

Ю. А. МАГАКЯН, А. А. ЧИЛИНГАРЯН, С. Р. МАҚАРЯН, Р. Н. МАРҚАРЯН

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ГИБРИДОВ МЕЖДУ ЦЕСАРКОЙ И КУРИЦЕЙ

Вопросам эмбрионального развития гибридных животных до сего времени посвящено мало работ, большинство из них проведено на низших формах, и лишь отдельные исследования касаются различных сторон эмбриогенеза гибридов высших позвоночных. Авторами настоящего сообщения в течение ряда лет были опубликованы результаты последовательного изучения эмбрионального развития гибридов, полученных при скрещивании пекинской и мускусной уток [4, 9, 10]. Эти исследования показали, что развитие гибридов с самых ранних стадий эмбриогенеза отличается от исходных видов, несмотря на то, что характер его во многом определяется материнской формой.

В связи с полученными результатами, естественно, возникли вопросы о том, специфичны ли отличительные признаки гибридов только при указанной комбинации скрещивания или для любого гибридного организма, в какой степени эти признаки определяются систематической удаленностью родительских видов, условиями развития гибридов и пр. Для решения этих и многих других вопросов было предпринято расширение гибридологических исследований путем вовлечения новых видов, в частности куриных.

Настоящее сообщение посвящено некоторым вопросам эмбриогенеза гибридов, полученных при скрещивании цесарок (♀) и кур (♂) породы русская белая.

Несмотря на то, что первое сообщение о получении гибридов цесарок и кур относится к прошлому столетию [15], и за последующие годы зарегистрировано около десятка работ отечественных и зарубежных авторов [1, 5, 8, 12, 14, 16, 17], посвященных цесарино-куриным гибридам, сведений об их эмбриональном развитии нами либо не обнаружено, либо обнаружено настолько мало, что они не могут характеризовать этот процесс. В указанных работах мы находим информацию лишь о продолжительности эмбрионального периода развития гибридов, оплодотворяемости яиц цесарки петушиным семенем, эмбриональной гибели, весе цыплят при вылуплении и т. п.

Крайнюю малочисленность данных, касающихся эмбрионального развития цесарино-куриных гибридов, можно объяснить трудностями в получении гибридного материала, с которыми столкнулись и авторы данной статьи.

Гибридный материал получали путем искусственного осеменения цесарок петушиным семенем [6]. Инкубация яиц проводилась в обычных

условиях, принятых для кур. Яйца вскрывались начиная с 4—5 суток инкубации. Эмбрионы, после извлечения из яиц, фотографировались, описывались, определялись диагностические признаки для установления стадий по таблицам Гамбургера и Гамильтона [13], взвешивались и фиксировались в 10% формалине. Вычислялись коэффициенты и константы роста [11].

Всего было проинкубировано 441 яйцо кур русской белой породы, 234 яйца цесарок и 356 гибридных яиц. Из них оплодотворенными оказались соответственно 418, 132 и 83 яйца. Процент оплодотворения яиц кур, таким образом, равнялся 94,8, яиц цесарок—56,4, а гибридных яиц—всего 23,7. Из числа оплодотворенных яиц кур погибло в течение инкубации 11 эмбрионов, цесариных—37, а в группе гибридных эмбрионов—60. Процент выживаемости, следовательно, по группам равнялся 97,4, 72,0 и 27,7 и оказался для гибридных эмбрионов ниже, чем в экспериментах Громова [1] и выше, чем в опытах Огороднего [5] и Стекленева и Треуса [8]. По данным учета эмбриональной гибели можно судить о распределении погибших эмбрионов в течение всей инкубации, имея при этом ввиду, что основные критические периоды в развитии гибридов не совпадают по времени с таковыми исходных видов. Ниже вопрос о периодизации развития гибридных эмбрионов и эмбрионов исходных форм будет рассмотрен более подробно. Здесь же следует отметить, что основная масса погибших эмбрионов, по нашим данным, приходится на ранние стадии (1—8 сутки—39,6%), после чего число погибших эмбрионов распределяется более или менее равномерно до периода вылупления (22—23 сутки), в течение которого погибает еще 32,2%.

