

УДК 591.3:598.2

РАЗВИТИЕ И МЕТАБОЛИЗМ ЗАРОДЫШЕЙ КУРИЦЫ В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ ПРИ ЗВУКОВОЙ СТИМУЛЯЦИИ

© 2011 г. И. Б. Солдатова

Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, 119991 Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12

E-mail: ira-soldatova@mail.ru

Поступила в редакцию: 12.10.10

Окончательный вариант получен: 20.01.11

Выявлено влияние акустического воздействия на процессы метаболизма в последние сутки инкубации эмбрионов домашней курицы. Показано, что возникающие под действием акустических сигналов изменения приводят к сокращению времени инкубации. В результате акустической гиперстимуляции газообмен и рост эмбриона продолжают следовать степенной зависимости, характерной для более раннего периода эмбриогенеза, т.е. снимается депрессия, свойственная этим процессам в конце инкубации. У акустически стимулированных эмбрионов наблюдается тенденция к снижению суммарных затрат энергии на прирост и метаболизм в период с 17 суток инкубации и до вылупления, но суточные затраты на энергетический обмен и прирост при акустическом воздействии больше, чем в контрольной группе.

Ключевые слова: онтогенез птиц, метаболизм, акустическая стимуляция

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время появляется все больше свидетельств о влиянии внешней среды в целом и акустической сенсорной стимуляции в частности на развитие эмбрионов птиц (Тихонов и др., 1985, 1988; Голубева, 1993; Golubeva, 1997a; Голубева, 2006; Vince, 1966).

Анализ ранних поведенческих реакций птиц с различными типами онтогенеза показывает, что акустическая стимуляция при коммуникации как родителей и эмбрионов, так и sibлингов, является пусковым и ведущим стимулом целого ряда функциональных систем, обеспечивающих поддержание гомеостаза организма, и которые условно можно обозначить как системы “достижения комфортного состояния”. Эти системы включают пищевое поведение, дыхание, терморегуляторное поведение и т.д.

Влияние акустической стимуляции проявляется в формировании слуховой системы на всех уровнях слухового анализатора (Голубева, 1980, 1984, 1987, 2006; Александров и др., 1994; Golubeva, 1997a, b) и сказывается на общем развитии организма (Тихонов и др., 1985; 1988).

Естественная акустическая стимуляция является необходимым условием нормального течения раннего онтогенеза. Акустические влияния в норме обеспечивают родители и сами эмбрионы. В процессе становления чувствительности слуха птиц особенно значимыми оказываются появления собственной громкой вокализации, необходи-

мой для нормального развития слуха (Gottlieb, 1965, 1971) и усиление акустической коммуникации с родителями. Это событие знаменует начало интенсивного и, одновременно, сенситивного периода развития слуха, в течение которого происходит настройка слуховой системы на видоспецифическую акустическую среду. У выводковых этот период приходится на время с момента выхода клюва в воздушную камеру яйца и до вылупления.

Первый акустический сигнал эмбриона – писк. Почти одновременно с первыми писками в репертуаре эмбрионов появляются щелчки. Уже давно обнаружено, что щелчки играют значимую функциональную роль в обеспечении синхронизации вылупления у выводковых (Vince, 1966, 1969, 1973; Ильичев, Тихонов, 1979; Golubeva, Tikhonov, 1985). Эмбрионы способны подстраивать дыхательный ритм под ритм излучения щелчков, превышающий их собственный. Увеличение ритма ведет к интенсификации дыхания (Vince, 1966) и метаболизма в целом.

Первые писки, а затем и щелчки появляются еще до выхода клюва эмбриона в воздушную камеру яйца (за счет образующихся в амнионе пузырьков газа). Они имеют очень низкую интенсивность, весьма нерегулярны и вряд ли способны оказывать влияние на других эмбрионов. После выхода клюва эмбриона в воздушную камеру яйца вокализация эмбриона выводковых резко активизируется. Возрастает громкость писков и щелчков, увеличивается частота их издавания. С момента проклева скорлуповой оболочки и перехода эм-

бриона к дыханию атмосферным воздухом, акустические сигналы приобретают ритмическую организацию, образуют серии, состоящие из нескольких импульсов. Щелчки становятся регуляторами.

