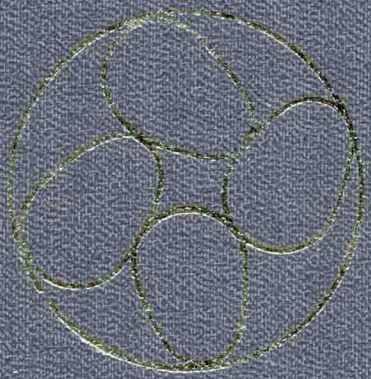
ЭКОЛОГИЯ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА ПТИЦ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

А. М. БОЛОТНИКОВ, А. И. ШУРАКОВ
Ю. Н. КАМЕНСКИЙ, Л. Н. ДОБРИНСКИЙ

ЭКОЛОГИЯ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА ПТИЦ

СВЕРДЛОВСК 1985

УДК 591.552+598.2

Экология раннего онтогенеза птиц. А. М. Болотников, А. И. Шураков, Ю. Н. Каменский, Л. Н. Добринский. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

На основе многолетних исследований с помощью инструментальных, эмбриологических, биохимических, биофизических методов и метода морфофизиологических индикаторов раскрываются новые закономерности в процессах инкубации, насиживания и раннего онтогенеза птиц различных экологических групп.

Анализируются гетерогенность яиц основных и возобновляемых кладок, теплофизические и биохимические параметры, типы насиживания, биологическое значение гетерохронности развития эмбрионов и птенцов, периодизация зародышевого развития, механизмы возникновения фенотипической разнородности эмбрионов и птенцов, газообмен птенцовых и выводковых птиц, а также динамика морфофизиологических показателей эмбрионов и птенцов.

Книга рассчитана на зоологов, экологов, преподавателей высшей школы, научных работников, связанных с проблемами разведения домашних и диких птиц.

Таблиц 65. Иллюстраций 59. Библиогр. назв. 294.

Ответственный редактор
доктор биологических наук **Н. Н. Данилов**

Э $\frac{21008-1305-54(83)}{055(02)7}$ 26—1985 © УНЦ АН СССР, 1985

ПРЕДИСЛОВИЕ

Среди многих проблем современной орнитологии, характеризующихся комплексным подходом к изучению явлений и привлечением новых методик [64, 82, 83], проблема размножения и раннего онтогенеза птиц остается одной из центральных [128, 77, 72, 257, 166]. И это не случайно, так как без твердого знания закономерностей онтогенеза невозможно грамотное, биологически оправданное осуществление практических мероприятий по рациональному природопользованию, обогащению фауны, охране природы, необходимость которых подчеркнута в решениях XXVI съезда КПСС и специальных правительственных постановлениях. О повышении внимания к этой проблеме свидетельствует тот факт, что экологические аспекты насиживания и раннего онтогенеза птиц были предметом обсуждения на VI, VII и VIII всесоюзных орнитологических конференциях. Однако экология раннего онтогенеза птиц все еще остается мало исследованной областью орнитологии. Если вопросам изучения фауны, систематики, миграции птиц посвящены многотомные издания и многочисленные монографии, то вопросам размножения и эмбрионального развития — лишь отдельные разрозненные материалы.

В орнитологии особую актуальность, как справедливо на это указывают Н. Н. Данилов и С. С. Шварц [62], И. А. Шилов [221], приобретают эколого-физиологические исследования. Они позволяют с наибольшей глубиной раскрывать многоплановость раннего онтогенеза птиц, особенно динамики размножения, которая лежит в основе колебаний численности животных [222].

В последнее время успешно развиваются разнообразные методы исследования. Один из них — метод морфофизиологических индикаторов [216, 219] — оказался особенно плодотворным. Большое значение в орнитологии приобрели инструментальные методы исследования, позволяющие получать количественные характеристики по ритмике гнездовой жизни птиц и параметрам факторов инкубации яиц. Наряду с приборами для регистрации поведения птиц в период насиживания [205, 183, 73, 74] созданы приборы дистанционного измерения температуры [111, 52], влажности [60], перемещения яиц [26], плотности насиживания. Разработаны методики изучения газообмена в

гнездах, газо- и энергообмена у эмбрионов птиц [92]. Следует подчеркнуть плодотворность применения интегрированного метода, сочетающего использование данных полевых исследований с постановкой контрольных экспериментов на модельных объектах при искусственной инкубации и выращивании в виварии.

В монографии описываются методы, комплексное использование которых позволило собрать обширный материал и пересмотреть существовавшие взгляды на биологическое значение насиживания, выделить типы этого процесса, показать лабильность стереотипа поведения птиц в начале насиживания, охарактеризовать особенности раннего онтогенеза некоторых модельных видов. Вскрыты новые закономерности возникновения фенотипической разнородности особей в популяции, в основе которой лежит гетерогенность яиц, гетерохронность развития эмбрионов и птенцов.

В целом в монографии обобщается материал по нескольким группам вопросов.

1. Вопросы, связанные с изучением процессов инкубации и насиживания, факторов инкубации — температуры, влажности, воздухообмена, ориентации и перемещения яиц, а также ритмики поведения насиживающих птиц разных экологических и биологических групп.

2. Вопросы изменчивости теплофизических свойств яиц в зависимости от места в цикле и времени размножения особей в сезоне. Установлено, что яйца каждой кладки гетерогенны по ряду параметров. Гетерогенность рассматривается как один из механизмов возникновения разнородности особей популяции уже в период формирования яйцеклеток — в прогенезе.

3. Вопросы, охватывающие зародышевое звено онтогенеза (темп развития, периодизация). В литературе эмбриональное развитие рассматривается в основном на выводковых птицах [43, 258, 271, 285, 174]. Сведения о зародышах птенцовых, темпе их эмбриогенеза фрагментарны и чаще охватывают отдельные этапы развития [58, 253]. Слабо изучено зародышевое звено у птиц, занимающих промежуточное положение между выводковыми и птенцовыми (полувыводковые, полуптенцовые). Нет однозначного ответа на вопрос о темпе эмбрионального развития птиц в географическом плане [139, 61] и также в пределах кладки [24]. До сих пор орнитологи не пришли к единой методике измерения длительности насиживания и эмбрионального развития птиц [278, 61, 32].

4. Вопросы энергетики эмбриогенеза и химической терморегуляции в зародышевом звене онтогенеза птиц разных эколого-физиологических групп.

5. Вопросы динамики морфофизиологических индикаторов в раннем онтогенезе птиц. Известно, что характер и направленность возрастных изменений относительных размеров внутренних ор-

ганов значительно полнее отражает экологическую специфику вида, чем признаки взрослых животных [70]. Поэтому в последнее время придается большое значение изучению особенностей возрастной динамики комплекса интерьерных признаков. Элемент «динамичности» обогащает морфофизиологическую характеристику вида и дает возможность составить более ясное представление об экологической обусловленности величины относительных размеров ряда внутренних органов на разных стадиях онтогенеза животных. Это и побудило авторов включить в монографию главу, посвященную экологическому анализу динамики морфофизиологических особенностей птиц в эмбриональный и постнатальный периоды. Подобные исследования пока крайне ограничены. Между тем они могут способствовать разработке некоторых принципиальных вопросов экологии раннего онтогенеза и принести практическую пользу для дичеразведения и птицеводства.

Материалы, положенные в основу монографии, собраны более чем в 60 экспедициях в Пермской, Челябинской, Курганской, Астраханской областях и Коми АССР, в составе которых, кроме авторов, работали В. И. Беликов, А. А. Добродеева, Ю. В. Дьяконов, Н. А. Литвинов, М. Ф. Пантелеев, Б. Г. Петров, Л. Ф. Скрылева, В. А. Тарасов, В. С. Шкарин, Т. И. Соколова и большая группа студентов Пермского пединститута. Всем им, а также лицам, оказавшим помощь в работе экспедиций, авторы выражают свою признательность.

В подготовке монографии принимали участие Б. Г. Петров (главы 1, 3) и Н. А. Литвинов (разд. 4. 3, гл. 5). Авторы надеются, что публикация книги послужит активизации дальнейшего изучения онтогенеза птиц в целях сохранения и обогащения фауны.

ГЛАВА 1

НЕКОТОРЫЕ МЕТОДИЧЕСКИЕ ПРИЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ЭКОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА ПТИЦ

Многие стороны процесса насиживания и естественной инкубации, количественные характеристики температурного режима, поворотов яиц, производимых птицей, ее двигательная активность, воздухообмен в гнезде удается зарегистрировать только специальными приборами. Поэтому значительное место в исследованиях было уделено разработке и применению инструментальных методов. Однако это не означает, что визуальные приемы утратили свое значение. Именно разумное сочетание инструментальных методов с визуальными наблюдениями позволяет получить объективные и наиболее полные данные.

При разработке инструментальных методик исследования соблюдалось обязательное условие: эксплуатация приборов не должна отрицательно влиять на ритмику насиживания птиц, сохранность гнезд и жизнеспособность потомства.

1.1. Методика исследования насиживания и инкубации

При исследованиях широко применялись следующие приборы.

Электрофотосамописец. Прибор с автоматической записью параметров естественной инкубации [111] позволяет регистрировать колебания температуры, влажности, активности насиживания и других процессов, протекающих в гнезде. Принцип его работы основан на том, что световой сигнал, отраженный от зеркальца гальванометра, включенного в цепь датчика, фиксируется на фотобумаге, находящейся на вращающемся барабане (рис. 1). В приборе используются гальванометры с измерительной системой на растяжках, поэтому в процессе работы они не требуют постоянной юстировки.

Электрофотосамописец снабжен двумя кассетами с часовым механизмом. На барабане кассеты закрепляется фотолента или фотобумага.

Датчик температуры. Температура измеряется полупроводниковым терморезистором конструкции А. Г. Карманова, вклю-

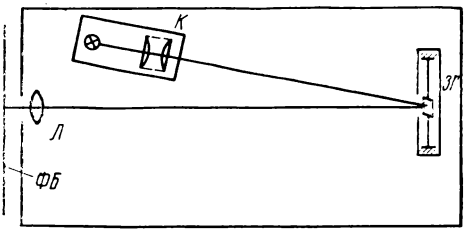


Рис. 1. Принципиальная оптическая схема электрофотосамописца.

К — конденсатор, *ЗГ* — зеркало гальванометра, *Л* — линза цилиндрическая, *ФБ* — фотолента барабана.

ченного в одно из плеч неуравновешенного моста Уитстона (рис. 2). Для придания механической прочности чувствительную часть термистора помещают в оправу, подобранную с учетом наилучшей теплопередачи от среды к датчику. Градуировка установки осуществляется путем сравнения показания датчика температуры с эталонным ртутным термометром. Перед установкой датчиков температуры в гнезде и после завершения исследования на самописце производится градуировочная запись, а при смене кассеты записываются реперные точки на светочувствительной бумаге, с помощью которых расшифровываются термограммы. Благодаря относительной простоте конструкции, компактности и малому весу электрофотосамописец удобен в полевых исследованиях для получения дистанционной информации о событиях в гнезде.

Для получения полной информации о температурном режиме естественной инкубации желательно иметь как минимум два датчика температуры. Один пропускают через отверстие в деревянной модели яйца на 1—2 мм выше поверхности. Назначение этого датчика — регистрировать температуру зоны контакта (ЗК) брюшка птицы и поверхности кладки. Другой датчик помещают на дно лотка (под яйцо). Показания двух датчиков будут свидетельствовать о вертикальном перепаде температуры. Для определения горизонтального перепада температуры необходим третий датчик, который помещают на периферии лотка. В гнезде датчики закрепляются специальными рогатками.

Датчик регистрации переворачивания яиц. Снизу или сбоку за стенкой гнезда

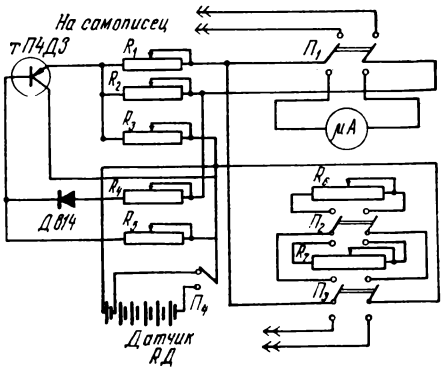


Рис. 2. Принципиальная электрическая схема неуравновешенного моста со стабилизатором напряжения.

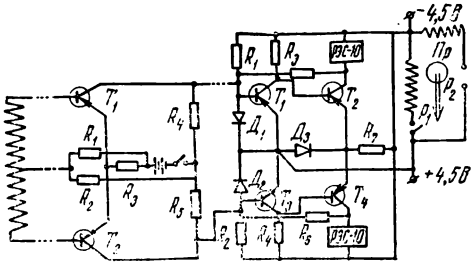


Рис. 3. Принципиальная электрическая схема прибора для регистрации перемещений и переворачиваний яиц.

устанавливается индукционная катушка, ее ферритовый стержень помещается в «яйце-датчике», заполненном парафином или воском. При вращении и поступательном перемещении «яйца-датчика» возникающий в катушке индукционный ток изменяет свое направление в зависимости от изменения направления магнитного поля. Принципиальная схема прибора [26] представлена на рис. 3.

Прибор состоит из двух отдельных блоков с независимым питанием. Возникающий в катушках индукционный ток порядка 4—5 мкА усиливается двухтактным усилителем на триодах T_1 и T_2. Сигнал с усилителя поступает на входные контакты трехпозиционного полупроводникового реле, собранного на транзисторах T_1, T_2, T_3, T_4. Оно состоит из двух плеч, представляющих обычные полупроводниковые реле с коллекторной связью. Нагрузкой выходных транзисторов является малогабаритное реле типа РЭС-10. Рабочие контакты последнего замыкают катушку поляризованного электромагнита с закрепленной на нем механической стрелкой записи. Схема прибора выполнена на транзисторах МП-14, МП-39, МП-41. Транзисторы, установленные в плечах реле, имеют одинаковые параметры усиления по току с коэффициентом, равным 50—70.

Датчик влажности. В качестве датчика влажности использован пленочный датчик, применяемый метеослужбой в радиозондах А-22. Изменение относительной влажности воздуха вызывает изменение размеров пленки, последняя в связи с этим перемещает контактирующий ползунок относительно рабочей поверхности резисторной катушки, включенной в схему неравновесного моста (рис. 4). Датчики перед работой необходимо подвергнуть градуировке,

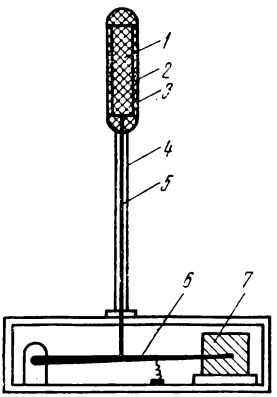


Рис. 4. Датчик относительной влажности воздуха.

1 — пленка, *2* — рамка, *3* — защитная сетка, *4* — направляющие штока, *5* — шток, *6* — контактирующий ползунок, *7* — резисторная катушка.

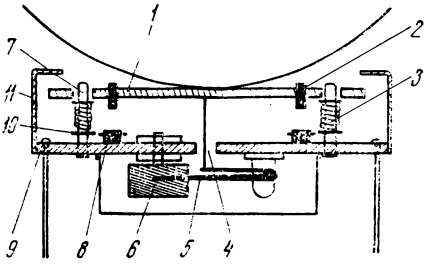


Рис. 5. Датчик регистрации активности насиживания.
Объяснения в тексте.

которую производят в термостате. Для сравнения используется аспирационный психрометр Асмана. По показаниям последнего строится график. На оси абсцисс откладываю значения относительной влажности, на оси ординат — показания шкалы миллиамперметра (М24 и др.). В парах кипящей воды (100% относительной влажности) и при прокаливании сухого воздуха (0%) отмечают крайние отклонения стрелки миллиамперметра. Средние точки определяют нагреванием влажного воздуха при 10—20 °С и т. д. Линия, проведенная через нанесенные точки, и будет градуировочным графиком, используемым в практической работе.

Малые размеры описываемого датчика позволяют использовать его в гнездах небольшой величины. Рабочую часть датчика следует заключать в защитный футляр из мелкоячеистой сетки.

Датчик регистрации активности насиживания. Рекомендуемый датчик (рис. 5) применяется для регистрации активности насиживания, сменяемости партнеров, определения времени откладки яиц в гнездах птиц средних и крупных размеров, расположенных на почве. Принцип его устройства и работы заключается в следующем. Ложе гнезда *1* по направляющим *2* опирается на рабочие пружины *3*. Изменение веса гнезда при слете или появлении в нем птицы, откладывании яйца или смене партнеров (если они разной массы) вызывают вертикальное перемещение ложа и через шток *4* передается на контактирующий ползунок *5*, смещая его относительно резисторной катушки *6*. В контактную цепь датчика введены магниты *7*, укрепленные на ложе гнезда, и герконы КЭМ-2Б *8*, расположенные на основании датчика *9*. Изменение расстояния между ними вызывает замыкание цепи, и сигнал подается на самописец или счетчик. При установке датчика на регистрацию акта смены партнеров сила упругости рабочей пружины регулируется с помощью гаек *10* так, чтобы ложе вместе с гнездом было поднято до верхнего

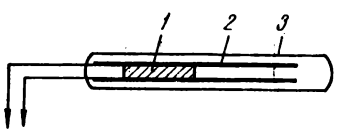


Рис. 6. Датчик актографа активности насиживания.
1 — изолятор, *2* — упругая пластина, *3* — чехол.

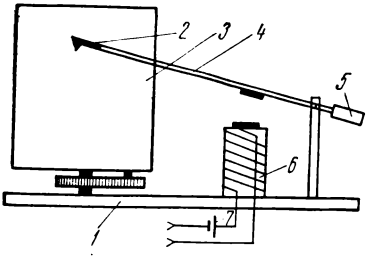


Рис. 7. Записывающее устройство актографа активности насиживания.
1 — основание, *2* — перо, *3* — барабан часового механизма, *4* — рычаг, *5* — противовес, *6* — электромагнит, *7* — электропитание.

упора *11*. При этом контрольный груз, равный весу птицы, помещенный в гнездо, должен опустить ложе не ниже 5—10 мм от верхнего упора. Для регистрации времени откладки очередного яйца необходимо использовать слабые рабочие пружины (во всех случаях сила упругости рабочих пружин подбирается опытным путем в зависимости от массы изучаемого вида птицы).

Актограф активности насиживания. Устанавливается в гнездах мелких воробьиных птиц. Включает в себя датчик (рис. 6) и записывающее устройство (рис. 7). Датчик состоит из двух упругих тонких металлических пластин. На одном конце они жестко крепятся между собой. Расстояние между контактирующими поверхностями пластин должно быть 2—3 мм. Пластины датчика защищаются от засорения чехлом из ткани маскировочного цвета под фон строительного материала лотка. Датчик размещают под яйцами на дне лотка.

Записывающее устройство позволяет фиксировать количественные характеристики насиживания и двигательных актов птицы в те или иные отрезки суток. Источником питания прибора может быть любая батарея с напряжением 4,5 В.

1.2. Методика изучения теплофизических свойств яиц и теплового режима гнезда

При выборе методов изучения теплофизических характеристик содержимого яиц необходимо учитывать, что оно относится к вязким жидкостям. Свойства белка и желтка, как и всех биополимеров, изменяются даже под кратковременным температурным воздействием. Поскольку свойства содержимого яиц даже одного вида неидентичны, методика изучения теплофизичес-

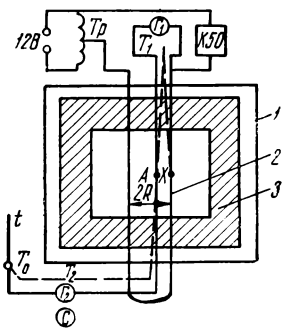


Рис. 8. Схема установки для измерения теплопроводности и объемной теплоемкости содержимого яйца.
Объяснение в тексте.

ких свойств яиц должна удовлетворять ряду требований: 1) все теплофизические характеристики должны определяться в ходе одного опыта; 2) применяемый метод должен предусматривать легкость поддержания заданной температуры и возможность быстрого перехода от одних условий опыта к другим; 3) метод должен быть основан на нестационарном тепловом потоке, поскольку длительное термическое воздействие в стационарном режиме может вызвать коренное изменение свойств содержимого яиц; 4) необходимо обеспечить замер теплофизических характеристик с точностью до 5—7%.

С учетом перечисленных требований на основе квазистационарного метода [182] была создана экспериментальная установка для комплексного исследования теплофизических свойств вязких жидкостей [186]. Принципиальная схема установки для измерения теплопроводности, объемной теплоемкости содержимого яиц в физиологической области температур приведена на рис. 8. Основными элементами установки являются: *1* — термостат (холодильная камера), обеспечивающий измерения при низких температурах; *2* — плоский нагреватель из нержавеющей стали толщиной 0,09 мм; *3* — разборная камера из эбонита, в которую заливается исследуемая жидкость; T_1 — дифференциальная медно-константановая термопара для измерения перепада температуры между нагревателем и фиксированной точкой (A) образца; T_2 — медно-константановая термопара, регистрирующая изменение температуры в точке (A) относительно термостатированной температуры T_0; $Г_1$ и $Г_2$ — гальванометры для регистрации термо-э.д.с. термопар T_1 и T_2; *Тр* — автотрансформатор, обеспечивающий необходимый тепловой поток нагревателя; *К50* — комплект измерительных приборов для регистрации теплового режима нагревателя; *С* — секундомер для измерения времени нарастания температуры в точке (A) при квазистационарном нагреве образца.

Теплофизические характеристики определяли из следующих уравнений [185]:

$$\lambda = \frac{Q_s \cdot \delta}{3\Delta t_0}, \tag{1.1}$$

где λ — коэффициент теплопроводности образца, Вт/мК; Q_s — удельный тепловой поток с учетом поправки на теплоемкость нагревателя и его электроизоляцию Вт/м^2; δ — расстояние от нагревателя до точки A, м; Δt_0 — перепад температуры между нагревателем и точкой A, °С

$$\rho C = \frac{Q_s}{3\delta \Delta t / \Delta \tau}, \tag{1.2}$$

где ρC — объемная теплоемкость; $\Delta t/\Delta\tau$ — скорость возрастания температуры в точке A образца, град/с

$$a = \frac{\lambda}{\rho C}, \tag{1.3}$$

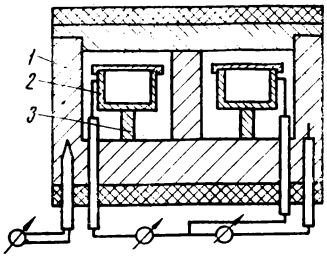


Рис. 9. Схема блока для измерения теплоемкости.
Объяснение в тексте.

где a — коэффициент температуропроводности.

Удельная теплоемкость белка и желтка яиц определялись по методу теплового моста [246]. В основе метода лежат три принципа 1) основная часть теплового потока, поступающая в исследуемое вещество, сосредоточивается на узком участке (мост для прохождения тепла), благодаря чему она может быть определена достаточно точно; 2) нет термопар в обычном понимании; 3) измерение температуры проводится во всех точках поверхности. Практически это достигается помещением вещества во внутрь спая термопары. Погрешность измерений не превышает 0,3 %. По данной схеме была изготовлена установка для измерения удельной теплоемкости содержимого яиц с целью сопоставления результатов, полученных по методу Л. А. Семенова [182]. Наиболее существенной частью прибора (рис. 9) для определения теплоемкости при квазистанционарных условиях является медный блок *1*, служащий одновременно нагревателем и измерителем. В гнездах блока симметрично располагают одинаковые медные стаканчики *2*, каждый из которых соединен с блоком при помощи стержня (теплового моста). Стержни *3* изготовлены из копели. Искомую величину определяют по формуле [246]

$$C=\frac{k\Delta t_1}{m\Delta t_2}, \qquad (1.4)$$

где C — удельная теплоемкость, кДж/кг К; m — масса исследуемой жидкости; k — параметр установки; Δt_1 — разность температур между сосудами с исследуемым веществом и пустым; Δt_2 — разность температур между блоком-нагревателем и пустым сосудом.

Для исследования плотности как одного из показателей биологической полноценности яиц применен метод пикнометра. По этому методу последовательно взвешивают на аналитических весах сначала пустой пикнометр — m_1, затем пикнометр, наполненный эталонной жидкостью (дистиллированная вода) — m_2, наконец, заменив в пикнометре эталонную жидкость исследуемой, вновь определяют массу — m_3. Последние два измерения производят при одинаковой температуре. Плотность исследуемых жидкостей находят по формуле

$$\rho_t=\frac{m}{m_в}(d_t-g)+h, \qquad (1.5)$$

где ρ_t — плотность исследуемой жидкости при заданной температуре; $m_в = m_2 - m_1$ — масса дистиллированной воды; $m = m_3 - m_1$ — масса исследуемой жидкости; d_t и g — табличные значения плотности воды и воздуха при температуре наблюдения.

Точность определения плотности лежит в пределах 0,5—1 %. Для нахождения температурной зависимости плотности пикнометры помещают в термостат. Наиболее приемлемыми для исследования плотности содержимого яиц являются пикнометры емкостью 2,5; 5 и 10 мл. Если размеры яиц небольшие, пробы объединяют.

Изучение тепловых процессов, протекающих в период инкубации в гнезде, осуществляли комплексно с использованием следующих методик: 1) определения интенсивности тепловыделения наседки с помощью биокалориметра; 2) определения мощности, потребляемой кладкой в период насиживания; 3) изучения теплоизоляционных свойств гнезда.

Для нахождения тепла, выделяемого наседкой, применяли калориметрический метод [137, 138]. Принципиальная схема установки для измерения этого параметра в полевых условиях, показана на рис. 10. Она состоит из калориметра, изготовленного в виде куба из листовой меди толщиной 0,5 мм, регистрирующего прибора и камеры спокойного воздуха. Для помещения наседки в калориметр одна грань куба сделана выдвижной. Среднеповерхностная температура калориметра измеряется осредняющей медь-константановой термопарой, «горячие» спаи которой приклеиваются ко всем граням куба через папиросную бумагу. «Холодный» спай термопары имеет фиксированную температуру. Он прикреплен к шарику ртутного термометра, помещенного в дьюаровский сосуд. Показания термопары регистрируются переносным гальванометром типа М 196/1.

Интенсивность тепловыделения за выбранный период времени вычисляют по формуле А. М. Миндлина [137]

$$P = \frac{1}{mF_s} \cdot \frac{\Delta V_s}{\Delta \tau} + \frac{V_s}{F_s}. \qquad (1.6)$$

Здесь P — полная мощность источника энергии в момент времени τ; ΔV_s — среднеобъемная температура оболочки тела; V_s — среднеповерхностная температура оболочки; $m = \alpha S/C$, $F_s = 1/\alpha S$, где α — коэффициент теплоотдачи калориметра, S и C — его внешняя поверхность и полная теплоемкость. С целью исключения влияния колебаний воздуха на показания термопар

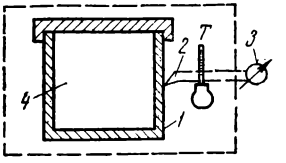
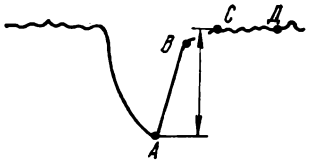


Рис. 10. Схема биокалориметра для полевых исследований.

1 — стенка калориметра, 2 — осредняющая термопара, 3 — гальванометр, 4 — камера спокойного воздуха, T — термометр.



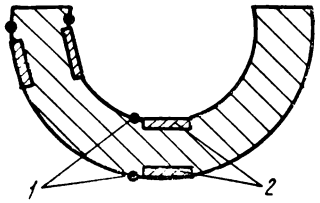


Рис. 11. Участок термограммы гнезда рябинника, соответствующий времени отлучки и моменту возвращения наседки.

Объяснение в тексте.

Рис. 12. Установка термисторов (*1*) и тепломеров (*2*) в гнезде.

калориметр на время проведения опыта помещают в камеру спокойного воздуха.

Опыты с наседками грача и рябинника проводили следующим образом. Отловленных птиц помещали в калориметр и в течение 5—10 мин (в зависимости от вида птицы) через каждые 30 с снимали показания работающего совместно с термопарой вторичного прибора. Для получения средних результатов опыты повторяли 3—5 раз. Небольшая продолжительность экспериментов, надежность, простота установки позволили внедрить ее в полевые исследования. Была сделана удачная попытка определения мощности, потребляемой кладкой в период насиживания, исходя из закономерностей изменения удельной теплоемкости яиц [158]. На одной из термограмм (рис. 11) видно, что в момент перед возвращением наседки (рябинника) разность температур между гнездом и окружающим воздухом незначительна (точка *A*), тепловые потери невелики. С возвращением наседки температура в гнезде повышается (участок кривой *AB*). С увеличением разности температур возрастают и потери. Дальнейшее повышение температуры идет медленнее (участок *BC*). Наконец, устанавливается такая температура, при которой наступает тепловое равновесие (участок *СД*). Эта температура зависит, с одной стороны, от мощности источника тепла (наседки), с другой — от условий, определяющих скорость потерь (влияние внешних факторов), и составляет 36—37 °С у береговых ласточек, 34—38 °С — у лесной завирушки [111, 112], 37—38 °С — у рябинника [223].

Повышение температуры Δt гнезда происходит с момента возвращения наседки до установления теплового равновесия. Можно предположить, что такое же изменение температуры следует ожидать и у каждого яйца кладки при отсутствии его тепловой активности. Это Δt пропорционально количеству тепла, получаемого яйцом от наседки. Если известна масса яйца и его удельная теплоемкость за сутки, то мощность, потребляемую яйцом, можно подсчитать по формуле

$$P = mC\Delta t/\Delta\tau, \qquad (1.7)$$

где P — мощность, потребляемая яйцом, m — суточная масса яйца, $\Delta t/\Delta\tau$ — среднесуточная скорость нагрева яйца.

Температура яиц, помимо влияния внешней среды, плотности насиживания, зависит от их положения в гнезде. Если принять среднее значение Δt за сутки, то эта формула может быть использована для любого яйца кладки.

Для изучения динамики мощности, потребляемой яйцами кладки, необходимо знать изменение за период насиживания средней массы, среднесуточной скорости нагрева и удельной теплоемкости яйца кладки.

Экспериментальное изменение Δt производится с помощью термистора конструкции В. Г. Карманова, чувствительная часть которого монтируется в модель яйца, сделанную из материала с близкой теплоемкостью (сополимер полистирола). Для получения информации о поведении птицы на гнезде (перемещения, отлеты, период покоя, время снесения яйца) чувствительная часть другого датчика закрепляется в модели яйца так, чтобы в момент насиживания наседка контактировала с ним. Регистрация температуры осуществляется с помощью светолучевого осциллографа типа Н 700, модифицированного для работ в полевых условиях. Яйцо, нагретое в термостате до 40 °С, помещают в калориметр, температура которого повышается. В опытах первоначальная температура калориметра с водой подбирается так, чтобы она была ниже температуры окружающей среды настолько же, насколько она в конце опыта окажется выше ее. Тогда в первой половине опыта калориметр будет холоднее среды и получит от нее столько же тепла, сколько успеет отдать ей во вторую половину опыта.

Удельная теплоемкость рассчитывается из уравнения теплового баланса по формуле

$$C=\frac{(m_1C_1+mC')(t_0-t_1)}{m(t-t_0)}, \qquad (1.8)$$

где m_1 — масса сосуда, C_1 — удельная теплоемкость материала, из которого он сделан, m, C — масса и удельная эквивалентная теплоемкость яйца, t_1 — начальная температура калориметра, t — начальная температура яйца, t_0 — их общая окончательная температура. Температуры t, t_0, t_1 измеряются медь-константановой термопарой, отградуированной на приборе М 196/1. Термопара выполняет также функцию мешалки.

Для измерения тепловых потоков, пронизывающих гнездо, был изготовлен и применен спиральный датчик теплового потока [56, 57]. Выбор этого тепломера обусловлен его высокой чувствительностью, малыми габаритами (толщина и площадь), что позволяет добиться большой локализации измерений. Применительно к нестационарным режимам теплоизолирующих ограждений тепломеры позволяют создать систему для прямого измерения их эффективной теплопроводности в направлении

теплового потока и теплоемкости в рабочих условиях, определить тепловые потери.

Датчики теплового потока располагают на внутренней и внешней теплообменных поверхностях гнезда (рис. 12). В этих же точках фиксируется температура с помощью термисторов.

В гнезде выбираются два участка, на которых устанавливаются тепломеры и термисторы: низ и боковая зона гнезда.

Инкубатор-калориметр для исследовательских целей [158] позволяет определить энергию, потребляемую или выделяемую яйцами, количество испаряемой воды и энергетические затраты на этот процесс в ходе эмбрионального развития птиц. К установке может подключаться любая из существующих схем газоанализа. Цилиндрическая камера (рис. 13) выполняет одновременно функции инкубатора и калориметра. В инкубаторе создается необходимый для яиц режим: температура, влажность, обмен воздуха, регулярное перемещение яиц. Для автоматического поддержания определенной температуры (37,5 °С) в камере использована схема регулятора температуры (рис. 14) с термисторным датчиком, которая включает нагреватель при снижении температуры в камере и выключает его, если она (t) несколько превышает норму. Требуемая температура устанавливается переменным сопротивлением R нагревателя. Энергия, выделяемая нагревателем, определяется по формуле

$$Q_1 = I^2 R \tau, \qquad (1.9)$$

где I — сила тока, R — сопротивление нагревателя, τ — время прохождения тока. Время работы нагревателя фиксируется цифровым счетчиком (Ц.С.В.), включаемым реле P_1.

Через компрессор (см. рис. 13) происходит циркуляция воздуха, осуществляемая автоматически каждый час в течение 5 мин. Контактный термометр введен в схему автоматического регулирования температуры воды увлажнителя и подогревателя увлажнителя, что создает необходимый режим влажности. Воздух из камеры

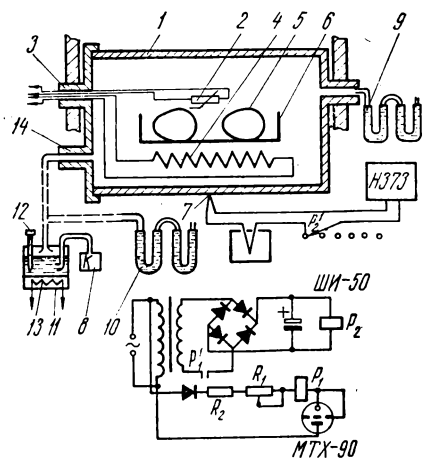


Рис. 13. Схема инкубатора калориметра.

1 — стенка, *2* — термисторный датчик, *3*, *14* — штуцера, *4* — нагреватель, *5* — инкубируемое яйцо, *6* — лоток для яиц, *7* — осредняющая термопара, *8* — компрессор, *9* — осушитель, *10* — контрольный осушитель, *11* — увлажнитель, *12* — контактный термометр, *13* — нагреватель увлажнителя.

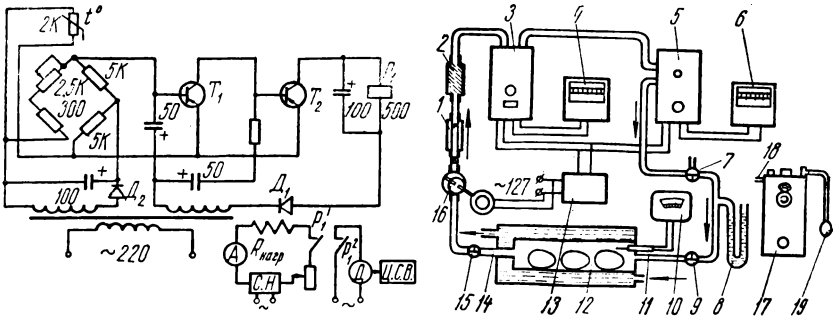


Рис. 14. Принципиальная схема терморегулятора.
T_1 — T_2 — МП 39; $Д_1$ — $Д_2$ — Д 226.

Рис. 15. Схема установки для определения газообмена у эмбрионов птиц. Объяснение в тексте.

инкубатора проходит через осушитель-селикогель. Такой же объем воздуха прогоняется за время работы компрессора из увлажнителя через контрольный осушитель (массы осушителей до опыта одинаковы). После прохождения воздуха через осушители разница их масс характеризует влаговыделение яйца за 1 ч. Затраты тепла яйцом на испарение можно выявить по формуле

$$Q = mr, \qquad (1.10)$$

где m — масса испарившейся жидкости, r — удельная теплота парообразования.

Периодические перемещения яйца осуществляются поворотами всей камеры на штуцерах. Угол поворота (45° в ту и другую сторону от вертикали) устанавливается при помощи эксцентрика, приводимого во вращение двигателем с малым числом оборотов (2 об/мин). Поворачивание камеры с яйцом происходит одновременно с циркуляцией воздуха и отключением схемы терморегуляции. Все требуемые переключения в установке производятся шаговым искателем ШИ-50.

В основу работы калориметра положена аналитическая зависимость между температурой его оболочки и выделяющейся в ней мощностью. Тонкая стенка калориметра (медь, 0,5 мм) обеспечивает отсутствие перепада температур по толщине. Измерение среднеповерхностной температуры упрощается благодаря хорошей теплопроводности меди. Она (V_s) определяется трехспайной осредняющей термопарой, показания которой регистрируются самопишущим прибором постоянного тока Н-373-1.

Умножив P на интересуемый промежуток времени инкубации, получим энергию, выделяемую в стенках калориметра:

$$Q_2 = P \cdot \tau. \qquad (1.11)$$

Очевидно, $Q_1 - Q_2$ — есть энергия, потребляемая или выделяемая яйцом за рассматриваемый период времени.

В установке имеется четыре инкубатора-калориметра, что позволяет проводить ранговые исследования яиц диких видов птиц. Она дает возможность определять интенсивность теплообмена инкубируемых яиц за любой промежуток (от 5 мин до нескольких суток) времени.

1.3. Методика изучения газообмена

Изучение эмбрионального газообмена птиц позволяет получить ряд эколого-физиологических характеристик, свойственных этой группе животных на самых ранних этапах онтогенеза. Для исследований были использованы физические газоанализаторы ОА2209 на углекислоту и МН5130 и ИГА — на кислород [92].

Оптико-акустический газоанализатор ОА2209 является стационарным автоматическим самопишущим прибором для непрерывного измерения процентного содержания углекислого газа в пределах 0—2 %. Принцип анализа основан на измерении поглощения углекислым газом лучистой энергии в инфракрасной области спектра (оптико-акустический метод) при обязательном осушении газовой смеси. Газоанализатор МН5130 — также автоматический прибор, предназначенный для непрерывного измерения процентного содержания кислорода в пределах 0—21 %. Принцип действия этого прибора основан на использовании термомагнитной конвекции, обусловленной магнитными свойствами кислорода. Определение концентрации углекислого газа может проводиться в диапазоне температур от 5 до 35°, кислорода — до 50°.

Газоанализатор ИГА представляет собой переносной интерферометр, позволяющий производить определение концентрации кислорода от 20,9 до 5 % с точностью до 0,05 %. Прибор дает правильные показания при изменении температуры от 10 до 30°. Действие газоанализатора основано на измерении смещения интерференционной картины, происходящего вследствие изменения концентрации кислорода в газовой смеси. Следует отметить, что применение ИГА при изучении газообмена предпочтительнее, чем громоздкого и сложного в обращении МН5130.

Установка для определения газообмена (рис. 15) представляет собой замкнутую систему, состоящую из респирационной камеры *12* и последовательно соединенных с нею газоанализаторов *3* — на кислород и *5* — на углекислый газ с соответствующими самописцами *4* и *6*. Респирационная камера состоит из стеклянного или плексигласового цилиндра с двойными стенками, в пространство между которыми поступает из ультратермостата вода заданной температуры. Во внутреннюю полость помещаются исследуемые объекты. Камера герметично закры-

вается крышкой, сквозь которую пропущен игольчатый датчик *11* электротермометра *10* для регистрации температуры воздуха внутри камеры. При помощи побудителя расхода *16* и блока контроля *1* в системе создается круговое движение воздуха 0,7 л/мин (12 мл/с). Воздух перед поступлением в приемники газоанализаторов осушается в сосуде *2* с хлористым кальцием или цинком. С помощью манометра *8* поддерживается давление внутри системы, равное внешнему. Все узлы соединены резиновыми трубками *14*. Вентиляция осуществляется поворотом трехходовых кранов *7* и *9*, благодаря чему через систему при включенном побудителе расхода создается сквозной ток наружного воздуха. Контролем при этом служат показания самописцев, стрелки которых постепенно устанавливаются на исходных отметках: 21 % O_2 и 0 % CO_2. Невентилируемый участок системы между кранами *7* и *9* при возобновлении опыта заметного влияния на изменение концентрации газовой смеси не оказывает. Питание газоанализаторов осуществляется от сети переменного тока напряжением 127 В и частотой 50 Гц от стабилизатора *13*. Изменение концентрации анализируемых газов отмечается на лентах самописцев в процентах. Для перехода к показателям, выраженным в единицах объема (мл), необходимо определить объем всей газовой системы. В данном случае это делается по методу В. Л. Вознесенского и др. [51].

После определения объема респирационной камеры по всей системе создается определенная концентрация C_1 одного из анализируемых газов, например, углекислоты. Затем респирационная камера перекрывается при сохранении в ней концентрации C_1. Перекрытие осуществляется кранами *9* и *15*. В остальной части системы изменяют концентрацию углекислого газа (C_2) и вновь, соединив камеру с концентрацией C_1, измеряют установившуюся концентрацию C_3.

Если V — объем всей системы, V_1 — объем камеры, а V_2 — остальной части системы, то $VC_3 = V_1C_1 + V_2C_2$, $V_2 = V - V_1$.

Решая эти уравнения, получим

$$V = V_1 \frac{C_1 - C_2}{C_3 - C_2}. \qquad (1.12)$$

При необходимости газоанализатор на кислород *3* может быть заменен интерферометром *17*. Подключение этого прибора к системе осуществляется по окончании опыта после остановки побудителя расхода через кран *7* и штуцер *18*. Затем, путем двух-трех сжатий резиновой груши *19* производится забор пробы газовой смеси и снимаются показания.

Изучение газообмена у эмбрионов диких птиц всегда тесно связано с проблемой сохранности и инкубации подопытных яиц. Метод изъятия яйца из насиживаемой птицей кладки с последующим его возвращением при ежедневных опытах обычно

себя не оправдывает, поскольку рассекреченное гнездо может быть брошено или разорено. Достаточно надежным способом, обеспечивающим успешное развитие подопытных объектов, является искусственное инкубирование [95]. Термостаты с водяным обогревом при температурах 37,3—38,0 °С (в среднем 37,5 °С) влажности 50—70 % и 10—12-кратным в течение суток поворотом и охлаждением яиц до 30° позволяют исследовать газообмен и типы энергетического обмена у эмбрионов различных видов птиц практически за весь период эмбриогенеза.

Результаты исследований получены путем ежедневных анализов в одно и то же время для каждого отдельного яйца (преимущественно первых и последних в кладке). Продолжительность опытов при постоянной температуре составляла 1—3 ч, при охлаждении — не более 30 мин. Регистрация времени осуществлялась с точностью до 15 с. В этих условиях почти всегда удавалось вывести 80—90 % птенцов от общего числа яиц. В соответствии с общепринятыми правилами величины газообмена приведены в миллилитрах газов при 0 °С и 760 мм рт. ст. из расчета на одно яйцо в сутки.

1.4. Метод изучения особенностей насиживания по тотальным препаратам зародышей

Метод тотальных препаратов наряду с инструментальными методами позволяет выявить особенности развития зародышей в период яйцекладки и определить степень разновозрастности их (в стадиях) в любой промежуток времени эмбриогенеза [238, 240]. Его суть состоит в следующем. По мере откладки яйца нумеруются с острого конца быстросохнущей краской. Кладка изымается на анализ через 0—2 суток после ее завершения, т. е. в момент, когда морфологические изменения происходят быстро. В соответствии с известной методикой яйцо вскрывается и зародыш с сосудистым полем отмывается от желтка. Для предварительной фиксации зародыш расправляют и наносят на него несколько капель фиксирующей жидкости. Через 2—3 мин зародыш с этикеткой (номером) помещают в сосуд с фиксатором. В качестве фиксатора используется 10%-ный формалин, жидкость Буэна или Руже. После 24-часовой фиксации зародыш отмывают 1—2 ч в воде, а затем окрашивают спиртовым борным кармином в течение 12—24 ч в маточном растворе, разбавленном в пропорциях 1 : 20, 1 : 25. Окрашенные препараты споласкиваются в воде и укладываются на предметные стекла с таким расчетом, чтобы желточная энтодерма была обращена к стеклу. Голова и туловище зародыша в процессе развития повернуты налево, поэтому, если хвост обращен к наблюдателю, головной мозг и сердце видны справа. Вода с препарата тщательно удаляется фильтровальной бумагой, наносится 2—3 капли разогретого глицерин-желатина, и

затем препарат накрывается покровным стеклом. Степень развития зародышей нетрудно определить по шкале стадий, разработанной для выводковых [261] и птенцовых [238].

Изъятие кладок для определения оособенностей насиживания яиц у птиц, насиживающих по 2-му типу (прерывисто), лучше производить через 1—2 суток после кладки, а у птиц, насиживающих по 1 и 3-му типам, в день завершения (см. главу 2). У многих воробьиных об окончании кладки свидетельствует появление малопигментированного яйца. У птиц, имеющих большую кладку, на анализ достаточно брать лишь яйца, снесенные в начале, середине и конце яйцекладки.

1.5. Методика изучения морфологических, биохимических и биофизических параметров яиц

В полевых условиях линейные размеры и масса яиц изучались общепринятыми методами. Относительное содержание белка, желтка и скорлупы выражалось в процентах от массы яйца. Индексы белка и желтка определялись с помощью высотомера как отношение высоты слоя этих компонентов к среднему диаметру яиц [49].

Измерение объема яиц производили прибором конструкции В. А. Тарасова [198] с точностью до 0,01 см^3, концентрацию водородных ионов (pH) белка и желтка — потенциометром ЛПУ-0,1 с использованием специального наконечника электролитического контакта для микроизмерения. Перед измерением pH желтка прибор настраивался по буферному раствору с pH 4,9—5,8, белка — с pH 8,5—9. Количество каротиноидов и витамина А определяли в одной навеске желтка с их предварительным извлечением, включающим щелочной гидролиз жироподобных веществ и экстракцию неомыляемого остатка органическим растворителем. Сумму каротиноидов находили фотоэлектрическим способом по общепринятому методу, витамин А — по Карр-Прайсу [5]. Анализ карбоната кальция в скорлупе яиц производили газоволюметрическим методом.

1.6. Объекты исследования

Исследования проводили в нескольких регионах СССР. В разных вариантах наблюдений и экспериментов исследовано 100 видов птиц 35 семейств, 14 отрядов четырех эколого-физиологических групп (выводковые, полувыводковые, птенцовые, полуптенцовые) [1].

Отряд Нандуобразные	— Rheiformes
Сем. Нандовые	— Rheidae
Северный нанду	— *Rhea americana* L.

Отряд Поганки	— Podicipitiformes
Сем. Поганковые	— Podicipitidae
Чомга	— *Podiceps cristatus* L.
Отряд Веслоногие	— Pelecaniformes
Сем. Баклановые	— Phalacrocoracidae
Большой баклан	— *Phalacrocorax carbo* R.
Отряд Голенастые	— Ciconiiformes
Сем. Цаплевые	— Ardeidae
Кваква	— *Nycticorax nycticorax* L.
Желтая цапля	— *Ardeola ralloides* Scop.
Большая белая цапля	— *Egretta alba* L.
Малая белая цапля	— *Egretta garzetta* L.
Сем. Ибисовые	— Thresciornithidae
Колпица	— *Platalea leucordia* L.
Каравайка	— *Plegadis falcinellus*
Отряд Пластинчатоклювые	— Anseriformes
Сем. Утиные	— Anatidae
Домашний гусь шадринской породы	
Кряква	— *Anas platyrhynchos* L.
Серая утка	— *Anas strepera* L.
Шилохвость	— *Anas acuta* L.
Чирок-трескунок	— *Anas querqedula* L.
Красноголовый нырок	— *Aythya ferina* L.
Хохлатая чернеть	— *Aythya fuligula* L.
Отряд Хищные птицы	— Falconiformes
Сем. Ястребиные	— Accipitridae
Перепелятник	— *Accipiter nisus* L.
Болотный лунь	— *Circus aeruginosus* L.
Сем. Соколиные	— Falconidae
Пустельга	— *Cerchneis tinnunculus* L.
Кобчик	— *Erythropus vespertinus* L.
Отряд Куриные	— Galliformes
Сем. Тетеревиные	— Tetraonidae
Глухарь	— *Tetrao urogallus* L.
Тетерев	— *Lirurus tetrix* L.
Сем. Фазановые	— Phasianidae
Домашняя курица породы леггорн	— *Gallus domesticus* L.
Сем. Индейковые	— Meleagrididae
Домашняя индейка бронзовой породы	
Отряд Журавлеобразные	— Gruiformes
Сем. Пастушковые	— Rallidae
Погоныш	— *Porzana porzana* L.
Лысуха	— *Fulica atra* L.
Отряд Ржанкообразные	— Charadrilformes
Сем. Ржанковые	— Charadriidae
Золотистая ржанка	— *Pluvialis apricarius* L.
Малый зуек	— *Charadrius dubius* Scop.
Чибис	— *Vanellus vanellus* L.
Мородунка	— *Xenus cinereus* Guld.
Фифи	— *Tringa glareola* L.
Большой улит	— *Tringa nebularia* Gunn.
Перевозчик	— *Actitis hypoleucos* L.
Круглоносый плавунчик	— *Phaloropus lobatus* L.
Турухтан	— *Philomachus pugnax* L.
Азиатский бекас	— *Gallinago stenura* Bp.
Вальдшнеп	— *Scolopax rusticola* L.
Большой кроншнеп	— *Nimenius arquata* L.

[1] Видовой состав птиц, у которых изучены морфофизиологические индикаторы, приведен в главе 9.

Большой веретенник	— *Limosa limosa* L.
Сем. Чайковые	— Laridae
Серебристая чайка	— *Larus argentatus* Pontopp.
Черноголовый хохотун	— *Larus ichtyaetus* Pall.
Сизая чайка	— *Larus canus* L.
Речная крачка	— *Sterna hirundo* L.
Полярная крачка	— *Sterna paradisaea* Pontopp.
Чеграва	— *Hidroprogne caspia* Pall.
Отряд Голубеобразные	— Strigiformes
Сем. Голубиные	— Columbidae
Сизый голубь	— *Columba livia* L.
Вяхирь	— *Columba palumbus* L.
Горлица	— *Streptopelia turtur* L.
Отряд Совы	— Strigiformes
Сем. Совиные	— Strigidae
Ушастая сова	— *Asio otus* L.
Болотная сова	— *Asio flammeus* Pontopp.
Отряд Ракшеобразные	— Coraciiformes
Сем. Сизоворонковые	— Coraciidae
Сизоворонка	— *Coracias garrulus* L.
Сем. Удодовые	— Upupidae
Удод	— *Upupa epops* L.
Отряд Дятлообразные	— Piciformes
Сем. Дятловые	— Picidae
Вертишейка	— *Jynx torquilla* L.
Большой пестрый дятел	— *Dendrocopos major* L.
Отряд Воробьиные	— Pesseriformes
Сем. Жаворонки	— Alaudidae
Полевой жаворонок	— *Alauda arvensis* L.
Сем. Ласточки	— Hirundidae
Береговая ласточка	— *Riparia riparia* L.
Деревенская ласточка	— *Hirundo rustica* L.
Сем. Трясогузковые	— Motacillidae
Желтая трясогузка	— *Motacilla flava* L.
Белая трясогузка	— *Motcilla alba* L.
Лесной конек	— *Anthus trivialis* L.
Краснозобый конек	— *Anthus cervina* Pall.
Сем. Сорокопуты	— Lanidae
Жулан	— *Lanius collurio* L.
Чернолобый сорокопут	— *Lanius minor* Gm.
Сем. Завирушки	— Prunellidae
Сибирская завирушка	— *Prunella montanella* Pall.
Лесная завирушка	— *Prunella modularis* L.
Сем. дроздовые	— Turdidae
Варакушка	— *Cyanosylvia svecia* L.
Горихвостка-лысушка	— *Phoenicurus phoenicurus* L.
Луговой чекан	— *Saxicola rubetra* L.
Каменка	— *Oenante oenante* L.
Рябинник	— *Turdus pilaris* L.
Белобровик	— *Turdus iliacus* L.
Певчий дрозд	— *Turdus philomelos* Brehm.
Сем. Славковые	— Sylvidae
Тонкоклювая камышевка	— *Lusciniola melanpogon* Temm.
Садовая камышевка	— *Acrocephalus dumetorum* Blyth.
Садовая славка	— *Sylvia borin* Bodd.
Черноголовая славка	— *Sylvia atricapilla* L.
Серая славка	— *Sylvia communis* Rath.
Весничка	— *Phylloscopus trochilus* L.
Сем. Корольковые	— Regulidae
Желтоголовый королек	— *Regulus regulus* L.

Сем. Мухоловки	— Muscicapidae
Серая мухоловка	— *Muscicapa striata* Pall.
Мухоловка-пеструшка	— *Ficedula hipoleuca* Pall.
Сем. Ремезы	— Remizidae
Ремез	— *Remiz pendulinus* R.
Сем. Синицы	— Paridae
Большая синица	— *Parus major* L.
Сем. Овсянковые	— Emberizidae
Обыкновенная овсянка	— *Emberiza cirtinella* L.
Овсянка-крошка	— *Emberiza pusilla* Pall.
Дубровник	— *Emberiza aureolla* Pall.
Камышовая овсянка	— *Emberiza schoeniculus* L.
Сем. Вьюрковые	— Fringillidae
Зяблик	— *Fringilla coelebs* L.
Юрок	— *Fringilla montifringilla* L.
Зеленушка	— *Chlorus chloris* L.
Чечетка	— *Acanthis flammea* L.
Коноплянка	— *Cannabina cannabina* L.
Чечевица	— *Carpodacus erythrinus* Pall.
Сем. Ткачиковые	— Ploceidae
Домовый воробей	— *Passer domesticus* L.
Полевой воробей	— *Passer montanus* L.
Сем. Скворцы	— Sturnidae
Скворец	— *Sturnus vulgaris* L.
Сем. Врановые	— Corvidae
Сорока	— *Pica pica* L.
Галка	— *Corvus monedula* L.
Грач	— *Corvus frugilegus* L.
Серая ворона	— *Corvus cornix* L.

Температура естественной инкубации исследована в 35 гнездах 13 видов птиц, при этом обработано 769 суточных термограмм, 380 актограмм поворотов и перемещений яиц, ориентация яиц в гнездах зафиксирована более чем в 3 тыс. случаев. На 2 тыс. яиц прослежены проклевы, вылупление птенцов и биологические результаты инкубации.

Гетерогенность и теплофизические свойства яиц изучали при изъятии их в гнезда в день кладки. Для различных целей было исследовано 1,7 тыс. яиц курицы, рябинника, грача, сизой чайки, сизого голубя, проведено свыше 6 тыс. различных анализов. Развитие зародышей прослежено по тотальным препаратам у 88 видов птиц. Было исследовано около 3 тыс. зародышей из 566 кладок. Более детально эмбриональное развитие изучено у грача (211 кладок), рябинника (34), полевого воробья (45), скворца (32 кладки). У других видов развитие зародышей исследовано только в период откладки яиц на небольших выборках, включающих 1—3 гнезда.

При изучении газообмена у эмбрионов было проведено более 3 тыс. анализов.

В качестве модельных видов в группе выводковых птиц использована домашняя курица, полувыводковых — сизая чайка, птенцовых — грач, рябинник, полевой воробей, скворец, полуптенцовых — сизый голубь.

Вариационно-статистическую обработку полученных результатов производили по общепринятой методике [12, 118].

ГЛАВА 2

ГЕТЕРОГЕННОСТЬ ЯИЦ В ПРЕДЕЛАХ ОДНОЙ КЛАДКИ

В практике птицеводства уделяется большое внимание биологическому качеству яиц сельскохозяйственных птиц. Яйца, подбираемые для инкубации, подвергаются оценке по массе, форме, содержанию витаминов и другим параметрам. Установлена зависимость выживаемости эмбрионов и птенцов домашних птиц от инкубационных (биологических) качеств яиц. Однако лишь в немногих орнитологических исследованиях обращено внимание на связь некоторых параметров яиц, главным образом массы яиц в кладке, с выводимостью птенцов [197]. Исследования морфологических, биохимических, биофизических параметров кладок яиц диких птиц разных отрядов, выполненные А. М. Болотниковым и др. [28, 29, 30], в значительной степени восполняют пробел.

2.1. Морфология яиц

Из морфологических параметров изучены объем, масса яйца и его компоненты. Установлено, что средние величины этих показателей проявляют у рассматриваемых видов тенденцию к уменьшению от первого яйца в кладке к последнему (табл. 1). Однако такая закономерность не абсолютна. Так, уменьшение объема, массы и составных компонентов от первых яиц к последним изменяется в 68 % гнезд сизой чайки, в 70 % у голубя и в 85 % у грача. Масса желтка в первых яйцах оказалась больше, чем у яиц, завершавших яйцекладку в 65 % гнезд чайки, 86 % — голубя и в 70 % — грача. Но, исходя из приведенных данных, даже при отсутствии статистической достоверности в различии показателей существует основание признать более типичным наличие гетерогенности яиц в пределах кладки, чем ее отсутствие.

Разнокачественность яиц в кладке выявлена также в зависимости от времени их появления (табл. 2). В относительно ранних кладках (8 и 11 мая) весовые показатели яиц и их компонентов оказались более высокими, чем 16 мая. Погодные условия в первой декаде месяца были благоприятными (дневные температуры 18—20 °С при слабом или умеренном ветре).

Таблица 1

Морфологическая характеристика яиц в зависимости от очередности снесения (1976 г.)

Параметр	n	Очередность снесения яиц	
		первые, $\bar{x} \pm m$	последние, $\bar{x} \pm m$
Сизая чайка			
Объем, 10^{-6} м^3	76	54,80±0,50	53,33±0,67
Масса, 10^{-3} кг	13		
яйца		58,02±0,92	56,64±1,28
желтка		13,42±0,36	12,78±0,33
белка		40,98±0,67	40,35±1,08
скорлупы		3,60±0,08	3,48±0,07
Грач			
Объем, 10^{-6} м^3	40	15,66±0,27	14,23±0,26
Масса, 10^{-3} кг	10		
яйца		16,41±0,56	14,85±0,72
желтка		1,93±0,08	1,89±0,075
белка		13,53±0,55	12,08±0,07
скорлупы		0,98±0,03	0,89±0,03
Сизый голубь			
Объем, 10^{-6} м^3	36	16,42±0,22	16,24±0,23
Масса, 10^{-3} кг	9		
яйца		17,03±0,49	16,40±0,49
желтка		2,72±0,99	2,54±0,096
белка		13,14±0,41	12,78±0,41
скорлупы		1,16±0,04	1,08±0,03

К середине месяца резко похолодало, штормовой ветер вынудил птиц кормиться в основном на суше (в погадках чаек в это время часто стали встречаться хорошо сохранившиеся зерна пшеницы и очень редко рыбные остатки). Тяжелые условия не вызвали прекращения яйцекладки, но отрицательно сказались на массе яиц и их составных частей.

Неблагоприятная погода существенно влияет на изменение морфологических параметров яиц в пределах кладки, причем в большей степени у отложенных последними. Так, в относительно благоприятный сезон 1976 г. разница в объеме первых яиц сизой чайки ($\bar{x}$=54,80±0,50 см^3; n=76) и последних ($\bar{x}$=53,33±0,67 см^3; n=50) была несущественной (t=1,75), а при суровых условиях весны 1977 г. (возврат холодов, снегопад) показатели составили соответственно 53,34±0,54 см^3, n=74 и 50,18±0,66 см^3, n=58 при статистически достоверном различии (t=3,7). У грача аналогичные параметры разнокачественности составили в 1976 г. 15,66±0,27 см^3 и 14,23±0,26 см^3 (n=40; t=3,6), а в 1977 г.— 15,63±0,23 и 13,33±0,25 см^3

Таблица 2

Морфологическая характеристика первых яиц сизой чайки в зависимости от времени формирования кладок (1976 г.)

Масса, 10^{-3} кг	8 мая (n=13)	11 мая (n=12)	16 мая (n=12)
Яйца	58,02±0,92	60,98±1,42	52,48±1,66
Желтка	13,42±0,36	13,11±0,50	12,35±0,42
Белка	40,98±0,67	44,05±1,78	36,90±1,30
Скорлупы	3,60±0,08	3,82∓0,08	3,23±0,08

(n=33; t=6,9). При этом примерно в половине яиц, отложенных во время заморозков или обильного снегопада, отмечена гибель эмбрионов на ранних стадиях развития.

Однако высокая степень элиминации яиц грача, отложенных в начале гнездового периода, не влечет отрицательных последствий для популяции. Погибшие ранние (основные) кладки заменяются повторными (возобновленными), при этом их морфологические параметры (при сохранении общей картины гетерогенности) за исключением массы желтка, оказываются увеличенными, что позволяет сделать вывод о наличии фенологической разнородности яиц (табл. 3 и 4). Поскольку формирование возобновленных кладок по сравнению с основными происходит уже при более благоприятных погодных и кормовых условиях, можно предполагать их биохимическую гетерогенность.

2.2. Содержание карбоната кальция в скорлупе

Нормальный рост и развитие эмбриона птицы во многом зависят от качества скорлупы, в частности, от ее химического состава: соотношения минеральных и органических веществ в скорлупе, в известной мере обусловливающего прочность и неповреждаемость яиц в процессе насиживания [77]. О химическом составе скорлупы яйца некоторых диких птиц имеются сведения у Гой де-Бальзака (цит. по Дементьеву, [63]). Так, в скорлупе яиц сизого голубя карбоната кальция содержится 93,55 %, у сизой чайки — 92,35 %.

Количественная оценка содержания карбоната кальция в скорлупе яиц проведена с учетом места яйца в цикле яйцекладки. Вариации искомых величин (табл. 5) не позволяют сделать определенных выводов о наличии в пределах кладки гетерогенности яиц по данному параметру. Межвидовые различия тоже почти не выражены. Можно только предполагать, что у птиц с относительно коротким периодом эмбриогенеза (полевой воробей, рябинник) степень минерализации скорлупы яиц понижена и редко выходит за пределы 80 %.

Таблица 3

Морфометрические параметры яиц основных и возобновленных кладок грача [76]

Очередность откладки яиц	Основные кладки		Возобновленные кладки	
	n	$\bar{x}\pm m$	n	$\bar{x}\pm m$
		Масса, 10^{-3} кг		
1	23	15,47±0,41	24	16,50±0,31
2	21	15,25±0,35	13	15,93±0,45
3	18	14,23±0,41	11	15,99±0,56
4	16	13,80±0,40	7	15,33±0,77
5	6	14,26±0,61	4	15,02±0,87
		Объем, 10^{-6} м^3		
1	23	14,70±0,39	24	15,60±0,29
2	21	14,50±0,31	13	15,07±0,43
3	18	13,58±0,36	10	14,73±0,47
4	16	13,18±0,40	7	14,48±0,74
5	6	13,36±0,62	4	14,10±0,82

Таблица 4

Масса белка и желтка яиц основных и возобновленных кладок грача [76], 10^{-3} кг

Очередность откладки яиц	Основные кладки		Возобновленные кладки	
	n	$\bar{x}\pm m$	n	$\bar{x}\pm m$
		Белок		
1	21	11,59±0,30	11	12,35±0,36
2	21	11,69±0,26	11	12,45±0,48
3	17	10,75±0,30	10	12,31±0,54
4	7	10,46±0,32	7	11,91±0,69
5	16	11,19±0,56	4	11,75±0,85
		Желток		
1	21	2,58±0,09	11	2,53±0,12
2	21	2,55±0,10	10	2,55±0,06
3	17	2,45±0,08	10	2,46±0,07
4	16	2,43±0,06	7	2,42±0,07
5	9	2,27±0,07	4	2,27±0,08

Таблица 5

Содержание карбоната кальция в скорлупе яиц (1976 г.), %

Вид	n	Очередность снесения яиц	
		первые, $\bar{x}\pm m$	последние, $\bar{x}\pm m$
Сизая чайка	15	82,3±1,1	82,0±1,0
Сизый голубь	31	86,2±0,4	87,7±0,4
Грач	25	76,3±1,8	85,4±2,1
Полевой воробей	10	68,7±1,9	69,8±3,5
Рябинник	15	78,1±1,4	75,1±2,2

2.3. Концентрация водородных ионов

По величине pH судят о пригодности яиц для инкубации. У яиц кур pH белка составляет 8,0—8,5; желтка 5,8—6,2 [185]. Для яиц диких птиц такого рода данные были неизвестны. В то же время концентрация водородных ионов в яйцах диких птиц представляет интерес с точки зрения как характеристики, так и возможности оценки их разнородности. Изучены компоненты содержимого яиц сизой чайки и сизого голубя. У сизой чайки исследованию подвергались кладки трех групп, первые яйца в которых появились соответственно 8, 11 и 16 мая. Обнаружена тенденция в изменениях pH желтка и белка яиц одной кладки (табл. 6). В большинстве гнезд показатель водородных ионов первых яиц несколько ниже, чем третьих (при $t=2$). В зависимости от времени откладывания яиц одного ранга отчетливых различий не обнаружено.

У сизого голубя репродуктивный период длится от февраля до сентября и может состоять в условиях городов Камского Предуралья из пяти циклов размножения. Концентрация водородных ионов в разных циклах неодинакова. Но в отличие от сизой чайки закономерных изменений pH в желтке в пределах кладки в различные циклы не обнаруживается (табл. 7). В то же время достаточно отчетливо выражена тенденция к уменьшению показателей белковых фракций от апреля к июню. Из приведенных данных следует, что возможность использования величины pH для оценки степени разнородности яиц в пределах вида довольно ограничена.