Высокая смертность на ранних стадиях развития свидетельствует о непреодолимых для определенной части зародышей противоречиях между гибридным организмом и условиями его развития уже с самого начала эмбриогенеза. Те же зародыши, которые оказываются в состоянии пройти первые критические периоды, развиваются очень интенсивно, однако, как покажет дальнейшее изложение, перед ними возникают трудности уже другого порядка, накладывающие свой отпечаток на характер развития. Различная реакция гибридных эмбрионов на условия развития в наших экспериментах, по-видимому, обуславливается сочетанием конкретных геномов при скрещивании тех или иных родительских пар, определяющим, в свою очередь, большую вариабельность онтогенезов.

Приводимые ниже данные, характеризующие рост гибридных эмбрионов и эмбрионов исходных видов (табл. 1), свидетельствуют о весьма существенных различиях между ними, четко проявляющихся в весе эмбрионов и в интенсивности их роста. Указанные различия можно рассматривать как результат изменений во всем ходе эмбриогенеза гибридов, что находит выражение в продолжительности отдельных фаз и периодов эмбрионального развития в целом. Так, зародышевый период у эмбрионов кур длится 13 суток, при общей продолжительности эм-

Таблица 1
Динамика интенсивности роста и веса в процессе эмбрионального развития кур, цесарок и гибридов между ними

Возраст в днях	Куры		Цесарки		Гибриды	
	вес эмбрионов, г	интенсивность роста	вес эмбрионов, г	интенсивность роста	вес эмбрионов, г	интенсивность роста
4	0,063		—		—	
5	0,115	0,607	0,052		0,031	
6	0,244	0,728	0,153	1,087	0,090	1,060
7	0,432	0,573	0,224	0,380	0,166	0,612
8	1,074	0,910	0,428	0,647	0,335	0,700
9	1,311	0,199	0,796	0,618	0,818	0,892
10	2,002	0,423	1,023	0,253	1,079	0,277
11	2,989	0,402	1,309	0,247	1,226	0,128
12	4,327	0,370	1,526	0,154	1,771	0,368
13	4,934	0,131	1,968	0,254	1,926	0,084
14	8,280	0,518	2,432	0,212	2,879	0,403
15	11,237	0,366	3,121	0,250	5,187	0,538
16	12,630	0,116	4,992	0,470	6,477	0,222
17	15,142	0,181	7,093	0,351	7,328	0,123
18	17,604	0,151	8,626	0,196	8,922	0,197
19	19,985	0,127	9,326	0,078	9,640	0,077
20	27,594	0,322	10,216	0,092	—	—
21	33,373	0,190	14,325	0,337	—	—
22			18,800	0,273	—	—
23			—	—	—	—
24			—	—	27,257	0,207
25			—	—	—	—
26			—	—	—	—
27			—	—	—	—
28			27,168	0,061	—	—

Примечание: Обычной линией отмечены границы периодов, жирной — границы фаз внутри периодов.

бриогенеза равной, как известно, 21 суткам. Тот же период у эмбрионов цесарки продолжается 16 суток, а вылупляются цесарята на 28 сутки. У гибридных же эмбрионов зародышевый период оказывается на сутки короче, чем у эмбрионов цесарки, и вылупляются гибриды на 24 сутки. Сокращение общей продолжительности эмбриогенеза гибридов по сравнению с цесарками происходит за счет переходной фазы зародышевого и плодного периода: если переходная фаза у гибридных эмбрионов длится 5 суток (сколько у куриных), то у цесариных эмбрионов продолжительность ее равна 6 суткам; плодный период у цесарки составляет 12 суток, а у гибридов—9. Интересно, что удлинение эмбриогенеза гибридов по сравнению с курами происходит уже за счет собственно зародышевого периода, у куриных эмбрионов равного 8 суткам, а у гибридных—10.

Интенсивность роста в процессе эмбрионального развития всех изученных птиц непрерывно изменяется, обнаруживая спады и подъемы (табл. 1), которые определяются, с одной стороны, известной периодичностью в динамике роста, а с другой—гетерохронией в процессах дифференцировки различных клеток, тканей и органов. Однако при этом со-

храняется тенденция к снижению интенсивности роста от начала к концу эмбриогенеза.