Инкубация в искусственных условиях лишает эмбриона полного объема естественной акустической стимуляции, доступна только собственная вокализация. Поэтому использование щелчков является одним из способов восполнить дефицит акустической стимуляции. Однако до сих пор не ясно, как влияют на развитие эмбрионов стимуляция, отличающаяся по интенсивности от естественной.

Цель нашей работы – изучение влияния акустической стимуляции, которая по интенсивности и суммарной длительности превышает значения параметров, имеющих место в естественных условиях, на развитие, рост и уровень метаболизма эмбрионов курицы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использованы эмбрионы кур кросса Беларусь-9 – гибрид серой калифорнийской курицы и леггорна. Инкубацию яиц с первого дня проводили в термостатах ТС-80 при температуре 37.5°C и влажности 70%. Яйца поворачивали не менее двух раз в сутки. Свежий воздух подавали в термостат компрессором МК-Л1М. Определение массы тела и уровня метаболизма проводили ежедневно в контрольной и экспериментальной группах, используя по 8–9 эмбрионов в каждой (всего было 90 эмбрионов).

Для расчета скорости роста в период с 6-х по 17-е сутки инкубации применяли формулу:

$$M_{(t)} \approx (mNt)^{1/m}, \quad (1)$$

где $M_{(t)}$ – масса особи в любой момент времени t в (граммах сырой массы); N , m – параметры роста (см. Солдатова, 2004).

За четыре дня до вылупления (на 17-й день инкубации) эмбрионов разделяли на две группы. Опытную группу яиц инкубировали в отдельном термостате и подвергали непрерывному акустическому воздействию вплоть до вывода птенцов. В качестве раздражителей применяли щелчки (3 импульса в минуту, давление 80 дБ), имитирующие щелкающие звуки эмбрионов, но по интенсивности значительно их превышающие. Для генерации сигналов использовали систему из электростимулятора ЭСЛ-3 и акустической колонки IAC, размещенной в термостате.

В контрольной группе искусственной акустической стимуляции не проводили. Эмбрионов инкубировали в условиях, когда источником акустического воздействия были только они сами (без родителей).

С помощью газового хроматографа ЛХМ-8МД определяли выделение углекислого газа ежедневно у всех эмбрионов с 13-х суток до вылупления. Для этого эмбриона помещали в замкнутый сосуд, в котором определяли содержание газов в момент помещения в него эмбриона и через 15 минут.

Достоверность различий в контрольной и опытной группах проверяли тестом Манна-Уитни в программе Statistica 6.0.

Для обеих групп эмбрионов определяли коэффициент K_2 , предложенный Ивлевым (1939) и часто используемый в работах разных авторов (Винберг, 1966). Коэффициент рассчитывают как отношение прироста в мерах энергии к сумме энергетических эквивалентов прироста и уровня газообмена или к величине ассимилированной пищи. Энергетическую ценность эмбрионов и желточных мешков определяли по М.Д. Ильину (1917) и А. Романову (Romanoff, 1932). Для перехода к энергетическим единицам использовали следующие коэффициенты перехода: дыхательный коэффициент 0.7 (Каменский, 1988; Needham, 1931) и оксикалорийный коэффициент, равный 20.36 кДж/л, энергетическая ценность сухой массы в среднем 25.14 кДж/г, и отношение сухой массы эмбриона к сырой массе – 0.19. Для желточных мешков отношение сухой массы к сырой на 17-е сутки эмбриогенеза составляет 0.651, на 18-е – 0.595, на 19-е – 0.5807, на 20-е – 0.571. Калорийностьграмма сухой массы желточного мешка равна 7 ккал.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Энергетический уровень метаболизма эмбрионов курицы. Известно, что для описания зависимости энергетического уровня метаболизма от массы тела для особей из различных систематических групп применяют степенную функцию (Винберг, 1956; Ивлев, 1966; Зотин, Зотина, 1993). Это относится как к эмбриональному развитию разных видов птиц (Болотников и др., 1985; Зотин, Зотина, 1993; Ricklefs, Starck, 1998; Ricklefs, 2006), так и к постнатальному развитию птиц (Зотин, Зотина, 1993; Gavrilov, Dolnik, 1985). Эта зависимость подтвердилась (как по поглощению кислорода, так и по выделению углекислого газа) и при обработке нами данных по газообмену эмбрионов кур, приводимых другими авторами (Romanoff, 1941, 1943, 1967; Рольник, Портенко, 1964). Однако в последние дни инкубации отмечены заметные отклонения от степенной зависимости, связанные с уменьшением уровня метаболизма. Это явление называют фазой плато (Vleck, Bucher, 1998) или депрессией (Рольник, 1968). После проклева уровень метаболизма резко возрастает.