2.4. Индексы желтка и белка

Индекс белка является в известной степени показателем выводимости птенцов [185]. Повышенное качество белка сопровождается соответственным увеличением его индекса, и, как правило, яйца с большим показателем индекса белка имеют также высокую величину индекса желтка. Уменьшение показателя белкового индекса свидетельствует об увеличении содержания воды в белке яйца.

Индексы компонентов яиц определялись у трех неродственных видов диких птиц (табл. 8). У сизой чайки, судя по соотношению индексов, в белковой массе воды в четыре раза больше, чем в желтке. При этом по всем показателям гетерогенности яиц не обнаруживается. У сизого голубя разнородность яиц выражена отчетливо и проявляется в достоверно меньших величинах индексов желтка и белка последних яиц по сравнению с первыми. Однако относительное содержание воды в компонентах яйца голубя равнозначно.

Яйца грача не имеют оформленного слоя плотного белка, что свойственно всей группе птенцовых птиц. Это препятствует

Таблица 6

Зависимость pH компонентов яиц сизой чайки от времени формирования кладок *

Дата появления кладок в мае	Компонент яйца	Первые яйца, $\bar{x} \pm m$	Третьи яйца	t-критерий
8	Желток	6,18±0,09	6,47±0,09	2,4
11		6,30±0,04	6,49±0,06	2,7
16		6,03±0,14	6,27±0,12	1,3
8	Жидкий белок	8,37±0,04	8,79±0,06	6,0
11		8,47±0,06	8,76±0,10	2,5
16		8,66±0,04	8,70±0,10	0,4
8	Плотный белок	8,55±0,07	8,71±0,08	1,5
11		8,45±0,06	8,84±0,08	3,9
16		8,47±0,04	8,72±0,09	2,6

* n — 12 яиц по каждому дню.

Таблица 7

Зависимость pH желтка и белка яиц кладки сизого голубя от циклов размножения *

Время формирования кладок	Компонент яйца	Первые яйца, $\bar{x} \pm m$	Вторые яйца	t-критерий
Февраль	Желток	5,93±0,05	5,89±0,05	0,6
	Жидкий белок	9,00±0,02	8,30±0,04	15,5
	Плотный белок	8,72±0,07	8,41±0,12	2,2
Апрель	Желток	5,50±0,02	5,80±0,14	2,1
	Жидкий белок	8,42±0,02	8,52±0,03	2,5
	Плотный белок	8,60±0,05	8,50±0,07	1,1
Июнь	Желток	5,50±0,02	5,80±0,14	2,1
	Жидкий белок	8,42±0,02	8,52±0,03	2,5
	Плотный белок	8,39±0,05	8,42±0,05	1,4

* n—15 яиц по каждому циклу.

Таблица 8

Величина индексов желтка и белка в зависимости от ранга яиц ($\bar{x} \pm m$)

Вид	n	Первые яйца		Последние яйца	
		Желток	Белок	Желток	Белок
Сизая чайка . . .	37	0,383±0,003	0,090±0,001	0,385±0,005	0,090±0,002
Сизый голубь . .	31	0,379±0,002	0,054±0,002	0,368±0,004	0,048±0,001
Грач	20	0,457±0,008	—	0,427±0,008	—

получению соответствующих показателей. Сравнение же индексов желтка свидетельствует о разнице в соотношении воды и твердых веществ в яйцах различного ранга (признак гетерогенности). Относительно высокие по сравнению с двумя предыдущими видами индексы желтка яиц грача обусловлены, по-видимому, более прочной желтковой оболочкой. Таким образом, использование индексов компонентов содержимого яиц для определения степени гетерогенности вполне оправданно.

2.5. Содержание каротиноидов и витамина А

Биологическая полноценность яиц находится в прямой зависимости от содержания витамина А и каротиноидов в желтке [77]. Витамин А обладает широким диапазоном действия. Каротиноиды обусловливают приспособляемость живых организмов к условиям обитания и повышают общий уровень их жизнеспособности. Исследования показали, что яйца одной кладки гетерогенны и по этим параметрам. Например, содержание каротиноидов и витамина А в желтке яиц грача следующее, мкг/г:

	Ранг яйца	$\bar{x} \pm m$	Lim
Сумма каротиноидов	1	11,24±0,62	7,97—14,97
	4	6,25±0,53	3,51—9,99
Витамин А	1	10,80±0,29	9,73—12,28
	4	4,26±0,32	3,00—5,83

Различия в содержании витамина А и каротиноидов между первым и четвертым яйцом в кладке статистически достоверны ($P<0,0001$). Обращают на себя внимание наибольшая изменчивость исследуемых признаков в последних яйцах по сравнению с первыми. Низкое содержание каротиноидов и витамина А в последних яйцах кладок грача, по-видимому, является одной из причин повышенной смертности птенцов у рассматриваемого вида.

2.6. Плотность яиц

Эквивалентная плотность яиц (в дальнейшем называемая плотностью) может рассматриваться наряду с объемом, массой и другими параметрами как один из критериев, характеризующих вид птицы. Например, средняя плотность яиц сизой чайки равна 1063 кг/м^3, грача 1055 кг/м^3, береговой ласточки 1040 кг/м^3. Плотность яиц в одной кладке неодинакова, и, следовательно, этот показатель можно использовать для характеристики гетерогенности яиц (табл. 9).

Обращают на себя внимание очень низкие показатели вариабельности плотности. По-видимому, норма реакции в дан-

Таблица 9

Плотность яиц грача основных и возобновленных кладок [76], кг/м³

Очередность откладывания яиц	Основные кладки			Возобновленные кладки		
	n	$\bar{x} \pm m$	C, %	n	$\bar{x} \pm m$	C, %
1	23	1053	0,6	24	1057	1,8
2	21	1051	0,7	13	1057	1,1
3	18	1047	0,08	10	1056	1,3
4	16	1047	0,04	7	1062	1,1
5	6	1047	0,3	4	1065	0,5

ном фенотипическом признаке одна из самых узких и жестко контролируется отбором.

Показатели плотности яиц могут быть использованы и для определения степени насиженности. Плотность яйца изменяется в процессе инкубации из-за уменьшения его массы от влагопотерь. Причем уменьшение плотности для каждого яйца индивидуально, хотя существенных различий по темпу изменения плотности у первых и последних яиц не обнаружено. Среднее значение этого показателя в суточном интервале у яиц чайки составило 7 кг/м³ и уменьшилось перед вылуплением птенцов до 873 кг/м³ у голубя и до 920 кг/м³ у чайки. Коэффициент вариации данного параметра увеличился к этому времени до 4—5 %.

На основе указанных показателей можно разработать метод вычисления сроков формирования кладок и продолжительности инкубации яиц от момента их откладки у одиночно гнездящихся птиц или в колонии. Для этой цели определяют на небольшой выборке объем и массу ненасиженных яиц, а также потери массы за каждые сутки инкубации (табл. 10). Подобной таблицей можно пользоваться в течение ряда сезонов, для чего достаточно взвесить яйца кладки в произвольное время и произвести простейшие математические расчеты для нахождения времени начала и завершения инкубации яиц.

2.7. Гетерогенность яиц и выживаемость птиц в раннем онтогенезе

У птиц обычно наблюдается высокая элиминация эмбрионов и птенцов. Согласно данным А. С. Мальчевского [128], она составляет около 40 %. Высокой смертностью в гнездовой период характеризуется грач. Как свидетельствуют А. М. Болотников и др. [30], у грача гибнет около 15—20 % эмбрионов и 30—35 % гнездовых птенцов. Наибольшая гибель птенцов отмечается в первые 5 суток после вылупления (около 70 % от общего числа элиминирующих). Эта особенность грача обус-

Таблица 10

Плотность яиц у разных видов птиц [198]

Вид	Объем яиц, 10^{-6} м³	Плотность яиц, кг/м³		
		Ненасиженных	Уменьшение за одни сутки	Перед вылуплением птенцов
Большой кроншнеп	69,30	1065	6	913
Большой веретенник	30,49	1060	7	912
Сизая чайка	52,74	1063	6	914
Серебристая чайка	74,43	1060	6	917
Озерная чайка	34,80	1061	7	912
Малая чайка	18,45	1057	8	909
Речная крачка	19,16	1057	8	909
Сизый голубь	15,80	1056	9	908
Полевой жаворонок	4,00	1047	11	900
Береговая ласточка	1,43	1040	10	894
Жулан	3,08	1045	10	899
Луговой чекан	1,72	1042	11	896
Рябинник	6,75	1050	11	903
Белобровик	4,20	1047	11	900
Певчий дрозд	4,55	1048	12	901
Садовая славка	2,42	1044	13	898
Славка-завирушка	1,27	1038	13	893
Весничка	1,22	1040	10	894
Луговой конек	1,84	1042	11	896
Зяблик	1,94	1042	11	896
Зеленушка	2,13	1043	11	897
Коноплянка	1,91	1042	10	896
Камышовая овсянка	2,21	1043	11	897
Скворец	6,28	1050	10	903
Грач	14,90	1055	8	907

Таблица 11

Выживаемость эмбрионов и птенцов грача из яиц разной последовательности откладывания, %

Результаты насиживания	Ранг яиц					Всего (156)
	I* (44)	II (40)	III (34)	IV (24)	V (14)	
Взболтанные яйца	4,5	12,8	17,6	12,5	7,2	10,9
Замершие и задохшиеся	9,1	22,5	44,1	54,2	71,4	32,7
Погибшие птенцы	11,4	20,2	29,4	29,2	21,4	21,2
Вылетело птенцов	75,0	45,0	8,8	4,2	—	35,3

* В скобках — количество яиц.

ловливает его выбор в качестве модельного объекта для изучения причин, определяющий высокий уровень элиминации птиц в раннем онтогенезе. Здесь уместно обратить внимание на связь уровня элиминации в раннем онтогенезе грача с разнокачественностью яиц в кладке по комплексу морфологических, биохимических и других параметров. Во многих случаях, как это было показано ранее на модельных объектах, происходит снижение величин параметра с нарастанием порядкового номера яйца. Можно предположить, что количественное выражение параметров яйца отражает его биологические (инкубационные) качества и определенным образом коррелирует с выживаемостью особей в раннем онтогенезе. Проверка высказанного предположения проводилась в специальном эксперименте на примере грача (табл. 11).

Анализ смертности эмбрионов и птенцов выявляет обратную зависимость между выживаемостью птенцов и порядком откладывания яиц в гнезде. Так, для первых и вторых яиц выживаемость составила 75 и 45 %, для третьих и четвертых соответственно 8,8 и 4,2 %, из последних яиц слетков не было. Как видно, значительная часть потомства гибнет еще на эмбриональной стадии. При этом наблюдается возрастание элиминации от первых яиц к последним. В общей сложности погибло 64,7 % от общего количества яиц. На это, несомненно, повлиял фактор беспокойства в связи с ежедневным просмотром гнезд.

Можно допустить, как предполагают некоторые авторы [121, 128], что птенцы, выклюнувшиеся из первых яиц, перехватывают корм у младших собратьев и даже затаптывают их. С целью проверки указанной версии были поставлены специальные эксперименты. В первом варианте опыта было сформировано шесть гнезд с одновозрастными двухсуточными птенцами, взятыми из разных гнезд, но вылупившимися из первых яиц. Количество птенцов соответствовало числу яиц в нормальной кладке (4 яйца). Во втором варианте в четыре гнезда было собрано 16 птенцов в различных сочетаниях. И в третьем варианте пять гнезд также укомплектованы одновозрастными птенцами, но вылупившимися из третьих и четвертых яиц. Высокая выживаемость птенцов отмечена для первого варианта опыта — 80 % от общего количества. Во втором варианте также преимущественно выжили птенцы из первых яиц (87,4 %). И в последнем варианте из птенцов третьих и четвертых яиц выжило 27 %.

Результаты эксперимента убедительно показывают неоднозначную роль яиц разного ранга, образующих кладку, в динамике размножения и дифференцированное участие их в формировании популяции.

Аналогичные результаты были получены и на других модельных объектах — сизой чайке и береговой ласточке. В орнитологическом заказнике «Остров Туренец» Камского водохра-

Таблица 12

Морфологические признаки взрослых птиц, их яиц и птенцов в день выклева и результаты размножения сизой чайки

Параметр	Гнезда		Погибшие яйца
	с элиминацией	без элиминации	
Масса птиц, 10^{-3} кг	$\frac{402 \pm 9,3}{15}$ *	$\frac{421 \pm 7,7}{15}$	—
Объем яиц, 10^{-6} м^3	$\frac{53,96 \pm 0,63}{41}$	$\frac{53,98 \pm 0,63}{41}$	$51,23 \pm 0,89$
Плотность яиц, кг/м^3	$\frac{1061 \pm 15}{35}$	$\frac{1063 \pm 16}{22}$	$\frac{1061 \pm 20}{32}$
Масса птенцов, 10^{-3} кг	$\frac{38,0 \pm 0,80}{25}$	$\frac{40,3 \pm 0,59}{41}$	—

* В числителе — $\bar{x} \pm m$, в знаменателе — n.

нилища, на площади несколько больше 70 га, в разные годы насчитывается 600—700 гнезд. В центре поселения плотность гнезд достигает 20—25 на га и на периферии 5—10. Кладки в центре колонии характеризуются большим объемом яиц по сравнению с периферией (соответственно 57,0 и 54,7 см^3). Выявлена различная выживаемость птенцов. Так, в центре колонии до подъема на крыло из первых яиц кладки выжило 97 % птенцов, из вторых 88, из третьих 68. При этом уровень элиминации был выше на периферии колонии, где из первых и вторых яиц выжило 78 % птенцов, а из третьих яиц лишь 50. Наибольшая эмбриональная смертность отмечена для третьих яиц. В центре колонии она составила 14, на периферии 23 %.

Существующие методы биохимического и морфологического анализа компонентов яйца не позволяют выявить прямую связь между биологическими качествами яиц и выживаемостью. Для установления такой связи была осуществлена попытка использовать показатели объема и плотности яйца, определение которых не влечет его разрушения и открывает возможность прогнозирования степени элиминации в самом начале процесса насиживания. Выявлена связь выживаемости эмбрионов и птенцов с объемом яиц, массой тела выклюнувшихся птенцов и, наконец, с массой тела взрослых особей (табл. 12). Масса тела особей, в гнездах которых зарегистрирована гибель яиц или птенцов, как правило, ниже ($t = 1,6$), чем у птиц с благополучными кладками. Объемы погибших яиц и яиц, из которых элиминировали птенцы, были также ниже, чем в кладках с поло-

жительными результатами. Связь разнокачественности яиц с выживаемостью птенцов установлена и для береговой ласточки [25]. Выявлено, что гибель птенцов из мелких яиц в 3,5 раза выше, чем из крупных.

Итак, можно отметить следующее. У диких птиц яйца в пределах одной кладки гетерогенны по комплексу морфологических, биохимических и биофизических параметров. В связи с этим биологическая значимость яиц, составляющих кладку, неоднозначна. В одних кладках благополучно завершается эмбриональное развитие, и птенцы, пройдя гнездовой период, принимают участие в формировании популяции. В других имеет место элиминация эмбрионов или выведшихся птенцов. Таким образом, можно предполагать, что гетерогенность яиц обусловливает фенотипическую разнородность эмбрионов, птенцов и действие естественного отбора.

Гетерогенность яиц служит предпосылкой регуляции численности популяции. По-видимому, ее можно использовать как способ оценки пространственной и временной структуры популяций птиц в период размножения, причем наиболее успешно для птиц гнездящихся в колониях.

ГЛАВА 3

ТЕПЛОФИЗИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ЯИЦ

Б. С. Матвеев [130] предложил называть некоторые особенности в строении яиц амниот, обеспечивающих сохранение и развитие эмбрионов, например, твердые сухие оболочки рептилий и птиц, овоадаптациями. Разделяя точку зрения Б. С. Матвеева, мы считаем возможным отнести к овоадаптациям и некоторые другие особенности яйца.

3.1. Овоадаптация к контактному обогреванию

Как известно, при естественной инкубации имеет место контактное обогревание яиц насиживающей птицей. Одной из важных овоадаптаций при этом является подвижное положение желтка в белковой оболочке. В только что отложенном птицей яйце желток обычно занимает центральное положение. К концу суток пребывания яйца во внешней среде и в дальнейшем в силу уменьшения плотности желтка в сравнении с белком и эластичности халаз желток всплывает. Помимо этого, меньшая плотность массы желтка анимального полюса, чем вегетативного, обеспечивает ориентацию зародышевого диска в верхнем положении. Таким образом, при любом положении яйца в гнезде зародышевый диск яйца занимает верхнее положение, причем с наименьшим расстоянием от контактного источника тепла. Описываемые факты были известны еще в прошлом веке [43]. В наличии их легко убедиться путем просвечивания яйца с помощью овоскопа. После вращения яйца вокруг длинной оси желток всегда занимает первоначальное положение — зародышевым диском вверх. При этом возврат его в нормальное положение завершается, например, в курином яйце за 0,5—1,5 мин.

У яйца, фиксированного острым концом вниз, желток также всплывает, поворачивается вокруг поперечной оси на 45—60°, приближая зародышевый диск к воздушной камере. В этом положении куриного яйца желток расположен в 3—4 мм от подскорлуповой оболочки и в 15—25 мм от острого конца. К механизмам, обеспечивающим определенную ориентацию желтка (эластичность халаз, различная плотность компонентов яйца), следует также отнести характер прикрепления халаз к желтку. Они прикрепляются не строго по экватору желточного шара, а несколько ближе к анимальному полушарию [228] и тем

Таблица 13

Средняя плотность компонентов яиц курицы, рябинника и грача, кг/м³

Температура, °С	Яйцо курицы			Яйцо рябинника			Яйцо грача		
	n	$\bar{x}\pm m$	С%	n	$\bar{x}\pm m$	С%	n	$\bar{x}\pm m$	С%
				Желток					
0	18	1041,3±0,8	0,30	15	1037,3±0,8	0,31	30	1037,4±0,7	0,36
10	18	1034,5±0,7	0,28	15	1033,4±0,6	0,22	30	1041,8±0,4	0,22
20	18	1029,3±0,7	0,30	15	1029,8±0,6	0,23	30	1027,7±0,4	0,24
30	18	1024,4±0,7	0,31	15	1026,3±0,6	0,21	30	1023,8±0,5	0,29
40	18	1024,4±0,7	0,26	14	1023,1±0,7	0,25	30	1019,9±0,5	0,27
				Белок					
0	17	1039,5±0,6	0,22	15	1036,7±0,7	0,27	30	1034,3±0,4	0,22
10	17	1037,5±0,4	0,17	15	1035,0±0,8	0,31	30	1032,8±0,3	0,18
20	17	1035,0±0,4	0,17	15	1033,1±0,8	0,28	30	1030,8±0,3	0,16
30	17	1031,7±0,4	0,18	15	1030,2±0,7	0,25	30	1025,5±0,3	0,15
40	11	1027,8±0,8	0,26	15	1027,0±0,7	0,25	30	1025,5±0,3	0,15

самым обеспечивают зародышу выгодную позицию по отношению к оптимальным условиям эмбриогенеза — к контактному источнику тепла и аэрации.

Таким образом, довольно четко прослеживается регуляционный механизм яйца к контактному нагреванию в условиях естественного инкубационного процесса. Что же касается овоадаптаций к низким температурам, лежащим ниже порога эмбриогенеза, то их наличие можно лишь предполагать в связи с тем, что яйца, особенно у птиц умеренного и холодного климата, нередко в период яйцекладки и насиживания подвергаются охлаждениям.

К сложным механизмам овоадаптации следует отнести вертикальное перемещение желтка в яйце. Впервые это явление было установлено Б. Г. Петровым [158] на яйцах трех модельных видов птиц — домашней курицы, рябинника, грача. Под влиянием температуры ниже 10 °С желток погружается в толщу белка, при температуре близкой к 0 °С он занимает самое нижнее положение. С повышением температуры до 20 °С и выше желток всплывает. Таким образом, в тех ситуациях, когда птица слетает с гнезда и яйца кладки подвергаются охлаждению под влиянием температуры окружающего воздуха, желток погружается в толщу белка, и последний начинает выполнять функцию тепловой защиты.

Характер механизма, обусловливающего вертикальное перемещение желтка в яйце под действием переменных температур, был определен при анализе плотности (P) компонентов яйца —

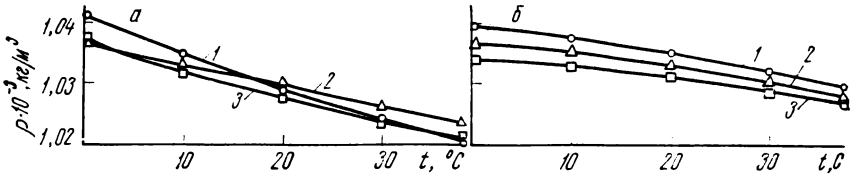


Рис. 16. Температурная зависимость средней плотности желтка (*а*) и белка (*б*) яиц.

1 — домашняя курица, *2* — рябинник, *3* — грач.

желтка и белка. Исследование яиц курицы, грача [157, 159] выявили температурную зависимость плотности желтка и белка (табл. 13).

Показатели плотности содержимого яйца в основном сходны для всех яиц одного вида птиц. Однако при более высоких температурах плотность белка выше плотности желтка, при низких же температурах,— наоборот.

Следует также заметить, что плотность яиц исследуемых видов птиц неодинакова: большую имеют компоненты куриного яйца, меньшую — грача. Яйца рябинника занимают промежуточное положение. График зависимости средней плотности белка и желтка яиц от температуры (рис. 16) показывает, что при понижении температуры плотность белка и особенно желтка повышается. Если плотность желтка больше плотности белка, то желток тонет (выталкивающая сила отрицательна); если наоборот — то всплывает (выталкивающая сила положительна). При равных плотностях желток находится в равновесии с белком. Температура равновесия, соответствующая точке пересечения кривых, у яиц рябинника варьировала от 0 до 10 °С, у грача и курицы от 0 до 20 °С.

Температурные изменения плотности желтка в интервале 0—40 °С более сильно выражены у куриных яиц (рис. 17), менее — у яиц рябинника. Наибольшие температурные колебания претерпевает плотность белка куриных яиц, наименьшее — яиц грача. Полученные данные позволяют высказать некоторые

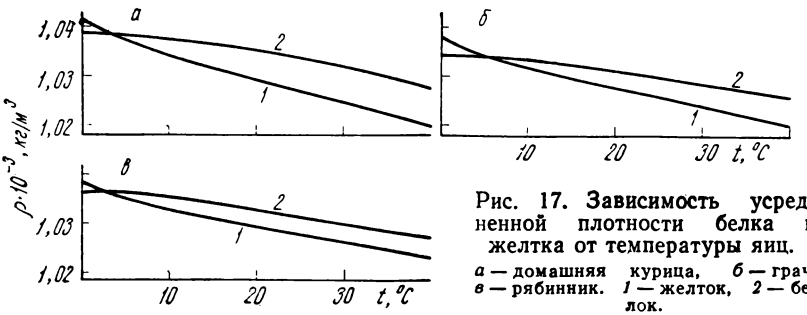


Рис. 17. Зависимость усредненной плотности белка и желтка от температуры яиц.

а — домашняя курица, *б* — грач, *в* — рябинник. *1* — желток, *2* — белок.

предположения о наличии связи строения яиц с процессами насиживания и инкубации. При контакте наседки с яйцом и одинаковой температуре белка и желтка последний всплывает, приближая зародышевый диск к источнику тепла (наседке). При длительном отсутствии наседки в гнезде и низких температурах окружающего воздуха желток тонет, увеличивая расстояние между зародышевым диском и подскорлуповой оболочкой. В этом случае белок служит тепловой защитой зародыша от влияния низких температур биотопа. В связи с тем, что температуропроводность желтка меньше, чем у белка, он остывает медленней, поддерживая жизнеспособность зародыша.

В комплексе овоадаптаций исключительно большое значение имеет фиксация желтка в яйце анимальным полюсом в верхнем положении.

Плотность содержимого анимального (1) и вегетативного (2) полушарий желтка яиц курицы в зависимости от температуры следующие, кг/м^3:

Температура измерения, °С	1	2
0	1039,4	1040,8
20	1030,8	1033,2
40	1021,7	1022,5
60	1010,8	1012,6

Плотность содержимого анимального полушария меньше вегетативного ($P<0{,}001$) во всем исследуемом температурном интервале. Характер изменения плотности обоих полушарий желтка с повышением температуры одинаковый — монотонное понижение. Можно предположить, что аналогичная картина различной плотности содержимого анимального и вегетативного полушарий желтка свойственна яйцам и других видов птиц.

3.2. Влияние температуры на перераспределение массы белка и желтка

Перемещение желтка в толще белковой оболочки объясняется различной плотностью компонентов яиц и связано с изменением объема в зависимости от температуры. Предполагается в этом случае рассматривать массу желтка и белка постоянной. Однако правомерен вопрос: не происходит ли в яйце перераспределение массы белка и желтка при изменении температуры за счет диффузии растворителя, имеющего меньший удельный объем, чем желток и белок, через желточную оболочку? Для выяснения этого были проведены специальные эксперименты. Брали две группы яиц. Яйца первой группы выдерживали при температуре воздуха 35 °С, затем вскрывали. Сразу после вскрытия отделяли желток от белка и определяли плотность содержимого яйца в зависимости от температуры.

Таблица 14

Плотность содержимого куриных яиц, имеющих различную температуру (n=16), кг/м³

Температура измерения, °С	Плотность при 2 °С	Плотность при 35 °С	Показатель достоверности	Степень вероятности
	Желток			
0	1037,4	1034,4	2,76	0,99
20	1030,3	1028,5	2,41	0,95
40	1021,3	1019,3	2,68	0,95
	Жидкий белок			
0	1038,8	1041,6	2,69	0,95
20	1035,8	1038,7	2,77	0,99
40	1036,5	1032,9	2,72	0,95
	Плотный белок			
0	1039,3	1041,7	2,70	0,95
20	1035,6	1038,3	2,67	0,95
40	1029,3	1031,8	2,75	0,99

Таблица 15

Коэффициент теплопроводности λ, белка и желтка яиц птиц в зависимости от температуры, Вт/м·К

Температура, °С	Рябинник (n=20)			Грач (n=27)			Курица (n=18)		
	λ	σ	С, %	λ	σ	С, %	λ	σ	С, %
	Желток								
10	0,236	0,003	6,54	0,198	0,005	13,37	0,297	0,009	12,80
20	0,247	0,002	4,15	0,194	0,005	14,59	0,295	0,010	14,38
30	0,258	0,001	2,08	0,198	0,005	13,50	0,292	0,010	14,53
40	0,268	0,001	1,97	0,198	0,004	10,35	0,280	0,011	16,66
	Жидкий белок								
10	0,336	0,004	4,77	0,271	0,005	13,93	0,375	0,013	14,71
20	0,333	0,004	4,86	0,259	0,013	26,51	0,396	0,014	15,00
30	0,358	0,004	5,50	0,270	0,008	16,12	0,420	0,016	16,16
40	0,390	0,005	5,73	0,275	0,007	13,22	0,440	0,016	15,43
	Плотный белок								
10	—	—	—	—	—	—	0,427	0,012	11,92
20	—	—	—	—	—	—	0,425	0,014	13,98
30	—	—	—	—	—	—	0,422	0,012	12,06
40	—	—	—	—	—	—	0,420	0,012	12,12

Яйца второй группы выдерживали при температуре 2 °С. Время выдержки яиц каждой группы при заданной температуре составляло 2—3 ч. Результаты эксперимента свидетельствуют о наличии существенной разницы ($P<0{,}05$) средних значений плотности всех компонентов яиц сравниваемых групп (табл. 14). Полученные результаты подтверждают наличие еще одного механизма, способствующего перемещению желтка в яйце с изменением его температуры.

Сравним влияние двух эффектов на изменение плотности белка и желтка: массы и объема. С этой целью рассмотрим изменение средней плотности желтка и белка яиц, имеющих температуру до вскрытия 2 и 35 °С. Изменение плотности желтка, вызванное объемным расширением ($\Delta\rho_v$) в интервале температур 2—35 °С, составляет 15,6 кг/м^3 (значение находили из графической зависимости плотности от температуры). Изменение плотности желтка за счет перераспределения массы растворителя ($\Delta\rho_m$) между желтком и белком в том же интервале температур в шесть раз меньше и равно 2,5 кг/м^3. Близкие к этим данные получены в эксперименте с плотной и жидкой консистенциями белка. Уменьшение плотности этих компонентов в интервале 2—35 °С, происходящее в результате их объемного расширения, составляет соответственно 10,0 и 9,0 кг/м^3, а изменение плотности содержимого яиц, имеющих при вскрытии те же температуры, равно 2,4 и 2,6 кг/м^3. Таким образом, явление перераспределения массы между желтком и белком несомненно имеет место. Оно в меньшей мере влияет на изменение плотности содержимого яйца, чем объемное расширение. На перемещение ионов через желточную оболочку указывают А. А. Романов и А. Н. Романова [178], Ф. Н. Кучерова [115]. При этом отмечается, что проницаемость оболочки увеличивается с повышением температуры.

Обнаруженное явление находит объяснение в осмосе — диффузии растворителя через перегородку, разделяющую два раствора (желток и белок). Осмотическое давление определяли статическим (осмометр Шульце) и динамическим (компенсационный осмометр Думанского) методами [159]. В качестве полупроницаемой мембраны использовалась желточная оболочка. Как известно, если два растворителя разделены мембраной, то происходит движение растворителя (осмос) от раствора с меньшей концентрацией к раствору с большей концентрацией. Проведенные опыты показали повышение осмотического давления в желтке яиц, нагретых до 38 °С, и понижение для охлажденных до 10 °С. В описанных опытах с использованием желточной оболочки в качестве полупроницаемой перегородки осмотическое давление в желтке было равно соответственно 318 и 91 Па. Поскольку для процессов жизнедеятельности огромную роль играет вода как растворитель минеральных и органических соединений, а также как компонент той или иной

реакции, то можно предположить, что именно свободная вода диффундирует через желточную оболочку при изменениях температуры яйца. Таким образом, есть все основания предполагать, что в яйце в зависимости от температуры происходит «перекачивание» растворителя из желтка в белок (при низких температурах) и обратно (при сравнительно высоких).

Необходимо отметить, что эффект перемещения желтка в яйце, вызванный изменением массы, имеет то же направление, что и эффект, возникающий вследствие изменения объема. Так, с повышением температуры увеличение объема, а следовательно, и уменьшение плотности идет быстрее у желтка, чем у белка, что приводит к возникновению выталкивающей силы, действующей на желток. С другой стороны, повышение температуры яйца сопровождается проникновением растворителя (по-видимому, воды и растворенных в ней минеральных солей) из белка в желток, на что указывает появление осмотического давления в последнем. В результате этого плотность желтка уменьшается, а плотность белка увеличивается. При понижении температуры процесс идет в обратном порядке. Приведенные рассуждения свидетельствуют об одинаковой направленности двух эффектов. Следовательно, второй эффект дополняет, усиливает первый, но по своему действию значительно (в 5—6 раз) слабее его.

С помощью опытов по определению плотности содержимого яиц было обнаружено еще одно явление, способствующее изменению плотности белка, а значит, и перемещению желтка в яйце. При колебаниях температуры яйцо «работает» подобно поршневому насосу: охлаждаясь засасывает воздух, который поглощается (абсорбируется) белком, уменьшая его плотность; нагреваясь, освобождает растворенный газ. И, наконец, необходимо отметить, что желток покрыт трехслойной эластичной желточной оболочкой. Кроме того, желток окутан тонкой сеткой градинкового слоя белка, заканчивающегося двумя шнурами, халазами. Этот слой белка самый плотный (не считая халаз, плотность которых является наибольшей в яйце — 1044,6 кг/м^3). Все это способствует увеличению эквивалентной плотности желтка.

Таким образом, овоадаптации к контактному обогреванию в процессе естественной инкубации и особенно к действию переменных температур осуществляется интегрированно за счет способности желтка вращаться на халазах, изменения плотности желтка и белка при объемном расширении и при изменении их массы, вызванного «перекачкой» растворителя через желточную оболочку, и, наконец, изменения плотности белка за счет поглощения газа при охлаждении.

3.3. Теплофизические свойства белка и желтка

Работ, освещающих теплофизические свойства белка и желтка, мало. Некоторые теплофизические характеристики содержимого яйца домашней утки определил В. В. Хаскин [210], домашней курицы — М. А. Лев [119]. Оба автора проводили исследования для одного случая — при температуре инкубации яиц (37—38 °С). Между тем естественная инкубация яиц протекает при переменных температурах [204, 221, 153, 122]. При распространении тепла от наседки температура в разных частях яйца бывает различна. Наиболее сильные колебания внутрияйцевой температуры происходят в момент слета с гнезда и возвращения насиживающей птицы в условиях большого перепада температур между гнездом и биотопом. Поэтому представляет интерес установление зависимости теплофизических параметров содержимого яйца в различных температурных интервалах, например, 10—40 °С, обычно испытываемых гнездом в естественных условиях.

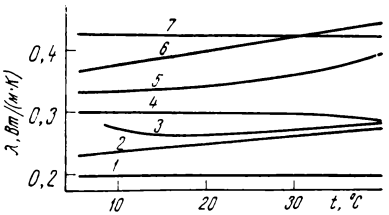
Рассмотрим один из важных параметров — теплопроводность отдельных компонентов яиц модельных видов. Выявлена неоднозначность коэффициента теплопроводности желтка у различных птиц (рис. 18). У желтка яиц грача и курицы он почти не зависит от температуры, а для рябинника теплопроводность линейно возрастает. Повышается теплопроводность с ростом температуры у белка яйца рябинника и жидкого белка куриного яйца. У плотного белка яйца курицы наблюдается монотонное понижение. У белка яйца грача теплопроводность сначала уменьшается, затем незначительно возрастает. Изменение коэффициента теплопроводности от температуры для рассматриваемых яиц и его вариабельность приведены в табл. 15. Изучаемые показатели желтка лежат в пределах 0,23—0,27 Вт/м·К (рябинник), 0,19—0,20 Вт/м·К (грач) и 0,27—0,31 Вт/м·К (курица). Вещества с такими низкими показателями коэффициента теплопроводности принято относить в физике к теплоизоляционным.

Анализ экспериментальных данных свидетельствует также о влиянии плотности компонентов яйца на величину коэффициента теплопроводности (табл. 16). С увеличением плотности содержимого яйца коэффициент теплопроводности возрастает. Корреляционный анализ исследуемых величин показал, что между коэффициентом теплопроводности и плотностью желтка существует вполне достоверная и довольно сильная положительная корреляция (табл. 17). Влияние плотности на теплопроводность более четко выражено у яиц грача. Наблюдается зависимость плотности и коэффициента теплопроводности желтка от количества яиц в кладке: с увеличением их числа показатели анализируемых параметров уменьшаются.

Остановимся на анализе объемной теплоемкости компонен-

Рис. 18. Температурная зависимость коэффициента теплопроводности.

1, 2, 4 — желток яиц грача, рябинника, курицы; *3, 5, 6* — жидкий белок соответственно; *7* — плотный белок.



тов яиц модельных видов, измерение которой осуществляли по методу комплексного определения теплофизических параметров, разработанному Л. А. Семеновым [182], и удельной теплоемкости по методу теплового моста, предложенному М. Ш. Ягфаровым [245]. В показателях теплоемкости компонентов яиц разных видов птиц выявлено много общего при некоторой видоспецифичности (табл. 18). Наблюдаемые различия параметра при 10 °С достоверны между яйцами рябинника, с одной стороны, и яйцами грача и курицы — с другой ($P<0{,}05$). При повышении температуры компонентов яйца до 40 °С различия по исследуемому показателю достигают статистически значимых величин между всеми рассматриваемыми видами птиц ($P<0{,}001$).

Объемная теплоемкость компонентов яйца при температуре 10 °С и ниже характеризуется некоторой стабильностью. Однако с повышением температуры в интервале от 10 до 40 °С она значительно увеличивается (рис. 19). В наибольшей степени этот показатель выражен у желтка яиц грача и в меньшей — рябинника. Аналогичная картина выявлена и у белка яиц этих видов. Как известно, объемная теплоемкость есть произведение плотности и удельной теплоемкости. Было установлено, что плотность желтка и белка с повышением температуры понижается, хотя и незначительно. Например, в интервале 10—40 °С для желтка яиц рябинника это понижение выражено величиной от 1033,4 до 1023,1 кг/м^3 и для белка от 1035,0 до 1027,0 кг/м^3. Сильное же увеличение объемной темплоемкости с повышением температуры можно объяснить изменением удельной теплоемкости. Сопоставление экспериментальной зависимости удельной темплоекости от температуры, полученной методом теплового моста, с соответствующей зависимостью, полученной делением объемной теплоемкости на плотность, обнаруживает вполне удовлетворительное количественное и качественное совпадение. Таким образом, компоненты яйца — желток и белок яиц модельных видов птиц — характеризуются сильно выраженной теплоемкостью.

Следует остановиться еще на одном из теплофизических свойств — температуропроводности. Она является физическим параметром и характеризует теплоинерционные свойства тела. Скорость выравнивания температур во всех точках тела нахо-

Таблица 16

Значение коэффициентов теплопроводности и плотности желтка и белка яиц при 10 °С

Вид	ρ, кг/м³		λ, Вт/м·К	
	Желток	Белок	Желток	Белок
Грач	1031,8	1032,8	0,198	0,271
Рябинник	1033,4	1035,0	0,236	0,336
Курица	1034,5	1037,5	0,297	0,375 / 0,427

Примечание. В числителе — теплопроводность жидкого белка, в знаменателе — плотного.

Таблица 17

Корреляция между коэффициентом теплопроводности и плотностью белка и желтка яиц при 20 °С

Вид	n	Коэффициент корреляции		Показатель достоверности по t-критерию	
		Желток	Белок	Желток	Белок
Грач	27	+0,772	—0,425	4,27	1,45
Рябинник . . .	20	+0,749	—0,035	3,82	0,08
Курица	18	+0,656	—0,223	3,51	1,68

Таблица 18

Объемная теплоемкость ρc, Дж/м³·К, белка и желтка яиц в зависимости от температуры

Температура, °С	Рябинник (n=20)			Грач (n=27)			Курица (n=18)		
	$\rho c \cdot 10^{-6}$	$\sigma \cdot 10^{-6}$	C, %	$\rho c \cdot 10^{-6}$	$\sigma \cdot 10^{-6}$	C, %	$\rho c \cdot 10^{-6}$	$\sigma \cdot 10^{-6}$	C, %
Желток									
10	2,25	0,07	13,9	2,60	0,11	22,0	2,28	0,09	16,7
20	3,01	0,12	17,8	3,76	0,12	16,6	3,23	0,09	11,8
30	4,04	0,16	17,7	5,15	0,07	7,1	4,46	0,13	12,4
40	5,05	0,18	15,9	6,28	0,07	5,8	5,69	0,12	8,9
Жидкий белок									
10	2,52	0,10	17,7	2,96	0,04	7,0	2,67	0,10	15,9
20	3,51	0,06	7,6	4,14	0,10	12,6	3,70	0,09	10,0
30	4,77	0,09	8,4	5,79	0,10	9,0	4,94	0,11	9,4
40	6,03	0,15	11,1	6,84	5,13	9,9	6,08	0,12	8,4
Плотный белок									
10	—	—	—	—	—	—	2,82	0,13	30,0
20	—	—	—	—	—	—	3,85	0,12	17,9
30	—	—	—	—	—	—	5,01	0,15	13,0
40	—	—	—	—	—	—	6,22	0,23	14,1

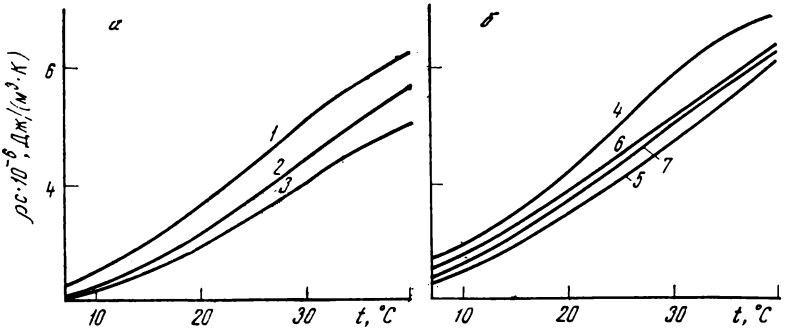


Рис. 19. Зависимость объемной теплоемкости желтка (*а*) и белка (*б*) от температуры:

1, 2, 3 — грач, курица, рябинник соответственно; *4, 5* — грач, рябинник; *6, 7* — плотный и жидкий белок куриного яйца.

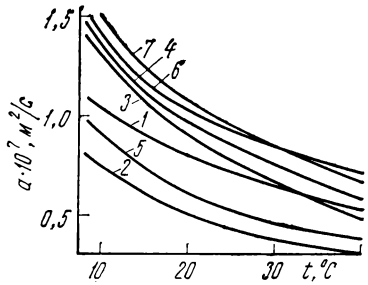


Рис. 20. Температурная зависимость коэффициента температуропроводности желтка и белка яиц.

1, 2, 3 — желток яиц рябинника, грача и курицы соответственно; *4, 5* — белок яиц рябинника и грача; *6, 7* — жидкий и плотный белок куриного яйца.

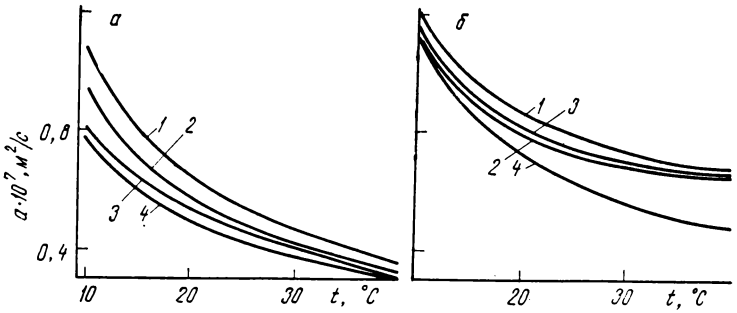


Рис. 21. Температурная зависимость коэффициента температуропроводности желтка (*а*) и белка (*б*) яиц различного ранга грача.

1—4 — очередность снесения яиц.

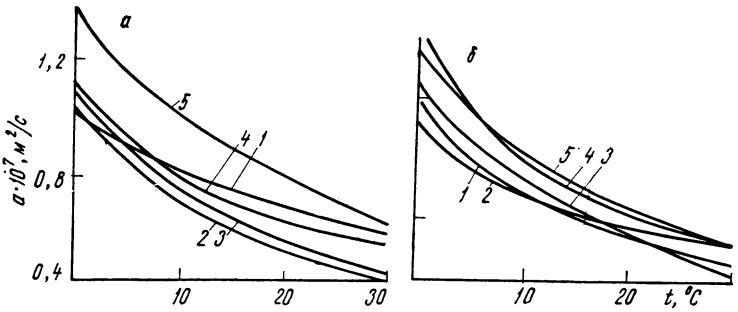


Рис. 22. Температурная зависимость коэффициента температуропроводности желтка (*а*) и белка (*б*) яиц различного ранга кладки рябинника.
1—5 — очередность снесения яиц.

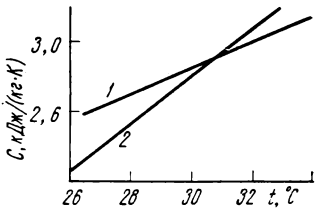
дится в прямой зависимости от коэффициента температуропроводности. Жидкость в сравнении с твердым состоянием тела обладает малым значением коэффициента. Компоненты яйца — желток и белок — в известной мере представляют собой жидкости, и, надо полагать, их свойства не будут исключением из общих правил температуропроводности. Исследованием установлено уменьшение коэффициента температуропроводности желтка и белка яиц с повышением температуры в интервале 10—40 °С (рис. 20). Следует обратить внимание на минимальную зависимость температуропроводности компонентов яиц от температур, при которых протекает насиживание кладок.

3.4. Роль теплофизических характеристик яйца в процессах насиживания

Некоторые видовые различия компонентов яиц по теплофизическим характеристикам, например, по параметру коэффициента теплопроводности и температуропроводности, по-видимому, связаны с видовым стереотипом поведения птиц в период гнездования. Для яиц грача характерно низкое значение коэффициента теплопроводности при максимальной теплоаккумулирующей их способности (теплоемкости). Высокие теплоизолирующие качества белка и желтка яиц грача выполняют функцию нивелирования колебаний температуры, действующей на яйцо в гнезде.

Следует обратить внимание на гетерогенность яиц в пределах одной кладки. Причем наибольшие различия по теплофизическим параметрам и особенно по коэффициенту температуропроводности наблюдаются у первых и у завершающих кладку яиц грача и рябинника. Проведенные эксперименты показали, что последние яйца рябинника имеют бóльшие показатели, температуропроводности, чем первые, а у грача наоборот (рис. 21, 22). Поэтому при одинаковых условиях охлаждения яйца грача остывают медленнее, чем яйца рябинника.

Рис. 23. Температурная зависимость удельной теплоемкости яиц рябинника, насиженных два дня (*1*) и пять дней (*2*).

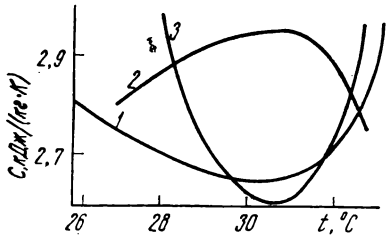


Наличие гетерогенности яиц по теплофизическим параметрам способствует сохранению жизнеспособности эмбрионов от воздействия низких температур в те моменты, когда самка покидает гнездо на сравнительно длительный промежуток времени. Можно предположить, что особенности теплофизических свойств яиц и насиживание их с высокой плотностью явились одной из предпосылок перехода грача к гнездованию в ранние сроки. Для яиц рябинника с более высоким коэффициентом температуропроводности характерно быстрое прогревание их насиживающей птицей, возвратившейся на гнездо. Коэффициент температуропроводности желтка ниже, чем у белка. Поэтому процесс выравнивания температур в яйце протекает замедленно. В интервале температур 20—40 °С коэффициент температуропроводности содержимого яйца имеет низкое значение и обусловливает медленное остывание яиц в кладке в период отсутствия на гнезде наседки. При температуре 20 °С и ниже температуропроводность яйца возрастает, что приводит к ускоренному выравниванию температуры яйца по всему объему. В развитии эмбриона наступает торможение. С возвращением насиживающей птицы в гнезде вследствие высокой температуропроводности у охлажденных яиц последние быстро прогреваются.

Таким образом, большую теплопроводность, теплоемкость и температуропроводность белка и желтка яиц в условиях естественной инкубации, а также сильную зависимость двух последних коэффициентов от температуры среды следует рассматривать как комплекс эколого-физиологических механизмов адаптивного значения — защиты зародыша на первых этапах эмбриогенеза от действия неблагоприятных температур.

3.5. Теплообмен яиц при естественной инкубации

Физическая сущность теплообмена яиц, птенцов и взрослых птиц, а также распространение тепла и влаги внутри инкубаторов получила некоторое освещение в ряде работ [119, 116, 117]. Однако вопросы теплового режима гнезда диких птиц еще не привлекли внимание орнитологов. Их изучение может быть осуществлено путем экспериментальных исследований с применением соответствующей аппаратуры и инструментов, позво-



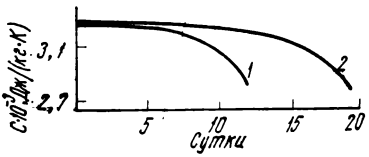


Рис. 24. Температурная зависимость удельной теплоемкости трех яиц кладки рябинника перед вылуплением.

1—3 — очередность яиц.

Рис. 25. Зависимость средних значений удельной теплоемкости яиц кладок рябинника (*1*) и грача (*2*) от времени насиживания.

ляющих произвести сбор материала не только в лабораториях, но и в полевых условиях.

Рассмотрим тепловую мощность, потребляемую яйцами кладки в процессе естественной инкубации. В этих условиях большое значение имеет теплообмен между наседкой, гнездом и яйцами. Для раскрытия связей между ними необходимо знать их тепловые параметры, среди которых одним из наиболее важных является удельная эквивалентная теплоемкость яйца, по изменениям которой во время насиживания можно судить о происходящих в яйце тепловых процессах. Флуктуации удельной теплоемкости яйца могут быть связаны с изменением его массы и возникновением химической терморегуляции у зародыша. Масса яйца в процессе насиживания уменьшается в связи с испарением воды и постоянным газообменом между яйцом и окружающим воздухом, обусловливающим дыхание эмбриона, происходит как бы «усушка» яйца [77].

Предлагается эмпирическая формула [158], по которой можно легко рассчитать массу яйца рябинника или грача любого срока насиживания, если известна его масса в день снесения:

$$M = A - B \cdot \tau, \qquad (3.13)$$

где A — масса яйца в день снесения в граммах, τ — время инкубации, в сутках, B — коэффициент, равный 0,051 для рябинника, 0,145 для грача и определенный из опытных зависимостей M от τ.

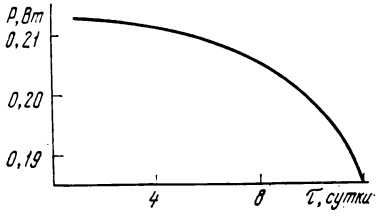
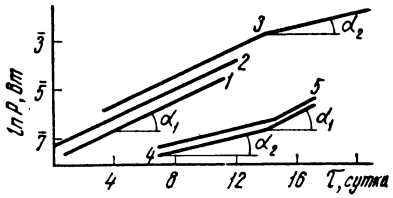


Рис. 26. Зависимость тепловой мощности, потребляемой яйцом рябинника, от времени насиживания.

Рис. 27. Мощность тепловыделения яиц в полулогарифмической анаморфозе.
1 — горихвостка, *2* — рябинник, *3* — курица, *4* — сизый голубь, *5* — ушастая сова.



С выявлением закономерности изменения массы яйца в процессе инкубации представляется возможным рассмотреть его удельную теплоемкость. Экспериментальные данные температурной зависимости удельной теплоемкости яйца свидетельствуют о том, что последняя при изменении температуры яйца заметно меняется. Причем удельная эквивалентная теплоемкость например яйца рябинника, насиженного первые пять суток, с увеличением температуры в интервале 25—40° возрастает почти линейно (рис. 23). Перед вылуплением птенца теплоемкость яйца изменяется скачками (рис. 24). Пока трудно установить для последнего случая какую-либо закономерность. Можно лишь предположить, что в период перед вылуплением птенцов яйцо является активным переменным источником тепла. Исследования теплоемкости яиц в зависимости от периода инкубации проводили при нагревании их до одной и той же температуры в определенное время суток. С увеличением срока насиживания она уменьшается (рис. 25). Данные свидетельствуют о наибольших изменениях рассматриваемой величины в последние дни естественной инкубации. Это, по-видимому, можно объяснить резким приростом теплопродукции эмбрионов.

Установленная закономерность изменения удельной теплоемкости яиц рябинника и грача в период инкубации позволяет проанализировать потребляемую яйцом кладки мощность. Для поддержания температурного режима в период инкубации насиживающей птицей выделяется энергия, часть которой аккумулируется яйцами, в свою очередь продуцирующими физиологическое тепло. Некоторое количество теплоты затрачивается на испарение влаги из яиц. В качестве примера рассмотрим кладку дрозда-рябинника.

Результаты расчета мощности, потребляемой яйцом за период насиживания, приведены на рис. 26. Величина потребляемой яйцом тепловой мощности уменьшается с увеличением времени инкубации. Это можно объяснить повышением в яйце с развивающимся эмбрионом теплообразования. За период инкубационного процесса яйцо дрозда-рябинника продуцирует 8,82 кДж физиологического тепла. Эта величина удовлетворительно согласуется с ранее проведенными биохимическими исследованиями В. И. Беликова и др. [13]. По данным этих авторов, эмбриональная теплопродукция яиц рябинника выражалась величиной 8,47 кДж.

Интерес представляет определение времени наступления первых признаков химической терморегуляции в процессе эмбриогенеза птиц. С этой целью представим зависимость выделяемой яйцом мощности тепловыделения от времени инкубации в полулогарифмической анаморфозе. По оси абсцисс отложено время в сутках, а по оси ординат — логарифм выделяемой мощности яиц (рис. 27). Графики построены по материалам И. Я. Прицкера (Г. К. Отрыганьев и др.) [150], Ю. Н. Каменского и др. [93, 97], Б. Г. Петрова [159]. На рисунке видно, что прямая для куриного яйца до 14-ти суток насиживания имеет такой же угол наклона к оси абсцисс, что и прямые тепловыделяемой мощности яиц горихвостки и рябинника. Представим уравнение прямой для рассматриваемого случая

$$\ln P = \ln P_0 + \alpha\tau. \qquad (3.14)$$

После потенцирования получим

$$P = P_0 \cdot e^{\alpha\tau}. \qquad (3.15)$$

Здесь P — мощность тепловыделения яйца для произвольного времени инкубации, Вт; P_0 — мощность тепловыделения яйца в первый день собственно насиживания, Вт; τ — время насиживания, сутки; α — тангенс угла наклона прямой к оси времени характеризует темп роста теплопродукции яиц.

Изменение темпа роста теплопродукции куриного яйца на 14-е сутки инкубации соответствует срокам становления гомойотермного типа энергетического обмена [150]. Рассмотрение теплопродукции яйца в полулогарифмической анаморфозе значительно облегчает определение сроков появления первых признаков химической терморегуляции. Сравнивая зависимости мощности, выделяемой яйцами птиц различных групп, можно отметить явное качественное и количественное различие в темпе роста теплопродукции яиц выводковых птиц (курица) и яиц полуптенцовой группы (сизый голубь). Причем темп роста теплопродукции приблизительно одинаков у эмбрионов рябинника, горихвостки, курицы первой половины инкубации и сизого голубя за 3-е суток до вылупления (гомойотермная фаза развития), $\alpha = 0{,}31—0{,}36$; α эмбрионов сизого голубя пойкилотермной фазы мало отличается от эмбрионов курицы гомойотермной фазы ($\alpha = 0{,}13—0{,}15$).

Таким образом, нарастание теплопродукции яиц птенцовой и выводковой групп рассматриваемых видов птиц происходит с одинаковой скоростью для пойкилотермной фазы развития. Представители полуптенцовой группы в эмбриональном периоде по значению этого показателя ближе к выводковым птицам, а со становлением химической терморегуляции — к птенцовым. Следовательно, основное эколого-физиологическое развитие эмбриогенезов полуптенцовой, птенцовой и выводковой групп по указанному признаку обнаруживается в начальный период ин-

кубации. Различия по темпу роста теплопродукции птенцовой и выводковой групп становятся очевидными лишь с появлением у выводковой группы гомойотермного типа энергетического обмена.

Подведем некоторые итоги по затронутым вопросам. Несомненный интерес представляет концепция о наличии терморегуляторных механизмов яиц и зародыша, в основу которой положен новый, установленный авторами, факт перемещения желтка в белке яиц с изменением температуры. При контакте наседки с яйцами и одинаковой температуре белка и желтка последний всплывает, приближая зародышевый диск к источнику тепла и воздушной среде. Перемещение желтка в яйце является одним из адаптивных механизмов, направленных на защиту зародыша от влияния низких температур окружающей среды, а также способствующих интенсификации газообмена и окислительных процессов в зародыше и лучшему использованию питательных веществ эмбрионом. Представляется, что перспектива исследований в этом направлении еще не исчерпана, и в будущем данная концепция может пролить свет на многие явления, сопутствующие или даже определяющие процессы онтогенеза и филогенеза птиц.

Теплофизические свойства белка и желтка яиц являются термическими характеристиками раннего онтогенеза птиц, обусловливающими оптимальный тепловой режим, который обеспечивает нормальное эмбриональное развитие. Исчерпывающее знание этих свойств, несомненно, будет способствовать пониманию процессов теплового взаимодействия яйца с внешней средой, позволит выявить процесс температурной адаптации наседки и эмбриона. Знание же механизмов температурной эмбриоадаптации открывает перспективы искусственного воздействия на эти механизмы в практике разведения домашних, охотничье-промысловых и редких птиц.

ГЛАВА 4

НАСИЖИВАНИЕ И ИНКУБАЦИЯ

Наиболее полное определение понятия насиживания дал Г. П. Дементьев [63]: «Задача насиживания птицы — обогревание яиц, иногда защита их от слишком сильной инсоляции и, наконец, периодическое переворачивание яиц...» (с. 377). Определения, сводящиеся к оценке насиживания как к процессу передачи тепла кладке, односторонни [233].

Всестороннее изучение биологии гнездовой жизни, проводимое в эколого-физиологическом аспекте, позволило рассматривать насиживание и инкубацию как разные биологические явления [24]. Насиживание характеризуется поведенческими реакциями птиц, направленными на регуляцию факторов инкубации и защиту гнезда. Инкубация яиц может протекать и без участия птицы (в инкубаторах). Она представляет собой процесс совокупного действия физических и биофизических факторов (температуры, ориентации яиц, их поворотов, влажности, аэрации, аэронизации, звуковой сигнализации и др.), под влиянием которых протекает эмбриональное развитие. В литературе пока в достаточной степени не освещены многие стороны как насиживания, так и инкубации.

4.1. Типы насиживания

М. А. Мензбир [135], Г. П. Дементьев [63], Л. М. Шульпин [233], Парсонс [279] и другие по характеру начала насиживания выделяют три группы птиц: насиживающих с завершения кладки (гусеобразные, куриные, кулики, большинство воробьиных), насиживающих с первого отложенного яйца (совы, стрижи, попугаи, поганки, гагары, цапли, аисты, журавли, хищные птицы, веслоногие и др.) и насиживающих примерно с середины кладки или незадолго до ее окончания (дятлы, страусы, голуби, некоторые пастушки). Такое подразделение обосновывается тем, что под насиживанием понимается более или менее постоянное пребывание наседки на гнезде. Кратковременные посещения семейными партнерами гнезда, трудно регистрируемые визуально, хотя и оказывают принципиальное влияние на сохранение жизнеспособности развития зародышей, в расчет не принимаются. Использование инструментальных методов при

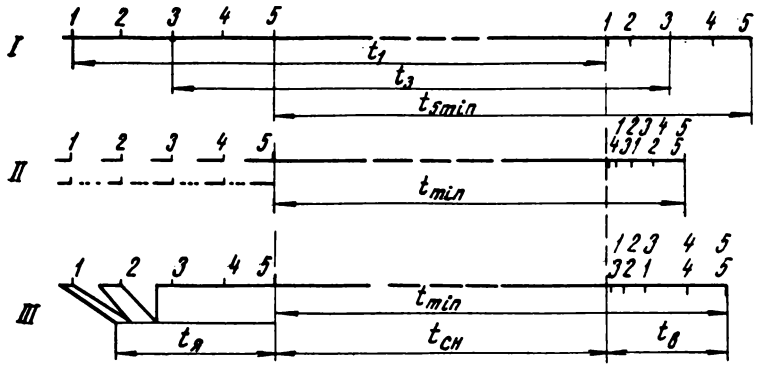


Рис. 28. I, II, III — типы насиживания у птиц.

1—5 — порядок откладки яиц и возможные варианты последовательности вылупления птенцов. Общее время насиживания складывается из времени насиживания в период яйцекладки ($t_я$), собственно насиживания ($t_{сн}$) и вылупления птенцов ($t_в$). Растянутость вылупления птенцов характеризует особенности развития зародышей в период откладки яиц ($t_в$ $t_я$); t_1, t_3, t_5 — время развития зародышей из яиц соответствующего временного ранга, которое минимально (t_{min}) у эмбриона из последнего (предпоследнего) яйца.

изучении насиживания, внутригнездовой температуры в период откладки яиц [183, 111, 22] и анализа развития зародышей [35] позволили сделать вывод, что все исследованные птицы начинают насиживание с первого отложенного яйца. Выделены три типа насиживания [32] (рис. 28).

Первый тип характерен относительно непрерывным пребыванием наседки на гнезде после откладки первого яйца. У некоторых видов (грач, обыкновенная горлица, чайки и др.) самки начинают сидеть на гнезде еще до появления в нем яйца. Время обогрева яиц в суточном цикле у грача в период их откладки постоянно увеличивается от 92 при снесении первого до 98 % при снесении последнего [192], у сизой и обыкновенной чаек от 38 до 89 % [23], у ушастой совы от 76 до 98 % [122].

Второй тип характеризуется периодическими посещениями гнезда самкой или насиживающими партнерами с постепенным увеличением плотности насиживания. В этом типе выделяются два варианта. Крупные птицы, как показано А. А. Добродеевой [71] на утиных, посещают гнездо в течение суток один-два раза; мелкие, по данным А. М. Болотникова и соавторов [23, 32, 33], многократно. Кладка при этом подогревается до уровня, необходимого для развития эмбрионов, изменяется и положение яиц [32]. По мере увеличения количества яиц в гнезде плотность насиживания возрастает у кряквы от 16 до 54 % [71], у большой синицы от 5 до 49 % [151], у рябинника от 3 до 85 % [223], у береговой ласточки от 6 до 86 % [122].

Третий тип насиживания сочетает признаки второго и первого: прерывистое насиживание в начале яйцекладки сменяется относительно непрерывным к ее завершению.

Выделяя типы насиживания, необходимо определять возможные причины их возникновения и биологическое значение этого процесса. В сложной цепи поведенческих реакций насиживание следует рассматривать как проявление заботы о потомстве.

У выводковых и большинства эволюционно молодых птенцовых птиц наблюдается прерывистое насиживание (второй тип), когда большую часть времени в период накопления яиц партнеры проводят вне гнезда, но при посещении его подогревают и переворачивают отложенные ранее яйца, тем самым поддерживают жизнеспособность эмбрионов и предотвращают присыхание бластодермы к подскорлуповым оболочкам. Этот тип насиживания, возможно, был изначальным.

Первый и третий типы насиживания, видимо, возникли под влиянием экологических и этологических факторов. Как одиночно гнездящиеся, так и колониальные виды, приступающие к размножению при относительно низких температурах (клест, ворон, грач, совы, некоторые хищные птицы), насиживают преимущественно по первому типу. Кроме того, на увеличение плотности насиживания оказали влияние взаимоотношения птиц (необходимость охраны места, строительного материала гнезда, яиц от расхищения — [139, 237]), а также их индивидуальные особенности. Доказательством влияния экологических условий на изменение поведения птиц в период откладки яиц служат увеличение плотности насиживания у рябинников Большеземельской тундры в сравнении с рябинниками Камского Предуралья [242]. Погодные условия оказывают неоднозначное действие на плотность насиживания в период яйцекладки. Так, по исследованиям В. С. Шкарина и Л. П. Маркс [224], в дождливую погоду с ветром береговые ласточки в дневное время в поисках корма покидали территорию колонии. Плотность насиживания при этом была довольно низкой и возрастала от 29 в начале яйцекладки до 54 % к ее завершению, в то время как в оптимальных условиях другого года она соответственно увеличивалась от 49 до 93 %. По А. А. Птушенко и Е. С. Иноземцеву [171], плотность насиживания у сороки в Московской области возрастала при пониженных температурах среды. У сизого голубя в феврале плотность насиживания составляла 98—100 %, тогда как в мае только 82—88 % [122].

Как известно, развитие эмбрионов у птиц начинается еще в яйцеводный период. Отложенные яйца под воздействием гипотермии впадают в факультативную диапаузу. Само по себе это явление имеет большое адаптивное значение. Однако длительность диапаузы ограничена для большинства видов меньшим временем, чем длительность яйцекладки. Пребывание яиц вне инкубации превращается в элиминирующий фактор. Он преодолевается всеми без исключения видами птиц поведенческой реакцией — насиживать кладку с первого яйца.

4.2. Биологическое значение насиживания в период откладки яиц

Данный процесс имеет несколько аспектов и может быть оценен в первую очередь с точки зрения сохранения жизнеспособности зародышей. Из практики искусственной инкубации яиц домашних птиц известно, что выживаемость зародышей обратно пропорциональна времени хранения яиц до закладки в инкубатор. Данные об эмбриональной смертности по этой причине [154, 156] следующие, %:

	Продолжительность хранения яиц, сутки					
	5	10	15	20	25	30
Домашняя курица	2,0	6,4	22,0	56,0	96,0	100
Домашняя утка	14,3	20,0	26,5	42,8	94,0	100

По данным В. В. Рольник [176], пребывание яиц гаги вне инкубации превращается в сильный элиминирующий фактор уже через 5 суток. Гибель эмбрионов дроздов, чечевиц, грачей, поганок при семисуточном исключении яиц из инкубации отмечают А. М. Болотников [22], А. М. Болотников и др. [31], береговых ласточек и сизых чаек — Н. А. Литвинов [122].