Изложенное выявляется еще более четко при сопоставлении относительной продолжительности различных периодов эмбрионального развития и средней интенсивности роста по периодам (табл. 2). Мы видим,

Таблица 2

Относительная продолжительность периодов в % и интенсивность роста по периодам в эмбриогенезе кур, цесарок и их гибридов

Фазы и периоды	Куры		Цесарки		Гибриды	
	относительная продолжительность	интенсивность роста	относительная продолжительность	интенсивность роста	относительная продолжительность	интенсивность роста
Собственно зародышевый период	38,1	0,704	35,7	0,597	41,7	0,708
Переходная фаза	23,8	0,305	21,4	0,264	20,8	0,304
Плодный период	38,1	0,239	42,9	0,198	37,5	0,165

что относительная продолжительность собственно зародышевого периода у кур равна продолжительности плодного периода при несколько растянутой переходной фазе; у эмбрионов цесарки относительная продолжительность плодного периода больше собственно зародышевого. Такое соотношение свойственно большинству форм с растянутым эмбриогенезом. Гибридные же эмбрионы, отставая в своем развитии с самого начала зародышевого периода от эмбрионов обеих родительских видов, имеют относительно более растянутый зародышевый период, укороченную переходную фазу и более короткий, чем у эмбрионов кур и цесарок, плодный период. Такое сокращение относительного времени прохождения стадий формирования плода у гибридов можно попытаться объяснить лишь необходимостью завершить эмбриогенез в сравнительно жестких условиях, определяемых малыми размерами и запасами питательных веществ яиц цесарки. В пользу этого свидетельствуют также данные, характеризующие интенсивность роста гибридных эмбрионов по периодам: обладая более высокой интенсивностью роста в период зародышевого развития, гибридные эмбрионы сначала догоняют по весу и уровню развития зародыши цесарки, а затем в течение переходной фазы обгоняют последних. Однако в плодном периоде развития интенсивность роста гибридных эмбрионов резко падает, они выравниваются по весовым показателям с эмбрионами цесарки и вылупляются из яйца практически с одинаковым весом (табл. 1 и 2). О неиспользованных потенциальных возможностях гибридов говорит и тот факт, что константа роста, вычисленная для всего эмбриогенеза по ме-

тому Шмальгаузена [11], у гибридов выше, чем у обеих исходных форм: 4,00 против 3,84 у цесарок и 3,79 у кур. Интересно, что к аналогичным выводам еще в тридцатых годах пришел Кондырев [2], изучавший рост и интенсивность развития помесных кур, полученных при скрещивании пород, резко отличающихся по величине.

Рассмотренные закономерности находят свое отражение и в морфогенезе эмбрионов. В процессе изучения морфогенеза цесаринных и гибридных эмбрионов мы использовали диагностические признаки, положенные в основу определения стадий по Гамбургеру и Гамильтону [13] для куриных эмбрионов. При определении же периодов в эмбриогенезе указанных форм птиц мы исходили из принципов, изложенных в работах Рагозиной [7] и одного из авторов настоящего сообщения [3]. В задачи данной статьи не входит детальное изложение всего морфогенеза эмбрионов изученных видов птиц, тем более, что морфогенетические стадии развития куриных эмбрионов описаны очень подробно, поэтому ниже будет представлен лишь тот материал, который характеризует особенности, отличающие морфогенез гибридов от исходных форм во время наиболее существенных этапов эмбрионального развития.

Как уже указывалось в начале статьи, изучению подвергались эмбрионы с 5 суток развития. К этому времени зародыши кур породы русская белая оказываются в большинстве случаев на 26 стадии развития. Зачатки век у них малы, виден небольшой зачаток мигательной перепонки. Увеличен зачаток клюва. Контуры верхнечелюстного отростка изогнуты, расширенный конец нижнечелюстного отростка на одном уровне с нижним краем вентрального отростка подъязычной дуги. Этот отросток перекрывает первую и вторую жаберные дуги. Третья и четвертая жаберные щели не видны. Входное отверстие в носовой канал в виде узкой щели. Пальцевые пластинки крыльев и ног округлы, бороздки между вторым и третьим пальцами крыла слабо очерчены, первые же три пальца ног четко ограничены бороздками.