На основании наших данных по газообмену, мы рассчитали зависимость выделения углекислого газа от времени инкубации. Для периода с 13-х по

Таблица 1. Уровень метаболизма (по выделению CO₂ мл/час) куриных эмбрионов в контроле и при акустическом воздействии

В контроле					При акустическом воздействии			
<i>t</i> , сут	<i>M</i> , г	CO _{2и} ¹	CO _{2р} ²	CO _{2и} /CO _{2р}	<i>M</i> , г	CO _{2и}	CO _{2р}	CO _{2и} /CO _{2р}
17	21.3	18.56	20.20	91.9%	21.3	19.17	20.20	94.9%
18	26.5	18.76	23.04	81.4%	27.3	23.62	23.45	100.7%
19	30.2	22.66	24.92	90.9%	32.9	34.75	26.23	132.5%
20	34.7	32.54	27.09	120.1%	—	—	—	—

M, г — сырая масса в граммах.

¹ — измеренное значение.

² — рассчитанное по формуле (2).

Таблица 2. Характеристики роста массы тела эмбрионов кур в последние дни инкубации в контроле и при акустическом воздействии

В контроле							При акустическом воздействии			
<i>t</i> , сут	<i>M</i> _и ¹ , г	<i>M</i> _р ² , г	<i>M</i> _и / <i>M</i> _р %	<i>P</i> _и , г	<i>P</i> _р , г	<i>P</i> _и / <i>M</i> _и	<i>M</i> _и , г	<i>M</i> _и / <i>M</i> _р %	<i>P</i> _и , г	<i>P</i> _и / <i>M</i> _и
17	21.3	22.1	96.5	—	—	—	21.3	96.5	—	—
18	26.5	27.3	97.2	5.2	5.2	0.22	27.8	101.8	6.5	0.26
19	30.2	33.3	90.7	3.7	6.1	0.13	33.2	99.7	5.4	0.16
20	34.7	40.2	86.2	4.5	6.9	0.14	—	—	—	—

¹ — измеренное значение массы в граммах.

² — рассчитанное по формуле (1) значение массы.

P — прирост в граммах.

P/*M* — удельный прирост.

16-е сутки уровень выделяемого углекислого газа имеет тенденцию следования параболической зависимости: в логарифмическом масштабе зависимость приобретает линейный характер.

Расчеты показали следующую зависимость уровня выделяемого углекислого газа (*Q*) от массы тела эмбриона (*M*) в исследуемом интервале (13–16 суток инкубации):

$$Q = 3.21 M^{0.601} \text{ мл/час*} . \quad (2)$$

На 17-е сутки отмечено незначительное (8%) уменьшение уровня газообмена относительно расчетной величины (табл. 1). Максимальное понижение уровня газообмена проявляется на 18 сутки инкубации (19%). Эффект снижения уровня выделения углекислого газа от расчетной величины сохраняется и на 19-е сутки, но он менее выражен — 9%. На 20-е сутки инкубации выделение углекислого газа превышает предсказываемое значение на 20%.

Вылупление куриных эмбрионов, подвергающихся акустическому воздействию щелчками (с 17-х суток инкубации), происходит на 20-е сутки

инкубации — на сутки раньше, чем в контрольных условиях. Метаболизм озвученных эмбрионов отличается от такового в контроле. Отличие состоит в том, что выделение углекислого газа на 18-е сутки инкубации сходно с его расчетным значением по формуле, т.е. скорость метаболизма не замедляется. В последний день инкубации у озвученных эмбрионов (на 19-е сутки) также отмечается превышение уровня выделения углекислого газа относительно расчетной величины, но в большей степени — на 32% (табл. 1). Уровни выделения CO₂ в опыте и контроле достоверно отличаются (*u*-тест Манна-Уитни для 18-х суток эмбриогенеза $z = 2.3, p = 0.02; n = 9$; для 19-х суток $z = 3.13, p = 0.001; n = 9$).