Таблица 19

Влияние длительности хранения яиц на стадии развития зародышей в первые двое суток инкубации

Номер кладки	Вид	Время хранения яиц, сутки							Различия между крайними вариантами
		0	1	2	3	4	5	6	
1	Полевой воробей	11	10	9	10	10	—	—	2
2	Полевой воробей	13	12	12	12	11	—	—	2
3	Полевой воробей	—	—	9	9	8	8	7	2
4	Рябинник	14	13	11	11	9	—	—	5
5	Серая славка	12	9	12	11	8	—	—	4
6	Серая славка	—	—	14	14	12	13	12	2

Номер кладки	Вид	Время хранения яиц, сутки							Различия между крайними вариантами
		6	7	8	9	10	11	12	
7	Белобровик	10	7—6	7—4	—	—	—	—	6
8	Рябинник	12	10	8	7	9	—	—	5
9	Рябинник	—	—	12	10	8	8	8	4
10	Рябинник	—	—	12	11	6	1—2 погиб	1—2 погиб	10

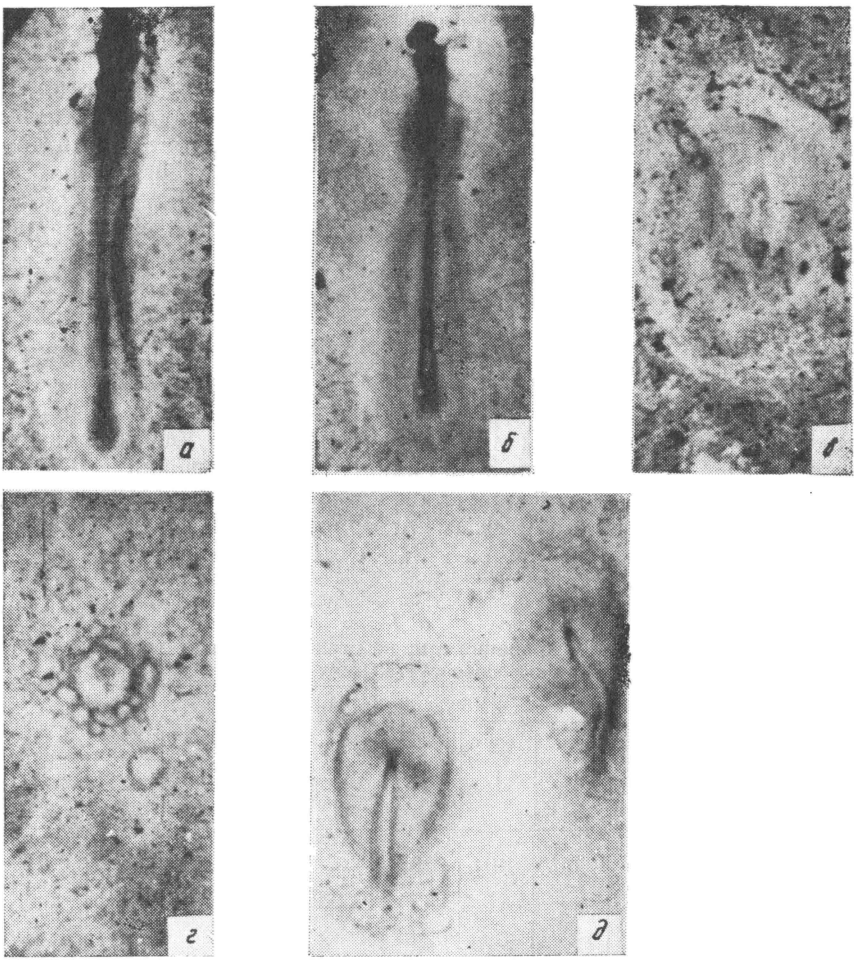


Рис. 29. Влияние продолжительности хранения яиц на развитие зародышей. Двухсуточные зародыши рябинника из яиц восьмидневного (*а*), девятидневного (*б*), десятидневного (*в*), одиннадцатидневного (*г*) хранения. Полиэмбриония у белобровика (*д*) из яиц восьмидневного хранения (пятая стадия развития).

Результаты изучения влияния длительности хранения яиц на выживаемость и темп развития зародышей, проведенного на четырех видах воробьиных (табл. 19) [236], в основном сходны. Зародыши, развивавшиеся в контрольных гнездах без искусственно вызванного торможения развития, опережали на 1—3 стадии зародыши яиц одно-трехсуточного хранения и на 2—5 стадий четырех-шестисуточного хранения. Во всех случаях выявлено замедление развития эмбрионов с увеличением срока хранения яиц вне инкубации. Более значительное торможение

эмбриогенеза обнаружено у зародышей из яиц семи-одиннадцатисуточного хранения. Так, у белобровика зародыши из яиц семисуточного хранения за двое суток инкубации достигли 6—7-й, а при восьмисуточном хранении только 4—7-й стадии. Следовательно, за двое суток инкубации темп их эмбриогенеза в сравнении с нормой был замедлен в 1,6—2 раза. Гибель эмбрионов на 1—2-й стадиях развития выявлена у рябинника при десяти-одиннадцатисуточном хранении яиц (см. табл. 19, кладка 10). Бластодерма в этих случаях, как правило, присыхала к подскорлуповой оболочке, образование зародышевого щитка не происходило, а темное поле бластодермы выглядело ячеистым (рис. 29, *г*). Аналогичная аномалия развития зародышей кур под воздействием длительного хранения яиц является бластодермальным аморфозом [15].

Кроме того, в яйцах пяти-восьмисуточного хранения (кладка *7* — белобровик), яйцах восьми-одиннадцатисуточного хранения (кладки *8*, *10* — рябинник) разновозрастность зародышей была увеличена соответственно до 6 и 10 стадий за счет сильного замедления развития зародышей из яиц более длительного хранения. У белобровика отмечен случай возникновения полимбрионии (см. рис. 29, *д*), В кладках отдельных видов при однопятисуточном хранении яиц разновозрастность зародышей не превышала 2—5 стадий.

Под влиянием торможения развития продолжительностью в 4—5 суток (время, необходимое для откладки всех яиц) у большинства воробьиных происходило удлинение зародышевого звена онтогенеза, а порядок вылупления птенцов был в основном обратным порядку откладки яиц. Например, у рябинника продолжительность эмбрионального развития из яиц, подвергшихся пятисуточному хранению вне инкубации, увеличивалась на 20—26 ч. Снижение выводимости и выживаемости птенцов не отмечено.

Таким образом, у исследованных воробьиных птиц искусственно вызванные торможения развития на стадии конца бластулы — начала гаструлы продолжительностью 3—6 суток удлиняют зародышевое звено онтогенеза, а более продолжительные приводят к элиминации зародышей уже на ранних стадиях.

Основные положения, вытекающие из проанализированных работ и наших экспериментов, можно было бы сформулировать следующим образом: 1) с увеличением длительности хранения инкубационных яиц эмбриональная смертность возрастает; 2) основная гибель эмбрионов происходит в период хранения яиц (до закладки в инкубатор) и в первые дни их инкубации; 3) зародыши из яиц длительного хранения медленнее развиваются и позднее вылупляются, а птенцы обладают меньшей жизнеспособностью; 4) существуют видовые различия в способности зародышей к длительному торможению развития.

Из литературы известно также, что при хранении яиц вне

инкубации происходят изменения как в самом яйце, затрагивающие pH белка, желтка [275, 274], так и в клетках бластодермы [141, 15].

Наблюдения за размножением птиц, проведенные с использованием инструментальных методов, показывают, что в естественных условиях торможения развития никогда не бывают равными времени накопления яиц в гнезде [183, 223, 151, 21]. Так, среднесуточная продолжительность торможения развития для зародыша рябинника из первого яйца составляла 67, третьего — 60, пятого — 25 % от времени, затраченного на накопление яиц в гнезде [242]. В зависимости от экологической обстановки поведение птиц меняется, соответственно изменяется и продолжительность торможения развития.

Приведенные аргументы достаточно убедительно показывают отрицательное влияние длительного хранения на темп развития, выживаемость эмбрионов и птенцов. Элиминирующее влияние хранения яиц (торможения развития) наступает за промежуток времени меньший, чем продолжается откладка яиц у того или иного вида. Если бы птицы начали насиживать после окончания кладки и не проявляли заботы о потомстве периодически подогревая или относительно непрерывно насиживая яица, то значительная часть зародышей элиминировала бы уже в начале онтогенеза.

Таким образом, насиживание с первого отложенного яйца является важной адаптацией, возникшей в процессе естественного отбора и направленной на поддержание жизнеспособности зародышей [34]. Сочетание ускорения обменных процессов в яйце при насиживании наседкой гнезда с толерантностью зародышей к замедлению этого процесса при понижении температуры [264] в отсутствие семейных партнеров (второй и третий типы насиживания) или постоянное замедленное развитие (первый тип) и обеспечивают высокую их выживаемость. Экспериментальные материалы показывают, что именно такое сочетание температур дает возможность птицам сохранить жизнеспособность зародышей в период откладки яиц на более продолжительный срок, чем вне инкубации, вне насиживания.

Способ поддержания жизнеспособности зародышей домашних птиц путем периодических подогревов яиц рекомендуется использовать в практике искусственной инкубации [141, 48, 185]. Все сказанное до некоторой степени позволяет объяснить высокую смертность зародышей при перевозке яиц диких птиц с целью обогащения фауны в экспериментах Г. А. Успенского [208]: рекомендация снижения температуры до 10—12° при перевозке «ненасиженных» яиц была необоснованной.

Как показывают экспериментальные материалы с применением эмбриологического метода, кладку в день ее завершения нельзя считать ненасиженной. Ненасиженным в ней является только одно — последнее яйцо, в других (в зависимости от ран-

га) зародыши продвинуты в развитии на 4—18 стадий. А как известно, с увеличением возраста эмбриона, с усложнением его организации способность к торможению развития (пребыванию в температурных условиях ниже физиологического нуля) сокращается.

4.3. Плотность и длительность насиживания

Во многих публикациях говорится о насиживании без количественной оценки этого процесса. Так, С. В. Винтер [47], Ю. И. Мельников [134] и другие при описании насиживания оценивают его как «регулярное», «слабое», «крепкое» и т. п. Такого рода субъективные оценки не позволяют провести сравнительный анализ характера насиживания для разных видов птиц.

Интерес представляют работы, в которых процесс насиживания оценивается количественно. Так, Д. М. Гаузштейн [54] определил в условиях Молдавии плотность насиживания у обыкновенной горихвостки в дневное время 50—70 %, у обыкновенной овсянки — 85 %. Аналогичный подход встречается у В. Р. Дольника [74], давшего сравнительную характеристику плотности насиживания у дуплогнездников (71 %) и птиц, гнездящихся открыто (76 %). Количественная оценка насиживания в процентах содержится в работах Г. Н. Декерта [254] и Р. Дрента [256, 257]. Плотность насиживания, выраженная в процентах как отношение времени (в часах) пребывания самки (партнеров) на кладке к 24 часам, является вполне приемлемой количественной характеристикой процесса насиживания. Она позволяет объективно проводить сравнение разных этапов насиживания как в одном гнезде, так и в гнездах разных видов птиц. В этом случае отпадает субъективная оценка.

Приводим данные о плотности насиживания у следующей группы видов птиц:

	Плотность насиживания, %	Источник
Обыкновенная овсянка	85,0	Д. М. Гаузштейн [54]
Лесной конек	95,3—99,6	А. М. Болотников и др. [24]
Рябчик	88,0	Ю. А. Вязович, Р. Ю. Тарлецкий [53]
Мухоловка-пеструшка	53,0—93,0	К. Н. Благосклонов [19]
Рябчик	96,0—98,0	В. К. Королев [112]
Лесная завирушка	84,0	»
Садовая славка	96,0	»
Рябчик	94,0	А. М. Болотников [22]
Сорокопут	79,0—83,0	А. Д. Колесников [109]
Деревенская ласточка	90,0—96,0	»
Ушастая сова	96,0—98,0	Н. А. Литвинов, В. Я. Першин [125]
Зарянка	69,0—86,0	Б. А. Казаков, Н. Х. Ломадзе [84]

Перевозчик	87,0—91,0	Н. А. Литвинов, С. С. Калинин [123]
Рябинник	86,5—91,2	В. С. Шкарин [223]
Береговая ласточка	87,5—92,0	Н. А. Литвинов [122]
Камышовый лунь	98,4	»
Сизый голубь	97,2—99,5	Н. А. Литвинов и др. [126]
Сизая чайка	80,0—90,0	Н. А. Литвинов [122]
Кулик-дутыш	85,0	В. Е. Флинт, П. С. Томкович [206]
Горихвостка-лысушка	72,4—90,3	М. Ф. Пантелеев [152]
Большая синица	83,2—95,0	»
Скворец	84,6—96,0	»
Вертишейка	87,6—96,4	»
Большой пестрый дятел	91,9—95,9	»
Пустельга	90,8—95,0	Н. А. Литвинов, В. В. Карабулин [124]
Домашний гусь	97,0	Н. А. Литвинов [122]
Чечевица	83,5—81,6	»

Приведенные данные позволяют сделать некоторые выводы. Во-первых, показатель плотности насиживания у птиц разных таксонов и биологических групп не столь различен и колеблется в большинстве случаев от 85 до 95 %. Во-вторых, плотность насиживания, зафиксированная для одного и того же вида варьирует, например, у обыкновенной горихвостки в Камском Предуралье от 77,0—84,0 до 94,7—98,3. В-третьих, нет оснований для утверждения о более высокой плотности насиживания у закрытогнездящихся птиц в сравнении с открытогнездящимися, как это делает А. Д. Колесников [109].

Плотностью насиживания в период яйцекладки регулируется скорость эмбриогенеза каждого откладываемого яйца. У береговых ласточек при откладывании с суточным интервалом наблюдается нарастание плотности насиживания в период яйцекладки (в среднем по пяти гнездам) для первого яйца 6,3 %, для второго — 16,7, третьего — 40,4, четвертого — 78,2 и для пятого — 86,7 %. В период собственно насиживания отмечаются колебания плотности в пределах от 87,5 до 92,0 %. Вылупление пяти птенцов в каждом гнезде, за немногими исключениями, повторяло порядок откладки яиц и завершалось в пределах 2-х суток (в среднем 1,7 суток). Исходя из материалов М. Ф. Пантелеева [151], у большой синицы при откладывании 11 яиц для первых пяти плотность насиживания составила 6,1—10,4 %, для 6—7-го — 12,5 % и 8—11-го яйца — 29,1—45,8 %. Растянутость сроков вылупления птенцов составила около полутора суток с нарушением порядка откладывания яиц. Наоборот, высокая плотность насиживания (50 % и более), начиная с первого откладываемого яйца, например у сов, является предпосылкой растянутого срока вылупления птенцов в течение времени, почти равного периоду яйцекладки. Таким образом, изменением плотности насиживания регулируется время и степень прогревания яиц в период яйцекладки, что

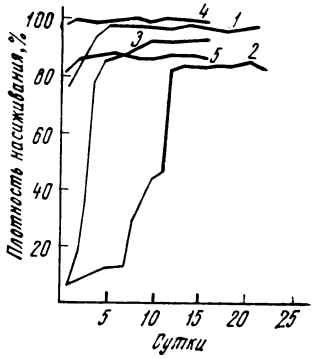


Рис. 30. Динамика плотности насиживания в течение всего периода инкубации.

1 — ушастая сова, *2* — большая синица, *3* — береговая ласточка, *4* — сизый голубь (зимой), *5* — весной. *Тонкие линии* — плотность в период яйцекладки, *толстые* — в период насиживания.

оказывает исключительно большое влияние на разновременность вылупления птенцов.

Биологическое значение плотности насиживания в регуляции темпов вылупления птенцов показано на рис. 30. Анализ свидетельствует о наличии групп птиц с низкой плотностью насиживания в начале яйцекладки и ее возрастанием к завершению (большая синица, береговая ласточка) и птиц с высокой плотностью насиживания, осуществляемого с откладывания первого яйца (ушастая сова). Плотность насиживания меняется в зависимости от экологической ситуации. Например, у сизого голубя в феврале она достигала 98—100, а в мае — 84—88 %. Последнее свидетельствует о том, что насиживание не является узко генетически запрограммированным свойством, а регулируется поведением птицы в зависимости от температуры окружающей среды. И, наконец, наблюдается обратная зависимость между плотностью насиживания в период яйцекладки и продолжительностью вылупления птенцов: при низкой плотности насиживания — дружное вылупление (у большой синицы 11 птенцов за 1,5 суток), при высокой — растянутое (у совы 6 птенцов за 5 суток).

Следует остановиться на определении длительности насиживания. М. М. Найс [278] определяет этот параметр как время от момента откладывания последнего яйца до вылупления последнего птенца. А. Н. Промптов [167] считает продолжительность насиживания равной периоду развития зародыша в яйце. Несколько иная точка зрения на это у Л. О. Белопольского [14]. Под продолжительностью периода насиживания автор предлагает считать длительность естественной инкубации от начала насиживания яиц до вылупления птенцов, но не разъясняет, какой момент следует принимать за начало насиживания: откладку первого яйца или завершение всей кладки.

Приведенные выше определения продолжительности насиживания нельзя считать приемлемыми. В них не учитывается то важное обстоятельство, что с откладыванием первого яйца начинается процесс инкубации и, следовательно, эмбриональное развитие. Продолжительность насиживания, установленная на примере гнездовой жизни камышницы, рассматривается как время между откладкой первого яйца и вылуплением птенца

Таблица 20

Продолжительность насиживания и инкубации в гнездах береговых ласточек (в знаменателе — длительность, сутки)

№ гнезда	Дата откладки яиц по порядку					Дата вылупления птенцов и продолжительность инкубации, сутки					Длительность насиживания, сутки	
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	общая	собственно насиживание
1	31,05	1,06	2,06	3,06	—	15,06/15	15,06/14	15,06/14	—	—	16	12
2	31,05	1,06	2,06	3,06	4,06	17,06/17	—	18,06/16	18,06/15	—	17	13
3	2,06	3,06	4,06	5,06	—	18,06/15	18,06/14	19,06/13	—	—	18	13
4	29,05	30,05	31,05	1,06	2,06	16,06/18	15,06/17	16,06/16	16,06/15	16,06/14	18	14
5	31,05	1,06	2,06	3,06	4,06	16,06/16	16,06/15	—	17,06/15	—	16	12
6	29,05	30,05	31,05	1,06	2,06	—	—	14,06/14	14,06/13	15,06/12	17	11
7	25,07	26,07	27,07	28,07	—	12,08/17	12,08/16	12,08/15	13,08/15	—	18	14
8	25,07	26,07	27,07	28,07	29,07	—	12,08/15	12,08/14	13,08/14	13,08/13	18	13
9	28,07	29,07	30,07	1.08	—	13,08/15	13,08/14	14,08/14	14,08/13	—	16	12
10	27,07	28,07	29,07	—	—	13,08/16	13,08/15	13,08/14	—	—	16	14
Средняя продолжительность инкубации						16,1	15,0	14,4	14,1	13,0	17,0	12,8

из последнего яйца кладки [246]. Это определение следует признать наиболее удачным. Но в насиживании целесообразно выделить три периода: яйцекладку, собственно насиживание (от откладки последнего яйца до начала вылупления первого птенца) и период вылупления птенцов [32].

В то же время только период собственно насиживания является более стабильным по продолжительности, а поэтому по-

казатели данного периода могут быть использованы для сравнительного анализа насиживания. Что касается насиживания в период яйцекладки и вылупления птенцов, а также длительности инкубации, то эти параметры подвержены наибольшим колебаниям. Рассмотрим в этой связи конкретные примеры. Общая длительность насиживания береговой ласточки (табл. 20), определяемая с момента откладки первого яйца и до вылупления последнего птенца, в среднем ($n=10$) составила 17,0 суток. Отклонения выражаются в минимуме, равном 16 суткам, и в максимуме, равном 18 суткам. При этом какой-либо связи между продолжительностью общего насиживания и размерами кладки не обнаружено. Так, в гнезде № 4 с кладкой из пяти яиц и ее полной реализацией (пять птенцов) насиживание продолжалось 18 суток, при такой же кладке, но с вылупившимися тремя птенцами (гнездо № 3) оно заняло тот же срок. В гнезде № 9 четыре яйца насиживались 16 суток до завершения вылупления четырех птенцов. Собственно насиживание яиц продолжается 12,0 суток, и этот параметр в основном зависит не от величины кладки, а от поведения наседки и степени развития ее наседного пятна. Продолжительность насиживания и инкубации зависит и от других факторов, а именно, от плотности насиживания, внутригнездовой температуры и температуры внешней среды. Из приведенных данных также следует, что эмбрионам свойственна гетерохронность развития: продолжительность развития зародышей из последних яиц на 2—3 суток меньше, чем из первых. Во-первых, гетерохронность развития уменьшает растянутость периода вылупления птенцов. Они вылупляются в течение одних или двух суток, в среднем за 1,7 суток (см. табл. 20). Во-вторых, она обусловливает фенотипическую разнокачественность особей выводка и, следовательно, популяции.

Насиживание у сизой чайки в период яйцекладки проходит с плотностью около 45—50 % и в период собственно насиживания достигает 80—90 % [23]. Количественные характеристики процессов насиживания и инкубации свидетельствуют о том, что насиживание отличается большей продолжительностью по сравнению со временем инкубации отдельных яиц:

	1977 г.	1978 г.
Общая продолжительность насиживания, сутки	28,5	27,9
Период насиживания:		
яйцекладка	3,2	3,5
собственно насиживание	23,3	22,5
вылупление	2,0	1,9
Инкубация яиц по порядку откладывания:		
1	26,4	25,3
2	24,9	24,3
3	24,1	23,2

Длительность процессов может варьироваться в зависимости от особенностей сезонов размножения.

Так, сезон 1978 г. характеризовался сокращением сроков насиживания и инкубации, но более удлиненным периодом яйцекладки, по-видимому, из-за холодной и дождливой погоды, совпавшей с периодом размножения птиц. Повышение плотности собственно насиживания ускорило эмбриогенез, особенно в третьих, последних яйцах кладки. Следует также отметить некоторые интересные факты по насиживанию и инкубации отдельных кладок. Так, в 1977 г. в одном из гнезд откладка яиц началась в нормальные сроки сезона, но аритмично, с интервалом в 2—4 суток. Весь период насиживания продолжался в течение 33 суток, а инкубация первого яйца — 29, второго и третьего — по 26 суток. В то же время в другом гнезде (сезон 1978 г.) насиживание длилось в течение 23 суток, во втором 20 и в третьем 19 суток. По-видимому, резко выраженная флуктуация длительности насиживания и инкубации в разных гнездах у чайковых — явление распространенное. Оно отмечено и у речной чайки для Чехословакии [268]. Различная длительность инкубации и, следовательно, эмбрионального развития является следствием различной плотности насиживания, от которой, в свою очередь, зависит темп развития зародышей.

В заключение отметим, что при анализе конкретных примеров длительности насиживания четко прослеживается несколько биологических особенностей. Это, во-первых, широкая норма реакции, проявляющаяся в разнице продолжительности как насиживания, так и инкубации. Во-вторых, невысокая плотность насиживая в период яйцекладки, особенно для первых 2—3 яиц (пример с береговой ласточкой), обеспечивает более дружное вылупление птенцов, что уменьшает их элиминацию в начальном периоде постнатальной жизни.

ГЛАВА 5

ФАКТОРЫ ИНКУБАЦИИ

5.1. Температура

Первые работы, посвященные определению температуры насиживания у диких и домашних птиц, относятся к началу двадцатого столетия. В одной из них [251] был, вероятно, впервые отмечен вертикальный перепад температуры в гнезде. О перепаде температуры по горизонтали сообщает В. В. Фердинандов [202]. По его данным, температура центра гнезда курицы отличается от периферийной на 8,3°. В другой работе [204] автор подметил колебания температуры в гнезде при изменении контакта тела наседки с кладкой.

Начиная с первой половины двадцатого века был выполнен ряд работ по изучению температуры насиживания и температуры тела у некоторых видов диких птиц. Одно из первых обстоятельных исследований было проведено у американского крапивника *Troglodites aedon* [266]. На верхней поверхности яиц в кладке была установлена температура 41,1 °С, а на нижней — 31,4—34,4 °С.

С целью анализа насиживания у домашних и диких птиц приводим параметры температур для следующих видов птиц:

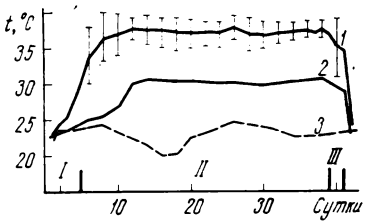
	Температура насиживания, °С	Источник
Нанду	38,5	В. В. Рольник [175]
Домашний гусь	33,3—36,7	В. В. Фердинандов [204]
Большая голубая цапля	31,8—35,6	Р. Хиггинс [263]
Американский лебедь	30,6—32,0	»
Канадская казарка	31,7—36,1	»
Кряква	38,9—40,2	»
Чирок-свистунок	38,0—39,0	А. М. Болотников [22]
Красноголовая чернеть	38,0—39,0	»
Североамериканский болотный лунь	28,3—35,4	Р. Хиггинс [263]
Камышовый лунь	37,3—38,0	Н. А. Литвинов, С. С. Калинин [123]
Пустельга	37,5—38,3	Н. А. Литвинов, В. В. Карабулин [124]
Рябчик	34,7—38,4	В. К. Королев [112]

Белая куропатка	30,4—35,4	О. И. Семенов-Тян-Шанский [184]
Фазан	32,8—38,2	Р. А. Хиггинс [263]
Курица	31,2—39,5	Н. П. Третьяков [199]
Виргинский пастушок . . .	32,7—33,4	Р. А. Хиггинс [263]
Большой кроншнеп	38,4	Н. А. Литвинов [123]
Большой веретенник . . .	26,4—41,0	»
Чибис	38,6—38,7	»
Серебристая чайка	25,7—29,8	Ю. А. Самородов [181]
Озерная чайка	25,4—28,2	»
Сизая чайка	40,0	С. С. Калинин [89]
Речная крачка	41,0	»
Сизый голубь	31,4—37,6	В. К. Королев [112]
Большой пестрый дятел . .	38,0—38,4	М. Ф. Пантелеев [152]
Вертишейка	37,0—39,2	»
Рогатый жаворонок	28,2—32,2	Р. Л. Потапов [168]
Береговая ласточка	39,4—36,2	В. К. Королев [112]
Деревенская ласточка . . .	30,0—32,2	Т. П. Шеверева, Е. Т. Бровкина [220]
Белая трясогузка	24,0—39,0	В. С. Балахонов [7]
Лесная завирушка	36,5	А. М. Болотников [22]
Горихвостка-чернушка . . .	24,3—33,8	Р. Л. Потапов [168]
Горихвостка-лысушка . . .	40,0	А. М. Болотников [22]
Певчий дрозд	38,5	»
Рябинник	40,0	»
Странствующий дрозд . . .	21,1—41,3	Р. А. Хиггинс [263]
Садовая камышовка	34,4	А. М. Болотников [22]
Пеночка-весничка	21,8—24,1	И. А. Шилов [221]
Славка-черноголовка . . .	30,0—34,4	»
Садовая славка	26,1—29,8	»
Мухоловка-пеструшка . . .	30,8—36,0	»
Большая синица	36,6—38,0	М. Ф. Пантелеев [152]
Усатая синица	25,0—42,2	Ю. Я. Кожевникова [108]
Зяблик	22,8—29,2	И. А. Шилов [221]
Коноплянка	32,4—36,9	»
Домовый воробей	34,0—34,4	Р. А. Хиггинс [263]
Скворец	37,2—39,1	М. Ф. Пантелеев [152]
Грач	37,5	В. К. Королев [112]
Сойка	35,4	А. М. Болотников [22]

Обращает на себя внимание различный уровень температуры насиживания как у разных видов птиц, так и у одного и того же вида. Например, в исследовании Ю. А. Самородова [181] для серебристой чайки приведена температура насиживания 25,7—29,8 °С, озерной — +25,4 — 28,2 °С. Едва ли можно поверить в возможность нормального эмбрионального развития у птиц при условии такой «рептильной» температуры. Данные о резко различных температурных границах насиживания, установленных авторами, являются результатом разных и несогласованных методов их регистрации и, следовательно, они не всегда отражают истинную картину температурного режима естественной инкубации. В нашем эксперименте с инкубацией куриных яиц, как модельного объекта, было испытано действие температуры 34,0 °С в опытной группе и 37,6 °С в контрольной. Опытная группа 65 яиц имела 100 %-ную гибель эмбрионов.

Рис. 31. Динамика температуры инкубации в гнезде нанду за весь период насиживания.

1—3 — температура: *1* — ЗК, *2* — дна лотка, *3* — окружающего воздуха. *I* — яйцекладка, *II* — собственно насиживание, *III* — вылупление.



Элиминация их в массовом количестве пришлась на 4—9 сутки инкубации. Лишь один эмбрион жил 11 суток. В подавляющем числе гибель эмбрионов совпала с первым критическим периодом, приходящимся на 4—5 сутки инкубации [147]. У многих зародышей была поражена внешняя кровеносная система. Контрольная группа яиц, инкубация которых проходила при 37,6 °С, дала 75 %-ную выводимость птенцов. Эксперимент с инкубацией яиц кур при температуре 34,0 °С позволяет усомниться в правомерности данных о температуре инкубации значительного числа видов птиц, приведенных выше.

Рассмотрим температуру естественной инкубации у птиц, принадлежащих к различным таксонам и биологическим группам.

Нанду. О температуре насиживания у нанду есть сведения у Ф. М. Страутмана [193], В. В. Рольник [176, 177], В. Д. Треуса [200]. Мы посчитали необходимым возвратиться к исследованию гнездовой биологии нанду, используя для этой цели более совершенную методику — непрерывную регистрацию температуры инкубации, связь этого параметра с плотностью насиживания, перемещениями и поворотами яиц в кладке. Изучение температуры инкубации у данного вида производилось в условиях зоопарка Аскания-Нова в июне 1977 г. Гнездо у нанду представляет выбитую самцом ямку глубиной 30—35 см, заполненную сеном и перьями. Диаметр лотка 80—90 см, толщина стенок гнезда 10—18 см, глубина лотка 8—15 см. Насиживание исследовали в трех гнездах. В связи со сходством

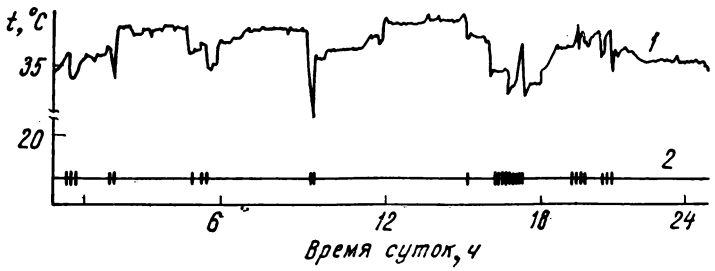


Рис. 32. Температура в гнезде нанду на 12-е сутки периода собственно насиживания.

1 — температура ЗК, *2* — актограмма.

Таблица 21

Режим насиживания в гнезде пустельги

Период	Сутки инкубации	Температура зоны контакта, °С			Температура дна лотка, °С			Плотность насиживания, %
		$\bar{x}$	lim	C, %	$\bar{x}$	lim	C, %	
Яйцекладка	1	21,2	12,9—40,2	42,3	20,4	13,0—34,8	32,4	20,8
	2	29,8	13,6—42,4	38,1	26,9	13,4—38,6	34,1	54,2
	3	31,2	14,0—42,0	35,3	26,4	14,1—37,8	30,1	62,5
	4	31,7	12,6—41,7	36,4	28,5	13,0—36,2	27,7	66,7
	5	36,7	14,4—41,9	16,8	31,4	14,4—34,7	15,2	72,9
Собственно насиживание	6	37,1	25,6—41,5	10,9	31,6	27,0—35,0	6,7	74,6
	8	37,9	26,2—41,7	10,1	33,7	28,4—37,1	5,9	79,0
	10	38,4	35,6—41,2	3,3	33,7	31,0—36,1	4,5	85,4
	12	38,5	34,0—40,5	3,4	33,7	31,7—35,7	2,9	91,5
	14	39,2	36,8—41,5	3,1	35,1	32,9—37,7	4,3	92,3
	16	39,3	36,5—41,7	3,4	35,1	33,7—37,2	2,5	94,8
	18	39,4	37,4—41,0	2,8	34,5	33,9—35,3	1,6	96,5
	20	39,6	36,9—41,5	3,2	34,8	34,0—36,0	1,9	96,7
	22	39,2	37,4—40,5	2,1	35,1	34,0—35,9	1,3	85,6
	24	39,1	36,3—41,6	3,3	35,0	33,5—35,9	1,9	90,6
	26	38,6	36,5—40,5	2,4	34,1	32,3—35,1	2,0	83,5

полученных данных, их анализ дан только по одному гнезду.

Для стимуляции инстинкта насиживания у самца нанду в гнездо были подложены два деревянных подклада, которые «насиживались» до появления яиц. Через двое суток началась яйцекладка, в которой участвовали три самки. В первый день в гнездо было отложено два яйца, во второй — три, на третий и четвертый по два и в пятый — одно яйцо. В период яйцекладки температура колебалась в пределах 17,0—38,6 °С при 3—7 поворотах яиц в сутки. Таким образом, период яйцекладки — типичная иллюстрация прерывистой инкубации, а следовательно, и эмбриогенеза.

Собственно насиживание длилось в течение 34 суток. Температура обеих зон гнезда в это время повысилась и приобрела стабильный характер (рис. 31). Среднесуточная температура зоны контакта (ЗК) поднялась до 37,0 °С с колебанием от 35 до 40 °С. Отмечено три понижения температуры: в начале периода, в середине и на завершающем этапе. Связь температуры ЗК при плотном насиживании с температурой окружающего воздуха практически не прослеживается ($r=+0{,}11$). Отмечена высокая зависимость температуры дна лотка от температуры зоны контакта ($r=+0{,}89$). Для раскрытия динамичности температуры приведем ее абсолютное значение за 12 суток собственно насиживания (рис. 32). Вместе с тем степень обогрева кладки птицей в течение суток непостоянна.

Имеет место колебание температуры ЗК, вызванное постоянной двигательной активностью самца. Перепад температур по горизонтали составляет при этом 7,7 °С, а вертикальный термоградиент 0,9 град/см.

Птенцы у нанду вылуплялись за 29—32 ч при средних температурах ЗК 35,4 °С. За это время самец четыре раза покидал гнездо на 15—30 мин. Зарегистрировано 30 передвижений яиц в гнезде, преимущественно в ночное время (с 1 до 4 ч 30 мин) и в утренние часы (6—9 ч).

Пустельга. Сведения по температуре инкубации яиц пустельги были получены по трем гнездам. Так как данные существенно не отличались друг от друга, анализ дан по одному из них (табл. 21).

В период яйцекладки температура обеих зон не оставалась постоянной. Самка, отложив первое яйцо, в эти сутки гнездо не посещала. Плотность насиживания составила 20,8 %. За вторые сутки гнездо посещалось самкой дважды. И во вторую половину дня было отложено второе яйцо. Плотность насиживания поднялась до 54,2 %. В день снесения третьего яйца птица находилась в гнезде большую часть суток и ночевала в нем. Плотность насиживания составила 62,5 %. В эти же сутки самец впервые кратковременно сменил самку на гнезде. С накоплением яиц поднималась температура обеих зон.

Собственно насиживание характеризовалось относительным постоянством температуры в гнезде (рис. 33): за 21 сутки ее среднесуточные колебания в ЗК составили 2,5 °С, дна лотка (ДЛ) 3,5 °С. Коэффициент вариации температуры в период яйцекладки составил в среднем 33,8 % в зоне контакта и 27,9 — в нижней зоне гнезда. В течение периода собственно насиживания он значительно уменьшился. В гнезде пустельги также следует отметить наличие перепада температуры между ЗК и ДЛ (3,2° при откладывании яиц и 4,6° после завершения кладки).

В период вылупления наблюдается снижение плотности насиживания: на 28 сутки при вылуплении первого птенца она составляла 80,1 % и уменьшилась к моменту вылупления последнего пятого птенца (31-е сутки) до 76,5 %. Снизилась также температура ЗК с 38,0 до 36,2 °С и соответственно ДЛ с 33,7 до 32,8 °С.

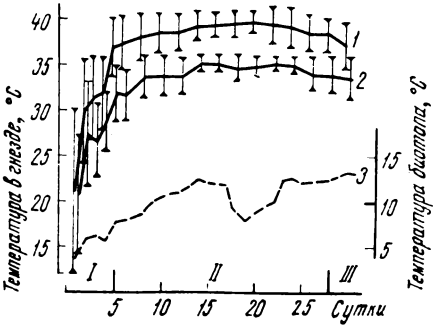


Рис. 33. Динамика температуры инкубации за весь период насиживания в гнезде пустельги.

1—3 — температура: *1* — ЗК, *2* — дна лотка, *2* — окружающего воздуха. *I* — яйцекладка, *II* — собственно насиживание, *III* — вылупление.

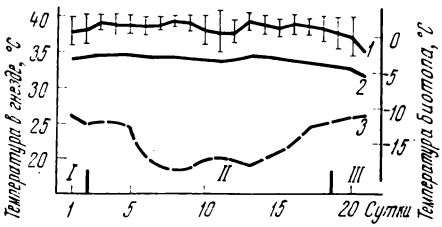


Рис. 34. Температура в гнезде сизого голубя за весь период насиживания (февраль).

Условные обозначения те же, что на рис. 33.

Сизый голубь. Изучение температуры насиживания сизого голубя производилось в различное время года в шести гнездах на чердаке четырехэтажного дома. Температура инкубации в период яйцекладки существенно отличалась в «зимних» гнездах от таковой в «весенних». В феврале при откладывании первого яйца при внешних температурах — 10—16 °С температура ЗК составила 37,8 °С, при откладывании второго 38,2 °С (рис. 34). Самка начала прогревать гнездо за 1,5 ч до яйцекладки, постоянно находясь в нем (плотность насиживания 98,9 %). В мае при температуре на чердаке 13—18 °С плотность насиживания составила 82,1 % в первые сутки и 85,8 % во вторые. Температура ЗК составила соответственно 30,5 и 34,0 °С. Самки, как и зимой, перед яйцекладкой посещали гнездо, но время пребывания в нем сократилось до 30 мин. Таким образом, поведение насиживающих птиц в период зимней яйцекладки несколько отличается от поведения при весеннем размножении.

При собственно насиживании температура в гнездах зимнего периода также отличается от весеннего. Максимальная температура гнезда зарегистрирована 41,4 °С, минимальная — 35,0 °С. Температура в «зимних» гнездах в течение суток выше, чем в гнездах, испытывающих влияние положительной температуры.

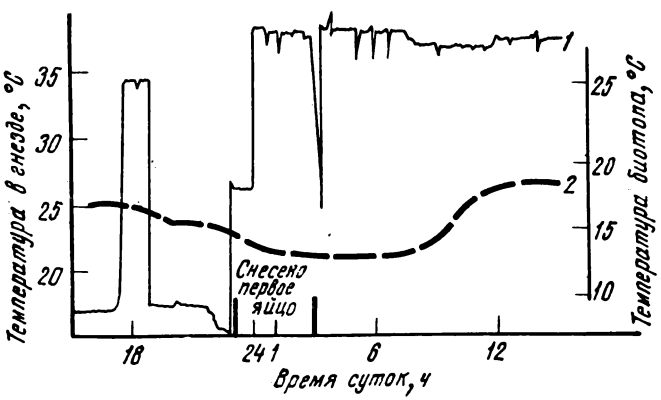


Рис. 35. Динамика температуры в гнезде ушастой совы в первые сутки яйцекладки.

1, 2 — температура: *1* — ЗК, *2* — окружающего воздуха.

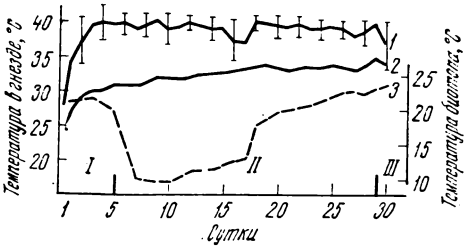


Рис. 36. Динамика температуры за весь период насиживания в гнезде ушастой совы.

1—3 — температура: *1* — ЗК, *2* — дна лотка, *3* — окружающего воздуха. *I* — яйцекладка, *II* — собственно насиживание, *III* — вылупление.

Период вылупления птенцов независимо от времени года характеризуется пониженной по сравнению с собственно насиживанием температурой зон гнезда. Причиной тому служит повышенная двигательная активность на гнезде насиживающих птиц.

Ушастая сова. Кроме одного сообщения [125], сведения о температуре естественной инкубации у ушастой совы не встречаются. В плане изучаемого вопроса совы представляют особый интерес. Для них характерен ночной активный ритм жизни, совпадающий с действием пониженных, внешних по отношению к гнезду, температур. Под наблюдением было 14 кладок, из них 12 размещались в сорочьих и два — в вороньих гнездовых постройках. Температура фиксировалась в шести гнездах. В одном из них кладка состояла из шести яиц. Откладка яиц проходила ритмично в ночное время с 23 до 4 ч. Датчики температуры были установлены до появления первого яйца. В 17 ч самка села в гнездо. В 17 ч 20 мин температура ЗК с 17 °С поднялась до 34,4 °С (рис. 35) и удерживалась до 19 ч. Затем птица слетела с гнезда, что привело к падению температуры до 15 °. Новое посещение гнезда характеризовалось подъемом температуры до 37,8—38,4 °С при кратковременном максимуме 39,4 °С. В дальнейшем по мере формирования кладки температура оставалась стабильной (37—38 °С) вплоть до вылупления птенцов.

Плотность насиживания в первые сутки яйцекладки составила 77,0 %, в последующие — 95,8 %, что мало отличалось от периода собственно насиживания. После завершения кладок во всех изученных гнездах температура ЗК удерживалась в пределах 38,6—41,0 °С, понижаясь во время кратковременных отлучек (8—10 мин) до 25—28 °С (рис. 36). Характерно, что

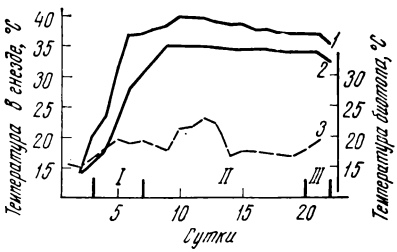


Рис. 37. Динамика температуры инкубации за весь период насиживания в гнезде береговой ласточки.

Условные обозначения те же, что на рис. 36.

максимальные показатели были зарегистрированы при резком снижении внешней температуры (—3; +3°). На дне лотка температура колебалась в пределах 30,0—32,0°. Как правило, ночью обогрев кладок был более интенсивным, чем днем. Структура гнезд существенного влияния на параметры насиживания не оказывает.

Вылупление птенцов ушастой совы всегда начинается с наклева на первом отложенном яйце в дневное время. Этот период насиживания характеризуется значительным снижением и колебанием температуры в результате уменьшения плотности насиживания до 68,8 %.

Можно отметить общие черты вылупления птенцов совы с вылуплением птенцов птиц дневной активности: этот процесс протекает не только при значительных колебаниях температуры, но и при интенсивном тактильном воздействии. В совокупности эти факторы, по-видимому, оказывают стимулирующее влияние на процесс вылупления. Большая растянутость вылупления в одном гнезде с повторением порядка откладывания яиц обусловлена высокой плотностью насиживания в период яйцекладки и отсутствием синхронизации вылупления, которую в процессе эволюции приобрели лишь выводковые птицы.

В целом же температурный режим насиживания у рассматриваемого вида можно охарактеризовать следующим образом.

1. В гнездах у совы по сравнению с гнездами птиц дневной активности проявляются меньшая стабильность и более высокий уровень температуры ночью, чем днем.

2. У ушастой совы температура инкубации характеризуется значительно меньшей вариабельностью по сравнению с видами дневных птиц, что обусловлено меньшим числом отлучек с гнезда как в период яйцекладки, так и собственно насиживания.

У береговой ласточки температура насиживания исследовалась А. Г. Банниковым [8], Т. П. Шеваревой и Е. Т. Бровкиной [220]. Они отметили связь суточных колебаний температуры с характером расположения гнезд. Однако в указанных работах многие аспекты температурного режима гнезд не были раскрыты. К ним следует отнести изменения температуры в период яйцекладки и связь ее с плотностью насиживания. Температура инкубации береговой ласточки регистрировалась в пяти контролируемых гнездах. В связи с отсутствием принципиальных различий приводятся данные по одному типичному гнезду (рис. 37).

Яйцекладка проходила ритмично в течение пяти суток. В день, предшествующий началу кладки, птицы посетили гнездо 25 раз, активно достраивая его. Ночь самка провела в гнездовой камере и утром отложила первое яйцо. При этом темпе-

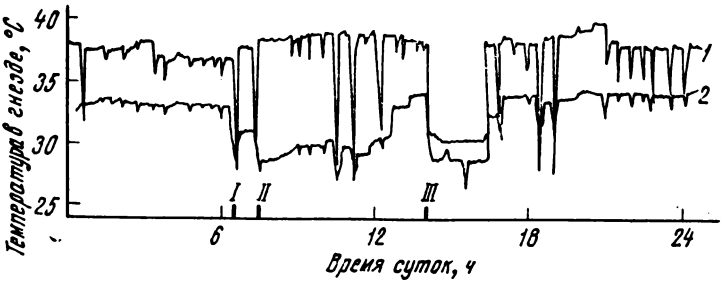


Рис. 38. Температура в гнезде береговой ласточки в течение первых суток периода вылупления птенцов.

1, 2 — температура: *1* — ЗК, *2* — дна лотка. *I — III* — время вылупления первых трех птенцов.

ратура в зоне контакта колебалась от 34,6 до 39,0 °С. На пятый, последний день яйцекладки, температура ЗК и ДЛ составила соответственно 36,5 и 32,6 °С. Такое нарастание следует объяснить постоянно увеличивающейся плотностью насиживания от 6,3 % в первый день яйцекладки до 16,7 — во второй, 40,4 — в третий, 78,2 — в четвертый и 86,7 % — в пятый.

Температура в период собственно насиживания характеризовалась большей стабильностью и значительно более высоким уровнем по сравнению с периодом яйцекладки: в ЗК она составляла 32,0—39,5 °С. Соответственно повышалась и температура ДЛ, средний уровень которой достиг 34,6 °С. Таким образом, перепад температур в средних значениях составил 3,7 °, при температуре в зоне контакта за все сутки собственно насиживания равной 38,3 °С. Термоградиент был равен 3,1 град/см.

Во вторую половину насиживания отмечалось некоторое понижение температуры в среднем до 37,6—38,6 °С. За весь период собственно насиживания корреляцию между температурными условиями внешнего воздуха и дном лотка можно оценить как очень слабую ($r=+0,12$). Но температура в гнезде испытывала постоянные колебания. Дневная температура инкубации (9—18 ч) характеризовалась более высоким уровнем (40,0—41,9 °С), чем ночная, и наличием кратковременных сильных понижений до 29,8—32,7 °С. Температура ДЛ в целом повторяла таковую ЗК. Корреляция между этими величинами в течение, например, четвертых суток периода собственно насиживания значительна ($r=+0,82$).

В период вылупления птенцов при сохранении общей тенденции (более сильное колебание повышенной дневной температуры) количество колебаний температуры возросло до 38 (рис. 39) в сравнении с 25 колебаниями в период собственно насиживания (четвертые сутки). В это время отмечается умеренная зависимость между температурами ЗК и ДЛ ($r=$

$=+0,46$). Существенным образом температура в зоне контакта в гнезде снизилась только после вылупления последних птенцов до 34,5—35,0 °С.

Мы преднамеренно привели подробное описание температуры инкубации у пяти очень разных видов птиц. Цель — показать на конкретных примерах динамичность ее изменений во все периоды насиживания — от яйцекладки до вылупления птенцов. Общие же выводы можно сформулировать следующим образом.

1. Естественная инкубация яиц у всех без исключения птиц начинается с откладыванием первого яйца и протекает при нестабильной температуре. В большинстве случаев ее уровень в зоне контакта составляет 37,0—38,0 °С при колебаниях в диапазоне от 30,0 до 42,0 °С. Колебания температуры обусловлены слетами птицы с гнезда, возникают они и при переворачивании и ориентировании яиц.

2. Существенные различия в динамике температуры отмечаются в период яйцекладки у птиц с прерывистой и непрерывной инкубацией. У первых, при низкой плотности насиживания, яйца подвергаются кратковременному воздействию высоких температур, сменяющихся охлаждениями, нередко ниже физиологического нуля. У вторых, с плотностью насиживания 50 % и более, яйца находятся под постоянным воздействием постепенно повышающихся температур.

3. Температура периода собственно насиживания не имеет принципиальных отличий у различных видов птиц.

4. В суточном ритме у птиц дневной активности температура зоны контакта имеет в дневное время наивысший уровень и наибольший размах колебаний. В ночное время она ниже и более стабильна. У ночных птиц (ушастая сова) показатели температуры имеют обратное значение.

5. Зависимость температуры ЗК гнезда от температуры внешнего воздуха в период яйцекладки значительная и положительная, а в период собственно насиживания яиц или слабая положительная, или отрицательная ($r=$ от $+0,25$ до $-0,47$).

6. Инкубация яиц в течение всего периода насиживания у разных видов птиц носит волнообразный характер, обусловленный чередованием обычно трех-четырех повышений и понижений температуры.

7. Насиживание в период вылупления птенцов характеризуется снижением температуры на 2—3°, бо́льшим ее колебанием и усилением тактильного фактора. Все это, по-видимому, стимулирует процесс асинхронного вылупления птенцов.

Действие температурного фактора в определенных пределах, как известно, необходимое условие эмбрионального развития птиц. Для птиц-дуплогнездников, согласно исследова-

ниям Л. П. Познанина [162], оптимальные пределы температурного воздействия на эмбриогенез определены в 36,0—38,5 °С. По Ю. Н. Каменскому и А. М. Болотникову [95], успешная инкубация яиц 77 кладок 16-ти видов воробьиных, куриных и ржанкообразных птиц, проведенная при температуре 37,3—38,0 °С и 10—12-ти ежесуточных охлаждениях до 30,0 °С на поверхности яиц, дала 86,0 % выводимости птенцов. Результаты исследований температуры инкубации яиц у птиц, относящихся к различным таксонам и биологическим группам, указывают, что естественная инкубация с успехом осуществлялась в границах 37,0—38,0 °С при колебаниях от 30,0 до 42,0 °С.

Наиболее общей закономерностью температурного режима естественной инкубации является его нестабильность. Колебания температуры, под воздействием которых протекает эмбриогенез птиц, наблюдались многими исследователями, изучавшими в этом плане процесс насиживания и инкубации. Продолжительное воздействие колеблющихся температур на всем протяжении инкубации яиц не может не играть существенной роли в онтогенезе птиц. Мы согласны с утверждением И. А. Шилова [221], рассматривающего колебания температуры в гнезде как необходимое условие эмбриогенеза. В многочисленных исследованиях, проведенных по инкубации яиц сельскохозяйственных птиц, было убедительно показано формирование комплекса морфофизиологических изменений у эмбриона, возникающих под воздействием переменных температур, и в особенности охлаждений, повышающих резистентность, выражающуюся в конечном счете в повышении выводимости птенцов [154, 21, 37]. Были вскрыты конкретные морфофизиологические изменения, возникающие под воздействием температурных колебаний в раннем онтогенезе. Так, Т. А. Крутова [113] в тканях эмбрионов, подвергавшихся периодическим охлаждениям, установила усиление митотической активности клеток. Ф. Н. Кучерова [115] выявила более энергичный переход воды, минеральных веществ из белка в желток в яйцах домашних птиц, вызванный инкубацией их в условиях переменной температуры. Неглубокое охлаждение инкубируемых яиц обусловливает снижение элиминации эмбрионов и повышает термостабильность птенцов [21].

Таким образом, можно с полным основанием утверждать, что колебание температуры инкубации, а не ее стабильность оказывает значительное влияние на формирование фенотипических признаков и свойств в онтогенезе птиц, повышая и расширяя их адаптивные возможности. В этом плане влияние температуры инкубации на онтогенез диких птиц, по-видимому, еще не нашло в исследованиях должного отражения. Дальнейшая работа может расширить представление об организме в эколого-морфологическом аспекте [165, 166].

5.2. Ориентация яиц

До последнего времени лишь изредка встречались сообщения о том, как расположены яйца в кладке по отношению друг к другу. Так, М. А. Мензбир [135] сообщает о расположении яиц острыми концами вместе в кладках только одной группы птиц — куликов. Из материалов ранних работ следует отметить интересное наблюдение А. В. Михеева [139]. Автор не только подметил расположение яиц в гнездах белой куропатки тупыми концами вверх, но и дал объяснение биологического значения факта: по его мнению, при таком расположении яйца лучше прогреваются.

Исследования кладок птиц разных таксонов позволили установить, что яйца ориентированы в гнездах чаще экваториально или острым концом к центру лотка. Об этом говорят данные, приведенные ниже:

	Колич. яиц под наблюдением	В % к общему числу яиц в кладках	Источник
Утки (серая, кряква и др.)	220	78,6	А. М. Болотников [22]
Кряква	704	90,0	А. А. Добродеева [71]
Серая утка	604	92,0	»
Широконоска	200	95,0	»
Чирок-трескунок	560	91,0	»
Красноголовый нырок	971	93,0	»
Хохлатая чернеть	671	94,0	»
Рябчик	—	84,2	В. К. Королев [112]
Тетерев	—	74,0—87,0	Н. А. Литвинов [122]
Чибис	—	94,2	Н. А. Литвинов, С. С. Калинин [123]
Травник	—	85,0	»
Большой веретенник	—	97,2	»
Сизая чайка	3592	97,6	Н. А. Литвинов [122]
Озерная чайка и речная крачка	99	88,9	А. М. Болотников [22]
Ушастая сова	—	70,0—80,0	Н. А. Литвинов, В. Я. Першин [125]
Вертишейка	28	84,0	М. Ф. Пантелеев [152]
Большой пестрый дятел	108	78,0	»
Воробьиные (рябинник, полевой воробей и др. 12 видов)	294	84,2	А. М. Болотников и др. [24]
Воробьиные (садовая камышовка, чечевица, серая славка, обыкновенная овсянка)	297	88,2	Н. А. Литвинов [122]
Большая синица	363	81,0	М. Ф. Пантелеев [152]
Скворец	783	80,0	»

Ориентированность яиц осуществляется насиживающей птицей, активно перемещающей и переворачивающей их в гнезде. Два момента способствуют птицам в закреплении опре-

деленного положения яиц. Во-первых, котлообразная и чашеобразная форма лотка гнезда [22]. Во-вторых, перемещение центра тяжести в острый конец яйца в процессе эмбрионального развития [153]. Доказана также зависимость степени ориентированности яиц от крутизны стенки лотка на примере гнезд куликов [123]. Овоидная форма не только способствует концентрации яиц под телом наседки [77], но находится в непосредственной связи с ориентацией их в лотке. Это особенно сильно проявляется в случае, когда яйца приобретают, например у куликов, грушевидную форму, в результате чего у них наблюдается максимальная ориентированность яиц, достигающая 90 % и более. Имеют значение и размеры кладки: при большей величине ее для данного вида птицы степень ориентированности яиц возрастает. Например, у сороки при кладке в восемь яиц расположены они концентрическими кругами тупыми концами вверх.

Насиживающая птица постоянно и активно ориентирует яйца. Это было выяснено путем многократных наблюдений и постановкой специальных экспериментов. Рассмотрим в качестве примера гнездовое поведение сизой чайки. В четырех гнездах экспериментатор располагал яйца, не свойственно норме, например тупыми концами к центру лотка. Возвратившиеся на гнездо чайки тотчас изменяли положение яиц в соответствии с расположением наседных пятен — экваториально по отношению к центру лотка. Такая ориентация яиц у чаек является наиболее оптимальной. Последующие наблюдения в отсутствие на гнезде птиц показали и «ошибки», допускаемые ими: в отдельных случаях они ориентировали яйца тупыми концами к центру лотка. Таких «ошибок» за четверо суток в четырех гнездах было от трех до восьми.

Приведем данные второго эксперимента с птицей, имеющей одно наседное пятно, также свидетельствующие об ее активной деятельности по ориентации яиц в гнезде. В гнезде лесного конька с четырьмя яйцами наблюдатель располагал их в отсутствие птицы тупыми концами к центру лотка. Возвратившаяся птица, усаживаясь на гнездо, тотчас начинала изменять положение яиц, размещая их экваториально и острыми концами к центру лотка. Судя по маркерам, яйца оказались сдвинутыми с места и повернутыми вокруг большой оси. Следовательно, изменение ориентации яиц сопряжено еще и с другими факторами инкубации — перемещением и переворачиванием.

Третий эксперимент также характеризует целенаправленное поведение насиживающей птицы, определенным образом ориентирующей яйца в кладке. В качестве объекта была избрана садовая камышовка, в кладке которой было шесть яиц. Через 5—30 мин пребывания в гнезде птица удалялась. Расположение яиц зарисовывалось и они нумеровались (рис. 39). Как следует из рисунка, после каждого возвращения птицы в

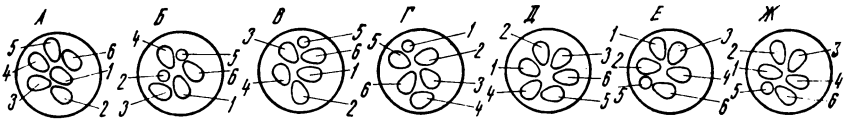


Рис. 39. Ориентировка яиц в гнезде садовой камышовки.

А — $\frac{11\text{ ч }20\text{ м}}{11\text{ ч }30\text{ м}}$; *Б* — $\frac{12\text{ ч }00\text{ м}}{12\text{ ч }18\text{ м}}$; *В* — $\frac{12\text{ ч }43\text{ м}}{13\text{ ч }00\text{ м}}$; *Г* — $\frac{13\text{ ч }20\text{ м}}{13\text{ ч }23\text{ м}}$; *Д* — $\frac{13\text{ ч }45\text{ м}}{13\text{ ч }50\text{ м}}$; *Е* — $\frac{14\text{ ч }00\text{ м}}{14\text{ ч }10\text{ м}}$; *Ж* — $\frac{14\text{ ч }15\text{ м}}{14\text{ ч }27\text{ м}}$ (числитель — время схода птицы с гнезда, знаменатель — время возвращения птицы на гнездо), *1—6* — номера яиц.

гнездо наблюдалось изменение положения яиц в кладке. При этом лишь единственный раз одно яйцо (11 ч 20 мин) «ошибочно» было ориентировано тупым концом к центру лотка. Во всех других случаях яйца размещались острым концом к центру лотка, экваториально или тупым концом вверх.

У чечевицы зарисовку расположения яиц в гнезде производили только в периоды, когда насиживающая птица покидала гнездо и, следовательно, действие беспокоящего фактора полностью исключалось. За светлую часть суток с 5 ч 40 мин до 21 ч 00 мин птица слетала с гнезда 11 раз. За этот период зафиксировано 11 вариантов расположения яиц в гнезде, причем не отмечено ни одного случая повторения. Однако форма расположения ориентированных яиц во всех случаях была одинаковой: они располагались двухрядной фигурой, удобной для прикрывания наседным пятном. Все яйца в кладке были ориентированы насиживающей птицей по отношению к центру лотка экваториально, тупыми концами вверх. Такая ориентировка яиц при насиживании наблюдается у многих птиц.

У птиц, гнезда которых имеют уплощенный, неглубокий лоток, яйца размещаются экваториально без выраженной ориентировки, например, у голубей. Очень мелкий лоток в гнезде японского журавля, яйца в нем размещены, как отмечает С. В. Винтер [47], параллельно, т. е. экваториально. У обыкновенного козодоя два яйца эллипсовидной формы откладываются без гнезда прямо на почву. Ориентированность здесь не наблюдается.

В биологическом аспекте определенная ориентация яиц до некоторой степени объясняется особенностями газовой среды, которая создается в гнезде. Исследованиями было установлено наличие вертикального градиента концентрации углекислого газа [24]. Авторы обнаружили в гнезде рябинника на дне лотка концентрацию углекислоты в 5—9 раз большую, чем на верхнем уровне кладки. Поэтому можно предположить, что яйца, расположенные в кладке тупыми концами вверх или к периферии гнезда, находятся в лучших условиях аэрации.

Биологическое значение ориентации насиживаемых яиц достаточно убедительно иллюстрирует эксперимент, проведенный

Таблица 22

Влияние ориентации яиц на биологические результаты инкубации, %

Ориентация яиц	*n*	Кровяное кольцо	Замершие эмбрионы	Задохнувшиеся эмбрионы	Вывелось цыплят	Взято на выращивание
Острым концом вверх	130	2,5	5,4	30,0	62,1	55,4
Тупым концом вверх	280	—	5,7	7,1	87,2	83,4
Горизонтальное положение	211	0,4	3,8	8,1	87,7	86,3

в условиях искусственной инкубации. Были сформированы три группы яиц: первая — инкубировалась в лотке при ориентации острым концом вверх, во второй — яйца располагали экваториально, и в третьей группе — контрольной — тупым концом вверх, при температуре 37,5±0,5° и влажности 55 %. После 19 дней инкубации яйца были перенесены в выводной инкубатор, в котором все они размещались экваториально. Биологические результаты инкубации (наблюдения 1975 г.) иллюстрирует табл. 22. В ней представлены материалы только по оплодотворенным яйцам. Наиболее высокий уровень элиминации эмбрионов отмечен у яиц, инкубируемых острым концом вверх. Самую большую группу погибших эмбрионов из яиц — «остроконечников» составили «задохлики». По морфологическим признакам погибшие эмбрионы птенцов отнесены в 43—44-й стадиям.

Таблица содержит еще одну важную информацию — о качестве цыплят. Как известно, в зоотехнике перед отправкой на выращивание производят бонитировку, отбраковывая слабых цыплят. Таких цыплят оказалось больше в первой группе («остроконечники»).

Остановимся на причинах, обусловливающих высокую элиминацию эмбрионов в яйцах этой группы. Исследованиями Э. Э. Пенионжкевича [154] было установлено нормальное положение зародыша перед выклевом из яйца. Он располагается вдоль длинной оси яйца головой в сторону тупого конца, ноги согнуты и прижаты к брюшной стороне, голова находится на боку под правым крылом. Однако ориентировка зародыша в яйце может отклоняться от нормы. Инкубация яиц острым концом вверх обусловила наибольшее число (92,3 %) нарушений ориентации зародышей в яйцах: зародыши располагались головой в сторону острого конца. Гибель эмбрионов в этом случае наступала от асфиксии. Эмбрионы перед вылуплением не могли освободить клюв из-под крыла и сделать проклев скорлупы. Однако нарушение положения зародыша в яйце является решающей, но не единственной причиной, обу-

словливающей его гибель. Патология эмбриогенеза выразилась также у многих зародышей в кровоизлияниях, гематомах. Некоторые особи при правильном положении в яйце, даже после перфорации скорлупы и высвобождения клюва, не освободились от скорлуповых оболочек из-за присыхания к ним пуха.

Как уже было показано, наиболее высокая элиминация эмбрионов имела место при остроконечной ориентации инкубируемых яиц. Вместе с этим и цыплята не отличались высокими биологическими качествами. Среди них выявлялось повышенное число уродств и значительная смертность. Элиминировали особи с различными дефектами: с частично невтянутым желточным мешком, с плохо зарубцевавшимся пупочным канальцем и др.

Приведем материалы еще одного опыта с искусственной инкубацией яиц сизой чайки. Опытную группу из шести яиц инкубировали, расположив их острым концом вверх, такое же количество в контрольной группе — вверх тупым концом при одинаковых условиях: температуре 37,5 °С, повороте лотка через каждые два часа на 45° в ту и другую стороны, при одинаковой влажности и аэрации. В опытной группе все эмбрионы погибли: четыре элимировали до 10-х суток развития, два по достижению завершающих этапов. Один из них произвел проклев в остром конце яйца, но не смог освободиться от скорлупы и погиб. Второй эмбрион был также ориентирован головой в острый конец, но его клюв был прикрыт желточным мешком. В контрольной группе благополучно вывелось три нормальных птенца, один зародыш не развивался с первых суток инкубации, а два погибли на последних стадиях эмбриогенеза. Все зародыши имели нормальную ориентацию.

В целом результаты экспериментов, проведенных на куриных яйцах и яйцах сизой чайки, достаточно убедительно указывают на большое значение ориентации яиц как фактора инкубационного процесса. При искусственной инкубации куриных яиц наиболее оптимальным является вертикальное положение их тупыми концами вверх. При естественной — экваториальное частично тупым концом вверх.

Экспериментальные исследования ориентации яиц сизой чайки показали в условиях искусственной инкубации, что при неправильном положении зародыша (головой к острому концу яйца) проклев скорлупы происходит также с острого конца. Для сравнения было прослежено за проклевом яиц в гнездах. Выявлено, что лишь два из 1850 контролируемых яиц имели наклевы на остром конце. Вылупившиеся птенцы не отличались от своих собратьев: дефектов (невтянутость желтка и др.) не обнаружено. Таким образом, с большой долей вероятности можно предположить, что при естественной инкубации нарушения в расположении зародышей в яйцах диких птиц встречаются редко. При изучении инкубации диких птиц в

естественных условиях главное внимание было обращено на доказательство самого факта ориентации насиживаемых яиц. Сейчас уже ясно, что большинство видов птиц, насиживая яйца, активно ориентирует их — в 80—90 % случаев располагают экваториально, острым концом к центру лотка и тупым концом вверх. Ориентация яиц, как это показано далее, динамично сопряжена с поворотами и перемещениями их в лотке.

5.3. Перемещение и повороты яиц

Одним из первых исследователей, кто провел интересные наблюдения за поведением насиживающей птицы (курицы), был русский ученый-птицевод И. И. Абозин [1]. Он отметил, что наседка перекатывает клювом яйца несколько раз в сутки: сильно нагретые к краю гнезда, а под себя подбирает менее нагретые. Лишь спустя многие годы в работах по естественной инкубации яиц сельскохозяйственных птиц стали появляться количественные оценки явления, подмеченного И. И. Абозиным. Так, Н. П. Третьяков [199], без ссылки на методику исследования, определил около 30 перемещений, которые производит за сутки насиживающая курица. По данным Д. А. Ковинько и И. Н. Бакаева [107], утка перемещает яйца один раз каждый час. В орнитологической литературе есть сведения А. В. Михеева [139] о перекатывании яиц белой куропаткой, а также О. И. Семенова-Тян-Шанского [183] о том, что и другие тетеревиные птицы переворачивают яйца в жаркую погоду до 38 раз, в дождливую меньше — 13 раз. Н. Н. Данилов [61], исследуя гнездовую жизнь птиц в условиях Субарктики, отметил иную реакцию насиживающей птицы (чечетки), а именно, усиленное переворачивание яиц в ответ на похолодание.

