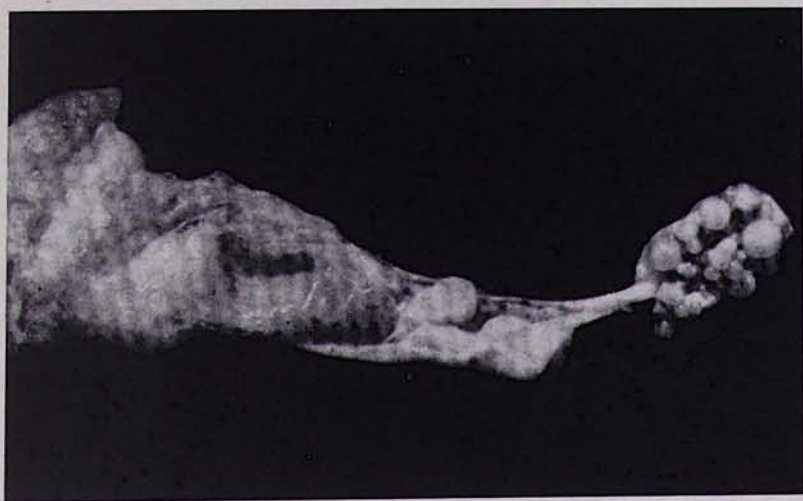


в

Рис. 5. Зародышевые диски пекинской и мускусной уток и их гибридов первого поколения. Об. 40 х ок. 20:

- а—пекинская утка. Фиксация в жидкости Буэна, азановая окраска;  
б—мускусная утка. Фиксация в жидкости Ценкера, гематоксилин-эозин;  
в—гибрид. Фиксация в жидкости Буэна, азановая окраска.





а



б



в

Рис. 6. Репродуктивные органы самок:  
а—мускусной утки; б—прямого гибрида; в—реципрокного гибрида.



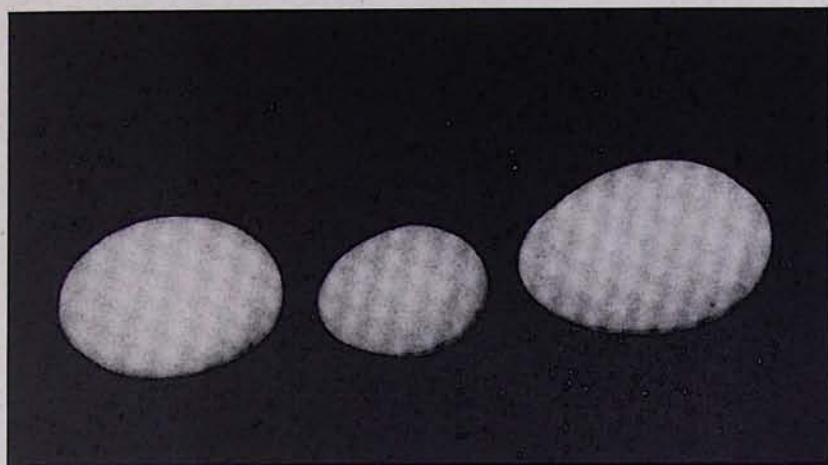


Рис. 7 Сравнительные размеры яиц.  
Слева направо: мускусной, гибридной и пекинской уток.