Изменение скорости роста массы тела эмбрионов. Прирост массы тела эмбрионов в последние трое суток инкубации в контрольных условиях имеет тенденцию к снижению.

По нашим данным на 17–18 сутки инкубации снижение скорости роста только намечается (табл. 2), составляя лишь несколько процентов от величины, которая была рассчитана нами по фор-

Таблица 3. Энергетические затраты на прирост и уровень метаболизма в последние дни инкубации в норме и при акустическом воздействии (кДж)

Показатель	В контроле		При акустическом воздействии	
	Суммарные траты 17–20 сут, кДж	Среднесуточные траты, кДж	Суммарные траты 17–19 сут, кДж	Среднесуточные траты, кДж
Прирост	63.77 ($n = 9$)	21.24	58.87 ($n = 9$)	29.43
Энергетический метаболизм	64.61	21.54	54.13	27.07
Энергетическая ценность эмбриона на момент вылупления	165.13		158.97	
Энергетическая ценность желточного мешка на момент вылупления	112.92		122.14	
K_2	0.497		0.521	

муле роста (1), полученной для 6–17 суток инкубации. На 19-е сутки инкубации отмечено явное снижение темпа роста массы эмбриона (на 10%), а в последний день инкубации (20-е сутки) спад достигает 14%.

Оценить степень изменения скорости роста можно по таким его характеристикам как прирост (P) и относительный прирост (P/M). В контрольной группе средняя величина прироста с 17-х по 20-е сутки эмбриогенеза на 26% ниже расчетной, а относительный прирост – на 18% ниже.

При акустическом воздействии щелчками в период с 17-х по 19-е сутки инкубации, величины всех характеристик роста отличаются от контроля. На 18-е сутки эти различия еще не достоверны, на 19-е сутки массы эмбрионов достоверно отличаются (u -тест Манна-Уитни: $z = 2.3, p = 0.018; n = 7$). Из данных таблицы 2 следует, что прирост и относительный прирост массы близки к расчетным значениям по формулам роста (1). Небольшие наблюдаемые различия статистически незначимы. Следовательно, рост массы эмбрионов при акустическом воздействии щелчками в последние дни инкубации продолжает следовать зависимости (1), определенной для периода с 6-х по 17-е сутки инкубации.

Итак, принципиальное отличие уровня метаболизма и характера роста эмбрионов в последние дни инкубации при акустическом воздействии состоит в отсутствии замедления, свойственного процессам развития эмбрионов курицы при искусственной инкубации в конце эмбрионального периода. При акустическом воздействии, проводимом нами, эмбрионы вылупляются на сутки раньше.

Результатом изменения продолжительности инкубации и уровня метаболизма у эмбриона является то, что суммарные траты на обмен, определяемые нами по выделению CO_2 , при акустическом воздействии с 17 дня инкубации до проклева скорлупы равны 1.880 л, а в контроле – 2.221 л (по u -тесту Манна-Уитни различия достоверны: $z = 2.88, p = 0.004$).

Используя дыхательный коэффициент 0.7, получаем, что за рассматриваемый период потребление O_2 озвученными и контрольными эмбрионами составляет 2.680 и 3.173 л соответственно.

Соотношение между процессами роста и метаболизма. Как следует из таблицы 3, экспериментальный эмбрион затрачивает на прирост при акустическом воздействии на 4.9 кДж, а в целом на метаболизм на 10.48 кДж меньше энергии, чем в контроле. Энергетическая ценность эмбриона к моменту вылупления при акустическом воздействии на 6.76 кДж ниже, чем в контроле, а энергетическая ценность желточного мешка выше. Эти данные показывают, что акустически стимулированные эмбрионы к моменту вылупления (к 20-му дню инкубации) в меньшей степени растравили запасы желтка, чем контрольные эмбрионы (к 21-му дню инкубации). Среднее значение коэффициента K_2 за период наблюдений имеет тенденцию к некоторому повышению.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При инкубации эмбрионов курицы в нормальных условиях в конце эмбрионального периода отмечено снижение интенсивности метаболизма и роста. Скорость газообмена растет примерно в течение 80% инкубации по степенной зависимости.