Некоторые данные о количественной характеристике поворотов и перемещении яиц насиживающими птицами приведены ниже:

	Колич. переворачиваний яиц в сутки	Источник
Домашняя курица	Около 30	Н. П. Третьяков [199]
Тетеревиные (рябчик, тетерев, глухарь)	22—23	О. И. Семенов-Тян-Шанский [183]
Нанду	18—49	В. В. Рольник [177]
Садовая славка	145	В. К. Королев]112]
Рябчик	34	»
Шилохвость	29—33	А. М. Болотников и др. [33]
Озерная чайка	93—144	»
Тетерев	63	Н. А. Литвинов [122]
Домашняя индейка бронзовой породы	55—120	С. С. Калинин, Н. А. Литвинов [90]

Красноголовая чернеть . .	6—62	Ю. Я. Кожевникова [108]
Камышница	8—26	»
Кряква	7—32	»
Камышовый лунь	25—62	Н. А. Литвинов, С. С. Калинин [122]
Домашний гусь шадринской породы	56—62	»
Горихвостка	293	М. Ф. Пантелеев [152]
Скворец	264	»
Нанду	Около 50	С. С. Калинин и др. [91]
Перевозчик	38—63	Н. А. Литвинов [123]
Кулик-дутыш	Около 41	В. Е. Флинт, П. С. Томкович [206]
Сорока	43—50	Н. А. Литвинов [122]

Данные материалы свидетельствуют о большой интенсивности переворачивания и перекатывания насиживаемых яиц, которая у мелких видов птиц выше, чем у крупных.

Перейдем к анализу данных о перемещении яиц у некоторых видов птиц, полученных с помощью датчиков и регистрирующих устройств. У пустельги за последние сутки яйцекладки датчик зафиксировал 18 поворотов яиц. Они наблюдались равномерно на протяжении всех суток. В первые сутки собственно насиживания было зарегистрировано 17 поворотов яиц. Наибольшее их число наблюдалось в отрезке с 6 до 9 ч 30 мин (8), и полностью они отсутствовали в период с 1 до 5 ч. Невысокой интенсивность была и на 5-е сутки собственно насиживания (19), наибольшее число поворотов отмечено с 11 до 14 ч (6). На 16 день периода собственно насиживания число поворотов достигло 50. Наибольшая активность отмечена с 12 до 18 ч (35) или 5 поворотов в час. Ночью процесс не прекращался, а лишь замедлялся. Так, с 21 до 5 ч отмечено всего 9 поворотов или 1,1 за час. Минимальное число поворотов наблюдалось с 18 до 24 ч 30 мин — три. Можно предположить, что в это время птица спала.

Пустельга переворачивает яйца в гнезде в период собственно насиживания от 42 до 86 раз в сутки. Прослеживается некоторая зависимость перемещения яиц от температуры воздуха и от периода насиживания. Так, при повышении температуры воздуха с 8,8 до 20,0 °С в первые четыре дня насиживания число поворачиваний возросло от 43 до 65 в сутки. При резком похолодании с 20,0 до 9,2 °С количество перемещений яиц уменьшилось до 42. Дальнейшее понижение температуры воздуха не повлекло за собой снижения интенсивности перемещения яиц. По-видимому, птица адаптировалась к новым условиям. При температуре 11 °С на 10-й день насиживания число перемещений яиц у пустельги достигло 84 в сутки, тогда как на третий день при такой же температуре этот показатель равнялся 50. Наибольшая интенсивность перемещения яиц наблюдалась

в интервале от 4 до 8 ч утра, наименьшая с 20 ч одних суток до 1 ч других.

Интенсивность переворачивания яиц у сизого голубя исследовали в разных циклах гнездования двух репродуктивных периодов (1977—1978 гг.) — в феврале, марте, апреле и мае, т. е. при разных температурных условиях внешней среды. Гнездование всех контролируемых голубей в обоих сезонах проходило в идентичных условиях. В феврале-марте внешняя температура воздуха чердачного помещения была отрицательная (до —18—20 °С в феврале и от —5 до —15 °С в марте). В апреле температура в основном удерживалась положительная. В мае дневная температура поднималась выше 20 °С. Среднее количество поворотов в это время было такое:

	Колич. гнезд	В сутки	В час
Март	1	52,6	2,2
Апрель	1	61,0	2,5
	2	100,0	4,2
Май	1	61,0	2,5
	2	61,0	2,5
	3	84,0	3,5

Из всех контролируемых гнезд только в двух интенсивность поворотов составляла до 100 раз в сутки и лишь в одном 52. В отличие от характера двигательной активности мартовского периода в апреле наблюдается усиление ее в ночное время с 20 до 2—3 ч. Довольно высокая интенсивность процесса была отмечена и в мае: по четырем гнездам она колебалась в среднем от 61 до 84 раз в сутки.

Приведенные для сизого голубя количественные характеристики поворотов и перемещений яиц, как фактора инкубации, свидетельствуют о значительных индивидуальных различиях в поведении семейных пар в различные циклы размножения. Отсутствует стабильность количества поворотов яиц и у одной семейной пары в процессе одного гнездового периода, например, периода собственно насиживания. Приведем пример поведения партнеров в одном из гнезд в апреле 1977 г. За сутки (с 26.04 по 27.04) они совершили 190 поворотов яиц, за следующие сутки этот показатель снизился до 159, 28.04—29.04 — был на уровне предшествующих суток (153), а 29.04—30.04 упал до 91 поворота (почти вдвое меньше по сравнению с 26 апреля). Столь резкие колебания количественных показателей пока не находят объяснения. Была сделана попытка подойти к оценке индивидуальных качеств, влияющих на количество поворотов яиц в гнезде с этологических позиций. В качестве теста использовали «дистанцию бегства» с гнезда насиживающей птицы при приближении к ней наблюдателя, разделив особей на «неуравновешенных» (дистанция бегства 3—10 м) и «спокойных» (дис-

танция бегства 1 м). «Неуравновешенные» партнеры переворачивали яйца до 13,6 раза в час, а «спокойные» — 8,5 раза. Однако из этих наблюдений мы пока не пытаемся делать определенных выводов. Они рассматриваются нами как постановка вопросов для дальнейших исследований, в которых сизые голуби могут быть удобным модельным объектом.

В заключение отметим, что изучение количественной характеристики переворачиваний и перемещений яиц у сизого голубя свидетельствует о высокой интенсивности этого процесса, а также о некотором снижении показателя в «зимних» (февраль, март) гнездах по сравнению с «весенними» — апрельскими и майскими.

Инструментальная регистрация числа перемещений и поворотов яиц у одной семейной пары в разных температурных условиях окружающего воздуха дала интересные результаты. Так, при положительных температурах воздуха с 29.03 по 10.04 интенсивность переворотов яиц достигла двух-трех раз в течение часа или 65—77 раз в суточном ритме. 12.04 наступило похолодание, и насиживание продолжалось при отрицательных температурах воздуха. В изменившихся условиях активность насиживающих птиц повысилась — число переворачиваний яиц возросло до 136 раз в сутки (5,6 за час).

При положительной внешней температуре голуби переворачивают яйца в течение суток более или менее равномерно. При отрицательной температуре в ночное время активность возрастает. Например, с 20 до 4 ч было зафиксировано 57 переворачиваний яиц, или примерно 7 раз в час. Продолжительность одного переворачивания не является постоянной. В теплую погоду эту операцию голуби выполняют за 6—11 с, в холодную — не менее чем за 14—15 с. Усиление процесса переворачивания яиц в холодные периоды насиживания повышает равномерность их обогревания.

У ушастой совы в начале периода собственно насиживания датчик зафиксировал 68 перемещений и переворотов в сутки или 2,8 раза в час. В суточном цикле число поворотов значительно больше: в ночное и раннее утреннее время с 20 ч до 5 ч (39) или 4,3 раза в час. В следующие сутки общее количество поворотов яиц было 62, при наибольшей активности в те же часы (31), или 3,3 раза в час. В отдельные отрезки времени (с 4 до 5 ч) число поворотов возрастало до 7 раз в час. Затухание процесса имело место с 6 до 8 ч — два поворота. В дневные часы повороты яиц были редкими — не более двух в час. В последующие отрезки периода собственно насиживания картина была однотипной: усиление активности поворотов в ночное время с максимумом в ранние утренние часы и уменьшение ее в дневное время до одного-двух перемещений в час с паузами в 1,5—2 ч, что, по-видимому, соответствует периодам сна птицы. Среди типичных суток наблюдались и такие, когда наседка

проделывала небольшое количество поворотов яиц. Следует отметить, что и в ночное время, когда интенсивность процесса поворотов и перемещений яиц у ушастой совы достигла наивысшего уровня, строгой ритмичности не наблюдалось. Имело место чередование пауз продолжительностью 20—40 мин, когда датчик не фиксировал ни одного поворота. Их можно объяснить слетами насиживающей птицы с гнезда. В суточном ритме в ночное время, несмотря на более низкую температуру окружающего воздуха, число переворотов и перемещений яиц у совы всегда выше, чем в дневное время при более высокой температуре.

У сизой чайки, как было показано Н. А. Литвиновым и др. [126], А. М. Болотниковым и др. [24], имеют место два типа двигательных реакций. К первому относится покачивание яиц, когда один из партнеров, возвращаясь на гнездо, покачивает туловищем из стороны в сторону и тем самым создает контакт наседных пятен с яйцами кладки. При этом яйца с места, как правило, не сдвигаются, а только вращаются вокруг длинной оси в ту или иную сторону до 60 °С. Если учесть, что партнеры за сутки сменяются до 60—70 раз, то столько же раз и яйца испытывают колебательные движения. Вторым типом изменения положения насиживаемых яиц является их перемещение и переворачивание при нахождении птицы в гнезде. Эту операцию птица производит с помощью клюва и лапок. В результате 24-х часовых наблюдений было установлено до 42 поворотов яиц.

Регистрация с помощью «яйца-датчика» позволяла учитывать оба типа движений яиц. В сумме колебательные движения и перемещения яиц составляли 65,6 %. Их ритм нарушался в искусственно увеличенных кладках. В гнезде с четырьмя яйцами перемещение сократилось до 10—18 раз в сутки, хотя при смене на гнезде партнеров колебательные движения яиц имели место.

Инструментальная регистрация перемещений и переворотов яиц в гнезде позволяет оценить количественную характеристику процесса. Возникла необходимость анализа этого фактора инкубации и визуально. С этой целью один раз в сутки на протяжении 8—11 дней в момент слета наседки с гнезда зарисовали положение каждого пронумерованного яйца. Для наблюдений были взяты два вида — тетерев, имеющий типичную овоидную форму яйца, и чибис — с грушевидной формой яиц [207]. В гнезде тетерева (рис. 40) нетрудно заметить перемещение яиц наседкой как в центр лотка, так и на периферию. То же самое можно сказать и о перемещении яиц в гнездах чибиса с той лишь разницей, что у него в каком бы направлении ни передвигала наседка яйца, они остаются ориентированными острыми концами к центру лотка.

Таким образом, визуальные наблюдения не дают представ-

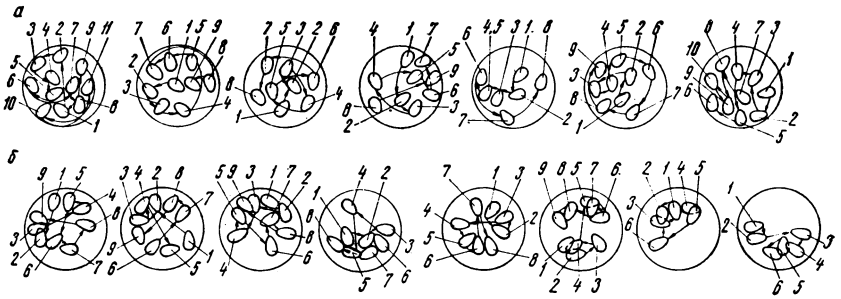


Рис. 40. Перемещение яйца в гнезде тетерева (*а*) и чибиса (*б*). *1—11* — номера яиц.

ления о количестве перемещений и переворотов яиц за суточный ритм насиживания, но существенно дополняют инструментальную регистрацию процесса пространственной картиной.

Инструментальные исследования процессов естественной инкубации позволили дать количественную оценку процесса поворотов и перемещений яиц в гнезде. Однако она не позволяет полностью раскрыть биологическое значение этого фактора. В орнитологической литературе [63, 177] отмечено, что передвижения яиц при насиживании предотвращают прилипание и присыхание зародыша к подскорлуповым оболочкам и тем самым уменьшают размеры их элиминации. Однако этот фактор инкубации имеет более широкое биологическое значение. В рекомендациях по искусственной инкубации [150] отмечается, что частота поворотов яиц оказывает большое влияние на развитие эмбрионов, особенно на ранних стадиях. В инкубаторах принято производить повороты яиц на угол не менее 90°, наклоняя их в одну и другую сторону на 45°. В инкубаторах «Рекорд» и «Универсал» эту операцию автоматически производят 24 раза в сутки, а в промышленном инкубаторе «Кавказ» — 48 [11].

Не ограничиваясь литературными данными и констатацией количественных значений фактора поворотов яиц у птиц в естественной обстановке, мы провели соответствующий эксперимент при искусственной инкубации 70 яиц кур породы Леггорн. Инкубировали яйца при общепринятом режиме (температуре, воздухообмене, влажности, ориентации яиц), но без поворотов лотка. Биологические результаты оказались интересными. На 21 сутки инкубации из 70 яиц вывелось вполне нормальных пятеро цыплят, три из них, однако, пробили скорлупу в необычном месте у острого конца, что свидетельствует о нарушении их ориентации. Развитие до нормального состояния минимального числа птенцов (7,1 % от общего числа заложенных в инкубатор яиц) свидетельствует, во-первых, о 100 %-м исключении влияния на процесс инкубации одного из факторов — переворачивания и перекатывания яиц, что обусловило массовую элиминацию эмбрионов — 92,9 %. Во-вторых, экстремальные

условия инкубации не обусловили тотальной элиминации эмбрионов. Экстраполируя полученные данные на природные популяции птиц, можно сказать, что они в силу своей гетерогенности «запрограммированы» к определенному самосохранению и в экстремальных условиях. В рассматриваемом эксперименте 65 погибших эмбрионов имели разного рода патологические отклонения от нормы развития; 13 эмбрионов погибло в четырех-девятисуточном возрасте, 52 (80 % от числа погибших) элиминировали в возрасте 17—19 суток. При патологоанатомическом вскрытии их по зоотехнической классификации отнесли к категории замерших и задохликов. У них обнаружена патология печени, сердца, отечность разных отделов тела и т. п. У всех погибших в семнадцати-девятнадцатисуточном возрасте отмечается отставание в росте и развитии. Из числа погибших 18 зародышей были с нарушенной ориентацией — головой к острому концу яйца. Из 65 эмбрионов лишь 18,4 % погибли по причине присыхания бластодермы к подскорлуповым оболочкам. Таким образом, эта не главная причина элиминации эмбрионов в неподвижно инкубируемых яйцах.

Из сказанного следует, что у всех насиживающих птиц наблюдается поворачивание яиц вокруг длинной оси и перемещение их по лотку, начиная с периода яйцекладки. В большинстве случаев (в несколько меньшем темпе) это отмечается уже во время откладки второго-третьего яйца, а к завершению кладки усиливается, достигая уровня, характерного для периода собственно насиживания. Этот процесс у некоторых видов (нанду, чайковые) протекает в двух вариантах: покачивание яиц вокруг длинной оси и перекатывание. У мелких птиц (воробьиные) — поворачивание яиц протекает интенсивно, достигая в сутки 100—200 и более раз. Биологическое значение акта многогранно, но в первую очередь следует отметить два основных момента. Это, во-первых, сопряженное действие фактора переворачивания с другими факторами инкубации: температурой, аэрацией, ориентацией яиц. При перемещении яиц обеспечивается снятие вертикального и горизонтального градиента температуры, или, иначе говоря, достигается равномерное обогревание с одновременным воздействием на развивающиеся эмбрионы кратковременных неглубоких охлаждений. А неглубокие охлаждения оказывают стимулирующее влияние, повышая выводимость птенцов. Переворачивание яиц улучшает аэрацию их, снимая градиент газовой среды, особенно в гнездах с плотными стенками [33]. Связь процесса перемещения и поворачивания яиц с их определенной ориентацией сопряжена и динамична: каждый акт поворачивания яиц завершается оптимальной их ориентацией тупым концом вверх или к периферии лотка. Во-вторых, как показали проведенные эксперименты, постоянное переворачивание яиц обусловливает нормальное развитие эмбрионов, предотвращая целый комплекс патологи-

ческих изменений, возникающих в неподвижно инкубируемых яйцах.

Таким образом, двигательная активность насиживающей птицы на гнезде, выраженная в перемещении, переворачивании и ориентации яиц, является адаптивным процессом, с помощью которого она регулирует действие таких физических факторов инкубации, как температура, газовая среда и другие, и тем самым обусловливает нормальный эмбриогенез. В то же время перемещение и поворот яиц является важным биологическим фактором инкубации широкого многопланового значения.

ГЛАВА 6

ТИПЫ НАСИЖИВАНИЯ И ГЕТЕРОХРОННОСТЬ РАЗВИТИЯ ЭМБРИОНОВ ПТИЦ

6.1. Разновозрастность эмбрионов. Временной ранг яиц, эмбрионов и птенцов

Как в отечественной, так и в зарубежной литературе сведений о темпе развития зародышей в период откладки яиц крайне мало, а имеющиеся фрагментарны не только для птиц, насиживающих прерывисто, но и насиживающих относительно непрерывно (веслоногие, голенастые, хищные). Доказательством процесса развития зародышей при первом и третьем типах (см. главу 4) служили, как правило, ссылки на различия в степени насиженности яиц, разновременности вылупления птенцов и их разновозрастности [135, 63, 127, 160, 255]. У птиц, насиживающих прерывисто (второй тип), состояние покоя зародышей сохраняется в течение всего периода накопления яиц в гнезде [233]. Однако в отсутствии птиц на гнезде, когда внутрияйцевые температуры выравниваются с внешними, эмбриональное развитие резко замедляется, но не прекращается. Кратковременные однократные или многократные посещения семейными партнерами гнезд (см. главу 4), сопровождающиеся подогревами яиц, способствует интенсификации процессов эмбриогенеза. Поэтому к концу яйцекладки в каждом гнезде возникает разновозрастность зародышей (табл. 23, рис. 41).

Для удобства сравнения величины разновозрастности эмбрионов при различиях в величине кладки введен индекс разновозрастности, представляющий собой частное от деления разницы между крайними вариантами в стадиях, на количество яиц в кладке [239]. При первом типе насиживания разница между крайними вариантами зародышей у рассматриваемых видов в полных завершенных кладках (0—3 суток) составляет 5—23 стадии, или в пересчете на время эмбриогенеза — 18—120 ч и наибольшем индексе разновозрастности — 1,5—5,2. Например, в кладке грача из пяти яиц, проанализированной через сутки после ее завершения, разновозрастность зародышей была равна 16 стадиям. Зародыш из первого яйца за пять суток продвинулся в развитии до 18-й стадии, а при ожидаемом темпе эмбриогенеза,

Таблица 23

Величина разновозрастности эмбрионов при трех типах насиживания

Вид	Место исследований	Сутки с завершения кладки	Номер яйца 1	2	3	4	5	6	РВК	ИР
			Стадии развития							
Первый тип насиживания										
Чомга	АО	1	23	17	ЗП	3	—	—	20	5,0
Большой баклан	»	0,5	24	22	12	1	—	—	23	5,6
Кваква	»	0	17	—	6	1	—	—	16	4,0
Желтая цапля	»	1,5	24	—	17	16	6	—	18	4,5
Большая белая цапля	»	11	40	39	38	—	—	—	—	—
Малая белая цапля	»	1,5	19	—	14	6	—	—	13	3,2
Колпица	»	10	40	38	37	—	—	—	3	—
Каравайка	»	5	36	36	33	29	26	—	10	2,0
Кобчик	»	0	8	4	1	—	—	—	7	2,3
Пустельга	»	1,5	17	17	15	7	5	—	12	2,4
Черноголовый хохотун	»	8	38	37	31	—	—	—	7	—
Серебристая чайка	»	1	21	17	5	—	—	—	16	5,2
Чеграва	»	—	36	35	—	—	—	—	1	—
Речная крачка	ПО	1,6	17	16	10	—	—	—	7	2,3
Полярная крачка	КА	4	29	23	—	—	—	—	6	3,0
Вяхирь	АО	1,3	10	5	—	—	—	—	5	2,5
Сизый голубь	ПО	1,2	12	5	—	—	—	7	7	3,5
Горлица	АО	7	32	30	—	—	—	—	2	—
Болотная сова	ПО	1	ЗП	20	13	14	3	—	16	4,0
Сизоворонка	АО	5	33	30	31	29	24	—	9	—
Деревенская ласточка	»	1	17	16	ЗП	13	9	3	14	2,3
Грач	ПО	1	18	14	11	5	2	—	16	3,2
Садовая камышевка	»	2	20	19	18	15	9	—	11	2,2
Дубровник	ПО	2,5	22	21	погиб	16	—	—	6	1,5
Крайние варианты	—	—	—	—	—	—	—	—	1—23	1,5—5,2

Второй тип насиживания

Кряква	КО	1	18	17	17	16(5)	10(7)	— (8)	8	1,0
Серая утка	»	2,5	21	20(3)	19(5)	18(8)	16(10)	14(11)	7	0,6
Шилохвость	КА	2	22	—	18	16	12	—	10	2,0
Чирок-трескунок	»	1,5	21	19(3)	17(5)	15(7)	10(9)	6(10)	15	1,5
Красноголовый нырок	КО	1	25	24(3)	20(5)	16(8)	10(10)	4(11)	19	1,7
Хохлатая чернеть	»	1,5	17	16(3)	15(4)	12(5)	8(6)	6(7)	10	1,4
Тетерев	ПО	1,5	19	—	—	—	—	8(8)	11	1,4
Золотистая ржанка	КА	3,5	24	23	23	19	—	—	5	1,3
Малый зуек	ПО	1	10	10	9	4	—	—	6	1,5
Чибис	КО	0,5	13	11	8	2	—	—	11	2,7
Фифи	КА	1	12	11	8	4	—	—	8	2,0
Большой улит	»	2	11	11	10	7	—	—	4	1,0
Перевозчик	ПО	2,2	14	13	12	11	—	—	3	0,8
Круглоносый плавунчик	КА	1,2	14	13	Р	—	—	—	—	—
Турухтан	»	3	24	23	23	18	—	—	3	0,8
Азиатский бекас	»	3	18	17	17	16	—	—	2	0,5
Большой веренник	»	5	29	29	28	22	—	—	7	1,8
Вальдшнеп	ПО	2	11	10	10	8	—	—	3	0,8
Удод	АО	1	14	12	11	8	4	—	10	2,0
Вертишейка	ПО	0	5	6	5	4	3(6)	1(8)	7	0,9
Большой пестрый дятел	»	0,5	6	6	5	5	2	—	4	0,8
Полевой жаворонок	»	1	15	15	12	9	5	—	10	2,0
Береговая ласточка	»	1	13	12	10	9	4	—	9	1,8
Лесной конек	»	1,4	18	17	16	13	7	—	11	1,6
Краснозобый конек	КА	4	30	29	28	26	26	21	9	1,5
Желтая трясогузка	»	5	32	31	31	29	27	—	5	—
Белая трясогузка	ПО	1	15	16	13	11	4	—	11	2,2
Скворец	АО	1	13	12	10	10	9	4	9	1,5
Сорока	ПО	1	14	13	ЗП	10	11	4	10	1,7
Галка	»	2,5	18	19	18	17	12	—	4	0,8
Лесная завирушка	»	1	14	13	13	10	5	—	9	1,8
Сибирская завирушка	КА	1,5	ЗП	16	15	14	13	7	9	1,8
Тонкоклювая камышевка	АО	1,5	15	ЯВ	14	11	7	—	8	1,6
Черноголовая славка	ПО	1	14	14	13	9	5	—	9	1,8

Вид	Место исследований	Сутки с завершения кладки	Номер яйца 1	2	3	4	5	6	РВК	ИР
			Стадии развития							
Садовая славка	»	2,3	24	24	22	21	16	—	8	1,6
Серая славка	»	1	15	15	14	14	10	4	11	1,8
Весничка	КА	0	7	6	6	5	1	—	6	1,2
Желтоголовый королек	КО	2	21	20	18	16	—	—	4	1,0
Мухоловка-пеструшка	РО	2	12	11	ЗП	12	11	10	2	0,3
Серая мухоловка	ПО	1	11	10	7	8	4	—	7	1,4
Луговой чекан	»	0	11	10	9	5	1	—	10	2,0
Каменка	»	0	10	10	8	4	1	—	9	1,8
Горихвостка-лысушка	ПО	0	10	9	8	6	4	1	9	1,5
Варакушка	КА	6	36	36	35	Урод	32	—	4	—
Рябинник	ПО	0	15	15	13	9	5	1	14	2,3
Белобровик	»	0,5	20	18	16	14	7	2	18	3,0
Певчий дрозд	»	0	12	10	11	8	5	1	11	1,8
Ремез	АО	3	21	21	21	19	15	—	6	1,2
Большая синица	»	0,5	13	12(3)	11(5)	10(7)	10(9)	2(21)	11	1,0
Домовый воробей	ПО	3	20	20	20	19	18	—	2	0,4
Полевой воробей	»	1	12	10	10	9	5	—	7	1,4
Зяблик	»	0,5	15	13	13	9	3	—	12	2,4
Зеленушка	»	0,5	11	10	5	4	2	—	9	1,8
Коноплянка *	»	0	3	2	2	1	—	—	2	—
Чечетка	КАО	0,5	12	10	7	2	—	—	10	2,5
Овсянка-крошка	КА	0,5	9	9	8	6	2	—	7	1,4
Камышевая овсянка	ПО	0	7	6	4	1	—	—	6	1,5
Крайние значения	—	—	—	—	—	—	—	—	2—19	0,3—3,0
Третий тип насиживания										
Лысуха	АО	0,5	18	16	15	11	6	2	16	2,7
Погоныш	ПО	4	32	31	29	26	21	—	9	2,3

Серая ворона	АО	0	18	16	11	5	1	—	17	3,4
Юрок	КА	0	17	17	12	5	1	—	16	3,2
Чечевица	ПО	1	20	19	18	18	14	5	15	2,5
Сорокопут	»	0	15	15	14	11	7	1	14	2,3
Чернолобый сорокопут	АО	1,5	21	18	17	12	8	—	13	2,6
Крайние значения	—	—	—	—	—	—	—	—	9—17	2,3—3,2

Примечание. РВК — различия между крайними вариантами в стадиях; ИР — индекс разновозрастности. Место исследований, область: АО — Астраханская, ПО — Пермская, РО—Рязанская, КО — Курганская, КА — Коми АССР. Условные обозначения: ЗП — зародыш потиб, ЭВ — яйцо выкинуто, Р — яйцо разрушено (в скобках указаны номера яиц). Стадии развития выводковых птиц указаны по В. Гамбургеру и Г. Гамильтону [261], птенцовых — по А. И. Шуракову [238].

под которым мы понимаем развитие в последнем (предпоследнем) яйце [234], он мог бы достигнуть 24-й стадии. Меньше ожидаемого были развиты зародыши второго, третьего и даже четвертого яиц. Различия между первым и вторым зародышами равны трем стадиям, а между последующими увеличены вторым и третьим яйцом они равны 10—13 ч, а между третьим и еще на одну-две стадии. По времени между первым и вторым, четвертым, четвертым и пятым — 17—20 ч. Следовательно, темп развития зародышей из первых и последних яиц кладки различен, кроме того, он ниже теоретически ожидаемого.

Замедленный темп развития зародышей в период откладки яиц характерен не только для раногнездящихся видов (грач, болотная сова, большой баклан, пустельга, полярная крачка), но и видов, приступающих к размножению относительно поздно (деревенская ласточка, кобчик, чеграва, желтая цапля). Отсюда следует вывод, что замедленный темп развития в период откладки яиц у видов, насиживающих относительно непрерывно, не является результатом влияния внешних температурных условий размножения, а обусловлен эколого-физиологическими особенностями птиц, в частности,

Разнообразность эмбрионов, возникающая в период откладки яиц при первом типе насиживания, на последующих стадиях зародышевого звена онтогенеза нивелируется незначительно [241], поэтому последовательность вылупления птенцов, за небольшим исключением, соответствует порядку откладки яиц. Например, у деревенской ласточки (АО) из 21 яйца, находящихся под контролем, 20 птенцов вылупились в соответствии с временным рангом яиц. У грача порядок вылупления птенцов нарушается менее чем в 10 % (По, АО). Соответствие порядка вылупления птенцов порядку откладки яиц у чаек подчеркивают А. М. Болотников и С. С. Калинин [23]. У большого баклана, имеющего большую продолжительность эмбрионального развития в сравнении с другими птенцовыми птицами, полного соот-

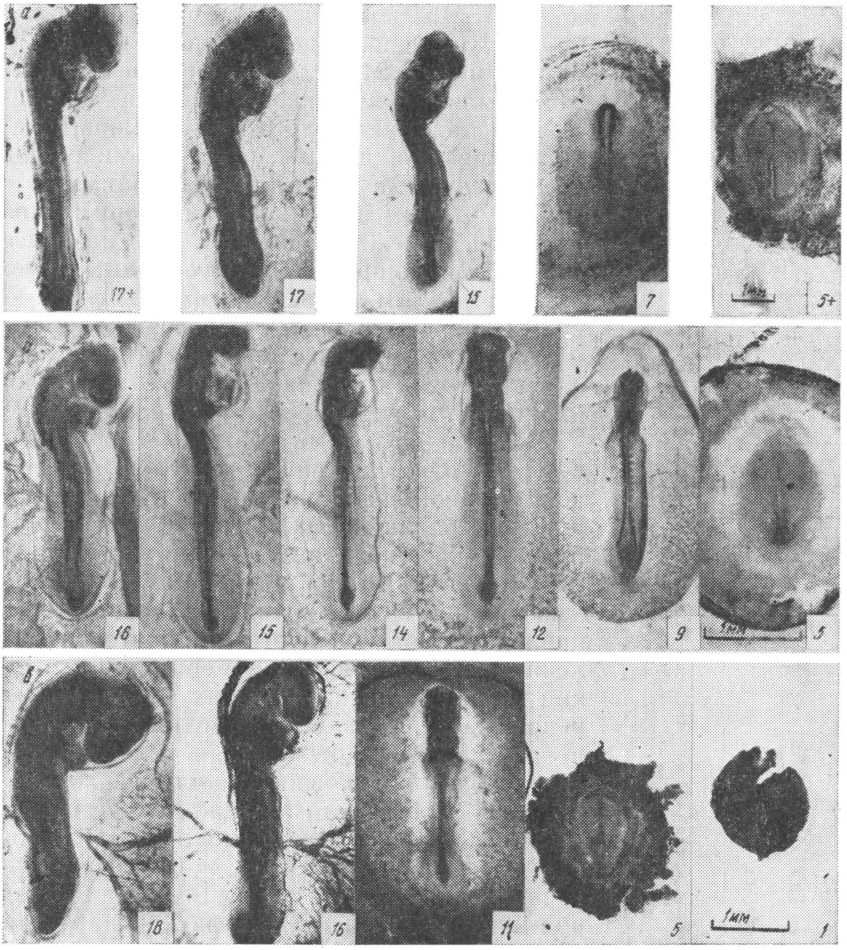


Рис. 41. Разновозрастность зародышей в кладках при трех типах насиживания. Расположение эмбрионов соответствует временному рангу яиц.

а — пустельга (двое суток с завершения кладки); *б* — полевой воробей (одни сутки); *в* — серая ворона (кладка изъята в день снесения пятого яйца). Цифрами указаны стадии развития.

ветствия временного ранга птенцов и яиц не установлено (АО). При первом типе насиживания продолжительность вылупления птенцов, как правило, меньше длительности откладки яиц, что объясняется замедленным темпом развития зародышей в период откладки яиц.

При втором типе насиживания величина разновозрастности эмбрионов характеризуется меньшим значением в стадиях (3—

19), соответственно во времени (14—82 ч) и индексе разнородности (0,3—3,0) в сравнении с первым типом. У некоторых птиц нередко второй и третий зародыши были развиты одинаково (турухтан, азиатский бекас, золотистая ржанка, большая синица, лесная завирушка и др.), и даже первые 2—4 зародыша находились на одной стадии (домовой воробей, овсянка-крошка, серая славка, обыкновенная каменка, галка, красноголовый нырок, серая утка и др.). Тем не менее путем визуальных наблюдений и датчиков температуры установлено, что насиживание у названных видов осуществлялось с первого яйца. Повышение температуры в этом случае было незначительным при обычном влиянии других факторов инкубации (переворачивание яиц, режим влажности, воздухообмен).

Отмечены также единичные случаи, когда в яйце более высокого временного ранга одной кладки зародыш был дальше продвинут в развитии по сравнению с яйцом низшего ранга (большая синица, галка, сорока, белая трясогузка), что мы объясняем индивидуальными вариациями в развитии зародышей к моменту откладки яиц. Их наличие у домашних птиц отмечено многими исследователями [147, 2, 3, 38, 39, 129].

Возможно также, что отдельные яйца кладок неоднотипно обогревались наседкой.

При втором типе насиживания порядок вылупления птенцов не всегда соответствовал порядку откладки яиц. В том случае, когда температура и плотность насиживания возрастали равномерно, временной ранг яиц и вылупившихся птенцов совпадали. Это установлено А. Ф. Кекиловой [102] для домового воробья, Е. В. Сыроечковским [197] для белого гуся, А. И. Шураковым [238] для рябинника, белобровика, полевого воробья. У других видов птенцы из третьего и четвертого яиц иногда освобождались от скорлупы раньше, чем из первого и второго, а нередко вылупление первых двух-трех птенцов происходило одновременно (зяблик, обыкновенный скворец, полевой воробей). Нет соответствия между порядком откладки яиц и вылуплением птенцов у птиц с наличием механизма синхронизации процесса вылупления [291, 292]. При втором типе насиживания вылупление птенцов большинства видов происходит за более короткий промежуток времени, чем при первом типе.

При третьем типе насиживания разновозрастность эмбрионов характеризуется промежуточными между первым и вторым типом показателями (12—20 стадий, индекс разновозрастности — 2,3—3,2). Например, в изъятой в день завершения кладке серой вороны (см. табл. 26 и рис. 41) различия между крайними вариантами были равны 17 стадиям (АО). Они обнаруживались в величине эмбрионов, расположении их на желточном мешке, развитии головного мозга, сегментации мезодермы и другим признакам. Первые два эмбриона отличались только двумя, а последующие 5—6 стадиями; у лысухи разновозрастность заро-

дышей была увеличена с 5-го яйца. Следовательно, увеличение плотности насиживания и внутригнездовой температуры у этих видов произошло соответственно с 3-го и 5-го яиц.

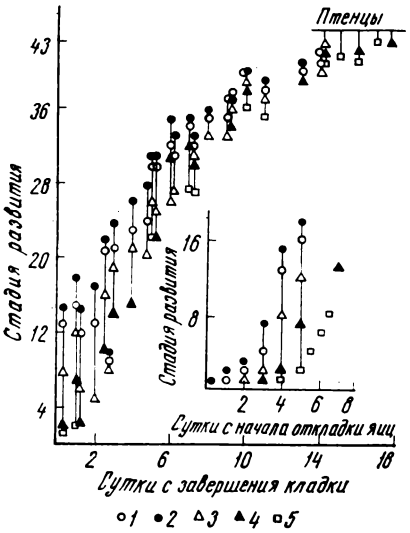
У серой вороны, насиживающей по третьему типу, временной ранг яиц и птенцов совпадает, хотя у других видов не исключено нарушение последовательности вылупления птенцов из первых двух-трех, а при больших кладках даже пяти яиц (лысуха).

Эффективность насиживания в период откладки яиц у отдельных самок (семейных партнеров) была неодинаковой при всех типах. Так, в основной массе гнезд полевого воробья (АО, ПО) разновозрастность зародышей колебалась в пределах 5—11 стадий, а в отдельных не превышала 3 стадий; у сизого голубя — 7 и 2, обыкновенной сизоворонки — 9 и 4, грача — 16 и 2, чирка-трескуна — 15 и 5. В случаях мало выраженной разновозрастности, как правило, сильно замедленным было развитие зародыша из последнего яйца. Надо полагать, что это обусловлено задержкой в развитии наседного пятна птиц, по-видимому, приступивших к размножению впервые.

У птиц, имеющих два и более циклов размножения в одном сезоне, разновозрастность более существенной была во втором цикле (третий не исследовали). Так, в первой кладке белой трясогузки (АО) различия между эмбрионами были равны 11, а в повторной (у той же семейной пары) — 13 стадиям. Достоверно больше в возобновляемых кладках была выражена разновозрастность зародышей у грача [239].

По материалам А. М. Болотникова и А. С. Печерского [27], во втором цикле размножения семейные партнеры у полевого воробья в период откладки яиц насиживали больше, чем в первом. По этой же причине, по-видимому, была увеличенной разновозрастность эмбрионов в возобновленной кладке белой трясогузки. Кроме увеличения плотности насиживания, на величину разновозрастности оказывает влияние физиологическое состояние птиц. Установлено, что насиживание возобновленных кладок начинается при хорошо сформированном наседном пятне, что наряду с увеличением плотности насиживания обусловливает высокий, близкий к теоретически ожидаемому темп развития эмбрионов с момента откладки яиц [239].

Таким образом, особенности развития зародышей в период яйцекладки, выявленные у 88 видов птиц разных таксонов в разных географических зонах, по-видимому, являются общими для класса птиц. Темп развития зародышей увеличивается по мере накопления яиц в гнезде. Величина разновозрастности эмбрионов к завершению кладки наибольшая при относительно непрерывном насиживании (5—22 стадии), при прерывистом насиживании составляет 3—19 стадий и при третьем типе, сочетающем признаки второго и первого, колеблется от 12 до 20 стадий. В зависимости от экологической обстановки тип на-



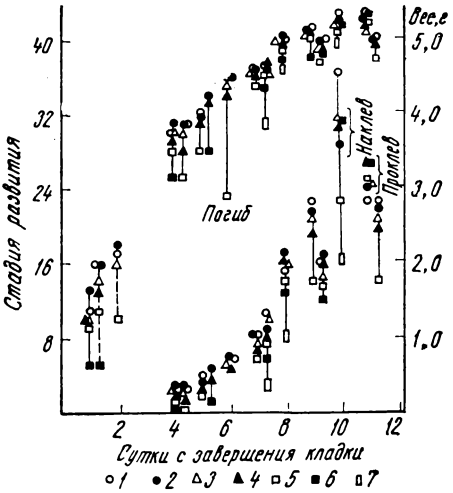


Рис. 42. Темп развития и величина разновозрастности эмбрионов грача.
1—5 — эмбрионы из первого — пятого яиц кладки, соответственно.

Рис. 43. Динамика развития, роста и величина разновозрастности эмбрионов обыкновенного скворца.
1—7 — эмбрионы из первого — седьмого яиц кладки, соответственно.

сиживания в период откладки яиц может изменяться, соответственно изменяется и величина разновозрастности эмбриона. Это свидетельствует о приспособительности поведения птиц и позволяет рассматривать насиживание в сложной цепи поведенческих реакций как заботу о потомстве.

6.2. Гетерохронность развития эмбрионов

Разновозрастность зародышей, возникшая в результате инкубации в период откладки яиц грача (Камское Предуралье), выявлена и на последующих этапах эмбриогенеза (рис. 42). В двух суточных кладках различия между крайними вариантами зародышей равны 10—11 стадиям, в семи-восьмисуточных — 6—8, в десяти-тринадцатисуточных — 4, а в четырнадцатисуточных нередко можно видеть вылупившихся из первых яиц птенцов. Уменьшение величины разновозрастности зародышей к концу эмбриогенеза создает впечатление сглаживания или даже исчезновения различий, возникших в период откладки яиц. Однако нужно иметь в виду, что временная характеристика одной стадии в начале и в конце эмбриогенеза различна. На конечных этапах зародыши грача продвигаются на стадию в сутки или

на три стадии в двое суток, а во вторые-третьи сутки для прохождения одной стадии необходимо 4—6 ч.

К концу откладки яиц разновозрастность зародышей грача по 10 кладкам составила 3,5 суток, а вылупление птенцов в таком же количестве гнезд в том же сезоне и в той же колонии произошло за 2,6 суток. Сглаживание различий происходит потому, что темп развития зародышей в период яйцекладки неодинаков.

Яйца более высокого временного ранга попадают в несколько иные, более высокие температурные условия инкубации, и зародыши в них минуют характерные для эмбрионов из яиц низшего временного ранга торможения развития или количество их сокращается. Сглаживание различий, таким образом, происходит в зародышевом периоде эмбриогенеза (см. главу 7), когда темп развития наиболее высокий. Несмотря на вариабельность продолжительности зародышевого звена онтогенеза у зародышей из яиц любого временного ранга, она наибольшая у эмбрионов из первых яиц (18—19,6 суток), наименьшая — из четвертых-пятых (17—18) яиц. Следовательно, вариабельность зародышевого звена в указанных пределах является нормой реакции для вида. Аналогичные материалы получены по росту и развитию эмбрионов рябинника [242], деревенской ласточки, полевого воробья и обыкновенного скворца (рис. 43). Разновозрастность эмбрионов в кладках скворца, насиживающего прерывисто, была выражена в меньшей степени, чем у грача. Например, в кладках, изъятых через четверо суток после их завершения, различия были равны 6—7 стадиям, в восьмисуточных — 4—6, в десятисуточных 2—3, а птенцы из яиц вылуплялись в течение 0,5—2,5 суток. Следовательно, разновозрастность эмбрионов, возникшая в период откладки яиц, сохранялась и у этого вида, отличающегося от грача типом насиживания.

При значительной индивидуальной изменчивости в темпе развития и величине разновозрастности зародышей северных и южных регионов, географических различий в темпе развития эмбрионов грача и полевого воробья не выявлено. У рябинника из северных регионов темпы развития были увеличены только у зародышей из первых яиц, эмбрионы из последних развивались однотипно как на севере, так и на юге.

Таким образом, гетерохронность развития в раннем онтогенезе птиц является общей закономерностью и одним из механизмов возникновения фенотипической разнородности особей каждого выводка [234]. Возрастная гетерогенность птенцов популяций птиц в течение одного сезона размножения в ареале обусловлена: 1) особенностями насиживания яиц (внутрисемейные различия); 2) разновременностью начала откладки яиц (внутримикропопуляционные различия); 3) разновременностью размножения вида на разных участках ареала (межпопуляционные различия).

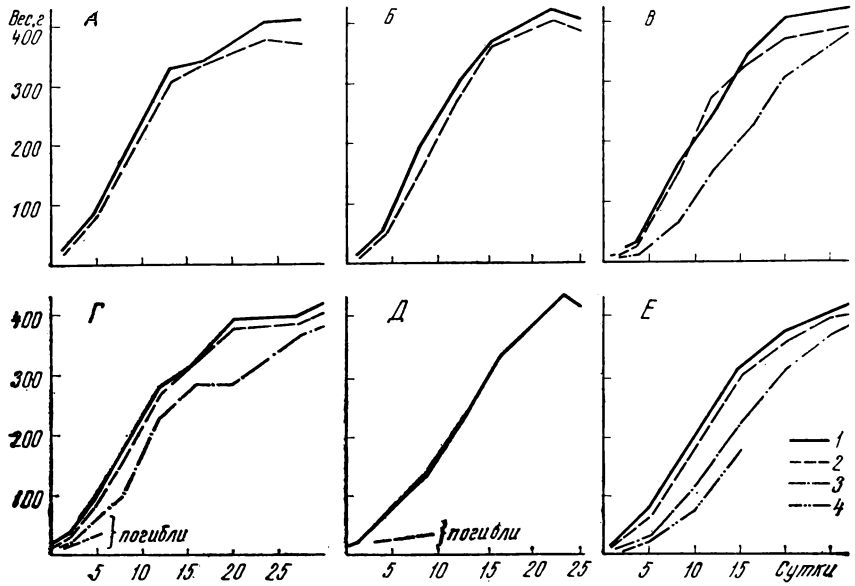


Рис. 44. Особенности роста птенцов грача в зависимости от временного ранга яиц и последовательности их вылупления.

1—4 — птенцы из первого — четвертого яиц кладки, соответственно.

Из исследованных видов наибольшие внутрисемейные различия характерны для грача и рябинника, внутримикро- и межпопуляционные — для рябинника и полевого воробья.

6.3. Разновременность вылупления и особенности роста птенцов

Биологическое значение насиживания во время откладки яиц состоит не только в поддержании жизнеспособности эмбрионов. От плотности насиживания, внутригнездовой температуры в этот период в основном зависит растянутость и порядок вылупления птенцов в кладках. У воробьиных птиц, в отличие от куриных, отсутствует механизм синхронизации вылупления птенцов, и у большинства видов наблюдается равномерное освобождение их от скорлупы. Птенцы из первых яиц к моменту вылупления последних нередко увеличиваются в массе в два-три раза, что положительно отражается на их последующем росте и выживаемости.

Удобным объектом для изучения особенностей роста птенцов [1] при резко выраженной разновременности их вылупле-

[1] Мы не ставим задачей анализировать рост птенцов воробьиных птиц с общебиологической точки зрения. Этим проблемам посвящены работы [16, 17, 18, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 65, 66, 67].

Таблица 24

Рост птенцов грача в зависимости от последовательности их вылупления и временного ранга яиц (Камское Предуралье, 1971 г.)

Возраст, сутки	Первый птенец		Второй птенец		Третий птенец		t-критерий		
	n	$\bar{x}\pm m$	n	$\bar{x}\pm m$	n	$\bar{x}\pm m$	1—2	1—3	2—3
0	6	13,6±0,51	8	13,0±0,36	5	11,6±0,95	1,0	2,0	1,4
5	21	81±2,5	17	63±3,5	9	35±4,0	4,0	9,8	5,5
10	20	202±6,0	16	181±1,1	6	116±14,6	1,7	5,6	3,6
15	20	321±6,4	16	302±3,6	6	222±6,3	2,6	11,1	11,0
20	21	383±6,1	15	364±8,9	6	314±16,7	1,8	3,9	2,7
25	18	409±7,7	12	407±7,8	5	374±11,5	0,2	2,5	2,4
27—30	9	430±12,3	3	417±8,7	3	395±8,2	0,9	2,4	1,8

ния является грач. В его выводках нередко бывает 5—6 особей [241], доживают до вылета от 1 до 3-х птенцов, а типичны выводки из двух особей (рис. 44, *А, Б*). Анализ роста такого выводка показывает, что кривые массы птенцов из первых яиц располагаются выше кривых массы птенцов из вторых яиц. Через 23—24 суток после освобождения птенцов от скорлупы этот показатель стабилизируется и кривая переходит в плато, или начинает снижаться. Нередко птенец из второго яйца, вылупившийся позднее, обгонял в росте птенца из первого яйца.

В выводках из трех птенцов (рис. 44, *В, Г*) кривые массы первых двух особей сближены и изменяются в основном однотипно, а кривая массы третьего птенца существенно отличается. Например, в одном из типичных гнезд третий птенец вылупился на двое суток позднее первого, а через 6 суток пребывания в гнезде отставал от него по массе на трое суток; на девятые сутки — более чем на пять суток. Угол наклона кривой и большая ее прямолинейность у третьего птенца с 14-х по 24-е сутки после его вылупления свидетельствует о проявлении компенсаторного роста, однако он не достигает массы своих собратьев, вылупившихся раньше из первого и второго яиц. В отдельных гнездах рост третьего птенца характеризовался большой неравномерностью.

В том случае, когда в гнезде оставался один птенец (рис. 44, *Д*), его рост в первые 10 дней тоже замедлялся, а в последующее время характеризовался большой прямолинейностью. Так, за 10 сутки гнездового периода из 1—2-го яиц в оптимальных выводках достигали массы около 200 г, а в гнездах с одним птенцом не более 140—160 г. Недостатком в пище задержку роста птенцов малых выводков объяснить нельзя. Скорее всего рост птенцов-одиночек затормаживается под воздействием недостатка тепла, если рассматривать выводок как надорганизменную систему [19].

Объединение при обработке цифровых материалов изменения массы птенцов из разных гнезд в соответствии с временным рангом яиц, позволило получить следующие данные (рис. 44, *Е*, табл. 24). Масса только что вылупившихся некормленных птенцов из первых яиц была наибольшей — 13,6 г, а из третьих — 11,6, что обусловлено размерами яиц. За 10 суток постнатального отногенеза первые птенцы достигли массы 202 г, а третьи только 116 г, неравномерность в росте сохранялась и на последующих этапах. Ко времени вылета птенцов из гнезда первые были тяжелее третьих на 35 г при достоверных статистических различиях. Достоверно большую массу на протяжении всего гнездового периода в сравнении с третьими имели и вторые птенцы. Различия между первым и вторым птенцами достоверны или близки к этому до 20-х суток, в последние сутки они сглаживались. Четвертые птенцы очень редко доживали до четырнадцатисуточного возраста, чаще их гибель наступала в первые пять дней после вылупления [241]. Их рост так же, как и третьих птенцов, был сильно заторможен. В одном из известных случаев за 13 суток птенец из четвертого яйца достиг массы 178 г, тогда как птенцы из первых яиц к этому возрасту имели массу 250—270 г.

О различиях в скорости роста первых и третьих птенцов достаточно убедительно свидетельствует величина их относительного прироста за равные промежутки времени. Так, с первых по пятые сутки гнездового периода масса первых птенцов возросла на 596 %, а третьих только на 302 %; с 11 по 20-е сутки, наоборот, ежесуточный усредненный прирост третьих птенцов был в 1,3 раза выше, чем первых. Эти различия сохранились до 25-х суток, а с 26 по 28-е прирост всех трех птенцов имел близкие значения (102—105 %).

Величина разновозрастности и общая масса птенцов, при которых наступает гибель последних вылупившихся птенцов, неодинаковы в разных гнездах, однако с полной определенностью можно сказать, что птенцы, освободившиеся от скорлупы через трое и более суток после первых, как правило, гибнут. Предстоит выяснить, чем это обусловлено: характером кормления, составом пищи, на что обращают внимание У. О. Роозимаа [179], Н. П. Воронов [44], поведением старших птенцов, качеством яиц и каково влияние наследственных летальных факторов [243,6]. Небольшие наблюдения, проведенные на грачах, позволяют констатировать следующее. Когда в гнездах оставляли двух птенцов из последних яиц (в больших выводках они обычно гибнут), они нормально росли и вылетали из гнезд. Следовательно, причина гибели не только в составе яиц, хотя и не исключается влияние этого фактора, а в разновременности вылупления птенцов. В целом у грача успешность размножения колеблется от 36,3 до 49,8 %. Из них на долю эмбриональной смертности приходится 19—23 %, гибель птенцов от числа вы-

лупившихся составляет 43—50 % в разные годы, в разных микропопуляциях (поселениях). Это позволяет предположить, что загруженность популяции грача наследственными летательными факторами значительно выше, чем у полевого воробья (9—16 %, [79]).

Неясным остается вопрос о компенсации задержки роста третьих птенцов к моменту вылета их из гнезда. В экспериментах, проведенных на домашней курице [110], показано, что задержка роста как при длительном, так и кратковременном недокорме в последующем, даже при нормальном кормовом рационе, не компенсируется полностью. М. В. Мина и Г. А. Клевезаль [136] предполагают, что у птиц способность к компенсаторному росту значительно слабее, чем у млекопитающих.

Каков бы ни был вывод относительно окончательной массы птенцов грача из третьих яиц, ясно одно: их рост заметно отличается в гнездовой период от птенцов из первых яиц, и задержка развития происходит в то время, когда наблюдается наибольшая скорость роста как массы тела, так и внутренних органов птенцов [242]. Существование внутрисемейных различий в скорости роста птенцов характерно не только для грача, но и для некоторых других птенцовых птиц, насиживающих прерывисто и имеющих меньшую растянутость вылупления птенцов [161, 163, 211, 201].

Таким образом, рост птенцов при условно принятых равных кормовых условиях биотопа зависит не только от величины выводка, но и разновременности вылупления, а конечные размеры — от временного и весового рангов яиц. Фенотипическая разновидность особей каждого гнезда, возникшая в период эмбриогенеза, не уменьшается к концу гнездового периода, а увеличивается под влиянием условий существования.

Обобщая материалы главы, подчеркнем биологическое значение выявленных закономерностей.

1. При всех типах насиживания темп развития и величина разновозрастности эмбрионов в кладках к моменту их завершения меньше теоретически ожидаемой. Замедленный темп развития зародышей, определяемый поведением наседки и развитием наседного пятна, биологически оправдан, поскольку обусловливает меньшую в сравнении с ожидаемой растянутость вылупления птенцов. А это, в свою очередь, немаловажно для их выживаемости в постнатальном онтогенезе.

2. Гетерохронность развития зародышей, возникшая под влиянием насиживания в период откладки яиц и сохраняющаяся (либо увеличивающаяся) в постнатальном онтогенезе, является общей закономерностью для класса птиц и наряду с гетерогенностью яиц одним из механизмов возникновения фенотипической разнородности особей одного выводка, а следовательно, и популяции в целом.

ГЛАВА 7

ПЕРИОДИЗАЦИЯ И ТЕМП ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ПТИЦ

7.1. Экологический принцип периодизации эмбриогенеза птиц

Выделение этапов эмбриогенеза, характеризующихся определенными признаками зародышей, проведено несколькими исследователями. К. М. Бэр [43] все развитие цыпленка в яйце разделил на периоды согласно особенностям кровообращения. М. В. Орлов [145, 146] положил основу периодизации физиологические изменения в яйце и типы реакции зародышей на воздействие внешних факторов, Г. К. Отрыганьев [148, 149, 150] — патолого-анатомические отклонения в развитии эмбрионов. Разные принципы выделения моментов эмбриогенеза привели к различиям в количестве периодов (от 3 до 11). Разную смысловую нагрузку в указанных работах несет термин «период», нередко отождествляющийся со «стадией».

Поэтому при описании эмбриогенеза птиц нами использована терминология, предложенная Г. А. Шмидтом [228]: стадия — давно установившаяся, наиболее мелкая единица периодизации, основывающаяся на мелких изменениях организма в процессе его развития; период — вторая, более крупная единица; звено — самая крупная единица периодизации онтогенеза животных.

Рассматривая периодизацию зародышевого развития (зародышевое звено) с позиций Г. А. Шмидта, подчеркнем, что таблицы стадий разработаны для сравнительно небольшого числа видов (преимущественно домашних) птиц, являющихся выводковыми. Так, В. Гамбургер и Г. Гамильтон [261] выделили в зародышевом развитии домашней курицы 46 стадий. Таблицы стадий нормального развития созданы также для фазана — *Phasianus colchicus* [259], домашнего японского перепела — *Coturnix coturnix japonica* [294].

В основу деления зародышевого звена на периоды М. Н. Рагозиной [172, 174] положен экологический принцип: изменение способов и источников питания зародыша наряду с изменением способов газообмена и выделения продуктов азотистого обмена, т. е. изменение связи развивающегося организма со средой. Этот

принцип использован в данной работе при выделении периодов развития у птенцовых птиц.

Первоначально в эмбриогенезе зародышей домашней курицы М. Н. Рагозина выделила три периода — зародышевый, предплодный и плодный, как и у зародышей млекопитающих [227], а затем обособила четвертый — период вылупления [172, 174]. Заметим, что определяя верхнюю границу зародышевого периода во времени (более семи суток с откладки яйца), М. Н. Рагозина не называет конкретную стадию развития зародыша. Об этом можно лишь догадываться по описанию начала предплодного периода с 34-й стадии. Предплодный период у курицы менее продолжителен, чем зародышевый. Он начинается с конца восьмых и заканчивается в начале 14-х суток, плодный соответственно с начала 14-х до начала 20-х суток инкубации. Период вылупления занимает около двух суток инкубации и около суток после освобождения цыпленка из яйцевых оболочек.

Г. А. Шмидт [227], рассматривая типы эмбриогенезов и их приспособительное значение, считает неправомерным выделение у птиц периода вылупления на основании того, что рождение у плацентарных млекопитающих не обособлено при очевидном сходстве этих процессов. Его довод нам кажется вполне убедительным.

У плацентарных млекопитающих признаками окончания зародышевого периода считается полная редукция сомитов и бранхимеров, образование мышечных трубочек, дифференцировка пальцев [20]. В раннем предплодном периоде образуются хрящевые закладки скелета, наступает поворачивание закладок передних конечностей вокруг продольной оси на 90°, а несколько позднее и задних [227]. У выводковых птиц, по шкале В. Гамбургера и Г. Гамильтона, поворот задних конечностей начинается на 30-й, а заканчивается на 32-й стадии. Удлинение второго пальца крыла, изменение контура перепонки между пальцами позволяет уже на 32-й стадии отнести зародыш к классу птиц (признаки класса проявляются в предплодном периоде). Исходя из сказанного, за верхнюю границу зародышевого периода как птенцовых, так и выводковых птиц следует принять 31-ю стадию.

Одним из главных тестов для выделения границ предплодного и плодного периодов зародышевого звена онтогенеза выводковых птиц, по М. Н. Рагозиной, является динамика белковой оболочки яйца, ибо она отражает смену источников питания. Применительно к птенцовым такие сведения в литературе ограничены одним видом без указаний стадий [293].

По данным М. Н. Рагозиной [173] и Г. К. Отрыганьева и др. [150], в динамике массы белковой оболочки домашней курицы четко прослеживаются четыре этапа (рис. 45). На первом этапе, охватывающем первые-вторые сутки инкубации, масса белковой оболочки изменяется незначительно. С 3-х по 6, 5—7-е

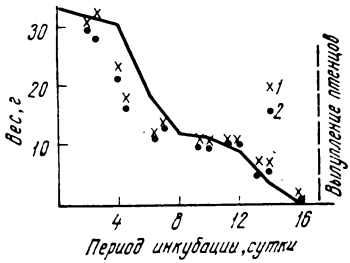


Рис. 45. Изменение белковой оболочки яйца домашней курицы в процессе развития.
1 — режим инкубации с охлаждениями; *2* — контроль.

сутки она убывает почти в три раза, стабилизируясь на уровне 10—13 г до 12-х суток. А с 13-х по 16,5 сутки масса его вновь резко снижается. Белок при этом перемещается по серозо-амниотическому каналу в полость амниона и становится дополнительным источником питания. Выявлено, что режим инкубации с периодическими охлаждениями яиц замедлял этот процесс в сравнении с контролем, однако характер кривой массы белка был однотипным. Переход воды и растворенных в ней минеральных веществ заканчивался к 30—31-й стадиям развития зародышей, а перемещение белка в амниотическую полость зародышей начиналось с 39-й стадии. У воробьиных птиц четко прослеживаются эти же четыре этапа. Так, у грача в первые и даже третьи сутки (для эмбрионов из первых яиц) масса белка изменялась незначительно, а к шестым суткам уменьшилась в три раза. Стабилизация веса происходила с седьмых по 11—12-е сутки. Перемещение белка в полость амниона зародышей отмечено с 12—13-х по 14—15-е сутки инкубации. Такая вариабельность в сроках изменения массы белка объясняется различиями в темпе развития зародышей как в одном гнезде, так и в гнездах разных семейных партнеров. В яйцах более высокого временного ранга белок начинал убывать раньше, стабилизировался, раньше обнаруживался и в амниотической полости зародышей. Сопоставление изменений белка и степени развития зародышей выявило менее значительную вариабельность этого процесса. Например, переход воды из белка в желток приурочен к 15—28-й стадиям, стабилизация веса происходила на 29—37-й стадиях, а перемещение в полость амниона — с конца 37-й — начала 38-й стадии развития эмбрионов.

Белковый мешок у зародышей грача замыкается в остром конце яйца на 37-й, а под дном желточного мешка на 37—38-й стадиях. Поскольку на 37-й стадии у многих зародышей вес белка меньше, чем на 36-й, есть основание полагать, что его перемещение в полость амниона начинается до времени полного замыкания белкового мешка. На 37-й стадии развития грача серозо-амниотический канал заполнен белком, на 38-й — часть белка находится в полости амниона, а на 39-й — вся полость амниона заполнена белком (рис. 46). Таким образом, основная масса белка перемещается в амнион зародышей на 38-й и 39-й стадиях, а на 40-й в белковом мешке он не обнаруживается или у отдельных особей остается в малых количествах.

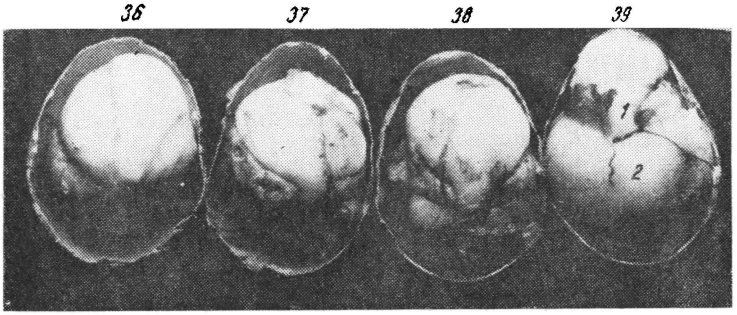


Рис. 46. Перемещение белка в полость амниона у зародышей грача на 37—39-й стадиях развития.

1 — серозо-амниотический канал, *2* — белок в полости амниона. Цифры на рисунке — стадии развития.

У обыкновенного скворца и полевого воробья вес белка уменьшается до пятых суток инкубации со времени завершения кладки. Вариабельность темпа развития зародышей в кладках не дает возможности четко выделить этап стабилизации белка перед его перемещением в полость амниона. Однако на рис. 46 хорошо видно, что у зародышей из первых яиц, более развитых, этот процесс наступает раньше. Например, в кладке обыкновенного скворца, изъятой через восемь суток после ее завершения, у зародыша из первого яйца белок в белковом мешке совсем отсутствовал, а у зародыша из седьмого яйца его было около одного грамма. В кладке, изъятой через девять суток, белок обнаружен только у эмбриона из шестого яйца, у остальных его уже не было. Аналогичные материалы получены и для полевого воробья и рябинника.

Таким образом, у зародышей воробьиных внутрикишечное усвоение белка начинается на 37-й стадии, а не на 39-й, как у выводковых куриных птиц. Кроме того, у выводковых птиц до 42-й стадии белок в небольшом количестве имеется в белковом мешке, у птенцовых на 41-й стадии его уже нет совсем. Отсюда за верхнюю границу предплодного периода эмбрионов воробьиных птиц нужно принять 37-ю стадию [234]. И, наконец, плодный период развития выводковых птиц заканчивается 46-й, а птенцовых — 43-й стадией.