Зародыши цесарки к этому времени достигают лишь 18—19 стадии развития. У них насчитывается 34—40 пар сомитов. Заложены передние и задние конечности в виде широких бугорков. Сам зародыш максимально изгнут: голова прижата к хвосту. Заметно разрастание пузыря среднего мозга. Видны обонятельные ямки. Верхнечелюстной отросток челюстной дуги образует небольшой выступ. Подъязычная дуга изогнута более, чем остальные. Четвертая жаберная щель слабо различима. Зачаток аллантаоиса еще незначительных размеров. Диагностические признаки, соответствующие 26 стадии развития куриного зародыша, описанной выше, появляются у зародышей цесарки лишь к концу 7 суток инкубации.

Развитие гибридных зародышей на пятые сутки инкубации соответствует 17—18 стадиям куриных зародышей. Количество сомитов равно 26—36. Поворот зародыша вокруг оси не завершен и достигает уровня 17—18 пары сомитов. Оси заднего и переднего мозга образуют острый угол. Латеральные валики окружают тело зародыша со всех сторон. За-

чатки конечностей равного размера в виде почек. Носовая ямка слегка намечена. Хвостовая мезодерма еще не сегментирована. Амнион замкнут или почти замкнут. Виден зачаток аллантаоиса.

Собственно зародышевый период у кур завершается на 8 сутки инкубации, и оптимально развитые эмбрионы обладают следующими диагностическими признаками: число склеральных сосочков в глазу, образующих полный круг по сторонам хориоидальной щели, доходит до 14, мигательная перепонка развита, зародыши покрыты пуховыми бугорками, зачатки перьев просматриваются на заднем крае крыла, задние конечности имеют вид, характерный для куриных, пальцы хорошо развиты. Описанные признаки соответствуют 34 стадии развития.

Зародыши цесарки указанной стадии развития достигают к концу 10—началу 11 суток инкубации, а на восьмые сутки они оказываются на 28—29 стадии. В этот период на голове просматриваются удлинненный и слитый с подъязычной дугой нижнечелюстной отросток, уплощенные выступы дуг; заложена мигательная перепонка и слуховой проход; клюв значительно выдвинут вперед, однако яйцевой зуб еще не заметен; в глазу у некоторых зародышей можно обнаружить склеральные сосочки. Различимы три пальца на крыле и четыре на ноге.

Гибридные зародыши, хотя и завершают собственно зародышевый период развития одновременно с цесаринами, на 8 сутки инкубации все еще отстают от последних. У них редуцированы третья и четвертая жаберные щели; вентральный отросток подъязычной дуги перекрывает первую и вторую дуги; несколько увеличен зачаток клюва; намечается закладка мигательной перепонки, склеральные сосочки отсутствуют; пальцевые пластинки конечностей в виде лопаточек. Видны бороздки между 2 и 3 пальцами крыла и между тремя пальцами ноги. Диагностические признаки соответствуют 27—28 стадиям.

Собственно зародышевый период развития у всех изученных форм характеризуется обособлением закладок основных систем органов и дифференцировкой в этих системах закладок отдельных органов. При этом следует отметить, что постоянные органы, за редким исключением, своих специфических функций не выполняют. Поэтому другой характерной чертой данного этапа в развитии эмбрионов птиц можно считать специализированную активность временных зародышевых органов. В течение последней (переходной) фазы зародышевого периода развития, которая у куриных эмбрионов завершается на 13 сутки, а у цесариных и гибридных, соответственно, на 16 и 15 сутки инкубации, идет анатомическая дифференцировка большинства постоянных и всех временных органов. К концу этого периода появляются такие особенности в строении эмбрионов, которые позволяют дифференцировать род, а иногда и вид птиц (по форме клюва и ног, по развитию пигментации пуха и пр.). Эмбрионы, завершившие цикл зародышевого развития, включая и переходную фазу, независимо от принадлежности их к тому или иному из изученных нами видов, обладают следующими признаками: организм эмбриона полностью сформирован и безусловно относится к классу