Затем эта зависимость нарушается – уровень газообмена снижается.

Данная особенность отмечена как у куриных эмбрионов, так и у эмбрионов других видов выводковых птиц (Romanof, 1967; Каменский, 1988; Болотников и др., 1985; Astheimer, 1991; Prinzing et al. 1995; Pearson et al., 2002). После выхода клюва в воздушную камеру метаболизм резко возрастает. Эффект снижения характерен и для процесса роста, но он продолжается вплоть до вылупления птенца.

В течение 17–18 суток инкубации, когда начинает снижаться скорость газообмена (табл.1), дыхание эмбриона осуществляется хориоаллантоисом посредством диффузии, на 19-е сутки происходит некоторое увеличение уровня метаболизма, что обусловлено проколом подскорлуповой оболочки и возможностью получения кислорода из воздушной камеры яйца. С этого момента осуществляется постепенный переход от газообмена с помощью хориоаллантоиса к легочному дыханию, переход от пассивного к активному транспорту газов (Ран, Паганели, 1983). Резкий подъем скорости газообмена на 20-е сутки инкубации связан с проколом скорлупы и доступом эмбриона к атмосферному воздуху.

Снижение уровня метаболизма с 17-х по 19-е сутки и роста по 20-е сутки инкубации обусловлено накоплением углекислого газа и снижением парциального давления кислорода в воздушной камере яйца и в крови эмбриона (Рольник, 1968). Кроме того, замедление темпов роста связано с относительно малой подвижностью эмбрионов на этой стадии, поскольку они обладают уже весьма развитой мышечной системой, но скованы в движениях пространством яйца (Windle, 1940). Зависимость роста от мышечной активности в постнатальном эмбриогенезе млекопитающих показал Аршавский (1967).

В последние дни инкубации включаются новые каналы афферентации, прежде всего, зрительного анализатора, активизируется мозговая деятельность, начинается этап быстрого развития слуха. Пороги слуховой чувствительности в это время стремительно понижаются, слуховая система оказывается очень чувствительна к любому акустическому воздействию. Работа различных функциональных систем замедляет темпы роста (Coper, Vakhuis, 1969; Хаютин, Дмитриева, 1991; Голубева, 1994). Аналогичную точку зрения высказал ранее И.И. Шмальгаузен (1935). Анализируя связь между процессами роста и дифференцировки морфологических и гистологических структур самых различных систематических групп животных, в том числе и эмбрионов кур, И.И. Шмальгаузен пришел к выводу, что в периоды усиленной дифференцировки рост оказывается заторможенным.

При акустическом воздействии щелчками в период с 17-х суток эмбриогенеза до ускоренного вылупления на 20-е сутки снижения уровня газообмена и темпов роста не отмечено. Прирост массы и скорость метаболизма на 18-сутки соответствует зависимостям, определенным для 6–17-х суток инкубации. На 19-е сутки эмбриогенеза происходит резкое возрастание процессов метаболизма.

Известно, что акустическая стимуляция щелчками ускоряет частоту дыхания эмбрионов (Vince, 1973; Vince et al., 1976). Поэтому одну из причин повышения темпа роста массы тела и уровня обмена по сравнению с контролем мы видим именно в этом. Дополнительный приток видоспецифической афферентации способствует ускоренному развитию сенсорных механизмов и моторных координаций. Следствием этого являются сдвиги критических периодов развития на более ранние сроки и сокращение их продолжительности (Хаютин, Дмитриева, 1991).

Таким образом, выявлено заметное влияние акустического воздействия на все изученные процессы в последние сутки инкубации. Возникающие под действием акустических сигналов изменения приводят к сокращению времени инкубации. Газообмен и рост эмбриона продолжают следовать степенной зависимости, характерной для более раннего периода эмбриогенеза, т.е. снимается депрессия, свойственная этим процессам в конце инкубации. В результате этих изменений наблюдается тенденция к снижению суммарных затрат энергии на прирост и метаболизм в период с 17-х суток инкубации и до вылупления, но суточные затраты на энергетический обмен и прирост при акустическом воздействии больше, чем в контрольной группе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров Л.И., Хаютин С.Н., Корнеева Е.В. Влияние видовой песни на формирование слуховой чувствительности птенцов мухоловки-пеструшки. // Орнитология. М.: изд-во МГУ, 1994. В. 26. С. 200–201.
- Аршавский И.А. Очерки по возрастной физиологии. М.: Медицина, 1967. 476 с.
- Болотников А.М., Шураков А.И., Каменский Ю.Н., Добринский Л.Н. Экология раннего онтогенеза птиц. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985, 228 с.
- Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 1956. 253 с.
- Винберг Г.Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Успехи соврем. биологии, 1966. Т. 61. Вып. 2. С. 274–293.
- Голубева Т.Б. Развитие слуха птиц в онтогенезе // Сенсорные системы и головной мозг птиц. М.: Наука, 1980. С. 113–138.