7.2. Стадии развития воробьиных птиц

Как показали исследования эмбриогенеза птиц разных экологофизиологических групп, таблицы стадий нормального развития, разработанные для выводковых, к птенцовым могут быть применены ограниченно. Это обусловлено как гетерохрониями в

Таблица 25

Стадии развития зародыша воробьиных птиц

Сутки инкубации	Номер стадии	Характерные признаки
		Зародышевый период (1—31-я стадии)
1	1	В только что снесенном неинкубированном яйце бластодиск имеет округлую форму при величине диаметра 1,8—2,0 мм (грач), 2,1±0,03 мм (полевой воробей). Граница светлого и темного поля на препаратах видна неясно
	2	Зародышевый диск увеличен в 1,2—1,5 раза. Первичная полоска на хорошо выделяющемся светлом поле не видна или находится в самом начале образования. Желток отделяется от светлого поля без разрушения бластодермы
	3	Первичная полоска по длине больше, чем по ширине, но бороздки на ней еще не образовалось. Светлое поле имеет округлую форму
2	4	На первичной полоске образовалась первичная бороздка (углубление). На переднем конце полоски виден гензеновский узелок и первичная ямка. Светлое поле имеет грушевидную форму
	5	Впереди первичной полоски и гензеновского узелка в виде стержнеобразной структуры просматривается хорда (головной отросток). Боковые контуры светлого поля имеют грушевидную форму, а середина его приподнята в форме купола
	6	Над головным отростком образовались короткие (по длине равны первичной полоске) и широкие нервные валики. Впереди их образуется эктодермальная головная складка. Разделения туловищной мезодермы на сомиты еще нет, слабо просматривается первая борозда
	7	Начало сегментации осевой мезодермы. Образовались одна-две пары сомитов, считая полностью отшнурованные
	8	Сомитов 3—5 пар. Нервные складки сближены в области среднего и заднего мозга, их краниальная часть выглядит в виде петли, подворачивающейся вентрально. Границы сосудистого поля желточного мешка, в котором появились кровяные островки, отчетливо видны. Первичная полоска уменьшилась в размерах, но остатки ее заметны
3	9	Сомитов 6—7 пар. В головном отделе образуются или образовались три первичных мозговых пузыря. Передний невропор открыт (в конце стадии замкнут, но спайка хорошо просматривается). Нервные валики в области сомитов сближены, в каудальном конце отстоят друг от друга на значительном расстоянии. Кровяные островки видны не только в темном, но и в светлом поле желточного мешка. Сердце зародыша имеет вид прямой раздваивающейся трубки

Сутки инкубации	Номер стадии	Характерные признаки
	10	Первый мозговой пузырь несколько сжат в передне-заднем направлении, другие по величине незначительно отличаются друг от друга и отграничены углублениями. Сужения глазных пузырей в их основании еще нет. Сомитов 8—9 пар
	11	Первый мозговой пузырь сжат в передне-заднем направлении, а глазные пузыри только начинают сужаться в основании. Второй мозговой пузырь значительно крупнее третьего. В области заднего мозга видны углубления, широко открытые сверху — слуховые ямки. Головной мозг изогнут в дорзо-вентральном направлении. Сомитов 10—12 пар
	12	Глазные пузыри сужены у основания и соединены с конечным мозгом с помощью зрительных стебельков. Проксимальные участки пузырей начинают впячиваться внутрь. Головной мозг изогнут в дорзо-вентральном направлении. Намечается начало поворота головной части зародыша на левый бок. Сердце в виде изогнутой трубки выступает справа. Часть кровяных островков в желточном мешке соединилась капиллярами. Головная складка амниона прикрывает конечный мозг и глазные бокалы. Сомитов 12—13 пар
	13	Голова зародыша поворачивается на левый бок, поэтому левый глазной бокал виден частично или совсем не виден. Ось переднего мозга с осью заднего образует тупой угол. Появляются шейный и туловищный изгибы тела. Сердце в виде изогнутой трубки выступает справа. Амнион прикрывает головной мозг до уровня слуховых ямок. Капиллярная сеть в желточном мешке выражена более отчетливо особенно в области будущих боковых желточных артерий. Сомитов 14—16 пар
4	14	Изгиб головного мозга увеличен так, что оси переднего и заднего отделов его образуют прямой или близкий к прямому угол (на рисунке начало стадии). Поворот тела на левый бок достигает 4—6-й пары сомитов. Общее число сомитов 16—18 пар, они распространяются до уровня боковых желточных артерий. Шейный изгиб представляет широкую дугу, хорошо выражен туловищный изгиб тела. Амнион прикрывает головной мозг до уровня первых пар сомитов. В сосудистом поле желточного мешка просматриваются тонкостенные кровеносные сосуды.
	15	Оси переднего и заднего мозга образуют острый угол. Поворот туловища достигает 7—9-й пары сомитов из 20—22 образовавшихся к этому времени. Амнион прикрывает головной мозг и 4—7 пар сомитов, его складка располагается на уровне вершины сердца или немного ниже. Три жа-

Сутки инкубации	Номер стадии	Характерные признаки
		берных дуги и щели видны отчетливо. Сердце *s*-образно изогнуто, сосудистая система желточного мешка сформирована
	16	Изгибы головного мозга и шейный увеличены. Ось продолговатого мозга с осью тела образуют почти прямой угол. Угол между передним и задним мозгом острый. Поворот тела на левый бок достигает 11—13-й пары сомитов. Из образовавшихся 22—24 пар сомитов амнион прикрывает 10—12. Складка амниона расположена на 2—3 пары сомитов выше уровня боковых желточных артерий. Заметны утолщения мезодермы в области конечностей. Почка хвоста отделена от желточного мешка и имеет округлый контур
	17	Поворот туловища на левый бок достигает 13—15-й пары сомитов, туловищные складки распространились вдоль большей части тела (до 23-й пары). Из 25—28 образовавшихся сомитов амнион прикрывает 15—17, его складка располагается на 1—2 пары сомитов ниже уровня боковых желточных артерий. Почки крыльев и ног представляют собой слегка выпуклые образования примерно одинаковой величины. Почка хвоста имеет коническую форму, несколько изогнута вентрально и несегментирована. Аллантоиса еще нет
	18	Поворот тела на левый бок не закончен. Шейный изгиб увеличен настолько, что оси туловища и продолговатого мозга составляют прямой угол. Туловище сегментировано до заднего уровня почки ноги (27—29 пар сомитов). Длина почки ноги в четыре раза короче ее ширины (от основания до вершины). Амнион прикрывает все тело, за исключением участка в области почек ног. Величина неприкрытого участка варьирует. Аллантоис виден как небольшой толстостенный вырост задней кишки
	19	Поворот тела на левый бок заканчивается или уже закончен. Наружный контур спины выглядит в виде прямой линии и почти параллелен оси продолговатого мозга. Общее число сомитов 28—32. Длина почек конечностей примерно в три раза меньше их ширины. Почка хвоста изогнута, ее конец направлен вперед и несколько вверх. Степень развития амниона варьирует, однако небольшой открытый участок туловища в области почек ног еще сохраняется. Аллантоис в диаметре чуть меньше ширины почки ноги
5	20	Поворот туловища на левый бок закончен, оно изогнуто в форме подковы: ось продолговатого мозга параллельна оси туловища. Почки конечностей уплощены, их наружные контуры асиммет-

Сутки инкубации	Номер стадии	Характерные признаки
		ричны: вершины смещены в каудальном направлении. Почка крыла несколько крупнее почки ноги. Длина почки крыла и ноги в 2—2,5 раза меньше их ширины. Сомиты в количестве 32—34 распространились до половины почки хвоста. Туловищные складки на брюшной стороне зародыша сомкнуты со стороны хвоста до верхнего уровня почки ноги, с головной — до середины почки крыла. Первая и вторая жаберные дуги значительно массивнее третьей и четвертой. Первая и вторая щели глубокие, третья и четвертая представляют собой короткие и узкие углубления. Амнион полностью замкнут (на рисунке не показан). Аллантоис в диаметре меньше ширины почки ноги и не васкуляризован
	21	Туловище зародыша изогнуто в форме подковы, передний мозг приближается к хвостовому отделу. Задние контуры конечностей круче, чем передние, и образуют с основанием угол около 90°. Длина почек конечностей меньше их ширины в 1,7 раза. Сомитов 35—36 пар. Передний конец верхнечелюстного отростка достиг уровня хориоидальной щели глаза. Нижнечелюстной отросток и вторая висцеральная дуга близки по величине. Туловищные складки соединились со стороны головы до нижнего уровня почки крыла, со стороны хвоста до середины почки ноги. Аллантоис васкуляризован, по величине чуть крупнее почки ноги, достигает головы зародыша, но не прикрывает ее. Глаза не пигментированы
	22	Вершины почек конечностей направлены каудально. Ширина почки крыла в 1,4 раза больше ее длины. Вторая жаберная дуга незначительно длиннее первой и частично прикрывает третью. Верхнечелюстной отросток челюстной дуги увеличен в ширину и по этому измерению примерно равен половине нижнечелюстного отростка. Аллантоис в два раза крупнее среднего мозга, он частично прикрывает хвостовой отдел зародыша и часть конечного мозга. Глаза не пигментированы
	23	Ширина почки крыла в 1,2 раза больше ее длины. Передний и задний контуры конечностей параллельны, но расширения пальцевых пластинок еще нет. Вторая жаберная дуга длиннее первой, ее дистальный конец имеет коническую форму. Верхнечелюстной отросток челюстной дуги расширился и по величине близок к нижнечелюстному. Сегментация тела заканчивается или закончена. Из 36—38 образовавшихся сомитов 10 пар располагаются от уровня третьей жаберной дуги до верхнего уровня почки крыла. 12 пар — до переднего уровня почки ноги и остальные 14—16

Сутки инкубации	Номер стадии	Характерные признаки
		пар — в крестцово-копчиковом отделе. Аллантоис прикрывает почку хвоста, часть почки ноги и конечного мозга. Глаза слабо пигментированы, причем только с затылочной стороны зародыша
	24	Длина и ширина почки крыла одинаковы, а длина почки ноги несколько меньше ее ширины, намечается расширение пальцевых пластинок. Вторая жаберная дуга, имеющая конусовидную форму, значительно массивнее первой, прикрывает часть первой и третьей дуги. Четвертая жаберная щель видна как короткая прорезь. Неравномерность распределения пигмента в радужной оболочке глаза сохраняется: более пигментированы участки глаза с затылочной стороны и со стороны конечного мозга. Аллантоис прикрывает хвостовой отдел зародыша, почку ноги и передний мозг, часть почки крыла (на рисунке умышленно сжат)
6	25	Длина конечностей больше, чем их ширина, пальцевые пластинки расширены. Крыло согнуто в локте, сгиб ноги в коленном суставе слабо выражен. Верхнечелюстной отросток достиг переднего края глаза, от обонятельной ямки отделен углублением, частично прикрывает нижнечелюстной отросток. Вторая дуга по-прежнему массивнее и длиннее первой и прикрывает третью в форме «воротника». Возвышение клюва еще не просматривается в профиль. Аллантоис по величине несколько меньше или равен зародышу
	26	Крыло согнуто в локте, нога в коленном суставе. Пальцевые пластинки имеют округлую форму, их ширина незначительно больше предплечья и голени. Крыло вытянуто вдоль тела так, что проксимально-дистальная ось предплечья почти параллельна оси туловища. Пальцевая пластинка ноги еще не достигла хвостового отдела зародыша. Верхнечелюстной отросток увеличен в сравнении с предыдущей стадией и имеет трапециевидную форму (верхняя сторона трапеции имеет углубление). Контур нижнечелюстного отростка асимметричен. Его вершина смещена в сторону верхнечелюстного отростка и прикрыта им. «Воротник» хорошо выражен и разделен с нижнечелюстным отростком овальным углублением. Клюв просматривается в профиль в форме небольшого возвышения (выступает не дальше трапециевидного выступа верхнечелюстного отростка). Обонятельная ямка из округлой становится ромбовидной. Аллантоис по размерам больше зародыша
7	27	Пальцевые пластинки крыла и ноги широкие и асимметричные, разделение их на пальцы слабо заметно. Контур пальцевой пластинки крыла име-

Сутки инкубации	Номер стадии	Характерные признаки
		ет ромбовидную форму. Будущий первый палец проецируется на ось предплечья почти под прямым углом, третий — под углом около 45°. Контур пальцевой пластинки ноги округлый, будущий первый палец проецируется на ось голени под прямым углом, четвертый под углом около 50°. Ширина пальцевой пластинки больше длины цевки с третьим пальцем в 1,5 раза. Контур нижней поверхности верхнечелюстного отростка представляет собой волнистую линию. Нижнечелюстной отросток увеличился, но не достигает клюва на расстояние, равное диаметру хрусталика, на нем появилась продольная бороздка. Клюв попрежнему виден в форме небольшого возвышения, его вершина направлена в сторону нижнечелюстного отростка. Нозомедиальный и нозолатеральный отростки клюва равны по длине
	28	Видно разделение пластинки крыла на пальцы неглубокими бороздками. Первый палец наклонен к оси предплечья под углом около 60°. Второй палец массивнее и длиннее первого в 1,3 раза и незначительно длиннее третьего. Задняя поверхность крыла (со стороны 3-го пальца) представляет прямую линию. Разделение на пальцы пластинки ноги едва заметно. Проекция первого пальца такая же, как и на 27-й стадии, четвертый палец наклонен к оси голени под углом около 30°. Контур перепонки округлый, длина будущих 2—4-го пальцев примерно одинакова.
8	29	Нижнечелюстной отросток удлинился и отстоит от клюва на расстоянии чуть меньшем, чем диаметр хрусталика. Вершина нижнечелюстного отростка направлена вперед и вверх, поэтому в профиль не видна (прикрыта верхнечелюстным отростком). Клюв отчетливо виден в профиль. Нозомедиальные отростки его несколько длиннее нозолатеральных Между пальцами крыла видны небольшие углубления, контур перепонки прямой. Второй палец в 1,8—2 раза длиннее первого. Цевка и пальцевая пластинка ноги несколько изогнуты в сторону первого пальца. Короткие пальцы, имеющие одинаковую длину, разделены углублениями, контур перепонки между пальцами прямой. Ширина пальцевой пластинки в 1,2 раза больше длины цевки с третьим пальцем. Нижнечелюстной отросток увеличился и приближается к клюву. Его вершина направлена вперед и вверх. «Воротник» заметно уплощен в сравнении с 28-й стадией, однако хорошо выделяется. Клюв заметно увеличен и отделен от верхнечелюстного отростка глубокой бороздой
	30	Второй палец крыла заметно длиннее третьего и

Сутки инкубации	Номер стадии	Характерные признаки
		особенно первого. Контур перепонки между пальцами слегка вогнутый. Пальцевая пластинка ноги выступает за хвостовой отдел зародыша. Пальцы разделены глубокими бороздами, контур перепонки между 1-м и 2-м пальцами слегка вогнутый, а между остальными прямой. Длина цевки с 3-м пальцем равна ширине пальцевой пластинки. Заметно начало поворота ноги вокруг продольной оси в сторону первого пальца (пронация). Нижнечелюстной отросток приближается к клюву. Шея зародыша удлинена: расстояние между нижнечелюстным отростком и «воротником» равно диаметру хрусталика. Нижняя поверхность клюва составляет прямой угол с нижней поверхностью верхнечелюстного отростка. Яйцевого зуба на кончике клюва нет. Хвостовой отдел зародыша имеет конусообразную форму и направлен параллельно оси туловища, крючкообразный изгиб на его конце исчез (на последующих стадиях происходит разгибание крестцово-копчикового отдела). Обрастание глаза со стороны промежуточного мозга хорошо заметно. В переднем углу глаза появляется зачаток мигательной перепонки. Со стороны хориоидальной щели в форме валика появляется нижнее веко
	31	Второй палец крыла значительно массивнее первого и третьего и несколько наклонен к оси предплечья. Контур перепонки слегка вогнут в области дистального конца первого пальца. Пронация ноги составляет 40—60°. Пальцы конечностей четко разграничены перепонкой, которая стала тонкой. Ее контур между первым и вторым пальцами вогнутый, между остальными прямой. Третий палец массивнее других. Длина цевки с третьим пальцем больше ширины пальцевой пластинки в 1,4 раза. Нижняя челюсть разогнута, ее передний край хорошо виден в профиль и приблизился к клюву. Верхнечелюстной отросток слился с клювом. Длина клюва от его основания до верхушки не превышает диаметра хрусталика. Яйцевого зуба нет.
		Предплодный период (32—37-я стадии)
9	32	Второй палец крыла по-прежнему массивнее других и наклонен к оси предплечья. Между плечом и предплечьем образовалась перепонка. Задний контур крыла представляет прямую линию, передний — вогнутый. Пронация ноги закончена, появился ее изгиб в интертарзальном сочленении. Контур перепонки между ясно разграниченными пальцами слегка вогнутый. Верхушка нижней челюсти достигла клюва. Клюв удлинен, на его верхушке образовался яйцевой зуб. Нижний свод

Сутки инкубации	Номер стадии	Характерные признаки
	33	клюва сильно вогнутый. Ось спинной поверхности туловища эмбриона и его копчикового отдела образует прямой угол. Длина шеи от нижней челюсти до «воротника», который уменьшен в размерах, равна примерно двум диаметрам хрусталика Кисть согнута в сторону третьего пальца, поэтому контур задней поверхности крыла вогнутый. Второй палец у крыла в 2,5 раза длиннее первого, перепонка между ними хорошо видна и имеет углубление в области середины второго пальца. Нога, согнутая в метатарзальном сочленении, выступает за копчик на длину пальцевой пластинки. Пальцы из конусовидных становятся одинаковыми по толщине на всем протяжении, их длина в 1,2—1,5 раза больше ширины. Третий палец незначительно крупнее других. Перепонка между пальцами тонкая, контур ее вогнутый; 6—8 склеральных сосочков видны как светлые нечетко очерченные образования (лучше выявляются при воздействии жесткого фиксатора). Перьевые бугорки на спине зародыша выражены слабо. Конец клюва крючкообразно изогнут, нижний свод верхней челюсти вогнутый
	34	Первый палец крыла короче второго примерно в три раза, перепонка между первым и вторым пальцами ноги редуцирована до середины второго, ее контур между остальными пальцами сильно вогнутый. Длина пальцев больше их ширины в 1,8—2 раза. Очертание раскрытия век имеет округлую форму, склеральных сосочков 10—12, мигательная перепонка видна в углу глаза. Нижняя челюсть незначительно короче верхней и попрежнему имеет вогнутый свод. Перьевые бугорки в количестве 2—3 рядов с той и другой стороны средней линии спины заметны как небольшие округлые возвышения. Два ряда их слабо выделяются по наружному краю копчика, который в это время копьеобразно расширен
10	35	Второй палец крыла в 3,5 раза длиннее первого, перепонка сохранилась только у их основания. Перепонка между пальцами ноги сильно редуцирована: между первым и вторым она имеется только у основания, между остальными вогнута до середины пальцев (в конце стадии она сохраняется в виде оторочки). Первый палец отставлен и выделяется при рассмотрении ноги сбоку. Веки прикрывают глаз до уровня склеральных сосочков. Очертание век округлое. В межлопаточном, дорсальном, крестцовом отделах спинной птерилии видны перьевые бугорки, на других птерилиях и аптериях они отсутствуют

Сутки инкубации	Номер стадии	Характерные признаки
11	36	Второй палец крыла в четыре раза длиннее первого. Непигментированные перьевые бугорки (сосочки) есть на задней поверхности предплечья, кисти, на перепонке крыла. Пальцы ног, имеющие слегка бугорчатую поверхность и конусообразные когти, прямые и несколько расставлены. Первый палец проецируется на цевку под углом около 45°. Контур век имеет эллипсоидную форму, мигательная перепонка приближается к склеральным сосочкам, но не прикрывает их. В углах рта появились клювные валики, нижняя челюсть чуть короче верхней. Перьевые бугорки отсутствуют или слабо выражены на головной и голенной птерилиях, не видны в области аптерий
12	37	Крыло и нога массивнее, чем на предыдущей стадии. Заметно увеличена ширина кисти, на перепонке и первом пальце появились зачатки пигментированного эмбрионального пуха. Пальцы ног слегка согнуты, подушки пальцев высокие, разделены овальными бороздами, поверхность их гладкая. Коготь первого пальца становится крючковатым, других — остается прямым. Контур век имеет эллипсоидную форму. Нижнее веко приблизилось к хрусталику, мигательная перепонка не достигает его. Верхняя челюсть заметно длиннее нижней, выемка на ней стала пологой. Перьевые зачатки слабо видны на голенной птерилии и лобном участке головной птерилии *, а на остальных птерилиях выражены хорошо. На спинной, плечевой, крыльевой, бедренной, хвостовой (у многих видов и на головной) птерилиях сосочки удлинены, но имеют разную величину: на передней поверхности крыла невысокие и слабозаметные, на задней поверхности предплечья один из трех рядов длиннее, на кисти выделяется один из двух образовавшихся рядов. На спинной птерилии 2—4, а на остальных перечисленных по 1—2 ряда сосочков пигментированы (у полевого воробья пигментация выражена очень слабо). Редкие и беспорядочно расположенные непигментированные перьевые бугорки заметны и в области аптерий.
13	38	Плодный период (38—43-я стадии) Раскрытие глаза имеет эллипсовидную форму. Нижнее веко приближается к середине хрусталика. Верхнее веко и мигательная перепонка достигли хрусталика. По краю век отчетливо видны два ряда перьевых бугорков. Клюв довольно массивный. Вершина нижней челюсти, на которой

* Названия птерилии указаны по Г. А. Носкову и Т. А. Рымкевич [44].

Сутки инкубации	Номер стадии	Характерные признаки
		ясно выражен центр ороговения, достигает уровня заднего края ороговевшего участка верхней челюсти. На предплечье три ряда пигментированных перьевых сосочков, на кисти два. Длина сосочков среднего ряда в первом участке примерно в 3 раза больше их ширины, а на кисти длина и ширина сосочков одинакова. На передней поверхности кисти форма сосочков овальная. Когти пальцев ног уплощены и чуть изогнуты вентрально (на первом в большей степени). Подушки пальцев гладкие. На передней поверхности цевки слабо выделяются поперечные возвышения — границы будущих щитков. Перьевые зачатки на птерилиях удлинились незначительно, их вершины имеют коническую форму, пигментация увеличилась. Перьевые сосочки на птерилиях и аптериях на этой стадии достигают максимального развития. На последующих стадиях происходит их инволюция, особенно на аптериях. Появились первые признаки впячивания клоаки: на куполообразном возвышении с дорзальной стороны видно узкое короткое углубление в форме полукольца.
14	39	Длина эмбрионального пуха на задней поверхности кисти примерно равна длине первого пальца. На передней поверхности кисти зачатки, имеющие коническую форму, слабо пигментированы. На передней поверхности цевки хорошо видны восемь щитков (грач), их боковые контуры бороздками не отграничены. На задней поверхности цевки мелкие чешуйки видны только на дистальном и проксимальном концах. Между крупными подушками на пальцах появились мелкие, они разделены глубокими узкими бороздами и так же, как и крупные, покрыты мелкими чешуйками. Коготь первого пальца загнут вентрально под прямым углом, на остальных пальцах изгиб равен 30—40°. Эмбриональный пух на спинной, плечевой и бедренной птерилиях удлинен не менее чем в два раза в сравнении с 38-й стадией (у полевого воробья зачатки не увеличиваются). Сосочки на копчике увеличены незначительно, вершины сосочков тонкие, не пигментированы и крючкообразно изогнуты. Впячивание клоаки имеет форму полуовала
15	40	Узкая глазная щель имеет форму плосковыпуклой линзы. Мигательная перепонка перекрывает половину раскрытия век. Конец клюва несколько изогнут, ноздря имеет овальную форму, закрыта перепонкой и окружена небольшим валиком. Нижняя челюсть незначительно короче верхней, валики в углах рта расширены. Кожа на цевке выглядит грубозернистой, щитки на цевке и паль-

Сутки инкубации	Номер стадии	Характерные признаки
16	41	цах отчетливо видны, однако их боковые границы еще не отделены бороздами. Изгиб когтя первого пальца больше прямого угла, угол сгиба когтей на других пальцах равен 45—60°. Перьевые зачатки пигментированы на первом пальце крыла. На кисти концы сосочков заострены и содержат мало пигмента. Перьевые луковицы расширены и на треть общей длины перьевых зачатков погружены под кожу (удлинены влагалища). Перьевые бугорки на перепонке крыла выделяются отчетливо вследствие концентрации вокруг них пигмента. Пигментные образования в виде точек просматриваются по всей поверхности кожи (усилены в области головы). Впячивание клоаки охватывает две трети ее внутренней поверхности Раскрытие век имеет форму узкой щели чуть расширенной спереди. Пигментация кожи увеличена на ногах, надклювье, а на других участках кожи мало отличается от той, что была на 40-й стадии. На коже появилась складчатость. Подушки пальцев ног покрыты четко выраженными мелкими чешуйками, интертарзальное сочленение — крупными. Боковые поверхности щитков на цевке ограничены небольшими углублениями — бороздами. Угол сгиба когтя первого пальца больше прямого, у остальных около 60°. Пигментация чешуек не видна. На передней поверхности перепонки крыла появились поперечные складки. Перьевые зачатки на кисти почти наполовину их длины погружены под кожу. На передней поверхности крыла они очень тонкие, светлые, едва заметные (происходит их инволюция). Это же явление характерно и для перьевых бугорков в области головы, шеи, копчика. Заметно образование клоакального валика
16—17	42	Раскрытие век представляет едва заметную щель или глаз закрыт полностью. Пигментация кожи усилилась, как и ее складчатость, она выглядит отечной. Первый палец ноги отставлен назад так, что его ось и ось цевки почти параллельны. Боковые границы щитков на цевке четко выражены (щитки приподняты), вдоль боковых границ появились два ряда мелких чешуек. Подушки пальцев покрыты чешуйками и пигментированы. Коготь на первом пальце согнут под углом больше прямого, когти других пальцев согнуты под углом, близким к прямому. Длина перьевых зачатков не изменилась, они слегка закручены, но распушения не отмечено. На кисти перьевые зачатки глубоко (на $^2/_3$) погружены в толщу кожи и хорошо просматриваются через нее. На клоакальном валике появилась складчатость, впячивание клоаки за-

Окончание табл. 25

Сутки инкубации	Номер стадии	Характерные признаки
17	43	канчивается. Желточный мешок начал втягиваться в брюшную полость зародыша (не более чем наполовину). На скорлупе появляется наклев Начало стадии — появление проклева на скорлупе или проклев в пугу, конец — освобождение птенца от скорлупы. Втягивание желточного мешка в брюшную полость заканчивается или уже закончено. Кожа зародыша пигментирована, сильно складчатая, отечная. Крыло отведено и разогнуто в кисти. Ноги стали более массивными, толстыми, а когти как бы втянутыми в связи с отечностью кожи. Глаза зародыша плотно закрыты, сомкнутые края век приподняты в форме валика. Верхняя и нижняя челюсти имеют одинаковую величину. Клоака выдвинута каудально почти до уровня копчика

темпе развития эмбрионов (отдельных систем [253]), так и невозможностью использования меристических признаков (величина первичной полости, длина третьего пальца ноги) для определения стадий начала и конца эмбриогенеза у птиц разных размеров даже в пределах семейства.

Попытка создания возрастной шкалы для эмбрионов серой вороны как птенцовой птицы была предпринята А. П. Чмутовой [213], однако интервал времени, использованный ею для анализа зародышей, был одинаковым на всем протяжении эмбриогенеза и весьма продолжительным (двое суток).

В исследовании А. И. Шуракова [236, 238] при разработке шкалы стадий в качестве модельного объекта были использованы зародыши грача, развивавшиеся в естественных условиях, которые изымались из датированных в порядке снесения яиц с 0,5—1-суточным интервалом и обрабатывались по методике, приведенной в разделе 1. 4.

Диагностическими для выделения 43 стадий (табл. 25) послужили признаки, предложенные Гамбургером и Гамильтоном [261] для выводковых, но с учетом особенностей развития птенцовых. В качестве нового признака для выделения и определения конечных стадий использована степень впячивания клоаки и перфорированность клоакального валика. При описании 37—43-й стадии наибольшее внимание уделено изменению эмбрионального пуха на крыловой птерилии, поскольку

[1] Фотографии эмбрионов А. И. Шуракова. Макрофотосъемка осуществлялась с помощью фотоаппарата «Зенит», микроскопа МБС-1 и специальной насадки (до 26-й стадии) и с помощью переходных колец в воде (последующие стадии).

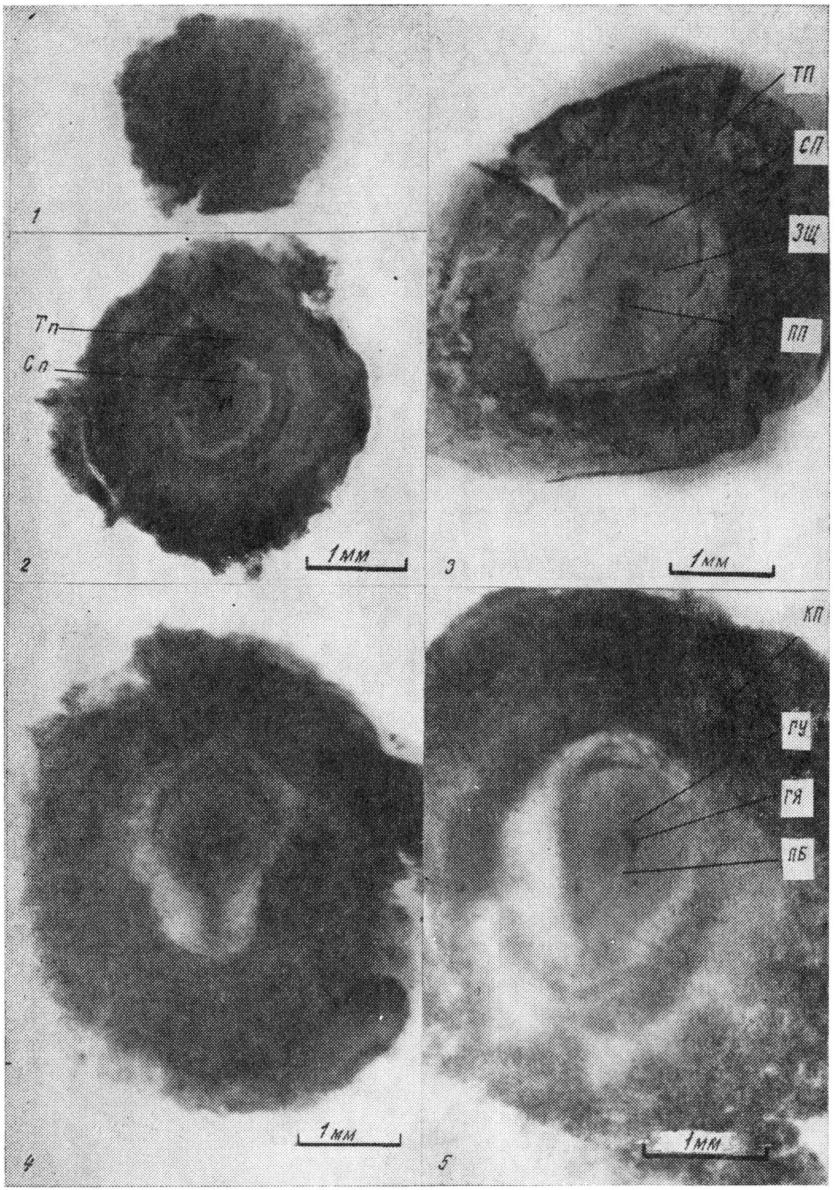


Рис. 47. Стадии развития (*1—5*) эмбрионов воробьиных птиц.

ТП — темное поле, *СП* — светлое поле, *ЗЩ* — зародышевый щиток, *ПП* — первичная полоска, *КП* — краевой перибласт, *ГУ* — гензеновский узелок, *ГЯ* — головная ямка, *ПБ* — первичная бороздка.

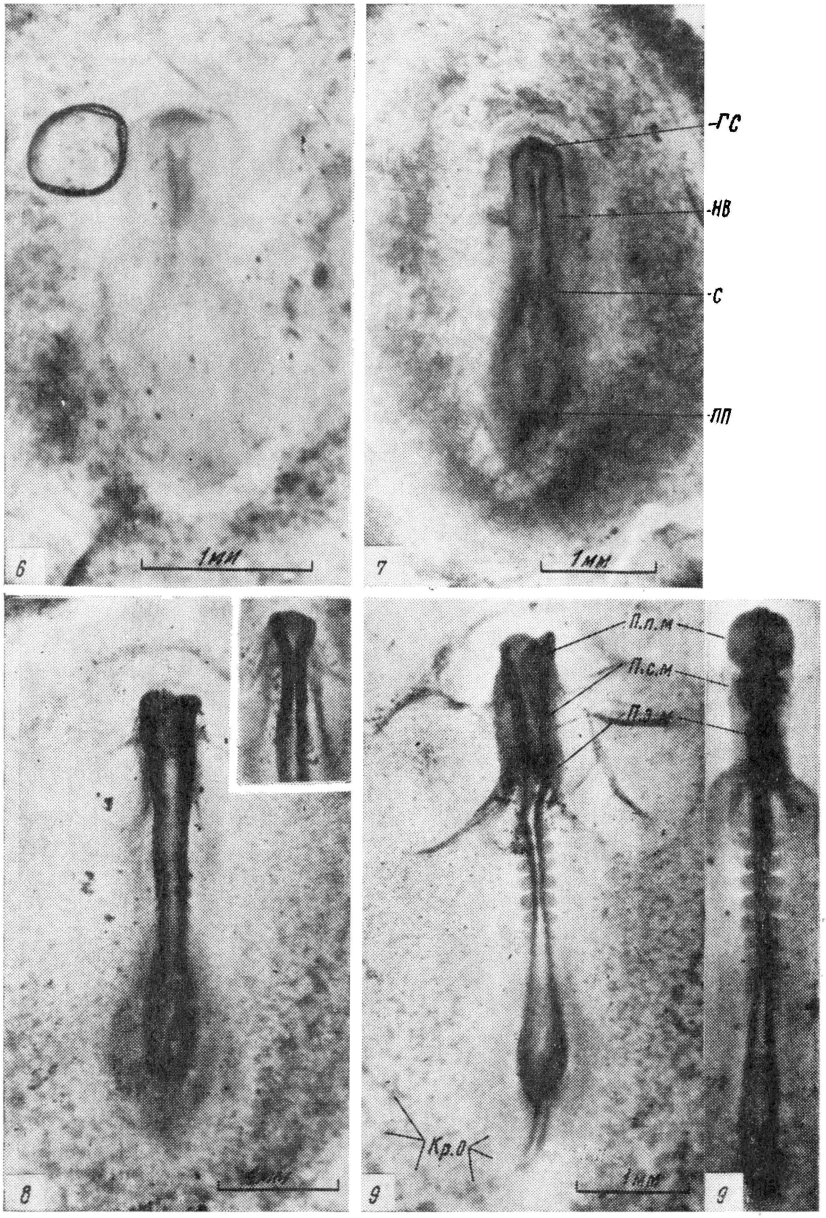


Рис. 48. Стадии развития эмбриона (*6—9*).

ГС — головная складка, *НВ* — нервные валики, *С* — сомиты, *ППМ* — передний мозг, *ПСМ* — средний мозг, *ПЗМ* — задний мозг, *КрО* — кровяные островки.

степень его развития на плечевой, спинной, головной птерилиях сильно варьирует у разных видов [164, 238].

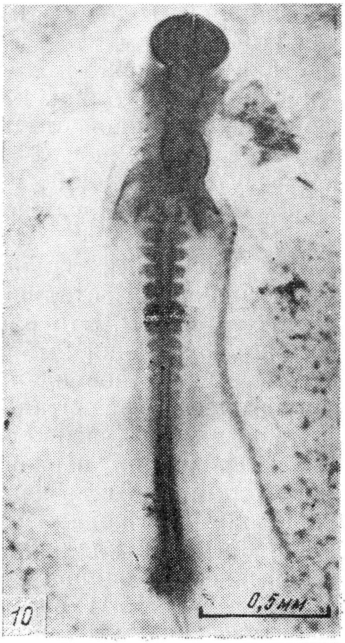
В основу временной характеристики положен темп эмбриогенеза зародышей из последних (предпоследних) яиц, как наиболее высокий. Описания характерных для каждой стадии признаков служат дополнением к рис. 47—51 (номера стадий на рисунках указаны в левом нижнем углу)[1]. Для удобства сравнения крыло и часть ноги на рисунках показаны в одном масштабе.

На практике иногда встречаются эмбрионы, занимающие промежуточное положение между типичными стадиями. Их следует обозначать как плюс- и минус-варианты. Это расширит возможность таблиц и повысит точность описания эмбриогенеза. Шкала стадий развития может быть использована при изучении широкого круга проблем зародышевого развития отряда воробьиных птиц: 1) эволюции зародышевого звена в связи с экологией и биологией видов; 2) гетерохроний в развитии в широком и узком понимании этого термина; 3) изменчивости отдельных стадий и периодов зародышевого звена; 4) изменчивости темпа развития эмбрионов в пределах кладки, группы на определенной территории, таксономической единицы; 5) эмбриональной смертности. Первым этапом работы в этом направлении является накопление фактического материала.

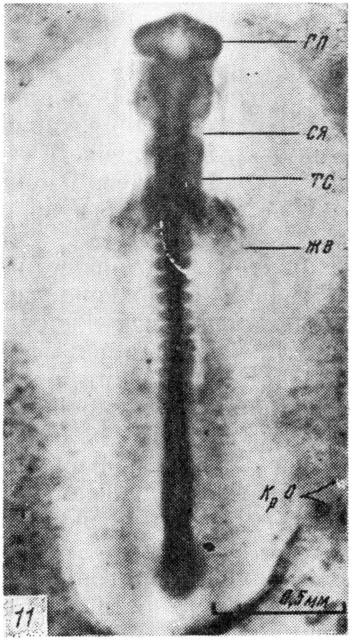
7.3. Периоды эмбрионального развития воробьиных птиц

Зародышевый период начинается с момента оплодотворения яйца. По мере его продвижения в яйцеводе происходит дробление зиготы, заканчивающееся ко времени снесения яйца стадией конца бластулы — середины 1-й фазы гаструляции (фазы гаструляции указаны по А. Г. Кнорре, [106]). Конец зародышевого периода ограничен 31-й стадией. В функциональном отношении у зародышей следует отметить то, что хорио-аллантоис полностью отделяет желточный мешок от подскорлуповых оболочек (иногда неприкрытой остается полоска по краю желточного мешка около 3—5 мм) и берет на себя осуществление функции дыхания.

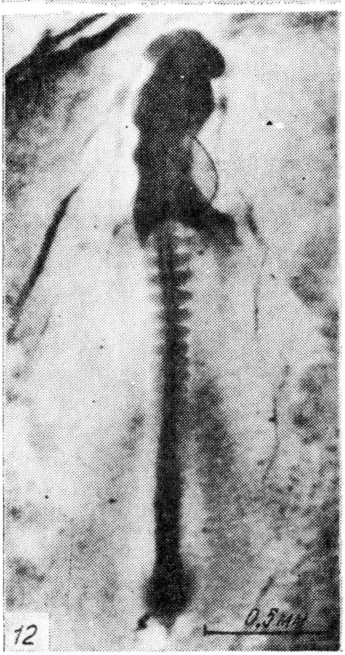
Верхней границей предплодного периода у воробьиных является 37-я стадия, которая характеризуется крупными морфологическими и функциональными изменениями зародышей. В этот момент завершается формирование белкового мешка, в серозо-амниотическом канале его перемещение в полость амниона (см. рис. 46). В целом же этот период развития характеризуется изменениями кожных покровов зародыша: из перьевых бугорков на отдельных птерилиях образуются перьевые сосочки, наступает их пигментация. Бугорки закладываются как на птерилиях, так и аптериях, но на аптериях они расположены



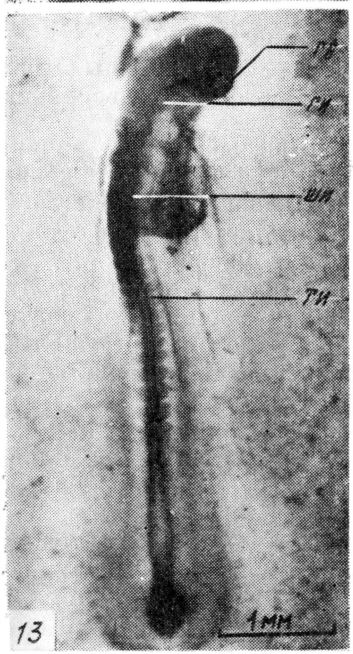
10



11



12



13

беспорядочно. На цевке и пальцах ног возникают чешуйки, появляются центры ороговения на клюве. Изменяются величина и форма раскрытия век. В этом периоде максимальной величины достигают пассивные движения зародыша, происходящие под влиянием сокращения мышц стенки амниона.

Плодный период у птенцовых включает 38—43-ю стадии, тогда как у выводковых — 39—46-ю, т. е. птенцы первых рождаются на более ранней стадии. Однако принципиальных различий в скорости освобождения от скорлупы между матуронатными и имматуронатными не установлено [167, 22].

Таким образом, зародышевый период у птенцовых птиц включает 31 стадию (1—31-я), предплодный — шесть стадий (32—37-я) и плодный также шесть (38—43-я).

7.4. Темп эмбриогенеза птиц

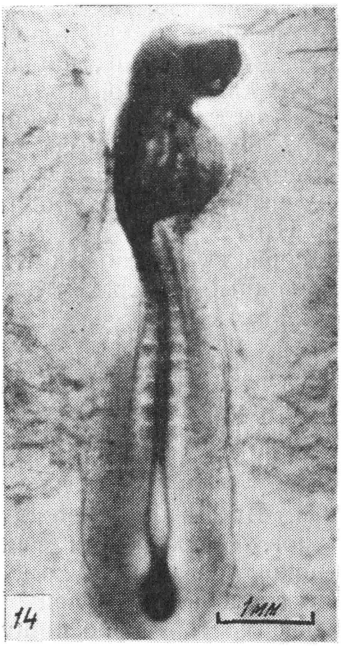
Для птиц характерно прямое развитие или неличиночный тип эмбриогенеза [228]. Одни из них эволюционно более древние развиваются по выводковому, а другие — эволюционно молодые — по птенцовому типам. Выводковые рождаются с хорошо развитой мускулатурой ног, с открытыми глазами и слуховыми проходами. Их тело покрыто густым пухом, поэтому после обсыхания птенцы способны следовать за наседкой, а примерно через одни сутки добывать самостоятельно пищу.

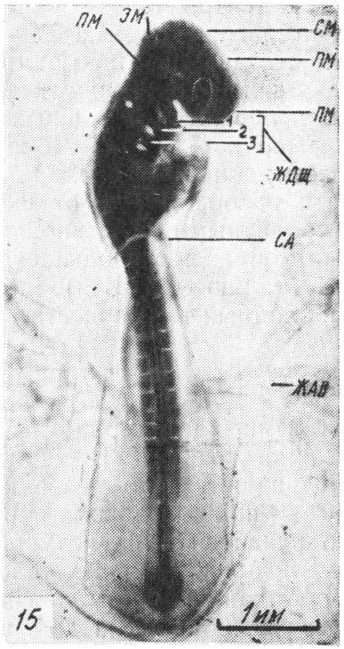
Птенцовые рождаются со слаборазвитой мускулатурой ног в редком эмбриональном пуху или лишенные его, с закрытыми глазами и слуховыми проходами. В течение длительного времени родители выкармливают их в гнезде. Полуптенцовые и полувыводковые занимают промежуточное положение. Масса вылупившихся птенцов всех групп птиц составляет 64—69% без желточного мешка, а вместе с ним около 3/4 от массы яйца.

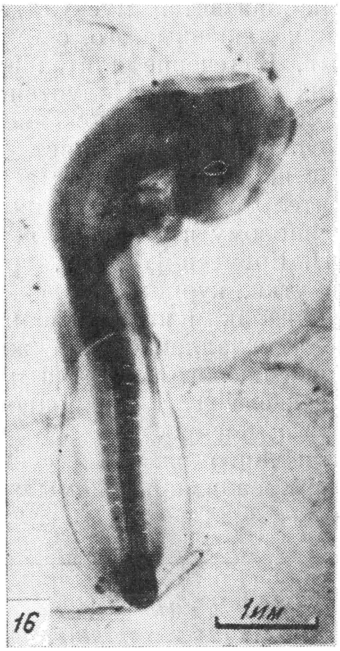
К настоящему времени относительно темпа развития эмбрионов птиц, развивающихся по птенцовому и выводковому типам, существуют разные мнения, Г. П. Еремеев [77, 78], сравнивая эмбриогенез домашней индейки, утки, курицы, чибиса, домашнего голубя, черной крачки по признакам использования зародышами белка, химического состава аллантоисной жидкости, продолжительности периодов зародышевого развития и некоторым другим параметрам, пришел к выводу о синхронности развития изучаемых видов. Более того, распространил этот вывод на птиц других групп. Он считает, что различия существуют только в темпе развития, в темпе «реализации схемы»: «если в

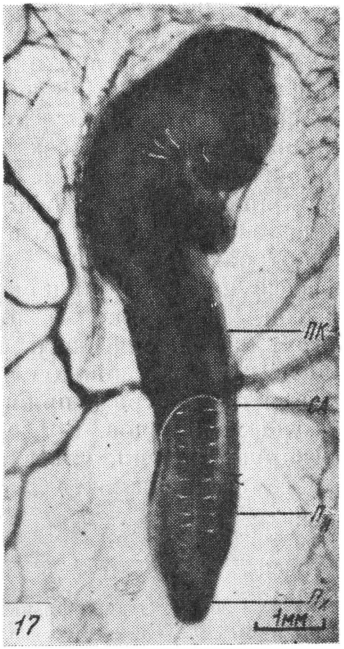
Рис. 49. Стадии развития эмбрионов (*10—13*).

ГП — глазной пузырь, *ГБ* — глазной бокал, *ГИ* — головной изгиб, *ШИ* — шейный изгиб, *СЯ* — слуховая ямка, *ТС* — трубка сердца, *ЖВ* — желточная вена, *ТИ* — туловищный изгиб.


14
1мм


ПМ
ЗМ
СМ
ПМ
ПМ
1
2
3
ЖДЩ
СА
ЖАВ
15
1мм


16
1мм


ПК
СА
ПЖ
ПЖ
17
1мм

эмбриональном развитии конька эта схема реализуется в течение 9 дней, то на осуществление ее у альбатроса требуется 9 недель». С такой трактовкой эмбриогенеза птиц, принадлежащих к разным таксономическим единицам, нельзя согласиться. Во-первых, потому что степень сформированности птенцов выводковых, полувыводковых, полуптенцовых и птенцовых птиц различна. Во-вторых, темп развития зародышей варьирует даже в пределах кладки [234].

По мнению Д. Н. Гофмана [59], в однотипных условиях искусственной инкубации в первые шесть суток зародыши некоторых птенцовых и выводковых птиц, имеющих неодинаковую продолжительность эмбриогенеза, проходят одинаковое число стадий. А различия в темпе развития наступают только с седьмых суток. Первые 6 суток Д. Н. Гофман выделяет как гомохронный период. Однако такие данные противоречат сведениям из практики искусственной инкубации яиц разных видов, разных породных групп и даже особей одной породной группы птиц разного возраста [2, 3]. В условиях естественной инкубации зародыши каждой кладки как птенцовых, так и выводковых птиц с самого начала развиваются гетерохронно.

Учитывая противоречивость существующих точек зрения, рассмотрим некоторые аспекты темпа эмбриогенеза и некоторые методические приемы его сравнения у птиц. Темп развития эмбрионов некоторых выводковых птиц при искусственной и птенцовых при естественной инкубации приведен в табл. 26. Несмотря на то, что яйца птенцовых птиц инкубировались в разных гнездах, по этим материалам (усредненным) можно судить о количестве стадий, на которые продвигаются зародыши в течение одних суток, т. е. в целом они отражают темп развития исследованных видов. Инкубация яиц домашнего японского перепела и домашней курицы осуществлялась в искусственных условиях (37,5±0,5° С), однако птенцы первого вылуплялись через 16,5 суток, второго — через 20 суток, т. е. для прохождения 46 стадий при одинаковых температурных условиях необходимо различное время. Различия по этому признаку обнаруживались и в более короткие отрезки времени. Если эмбрионы перепела за первые сутки инкубации продвигались на восемь стадий, то курицы только на шесть; за шесть суток соответственно на 31 и 29 стадий, за 16 суток — на 42 и 45. Таким образом, из двух сравниваемых видов выводковых птиц, темп эмбрионального развития у домашнего японского

Рис. 50. Стадии развития эмбриона (*14—17*).

ПМ — продолговатый мозг, *ЗМ* — задний мозг, *СМ* — средний мозг, *ПМ* — промежуточный мозг, *ПрМ* — передний мозг, *Ж Д Щ* — шаберные дуги и щели, *СА* — складка амниона, *Ж А В* — желточные артерии и вены, *ПК* — почка крыла, *ПН* — почка ноги, *ПХ* — почка хвоста.

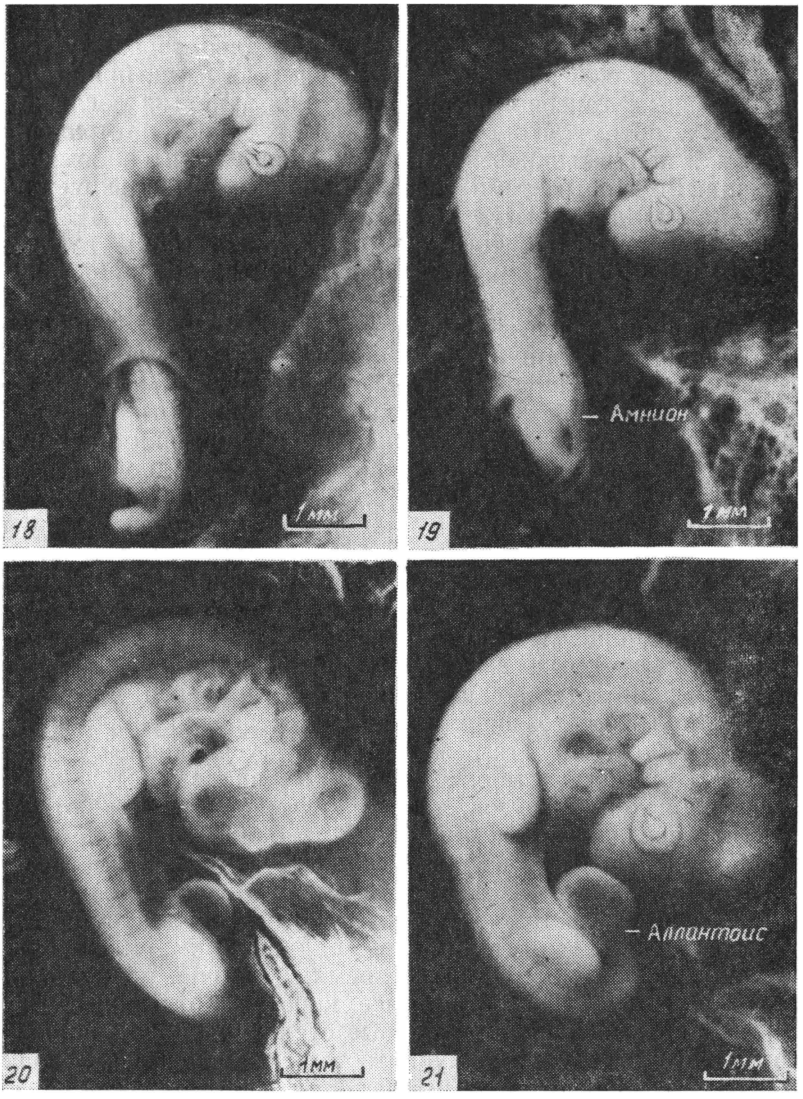


Рис. 51. Стадии развития (*18—43*).

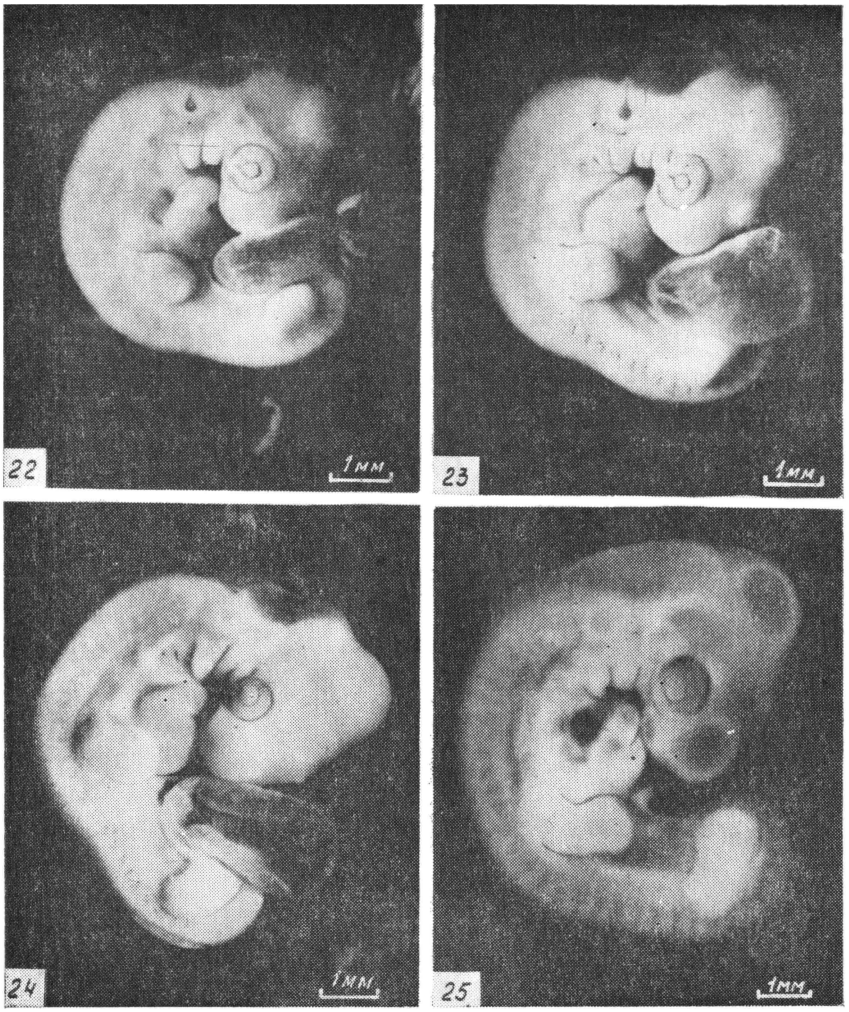


Рис. 51. (продолжение)

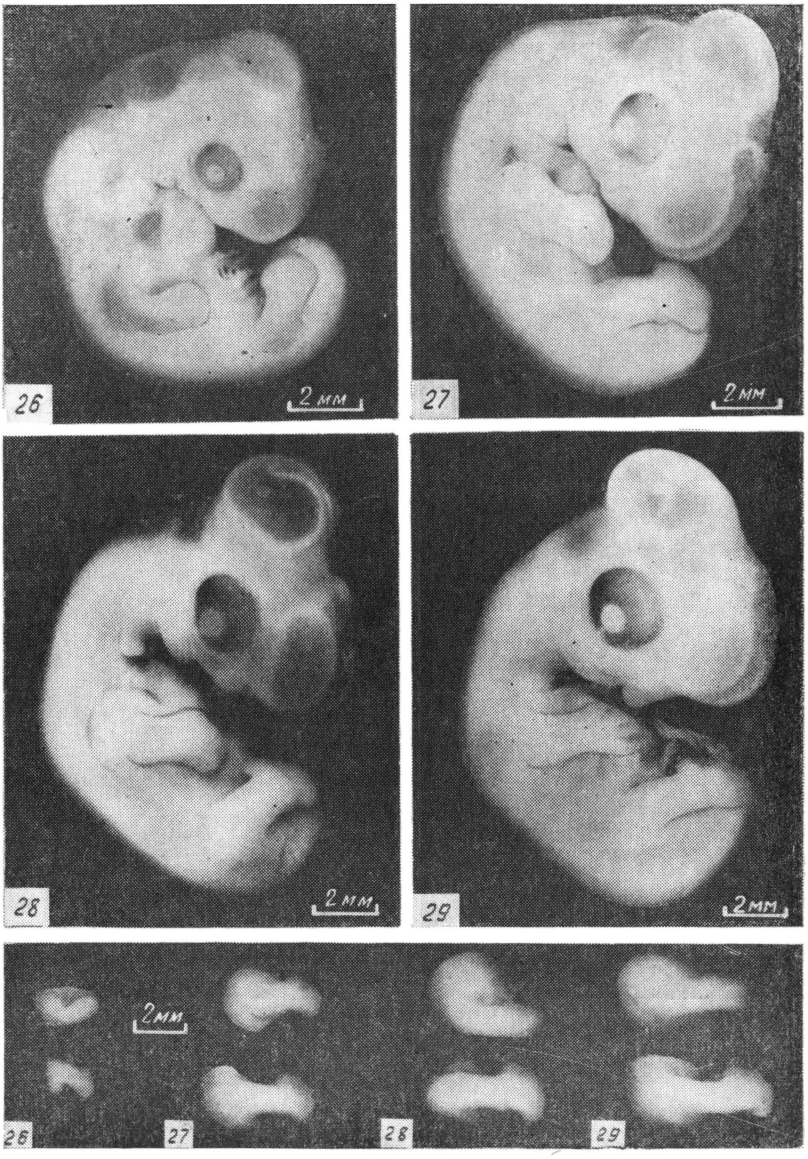


Рис. 51. (продолжение)

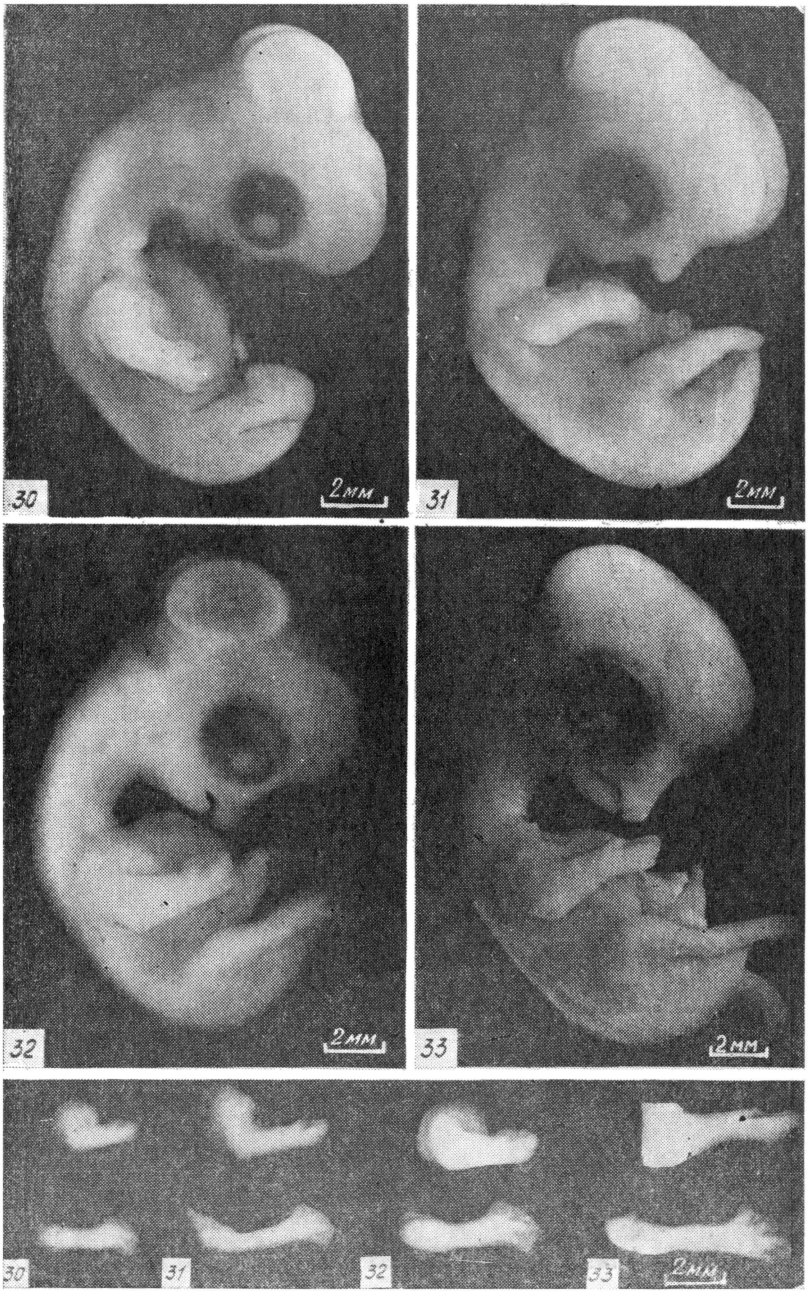


Рис. 51. (продолжение)

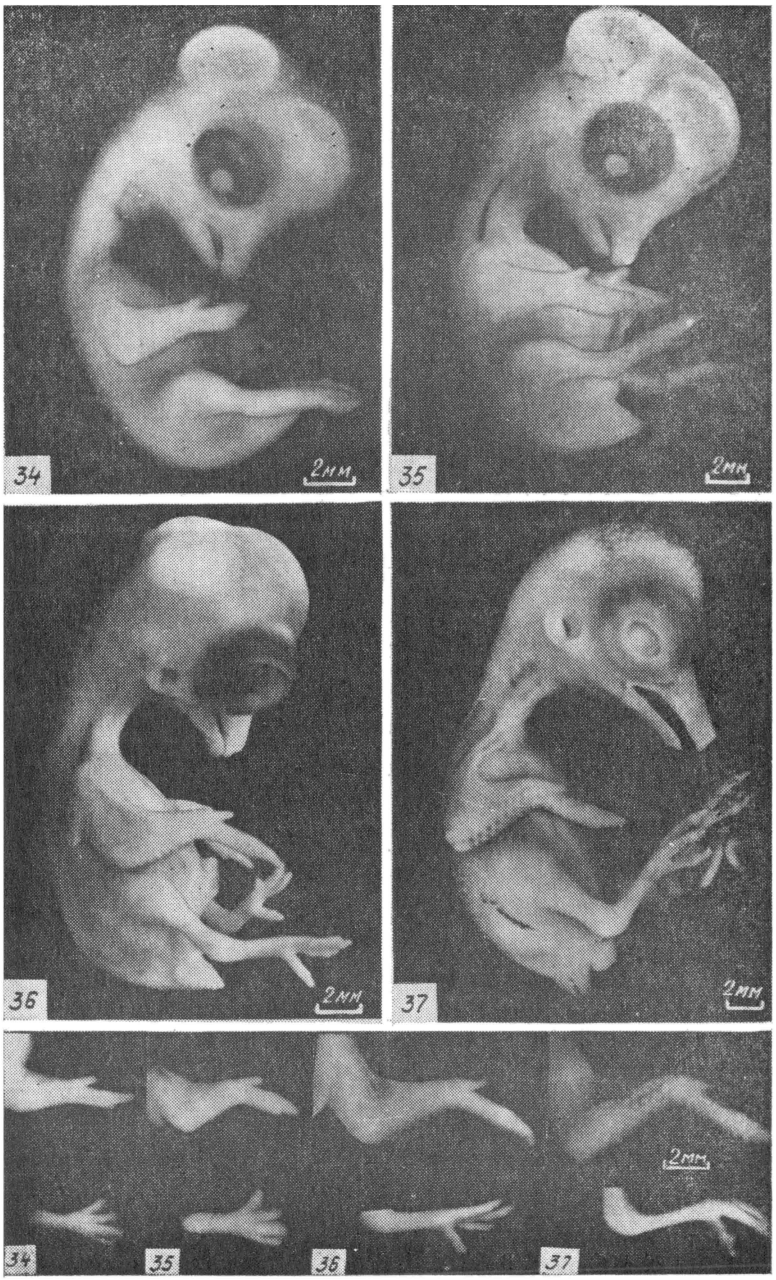


Рис. 51. (продолжение)

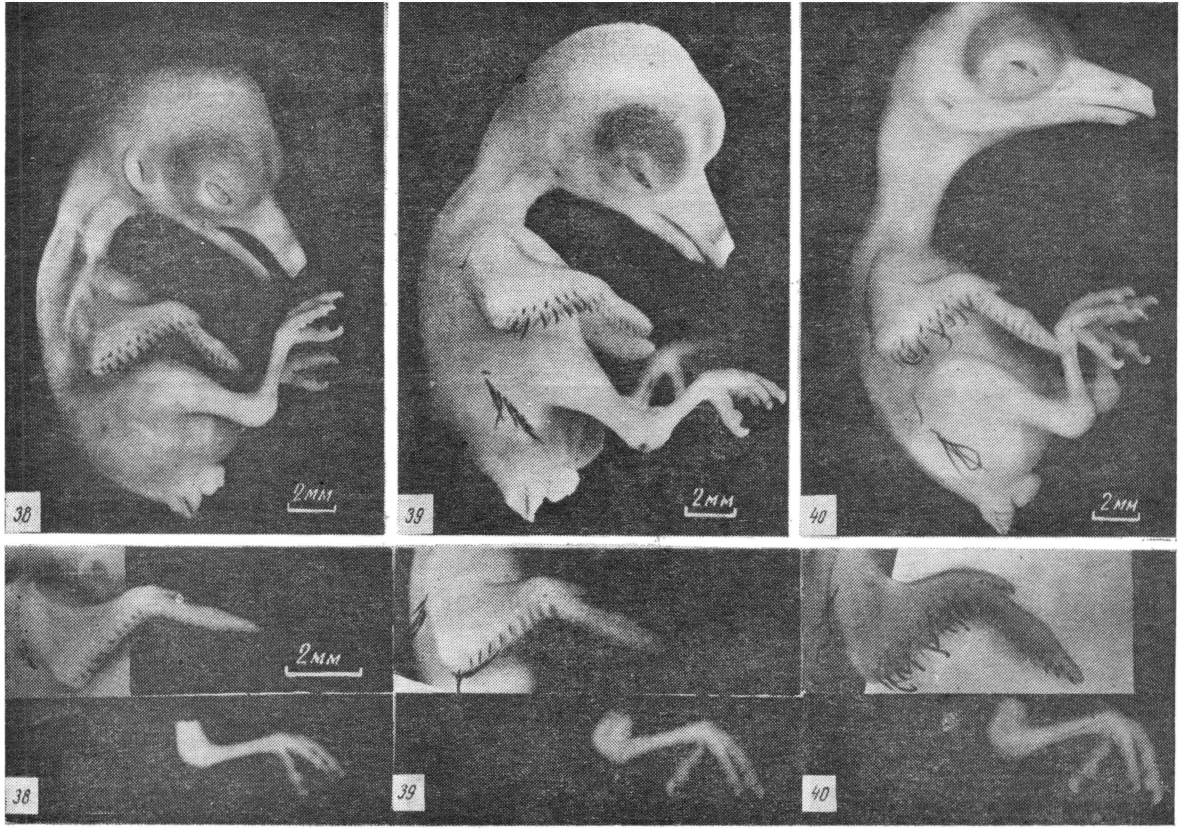


Рис. 51. (продолжение)

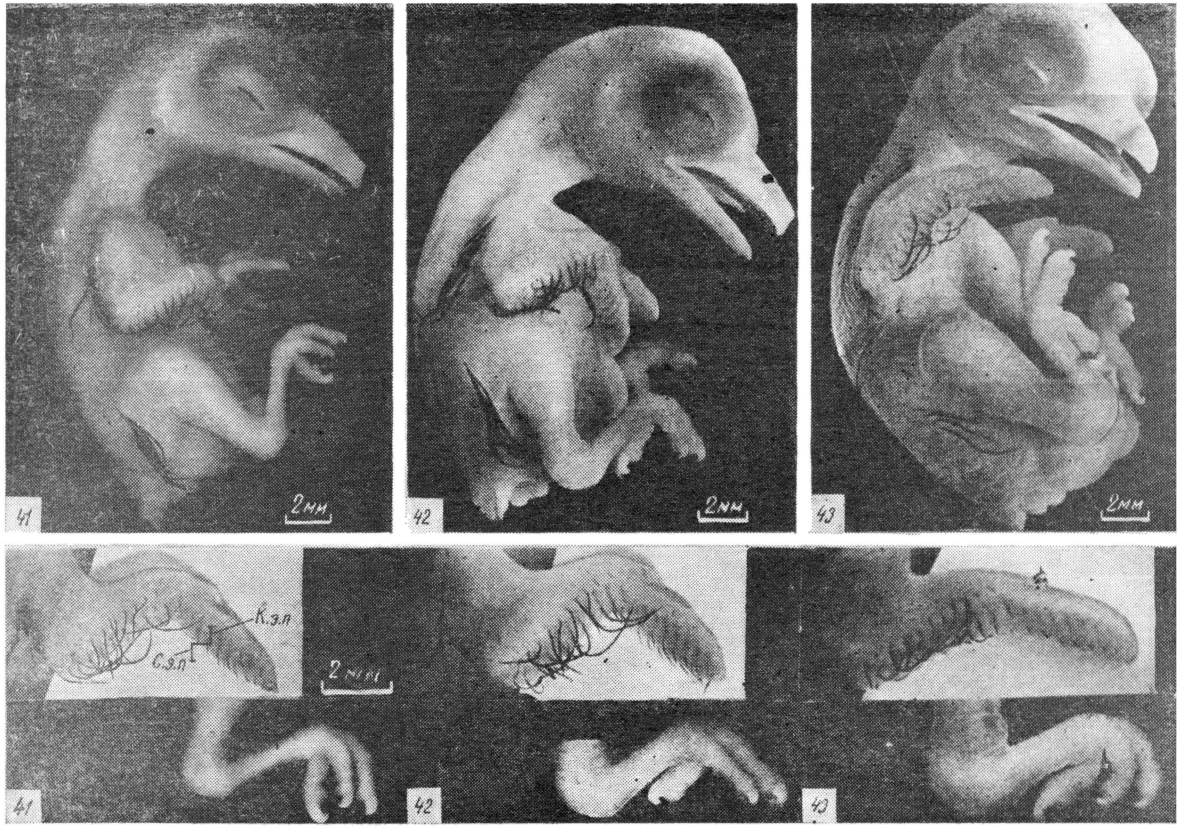


Рис. 51. (окончание)

Таблица 26

Темп развития эмбрионов выводковых и птенцовых птиц

Вид	Сутки инкубации									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	стадии									
Выводковые										
Домашняя курица	6	13	18	23	26	26	31	34	35	36
Домашний японский перепел	8	16	21	24	28	31	35	37	38	39
Птенцовые										
Грач	3	6	13	19	24	26	28	31	33	35
Скворец	5	12	—	25	28	31	33	36	38	40/41
Рябинник	5	13	20	25	29	31	35	37	38	40/41
Полевой воробей	5	13	19	25	30	34	36	38	40	41/42

Вид	Сутки инкубации									
	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
	стадии									
Выводковые										
Домашняя курица	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46
Домашний японский перепел	40	42	43	44	44	45	46			
Птенцовые										
Грач	36	37	38	39	40	41/43	41/43			
Скворец	41/42	42/43								
Рябинник	41/42	42/43								
Полевой воробей	42/43									

Примечание. Временная характеристика стадий развития курицы указана по В. Гамбургеру и Г. Г. Гамильтону [261], перепела — по О. С. Габузову [55], птенцовых — по А. И. Шуракову [238].