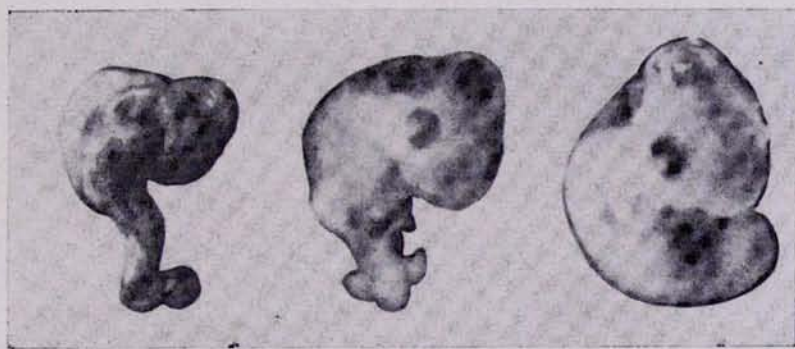
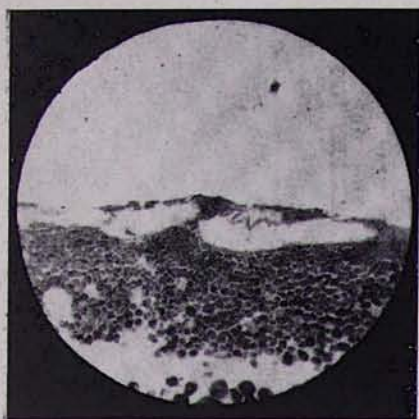
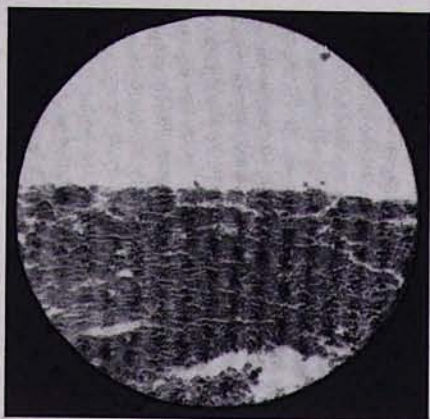


Рис. 8. Зародыши на 6-й день инкубации.  
Слева направо: гибрид второго поколения, мускусная и пекинская утки.

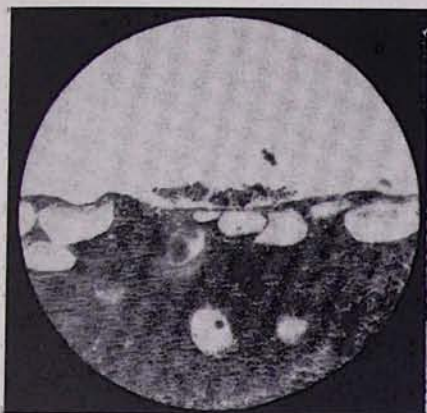




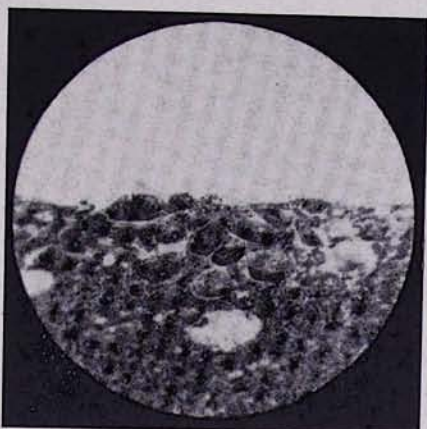
а



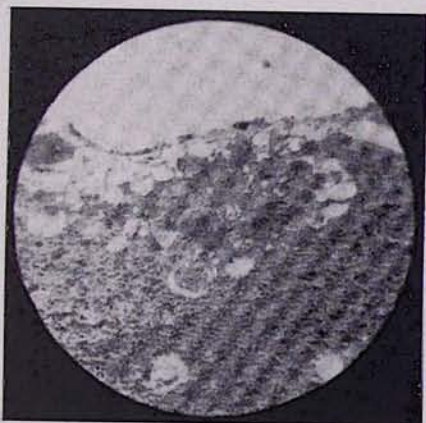
б



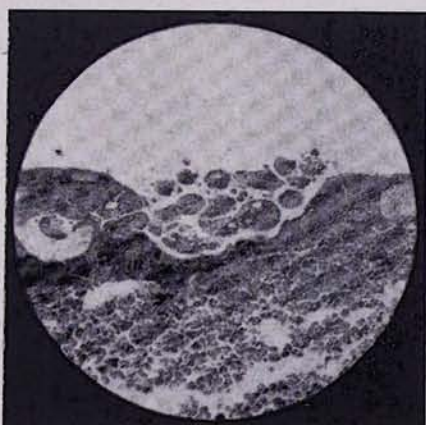
в



г



д



е

Рис. 9. Зародышевые диски гибридов второго поколения (полученные от скрещивания самок реципрокных гибридов с самцами пекинской утки). Об. 40 х ок. 20. Фиксация в жидкости Буэна, азановая окраска. Объяснения в тексте.