- Голубева Т.Б.* Этапы развития чувствительности слуха // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1984а. Вып. 19. С. 158–163.
- Голубева Т.Б.* Роль акустической стимуляции в развитии слуховой чувствительности и поведении птиц в раннем онтогенезе // Роль сенсорного притока в созревании функций мозга, М.: Наука, 1987. С. 183–188.
- Голубева Т.Б.* Диапазон слуха и количество стереоцилий на волосковых клетках слухового эпителия развивающейся улитки птиц // ДАН. 1993. Т. 332. № 2. С. 261–263.
- Голубева Т.Б.* Задержка в развитии слуха и смена ведущих афферентаций в раннем онтогенезе поведения птиц // Журн. Внд. 1994. Т. 44. Вып. 6. С. 992–1003.
- Голубева Т.Б.* Сенсорное обеспечение ранней акустической коммуникации выводковых и птенцовых птиц // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии. Труды XII международной орнитологической конференции Северной Евразии. Ставрополь: СГУ, 2006. С. 600–625.
- Зотин А.И., Зотина Р.С.* Феноменологическая теория развития, роста и старения организмов. М.: Наука, 1993. 364 с.
- Ильин М.Д.* Исследования по развитию зародыша куриного яйца. Петроград: Сельский вестник, 1917. 115 с.
- Ильичев В.Д., Тихонов А.В.* Биологические основы управлением поведения птиц. Куриные (Galliformes) // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 7. С. 1021–1032.
- Каменский Ю.Н.* Газообмен и особенности энергетических реакций на температуру в раннем онтогенезе птиц. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Свердловск, 1988. 33 с.
- Ран Г. Ар. Ф., Паганелли Ч.* Как дышат яйца птиц // Птицы. М.: Мир, 1983. С. 230–242.
- Рольник В.В.* Биология эмбрионального развития птиц. Л.: Наука, 1968. 424 с.
- Рольник В.В., Портенко Э.Л.* Газообмен развивающегося куриного эмбриона // Общ. биол. Т. 25. С. 2–133.
- Солдатова И.Б.* Описание закономерностей роста эмбрионов птиц (на примере домашней курицы) при помощи модели Берталанфи // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 2004б. Вып. 31. С. 200–210.
- Тихонов А.В., Моренков Э.Д., Кравченко Н.П., Савицкий С.С.* Факторы и механизмы ускорения эмбрионального развития и синхронизация вылупления птенцов при естественной и искусственной инкубации // Экология и управление поведением птиц. М.: 1985. С. 99–121.
- Тихонов А.В., Солдатова И.Б., Моренков Э.Д.* Влияние акустической стимуляции на физиологические процессы в плодный период эмбриогенеза выводковых птиц // Биологические науки, МГУ, 1988. № 7. С. 58–62.
- Хаяутин С.Н., Дмитриева Л.П.* Организация раннего видоспецифического поведения. М.: Наука, 1991. 229 с.
- Шмальгаузен И.И.* Рост и дифференцировка // Рост животных. М.: Биомедгиз, 1935. С. 74–84.
- Astheimer L.B.* Embryo metabolism and egg neglect in Cassin's Auklets // Condor. 1991. V. 93. P. 486–495.
- Corner M.A., Bakhuis W.L.* Developmental patterns in the central nervous system of birds. V. Cerebral electrical activity, forebrain function and behavior in the chick at the time of hatching // Brain Res. 1969. V. 13. P. 541–555.
- Gavrilov V.M., Dolnik V.R.* Basal metabolic rate, thermoregulation and existence energy in birds: world data // Acta XVIII Congressus Internationalis Ornithologici. 1985. P. 412–466.
- Golubeva T.B.* Type of ontogeny and species-specific stimulation in the development of auditory sensitivity in birds // Phisyology and General Biology Revue. Amsterdam, L.: Harwood Academic Publishers. 1997a. V. 12. Part 1. P. 1–106.
- Golubeva T.B.* Development of the basilar papilla and hearing sensitivity in birds // Phisyology and General Biology Revue. L.: Harwood Academic Publishers. 1997b. V. 12. P. 107–201.