птиц. Тело покрыто пухом, пуховые бугорки обнаруживаются на верхнем веке, на нижнем они располагаются в два-три ряда, вокруг слухового прохода также видны зачатки перьев, на перепонке крыла они имеют коническую форму. Вся поверхность плюсневого отдела и фаланг ног покрыта закладками чешуи. У цесариных зародышей пух на спине, пояснично-крестцовом отделе и голове пигментирован. Гибридные эмбрионы не пигментированы, пигментированный пух у последних появляется значительно позднее, в плодном периоде, в виде отдельных небольших участков, разбросанных бессистемно по спине и пояснично-крестцовой области. У цесариных же эмбрионов с самого начала появления пигментированного пуха участки его на голове располагаются продольными полосами черного и рыжего цвета, на туловище же рыже-черная пигментация не имеет определенной ориентации. У гибридных эмбрионов рыжая окраска пуха полностью отсутствует, пигментированные участки только черного цвета. К концу зародышевого периода у всех эмбрионов, независимо от происхождения, веки закрыты и видна лишь узкая щель между ними; на ногах образованы когти; ноги и клюв имеют у куриных и цесариных эмбрионов характерный вид, гибридные же эмбрионы по форме клюва и строению ног почти не отличаются от куриных. В целом эмбрионы исследованных форм к концу зародышевого периода достигают 39 стадии.

В плодном периоде развития, который, как уже указывалось, имеет различную продолжительность у кур, цесарок и цесарино-куриных гибридов, все большее участие в жизнедеятельности начинают принимать постоянные органы плода, дифференцирующиеся к тому времени уже в гисто-физиологическом аспекте. Это в особенности касается желудочно-кишечного тракта и органов выделения. В результате существенных качественных перестроек внекишечный способ усвоения питательных веществ, бывший в зародышевом периоде основным способом питания, уступает место дефинитивному внутрикишечному способу. Внешние диагностические признаки, характеризующие ту или иную стадию развития, в плодном периоде не отражают сколько-нибудь существенно те большие преобразования, которые происходят в организме плода в результате процессов дифференциации тканей и клеток. Характеристика же последних для выявления тех или иных особенностей развития гибридов требует специальных исследований и должна явиться предметом последующих сообщений.

Изложенное выше иллюстрируется рис. 1—3.

Резюмируя изложенное и проводя некоторые параллели между эмбриогенезами гибридов, полученных при скрещивании пекинской и мускусной уток, с одной стороны, и цесарок и кур, с другой, можно отметить, что признаки, характеризующие «гибридность» организма, как в первом, так и в последнем случае, закладываются в эмбриогенезе, определяя в дальнейшем специфику развития гибридов. Эмбриогенез цесарино-куриных гибридов имеет ряд общих черт с эмбриогенезом утиных гибридов: отставание в развитии ранних эмбрионов от эмбрионов ро-

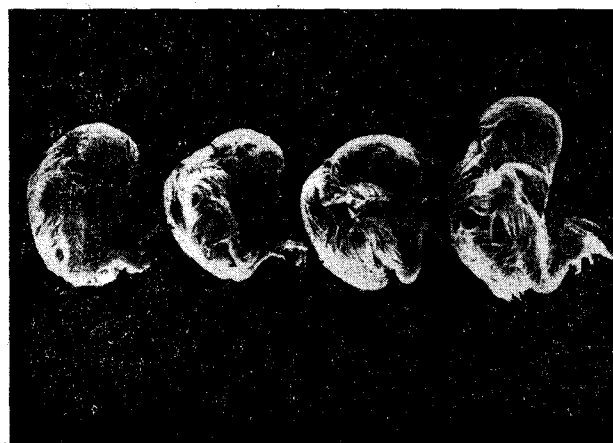
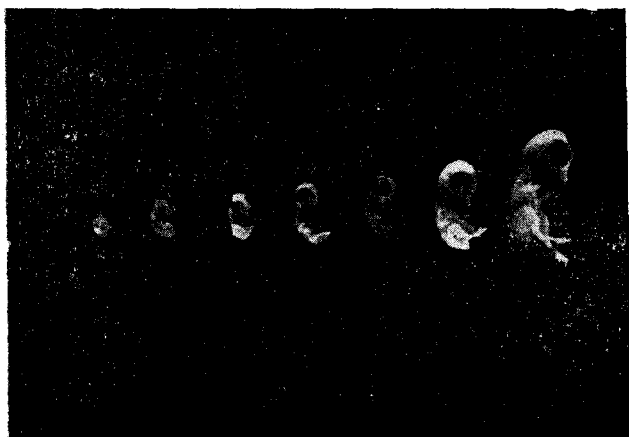
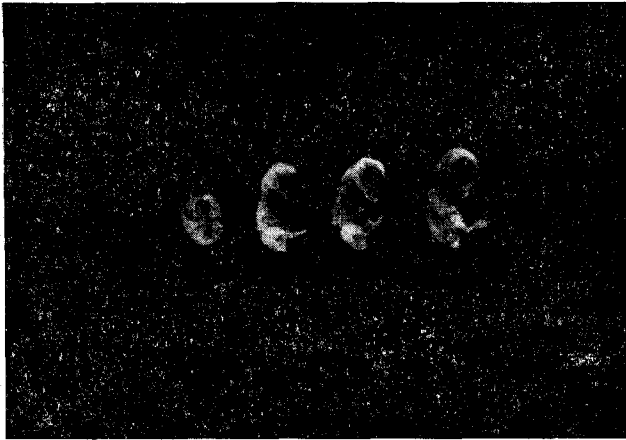