перепела был выше с первых, а не с седьмых суток, как утверждает Д. Н. Гофман.

Существенны различия по темпу развития зародышей и у птенцовых птиц. Для прохождения 43 стадий зародышам грача требуется 17 суток, обыкновенного скворца — 12, на 0,5 — 1 сутки меньше времени затрачивают на этот процесс зародыши рябинника и полевого воробья. Зародыши грача за первые сутки инкубации продвигаются лишь на две-три стадии, а другие, мелкие и средние воробьиные на четыре-пять стадий. Замедленно развиваются зародыши грача и на вторые сутки, продвигаясь лишь на три стадии, мелкие и средние воробьиные — на семь-восемь. И в последующем развитие рябинника, скворца, воробья происходит в ускоренном темпе в сравнении с грачом. Следовательно, гетерохронность в развитии эмбрионов рассматриваемых птенцовых птиц очевидна также с первых суток инкубации, как и выводковых птиц.

При сравнении темпа эмбриогенеза этих двух групп птиц различия выявляются тоже с первых дней инкубации яиц. Так, зародыши курицы достигают 13-й стадии за двое, а грача — за трое суток, 31-й за семь и восемь суток соответственно, а 43-й стадии оба вида достигают за 17 суток. Ускорение темпа развития грача в сравнении с домашней курицей, следовательно, происходит с 32-й стадии, в предплодном и плодном периодах зародышевого звена онтогенеза.

Темп эмбриогенеза грача в сравнении с японским перепелом был постоянно более низким: 31-й стадии эмбрионы грача достигли за восемь, перепела — за 6 суток инкубации. И, наконец, зародыши скворца, рябинника и полевого воробья развивались до четвертых суток в более низком темпе, чем перепела, затем выровнялись по этому показателю и даже наступило некоторое ускорение их эмбриогенеза. Анализ материала свидетельствует о существовании видовых различий в темпе эмбрионального развития птиц и его неоднотипности (асинхронности) как в группе птенцовых, так и выводковых птиц с первых дней инкубации, а не с седьмых суток, как считает Д. Н. Гофман. Используя образные сравнения Г. П. Еремеева [78], можно по этому поводу заметить, что за период эмбриогенеза птиц разных систематических и экологических групп «проигрываются» разные «мелодии» и в разном «ритме». Мелкие и средние воробьиные птицы имеют более высокий темп эмбриогенеза в сравнении с выводковыми (за исключением первых суток инкубации), крупные, наоборот, замедленный. Поэтому теоретическое положение Д. Н. Гофмана [58] об ускорении темпа эмбриогенеза птенцовых в сравнении с выводковыми может быть распространено только на мелких и средних воробьиных птиц.

7.5. Соотношение периодов зародышевого звена онтогенеза выводковых и птенцовых птиц

В связи с тем что продолжительность эмбриогенеза птиц различна даже в пределах низших таксонов, ее сравнение лучше производить не в абсолютных, а в относительных величинах [77]. Принимая длительность зародышевого развития в каждом конкретном случае за 100 % при его максимальном темпе и используя выделенные границы периодов, можно рассчитать их относительную продолжительность у изученных видов птиц. Сравнение полученных величин показывает, что у птенцовых самым продолжительным является зародышевый период, а у выводковых — плодный, конечный период эмбриогенеза (рис. 52).

У видов, относящихся к двум противоположным группам, но с одинаковой продолжительностью зародышевого развития (грач и японский перепел), выявляется следующее. Зародышевый период у грача на двое суток (33%) продолжительнее, чем у перепела; предплодный одинаков у обоих видов, а плодный у грача составляет только 71% от такого у перепела. Таким образом, сокращение зародышевого развития воробьиных птиц произошло не за счет равномерного пропорционального изменения всех периодов, а только за счет предплодного и, главным образом, плодного периода, т. е. средних и конечных этапов эмбриогенеза.

Из трех периодов развития воробьиных птиц наиболее изменчивым является зародышевый. Это объясняется цикличностью откладки яиц и особенностями их насиживания в период накопления в гнезде. При всех типах насиживания темп развития зародышей из первых яиц кладки замедленный. Так, зародыши грача из первых яиц развиваются в общей сложности около 19 суток, из которых 10 суток занимает зародышевый период. Другими словами, зародышевый период увеличивается до 52% от общего времени развития.

У скворца, насиживающего по второму типу (прерывисто), зародышевый период для эмбрионов из первых яиц в типичных кладках (шести яиц) составляет около девяти суток, в кладках из восьми яиц несколько более десяти (включая замедление развития в период отсутствия наседки на гнезде), тогда как

Рис. 52. Соотношение периодов зародышевого звена онтогенеза некоторых выводковых и птенцовых птиц.

а — домашняя курица, *б* — домашний японский перепел, *в* — грач, *г* — скворец, *д* — полевой воробей.

эмбрионы из последних яиц достигают 31-стадии за шесть суток (см. рис. 45). Следовательно, продолжительность зародышевого периода эмбрионов из первых яиц у этого вида в 1,5—1,7 раза больше, чем для зародышей из последних. У рассматриваемого вида зародышевый период колеблется от 50 до 62%, предплодный от 18 до 25% и плодный от 20 до 25% зародышевого звена онтогенеза. Близки к этим данным цифровые материалы, полученные для зародышей полевого воробья, рябинника, белобровика, береговой ласточки.

Таким образом, зародышевый период у птенцовых птиц включает 1—31-ю, предплодный — 32—37-ю, плодный 38—43-ю стадии, у выводковых соответственно 1 — 31-ю, 32 — 38-ю и 39—46-ю стадии развития. У птенцовых птиц зародышевый период является наиболее продолжительным и изменчивым и составляет 47—62%, предплодный и плодный периоды более стабильны и занимают соответственно 18 — 25 и 20—25% от общего времени развития. Аббревиация зародышевого звена онтогенеза птенцовых в сравнении с выводковыми произошла за счет предплодного и преимущественно плодного периодов.

Среди птиц, развивающихся как по выводковому, так и по птенцовому типам есть виды с ускоренным и замедленным темпом эмбриогенеза. Ускорение темпа развития мелких и средних птенцовых птиц в сравнении с выводковыми же предплодном и плодном периодах обусловлено, по-видимому, относительно высоким индексом провизорных органов (хорио-аллантоис, желточный мешок) и более ранним началом питания зародышей по типу взрослого животного (внутрикишечный способ переваривания белка).

ГЛАВА 8

ХАРАКТЕРИСТИКА ГАЗООБМЕНА У ЭМБРИОНОВ ПТИЦ

Анализ полученных с использованием описанной в разделе 1.3 методики исследований эмбрионального дыхания 17 видов различных эколого-физиологических групп проведен по следующим основным вопросам: а) возрастные особенности газообмена эмбрионов, в том числе обусловленные очередностью откладывания яиц птицей; б) определение наличия и времени возникновения гомойотермной фазы эмбрионального развития; в) энергетические характеристики эмбриогенезов.

8.1. Выводковые птицы

Шилохвость. Возрастное нарастание уровня эмбрионального газообмена у шилохвости в отдельные дни инкубации может замедляться и даже прекращаться (табл. 27). Прежде всего обращают на себя внимание три периода депрессий дыхания, причинные связи которых с рядом эмбриональных процессов удалось выяснить.

Первый спад (только для эмбрионов из первых яиц) отмечен на десятые сутки инкубации, что предшествовало достижению хорио-аллантоиса максимальных размеров и смыканию его в остром конце яйца.

Второй спад, характерный для обеих групп яиц, произошел за девять суток до вылупления птенцов (соответственно 14-е и 13-е дни инкубации). Опыты с охлаждениями показали, что в это время у эмбрионов заканчивалась пойкилотермная фаза развития, после чего у них появились признаки гомойотермии.

Третий спад отмечен за двое-трое суток до вылупления птенцов при переходе с аллантоисного дыхания на легочное, что тоже вызвало депрессию газообмена.

У эмбрионов из девятых яиц были отмечены также спады уровня дыхания на 12 сутки (по углекислоте) и 17 сутки инкубации, причинные связи которых не установлены.

Продолжительность эмбриогенеза у рассматриваемого вида в условиях искусственной инкубации и ежедневном использовании в опытах составила для первых яиц 22 и для девятых — 21 сутки. У последних несколько укороченный период развития эмбрио-

Таблица 27

Газообмен эмбрионов шилохвости, мл в сутки на 1 яйцо

Дни инкубации	Первое яйцо (n=2)			Девятое яйцо (n=2)		
	O_2	CO_2	ДК	O_2	CO_2	ДК
3	11	9	0,82	7	6	0,86
4	19	13	0,68	15	12	0,80
5	29 (9)	22 (7)	0,76 (0,78)	29	20	0,69
6	42 (18)	37 (16)	0,88 (0,89)	41	29	0,71
7	60 (29)	47 (24)	0,78 (0,83)	59 (44)	40 (34)	0,68 (0,77)
8	91 (43)	67 (34)	0,74 (0,79)	74 (52)	49 (45)	0,66 (0,86)
9	102 (58)	80 (47)	0,78 (0,81)	86 (57)	66 (47)	0,77 (0,82)
10	*94 (*54)	*70 (*44)	0,74 (0,81)	143 (100)	92 (70)	0,64 (0,70)
11	130 (84)	101 (66)	0,78 (0,78)	170 (132)	150 (99)	0,88 (0,75)
12	151 (116)	115 (90)	0,76 (0,77)	199 (151)	*132 (116)	0,66 (0,77)
13	253 (185)	160 (139)	0,63 (0,75)	*174 (*140)	*122 (*101)	0,70 (0,72)
14	*230 (*161)	*155 (*114)	0,67 (0,71)	352 (406)	272 (298)	0,77 (0,73)
15	344 (367)	262 (264)	0,76 (0,72)	480 (584)	346 (406)	0,72 (0,69)
16	477 (527)	341 (357)	0,71 (0,68)	615 (774)	437 (507)	0,71 (0,65)
17	523 (617)	416 (432)	0,79 (0,70)	*574 (630)	*412 (*411)	0,72 (0,65)
18	621 (654)	437 (444)	0,70 (0,68)	715 (831)	465 (532)	0,65 (0,64)
19	647 (756)	423 (481)	0,65 (0,64)	*706 (*822)	520 (586)	0,74 (0,71)
20	649 (852)	489 (576)	0,75 (0,68)	*697 (*725)	*497 (*495)	0,71 (0,68)
21	*622 (*781)	*456 (*514)	0,73 (0,66)	816 (901)	595 (621)	0,73 (0,69)
22	760 (881)	555 (577)	0,73 (0,65)			
—	5855	4255	0,73	5952	4262	0,72

Примечание. Здесь и далее в таблицах по газообмену первые цифры колонок — данные газообмена при t=37,5 °С, в скобках — при охлаждении. Звездочками обозначены депрессии газообмена.

нов связан с более интенсивными метоболическими процессами и, по-видимому, феноменом вокализации.

За период эмбриогенеза (за исключением первых двух суток) зародышами из первых яиц было поглощено в среднем 5855 мл кислорода и выделено 4255 мл углекислоты. У эмбрионов из девятых яиц аналогичные показатели составили соответственно 5952 и 4262 мл.

Величины дыхательных коэффициентов (ДК) варьируют при 37,5 °С от 0,63 до 0,88 (при среднем 0,72) у девятых яиц без каких-либо закономерных изменений по дням инкубации.

Эмбрионы шилохвости имеют два типа реакции на неглубокие понижения температуры — пойкилотермный и гомойотермный. Первый из них продолжительностью около двух недель от начала инкубации количественно характеризуется снижением уровня газообмена и возрастанием в сравнении с нормой величин дыхательных коэффициентов, что свидетельствует не только об угнетении метаболических процессов при охлаждении, но и о перестройке структуры термогенеза. В данном случае речь может идти об относительном увеличении энергетической роли углеводов.

Гомойотермный тип реакции на гипотермию обнаруживается независимо от порядкового номера яйца за 8 дней до вылупления птенцов и характеризуется достаточно хорошо выраженными признаками химической терморегуляции. В данной фазе эмбриогенеза неглубокие охлаждения оказывает стимулирующее воздействие на метаболические процессы, что неизбежно приводит к интенсификации газообмена и, в первую очередь, к поглощению кислорода. При этом, судя по уменьшению дыхательных коэффициентов, возрастает энергетическая роль жиров и, возможно, протеинов.

Чирок-трескунок. Как и у предыдущего вида, нарастание уровня газообмена у эмбрионов чирка-трескунка через неравные промежутки времени сменяется периодами депрессии (табл. 28). У первого яйца депрессия уровня дыхания, связанная со смыканием хорио-аллантоиса (девятые сутки инкубации) оказалась невыраженной. У девятого яйца полное смыкание произошло в конце восьмых суток, чему предшествовал довольно длительный (с шестых по восьмые сутки) период депрессии. Спад уровня дыхания, отмеченный у обоих яиц после 11 суток развития, произошел за два дня до появления признаков терморегуляции. Однако отрицать наличие связи между этими процессами, по-видимому, нет оснований.

За три дня до вылупления птенцов у обоих яиц были обнаружены проклевы скорлупы, что свидетельствовало о переходе эмбрионов наряду с аллантоисным на легочное дыхание. Этому предшествовал (16-е сутки инкубации) спад уровня газообмена.

Таблица 28

Газообмен эмбрионов чирка-трескунка, мл в сутки на 1 яйцо

Дни инкубации	Первое яйцо ($n=1$)			Девятое яйцо ($n=1$)		
	O_2	CO_2	ДК	O_2	CO_2	ДК
3	16	11	0,69	19	16	0,84
4	16	12	0,75	22	16	0,73
5	34	30	0,88	38	27	0,71
6	39	34	0,87	*35	28	0,80
7	58	45	0,77	39	33	0,85
8	84 (38)	53 (29)	0,63 (0,76)	*39 (36)	*32 (31)	0,82 (0,86)
9	122 (111)	80 (78)	0,65 (0,70)	113 (68)	83 (52)	0,73 (0,76)
10	211 (172)	161 (151)	0,76 (0,88)	203 (180)	143 (140)	0,70 (0,78)
11	*187 (*164)	*134 (*131)	0,72 (0,80)	*164 (*153)	*139 (*119)	0,85 (0,78)
12	271 (260)	194 (188)	0,71 (0,72)	283 (261)	194 (194)	0,68 (0,74)
13	328 (339)	232 (232)	0,71 (0,68)	328 (404)	232 (267)	0,71 (0,66)
14	372 (424)	244 (267)	0,66 (0,63)	388 (409)	267 (282)	0,69 (0,69)
15	468 (491)	297 (305)	0,63 (0,62)	477 (502)	318 (310)	0,67 (0,62)
16	*424 (*476)	*276 (*289)	0,65 (0,61)	*446 (*458)	*302 (*306)	0,68 (0,67)
17	538 (614)	364 (403)	0,68 (0,66)	574 (580)	368 (372)	0,64 (0,64)
18	557 (630)	468 (449)	0,84 (0,71)	585 (621)	394 (405)	0,67 (0,65)
19	677 (715)	484 (493)	0,71 (0,69)	685 (750)	500 (507)	0,73 (0,68)
—	4402	3119	0,71	4438	3092	0,70

. Продолжительность эмбриогенеза чирка-трескунка составила для зародыша из первого яйца 19,5, из девятого — 19 суток. Разница в вылуплении птенцов составила около 3 ч. За период эмбриогенеза, считая с третьих суток развития, зародыш из первого яйца поглощает 4402 мл кислорода и выделяет 3119 углекислоты, из девятого — 4438 и 3092 мл соответственно. Дыхательные коэффициенты у первого яйца варьируют в пределах 0,63—0,88 (при среднем 0,71) и у девятого — 0,64—0,85 (при среднем 0,70), величины которых проявляют некоторую тенденцию к уменьшению во второй половине периода инкубации.

Эмбрионы рассматриваемого вида имеют две фазы развития — пойкилотермную, заканчивающуюся за восемь суток до вылупления птенцов и гомойотермную, длящуюся 7 последних суток развития. В целом характеристики фаз такие же, как и у предыдущего вида.

Тетерев. Обращает на себя внимание крайне неравномерное нарастание уровня газообмена у эмбриона первого яйца (табл. 29). За 18 суток наблюдений было отмечено шесть спадов, из которых четыре общих (в возрасте 6, 8, 15, 17 суток) и два в потреблении кислорода (в возрасте 12 и 14 суток). У эмбриона из шестого яйца число депрессий газообмена оказалось меньшим. Так, не проявились спады в возрасте 8 и 14 суток, а два последних (15 и 17 сутки инкубации) в сравнении с таковыми у первого выразились лишь в снижении уровня потребления кислорода. Тем не менее у рассматриваемого вида можно выделить совпадение некоторых периодов депрессии с определенными физиологическими изменениями. В возрасте семи суток у обоих эмбрионов хорио-аллантоис достиг максимальных размеров и сосудистое поле желточного мешка утратило функцию дыхания. На 12-е сутки общий спад газообмена предшествовал появлению признаков терморегуляции, после чего эмбрионы тетерева как теплокровные организмы стали реагировать на неглубокую гипотермию. И, наконец, за трое суток до вылупления птенцов у первого яйца наблюдался общий спад газообмена, а у шестого — депрессия в потреблении кислорода с заметным снижением прироста уровня выделения углекислоты. При охлаждении спад газообмена у эмбриона первого яйца сохранился, у шестого оказался невыраженным, но нарастание уровня потребления кислорода при этом по сравнению с предыдущими сутками было незначительным (527 мл на 17-е сутки инкубации, против 520 мл — на 16-е). Рассматриваемый период депрессии газообмена совпал с временем проклева обоих яиц, что свидетельствует о начале функционирования легочного дыхания. Спады уровня дыхания, обнаруженные у эмбриона первого яйца в возрасте 14—15 суток и 14 суток — у шестого, по-видимому, обусловлены какими-то индивидуальными особенностями развивающихся зародышей и не могут быть отнесены к числу видовых закономерностей.

Таблица 29

Газообмен эмбрионов тетерева, мл в сутки на 1 яйцо

Дни инкубации	Первое яйцо ($n=1$)			Шестое яйцо ($n=1$)		
	O_2	CO_2	ДК	O_2	CO_2	ДК
2	3	2	0,67	7	5	0,71
3	12	9	0,75	14	12	0,86
4	32	27	0,84	31	24	0,77
5	34	27	0,79	48	42	0,87
6	*30	*27	0,90	*42	*39	0,93
7	83	66	0,79	66	48	0,73
8	*79 (62)	*62 (58)	0,78 (0,93)	80	70	0,87
9	135 (102)	107 (86)	0,79 (0,84)	115 (98)	84 (76)	0,73 (0,77)
10	215 (157)	126 (117)	0,59 (0,74)	229 (191)	160 (133)	0,70 (0,70)
11	262 (228)	163 (161)	0,62 (0,71)	265 (245)	171 (165)	0,64 (0,67)
12	*240 (*195)	178 (*147)	0,74 (0,75)	*240 (*220)	*162 (*154)	0,67 (0,70)
13	381 (391)	251 (259)	0,66 (0,66)	316 (319)	235 (230)	0,74 (0,72)
14	*372 (456)	282 (298)	0,76 (0,65)	384 (412)	250 (265)	0,65 (0,64)
15	*349 (*410)	*263 (*290)	0,75 (0,71)	*383 (454)	272 (302)	0,71 (0,66)
16	507 (585)	370 (397)	0,73 (0,68)	502 (520)	318 (316)	0,63 (0,61)
17	*483 (*554)	*336 (*347)	0,69 (0,63)	*472 (527)	321 (353)	0,68 (0,67)
18	569 (610)	404 (351)	0,71 (0,57)	555 (593)	371 (390)	0,67 (0,66)
19	694 (934)	500 (644)	0,72 (0,69)	787 (1033)	542 (644)	0,69 (0,62)
—	4480	3200	0,71	4536	3126	0,69

Таблица 30

Газообмен эмбрионов глухаря, мл в сутки на 1 яйцо

Дни инкубации	Первое яйцо ($n=1$)			Четвертое яйцо ($n=1$)		
	O_2	CO_2	ДК	O_2	CO_2	ДК
13	—	—	—	203 (169)	167 (146)	0,82 (0,86)
14	—	—	—	263 (236)	207 (188)	0,79 (0,80)
15	263 (250)	203 (197)	0,77 (0,79)	315 (297)	252 (259)	0,80 (0,87)
16	302 (296)	203 (207)	0,67 (0,70)	410 (387)	288 (286)	0,70 (0,74)
17	*272 (302)	*192 (*205)	0,70 (0,68)	*391 (416)	*279 (288)	0,71 (0,69)
18	449 (480)	279 (291)	0,62 (0,61)	485 (510)	321 (339)	0,66 (0,66)
19	459 (549)	339 (368)	0,74 (0,67)	512 (552)	401 (402)	0,78 (0,73)
20	508 (573)	366 (408)	0,72 (0,71)	530 (557)	*392 (*397)	0,74 (0,71)
21	539 (593)	371 (*399)	0,69 (0,67)	550 (574)	*369 (*380)	0,67 (0,66)
22	594 (634)	405 (410)	0,68 (0,65)	559 (632)	403 (428)	0,72 (0,68)
23	*562 (*623)	*371 (387)	0,66 (0,62)	*540 (*591)	*370 (*395)	0,68 (0,67)
24	622 (670)	444 (456)	0,71 (0,68)	595 (677)	436 (482)	0,73 (0,71)
25	806 (953)	615 (715)	0,76 (0,75)	784 (946)	601 (701)	0,77 (0,74)

Эмбрионы тетерева также имеют два типа реакции на изменение температуры инкубации — пойкилотермный, заканчивающийся независимо от ранга яиц в 12-дневном возрасте, и гомойотермный продолжительностью семь дней. Эколого-физиологические характеристики обеих фаз развития у данного вида не имеют принципиальных различий с соответствующими у ранее рассмотренных утиных.

Разница в продолжительности развития у эмбрионов первого и шестого яиц оказалась незначительной (время инкубации соответственно 19,5 и 19,1 сутки), поэтому общий показатель был принят за 19 суток. Суммарные величины газообмена за весь период составили для первого яйца по кислороду 4480 мл, по углекислоте 3200 мл: для шестого — 4536 и 3126 мл соответственно.

Дыхательные коэффициенты при 37,5 °С варьируют в пределах 0,59—0,90 (при среднем 0,71) у первого яйца и 0,63—0,93 (при среднем 0,69) — у шестого, причем наибольшие их значения характерны для пойкилотермной фазы. Последнее никак не подтверждает наличия закономерных изменений дыхательных коэффициентов по дням инкубации.

Глухарь. Два яйца — первое и четвертое по порядку откладывания, взятые из различных гнезд, были помещены в термостат через три дня после снесения птицами. Продолжительность инкубации составила для обоих, примерно, 25 суток. По техническим причинам получены данные только за вторую половину эмбрионального периода (табл. 30). Удалось выявить время смены энергетических реакций эмбриогенеза. Продолжительность гомойотермной фазы оказалась значительной — девять суток (17—25 сутки развития). На протяжении этой фазы были отмечены несколько депрессий уровня газообмена. Общие спады наблюдались на 17-е и 23-е сутки, совпадая соответственно с началом функционирования терморегуляторных механизмов и проклева. Частичные депрессии, выраженные у обоих яиц в снижении уровня выделяемой углекислоты, причины которых выяснить не удалось, отмечены на 20—21-е сутки; при этом у первого яйца спад обнаружен только при понижении температуры инкубации.

По неполным данным, величины дыхательных коэффициентов у эмбрионов рассматриваемого вида варьируют при 37,5 °С в пределах 0,62—0,82. Наибольшие значения отмечены в пойкилотермной фазе.

8.2. Полувыводковые птицы

Чибис. Для данного вида также характерно неравномерное увеличение уровня газообмена с возрастом эмбрионов (табл. 31). Несмотря на значительные вариации искомых величин в отдельные дни развития (до 52,8 % по O_2 и 57,1 % по CO_2), обнару-

Таблица 13

Газообмен эмбрионов чибиса при 37,5°, мл в сутки на 1 яйцо

Дни инкубации	Первое яйцо (n=4)			Четвертое яйцо (n=4)		
	O_2	CO_2	ДК	O_2	CO_2	ДК
3	9	8	0,89	7	6	0,86
4	12	11	0,92	11	7	0,64
5	14	12	0,86	13	11	0,85
6	25	23	0,92	24	17	0,71
7	34	27	0,79	30	20	0,67
8	44	37	0,84	41	35	0,85
9	*35	*28	0,80	*41	*29	0,71
10	53	39	0,73	58	47	0,81
11	88	60	0,68	98	72	0,73
12	131	92	0,70	109	83	0,76
13	144	104	0,72	131	92	0,70
14	*128	*96	0,75	*125	98	0,78
15	178	117	0,66	188	123	0,65
16	198	141	0,71	214	139	0,65
17	226	171	0,76	247	170	0.69
18	243	185	0,76	284	214	0,75
19	247	200	0,81	290	218	0,75
20	308	230	0,75	346	262	0,76
21	*293	*230	0,78	*323	*242	0,75
22	365	293	0,80	424	297	0,70
—	2775	2104	0,76	3004	2182	0,73

Таблица 32

Теплопродукция эмбрионов чибиса при 37,5 °С и постепенном понижении температуры инкубации, ккал в сутки на 1 яйцо

Дни до вылупления птенцов	Первое яйцо		Четвертое яйцо	
	37,5°	Охлаждение	37,5°	Охлаждение
11	0,624	0,528	0,528	0,504
10	0,672	0,600	0,624	0,600
9	*0,600	*0,576	*0,600	*0,576
8	0,792	0,744	0,864	0,768
7	0,936	0,888	0,984	0,912
6	1,080	1,008	1,152	1,080
5	1,152	1,032	1,344	1,296
4	1,176	1,296	1,392	1,560
3	1,440	1,488	1,632	1,824
2	*1,392	*1,416	*1,536	*1,752
1	1,752	2,040	1,968	2,376

живаются три периода депрессий, по своей специфике аналогичных эмбрионам выводковых видов. Первый спад уровня дыхания наблюдался в возрасте девяти суток (14 дней до вылупления). Несомненно, он был связан с определенными физиологическими процессами, но по данным газообмена и овоскопированию яиц объяснить причины невозможно. Следующий спад произошел одновременно с завершением процесса смыкания хорио-аллантоиса в возрасте 14 суток (девять суток до вылупления). И третий спад, последовавший за двое суток до окончания эмбрионального развития и совпавший с временем проклева, был вызван некоторыми трудностями, связанными с переходом зародышей на легочное дыхание.

Развитие эмбрионов чибиса первых яиц продолжалось примерно 22, четвертых — 21,5 суток, период эмбриогенеза был принят за 22 сутки.

Общее количество потребленного кислорода составило для эмбрионов первых яиц 2775 мл, выделенной углекислоты — 2104 мл. Для эмбрионов четвертых яиц аналогичные показатели составили соответственно 3004 и 2182 мл.

Дыхательные коэффициенты варьируют у первых яиц в пределах 0,66—0,92 (при среднем 0,76), у четвертых — 0,64—0,86 (при 0,73), причем наибольшие величины характерны для первой половины инкубации.

О наличии в эмбриогенезе чибиса двух типов реакции на измерение температуры свидетельствуют приводимые в табл. 32 неопубликованные данные В. И. Беликова. Из таблицы видно, что пойкилотермный тип реакции у рассматриваемого вида заканчивается за пять суток до вылупления птенцов. Последние четыре дня развития эмбрионы реагируют на неглубокую гипотермию как теплокровные организмы, имея уже довольно хорошо выраженные признаки химической терморегуляции.

Большой кроншнеп. Изучен газообмен у двух яиц — первого и четвертого (табл. 33). Несмотря на то, что оба яйца были взяты из одного гнезда, характеристики их возрастных изменений уровня дыхания оказались различными. Так, у эмбриона первого яйца периоды депрессии были отмечены в 10,15 (по O_2) и 19 сутки; у эмбриона четвертого яйца — в возрасте 12 (по O_2), 19,21 (по CO_2) и 24 (по CO_2) сутки. Смыкание хорио-аллантоиса произошло в обоих случаях к 15 суткам инкубации. Однако только в первом яйце завершение этого процесса сопровождалось депрессией газообмена. Полностью совпали и были хорошо выражены при различных режимах опытов лишь спады уровня дыхания в 19 сутки инкубации, предшествующие смене энергетических фаз эмбриогенеза. Остальные, включая и частичную депрессию за два дня до вылупления птенца из четвертого яйца, были обусловлены, по-видимому, случайными причинами, поскольку не проявились при гипотермии.

Продолжительность развития эмбрионов большого кроншне-

Таблица 33

Газообмен эмбрионов большого кроншнепа, мл в сутки на 1 яйцо

Дни инкубации	Первое яйцо ($n=1$)			Четвертое яйцо ($n=1$)		
	O_2	CO_2	ДК	O_2	CO_2	ДК
4	4	3	0,75	3	2	0,67
5	13	10	0,77	11	8	0,73
6	29	23	0,79	27	21	0,78
7	59	51	0,86	47	37	0,79
8	75	68	0,91	73	60	0,82
9	143	126	0,88	101	85	0,84
10	*128 (115)	*103 (100)	0,80 (0,87)	138	113	0,82
11	164 (162)	118 (127)	0,72 (0,78)	176	120	0,68
12	211 (198)	150 (152)	0,71 (0,77)	*158 (145)	128 (122)	0,81 (0,84)
13	270 (218)	207 (191)	0,77 (0,88)	226 (188)	192 (162)	0,85 (0,86)
14	338 (285)	253 (236)	0,75 (0,83)	259 (244)	212 (203)	0,82 (0,83)
15	*335 *(280)	272 (*235)	0,81 (0,84)	357 (314)	296 (282)	0,83 (0,90)
16	364 (338)	286 (272)	0,78 (0,80)	478 (441)	312 (293)	0,65 (0,66)
17	526 (515)	418 (418)	0,79 (0,81)	512 (456)	338 (313)	0,66 (0,69)
18	579 (552)	431 (439)	0,74 (0,79)	566 (556)	438 (450)	0,77 (0,81)
19	*538 (*531)	*426 (*433)	0,79 (0,81)	*498 (*485)	*394 (*387)	0,79 (0,80)
20	586 (684)	413 (469)	0,70 (0,68)	597 (649)	419 (423)	0,70 (0,65)
21	649 (802)	423 (497)	0,65 (0,62)	606 (729)	*416 (464)	0,69 (0,64)
22	707 (867)	490 (563)	0,69 (0,65)	718 (576)	512 (534)	0,71 (0,71)
23	745 (894)	524 (603)	0,70 (0,67)	821 (952)	644 (700)	0,78 (0,73)
24	815 (1010)	553 (650)	0,68 (0,64)	867 (1046)	*643 (725)	0,74 (0,69)
25	1000 (1142)	732 (799)	0,73 (0,70)	1060 (1322)	791 (973)	0,75 (0,74)
—	8278	6080	0,73	8299	6181	0,74

па составила для первого 24,8, для четвертого — 24,6 суток, то есть практически 25 суток. Вылупление птенцов было разновременным с интервалом 27 ч.

За период развития, начиная с четвертых суток инкубации эмбрионом первого яйца было поглощено 8278 мл кислорода и выделено 6080 мл углекислоты. Для эмбриона четвертого яйца аналогичные показатели составили соответственно 8299 и 6181 мл.

Дыхательные коэффициенты при 37,5 °С изменялись по дням инкубации у первого яйца в пределах 0,65—0,91 (при среднем 0,73), у четвертого — 0,65—0,85 (при среднем 0,74).

Смена пойкилотермного типа обмена веществ на гомойотермный у данного вида происходит между 19 и 20 сутками эмбриогенеза. Последние шесть суток, предшествующих вылуплению, эмбрионы при охлаждении проявляют довольно отчетливо выраженные признаки химической терморегуляции. Обе фазы развития, за исключением продолжительности, имеют те же основные характеристики, что и у выводковых видов, в частности, хорошо выраженную тенденцию к увеличению дыхательных коэффициентов при охлаждениях до появления терморегуляции и уменьшению при возникновении признаков гомойотермии.

Большой веретенник. Перевозчик. У названных видов были обнаружены уже насиженные кладки. Для исследования было взято по одному яйцу. Газообмен изучен только на завершающих этапах эмбриогенеза, поэтому полученные данные представляют интерес лишь в плане определения времени становления признаков терморегуляции (табл. 34, 35). Эмбрион большого веретенника приобретает гомойотермный тип теплообмена за пять, а перевозчика — за четверо суток до вылупления.

Энергетические фазы при этом по своим характеристикам ничем не отличаются от аналогичных у рассмотренных ранее видов. Спады газообмена, обнаруженные только у эмбриона большого веретенника за трое и четверо суток до вылупления, предшествовали проклеву, и, по-видимому, были связаны с редукцией хорио-аллантоиса и началом легочного дыхания. У эмбриона перевозчика подобных депрессий не наблюдалось.

Сизая чайка. На фоне общего нарастания уровня газообмена с возрастом эмбрионов в различные дни отмечено несколько периодов депрессий (табл. 36). У эмбрионов первых яиц общий спад произошел на 12-е сутки инкубации, совпав с временем достижения хорио-аллантоисом максимальных размеров. На 19-е сутки снижение уровня потребления кислорода предшествовало смене типов теплообмена. Последовавший на 20-е сутки спад уровня выделяемой углекислоты, по-видимому, тоже был связан со сменой энергетических фаз эмбриогенеза. И, наконец, за двое суток до вылупления «критический» период, обусловленный атрофией хорио-аллантоиса и началом легочного дыхания, со-

Таблица 34

Газообмен эмбриона большого веретенника, мл в сутки на 1 яйцо

Дни до вылупления птенца	При 37,5°			При охлаждении		
	O_2	CO_2	ДК	O_2	CO_2	ДК
8	169	134	0,79	152	125	0,82
7	292	183	0,63	216	142	0,66
6	326	210	0,64	326	216	0,66
5	422	305	0,72	443	310	0,70
4	448	*295	0,66	478	*304	0,63
3	*422	313	0,74	*428	*295	0,69
2	544	350	0,64	556	353	0,63
1	640	451	0,70	659	434	0,66

Таблица 35

Газообмен эмбриона перевозчика, мл в сутки на 1 яйцо

Дни до вылупления птенца	При 37,5°			При охлаждении		
	O_2	CO_2	ДК	O_2	CO_2	ДК
5	144	107	0,74	116	95	0,82
4	*128	*91	0,71	141	*95	0,67
3	154	136	0,88	163	130	0,80
2	201	154	0,77	226	136	0,60
1	262	204	0,78	324	220	0,68

провождался снижением уровня потребления кислорода. У эмбрионов вторых яиц первый период депрессии, происхождение которого установить не удалось, был отмечен в возрасте восьми суток. Остальные, проявившиеся на 12, 19 и 22-е сутки, по своим причинным связям вполне идентичны таковым первых эмбрионов. Вылупление птенцов из яиц обеих групп произошло примерно на 23 сутки.

Общее количество потребленного кислорода первыми эмбрионами составило 6177 мл, выделенной углекислоты — 4664 мл. Для вторых эмбрионов эти показатели составили соответственно 6655 и 4854 мл. Вариации показателей газообмена могут принимать значение в пределах 2,6—55,0 % без закономерных изменений по дням инкубации. Средняя величина дыхательного коэффициента для первых яиц равна 0,75 при максимальных отклонениях показателей по дням развития в пределах 0,62—0,88, для вторых соответственно 0,73 и 0,67—0,86. У отдельных эмбрионов рассматриваемого вида наименьшие величины дыха-

Таблица 36

Газообмен эмбрионов сизой чайки при 37,5°С, мл в сутки на 1 яйцо

Дни инкубации	Первое яйцо (n=4)			Второе яйцо (n=4)		
	O_2	CO_2	ДК	O_2	CO_2	ДК
3	9	6	0,67	3	2	0,67
4	16	13	0,81	14	12	0,86
5	22	16	0,73	25	17	0,68
6	37	23	0,62	43	34	0,79
7	56	42	0,75	73	49	0,67
8	83	69	0,83	*69	*48	0,69
9	115	76	0,66	81	57	0,70
10	134	101	0,75	120	90	0,75
11	177	135	0,76	154	120	0,78
12	*167	*121	0,72	*139	*110	0,79
13	210	167	0,79	192	150	0,78
14	282	207	0,73	254	178	0,70
15	301	222	0,74	305	209	0,68
16	305	241	0,79	347	237	0,68
17	380	298	0,78	440	324	0,74
18	459	325	0,71	584	398	0,68
19	*455	402	0,88	*578	443	0,77
20	548	*389	0,71	618	446	0,72
21	682	481	0,70	796	573	0,72
22	*677	489	0,72	*774	*549	0,71
23	1062	841	0,79	1046	808	0,77
—	6177	4664	0,75	6655	4854	0,73

тельных коэффициентов могут достигать 0,54, наибольшие — 0,97 [13].

Эмбрионам сизой чайки также свойственны два последовательно сменяющихся типа реакций на изменение температуры инкубации (табл. 37). Пойкилотермный тип теплообмена заканчивается за пять суток до вылупления птенцов. В последние 4 дня эмбрионы проявляют уже довольно хорошо выраженные признаки химической терморегуляции.

8.3. Полуптенцовые птицы

Сизый голубь. Как и у других уже рассмотренных видов, нарастание уровня газообмена эмбрионов голубей периодически прерывается кратковременными (не более суток) депрессиями (табл. 38). Причины ранних спадов, отмеченных у первых яиц на шестые сутки инкубации, а у вторых — на шестые и девятые сутки, не выяснены. Другие, проявившиеся в обеих группах яиц на 12-е и 17-е сутки, совпали с переходом эмбрионов соответственно на аллантоисное и легочное дыхание.

Таблица 37

Теплопродукция эмбрионов сизой чайки при 37,5°С и постепенном понижении температуры инкубации [13], ккал в сутки на 1 яйцо

Дни до вылупления птенцов	Первое яйцо		Второе яйцо	
	37,5 °С	Охлаждение	37,5 °С	Охлаждение
12	0,768	0,288	0,672	0,624
11	1,008	0,648	0,912	0,888
10	1,320	1,056	1,176	1,104
9	1,416	1,344	1,440	1,368
8	1,464	1,416	1,608	1,464
7	1,824	1,728	2,064	1,892
6	2,160	1,968	2,712	2,520
5	2,232	2,112	2,736	2,640
4	2,520	2,784	2,904	2,928
3	3,192	3,888	3,744	4,128
2	*3,192	4,152	*3,600	4,416
1	5,640	6,192	4,992	5,712

Таблица 38

Газообмен эмбрионов сизого голубя при 37,5 °С, мл в сутки на 1 яйцо

Дни инкубации	Первое яйцо (n=5)			Второе яйцо (n=5)		
	O_2	CO_2	ДК	O_2	CO_2	ДК
2	4	3	0,75	—	—	—
3	9	7	0,78	3	2	0,67
4	11	9	0,82	8	7	0,87
5	22	18	0,82	14	12	0,86
6	*18	*16	0,89	16	*12	0,75
7	20	17	0,85	23	21	0,91
8	29	23	0,79	39	26	0,67
9	42	33	0,78	*38	27	0,71
10	57	45	0,79	47	38	0,81
11	82	68	0,83	54	42	0,78
12	*63	*50	0,79	*45	*37	0,82
13	82	56	0,68	77	58	0,75
14	88	65	0,74	85	67	0,79
15	97	75	0,77	106	80	0,75
16	118	96	0,81	139	112	0,80
17	*115	*87	0,76	*136	*109	0,80
18	202	153	0,76	197	136	0,69
19	284	201	0,71	296	227	0,77
—	1343	1022	0,76	1323	1013	0,76

Таблица 39

Теплопродукция эмбрионов сизого голубя при 37,5°С и постепенном понижении температуры инкубации, ккал в сутки на 1 яйцо

Дни до вылупления птенцов	Первое яйцо (n=7)		Второе яйцо (n=7)	
	37,5 °С	Охлаждение	37,5 °С	Охлаждение
10	0,264	0,240	0,216	0,120
9	0,384	0,288	0,264	0,144
8	*0,288	*0,192	*0,216	*0,144
7	0,384	0,240	0,360	0,288
6	0,408	0,336	0,408	0,336
5	0,456	0,384	0,504	0,456
4	0,576	0,528	0,648	0,576
3	*0,552	*0,528	*0,600	*0,528
2	1,344	1,416	1,392	1,512
1	0,960	0,720	0,912	0,768

Таблица 40

Газообмен эмбриона вяхиря, мл в сутки на 1 яйцо

Дни до вылупления птенцов	При 37,5°			При охлаждении		
	O_2	CO_2	ДК	O_2	CO_2	ДК
4	184	116	0,63	151	121	0,80
3	205	152	0,74	149	126	0,84
2	*197	160	0,81	184	159	0,86
1	276	202	0,73	367	212	0,58

Таблица 41

Газообмен эмбриона перепелятника, мл в сутки на 1 яйцо

Дни до вылупления птенцов	При 37,5 °С			При охлаждении		
	O_2	CO_2	ДК	O_2	CO_2	ДК
2	204	158	0,77	176	147	0,83
1	332	236	0,71	363	242	0,67

Таблица 42

Газообмен эмбрионов скворца, мл в сутки на 1 яйцо

Дни инкубации	Первое яйцо (n=3)			Пятое яйцо (n=3)		
	O_2	CO_2	ДК	O_2	CO_2	ДК
При t=37,5 °С						
3	3	2	0,67	4	3	0,75
4	6	5	0,83	14	11	0,78
5	15	12	0,80	17	15	0,88
6	16	15	0,94	18	*15	0,83
7	20	16	0,80	36	27	0,75
8	36	31	0,86	54	45	0,83
9	48	41	0,85	*51	*40	0,78
10	51	*40	0,78	82	72	0.88
11	65	55	0,85	122	88	0,72
12	114	81	0,71	—	—	—
—	374	298	0,80	398	316	0,79
При охлаждении						
9	41	35	0,85	—	—	—
10	50	43	0,86	74	68	0,92
11	56	48	0,86	108	90	0,83
12	97	79	0,81	—	—	—

Таблица 43

Газообмен эмбрионов сороки, мл в сутки на 1 яйцо

Дни инкубации	Первое яйцо (n=3)			Седьмое яйцо (n=3)		
	O_2	CO_2	ДК	O_2	CO_2	ДК
При t=37,5 °С						
3	8	7	0,87	8	7	0,87
4	10	8	0,80	11	8	0,73
5	13	11	0,85	12	10	0,83
6	15	13	0,87	23	19	0,83
7	19	14	0,74	*21	*17	0,81
8	*18	15	0,83	*19	*16	0,84
9	28	23	0,82	25	19	0,76
10	37	30	0,81	42	30	0,71
11	50	40	0,80	47	37	0,79
12	69	52	0,75	72	56	0,78
13	89	64	0,72	89	69	0,77
14	126	102	0,81	128	96	0,75
15	*124	111	0,89	*126	101	0,80
16	185	148	0,80	184	148	0,80
—	791	638	0,81	807	633	0,78
При охлаждении						
11	42	36	0,86	35	29	0,83
12	56	45	0,80	55	46	0,84
13	78	61	0,78	65	51	0,78
14	109	93	0,85	102	79	0,77
15	116	105	0,90	111	94	0,85
16	163	136	0,83	178	147	0,82

Таблица 44

Газообмен эмбрионов галки, мл в сутки на 1 яйцо

Дни инкубации	Первое яйцо (n=3)			Четвертое яйцо (n=3)		
	O_2	CO_2	ДК	O_2	CO_2	ДК
При t=37,5 °С						
3	—	—	—	3	2	0,67
4	6	5	0,83	5	4	0,80
5	21	17	0,81	13	9	0,69
6	*20	*15	0,75	19	16	0,84
7	*19	16	0,84	*16	*14	0,87
8	22	17	0,77	21	18	0,86
9	28	23	0,82	30	26	0,87
10	40	32	0,80	42	31	0,74
11	56	40	0,71	52	42	0,81
12	68	50	0,73	64	50	0,78
13	91	75	0,82	72	64	0,89
14	108	87	0,80	88	67	0,76
15	129	109	0,84	126	102	0,81
16	172	141	0,82	173	142	0,82
—	780	627	0,79	724	587	0,81
При охлаждении						
9	26	24	0,92	—	—	—
10	33	26	0,79	31	23	0,74
11	43	34	0,79	48	40	0,83
12	58	47	0,81	59	48	0,81
13	76	68	0,89	67	61	0,91
14	90	77	0,85	81	66	0,81
15	111	96	0,86	113	98	0,87
16	161	135	0,84	154	128	0,83

Продолжительность эмбриогенеза в условиях искусственной инкубации составила в среднем 19,3 суток. Ее вариации с учетом ранга яиц оказались незначительными (менее 12 ч).

За весь период инкубации эмбрионами первых яиц потреблено 1343 мл кислорода и выделено 1022 мл углекислоты, эмбрионами вторых яиц соответственно 1323 и 1013 мл при вариациях величин в пределах 11,3—79,0 % без закономерных изменений по дням развития. Средние значения дыхательных коэффициентов оказались равными для обеих групп яиц (0,76) с отклонениями в пределах 0,68—0,89 для первых и 0,67—0,91 для вторых без выраженной упорядоченности по дням развития.

Эмбрионам сизых голубей также свойственны два типа температурных реакций [97]. При этом пойкилотермный тип теплообмена наблюдается почти на всем протяжении развития, но при проклеве реакция сменяется на противоположную — гомойотермную, достаточно хорошо выраженную за сутки до вылупления птенцов. В это время эмбрионы в ответ на неглубокие

Таблица 45

Газообмен эмбрионов грача, мл в сутки на 1 яйцо

Дни инкубации	Первое яйцо (n=3)			Пятое яйцо (n=3)		
	O_2	CO_2	ДК	O_2	CO_2	ДК
При t=37,5 °С						
3	3	2	0,67	6	5	0,83
4	7	5	0,71	9	8	0,89
5	11	10	0,91	12	9	0,75
6	20	15	0,75	15	13	0,87
7	34	30	0,88	23	16	0,69
8	42	32	0,76	28	23	0,82
9	63	51	0,81	41	32	0,78
10	91	62	0,68	55	45	0,82
11	*85	70	0,82	76	67	0,88
12	96	79	0,82	116	89	0,77
13	115	102	0,89	143	113	0,79
14	138	115	0,83	160	132	0,82
15	174	123	0,70	*156	*119	0,76
16	*158	*115	0,73	201	160	0,80
17	228	161	0,71	—	—	—
—	1265	972	0,77	1041	831	0,80
При охлаждении						
9	—	—	—	23	18	0,78
10	80	59	0,74	43	38	0,88
11	*77	66	0,86	58	52	0,90
12	81	71	0,88	82	64	0,78
13	101	91	0,90	123	101	0,82
14	110	93	0,84	*106	*87	0,82
15	156	110	0,70	*105	*82	0,78
16	*152	117	0,77	148	119	0,80
17	214	161	0,75	—	—	—

охлаждения увеличивают уровень теплопродукции (табл. 39).

Аналогичные данные получены и для эмбрионов вяхиря и перепелятника (табл. 40, 41). Как и у сизого голубя, эмбрионы рассматриваемых видов приобретают признаки терморегуляции перед вылуплением, в последние сутки развития.

8.4. Птенцовые птицы

Скворец. По-видимому, в связи с относительно коротким периодом эмбриогенеза (12,5 суток для первых и 11,5 для пятых яиц) и, следовательно, повышенной скоростью развития, число депрессий оказалось незначительным (табл. 42). У эмбрионов первых яиц был отмечен единственный спад (по CO_2) за три дня до вылупления птенцов, предшествующий проклеву. Аналогичный, но более резко выраженный спад, отмечен и для пятых

яиц, что в обоих случаях несомненно связано со сменой органов дыхания на завершающих этапах. Незначительная депрессия (по CO_2) на шестые сутки инкубации у эмбрионов из пятых яиц совпала с временем смыкания хорио-аллантоиса.

Общее количество потребленного кислорода и выделенной углекислоты составило для первых яиц соответственно 374 и 298 мл, для пятых — 398 и 316 мл при вариациях величин в пределах 1,0—42,0% без закономерных изменений по дням инкубации. Дыхательные коэффициенты у первых эмбрионов изменились в пределах 0,67—0,94 (при среднем значении 0,80), у пятых — 0,72—0,80 (при среднем — 0,79). Как показывают результаты опытов при охлаждениях, зародышам скворца свойствен только один тип температурной реакции — пойкилотермный. Перед вылуплением, а следовательно и на всем протяжении развития, признаки терморегуляции не обнаруживаются.

Сорока. У обеих групп яиц отмечено по два периода депрессий газообмена — в середине и конце инкубации, совпавшие соответственно с прекращением функции дыхания сосудистого поля желточного мешка и атрофией хорио-аллантоиса (табл. 43). У эмбрионов первых яиц оба спада оказались кратковременными (продолжительностью не более суток) и выразились лишь в снижении уровня потребления кислорода. Аналогичным оказался также спад перед вылуплением у эмбрионов седьмых яиц, но в середине инкубации (6—9 суток) у них наблюдался длительный период депрессии дыхания, во время которого прирост уровня газообмена практически отсутствовал. Летального исхода при этом не наблюдалось.

Продолжительность развития эмбрионов оказалась близкой к 16 суткам с отклонениями не более 6 ч.

Общее количество потребленного кислорода для первых яиц составляло 791 мл, выделенной углекислоты — 638 мл, для седьмых соответственно 807 и 633 мл с вариабельностью в пределах 4,1—71,0 % без закономерных изменений по дням развития. В динамике при температуре 37,5 °С дыхательные коэффициенты яиц характеризуются изменчивостью в пределах 0,72—0,89 (при среднем значении — 0,81), у седьмых — 0,71—0,87) (при среднем — 0,78).

Опыты с охлаждениями показывают, что эмбрионам сороки свойствен только один, пойкилотермный тип реакции. На всем протяжении развития неглубокая гипотермия угнетающе действует на уровень газообмена, обусловливая одновременно типичное для данной фазы увеличение дыхательных коэффициентов.

Галка. В первой половине инкубации эмбрионы переживают продолжительную депрессию дыхания, что свидетельствует о наличии некоторого сходства с предыдущим видом. В период 5—8 суток у первых зародышей и 6—8 — у четвертых уровень газообмена существенно не изменяется. Окончание депрессии

совпадает с переходом эмбрионов на аллантоисное дыхание. В остальное время аномалий в уровне газообмена не обнаруживается (табл. 44).

Заметной разницы в продолжительности развития эмбрионов из разных групп яиц не обнаружено. В условиях искусственной инкубации эмбриональный период завершался примерно за 16 суток с отклонениями не более 8 ч, за время которого общее потребление кислорода для первой группы яиц составило 780 мл, выделенной углекислоты 627 мл, для второй — 724 и 587 мл соответственно при вариациях по дням развития в пределах 0,6—31 %.

Изменчивость дыхательных коэффициентов у первых яиц отмечена в пределах 0,71—0,84 (при среднем 0,79), у четвертых соответственно 0,67—0,89 (при среднем 0,81).

Реакция на гипотермию эмбрионов галки однообразна: на всем протяжении развития при неглубоких охлаждениях у них понижается уровень обмена веществ.

Грач. В отличие от двух предыдущих видов семейства врановых эмбрионам грача при температуре 37,5 °С не свойственны длительные периоды депрессий (табл. 45). У первых яиц было отмечено два спада уровня дыхания — в 11 суток (по O_2) с неустановленными причинными связями и на 16-е сутки, обусловленный атрофией хорио-аллантоиса и началом функционирования легких. У эмбрионов пятых яиц, по-видимому, в связи с более высокой скоростью развития первый спад оказался не выраженным, но перед вылуплением по сравнению с первыми физиологическая ситуация оказалась более «критической», поскольку в двух случаях из трех продолжительность типичной для окончания эмбриогенеза депрессии при охлаждениях возрастала и проявлялась на сутки раньше.

Продолжительность развития эмбрионов первых яиц составила 17,4, пятых — 16,5 суток с суммарными показателями газообмена соответственно по кислороду и углекислоте 1265 и 972 мл, 1041 и 831 мл с вариациями по дням инкубации в пределах 2,0—48,1 %.

Дыхательные коэффициенты при 37,5 °С в различные дни развития изменялись у первых яиц в пределах 0,67—0,91 (при среднем 0,77), у пятых — 0,69—0,89 (при среднем 0,80). Каких-либо закономерностей при этом не обнаружено.

Эмбрионы грача имеют один, пойкилотермный тип энергетического обмена, поскольку на всем протяжении развития при неглубоких охлаждениях уровень поглощения кислорода понижается. Но в отличие от рассмотренных видов врановых только что вылупившиеся птенцы реагируют на гипотермию совсем иначе — повышают уровень газообмена [99]. Так, при 37,5 °С грачата не старше 12 ч поглощают за сутки в среднем 396 мл кислорода, выделяя 292 мл углекислоты, а при понижении темтературы до 29° — соответственно 425 и 305 мл.

Таблица 46

Газообмен эмбрионов серой вороны, мл в сутки на 1 яйцо

Дни инкубации	Первое яйцо (n=4)			Пятое яйцо (n=3)		
	O_2	CO_2	ДК	O_2	CO_2	ДК
			При t=37,5 °С			
2	—	—	—	7	5	0,71
3	4	3	0,75	12	11	0,92
4	8	7	0,87	15	14	0,93
5	13	12	0,92	31	23	0,74
6	23	17	0,74	34	31	0,91
7	36	24	0,67	*32	*25	0,78
8	42	39	0,93	34	26	0,76
9	*39	*36	0,92	*29	*23	0,79
10	52	45	0,86	33	29	0,88
11	74	58	0,78	76	64	0,84
12	87	59	0,68	111	74	0,67
13	95	77	0,81	127	102	0,80
14	*94	*77	0,82	135	*101	0,75
15	109	84	0,77	138	111	0,80
16	140	102	0,73	*125	*104	0,83
17	*132	108	0,82	201	160	0,80
18	185	146	0,79	278	212	0,76
19	276	209	0,76	—	—	—
—	1409	1103	0,78	1418	1115	0,79
			При охлаждении			
11	56	46	0,82	71	58	0,82
12	64	*46	0,72	80	74	0,92
13	83	70	0,84	126	106	0,84
14	89	76	0,85	*122	*101	0,83
15	99	77	0,78	128	104	0,81
16	125	105	0,84	*116	*103	0,89
17	*106	*93	0,88	187	149	0,80
18	169	144	0,85	264	207	0,78
19	263	208	0,79	—	—	—

Серая ворона. У эмбрионов первых яиц отмечено четыре периода депрессии, из которых в возрасте 9 и 17 суток совпали соответственно с утратой функции дыхания сосудистым полем желточного мешка и возникновением легочного дыхания (табл. 46). Происхождение двух других — на 12 (только при охлаждении) и 14 сутки по данным газообмена объяснять не представляется возможным. У эмбрионов пятых яиц тоже обнаружено четыре спада продолжительностью не более суток, но в отличие от первых их следует рассматривать в комплексе, разделив на две группы. Ранняя группа (седьмые и девятые сутки) является частью длительной депрессии, в целом выраженной в виде «плато» с шестых по десятые сутки инкубации, середина

которой приходится на время полного прекращения дыхательной функции сосудистого поля желточного мешка. Поздняя группа (14 и 16 сутки) внешне аналогична первой, но несколько короче (13 и 16 сутки) и причинно связана в основном с атрофией хорио-аллантоиса.

Продолжительность развития эмбрионов первых яиц составила в среднем 19, пятых — 18 суток с максимальными отклонениями не более семи часов. Всего первыми эмбрионами поглощено 1409 мл кислорода и выделено 1103 мл углекислоты, пятыми — соответственно 1418 и 1115 мл. По некоторым данным, изменение коэффициентов вариации по дням развития происходит в пределах 3,0—14,0 %.

Дыхательные коэффициенты в обеих группах яиц изменялись в пределах 0,67—0,93 при среднем значении для первой 0,78 и второй 0,79.

В характере формирования и функционирования типов энергетического обмена в раннем онтогенезе серой вороны и грача нет принципиальных различий. Для эмбриогенеза рассматриваемого вида также характерна только одна, пойкилотермная, фаза. Но у только что вылупившихся птенцов уже достаточно отчетливо проявляются признаки химической терморегуляции. Так, при 37,5 °С их показатели газообмена составляют в среднем по потребленному кислороду 461 мл, по выделенной углекислоте 360 мл в сутки, при неглубокой гипотермии (28 °С) происходит увеличение соответственно до 530 и 393 мл.

Итак, рассмотренные материалы позволяют сделать следующие обобщения.

Нарастание уровня газообмена в эмбриогенезе птиц происходит по кривой сложной конфигурации. В различные дни развития через неравные промежутки времени возникают депрессии, обычно выраженные в виде спадов уровня дыхания на 1—2 сутки или иногда резкого прекращения его прироста на период 2—6 сутки, связанные, по-видимому, с изменением интенсивности метаболических процессов в различные этапы развития зародышей. Следует отметить, что депрессии составляют важную и обязательную особенность эмбрионального периода, и вместе с тем причины их появления выяснены еще не полностью. Существует мнение, основанное на выводах И. И. Шмальгаузена [226] об обратной зависимости интенсивности роста и дифференцировки органов и тканей тела. Предполагается, что в периоды спадов или прекращения прироста уровня газообмена у зародышей птиц, как правило, преобладают формообразовательные процессы без существенного увеличения массы развивающегося организма [9, 132, 143]. Часто наблюдаемая перед вылуплением депрессия дыхания, нередко приводящая к летальному исходу, обычно объясняется трудностью перехода эмбрионов с аллантоисного дыхания на легочное [275, 177].

При исследовании степени корреляции уровня энергетики

с конкретными физиологическими процессами необходим значительный статистический материал по дням инкубации, получение которого связано со вскрытием большого количества птичьих яиц, что не всегда возможно (а иногда и недопустимо) при изучении диких видов. По этой причине изложенные выше результаты исследований получены путем использования в ежедневных опытах каждого отдельного яйца до завершения эмбриогенеза. Данный способ позволяет раскрыть причинные связи всех аномалий в изменениях уровня газообмена, но по отношению к трем депрессиям оказывается вполне пригодным. Первый спад хорошо совпадает с временем достижения хориоаллантоиса максимальных размеров (обнаруживается путем просвечивания яиц). В условиях искусственной инкубации он проявляется у птенцовых видов в возрасте эмбрионов 6—9 суток, у полувыводковых и выводковых — 7—15. Для двух последних групп птиц очень характерен второй спад, обусловленный переходом эмбрионов с пойкилотермного на гомойотермный тип обмена. В эмбриогенезе птенцовых он не выражен. И, наконец, за 1—3 суток до вылупления птенцов при атрофии хориоаллантоиса и начале легочного дыхания обычен третий период депрессии газообмена. У полуптенцовых видов (голубей) он совпадает со временем перехода эмбрионов в гомойотермную фазу развития.

Индивидуальная степень варьирования величин газообмена колеблется в широких пределах (до 50 % и более) без закономерных изменений по дням развития. Средние показатели для птенцовых видов составляют по уровню поглощения кислорода 7,9—24,3 %, по углекислоте — 8,4—26,5 %; для полувыводковых (чибис, сизая чайка) соответственно 19,4—22,8 и 17,1—22,4 %. Приведенные данные свидетельствуют об отсутствии у коэффициентов вариации какой-либо специфики, связанной с конкретными видовыми или эколого-физиологическими особенностями эмбриогенезов, поэтому можно говорить об определенном среднем показателе варьирования применительно ко всем изученным видам птиц. Его величины составляют по уровню кислорода 18,1, углекислоты — 18,2 %.

Показатели газообмена отражают не только количественные стороны метаболизма, но и некоторые его качественные особенности. В данном случае речь идет о величинах соотношения выделенной углекислоты к поглощенному кислороду (дыхательных коэффициентах). Размах колебаний этих величин при 37,5 °С инкубации довольно значителен: от 0,59 (тетерев) до 0,94 (обыкновенный скворец), но наиболее типичные показатели располагаются в основном в зоне с пределами значений 0,66—0,88, характерной для всех рангов яиц независимо от их видовой принадлежности. Однако средние величины, рассчитанные по данным газообмена практически за полный период развития, оказались в различных группах птиц неравнознач-

ными. По порядку увеличения они располагаются следующим образом: выводковые (соответственно по первым и последним отложенным яйцам) — 0,71—0,73 (в среднем 0,72) и 0,69—0,72; полувыводковые — 0,73—0,76 и 0,73—0,74; полуптенцовые (голубь) — в обоих случаях по 0,76 и птенцовые — 0,76—0,80 и 0,76—0,81. Приведенные данные свидетельствуют о тенденции к возрастанию дыхательных коэффициентов от выводкового типа эмбриогенеза к птенцовому. Между крайними группами различия становятся уже существенными и достоверно различными [95, 96].

Достаточно отчетливо проявляется и неравнозначность показателей в зависимости от ранга яиц. В этом отношении эмбриогенезы выводковых и полувыводковых обнаруживают определенное сходство. Меньшие величины дыхательных коэффициентов младших эмбрионов по сравнению с таковыми старших свидетельствуют о разнице в структуре термогенеза, а именно — о возрастании роли жиров и, возможно, протеинов в продуцировании физиологического тепла. У птенцовых зависимость обратная: с увеличением порядкового номера яйца в эмбриональной энергетике возрастает роль углеводного обмена; полуптенцовые занимают промежуточное положение.

Реакция эмбрионов на воздействие переменных температур у рассмотренных видов на протяжении развития не остается постоянной. В различные сроки во второй половине периода инкубации в организме эмбриона, вероятно, уже под контролем центральной нервной системы происходят качественные изменения, обусловливающие появление признаков химической терморегуляции. Следует подчеркнуть, что переход в новую, гомойотермную, фазу происходит быстро, за промежуток времени не более суток. Во всяком случае, по данным газообмена с интервалами между опытами 24 ч каких-либо постепенных изменений при смене температурных реакций не обнаруживается.

Исследования показали, что продолжительность эмбриональной гомойотермной фазы в пределах вида величина постоянная, но и ее межвидовые различия могут варьировать от 1 до 9 суток. В то же время использование данного показателя в качестве одного из критериев видовых различий может иметь ограниченный характер, поскольку даже в пределах отряда может наблюдаться полное сходство у относительно неродственных видов (сизая чайка, перевозчик).

В плане сравнения различных эколого-физиологических групп птиц время становления и продолжительность гомойотермной фазы с полным основанием могут быть отнесены к числу ведущих отличительных свойств. У выводковых видов признаки терморегуляции обнаруживаются рано: у глухаря за девять, шилохвости — за восемь, тетерева и чирка — за семь суток до вылупления птенцов и составляют соответственно

Таблица 47

Газообмен эмбрионов куликов в первые сутки гомойотермной фазы [100]

Вид	n	O_2		CO_2		Масса яйца, г	Продолжительность фазы, сутки
		мл/сутки	%	мл/сутки	%		
Большой кроншнеп	3	619	5,7	528	6,5	68,0	6
Большой веретенник	5	444	11,3	348	6,5	33,5	5
Чибис	8	268	17,5	209	17,0	23,3	4
Мородунка	1	266	—	197	—	20,4	4
Перевозчик	1	149	—	106	—	12,6	4

36,0; 36,4; 36,8; 37,0 % от общего времени развития, что свидетельствует об отсутствии принципиальных различий в эмбриогенезе утиных и тетеревиных [98].

У полувыводковых смена типов энергетического обмена происходит на более поздних этапах, а продолжительность гомойотермной фазы значительно короче (4—6 суток), что составляет менее 25 % общего времени эмбриогенеза (кроншнепа — 24,0, сизой чайки — 17,4 %). Наиболее полные данные получены в группе куликов (табл. 47).

Наибольший показатель (шесть суток при средней массе яйца 68,0 г в день становления терморегуляции) отмечен для большого кроншнепа. У большого веретенника при массе яйца 33,5 г продолжительность гомойотермной фазы равняется пяти суткам. У остальных видов — чибиса, мородунки, перевозчика,— несмотря на разницу в массе яиц, смена типов энергетического обмена происходит за 4 суток до вылупления.