- Golubeva T.B., Tikhonov A.V.* The voice and hearing of birds in onthogeny // Acta XVIII Congressus Internationalis Ornithologici. M.: Nauka, 1985. V. 1. P. 259–274.
- Gottlieb G.* Prenatal auditory sensitivity in chickens and ducks // Science. 1965. V. 147. № 3665. P. 1596–1598.
- Gottlieb G.* Development of Species Identification in Birds. An Inquiry Into the Prenatal Determinants or Perception. Chicago, L.: University of Chicago Press, 1971. 176 p.
- Needham J.* Chemical embryology. Cambridge, University Press. 1931. V. 1–2. 1253 p.
- Pearson J.T., Seymour1 R.S., Baudinette1 R.V., Runciman S.* Respiration and energetics of embryonic development in a large altricial bird, the Australian pelican (*Pelecanus conspicillatus*) // J. Exper. Biol. 2002. V. 205. P. 2925–2933.
- Prinzinger R., Schmidt M., Dietz V.* Embryogeny of oxygen consumption in 13 altricial and precocial birds // Respiration Physiology. 1995. V. 100. № 3. P. 283–287.
- Ricklefs R.E.* Embryo development and ageing in birds and mammals // Proc. R. Soc. B. 2006. V. 273. P. 2077–2082.
- Ricklefs R.E., Starck J.M.* Avian embryonic growth. Avian Growth and Development. Evolution within the Altricial-Precocial Spectrum. Oxford University Press, N.Y., 1998. P. 31–58.
- Romanoff A.L.* Fat Metabolism of the Chick Embryo under Standard Conditions of Artificial Incubation. // Biol. Bull. 1932. V. 62. № 1. P. 54–62.
- Romanoff A.L.* Biochemistry of the avian embryo. A Quantitative Analysis of Prenatal Development. John Wiley and Sons. N.Y., 1967. 397 p.
- Vince M.* Potential stimulation produced by avian embryos // Anim. Behav. 1966. V. 14. P. 34–40.
- Vince M.* Embryonic communication, respiration and the synchronization oh hatching // Bird Vocalization. Cambridge Univ. Press. 1969. P. 233–260.
- Vince M.* Some environmental effects on the activity and development of the avian embryo // Behavioral embryology. Academic Press. 1973. V. 1. P. 268–321.
- Vince M., Reader M., Tolhurst B.* Effect stimulation on embryonic activity in the chick // J. Comp. Physiol. Psychol. 1976. V. 90. P. 221–236.
- Windle W.F.* Physioldogy of the fetus. Philadelphia, Saunders Co. 1940. 249 p.
- Vleck C.M., Bucher T.L.* Energy metabolism, gas exchange, and ventilation // Avian growth and development. N.Y., Oxford, 1998. P. 89–116.

Development and Metabolism of Chicken Embryos in the Prenatal Period under Acoustic Stimulation

I. B. Soldatova

*Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow, 119991 Russia
e-mail: ira-soldatova@mail.ru*

Abstract—Acoustic influence on the metabolic process in the last days of incubation of embryos of domestic chicken was found. It was shown that the changes that appear under the influence of acoustic signals lead to a decrease in incubation time. As a result of acoustic hyperstimulation, gaseous exchange and growth of the embryo continue to follow a power dependence characteristic of an earlier period of embryogenesis, i.e., the depression typical of these processes in the end of incubation is arrested. In acoustically stimulated embryos, a tendency toward a decrease in the total energy expenses on growth and metabolism is observed in the period from 17 days of incubation up to hatching, but the daily expenses on energetic exchange and growth are higher under acoustic influence than in the control group.

Keywords: ontogenesis of birds, metabolism, acoustic stimulation