Рис. 1. Эмбрионы кур русской белой породы. а) 5, 6, 7, 8, 9, 10 и 11 сутки инкубации; б) 12, 13, 14, 15 и 17 сутки; в) 18, 19, 20 и 21 сутки.



а



б



в

Рис. 2. Эмбрионы цесарки. а) 5, 6, 7, 8 и 9 сутки; б) 11, 12, 13 и 14 сутки; в) 15, 16, 27 и 28 сутки.



а



б



в

Рис. 3. Гибридные эмбрионы. а) 5, 6, 7 и 8 сутки; б) 10, 11, 12, 14 и 15 сутки; в) 16, 17, 18 и 24 сутки.

дительских видов, более высокая интенсивность роста, изменение сроков критических периодов, высокая эмбриональная смертность и т. п. Перечисленные признаки можно, по-видимому, считать общими для гибридных эмбрионов. Однако при этом обнаруживаются факты, свидетельствующие о том, что эмбриогенез цесарино-куриных гибридов во многом отличается не только от родительских видов, но и от эмбриогенеза утиных гибридов, даже в рамках данных, характеризующих лишь процесс роста и развитие внешних морфогенетических признаков.

Цесарино-куриные гибриды, также как и гибриды пекинской и мускусной уток, с самого начала инкубации отстают в развитии от эмбрионов родительских видов. И первые и вторые, благодаря высокой интенсивности роста, к середине эмбриогенеза начинают догонять по уровню развития эмбрионы исходных видов. Однако, если утиные гибриды с этого времени выравниваются с эмбрионами пекинской утки и обгоняют менее скороспелую мускусную [4], то цесарино-куриные гибриды, несмотря на сокращенные по сравнению с цесаркой сроки эмбриогенеза, оказываются не в состоянии обогнать в своем развитии эмбрионы последней. Об этом свидетельствует отсутствие различий в весе и в уровне развития между биологически одновозрастными гибридными и цесариными плодами. Снижение интенсивности роста гибридов в плодном периоде, более резкое, чем у эмбрионов родительских видов, обуславливается, возможно, противоречиями, возникающими в результате гибридизации между генотипом гибридов и необычными условиями их развития, что, в свою очередь, вытекает из большей или меньшей удаленности родительских видов в систематическом или генетическом отношении. Указанные противоречия, в зависимости от характера и уровня исследований, могут выявляться на самых различных ступенях организации гибридного животного, от субклеточных систем до организма в целом. В данном случае мы имеем дело с противоречием, обусловленным высокой потенцией роста гибридов, с одной стороны, и малыми запасами питательных веществ и объемом яйца, с другой. В этом убеждают нас данные предыдущих исследований гибридов уток [4, 9] и сведения, приводимые в настоящем сообщении: и гибриды уток, и цесарино-куриные гибриды обладают высокой потенцией роста, однако первые реализуют ее, а вторые не могут этого сделать, вероятно, по причине того, что возможности их развития ограничены объемом яйца и запасами питательных веществ в нем примерно в полтора раза меньшими, чем у куриных эмбрионов. Гибриды же уток, находясь в процессе эмбриогенеза в условиях примерно равных с эмбрионами исходных форм, не только выравниваются к концу эмбриогенеза с наиболее скороспелой пекинской уткой, но и обгоняют ее в постэмбриональном развитии.

Таким образом, анализ полученных данных дает возможность сделать вывод о том, что специфические свойства гибридного организма являются результатом не только генетически обусловленной «гибрид-

ности», но и следствием своеобразных условий эмбриогенеза, безусловно имеющих морфогенетическое значение.