Исходя из приведенных данных, можно полагать, что сроки становления терморегуляции у зародышей куликов мало зависят от величины яйца, а обусловливаются, по-видимому, соотношением длительности эмбриогенеза и пойкилотермной фазы. Зависимость же величин газообмена от массы яиц оказалась существенной. Почти во всех случаях большему весу соответствовал более высокий уровень кислорода и выделения углекислоты.

Для полуптенцовых видов (голуби, перепелятник) характерна минимальная, порядка одних суток, эмбриональная гомойотермная фаза и, наконец, птенцовые на протяжении всего эмбриогенеза имеют только один, пойкилотермный, тип энергетического обмена [94, 95, 96]. Но у относительно крупных видов этой группы (грач, ворона) только что вылупившиеся птенцы обладают уже достаточно отчетливо выраженными признаками химической терморегуляции [99], у мелких же смена фаз происходит позднее — через 6—9 дней после вылупления [221].

Таблица 48

Характеристика пойкилотермной фазы эмбриогенезов птиц различных эколого-физиологических групп

Вид	n	I	II	III	IV	V	VI	VII
Шилохвость	1	43,5	13—14	1089	797	25,3	—	43,0
Чирок-трескунок	3	26,7	12	996	732	19,2	—	51,9
Тетерев	2	36,5	12	1131	805	—	—	—
Чибис	8	25,9	18	1591	1155	—	—	—
Большой кроншнеп	2	77,0	19	3703	2850	44,8	—	82,6
Сизая чайка	2	56,2	19	3314	2471	33,6	—	98,6
Сизый голубь	3	16,9	18	1043	803	10,7	—	97,5
Грач	7	16,2	16—17	1153	902	—	11,1	103,9
Серая ворона	7	18,4	18—19	1413	1109	—	13,5	104,7

Примечание. I — начальная масса яйца, г; II — продолжительность фазы, сутки; III — поглощение O_2, мл; IV — выделение CO_2, мл; V — масса эмбрионов с оболочками при смене фаз, г; VI — масса птенца при смене фаз, г; VII — интенсивность газообмена O_2, г.

Таким образом, результаты изучения газообмена и, в частности, особенностей температурных реакций на протяжении эмбриогенеза подтверждают правомочность разделения птиц [280], на четыре эколого-физиологические группы, одно из главных различий между которыми состоит во времени проявления первых признаков терморегуляции. В связи со сказанным возникает необходимость в анализе пойкилотермной фазы (табл. 48). Видно, что показатели продолжительности фазы могут быть выделены в две группы: 12—14 суток для выводковых и 16—19 — для остальных видов (см. табл. 50). Судя по укороченной фазе, темп развития утиных и тетеревиных зародышей за время, предшествующее появлению терморегуляции, характеризуется повышенной скоростью. Вместе с тем по сумме энергетических затрат выводковые, несмотря на разницу в массе яиц и эмбрионов, проявляют большее сходство с полуптенцовыми и птенцовыми, чем с полувыводковыми. Так, у шилохвости и сизого голубя при разнице в продолжительности пойкилотермной фазы на 4—5 суток и более чем в двукратном различии по массе яиц и эмбрионов показатели газообмена оказались почти равными (соответственно по кислороду и углекислоте 1089, 797 и 1043, 803 мл). Достаточно сходны также суммарные энергетические затраты у эмбрионов тетерева и грача (соответственно 1131, 805 и 1153, 902). Но совпадение тех или иных признаков не всегда может служить показателем родства между группами птиц. В рассмотренном плане выводковые и птенцовые стадийно не сравнимы, поскольку в первом случае речь идет об эмбрионах начала плодного периода развития с характерным для этого времени аллантоисным дыханием, в другом — о сформировавшихся птенцах.

Несмотря на значительную разницу в уровнях газообмена на границах фаз, эмбрионы выводковых и полувыводковых птиц морфологически оказались сходными. Путем вскрытия яиц в этот период было, установлено, что отношение массы тела эмбриона к его оболочкам (хорио-аллантоиса и желточного мешка без содержимого) составляет соответственно 1 : 1 и 1 : 0,7. В то же время показатели интенсивности газообмена, находящиеся в пределах 43,0—51,9 мл/г у выводковых и 82,6—104,7 мл/г — у полувыводковых, полуптенцовых и птенцовых, свидетельствуют о большей физиологической близости ранних этапов онтогенеза трех последних групп. Выводковые же в этом отношении оказываются резко обособленной от остальных группой птиц.

Итак, переход в гомойотермную фазу у рассмотренных видов происходит на разных этапах эмбриогенеза, а у некоторых даже в первые часы после вылупления. Масса эмбрионов к этому времени может достигать 10,7 (сизый голубь), 44,8 (большой кроншнеп) и птенцов 11,1—13,5 г (врановые). Вполне возможно, что весовые показатели 10—11 г являются теми нижними предельными величинами живой массы, при которых возможно продуцирование терморегуляторного тепла в условиях эмбриогенеза и раннего постэмбриогенеза.

Что касается верхней предельной массы тела для пойкилотермного типа энергетического обмена у птиц, то этот вопрос пока остается открытым. Во всяком случае она должна быть значительной и обусловливаться экологией постэмбрионального периода. В пользу такого предположения свидетельствуют данные о развитии терморегуляции у некоторых *Podicipitiformes*. В частности, птенцы чемги приобретают хорошо выраженные признаки терморегуляции лишь в десятидневном возрасте при массе тела около 111 г [101].

Как уже отмечалось при анализе видовых особенностей динамики газообмена, в пойкилотермной фазе под влиянием неглубоких охлаждений (до 28—30 °С) наряду с угнетением окислительных процессов происходит закономерное увеличение дыхательных коэффициентов, с возникновением гомойотермии реакции меняется на противоположную (табл. 49).

Прежде всего необходимо отметить, что у эмбрионов первых яиц в кладках в пойкилотермной фазе величины дыхательных коэффициентов оказываются более зависимыми от охлаждений, чем из последних ($t>2$). С появлением терморегуляции это свойство сохраняется. Респираторный эффект (отрицательный в пойкилотермной фазе и положительный в гомойотермной) составляет соответственно рангу яиц по кислороду в среднем —16,1; —14,9 % и 15,1; 12,4 %, по углекислоте —10,6; —10,4 % и 8,1 и 8,4 %, проявляя аналогичную дыхательным коэффициентам изменчивость, но уже без отчетливо выраженной закономерности ($t<1$). Уровень выделяемой углекислоты

Таблица 49

Влияние температур на величины дыхательных коэффициентов и респираторный эффект в эмбриогенезе птиц

Вид	Пойкилотермная фаза								Гомойотермная фаза							
	Первое яйцо				Последнее яйцо				Первое яйцо				Последнее яйцо			
	ДК*		Эффект, %**		ДК		Эффект, %		ДК		Эффект, %		ДК		Эффект, %	
Шилохвость	0,75	0,79	—36,0	—32,0	0,71	0,77	—32,2	—20,4	0,73	0,68	17,0	7,9	0,72	0,68	14,5	8,8
Чирок-трескунок	0,69	0,77	—14,9	—7,3	0,76	0,78	—13,0	—9,3	0,70	0,66	9,7	3,1	0,68	0,66	6,9	2,8
Тетерев	0,70	0,79	—20,1	—10,5	0,68	0,71	—11,2	—8,5	0,72	0,65	17,4	7,5	0,68	0,65	13,5	8,3
Глухарь	—	—	—	—	0,78	0,82	—8,6	—3,8	0,70	0,67	11,7	7,6	0,72	0,69	10,3	10,7
Большой кроншнеп	0,77	0,82	—7,4	—2,3	0,77	0,80	—7,3	—4,3	0,69	0,66	19,9	14,2	0,73	0,69	16,8	11,5
Сорока	0,79	0,84	—12,3	—7,9	0,78	0,81	—15,5	—12,0	—	—	—	—	—	—	—	—
Галка	0,79	0,84	—16,3	—11,7	0,80	0,83	—10,4	—6,8	—	—	—	—	—	—	—	—
Грач	0,77	0,80	—10,6	—7,1	0,80	0,82	—27,4	—25,9	—	—	—	—	—	—	—	—
Серая ворона	0,77	0,82	—11,6	—6,0	0,78	0,84	—8,2	—3,0	—	—	—	—	—	—	—	—
Среднее	0,75	0,81	—16,1	—10,6	0,76	0,80	—14,9	—10,4	0,71	0,66	15,1	8,1	0,71	0,67	12,4	8,4

* 1-я колонка — данные при 37,5 °С, 2-я — при охлаждении.
** 1-я колонка — O_2, 2-я — CO_2.

при этом независимо от видовой принадлежности и ранга яиц отличается относительной инертностью и в среднем в полтора раза менее чувствителен к воздействию гипотермии. Данный факт косвенно свидетельствует о значительной стабильности функционирования механизмов выведения этого газа из яйца.

Еще один способ оценки газоэнергетического обмена — расчеты его зависимости как метаболического показателя от массы тела. Такого рода исследования многочисленны [250, 81, 190, 191, 46]. Сущность расчетов состоит в следующем. Установлено, что изменение уровня обмена веществ от массы тела имеет криволинейную (параболическую) зависимость и выражается уравнением $y=ax^b$, где y — показатель метаболизма, a — коэффициент пропорциональности, не несущий биологической информации, x — масса животного, b — коэффициент регрессии, численно отражающей взаимозависимость обмена и роста и являющийся в этом отношении важнейшим показателем.

По распространенному мнению скорость нарастания метаболических показателей у теплокровных животных всегда отстает от увеличения массы тела или скорости роста в среднем на 25 % или $y=x^{0,75}$. Однако такая округленная константа приемлема только для некоторых обобщений и теоретических допущений и почти не пригодна для детального анализа конкретных эколого-физиологических характеристик метаболизма [127], поскольку величины коэффициентов регрессии могут изменяться в зависимости от экологической и физиологической ситуации. Так, скорость базального метаболизма у птиц выражается уравнениями: воробьиные — $y=129x^{0,732}$; неворобьиные — $y=73,8x^{0,724}$ ккал/сутки·кг [270], а энергия существования (затраты на существование при постоянном весе при отсутствии расходов на рост, линьку, миграции, размножение) — соответственно летом: $y=1,46x^{0,688}$ и $1,07x^{0,664}$ ккал/сутки·г; зимой: $y=1,54x^{0,660}$ и $1,45x^{0,625}$ ккал/сутки·г [267,75]. У эмбрионов кур зависимость энергетического обмена (по уровню выделяемой углекислоты) от массы тела в пойкилотермной фазе до 12 дня инкубации выражается уравнением $y=1,36x^{0,773}$; в гомойотермной — $y=1,84x^{0,739}$ мл/ч·г [94].

За последние годы А. М. Болотниковым, А. И. Шураковым и другими исследователями получены данные, свидетельствующие о зависимости скорости развития эмбрионов от режима естественной инкубации (см. главу 6). В частности, прерывистое насиживание в период яйцекладки замедляет рост, а плотное ускоряет. При этом у зародышей первых яиц в сравнении с последними развитие несколько растянуто. Учитывая важность данного вопроса в решении проблемы оптимальных режимов искусственной инкубации, была проведена серия экспериментов по изучению газообмена эмбрионов сизых чаек с определением их массы по дням развития. Отложенные птицами

Таблица 50

Газообмен (мл/ч) и масса (г) эмбрионов сизой чайки при естественной инкубации

Дни инкубации	Первые эмбрионы			Вторые эмбрионы			Третьи эмбрионы		
	O_2	CO_2	Масса	O_2	CO_2	Масса	O_2	CO_2	Масса
9	2,29	1,55	1,04	2,40	1,48	1,52	—	—	—
10	2,57	1,89	1,33	2,49	2,22	1,98	1,95	1,39	1,87
11	—	—	—	3,07	2,45	2,38	3,48	2,75	3,12
12	—	—	—	4,53	3,22	3,62	4,20	3,37	3,77
13	4,65	3,23	3,51	5,04	3,86	4,65	7,43	5,22	5,26
14	6,23	4,07	4,95	7,08	5,34	5,86	8,10	5,81	6,63
15	10,70	7,21	8,00	7,85	6,12	7,53	9,76	7,15	8,07
16	6,76	5,00	6,29	10,49	7,88	7,84	13,66	12,90	13,27
17	12,50	9,86	8,40	—	—	—	17,21	13,02	14,07
18	—	—	—	13,00	9,73	14,12	15,97	12,67	17,08
19	19,44	16,02	15,08	24,56	20,02	29,70	21,00	17,35	19,80
20	—	—	—	19,39	16,04	22,80	23,72	18,38	24,06
21	23,44	18,35	22,01	—	—	—	27,25	22,32	26,50
22	19,04	16,02	18,25	24,82	20,92	25,90	28,54	24,18	29,30
23	—	—	—	39,06	29,56	36,20	41,88	33,94	39,40
24	27,12	19,35	28,03	34,19	27,00	35,52	56,07	43,61	45,02
25	49,38	38,36	41,90	—	—	—	—	—	—
26	—	—	—	—	—	—	—	—	—
27	33,06	27,20	44,30	—	—	—	—	—	—

яйца были замаркированы с учетом очередности снесения и в дальнейшем инкубировались в естественных условиях. Перед проведением опытов каждое яйцо, взятое из гнезда, не менее трех часов выдерживалось в термостате при 37,5 °С. Газообмен изучен у 73 эмбрионов, в их числе 24 первых, 26 вторых и 23 третьих согласно рангам яиц (табл. 50).

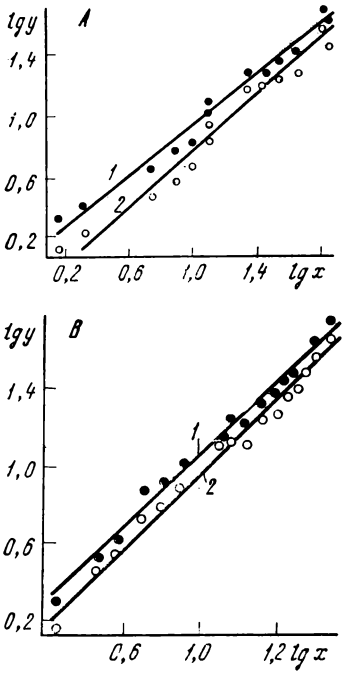
Таблица показывает, что продолжительность развития эмбрионов первых яиц в данной выборке достигает 27 суток (вариации в пределах 25—27 суток), вторых и третьих не превышает 24 суток. Это еще раз подтверждает наличие прерывистой инкубации и ее прямого влияния на длительность эмбриогенеза.

В графическом изображении логарифмы искомых величин вполне удовлетворительно сориентированы по наклонной линии (рис. 53) и хорошо описываются уравнением параболы:

для первых эмбрионов $y_{O_2} = 2{,}08x^{0{,}78 \pm 0{,}04}$, $y_{CO_2} = 1{,}38x^{0{,}82 \pm 0{,}04}$;

для вторых эмбрионов $y_{O_2} = 1{,}48x^{0{,}86 \pm 0{,}03}$, $y_{CO_2} = 1{,}05x^{0{,}89 \pm 0{,}02}$;

для третьих эмбрионов $y_{O_2} = 1{,}23x^{0{,}97 \pm 0{,}04}$, $y_{CO_2} = 0{,}86x^{1{,}00 \pm 0{,}03}$.



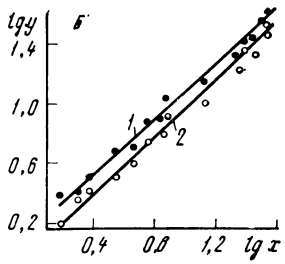


Рис. 53. Зависимость уровня газообмена от массы тела эмбрионов из первых (*А*), вторых (*Б*) и третьих (*В*) яиц сизой чайки.
1 — O_2, *2* — CO_2 по CO_2.

Все рассчитанные коэффициенты регрессии в среднем превышают константу 0,75, что свидетельствует об относительно высоком уровне эмбриональных энергетических процессов. Одновременно отчетливо проявляется разница в скорости метаболических реакций в пределах кладки. Эмбрионы первых яиц имеют самый низкий уровень обмена веществ (соответственно по O_2 и CO_2 $b=0{,}78$ и 0,82), а наиболее высокий — из третьих (0,97 и 1,00). Из сказанного следует, что показатель взаимозависимости энергетического обмена и роста эмбрионов — величина непостоянная и зависит от режима естественной инкубации на начальных этапах развития. Метаболический показатель у первых эмбрионов близок к константе 0,75, т. е. по темпам значительно отстает от показателя роста. У третьих эмбрионов, не испытывавших воздействия прерывистой инкубации, хорошо выражена пропорциональность (изометрия); для вторых характерно промежуточное положение.

Таким образом, сущность прерывистой инкубации в период яйцекладки в энергетическом аспекте состоит в разобщении пропорциональности в скорости роста и метаболических процессах или, говоря иначе, интенсивный газообмен при стабильном режиме обогрева кладки в начале развития обусловливает в дальнейшем относительно ускоренный рост зародышей и минимальную продолжительность эмбриогенеза. Пере-

менные же температуры оказывают в последующем некоторое тормозящее воздействие на уровень дыхания, что приводит к частичной потере скорости роста и увеличению периода инкубации. Однако данную особенность не следует считать отрицательным фактором. Исследованиями показано (см. главу 2), что птенцы из первых яиц в кладке, как правило, более жизнеспособны, чем из последних. Следовательно, можно предположить, что несколько замедленная скорость метаболизма сказывается прежде всего на угнетение прироста биомассы, в частности оболочек, но благоприятно сказывается на качестве дифференцировки органов и тканей, в результате чего вылупившиеся птенцы лучше подготовлены к постэмбриональному этапу онтогенеза.

Обращает на себя внимание неравнозначность коэффициентов регрессии по кислороду и углекислоте. Последние независимо от ранга яиц всегда выше (различие статистически недостоверно, но тенденция выражена отчетливо). О принципиальном значении данного факта будет сказано ниже.

Известно, что у многих форм взрослых организмов при избытке углеводной пищи или в период подготовки к новому физиологическому состоянию, например спячке, величины дыхательных коэффициентов часто превышают единицу. И, наоборот, иногда может происходить задержка углекислоты в тканях (период спячки, образование известковых отложений), обусловливая низкие значения дыхательных коэффициентов [87, 88, 169]. Газообмен эмбрионов птиц также имеет ряд своих особенностей, о сущности которых еще нет единого мнения. По данным ряда исследователей, зародыши нуждаются в кислороде еще до начала инкубации. До снесения яйца и в первые дни развития источником кислорода служит желток. Под действием ферментов из его молекул освобождается связанный кислород, который непосредственно усваивается клетками зародыша. В это время в желтке всегда содержится свободный кислород, концентрация которого может достигать 26,75 %, т. е. значительно больше, чем в атмосфере [249]. А так как потребность зародыша в нем еще невелика, избыток этого газа может скапливаться в воздушной камере, достигая концентрации 22 % [288, 177], и даже выделяться наружу [286], обусловливая тем самым на протяжении первых 5—7 дней развития высокие (более единицы) значения дыхательных коэффициентов [276, 277]. Но переоценивать значение метаболического кислорода как фактора, искажающего показатели внешнего дыхания, по-видимому, не следует. Во всяком случае его влияние часто не обнаруживается или выявляется только в первые сутки [265, 287]. Но обычно через три часа после закладки в инкубатор яйца (кур) начинают поглощать кислород из атмосферы [283], при этом уже на вторые сутки наблюдается самый высокий за весь период метаболизм [248]. В это время

Таблица 51

Энергетические затраты в эмбриогенезе некоторых видов птиц, ккал

Вид птицы	№ яйца	Начальная масса яйца, г	Всего	На 1 г яйца	В том числе			
					В пойкилотермной фазе		В гомойотермной фазе	
Шилохвость	1	44,2	27,60	0,62	5,63	0,12	21,97	0,50
	9	43,0	27,99	0,65	4,75	0,11	23,24	0,54
Чирок-трескунок	1	26,4	20,64	0,78	4,90	0,18	15,74	0,60
	9	27,0	20,76	0,77	4,55	0,17	16,21	0,60
Тетерев	1	36,7	21,01	0,57	5,24	0,14	15,77	0,43
	6	36,4	21,16	0,58	5,34	0,15	15,82	0,43
Чибис	1	25,3	13,19	0,52	7,40	0,29	5,79	0,23
	4	26,6	14,16	0,53	7,62	0,29	6,54	0,24
Большой кроншнеп	1	78,0	39,02	0,50	17,96	0,23	21,06	0,27
	4	76,0	39,23	0,52	17,22	0,23	22,01	0,29
Сизая чайка	1	56,8	29,27	0,51	15,24	0,26	14,03	0,25
	2	55,6	31,37	0,56	16,12	0,29	15,25	0,27
Сизый голубь	1	17,1	6,38	0,37	5,05	0,29	1,33	0,08
	2	16,7	6,29	0,38	4,88	0,29	1,41	0,09
Скворец	1	6,1	1,80	0,29	—	—	—	—
	5	6,4	1,91	0,30	—	—	—	—
Сорока	1	9,6	3,81	0,40	—	—	—	—
	7	9,9	3,85	0,39	—	—	—	—
Галка	1	11,2	3,73	0,33	—	—	—	—
	4	9,9	3,48	0,35	—	—	—	—
Грач	1	16,7	6,03	0,36	—	—	—	—
	5	15,8	5,00	0,32	—	—	—	—
Серая ворона	1	18,7	6,73	0,37	—	—	—	—
	5	18,2	6,79	0,37	—	—	—	—

появляется гемоглобин, формируется сосудистое поле желточного мешка, примыкающее к скорлупе. Зародыш приобретает специализированный для внешнего дыхания орган [174]. Максимальные величины дыхательных коэффициентов в это время никогда не превышают единицы, изменяясь по дням инкубации преимущественно в пределах 0,60—0,90 [247, 41, 209, 133, 96].

Сравнивая особенности газообмена при инкубации оплодотворенных и неоплодотворенных яиц, Г. Никита [140] пришел к выводу, что утверждения об использовании зародышами в первые дни развития кислорода, выделяемого в результате ферментативных процессов, не соответствует действительности. Поглощение кислорода из атмосферы и выделение углекислоты, по данным автора, начинается с момента снесения яйца, независимо от того, оплодотворено оно или нет, и продолжается в течение всего времени его существования. Дыхательный обмен при этом прямо пропорционален температуре окружающей среды. Данный вывод не нуждается в дополнительных доказательствах, поскольку птичьи яйца, как и все организмы, представляют собой открытые системы.

Выделение углекислоты в эмбриогенезе птиц тоже имеет ряд особенностей. Только что снесенные яйца кур и даже скорлупа без содержимого способны выделять значительное количество этого газа, что, по-видимому, обусловлено процессами обизвествления скорлупы в яйцеводе птицы. Повышенное выделение углекислоты может наблюдаться и в первые двое суток инкубации [275]. На 11—12 дни развития у куриных эмбрионов начинается формирование костной ткани и часть продуцированной углекислоты временно включается в перенос карбонатов скорлупы путем образования растворимых бикарбонатов в организме эмбриона, где происходит обратный процесс. Вместе с тем в это время в яйце высокой концентрации углекислоты не наблюдается, поскольку проницаемость скорлупы для этого газа примерно на 11 % выше, чем для кислорода, что исключает застойные явления. Данное свойство скорлупы характерно, по-видимому, для яиц всех видов птиц. Полученные показатели о более высокой скорости выделения углекислоты по сравнению с поглощением кислорода у эмбрионов сизой чайки свидетельствует в пользу такого предположения. Что касается низких (менее 0,71) значений дыхательных коэффициентов, обнаруживаемых в отдельные дни инкубации, то их проявление обусловливается не задержкой в яйце углекислоты, а физиологическими процессами, связанными с синтезом углеводов из жиров и протеинов. Следовательно, данные по газообмену, взятые в сумме за все (за исключением первых двух) дни развития, вполне будут отражать уровень энергетических затрат эмбриогенеза и могут быть выражены в калорических показателях (табл. 51).

Как видно из таблицы, общий уровень теплопродукции зависит в целом от массы яйца. Наибольшие показатели характерны для крупных яиц без отчетливой разницы в зависимости от их ранга. В относительных единицах самые высокие энергетические затраты свойственны выводковым видам (0,57—0,78 ккал/г), причем от $^2/_3$ (тетерев) до $^4/_5$ (шилохвость, яйцо 9) всей теплопродукции приходится на завершающую, гомойотермную, фазу развития. Для эмбрионов полувыводковых птиц характерны умеренные энергетические расходы (0,50—0,56 ккал/г) и, несмотря на продолжительную пойкилотермную фазу (18—19 суток) и относительно короткую гомойотермную (4—6 суток), уровни их теплообразования не имеют такой низкой разницы (30 % — большой кроншнеп и 6 % — сизая чайка). Самыми экономичными оказались эмбриогенезы у полуптенцовых и птенцовых видов (сизый голубь, воробьиные). Их энергетические затраты находятся в пределах 0,29—0,40 ккал/г, что почти вдвое меньше, чем у выводковых и в 1,5 раза — у полувыводковых птиц.

ГЛАВА 9

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭМБРИОНОВ И ПТЕНЦОВ

Среди зоологов укрепилось мнение о том, что популяция для высших животных является основной формой существования вида, возникла необходимость в разработке методик, которые позволяли бы проводить исследования на массовом материале непосредственно в природе с целью установления морфологических отличий адаптивного характера между различными внутривидовыми группировками животных. Актуальность этой задачи обусловливается тем, что привлечение лабораторного эколого-физиологического метода для характеристики состояния популяций и закономерностей изменения этого состояния встречает значительные трудности. При этом необходимо помнить, что в результате эколого-физиологических исследований были получены фундаментальные представления об экологической обусловленности физиологических особенностей животных [187—189, 85—87, 88, 194—196]. Изучение морфологического своеобразия близких форм животных явилось одним из путей расширения методических возможностей эколого-физиологической характеристики популяций. Проведенные в этом направлении работы позволили установить экологическое значение размеров ряда морфологических признаков [131, 229, 230, 130, 105, 120, 183, 103, 40, 221, 52, 114, 45, 10].

Параллельно с применением эколого-физиологического метода с начала текущего столетия стало проводиться обследование животных из природных популяций по ряду интерьерных показателей (органометрия). Этот цикл исследований был начат Шротлем [290] и в дальнейшем он нашел развитие в работах Гессе [262], который теоретически обосновал зависимость величины индекса сердца позвоночных от ряда факторов внешней среды. В дальнейшем его научные концепции были подтверждены [131, 281, 217]. Исследования этого направления легли в основу при разработке метода, который получил название метода морфофизиологических индикаторов [216, 219]. Его применение позволяет на основе исследования комплекса морфологических и физиологических признаков получить представление о биологическом своеобразии обследуемых популяций животных.

Более чем двадцатилетняя практика работы с помощью метода морфофизиологических индикаторов у нас в стране и за рубежом показала его перспективность при решении ряда кардинальных вопросов теоретической и прикладной экологии.

Изучение морфофизиологических особенностей диких животных с привлечением упомянутых методик позволило установить ряд закономерностей, суть которых сводится к следующему: многие интерьерные признаки животных связаны со степенью их общей активности (более активные виды животных, как правило, отличаются наиболее крупными относительными размерами сердца, локомоторной мускулатуры и ряда других внутренних органов); величина индексов внутренних органов зависит от размеров тела (в большинстве случаев чем крупнее размер животного, тем ниже относительный вес внутренних органов); относительные размеры пищеварительных органов стоят в тесной связи с характером питания; величина интерьерных признаков животных подвержена сезонной изменчивости; в процессе развития животных происходят закономерные изменения индексов внутренних органов.

В современной морфологии типологические описания отдельных форм дополняются их динамическими характеристиками, более полно отражающими реакции вида и слагающих его популяций на изменение условий среды. Накопление данных по динамике морфофизиологических особенностей животных является необходимым этапом на пути разработки теоретических основ популяционной морфологии [218, 244]. Применяя при сравнении различных видов, популяций и внутрипопуляционных групп данные, характеризующие изменение отдельных признаков и степени их вариабельности в процессе роста и развития животных или при изменении условий существования, мы получаем дополнительные возможности для всесторонней биологической характеристики форм разных таксономических рангов. Использование этих возможностей основано на динамическом подходе к составлению морфофизиологических особенностей вида. Элемент «динамичности» дает возможность составить более ясное представление о биологической специфике вида и содействует тем самым разработке принципиальных вопросов экологии и систематики.

К настоящему времени накоплен и обобщен значительный материал по динамике морфофизиологических особенностей животных и, в частности, птиц (сводка данных приведена в книге Л. Н. Добринского [70]). Однако некоторые аспекты этого направления исследований до сих пор остаются малоизученными. Например, далеко не полно освещена возрастная динамика относительных размеров внутренних органов животных (особенно на ранних стадиях). Поэтому в данной главе делается попытка проанализировать сведения, касающиеся закономерностей возрастной динамики морфофизиологических

особенностей птиц в период раннего онтогенеза; в основном использовались собственные данные. Часть материала взята из опубликованных работ и рукописей наших учеников Р. Н. Воронина и Т. Г. Сазиковой.

Следует учитывать, что детальные исследования возрастной динамики морфофизиологических признаков возможны лишь при наличии достаточно точных и объективных методик определения возраста животных. В первом приближении проблему определения возраста рыб и млекопитающих можно считать решенной [214, 104]. Орнитологи же до настоящего времени не имеют надежной и универсальной методики определения возраста птиц. Учитывая это, мы сочли целесообразным параллельно с изучением динамики относительных размеров внутренних органов в онтогенезе у диких птиц провести подобные исследования и на домашних птицах (белых леггорнах), как удобных модельных объектах. В последнем случае можно было изучать выборки вполне однородные по возрастному составу, физиологическому состоянию и генетической структуре. Кроме того, сопоставление относительных размеров внутренних органов в онтогенезе у близких в систематическом отношении видов диких и домашних птиц может способствовать решению вопроса о влиянии доместикации на характер возрастной динамики этой группы признаков.

Известно, что характер изменения интерьерных признаков в процессе раннего онтогенеза в большинстве случаев более четко отражает экологическую специфику вида, чем морфофизиологические показатели взрослых животных [215]. Однако имеющиеся в отечественной и зарубежной литературе сведения по возрастным изменениям относительного веса внутренних органов птиц далеко не полные. Начало этому циклу исследований положили Е. Штреземан, Ф. Гроббельс, А. Портман. Следует отметить, что полученные ими материалы, касающиеся изменения размеров внутренних органов в процессе онтогенеза, нельзя считать исчерпывающими. Лишь в последнее время появились работы по отдельным видам, в которых возрастная динамика интерьерных признаков анализируется довольно подробно [219, 180, 45]. Большинство же исследователей, занимавшихся изучением развития птиц, основное внимание акцентировали на постэмбриональном изменении общего веса птенцов. Сводки данных по этому вопросу приведены в монографиях М. В. Мина и Г. А. Клевезаль [136] и Л. П. Познанина [166].

Изучение возрастной динамики морфофизиологических признаков представляет определенный интерес и в связи с исследованиями этапности раннего онтогенеза птиц. Развитие птенцов разбивалось на стадии рядом исследователей. Кульман [269] при этом исходил из степени совершенствования с возрастом их двигательных координаций. Промптов [167] указывал, что было бы правильнее различать качественно отличные возрастные

стадии незреловылупляющихся птенцов не по их афферентным показателям, а по наиболее существенным моментам в развитии анализаторных систем. Исходя из этого, он весь период развития птенцов воробьиных птиц разделяет на три фазы: 1) от момента вылупления до функционального включения зрительной афферентации; 2) от начала эффективного включения зрительной афферентации до оставления птенцами гнезда; 3) от момента оставления гнезда до угасания у птенца пищевых связей с кормящей взрослой птицей. Каждая стадия, как указывает автор, характеризуется определенным комплексом поведения птенца. Изменения поведения птенцов принимались А. Н. Промптовым за грани между этапами.

Некоторые авторы разделяют развитие птиц на стадии по изменению абсолютных приростов веса. В частности, Семнер [289] различает у хищных птиц три периода в постэмбриональном развитии. Штрайх и Светозаров [231, 232] выделяют у домашних птиц (гусей и уток) пять периодов. При этом указанные авторы основываются на изменениях константы весового роста.

Аналогичные принципы периодизации раннего онтогенеза птиц используются и Л. П. Познаниным [161, 166]. Им, например, у незреловылупляющихся птенцов выделяется первый период максимального прироста веса; второй период характеризуется снижением скорости роста, а третий — отличается очень медленным нарастанием или потерей веса перед вылетом птенцов из гнезда. Однако, как считают М. В. Мина и Г. А. Клевезаль [136], выделять периоды роста следует с большой осторожностью, так как понижение скорости роста может объясняться чисто внешними причинами (изменениями температуры воздуха, ухудшением условий питания и пр.). Кроме перечисленных исследователей, изучением стадийности онтогенеза птиц занимались и ряд других авторов [69, 220, 65, 4]. Можно предполагать, что изучение закономерностей возрастной динамики морфофизиологических признаков позволит углубить наши знания об этапности развития птиц.

Приступая к анализу возрастных изменений интерьерных признаков, мы столкнулись с необходимостью распределить имеющийся в нашем распоряжении материал по возрастным группам.

В качестве исходного критерия при определении возраста птенцов мы использовали их вес. Правомерность такого подхода доказывается рядом авторов [8, 161, 166, 65, 128]. Работы указанных авторов позволяют считать, что в большинстве случаев птенцы с наиболее низким весом тела являются самыми молодыми (разумеется, из этого правила могут быть исключения). При ранжировании птенцов по возрасту кроме их веса нами учитывались и другие показатели (окраска перьевого покрова, окостенение скелета и др.).

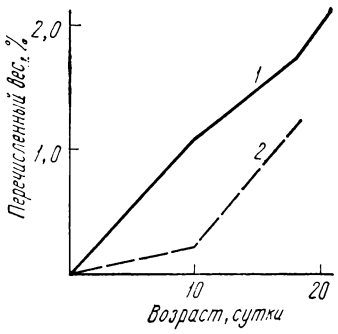
9.1. Возрастные изменения относительных размеров внутренних органов

Возрастная динамика величины морфофизиологических показателей животных обусловливается непропорциональным изменением в онтогенезе массы тела и массы внутренних органов. Это обстоятельство делает целесообразным провести анализ имеющихся данных по возрастной изменчивости общего веса тела птиц. К сожалению, материалы, которыми мы располагаем, не отличаются полнотой. Лишь по некоторым видам (белая куропатка, белый леггорн) проведены детальные исследования возрастных изменений веса тела у эмбрионов, птенцов и взрослых птиц.

Существует несколько способов оценки роста животных. Изменения во времени весовых показателей возможно выражать кривыми роста, отражая по оси абсцисс возраст животного, а по оси ординат его вес. Располагая этими данными, можно определить средний абсолютный прирост в единицу времени. При сравнении животных, существенно различающихся по размерам, правильнее вычислять относительный прирост или отношение абсолютного прироста в единицу времени к условному весу животного в середине интервала времени, в течение которого проводится изучение роста [273, 250]. Однако лучшей оценкой относительного прироста будет средняя удельная скорость роста, вычисляемая по формулам, предложенным И. И. Шмальгаузеном и С. Броди, на что указывают в своей книге М. В. Мина и Г. А. Клевезаль [136]. Но этот показатель предусматривает использование данных за одинаковые промежутки времени. В известной мере устранить недостатки данного метода позволяет вычисление константы роста [225]. Л. П. Познанин [166] на основе анализа очень большого материала по росту незреловылупляющихся птиц показал, что константа роста практически не прибавляет информации к изучению роста с помощью вычисления его удельной скорости (это замечание относится лишь к периоду птенцовой жизни воробьиных).

В литературе описан еще ряд способов исследования общего роста птиц и млекопитающих. Подробный критический обзор этих способов проведен Л. П. Познаниным [166]. Он приходит к выводу, что наиболее целесообразным (по крайней мере для птиц) является определение так называемого перечисленного веса (вес взрослых особей приравнивается к 100 %, а данные по всем другим стадиям развития относятся к этим размерам и выражаются в процентах). Аналогичным образом вычисляются и «перечисленные приросты» (абсолютные приросты, отнесенные к весу взрослых птиц, в %). Обработка нашего материала проводилась с помощью этой методики.

Мы располагаем материалами, которые дают возможность проследить за изменениями веса тела эмбрионов и птенцов



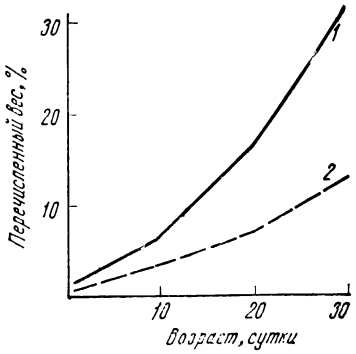


Рис. 54. Изменение перечисленного веса эмбрионов белых куропаток (*1*) и белых леггорнов (*2*).

Рис. 55. Изменение перечисленного веса птенцов белых куропаток (*1*) и белых леггорнов (*2*) в начальный период онтогенеза.

белых леггорнов и белых куропаток. Десятидневные эмбрионы этих видов существенно различаются по перечисленному весу. Если рассматриваемый показатель эмбрионов леггорнов на данной стадии развития составляет всего 0,24 %, то для эмбрионов куропаток он в 4,5 раза выше (рис. 54).

В дальнейшем темпы нарастания массы тела эмбрионов леггорнов значительно возрастают и на восемнадцатый день развития их абсолютный вес в два раза превышает аналогичный показатель эмбрионов куропаток. Перечисленный вес эмбрионов сопоставляемых видов в это время различается не столь существенно, как на десятый день развития (1,7 % у куропаток и 1,2 % у леггорнов).

Однодневные птенцы куропаток весят примерно в три раза меньше, чем птенцы леггорнов. Перечисленный же вес только что вылупившихся птенцов этих видов практически одинаков (рис. 55). Ход изменения перечисленного веса куропаток и леггорнов в постэмбриогенезе характеризуется тем, что у первых его величина достигает максимальных значений за более короткий промежуток времени. Это приводит к тому, что на шестидесятый день развития вес птенцов куропаток составляет уже 84,9 % от веса взрослых птиц, а перечисленный вес цыплят лег-

Таблица 52

Перечисленные приросты веса белых куропаток и белых леггорнов в постэмбриогенезе, %

Период, сутки	Белая куропатка	Белый леггорн
0—10	4,5	1,6
10—20	10,0	3,6
20—30	14,4	6,0
30—60	54,0	18,3
60—90	—	5,2
90—120	—	13,4
120—150	—	4,7
150—180	—	23,8
180—210	—	21,5

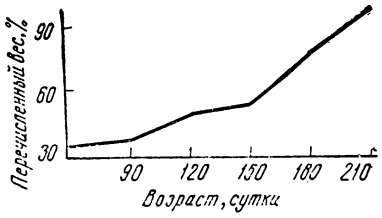


Рис. 56. Динамика перечисленного веса белых леггорнов в онтогенезе.

горнов достигает к этому периоду развития лишь 31,3 %. Характер дальнейшего изменения перечисленного веса леггорнов отражен на рис. 56.

Для последующего анализа материала по динамике интерьерных признаков представляют интерес данные по перечисленным приростам веса эмбрионов и птенцов белых куропаток и леггорнов (табл. 52, рис. 57—58). Абсолютные приросты массы тела у сравниваемых видов птиц за изученные периоды почти одинаковы. В течение первых десяти дней развития птенцов прирост веса тела составляет у куропаток 31,6 г, у леггорнов 33,0 г; за последующие десятидневки эти показатели соответственно равны 70,0—73,9 г и 100,4—124,4 г. В дальнейшем за месячный период (30—60 дней) вес леггорнов и куропаток возрастает на равную величину — 377 г. Молодые белые куропатки достигают по размерам взрослых птиц в период между 60 и 90 днями постэмбриогенеза. Вес же тела леггорнов продолжает увеличиваться примерно до двухсотдневного возраста. При этом изменение перечисленных приростов веса по месяцам у них происходит крайне неравномерно — периоды высокого прироста массы тела леггорнов сменяются периодами с низкими темпами увеличения общего веса (рис. 59).

Рассмотрим данные по возрастным изменениям величины морфофизиологических показателей отдельных органов.

Сердце. У птенцов всех обследованных видов птиц в постэмбриогенезе неуклонно возрастает абсолютный вес сердца. Есть основания предполагать, что у взрослых птиц с ростом их общих размеров до оп-

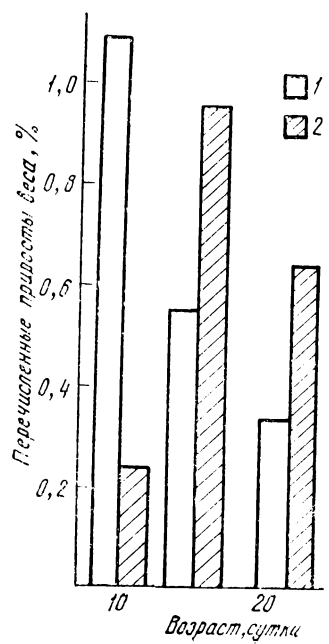


Рис. 57. Перечисленные приросты веса эмбрионов белых куропаток (*1*) и белых леггорнов (*2*).

Таблица 53

Относительные размеры внутренних органов у взрослых и молодых (летных) птиц Субарктики

Вид	Вес тела	Сердце	Печень	Почка	Поджелудочная железа
Anas penelope	802 / 585	12,2 / 9,2	26,8 / 39,6	5,2 / 7,0	6,2 / 5,9
A. querquedula	469 / 380	13,8 / 11,5	31,4 / 40,5	5,0 / 5,4	6,4 / 5,3
A. clypeata	578 / 464	13,3 / 9,8	30,3 / 33,4	7,4 / 6,7	5,3 / 5,8
Mergus albellus	452 / 429	13,1 / 13,4	30,0 / 45,3	5,8 / 6,2	4,0 / 4,8
Clangula hyemalis	587 / 610	11,0 / 10,9	51,0 / 31,2		5,6 / 5,0
Philomachus pugnax	132 / 87	17,2 / 14,1	40,2 / 46,3	5,5 / 6,8	5,9 / 7,3
Tringa glareola	60 / 46	16,3 / 14,2	44,7 / 51,4	6,7 / 7,8	6,7 / 9,8
T. erythropus	114 / 134	19,0 / 17,5	37,4 / 38,8	—	—
Actitis hypoleucos	46 / 32	12,3 / 10,6	49,5 / 60,1	7,6 / 10,0	6,6 / 10,6
Xenus cinereus	68 / 53	14,7 / 13,6	42,8 / 55,0	6,5 / 8,5	6,5 / 8,3
Gallinago gallinago	88 / 72	12,8 / 10,8	30,5 / 35,1	5,9 / 6,3	5,6 / 7,5
Podiceps auritus	437 / 358	12,8 / 11,1	47,2 / 55,0	5,1 / 7,3	—
Larus canus	454 / 398	8,8 / 9,6	30,1 / 43,0	4,5 / 5,6	4,1 / 5,5
Sterna paradisae	94 / 86	13,5 / 12,1	44,6 / 48,3	8,3 / 8,7	6,0 / 7,0
S. hirundo	126 / 136	11,8 / 11,5	47,3 / 54,0	7,7 / 7,6	5,0 / 5,9
Stercorarius longicaudus	310 / 347	15,8 / 10,4	30,3 / 60,5	5,3 / 7,5	4,7 / 5,2
Accipiter gentilis	1095 / 1290	14,3 / 9,6	28,0 / 30,5	5,3 / 7,1	—

Вид	Вес тела	Сердце	Печень	Почка	Поджелудочная железа
Corvus corone	525/432	10,4/9,5	40,2/38,3	6,4/5,5	5,6/5,4
Loxia leucoptera	30,0/29,5	—	24,0/29,8	—	2,7/3,7
Acanthis flammea	13/12	17,2/15,7	35,1/32,6	—	4,8/5,1
Fringilla montifringilla	22/22	12,6/12,5	37,1/46,9	7,2/7,1	5,9/6,9
Pinicola enucleator	49/37	13,6/12,6	37,3/43,6	7,3/5,8	6,0/5,4
Emberiza pusilla	14/12	14,5/16,3	44,0/59,4	8,3/8,3	9,4/8,0
Motacilla alba	22/21	15,5/15,1	42,8/52,8	7,4/8,0	5,8/6,2
M. flava	18/16	14,7/16,7	48,8/47,5	—	5,6/7,25
Anthus cervina	20/18	17,5/15,9	46,2/48,4	7,8/7,8	7,1/7,9
Phylloscopus borealis	10/9	15,2/12,6	51,7/46,9	7,9/6,7	6,2/5,5
Acrocephalus schoenobaenus	12/13	13,4/13,2	62,2/50,0	8,3/6,8	9,0/5,8
Turdus pilaris	91/85	11,4/8,4	54,1/50,4	7,8/6,6	6,5/6,4
T. iliacus	65/60	12,5/10,2	48,9/50,2	8,2/7,0	7,1/7,3
Oenanthe oenanthe	24/24	14,9/9,8	48,1/43,5	6,2/5,2	6,0/9,2
Cyanosylvia svecica	22/17	15,5/14,0	42,8/45,2	7,4/7,4	5,8/9,1
Riparia riparia	16/18	13,8/16,9	55,6/58,6	8,1/6,6	8,2/6,9

Примечание. В числителе — средние данные по взрослым птицам, в знаменателе — по молодым (летным) птицам. Вес тела — в граммах, индексы внутренних органов — в промилле. Обследовано от 3 до 30 экземпляров каждого вида.

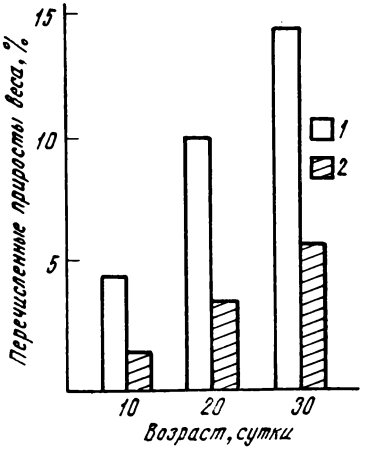


Рис. 58. Перечисленные приросты веса белых куропаток (*1*) и белых леггорнов (*2*) в постэмбриогенезе

ределенного периода продолжает увеличиваться вес сердца. В результате в пределах вида у крупных особей сердце, как правило, оказывается больше, чем у мелких.

Анализ фактического материала по возрастным изменениям индекса сердца удобнее начать с обсуждения данных по относительному весу этого органа у молодых (летных) и взрослых птиц (табл. 53). Относительный вес сердца у взрослых птенцовых птиц заметно выше, чем у слетков [215]. Рассмотрение наших материалов позволяет предположить, что указанная закономерность характерна и для полувыводковых и выводковых птиц. У молодых особей ряда видов (чирка-трескунка, свиязи, широконоски, турухтана, фифи, мородунки, бекаса, красношейной поганки, полярной крачки, вороны и некоторых других) вес тела несколько ниже общего веса взрослых птиц. Но и в этих случаях обратная зависимость веса тела и величины индекса сердца не затушевывает констатируемого различия в значениях относительного веса сердца у молодых и взрослых птиц. Из 33 обследованных видов только у овсянки-крошки, желтой трясогузки, ласточки-береговушки и сизой чайки молодые особи отличаются от взрослых несколько повышенным сердечным индексом. Но эти немногочисленные исключения не вызывают сомнения в том, что молодые птицы (слетки) отличаются от вполне взрослых более низким относительным весом сердца. Это различие у некоторых видов довольно значительно (от 2 до 5,4 ‰).

Представители разных биологических групп птиц существенно отличаются по ходу возрастных изменений относительного веса сердца. Птенцы выводковых птиц,

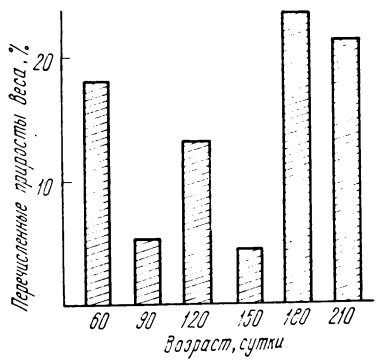


Рис. 59. Перечисленные приросты веса белых леггорнов в онтогенезе.

Таблица 54

Возрастные изменения относительных размеров внутренних органов у молодых (нелетных) птиц

Вид	Вес тела	Сердце	Печень	Почка	Головной мозг
Anas penelope	241	8,7	67,2	8,7	10,1
	250	9,6	76,4	10,8	11,4
	276	8,9	38,0	8,9	10,2
	300	8,4	55,3	8,0	9,1
	327	9,4	48,6	10,7	8,7
	411	6,9	38,0	6,6	8,1
A. acuta	24	10,5	42,0	5,8	37,0
	173	7,2	37,1	7,5	18,5
	355	8,5	64,5	7,9	9,1
	395	9,2	50,0	9,7	9,0
	610	8,9	37,2	5,2	5,7
A. crecca	87	9,7	53,2	8,7	21,4
	132	8,7	43,8	9,1	15,2
	141	9,9	64,5	10,6	
	188	9,6	47,3	7,9	11,8
	230	8,3	41,6	6,9	11,8
Mergus albellus	169	14,3	57,8	8,5	13,9
	243	10,6	51,0	12,5	12,4
Anser albifrons	84	9,0	48,7	8,4	21,0
	163	8,0	79,1	11,3	14,1
	407	10,4	54,3	10,5	7,9
	475	10,8	54,7	10,3	7,5
Aythya fuligula	46	15,1	56,2		32,9
	89	8,7	51,8	10,3	21,8
	113	7,9	44,5	10,3	17,2
	186	7,3	57,3	9,6	12,1
	217	11,2	76,4	10,9	10,4
	261	11,0	73,0	10,5	10,3
	309	9,7	67,7	9,3	9,9
	350	10,8	81,4	—	8,7
	433	10,4	69,2	7,6	7,0
Melanitta nigra	163	13,0	75,7	11,6	13,4
	402	10,6	71,5	10,9	6,7
	960	9,5	74,2	7,7	4,3
	1275	9,0	77,0	8,1	3,3
Corvus corone	188	8,5	78,2	11,2	7,4
	380	11,0	72,3	9,9	9,2
Motacilla alba	8	13,5	63,5	7,7	18,7
	17	13,6	68,0	9,0	27,7
M. flava	3	7,7	25,9	8,9	23,1
	8	9,9	63,7	7,9	20,1
Emberiza pusilla	6	13,5	58,5	6,3	27,2
	12	14,9	50,0	9,7	25,9

Окончание табл. 54

Вид	Вес тела	Сердце	Печень	Почка	Головной мозг
Tringa glareola	10	13,5	38,7	7,2	42,9
	12	12,1	70,0	11,0	32,9
	17	14,3	64,0	10,6	35,9
	28	14,1	52,0	9,7	28,6
Xenus cinereus	15	15,1	59,6	6,5	34,4
	17	12,5	42,3	11,0	37,7
	25	13,8	50,4	10,9	29,4
	35	13,4	60,5	9,4	20,0
Phalaropus lobatus	3	14,5	29,4	2,8	57,4
	4	11,8	53,4	4,1	40,0
Philomachus pugnax	35	9,7	51,4	10,4	29,0
	52	12,6	57,0	10,4	26,8
Haliaeetus albicilla	1400	8,7	42,1	4,6	5,1
	3300	7,4	23,4	3,8	5,1
	4300	7,3	23,6	3,6	3,0
	4500	5,0	19,5	3,3	3,1
Falco peregrinus	36	10,0	50,5	11,1	25,5
	60	10,3	55,0	14,1	22,4
	72	12,6	58,9	14,1	22,4
	113	9,9	59,5	9,3	—
	355	13,5	64,7	7,2	8,6

Примечание. Материал собран на Южном Ямале. Исследовано в среднем по три экземпляра птиц каждой возрастно-весовой группы. Вес тела — в граммах, индексы внутренних органов — в промилле.

взятые из яйца перед вылуплением, обладают наиболее низким индексом сердца. Затем, в первую неделю постэмбриогенеза, величина этого показателя резко возрастает (на данном этапе развития птенцы выводковых птиц обладают более высоким индексом сердца, чем взрослые). В дальнейшем по мере роста идет значительное снижение величины относительного веса сердца вплоть до момента подъема молодых птиц на крыло (табл. 54).

Для птенцовых птиц характерно незначительное изменение величины индекса сердца в течение первой недели постэмбрионального развития. Лишь за несколько дней перед вылетом из гнезда отмечается резкое возрастание относительного веса сердца.

Выше были отмечены различия в характере возрастных изменений величины индекса сердца у птенцовых и выводковых птиц. Общей же чертой в развитии данного интерьерного признака для всех биологических групп птиц является увеличение относительного веса сердца у молодых птиц перед их подъемом на крыло.

Наиболее полные данные по возрастным изменениям относительного веса сердца у домашних птиц (белых леггорнов) в

Таблица 55

Возрастные изменения общего веса тела и относительных размеров органов у самок белых леггорнов

Орган	Возраст, сутки				
	10	18	1	10	20
Сердце	7,7±0,1	6,2±0,09	6,38±0,08	4,89±0,06	4,88±0,05
Печень	18,1±0,3	19,6±0,1	45,9±0,97	28,8±0,54	27,9±0,23
Почка	—	—	5,71±0,11	5,25±0,04	5,1±0,05
Надпочечник	—	—	0,12±0,002	0,089±0,002	0,079±0,001
Поджелудочная железа	—	—	2,82±0,11	4,42±0,05	4,40±0,04
Мускулатура желудка	20,4±0,14	48,3±0,8	62,07±1,17	65,07±0,48	55,8±0,61
Яичник	—	—	0,23±0,005	0,29±0,005	0,29±0,009
Селезенка	—	—	0,61±0,03	1,04±0,04	1,46±0,07
Мозг	55,9±0,7	32,5±0,4	26,52±0,16	16,68±0,1	10,6±0,14
Летательная мускулатура	—	—	7,66±0,15	22,8±0,5	28,3±0,22
Мускулатура ног	—	—	19,49±0,18	20,54±0,22	21,97±0,19
Кишечник	—	—	1325,5±13,1	1443,9±13,7	1667,7±8,5
Слепой отдел	—	—	215,0±2,4	260,0±3,9	275,2±5,09
Вес тела	4,89±0,043	24,8±0,25	38,17±0,54	71,22±0,14	145,1±0,28

Орган	Возраст, сутки				
	30	60	90	120	150
Сердце	4,36±0,01	3,87±0,04	3,37±0,03	3,24±0,03	2,95±0,01
Печень	26,3±0,25	25,0±0,31	21,57±0,33	19,9±0,25	19,26±0,73
Почка	5,02±0,03	4,87±0,07	3,49±0,1	3,34±0,04	3,08±0,09
Надпочечник	0,051±0,002	0,036±0,001	0,053±0,0009	0,052±0,0006	0,049±0,001
Поджелудочная железа	2,9±0,04	3,17±0,07	2,73±0,04	2,69±0,07	2,31±0,03
Мускулатура желудка	42,3±0,54	34,63±0,4	33,0±0,67	30,7±0,53	27,3±0,42
Яичник	0,29±0,01	0,29±0,05	0,30±0,01	0,18±0,012	0,66±0,002
Селезенка	1,61±0,06	1,58±0,05	1,49±0,06	1,75±0,04	1,4±0,01
Мозг	6,07±0,01	3,99±0,04	3,46±0,06	2,68±0,04	2,65±0,01
Летательная мускулатура	36,7±0,34	45,9±0,57	49,15±0,57	55,5±0,46	57,8±0,29
Мускулатура ног	23,9±0,11	27,5±0,12	28,67±0,2	32,6±0,32	34,9±0,41
Кишечник	1672,0±7,9	1326,8±11,6	1300,0±13,2	1314,9±10,1	1390,7±6,24
Слепой отдел	271,3±1,9	262,09±1,7	295,2±7,65	272,7±1,7	247,9±1,32
Вес тела	269,5±2,3	646,5±4,93	753,3±20,1	1031,0±21,2	1128,9±29,8

Окончание табл. 55

Орган	Возраст, сутки				
	180	210	240	270	300
Сердце	3,19±0,02	3,21±0,02	3,25±0,017	3,11±0,02	3,0±0,02
Печень	18,2±0,2	19,0±0,25	19,5±0,1	18,9±0,041	19,0±0,36
Почка	2,85±0,02	3,1±0,016	3,1±0,05	3,09±0,011	3,1±0,01
Надпочечник .	0,34±0,0002	0,04±0,0008	0,04±0,0002	0,04±0,0002	0,04±0,0003
Поджелудочная железа . .	2,62±0,02	2,4±0,01	2,5±0,012	2,4±0,012	2,5±0,01
Мускулатура желудка .	26,19±0,5	25,3±0,18	24,9±0,1	21,6±0,18	21,0±0,089
Яичник	2,53±0,34	24,9±0,77	30,1±0,31	25,6±0,21	24,4±0,24
Селезенка . . .	1,40±0,03	1,0±0,02	1,0±0,02	1,27±0,03	1,0±0,02
Мозг	2,21±0,01	2,20±0,03	2,20±0,04	2,12±0,02	1,99±0,02
Летательная мускулатура	55,5±1,76	56,2±0,35	56,9±0,19	54,4±0,35	54,5±0,37
Мускулатура ног	32,7±0,14	32,9±0,14	32,6±0,01	32,9±0,16	32,7±0,1
Кишечник . .	1248,8±9,5	1224,7±4,9	1218,2±18,1	1203,7±16,7	1376,8±7,4
Слепой отдел .	237,5±1,8	222,8±2,0	218,0±6,2	218,0±2,3	220,83±2,3
Вес тела . . .	1619,3±13,9	2063,8±22,8	2050,3±17,8	2054,4±14,2	1999,7±14,2

Примечание. В первых двух колонках приведены данные по эмбрионам. Вес тела—в граммах, индексы кишечника и слепого отдела — в процентах, остальных органов— в промилле (по данным Т. Г. Сазиковой [180]).

эмбриогенезе и постэмбриогенезе получены Т. Г. Сазиковой. При их анализе нами использовались аналогичные материалы по белой куропатке [45], и тетереву [142].

При рассмотрении сравнительных данных по возрастной динамике относительного размера сердца у куропаток и леггорнов обращает на себя внимание различный характер этого процесса у эмбрионов сопоставляемых видов птиц (табл. 55, 56). В процессе эмбрионального развития индекс сердца у белой куропатки растет и на 20-й день достигает 10,4 ‰, в то время как относительный вес сердца эмбрионов белых леггорнов снижается. Следует подчеркнуть, что в течение последних суток развития (перед вылуплением) у эмбрионов куропаток величина индекса сердца достоверно уменьшается. Это, по всей вероятности, можно объяснить довольно существенным возрастанием веса тела.

В начале постэмбриогенеза (до сорокопятидневного возраста) характер возрастных изменений относительного веса сердца у птенцов леггорнов и куропаток сходен — величина индекса сердца к концу этого периода снижается (табл. 57; см. также табл. 55). Некоторое отличие выражается лишь в том, что у белых куропаток в первые десять дней развития наблюдается увеличение относительных размеров сердца. Затем, к шестидесятому дню постэмбриогенеза, у куропаток относительный вес

Таблица 56

Возрастные изменения веса тела и относительных размеров органов эмбрионов белой куропатки [45]

Орган	Возраст, сутки			
	10	18	20	Эмбрион перед вылуплением
Сердце	7,8±0,52	9,6±0,8	10,4±0,5	8,7±0,4
Печень	15,5±1,0	23,8±0,9	22,8±1,2	22,5±0,9
Летательная мускулатура	26,3	30,5±0,8	28,7±1,0	20,0±1,1
Мускулатура ноги	—	48,4±1,4	53,8±3,7	50,3±1,1
Мускулатура желудка	24,5±1,2	24,8±0,8	26,4±2,1	31,0±1,0
Мозг	47,8±2,8	32,0±0,8	37,0±1,2	37,4±2,0
Вес тела	7,7±0,14	11,6±0,32	12,3±0,13	14,9±0,51

Примечание. Вес тела — в граммах, индексы внутренних органов — в промилле.

сердца резко возрастает (до 12 ‰), а у птенцов леггорнов он продолжает снижаться. Небольшое, но вполне достоверное увеличение индекса рассматриваемого органа у леггорнов отмечается в период между 150-м и 210-м днями развития.

Отмеченное в литературе увеличение индекса сердца у птенцов белых куропаток в возрасте 10—20 дней связано с повышением двигательной активности и энергетических нагрузок, сопряженных с подъемом их на крыло [45]. Для птенцов кур того же возраста эта экологическая особенность не характерна, поэтому у них относительный вес сердца в данный период развития снижается. Есть основание предполагать, что характер возрастных изменений величины индекса сердца у тетеревов и белых куропаток в принципе сходен (табл. 58; см. также табл. 57).

Печень. У большинства из 33 изученных по этому показателю видов птиц изменение массы печени в период раннего онтогенеза происходит по следующей схеме. С момента вылупления и до перехода птенцов к относительно самостоятельному образу жизни абсолютный вес печени неуклонно возрастает. В дальнейшем он существенно снижается, в результате чего у равных по размерам молодых и взрослых птиц масса печени значительно (в 1,5—2,5 раза) отличается.

Динамика относительного веса печени в процессе онтогенеза птиц обусловливается непропорциональным изменением массы этого органа и массы тела. Направленность этих изменений можно проследить на примере ряда видов птиц (см. табл. 53, 54).

Как указывалось ранее, птенцовые и выводковые птицы существенно отличаются по характеру возрастных изменений относительного веса сердца. Однако в отношении индекса печени эти различия не проявляются. Все обследованные нами птицы независимо от их систематического положения или принад-

Таблица 57

Возрастные изменения веса тела и относительных размеров органов птенцов белой куропатки [45]

Орган	Возраст, сутки						
	1—2	10	20	30	45	60	Взрослые птицы
Сердце	9,5±0,3	10,9±0,5	10,5±0,4	8,8±0,4	8,2±0,2	12,0±0,5	12,5±0,25
Печень	31,9±2,4	39,1±1,1	48,1±1,6	38,7±1,6	33,0±0,5	26,1±0,78	24,0±0,77
Почка	—	7,1±1,0	8,2±0,3	7,9±0,4	7,7±0,3	5,7±0,24	4,7±0,25
Селезенка	—	0,52±0,01	0,89±0,04	1,6±0,02	1,74±0,03	0,78±0,08	0,81±0,03
Поджелудочная железа	—	5,2±0,5	5,2±0,5	7,0±0,7	3,8±0,5	3,6±0,13	2,6±0,12
Надпочечники	—	0,27	0,21	0,12	0,10	0,098±0,006	0,091±0,003
Слепой отдел кишечника	—	1450±30,9	1390±15	1490±50	1574±20	1380±80	1237±21
Летательная мускулатура	21,9±1,2	41,0±0,7	81,5±1,0	83,7±1,0	92,6±0,8	117,8±2,5	120,6±1,1
Мускулатура ноги	49,1±2,0	45,2±1,9	44,4±1,5	43,2±1,1	49,7±2,4	45,1±1,2	46,5±0,7
Мускулатура желудка	48,1±1,1	49,6±1,0	40,1±0,8	46,9±1,7	29,3±1,1	35,8±0,82	26,7±1,3
Головной мозг	27,9	19,0±1,5	12,1±1,5	9,8±0,9	5,4	4,8	4,2
Вес тела	13,9±1,0	45,5±0,9	115,5±1,4	216,0±3,4	451,0±8,9	593,5±18	698,8±13

Примечание. Вес тела — в граммах, индекс слепого отдела кишечника — в процентах, остальных органов — в промилле.

Таблица 58

Возрастные изменения индексов органов тетеревов, ‰ [142]

Орган	Молодые самцы		Взрослые самцы (средний вес 1280 г)
	Средний вес 660 г	Средний вес 910 г	
Сердце	8,1±0,38	7,1±0,39	11,3±0,42
Легкие	—	11,9±0,41	14,6±0,63
Почки	9,9±0,35	8,5±0,22	6,3±0,15
Печень	—	27,7±0,8	20,2±0,86
Селезенка	2,3±0,35	3,4±0,37	1,1±0,09
Поджелудочная железа	3,1±0,18	2,5±0,10	1,6±0,06
Мускулатура желудка	—	33,6±0,77	21,8±1,00
Кишечник	2940±30	2540±70	2650±55
Слепой отдел кишечника	1175±30	995±50	1080±25

Примечание. Индексы легких, печени и мускулатуры желудка вычисляли в целом для всех групп молодых птиц.

лежности к той или иной биологической группе имеют сходный тип развития печени, который характеризуется резким возрастанием относительного веса этого органа в первую половину постэмбриогенеза птенцов и постепенным снижением величины индекса печени в процессе их развития. Ход возрастных изменений этого органа у некоторых видов имеет некоторые отклонения от приведенной схемы, но они не нарушают общей для большинства видов птиц закономерности — значительно более быстрое нарастание массы печени по сравнению с массой тела на ранних стадиях постэмбриогенеза. Этот факт становится экологически понятным, если учесть, что печень является резервом быстро мобилизуемых питательных веществ.

Есть основания предполагать, что характер возрастной динамики относительного веса печени у птиц, обитающих в резко контрастных климатических зонах, несколько различен. Например, изучение развития птенцов в Курганской области показало, что максимальная величина индекса печени отмечается у молодых птиц перед подъемом их на крыло. У птенцов же северных популяций птиц наивысшего значения данный показатель достигает значительно раньше (см. табл. 54). Это может свидетельствовать о том, что у птенцов в условиях Севера изменение в направленности развития рассматриваемого органа происходит на более ранних этапах постэмбриогенеза.

Детальные исследования вопроса проведены Р. Н. Ворониным [45] на белой куропатке и Т. Г. Сазиковой на белых леггорнах. Р. Н. Воронин отмечал, что уже у восемнадцатидневных эмбрионов белых куропаток индекс печени достигает значительной величины (см. табл. 56). Затем возрастание относительного веса печени приостанавливается и возобновляется с момента вылупления птенцов. Увеличение индекса печени

происходит вплоть до подъема молодых птиц на крыло (в этот период у молодых птиц он вдвое выше, чем у взрослых). В дальнейшем относительный вес печени постепенно снижается (см. табл. 57). У леггорнов так же, как и у белых куропаток, в период эмбриогенеза величина индекса печени возрастает. Особой интенсивности этот процесс достигает в последние дни эмбрионального развития. Чтобы убедиться в этом, достаточно сопоставить относительный вес рассматриваемого органа у восемнадцатидневных эмбрионов и однодневных птенцов (соответственно 19,6±0,1 и 45,9±0,97 ‰). Отличие в характере возрастной динамики относительного веса печени у белых куропаток и леггорнов заключается в том, что у последних наивысшего значения этот показатель достигает в самом начале постэмбриогенеза, а у первых — на двадцатый день развития птенцов (см. табл. 55, 57).