Зоологический институт
АН АрмССР

Поступило 26.IX 1968 г.

Յու. Ա. ՄԱԳԱԳՅԱՆ, Ա. Հ. ՉԻԼԻՆԳԱՐՅԱՆ, Ս. Ռ. ՄԱԿԱՐՅԱՆ, Ռ. Ն. ՄԱՐԳԱՐՅԱՆ

ԽԱՅՏԱՀԱՎԻՅ ԵՎ ԸՆՏԱՆԻ ՀԱՎԻՅ ՍՏԱՅՎԱԾ ՀԻՔՐԻԳՆԵՐԻ ՍԱՂՄՆԱՅԻՆ
ԶԱՐԳԱՑՄԱՆ ՄԻ ՔԱՆԻ ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Հիբրիդներն ստացվել են ոռոսական սպիտակ ցեղի աքլորների սերմով խայտահավերի արհեստական սերմնավորման եղանակով: Հիբրիդների և ծնողական տեսակների սաղմերն ուսումնասիրվել են ինկուբացիայի 4—5-րդ օրվանից:

Ցույց է տրված սաղմերի մահացման բարձր տոկոս, որի հիմնական մասը, կամ 39,6%-ը առաջանում է սաղմնային զարգացման վաղ շրջանում, իսկ մնացած մասը հավասարաչափ բաշխվում է ըստ ինկուբացիոն շրջանի մյուս փուլերի:

Մեր ուսումնասիրությունները ցույց են տալիս, որ հիբրիդների սաղմնային զարգացումը տարբերվում է ծնողական տեսակների, այսինքն՝ խայտահավերի ու հավերի, սաղմնային զարգացումից:

Հիբրիդների զարգացումը ավելի փոփոխական է, քան ծնողական տեսակներին և բնորոշվում է անկումով ու վերելքով: Ինկուբացիոն շրջանի տևողությունը կազմում է 24 օր, մինչդեռ խայտահավինը՝ 28 և հավինը՝ 21 օր:

Ընդհանրապես մորֆոգենետիկական պրոցեսները, համեմատած ծնողական տեսակների հետ, հիբրիդների մոտ ավելի դանդաղ են ընթանում: Մեր կարծիքով՝ այդ երևույթը կարելի է բացատրել մասամբ էլ նրանով, որ հիբրիդային սաղմը աճում ու զարգանում է համեմատաբար փոքր շափ և քաշ ունեցող խայտահավի ձվում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Громов А. М. Птицеводство, 5, 34, 1966.
2. Кондырев Л. В. Тр. ГИЭВ, 3, 1, 3, 1926.
3. Магакян Ю. А. Зоол. сборник, 12, 41, из-во АН АрмССР, Ереван, 1926.
4. Магакян Ю. А., Макарян С. Р. Изв. АН АрмССР (биол. науки), 14, 12, 69, 1961.
5. Огородний Ю. М. Зоол. сборник, 14, 79, из-во АН АрмССР, Ереван, 1966.
6. Павлов Е. Ф., Чилингарян А. А., Саркисов Р. Н., Гевондян Т. М. Биол. журнал Армении, 19, 3, 64, 1966.
7. Рагозина М. Н. Развитие зародыша домашней курицы. Из-во АН СССР, М., 1961.
8. Стекленив Е. П., Треус В. Д. Тр. Укр. н. и. ин-та жив-ва степных р-нов им. М. Ф. Иванова (Аскания-Нова), 13, 97, 1963.
9. Чилингарян А. А. ДАН АрмССР, 32, 235, 1961.
10. Чилингарян А. А., Магакян Ю. А. Журнал общей биол., 24, 1, 43, 1963.
11. Шмальгаузен И. И. В сб. Рост животных, Биомедгиз, М.—Л., 1935.
12. Guyer M. F. J. exptl zool., 7, 723, 1909.
13. Hamburger V., Hamilton H. L. J. morphol., 88, 1, 49, 1951.
14. Marchlewski J. N. Bul. Inst. de l'Acad. Polon., Ser. B-11, 127, 1937.
15. Morton S. G. Ann. mag. nat. hist., 19, 210, 1847.
16. Owen R. D. J. exptl. zool., 88, 187, 1947.
17. Vojtiškova M. Ceskosl. biol., 7, 194, 1958.