Непосредственное отношение к рассматриваемому вопросу имеют наши данные по относительному весу печени у самок некоторых видов птиц в зависимости от стадии размножения. Параллельно с определением веса печени у самок турухтана и речной крачки мы проводили измерение диаметра наибольшего яйца, находящегося в яйцеводе. Результаты этой работы показали, что по мере увеличения размера яиц относительный вес печени у самок этих видов возрастает. Однако это констатируется лишь до начала периода яйцекладки. Самки с вполне сформировавшимся яйцом в яйцеводе имеют уже сравнительно небольшую печень. Средние показатели самок турухтана и речных крачек по указанным показателям соответственно составили:

Диаметр наибольшего яйца, мм	Индекс печени, ‰
2 4	42,6 47,8
4 8	40,9 50,7
15 15	57,3 57,9
40	43,0

Сопоставление полученных данных с соответствующими литературными материалами позволяет высказать предположение, что в характере депонирования медленно мобилизуемых (жир) и быстро мобилизуемых (гликоген) питательных веществ имеются существенные различия. Если запасы жира создаются организмом к наиболее напряженным в энергетическом отношении периодам жизни животных заблаговременно, то резервы гликогена накапливаются непосредственно перед моментом их использования. Поэтому можно считать, что одним из приспособлений самок животных к бесперебойному снабжению зародыша питательными веществами является накопление в печени гликогена в наиболее ответственный период размножения, что находит внешнее выражение в увеличении относительного веса этого органа. Все сказанное косвенно указывает на то, что в раннем онтогенезе существует корреляция между относительны-

ми размерами печени и энергетической напряженностью организма эмбрионов и птенцов. Для белых куропаток такими наиболее энергонапряженными периодами, по всей вероятности, являются первые дни после вылупления и период подъема птенцов на крыло, для леггорнов — первые дни жизни птенцов.

Почки. Большинство изученных нами птиц независимо от их экологических особенностей характеризуется одинаковой направленностью возрастных изменений массы почек. Это выражается в том, что абсолютный вес данного органа увеличивается в течение всего постэмбрионального периода развития птенцов. Взрослые птицы по сравнению со слетками обладают более высоким весом почек.

О ходе возрастных изменений относительного веса почек у выводковых птиц можно судить по данным табл. 54. Величина индекса почек у только что вылупившихся птенцов этой биологической группы примерно такая же, как и у взрослых птиц. В дальнейшем относительный вес рассматриваемого органа стремительно возрастает и достигает наивысшего значения приблизительно в середине второй недели развития, после чего наблюдается падение величины индекса почек. Слетки от взрослых птиц, как правило, отличаются повышенным относительным весом почек (см. табл. 53). Аналогичные материалы по незреловылупляющимся птицам недостаточно полны, поэтому пока нет оснований говорить определенно о характере динамики у них относительного веса почек.

Как уже отмечалось, особенно резкое увеличение этого показателя у выводковых птиц происходит в начальный период онтогенеза. Это находит естественное объяснение, если учесть экологические характеристики выводковых. Известно, что одной из важнейших особенностей птенцов зреловылупляющихся птиц является их ранняя самостоятельность, которая обусловливается достаточно высоким развитием важнейших физиологических систем уже в первые дни после вылупления, что сопряжено с повышением энергетических затрат организма.

Есть основание считать, что так же, как и у выводковых птиц, величина относительного веса почек птенцовых на каждом этапе развития обусловливается их экологическими особенностями. Судя по характеру возрастной динамики величины индекса почек, у незреловылупляющихся птиц критическим в энергетическом отношении является период, непосредственно предшествующий оставлению птенцами гнезда.

У изученных Т. Г. Сазиковой [180] домашних птиц (белых леггорнов) и белых куропаток [45] ход возрастных изменений величины индекса почек различен (см. табл. 55, 57). Это выражается в том, что в начальный период постэмбрионального развития (до 20-дневного возраста) у птенцов куропаток относительные размеры почек существенно возрастают, а у леггорнов в процессе онтогенеза (до возраста 180-ти дней) величи-

Таблица 59

Возрастные изменения относительных размеров органов у молодых (нелетных) птиц

Вид	Поджелудочная железа	Кишечник	Слепой отдел кишечника	Летательная мускулатура
Anas penelope	10,3	1610	270	2,9
	12,0	2430	300	16,0
	10,9	2002	220	9,9
	13,3	2060	250	17,1
	14,5	2210	365	—
	10,1	2130	270	15,2
A. acuta	4,5	2310	80	6,6
	5,6	2220	180	3,9
	8,0	1940	177	12,5
	8,1	1860	175	12,1
	6,4	1800	162	37,0
A. crecca	8,2	1980	170	8,2
	7,5	2270	190	9,5
	9,9	1940	130	8,5
	7,2	1750	141	14,6
	6,4	1710	131	24,8
Mergus albellus	5,0	2020	16	—
	6,1	2440	14	7,1
Anser albifrons	9,7	1940	159	4,0
	12,3	2200	—	4,9
	10,3	2090	144	7,1
	12,6	2020	180	6,9
Aythya fuligula	—	1130	70	5,0
	12,7	2080	220	4,2
	7,6	1940	225	4,1
	10,0	1960	250	5,6
	11,7	2380	170	5,0
	12,1	2410	175	4,8
	11,8	2160	175	3,7
	12,5	2470	260	16,5
	16,2	1970	156	11,0
Melanitta nigra	8,3	1740	24	2,4
	11,6	2050	27	7,1
	—	1960	25	26,0
	4,5	1730	30	36,5
Corvus corone	14,3	1430	17	14,9
	9,9	1390	19	26,6
Motacilla alba	9,1	620	7	11,0
	5,3	680	8	49,5
M. flava	—	560	—	8,1
	9,9	670	5	9,0
Emberiza pusilla	7,5	720	6	13,2
	—	—	—	43,8
Tringa glareola	9,8	880	9	5,1
	14,8	970	19	11,0
	10,3	1090	14	10,5
	—	1040	13	39,4
Xenus cinereus	—	1110	110	10,8
	6,9	1120	120	9,8
	11,2	1004	92	13,7
	12,8	950	116	—

Окончание табл.

Вид	Поджелудочная железа	Кишечник	Слепой отдел кишечника	Летательная мускулатура
Phalaropus lobatus	—	530	—	4,2
	—	740	—	6,9
Philomachus pugnax	12,0	1070	104	14,0
	11,4	980	101	19,1
Haliaeetus albicilla	—	3140	4	6,8
	1,2	2360	7	22,1
	—	3000	6	15,8
	—	2490	7	40,0
Falco peregrinus	6,7	1040	—	5,8
	—	1170	—	12,8
	—	1200	—	12,7
	—	1220	—	13,7
	5,6	1350	9	18,8

Примечание. Материал собран на Южном Ямале. Исследовано в среднем по 3 экземпляра птиц каждой возрастно-весовой группы. Индексы кишечника и его слепого отдела вычисляли как отношение длины органа к кубическому корню из веса тела, даны в процентах, индексы остальных органов — в промилле.

на этого показателя снижается. Лишь к периоду наиболее интенсивной яйцекладки (в возрасте 180—210 дней) у самок леггорнов относительный вес почек несколько повышается. Подобный характер возрастной динамики величины индекса почек может свидетельствовать о том, что у обследованных домашних и диких птиц пики энергетической напряженности организма птенцов приходятся на различные периоды их развития, что обусловливается экологическими особенностями сопоставляемых видов.

Поджелудочная железа, кишечник и его слепой отдел. Возрастные изменения абсолютных и относительных размеров органов, функционально связанных с пищеварением, происходят однотипно. Анализ характера возрастной динамики массы поджелудочной железы показывает, что с момента вылупления птенцов и до их полной самостоятельности происходит неуклонное нарастание абсолютного веса этого органа. Переход же молодых птиц во взрослое состояние сопровождается заметным снижением массы рассматриваемого органа.

Более подробно следует остановиться на характеристике хода возрастных изменений относительного веса поджелудочной железы. В качестве примера рассмотрим возрастную динамику величины индекса данного органа у шилохвости, у которой только что вылупившиеся птенцы обладают несколько более высоким индексом поджелудочной железы по сравнению со взрослыми птенцами. Начальные этапы постэмбрионального развития птенцов шилохвости характеризуются быстрым нарастанием относительного веса поджелудочной железы, после

Таблица 60

Относительные размеры органов у взрослых и молодых птиц Субарктики

Вид	Кишечник	Слепой отдел кишечника	Головной мозг	Летательная мускулатура
Anas penelope	1490/1250	186/190	4,9/6,4	96,1/82,7
A. querquedula	1550/2000	58/87	4,7/6,8	84,1/94,2
A. clypeata	3050/3350	127/143	6,8/6,4	107,4/82,6
Mergus albellus	1770/1680	13/14	10,8/8,7	98,0/89,8
Clangula hyemalis	1900/1800	110/106	6,0/5,9	77,0/97,4
Philomachus pugnax	810/920	78/100	11,4/14,4	125,3/90,3
Tringa glareola	850/940	12/18	16,4/16,4	128,0/74,0
T. erythropus	1140/1150	47/29	12,9/11,2	132,9/133,0
Actitis hypoleucos	825/970	77/90	17,0/21,6	117,4/48,1
Xenus cinereus	888/930	90/97	14,7/16,1	112,1/88,1
Gallinago gallinago	890/960	80/85	16,3/17,2	125,4/116,4
Podiceps auritus	1820/2000	—	—	97,2/61,7
Larus canus	1001/1060	5/13	9,7/9,8	71,8/71,8
Sterna paradisaea	820/840	13/14	16,8/17,1	92,4/84,7
S. hirundo	850/860	10/13	13,8/12,1	84,3/76,0
Stercorarius longicaudus	830/910	80/85	9,8/7,3	100,0/75,3
Accipiter gentilis	730/950	—	—	118,0/81,8

Окончание табл. 60

Вид	Кишечник	Слепой отдел кишечника	Головной мозг	Летательная мускулатура
Corvus corone	1230/1210	17/17	18,4/21,4	71,2/72,0
Loxia leucoptera	820/1000	—	40,0/49,1	98,6/64,4
Acanthis flammea	1130/1100	5/6	46,5/59,6	83,9/82,9
Fringilla montifringilla	860/1030	9/14	31,4/41,1	87,0/80,3
Pinicola enucleator	2060/1490	6/5	31,6/41,5	82,1/75,8
Emberiza pusilla	650/870	12/12	36,7/47,6	—
Motacilla alba	580/600	9/9	25,1/30,4	96,5/89,5
M. flava	640/490	9/6	26,2/34,4	98,3/96,0
Anthus cervina	610/630	8/9	27,7/31,0	97,2/83,3
Phyldoscopus borealis	590/610	5/4	34,8/43,8	73,6/71,4
Acrocephalus schoenobaenus	580/660	7/8	34,4/36,2	68,1/73,2
Turdus pilaris	790/833	13/18	18,8/22,3	85,0/79,4
T. iliacus	760/790	12/13	23,3/27,3	83,1/75,0
Oenanthe oenanthe	620/710	—	33,2/35,7	86,3/68,5
Cyanosylvia svecica	580/620	9/7	25,1/39,2	96,5/73,0
Riparia riparia	510/520	10/14	23,1/18,1	83,5/64,7

Примечание. Индексы кишечника и его слепого отдела вычисляли как отношения длины органа к кубическому корню из веса тела, даны в процентах, индексы остальных органов — в промилле. В числителе указаны средние данные по взрослым птицам, в знаменателе — по молодым (летным) птицам. Обследовано от 3 до 30 экземпляров каждого вида.

чего величина рассматриваемого показателя существенно снижается. Аналогичная картина наблюдается в процессе развития птенцов большинства изученных диких и домашних выводковых птиц (табл. 59; см. также табл. 55). Это позволяет считать, что подобный ход развития поджелудочной железы обусловливается экологическими особенностями птенцов зреловылупляющихся птиц. Известно, что вполне самостоятельно, активно, питаться птенцы выводковых начинают лишь на 5—6-й день после вылупления. Именно к этому времени все пищеварительные железы, в том числе и поджелудочная, достигают максимального развития.

Возможно, что у птенцов незреловылупляющихся птиц индекс поджелудочной железы достигает наивысшего значения в самом начале постэмбриогенеза, так как птенцовые получают корм сразу же после вылупления. К сожалению, у нас нет достаточно полных данных, подтверждающих это предположение.

Нарастание абсолютных размеров кишечника прекращается раньше роста всего тела. Почти у всех обследованных нами птиц рост кишечника заканчивается до оставления птенцами гнезда (птенцовые) или до подъема молодых птиц на крыло (выводковые). Например, нелетный птенец чернети хохлатой весом около 500 г уже не отличается от взрослых птиц размерами кишечника, 400-граммовые птенцы синьги имеют такую же абсолютную длину кишечника, как и взрослые птицы, весящие около килограмма. У взрослых птиц увеличение веса тела не сопровождается сколько-нибудь заметным удлинением кишечника.

Особый интерес представляют возрастные изменения абсолютной длины кишечника у некоторых мелких воробьиных птиц. Проиллюстрируем это лишь одним примером. Развитие птенцов ласточки-береговушки с момента вылупления и до приобретения ими способности к полету сопровождается непрерывным удлинением кишечника. В дальнейшем же абсолютная длина его резко сокращается; у слетков и взрослых птиц этого вида сокращение происходит более чем на 20 % по сравнению с нелетными птенцами. Причина уменьшения длины кишечника с возрастом ясна. Она является следствием падения интенсивности метаболизма у взрослых птиц, что ведет к уменьшению их потребности в питательных веществах.

Достаточно подробно возрастные изменения относительной длины кишечника нам удалось проследить лишь у выводковых птиц (табл. 60; см. также табл. 55, 59). Общими чертами в развитии этого признака для большинства обследованных выводковых птиц являются следующие: минимальной относительной длиной кишечника обладают только что вылупившиеся птенцы; первый период их постэмбрионального развития характеризуется интенсивным нарастанием индекса кишечника (максимальная его величина в конце данного периода значительно выше,

чем величина соответствующего показателя взрослых птиц); достигнув наивысшего значения, относительная длина кишечника постепенно снижается. Постэмбриональный период развития птиц можно разбить на два четко разграниченных этапа, каждый из которых характеризуется определенной направленностью развития кишечника.

Возрастные изменения относительной длины кишечника и его слепого отдела аналогичны изменению индекса кишечника (см. табл. 59). Это можно принять за следствие повышенной потребности молодого организма в пище. Данный пример лишний раз подтверждает, что возрастные изменения интенсивности уровня обмена веществ являются главной причиной, обусловливающей характер развития кишечника и некоторых других внутренних органов.

Локомоторная мускулатура. В качестве иллюстрации интересующих нас закономерностей мы пользовались двумя показателями — весом летательной мускулатуры и мускулатуры задних конечностей (вес всех мышц одной ноги). Как показатель развития летательной мускулатуры использовался вес *m. pectoralis major* + *m. supracoracoideus* (одной стороны тела).

Почти полное отсутствие в литературе данных по возрастной динамике относительного веса локомоторной мускулатуры птиц заставляет нас подробнее проанализировать имеющийся в нашем распоряжении материал.

Наиболее четко удалось проследить возрастные изменения относительного веса локомоторной мускулатуры у большего крохаля, чернети хохлатой, шилохвости, свиязи, чирка-свистунка и белой куропатки (см. табл. 56, 57, 59, 60). У птенцов этих видов величина летательной мускулатуры изменяется сравнительно мало в течение всего периода развития, предшествующего подъему молодняка на крыло. Приобретение птенцами способности к полету совпадает с резким увеличением относительного веса летательной мускулатуры, который у зреловылупляющихся птенцов начинает увеличиваться ориентировочно с того момента, когда их вес достигает 50 % веса взрослых птиц. Взрослые особи почти всегда имеют более высокий индекс летательной мускулатуры по сравнению с молодыми птицами.

Возрастные изменения относительного веса летательной мускулатуры и мускулатуры ног у диких выводковых птиц имеют противоположную направленность. Хорошо поясняют сказанное данные по возрастной динамике этих признаков у белых куропаток, заимствованные из книги Р. Н. Воронина [45]: «В эмбриональный и постэмбриональный периоды направленность возрастных изменений относительного веса летательной мускулатуры и мускулатуры задних конечностей противоположна. Индекс мускулатуры ног эмбрионов перед вылуплением достигает наибольшей величины. Относительный вес летательной мускулатуры, напротив, в первые дни постэмбриогенеза

наименьший. Следовательно, пока идет интенсивное нарастание мускулатуры ног, прибавления в весе летательной мускулатуры почти не происходит. Такая картина характерна только для первых дней жизни птенцов. К десятидневному возрасту относительный вес мускулатуры ног птенцов близок к величине данного показателя у взрослых птиц. На этом уровне он остается весь постэмбриональный период. Индекс летательной мускулатуры, наоборот, в это время резко возрастает, причем наиболее интенсивно — до двадцатидневного возраста. Таким образом, приобретение птенцами способности к полету сопровождается резким увеличением относительных размеров летательной мускулатуры. У двадцатидневных птенцов белой куропатки, которые уже хорошо летают, индекс грудной мускулатуры вдвое выше, чем у десятидневных, делающих первые попытки к полету» (стр. 110).

В связи с приведенными материалами по возрастной динамике относительного веса локомоторной мускулатуры у белых куропаток представляют интерес аналогичные данные по домашним птицам — белым леггорнам, полученные Т. Г. Сазиковой [180]. Из всех исследованных нами птиц наиболее низкий вес летательной мускулатуры характерен для леггорнов (54 ‰). В отличие от белых куропаток, у которых относительный вес мускулатуры задних конечностей остается практически одинаковым в период раннего онтогенеза, у леггорнов величина этого показателя постепенно возрастает до стапятидесятидневного возраста (см. табл. 55). Аналогичным образом у леггорнов происходят и возрастные изменения относительного веса летательной мускулатуры с той лишь разницей, что темпы нарастания массы этого органа особенно велики в первые десять дней развития птенцов.

Надпочечники. Деятельность желез внутренней секреции играет большую роль в регуляции нормального хода реакций, обеспечивающих приспособление животных к изменению факторов внешней среды. Поэтому некоторые вопросы эндокринологии стали привлекать к себе внимание экологов особенно с тех пор, когда стало очевидным, что изучение закономерностей гормональной деятельности организма может быть привлечено к решению ряда вопросов динамики популяций (сводка соответствующих данных приведена в книге С. С. Шварца, В. С. Смирнова, Л. Н. Добринского [219]).

Исследованиями на разнообразных объектах показано, что деятельность желез внутренней секреции играет существенную роль в процессе приспособления животных к изменению температуры, светового режима, атмосферного давления, характера питания. В связи с этим определенный интерес представляет изучение возрастных изменений их функционального состояния.

Есть основание считать, что размеры надпочечников являются одним из лучших показателей общего физиологического

Таблица 61

Индекс надпочечников у взрослых и молодых птиц

Вид	Взрослые		Молодые (летные)	
	Средний вес птиц, г	Индекс надпочечников, ‰	Средний вес птиц, г	Индекс надпочечников, ‰
Чайка обыкновенная . .	277	0,193±0,0070	274	0,200±0,012
Чайка малая	120	0,136±0,0048	119	0,125
Крачка речная	—	—	142	0,216
Грач	475	0,113±0,0056	409	0,196±0,011
Сорока	—	—	242	0,286
Ворона	525	0,142±0,0012	433	0,161±0,025

состояния организма. Это обусловливается тем, что любые условия, требующие мобилизации внутренних сил организма в ответ на самые различные раздражители, ведут к гиперфункции данного органа, которая отражается на его гистологической структуре и размерах.

В качестве показателя активности функциональной деятельности надпочечника нами взяты изменения его веса по отношению к весу тела. Вес этой железы не может служить точным критерием ее состояния. Однако общая картина изменения гормональной деятельности организма может быть оценена по динамике веса важнейших желез внутренней секреции с достаточной для целей экологов точностью. Об этом, в частности, говорит наличие прямой связи между размерами надпочечника и активностью его функций.

В изучении различных форм изменчивости веса надпочечников у млекопитающих достигнуты определенные успехи. Надпочечные железы птиц в этом плане рассмотрены менее полно. Наши данные показывают, что статистически достоверное различие по величине индекса надпочечника между молодыми и взрослыми птицами констатируются только у грача (табл. 61). Гиперфункция надпочечников особенно характерна для начального периода постэмбриогенеза. Этим объясняется то обстоятельство, что на нашем материале не выявлены возрастные изменения рассматриваемого показателя у других изученных видов птиц. По всей вероятности моменты резкого возрастания величины индекса надпочечника совпадают с первыми днями жизни птенцов и с подъемом молодняка на крыло.

Наиболее подробно характер возрастной динамики относительного веса надпочечников изучен у белых куропаток и леггорнов [180, 45]. Ранее отмечалось, что первые дни самостоятельной жизни для птенцов белой куропатки являются наиболее напряженными в энергетическом отношении. Это приводит к значительному увеличению относительного веса надпочечных

желез. Наибольшей величины данный показатель достигает у десятидневных птенцов, что связано с началом их подготовки к полету. В дальнейшем, по мере роста птенцов, величина индекса надпочечников у них снижается. Молодые куропатки в двухмесячном возрасте по относительным размерам этой железы практически не отличаются от взрослых птиц (см. табл. 57).

Так же, как и у белых куропаток, у леггорнов самый высокий относительный вес надпочечников отмечается в начальный период их развития (0,12 ± 0,002 ‰ у однодневных цыплят). Затем величина этого показателя постепенно снижается вплоть до шетидесятого дня постэмбриогенеза. У девяностодневных цыплят относительный вес надпочечников вновь возрастает (см. табл. 55).

Селезенка. До 45-го дня развития птенцов белых куропаток относительный вес селезенки у них увеличивается (см. табл. 57). Особенно существенное возрастание этого показателя совпадает с периодом смены птенцового оперения. После приобретения птенцами зимнего наряда относительный вес селезенки снижается [45]. Двухмесячные молодые белые куропатки по рассматриваемому показателю уже практически не отличаются от взрослых птиц.

Несмотря на сравнительно высокую индивидуальную изменчивость относительного веса селезенки, удается констатировать значительную разницу по величине этого показателя между молодыми и взрослыми тетеревами (см. табл. 58). У последних он значительно ниже. Примечательно, что в определенный период развития молодых птиц относительный вес селезенки возрастает у них параллельно с увеличением общего веса тела.

У белых леггорнов в течение первых двадцати дней постэмбриогенеза отмечаются особенно быстрые темпы нарастания массы селезенки, в результате чего ее относительный вес за этот период увеличивается более чем в два раза (с 0,61 ± 0,03 до 1,46 ± 0,07 ‰). До тридцатого дня развития величина индекса селезенки продолжает еще возрастать, а в дальнейшем (до девяностодневного возраста) постепенно снижается. Линька кур сопровождается повышением функциональной активности рассматриваемого органа.

Мускулатура мускульного желудка. Материалы по возрастной динамике этого показателя, имеющиеся в литературе, крайне ограничены. Можно назвать лишь две работы, где данный вопрос рассматривается более или менее подробно. В одной из них обсуждаются с экологических позиций особенности возрастных изменений мускулатуры желудка у белых куропаток, в другой — у белых леггорнов [180, 45].

Наблюдения, проведенные Р. Н. Ворониным [45], показали, что у белой куропатки запас питательных веществ в период эмбрионального развития расходуется неполностью. Некоторая его часть перед вылуплением втягивается в полость тела

птенца, что позволяет птенцам существовать в первые дни постэмбриогенеза, не используя другую пищу. Подобное явление характерно и для глухаря [272]. Поэтому можно предположить, что особенно большую функциональную нагрузку мускулатура мускульного желудка должна испытывать спустя несколько дней после вылупления птенцов. Данные табл. 56 и 57 подтверждают это предположение, если учесть, что однодневные и десятидневные птенцы куропатки хотя и имеют одинаковую величину индекса мускулатуры желудка, но вес тела последних значительно выше. Аналогичным образом происходят возрастные изменения относительной величины рассматриваемого показателя у белых леггорнов (см. табл. 55).

Головной мозг. При анализе экологической обусловленности относительного веса головного мозга на разных стадиях онтогенеза необходимо иметь в виду, что величина этого показателя стоит в очень тесной связи с общими размерами тела животных (чем выше размеры тела, тем ниже индекс мозга). Объясняется это тем, что мозг достигает дефинитивных размеров раньше, чем происходит полное функциональное развитие всего организма, и в дальнейшем его масса почти не увеличивается. Однако отмеченная закономерность особенно четко проявляется при сопоставлении близкородственных видов птиц, для птенцов которых характерна ранняя самостоятельность (зреловылупляющиеся птицы). Ход возрастной динамики величины индекса головного мозга у незреловылупляющихся птиц существенно иной. Это обусловливается характером развития центральной нервной системы, который у птенцовых и выводковых имеет ряд коренных различий. У первых происходит отставание в развитии нервной системы наряду с интенсивным формированием органов, функционально связанных с пищеварением; у вторых — формирование установочных и тонических рефлексов отмечается на самых ранних стадиях постэмбриогенеза (птенцы выводковых птиц через несколько часов после вылупления уже хорошо держатся на ногах, уверенно ориентируются в пространстве, а их мышечная дифференцированность движений почти не отличается от таковой взрослых птиц). А. Н. Промптов [167] по этому поводу пишет: «В связи с более поздним биостартом, т. е. вылуплением на более зрелой стадии развития нервной системы и анализаторов, зреловылупляющиеся птицы обнаруживают при вылуплении совсем иные соотношения между врожденными рефлекторными реакциями и реакциями, развивающимися уже постнатально, на основе текущего созревания центральной нервной системы» (стр. 168).

Наши данные по возрастным изменениям относительного веса головного мозга соответствуют отмеченным выше экологическим особенностям птенцовых и выводковых птиц (см. табл. 54, 60).

Птенцы выводковых уже на ранних стадиях постэмбриональ-

ного развития обладают очень высоким относительным весом головного мозга. Например, индекс мозга птенцов хохлатой чернети, весящих 46 г, по своей величине превосходит соответствующий показатель взрослых птиц в 5 раз. В дальнейшем, по мере роста птенцов, происходит неуклонное снижение рассматриваемого показателя. Характер возрастных изменений величины индекса головного мозга у диких и домашних выводковых птиц одинаков (см. табл. 55, 57). Анализ материалов по морфофизиологии белых леггорнов и белых куропаток показывает, что наивысшего значения относительный вес головного мозга у этих видов достигает в начале эмбриогонального периода (см. табл. 55, 56).

Противоположная картина развития головного мозга наблюдается у птенцовых птиц (см. табл. 54, 60). У желтой и белой трясогузок, овсянки-крошки и вороны птенцы на ранних стадиях постэмбриогенеза сравнительно со взрослыми птицами имеют более низкий индекс головного мозга. Дальнейшее развитие птенцов сопровождается некоторым снижением величины этого показателя. Перед вылетом птенцов из гнезда наблюдается резкое увеличение относительного веса мозга, которое происходит параллельно с возрастанием общего веса тела. Наиболее высокого значения рассматриваемый показатель достигает у слетков. При сравнении молодых летных и взрослых птиц оказывается, что последние обладают значительно более низким относительным весом головного мозга (у взрослых желтых трясогузок величина индекса мозга ниже, чем у слетков, на 8,2; у овсянок-крошек — на 10,9; у белых трясогузок — на 5,3 ‰ см. табл. 60).

Общее недоразвитие центральной нервной системы и, в частности, головного мозга у птенцов незреловылупляющихся форм в начале гнездовой жизни обусловленно их образом и условиями жизни. Отсутствие необходимости совершать сложный комплекс движений, связанных с передвижением, отыскиванием корма и ориентацией в пространстве, позволяет птенцам незреловылупляющихся птиц в начале постэмбриогенеза существовать с относительно слабо развитым головным мозгом. Вылет птенцов этой биологической группы из гнезда сопровождается значительным увеличением головного мозга, что может быть истолковано как следствие вступления птенцов в следующую возрастную фазу развития, в которой к центральной нервной системе предъявляются новые, повышенные требования в связи с переходом птиц к активному образу жизни.

Заканчивая экологический анализ данных по возрастной динамике относительных размеров важнейших морфофизиологических показателей птиц следует отметить, что нами описаны закономерности «нормального» хода изменения относительных размеров внутренних органов в период раннего онтогенеза. Однако следует учитывать, что воздействие определенных фак-

Таблица 62

Общий вес тела и относительные размеры органов у здоровых и больных аскаридозом самок белых леггорнов в разном возрасте [180]

Органы	Возраст, сутки											
	75	82	89	96	103	110	117	124	131	138	145	157
Сердце	3,5/2,6	3,5/2,6	3,4/2,6	3,4/2,6	3,3/2,5	3,2/2,2	3,2/2,0	3,1/2,0	3,0/1,9	2,8/1,9	2,8/2,0	2,6/1,9
Мускулатура желудка	32,0/31,8	31,5/31,2	31,2/30,9	30,7/30,0	30,5/29,5	30,2/28,1	29,8/26,5	28,7/25,8	28,2/25,0	27,2/24,2	26,9/23,2	26,3/22,2
Мозг	4,2/4,0	4,2/3,7	4,1/3,4	4,0/3,5	3,7/3,2	3,0/3,1	3,0/2,4	2,8/2,0	2,6/2,0	2,4/2,1	2,1/2,2	2,0/2,2
Летательная мускулатура	43,2/41,8	44,1/41,6	45,3/41,4	45,8/41,2	46,8/41,0	46,6/40,8	47,8/40,0	49,4/39,8	51,4/39,6	53,6/39,2	54,6/39,0	54,4/38,9
Мускулатура ноги	29,0/28,7	29,2/28,5	29,1/28,4	30,3/28,2	30,7/27,9	31,3/26,9	31,5/25,4	31,8/25,0	31,9/24,3	32,2/23,2	32,5/22,6	32,6/22,0
Общий вес	770/633	840/683	910/732	982/777	1066/817	1138/852	1199/885	1258/921	1315/949	1371/978	1435/1008	1531/1039

Примечание. В числителе — данные по здоровым леггорнам, в знаменателе — по больным. В каждой возрастной группе исследовано по 25 экз. птиц. Общий вес тела — в граммах, относительные размеры органов — в промилле.

Таблица 63

Хронографические изменения массы тела и относительного веса органов однодневных птенцов белой куропатки Большеземельской тундры [45]

Органы	1970 г.	1971 г.	1972 г.	1973 г.
Сердце	9,5±0,3	10,7±0,3	10,2±0,2	10,0±0,2
Печень	31,8±2,4	37,0±2,3	35,6±0,8	34,2±0,9
Почка	—	4,2±0,3	4,7±0,2	3,4±0,2
Летательная мускулатура	21,2±1,1	18,0±0,9	14,3±0,9	13,9±0,9
Мускулатура ноги	49,1±1,7	51,4±2,2	64,9±1,3	58,8±0,7
Мускулатура мускульного желудка	48,1±2,9	38,5±2,3	37,2±0,9	38,3±0,9
Масса веса	13,1±1,0	15,1±0,8	17,2±0,2	13,2±0,1

Примечание. Масса тела — в граммах, относительный вес органов — в промилле.

торов внешней среды или существенные и длительные отклонения от оптимального уровня физиологических процессов организма под действием тех или иных причин могут привести к нарушению этой «нормы» со всеми вытекающими отсюда последствиями (нежелательные сдвиги биологических ритмов, повышение смертности молодых птиц и т. п.).

В частности, Т. Г. Сазиковой [180] проведено исследование влияния зараженности домашних птиц породы белый леггорн эндопаразитами на величину интерьерных признаков и направленность их возрастных изменений. Результаты этой работы представляют интерес не только в рамках рассматриваемого вопроса, но имеют большое практическое значение для птицеводства. В ходе опытов было обследовано по возрастным изменениям общего веса тела и относительных размеров ряда внутренних органов более 500 особей больных аскаридозом и здоровых леггорнов. Установлено, что поражая от 50 до 100 % птиц на первом году жизни, гельминты способствуют резкому снижению общего веса кур. Уже в возрасте 75 дней зараженные аскаридиями леггорны весят значительно меньше, чем здоровые птицы. До 117-дневного возраста гельминтная инвазия в опытной группе кур существенно усиливалась (в среднем с девяти экземпляров аскаридий у 75-дневных цыплят до 135 у 117-дневных). Количество эндопаразитов продолжало возрастать и в дальнейшем, но менее интенсивно. Данные исследований показывают, что больные аскаридозом куры растут значительно медленнее, чем здоровые (табл. 62). Если недельный привес массы тела здоровых птиц равен в среднем 71 г, то у больных он сокращается более чем в два раза.

Хорошо известна установленная физиологами связь между интенсивностью мышечной деятельности и активностью функционирования сердечно-сосудистой системы организма. Отсюда становится понятной причина уменьшения относительного веса сердца у больных леггорнов, так как их подвижность снижается. Зараженность эндопаразитами не оказывает существенного влияния на направленность возрастных изменений величины рассматриваемого органа. Однако во всех без исключения возрастных группах выявляется существенная разница в величине индекса сердца у здоровых и больных леггорнов (см. табл. 62).

Заболевание аскаридозом уже на ранних этапах постэмбрионального развития сказывается на величине головного мозга. У больных птиц по сравнению со здоровыми как абсолютный, так и относительный вес этого органа ниже. У зараженных аскаридиями самок белых леггорнов масса мозга во всех возрастных группах меньше на 0,7—0,8 г (при среднем весе этого органа у больных и здоровых птиц соответственно 2,4 и 3,2 г).

В 75-дневном возрасте больные и здоровые птицы не отличаются по величине относительного веса мускулатуры мус-

кульного желудка. В дальнейшем прогрессирование заболевания приводит к тому, что у зараженных аскаридиями леггорнов темпы нарастания массы этого органа существенно снижаются. Это приводит к увеличению с возрастом разницы в величине мускулатуры желудка у больных и здоровых птиц, которая к 157-дневному возрасту достигает 4 ‰. Очень показательно в этом отношении сравнение данных по абсолютному весу рассматриваемого органа у птиц контрольной и опытной групп. В 75-дневном возрасте разница в массе мускулатуры желудка у здоровых и больных птиц составляет всего 4 г, а в 157-дневном возрасте она достигает уже 17 г.

Особый интерес представляют материалы, характеризующие возрастные изменения относительного веса локомоторной мускулатуры у больных и здоровых леггорнов (см. табл. 62). В данном случае зараженность эндопаразитами влияет не только на относительные размеры летательной мускулатуры и мускулатуры ног, но и на характер их возрастных изменений. Если у здоровых птиц с возрастом величина индекса локомоторной мускулатуры возрастает, то у птиц, зараженных аскаридиями, она снижается.

Следует также учитывать, что величина относительных размеров внутренних органов в начальный период онтогенеза зависит от физиологического состояния родителей и условий развития молодых птиц [70]. Это положение можно иллюстрировать данными, полученными Р. Н. Ворониным (табл. 63). Им установлены довольно четкие хронографические изменения массы тела и относительных размеров некоторых внутренних органов у птенцов белой куропатки в Большеземельской тундре. Так, наивысших значений вес тела, индекс почек и летательной мускулатуры достигали у них в 1972 г., который характеризовался низкой численностью куропаток (в воспроизводстве принимали участие только особи старше двух лет). Напротив, в 1970 и 1973 гг. численность этого вида была высокой и однолетние птицы успешно размножались. Можно предположить, что это и явилось причиной снижения среднего веса однодневных птенцов. Приведенные материалы свидетельствуют о существенном влиянии возрастной структуры популяции на морфофизиологические особенности птенцов в период раннего онтогенеза.

9.2. Динамика индивидуальной изменчивости морфофизиологических признаков

Сопоставление данных по динамике величины коэффициента вариации морфофизиологических признаков у близких в филогенетическом отношении животных показывает, что их специфика может проявляться в особенностях географических, сезонных, возрастных и иных форм изменений степени вариабельно-

Таблица 64

Возрастные изменения степени вариабельности веса тела и относительных размеров органов самок белых леггорнов [180]

Органы	Возраст, сутки				
	10	18	1	10	20
Сердце	5,93±0,84	9,48±1,35	7,48±1,06	8,39±1,19	7,42±1,06
Печень	8,34±1,18	8,04±1,14	10,62±1,5	9,43±1,34	7,18±1,02
Почка	—	—	5,05±0,72	4,14±0,59	4,68±0,66
Надпочечник	—	—	9,01±1,27	15,52±2,2	12,2±1,9
Поджелудочная железа	—	—	5,78±0,82	6,62±0,94	4,49±0,64
Желудок	5,65±0,8	8,59±1,21	6,39±0,91	6,07±0,86	6,47±0,92
Яичник	—	—	12,42±1,76	12,61±1,8	16,09±2,28
Селезенка	—	—	15,94±2,27	11,2±1,6	14,89±2,12
Мозг	7,00±0,99	8,48±1,21	8,71±1,23	6,99±0,99	6,91±0,99
Летательная мускулатура	—	—	9,53±1,35	4,71±0,67	3,97±0,56
Мускулатура ноги	—	—	4,65±0,66	8,36±1,19	4,53±0,64
Кишечник	—	—	4,8±0,68	4,75±0,67	3,69±0,52
Слепой отдел кишечника	—	—	7,01±0,99	7,5±1,07	9,26±1,31
Вес тела	5,34±0,76	8,69±1,23	7,12±1,01	4,52±0,64	2,69±0,38

Органы	Возраст, сутки				
	30	60	90	120	150
Сердце	6,4±0,9	6,29±0,89	5,03±0,71	5,49±0,78	2,94±0,41
Печень	7,0±0,99	6,83±0,97	6,75±0,96	6,54±0,93	5,1±0,7
Почка	5,01±0,71	7,34±1,04	6,73±0,96	6,86±0,97	5,0±0,7
Надпочечник	9,31±1,32	15,23±2,16	8,62±1,22	5,93±0,84	10,86±1,54
Поджелудочная железа	4,31±0,61	4,17±0,59	5,82±0,83	4,58±0,65	5,34±0,76
Желудок	6,45±0,92	6,46±0,92	6,23±0,88	6,84±0,97	6,85±0,97
Яичник	10,91±1,55	13,08±1,86	12,45±1,77	12,67±1,8	9,15±1,3
Селезенка	16,81±2,4	14,15±2,01	14,81±2,1	12,52±1,78	9,61±1,39
Мозг	6,01±0,85	6,2±0,88	8,76±1,24	7,84±1,12	2,56±0,36
Летательная мускулатура	4,76±0,68	6,21±0,88	3,86±0,55	4,15±0,59	2,51±0,35
Мускулатура ноги	3,92±0,56	2,19±0,31	2,64±0,37	2,92±0,41	2,06±0,29
Кишечник	3,7±0,52	4,4±0,62	4,97±0,71	4,38±0,62	3,32±0,47
Слепой отдел кишечника	4,82±0,68	3,05±0,43	5,93±0,84	3,41±0,48	2,66±0,37
Вес тела	2,92±0,41	3,81±0,54	3,39±0,48	3,29±0,46	2,21±0,31

Окончание табл. 64

Органы	Возраст, сутки				
	180	210	240	270	300
Сердце	2,55±0,36	1,79±0,24	1,89±0,26	1,09±0,15	1,11±0,15
Печень	5,08±0,72	5,08±0,82	4,68±0,66	5,09±0,72	4,93±0,7
Почка	3,28±0,46	2,69±0,38	2,04±0,28	1,87±0,26	1,9±0,27
Надпочечник	4,22±0,6	4,29±0,61	4,54±0,68	6,46±0,92	5,83±0,83
Поджелудочная железа	4,49±0,64	2,17±0,31	2,91±0,41	2,18±0,31	2,2±0,3
Желудок	6,54±0,93	5,25±0,74	5,41±0,77	5,55±0,79	5,52±0,78
Яичник	11,22±1,6	6,49±0,92	5,3±0,75	4,0±0,57	4,06±0,58
Селезенка	13,87±1,96	10,68±1,51	12,29±1,75	13,89±1,98	12,7±1,8
Мозг	2,37±0,33	2,36±0,33	2,79±0,39	2,89±0,41	2,83±0,4
Летательная мускулатура	3,91±0,55	3,24±0,46	3,75±0,53	3,21±0,45	3,19±0,45
Мускулатура ноги	2,27±0,32	2,73±0,39	1,84±0,26	2,49±0,35	2,5±0,35
Кишечник	3,83±0,54	2,01±0,28	3,43±0,48	3,98±0,56	3,79±0,54
Слепой отдел кишечника	3,17±0,45	3,71±0,52	4,47±0,63	4,07±0,58	4,11±0,58
Вес тела	2,29±0,32	2,46±0,34	2,88±0,41	2,8±0,4	2,8±0,4

сти рассматриваемой группы показателей. Это дает право считать, что при изучении закономерностей динамики интерьерных признаков птиц следует учитывать не только изменения их относительных значений, но и изменения степени их вариабельности [70].

Несмотря на то, что к настоящему времени по индивидуальной изменчивости морфофизиологических признаков птиц накоплен довольно значительный материал, возрастная динамика степени их вариабельности изучена недостаточно полно [219]. Это побудило нас провести анализ соответствующего материала по домашним птицам, полученного Т. Г. Сазиковой [180]. Для сравнения используются аналогичные данные по белой куропатке [45].

Возрастные изменения величины коэффициента вариации изученных показателей у самок и самцов леггорнов происходят однотипно. Поэтому при обсуждении данных не принимается во внимание пол птиц.

Размах индивидуальной изменчивости некоторых морфофизиологических признаков белых леггорнов на последних этапах эмбриогенеза несколько выше, чем в начале постэмбрионального периода. Не во всех случаях это доказывается статистической обработкой материала, но общая тенденция прослеживается довольно четко. Сказанное касается вариабельности общего веса тела и относительных размеров сердца и желудка (табл. 64). Отмеченный факт характерен и для диких птиц (табл. 65). Изучение индивидуальной изменчивости относитель-

Таблица 65

Возрастные изменения степени вариабельности относительных размеров органов белой куропатки [45], %

Органы	Возраст эмбрионов, сутки			Возраст птенцов, сутки			
	10	18	перед вылуплением	1—2	10	20	45
Сердце . . .	14,8	14,4±2,0	20,6±3,8	13,6±2,5	14,8±1,8	13,4±2,3	10,9±1,9
Печень . . .	14,8	14,4±2,0	14,5±2,7	27,5±5,2	18,1±2,2	14,3±2,5	9,17±1,6
Летательная мускулатура . .	—	16,0±2,2	20,0±3,8	18,7±4,1	13,4±1,6	4,4±0,77	5,8±1,0
Мускулатура ноги . .	—	9,6±1,3	7,9±1,5	8,0±2,1	7,0±0,85	12,7±2,3	10,6±1,8
Мускулатура мускульного желудка . .	10,9	12,9±2,3	11,6±2,3	8,5±1,6	9,4±1,1	9,9±1,7	13,4±2,4

ного веса печени у леггорнов и куропаток (индекс печени эмбрионов варьирует меньше, чем у однодневных птенцов) дает противоположный результат. Экологическое толкование подобного характера возрастной динамики степени вариабельности рассмотренных морфофизиологических показателей в периоды эмбриогенеза и постэмбриогенеза дано в работе С. С. Шварца [217]. Фенотипическая изменчивость в одних случаях (сердце) маскирует генетическую разнородность изученных групп птенцов в первые дни их жизни, а в других (печень) — усиливает ее.

Наибольшая вариабельность веса тела отмечается у только что вылупившихся цыплят леггорнов. На протяжении первых двадцати дней развития индивидуальная изменчивость этого показателя резко снижается (с 7,12±1,01 до 2,69±0,38 %). В дальнейшем коэффициент вариации веса тела существенно не изменяется. В этой связи следует упомянуть результаты работы по изучению изменчивости веса тела в двух инбредных линиях мышей [252]. Индивидуальная изменчивость общего веса тела при рождении во всех группах подопытных животных оказалась наибольшей; в возрасте четырех недель вариабельность этого показателя заметно снизилась.

Индивидуальная изменчивость индекса сердца на протяжении первых 120 дней развития леггорнов держится на одном уровне. Существенное снижение степени вариабельности этого показателя происходит к стопятидесятидневному возрасту (см. табл. 64). Возрастные изменения (вариабельности) индекса почек полностью соответствуют тем, которые характерны для вариабельности относительного веса сердца. Небольшое различие заключается лишь в том, что резкое сокращение амплитуды инди-

видуальной изменчивости индекса почек сдвигается на более поздний срок постэмбриогенеза (180—210 день развития).

Коэффициент вариации надпочечных желез у взрослых леггорнов около 6 %. Наибольшая его величина зафиксирована нами у птиц в первые дни постэмбриогенеза и в возрасте 60 и 150 дней (соответственно 15,52±2,2; 15,23±2,16 и 10,86±1,54 %; см. табл. 64).

На протяжении 180 дней развития степень вариабельности поджелудочной железы остается у леггорнов неизменной. Только к двухсотдесятидневному возрасту она достоверно снижается (с 4,49±0,64 до 2,17±0,31 %).

До начала полового созревания индивидуальная изменчивость относительного веса гонад кур остается очень высокой. Возрастание относительного веса яичника сопровождается снижением вариабельности этого показателя (см. табл. 55, 64). Последнее отмечается в период между 150 и 210-м днями развития самок леггорнов.

Довольно высокая индивидуальная изменчивость индекса головного мозга птенцов леггорнов на ранних этапах развития снижается более чем в два раза после достижения птицами стопятидесятидневного возраста.

Для однодневных леггорнов характерна высокая степень вариабельности индекса летательной мускулатуры. К десятидневному дню развития величина коэффициента вариации относительного веса этой группы локомоторной мускулатуры снижается в два раза и продолжает снижаться до двадцатидневного возраста.

Касаясь конкретных причин, обусловливающих ту или иную степень вариабельности интерьерных показателей животных, мы попытались выяснить зависимость между их относительной величиной и амплитудой индивидуальной изменчивости. Оказалось, что во многих случаях при таком сопоставлении выявляется обратная корреляция, которая, на наш взгляд, не может определяться только наличием чисто математических зависимостей [244, 191].

Экологическая интерпретация полученных нами данных позволяет сделать вполне определенное заключение: имеется очень четкая связь между функциональной значимостью того или иного органа на разных этапах развития организма и степенью вариабельности его относительных размеров. Проиллюстрируем это несколькими примерами. Уже упоминалось, что птенцы выводковых птиц ведут активный образ жизни с первых дней постэмбрионального развития. Птенцы белых куропаток в десяти-двенадцатидневном возрасте уже начинают перепархивать. К этому времени относительный вес летательной мускулатуры у них резко возрастает, что сопровождается снижением вариабельности данной группы мышц. Отмеченное явление характерно как для диких, так и для домашних зреловылуп-

ляющихся птиц, хотя мускулатура последних несет значительно меньшую функциональную нагрузку (см. табл. 64, 65). На самых ранних этапах постэмбриогенеза мускулатура задних конечностей выводковых птиц выполняет более интенсивную работу, чем мускулатура крыла. Этим и может объясняться констатируемое различие в степени вариабельности относительного веса сопоставляемых групп локомоторных мышц у однодневных леггорнов. Коэффициент вариации летательной мускулатуры у самок в этом возрасте равен 9,53±1,35 %, а мускулатуры ног составляет всего 4,65±0,66 %.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В процессе изучения экологии раннего онтогенеза птиц были вскрыты некоторые новые закономерности. Среди них подчеркнем следующие. Почти все изменения теплофизических параметров можно отнести к рангу овоадаптации, в значительной степени нейтрализующих отрицательное влияние гипотермии, нередко возникающей в период формирования кладки. К числу важнейших из них следует отнести изменение плотности компонентов содержимого яйца, обусловливающее вертикальные перемещения желтка. Гетерогенность яиц в пределах кладки по морфологическим и биофизическим параметрам определяет их инкубационные (биологические) качества и диктует в известной степени уровень элиминации в период эмбриогенеза и, следовательно, является одним из механизмов регуляции численности популяции. Откладываемые яйца адаптированы к гипотермическому фактору, под влиянием которого наступает обратимое торможение в развитии зародыша (факультативная диапауза). Многосуточное пребывание яиц вне инкубации могло бы превратиться в элиминирующий фактор, однако исторически возникшая у птиц забота о потомстве — способность насиживать с первого яйца, предотвращает это негативное явление. Насиживание и, следовательно, инкубация яиц у всех насиживающих видов птиц начинается с откладывания первого яйца. У одних птиц процесс протекает в период яйцекладки прерывисто, с низкой плотностью, у других — относительно непрерывно с плотностью около 50 % и выше. Вылупление птенцов при этом происходит растянуто и, как правило, повторяет порядок откладывания яиц.

Прерывистая или непрерывная инкубация яиц в период яйцекладки обусловливает гетерохронное развитие эмбрионов у всех видов птиц. К завершению яйцекладки наиболее продвинутыми в развитии являются эмбрионы из первых яиц. В процессе дальнейшей инкубации наибольшим темпом и наименьшей длительностью эмбриогенеза характеризуются эмбрионы из последних (предпоследних) яиц кладки у птиц как с синхронным, так и асинхронным процессом вылупления птенцов.

Достаточно информативными оказались данные по изучению эмбрионального газообмена. Помимо общих энергетических оценок эмбриогенеза у различных видов, по изменению

реакции зародышей в процессе развития на воздействие переменных температур подтверждена правомочность разделения птиц на четыре эколого-физиологические группы: выводковые, полувыводковые, птенцовые, полуптенцовые. Получены данные о более высокой скорости выделения через поры скорлупы яиц углекислоты по сравнению с поглощением кислорода.

В плане гетерогенности удалось раскрыть качественные стороны метаболических процессов, отражающие различия в структуре термогенеза в зависимости от ранга яиц в кладке с учетом принадлежности исследуемых видов к той или иной эколого-физиологической группе. Сущность прерывистой инкубации в период яйцекладки в энергетическом аспекте состоит в разобщении пропорциональности в скорости роста и метаболических процессов.

Резюмируя результаты анализа материалов по возрастным изменениям относительного веса комплекса внутренних органов и степени их вариабельности у изученных диких и домашних птиц, можно с уверенностью говорить о том, что величина этих показателей является надежным индикатором экологических особенностей животных на любой стадии их отногенеза. Однако достаточно надежно использовать данные о величине морфофизиологических признаков и амплитуде их индивидуальной изменчивости в качестве показателя отношений системы «среда — популяция» можно лишь при том условии, если известны общие закономерности динамики (в том числе и возрастной) рассмотренных показателей. Изучению этих закономерностей и было одной из основных наших задач.

Наиболее перспективными и важными для дальнейшего изучения экологии раннего онтогенеза птиц остаются, по нашему мнению, два вопроса.

1. Разработка методов инструментальных исследований с использованием дистанционных автоматических установок, регистрирующих температуру гнезда и яиц, влажность, газовый состав, повороты яиц, аэронизацию, двигательные акты наседки, плотность насиживания и другие параметры с целью сравнительного изучения всего комплекса экологических и этологических факторов естественной инкубации яиц в различных зоогеографических районах, что необходимо для разработки режимов искусственной инкубации яиц диких птиц в целях воспроизводства охотничье-промысловых, редких и исчезающих видов.

2. Общебиологический интерес представляет исследование энергетики эмбрионального развития для раскрытия такого сложного вопроса, как становление в ходе эмбриогенеза системы терморегуляции, а также систем адаптации к экологическим условиям (факторам) инкубации. Наконец, раскрытие всех сторон энергообмена эмбриогенеза птиц разных таксонов и биологических групп позволит с указанных позиций рассмотреть некоторые аспекты эволюции птиц.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абозин И. И. Птичий двор в русских хозяйствах. СПб., 1985. 120 с.

2. Анорова Н. С. Особенности развития куриного эмбриона в зависимости от возраста родителей.— Докл. АН СССР, 1953, т. 91, № 4, с. 981—983.

3. Анорова Н. С. Особенности ранних стадий эмбрионального развития яиц кур разного возраста.— Докл. АН СССР, 1956, № 3, с. 494—496.

4. Анорова Н. С. Возрастные изменения птиц.— Зоол. ж., 1959, т. 36, вып. 11, с. 1609—1629.

5. Антонов В. Я., Блинов Н. П. Лабораторные исследования в ветеринарии. М.: Колос, 1971. 120 с.

6. Артемьев Ю. Т. Метод зародышевых леталей при микроэволюционном изучении природных популяций млекопитающих.— В кн.: Микроэволюция. Казань: Изд-во Казн. фил. АН СССР, 1981, с. 5—30.

7. Балахонов В. С. Температурный режим насиживания белой трясогузки в условиях Среднего Урала.— В кн.: Орнитология в СССР. Ашхабад, 1969, кн. 2, с. 43—44.

8. Банников А. Г. Материалы и описание гнездовых колоний береговой ласточки.— Уч. зап. Московского ГПИ, 1954, т. 28, с. 33.

9. Баранчеев Л. И. Влияние температуры на развитие и процессы дыхания куриного эмбриона.— Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол., 1939, № 35, вып. 9, с. 64—88.

10. Бахмутов В. А., Добринский Л. Н. К вопросу о причинах внутрипопуляционной морфофизиологической разнокачественности птиц.— В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяции животных. Свердловск, 1970, с. 188—190.

11. Безменов В. Промышленный инкубаторий с инкубаторами «Кавказ».— Птицеводство, 1979, № 6, с. 30—33.

12. Бейли Н. Статистические методы в биологии. М.: Мир, 1963. 271 с.

13. Беликов В. И. Характеристика эмбрионального газообмена сизой чайки.— В кн.: Новые проблемы зоологической науки и их отражение в вузовском преподавании. Ставрополь, 1979, ч. 2, с. 211—212.

14. Белопольский Л. А. Экология морских колониальных птиц Баренцева моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957.

15. Белчева С. Я. Специфика внутриклеточных изменений в бластодерме куриного зародыша в течение латентного периода эмбриогенеза.— Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1976, № 1, с. 17.

16. Бельский Н. В. Соотношение роста и дифференцировки в постэмбриональном развитии голубя.— Докл. АН СССР, 1945, т. 49, № 9, с. 712—714.

17. Бельский Н. В. Постэмбриональный рост и дифференцировка у птенцовых птиц в природе. Развитие черного стрижа (*Apus apus* L.).— Докл. АН СССР, 1948, т. 61, № 3, с. 573—576.

18. Бельский Н. В. О некоторых закономерностях роста и развития птиц.— Орнитология, 1960, вып. 3, с. 31—38.

19. Благосклонов К. Н. Выводок птенцов в гнезде как надорганизменная система.— В кн.: Материалы V Всесоюзной орнитологической конференции. Ашхабад, 1969, кн. 2, с. 66—67.

20. Боголюбский С. Н. Эмбриология сельскохозяйственных животных. М.: Колос, 1968. 255 с.

21. Болотников А. М. К вопросу о стимулирующем влиянии прединкубационного охлаждения яиц на инкубацию.— Уч. зап. Пермского ГПИ, 1964, вып. 31, с. 3—7.

22. Болотников А. М. Экология инкубации и эмбрионального развития птиц: Автореф. дис... докт. биол. наук. Казань, 1972.

23. Болотников А. М., Калинин С. С. Температура и относительная влажность в гнезде обыкновенной чайки.— В кн.: Сб. статей по орнитологии. Пермь, 1974, т. 122, с. 10—15.

24. Болотников А. М., Каменский Ю. Н., Афанасьева Л. А. Яковенко Л. И. Ориентация и перемещение яиц в гнездах как фактор эмбрионального развития птиц.— Экология, 1970, № 5, с. 85—87.

25. Болотников А. М., Маркс Л. П. О влиянии разнокачественности яиц береговой ласточки на выживаемость и рост птенцов.— В сб.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1980, с. 3—6.

26. Болотников А. М., Печерский А. С., Пантелеев М. Ф. Прибор для регистрации перемещения яиц насиживающей птицей.— Уч. зап. Пермского ГПИ, 1974, вып. 122, с. 3—5.

27. Болотников А. М., Печерский А. С. Насиживание, инкубация.— В кн.: Полевой воробей (*Passer montanus* L.) Характеристика вида на пространстве ареала. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981, с. 157—161.

28. Болотников А. М., Скрылева Л. Ф. Индексы желтка и белка как тесты разнокачественности яиц в кладках диких птиц.— В сб.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1978, с. 3—8.

29. Болотников А. М., Скрылева Л. Ф., Жердева О. В. Разнокачественность яиц кладки диких видов птиц по содержанию в них каротиноидов и витамина А.— В сб.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1977, с. 3—9.

30. Болотников А. М., Скрылева Л. Ф., Тарасов В. А., Ангальт В. З. О разнокачественности яиц одной кладки и выживаемости птенцов грача.— Экология, 1978, № 2, с. 86—88.

31. Болотников А. М., Соколова Т. И., Фуфаев А. А. Выживаемость эмбрионов птиц при искусственно прерванном насиживании.— В кн.: Материалы научного совещания зоологов педагогических институтов. Владимир, 1973, с. 178—180.

32. Болотников А. М., Шураков А. И. К изучению насиживания у птиц.— В кн.: Материалы 4-й научной конференции зоологов педагогических институтов. Горький, 1970, с. 331—333.

33. Болотников А. М., Шураков А. И., Каменский Ю. Н. Типы насиживания в период яйцекладки у птиц и разновременность вылупления птенцов.—В кн.: Сборник статей по орнитологии. Пермь, 1974, т. 122, с. 41—45.

34. Болотников А. М., Шураков А. И., Каменский Ю. Н. Королев В. К. Адаптивное значение прерывистой инкубации в период яйцекладки.— В кн.: Сб. статей по птицеводству и орнитологии. Пермь, 1969, с. 50—66.

35. Болотников А. М., Шураков А. И., Федотова Л. Я. О начальных этапах насиживания у воробьиных птиц Камского Предуралья.— Уч. зап. Пермского ГПИ, 1968, вып. 58, с. 63—70.

36. Брагин Л. Б. Режим естественной инкубации гоголя в Лапландском заповеднике.— В кн.: Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции. М.: Изд-во МГУ, 1974, ч. 2, с. 32—34.

37. Быховец А. У. Периодические охлаждения яиц при инкубации и повышении жизнеспособности птицы.— В кн.: Труды XIII Всемирного конгресса по птицеводству. Киев, 1966, с. 505—510.

38. Бордзиловская Н. П. Эмбриональное развитие гусей.— Труды Института зоологии АН УССР, 1953, т. 10, с. 53—90.

39. Бордзиловская Н. П. Эмбриональное развитие уток.— Труды Института биологии АН УССР, 1955, т. 12, с. 3—36.

40. Бородулина Т. П. Морфологические приспособления птиц к водному образу жизни.— Орнитология, 1963, вып. 6, с. 456—460.

41. Бражникова Л. А. Физико-химические изменения плазмы и газообмен утиных яиц при инкубации.— Труды НИИП, 1950, т. 21, с. 68—92.

42. Бродовская З. И., Никольская В. И. Миелограмма костного мозга куриного эмбриона в норме и при различных уровнях гипотермии.— В кн.: Сборник статей по птицеводству и орнитологии. Пермь, 1970, т. 99, с. 72—76.

43. Бэр К. М. История развития животных. М.: Изд-во АН СССР, 1950, ч. 1. 466 с.

44. Воронов Н. П. Семейство вороновые (Corvidae).— В сб.: Птицы Волжско-Камского края. Воробьиные. М.: Наука, 1978, с. 24—47.

45. Воронин Р. Н. Белая куропатка Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1978. 168 с.

46. Винберг Г. Г. Взаимозависимость роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных.— В сб.: Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975, с. 7—25.

47. Винтер С. В. Гнездование ширококлювой мухоловки в южном Приморье.— Орнитология, 1977, вып. 13, с. 74—79.

48. Владимирова Ю. Н. Сохранение инкубационных качеств яиц уток в течение длительного срока путем периодического подогрева их.— В кн.: Сборник рефератов работ ВНИТИП. М., 1962, вып. 1, с. 42—53.

49. Владимирова Ю. Н. Методики морфологического и физико-химического анализа яйца. М.: Россельхозиздат, 1967. 38 с.

50. Владимирова Ю. Н., Сергеева А. М. К вопросу о стандартизации инкубационных яиц.— В кн.: Материалы всесоюзных научных совещаний и конференций. М., 1968, вып. 1, с. 71.

51. Вознесенский В. Л., Заленский И. В., Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л.: Наука, 1965. 305 с.

52. Вязович Ю. А. Дикие утки Белоруссии. Минск: Высшая школа, 1973. 182 с.

53. Вязович Ю. А., Тарлецкий Р. Ю. Результаты экспериментального изучения рябчика в период насиживания.— В кн.: Материалы 3-й научной конференции молодых ученых. Минск, 1967, с. 64—71.

54. Гаузштейн Д. И. О плотности насиживания и интенсивности выкармливания птенцов у некоторых воробьиных птиц.— В кн.: Тезисы докладов II орнитологической конференции. М.: Изд-во МГУ, 1959, ч. 2, с. 37—38.

55. Габузов О. С. Размножение и эмбриональное развитие перепелов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975.

56. Геращенко О. А., Федоров В. Г. Техника теплотехнического эксперимента. Киев: Наукова думка, 1964. 164 с.

57. Геращенко О. А., Федоров В. Г. Тепловые и температурные измерения. Киев: Наукова думка, 1965. 304 с.

58. Гофман Д. Н. О различиях в темпах роста и дифференцировки в эмбриональном развитии грача и курицы.— Вестн. МГУ, 1952, № 3, с. 37—45.

59. Гофман Д. Н. Сходство и различия в морфогенезе зародышей птиц с разными сроками инкубации.— В кн.: Эволюция темпов индивидуального развития животных. М.: Наука, 1977, с. 234—244.

60. Гражданкин А. В. Влажность гнезд птиц аридных районов при естественной инкубации.— Зоол. ж., 1978, т. 57, вып. 1, с. 100—104.

61. Данилов Н. Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике.— Труды Ин-та биологии УФАН АН СССР. Свердловск, 1966, т. II, вып. 56. 148 с.

62. Данилов Н. Н., Шварц С. С. Экологическая физиология птиц и некоторые перспективы ее развития.— В кн.: Орнитология в СССР. Ашхабад, 1969, кн. 1, с. 89—99.

63. Дементьев Г. П. Руководство по зоологии. Птицы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, т. 6. 856 с.
64. Дементьев Г. П. О некоторых вопросах дальнейшего развития орнитологии. Львов: Изд-во Львовского гос. ун-та, 1962. 31 с.
65. Денисова М. Н. Особенности роста птенцовых, полувыводковых и выводковых птиц.— Уч. зап. МГУ. Орнитология, 1958, вып. 197, с. 165—181.
66. Денисов М. Н., Артамонова З. В. Особенности роста воробьиных птиц в Заполярье в связи с расселением видов.— Зоол. ж., 1971, т. 50, вып. 5, с. 741—750.
67. Денисова М. Н., Артамонова З. В. Внутрипопуляционная изменчивость особенностей роста воробьиных на разных участках ареала.— Зоол. ж., 1976, т. 56, вып. 10, с. 1522—1528.
68. Объекты биологии развития/Под ред. Т. А. Детлаф. М.: Наука, 1975. 579 с.
69. Динесман Л. Г. Материалы к гнездовому периоду постэмбрионального роста некоторых видов птиц отряда воробьиных.— В кн.: Сборник научных студенческих работ МГУ. М., 1940, вып. 12, с. 13—17.
70. Добринский Л. Н. Динамика морфофизиологических особенностей птиц. М.: Наука, 1981. 124 с.
71. Добродеева А. А. Температурный режим гнезд утиных в период яйцекладки, прерывного насиживания и вылупления птенцов.— В кн.: Тезисы докладов VII Всесоюзной орнитологической конференции. Киев: Наукова думка, 1977, с. 236—237.
72. Долгушин И. А. Об изученности экологии птиц СССР.— В кн.: Материалы IV Всесоюзной орнитологической конференции. Фрунзе, 1965, с. 209—222.
73. Долбик М. С. Изучение температурного режима насиживания у рябчика с помощью полупроводниковых датчиков. Орнитология. 1962, вып. 4, с. 389—393.
74. Дольник В. Р. Экспериментальное изучение насиживания у некоторых птиц.— Орнитология, 1962, вып. 5, с. 404—409.
75. Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. М.: Наука, 1975. 398 с.
76. Дьяконов Ю. В. Основные и возобновляемые кладки птиц: Дис. канд. биол. наук. Пермь, 1980.
77. Еремеев Г. П. Зародышевые приспособления птиц с точки зрения сравнительной физиологии. Омск, 1957. 118 с.
78. Еремеев Г. П. О синхронности в эмбриональном развитии птиц.— В кн.: Архив АГЭ, 1959, вып. 9, с. 67—69.
79. Зацепина Р. А. О методике оценки эмбриональной смертности у птиц.— В кн.: Микроэволюция. Казань: Изд-во Казан. фил. АН СССР, 1981, вып. 1, с. 75—79.
80. Иванов А. И. Каталог птиц СССР. Л.: Наука, 1976. 275 с.
81. Ивлев В. С. Опыт оценки эволюционного значения уровней энергетического обмена.— Ж. общ. биологии, 1959, т. 20, № 2, с. 94—103.
82. Ильичев В. Д. Новые методы и подходы — новые возможности в решении проблем орнитологии.— В кн.: Адаптивные особенности и эволюция птиц. М.: Наука, 1977, с. 5—10.
83. Ильичев В. Д. Новые методы и подходы — новые возможности в решении проблем орнитологии.— В кн.: Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции. М.: Изд-во МГУ, 1974, ч. 1, с. 5—7.
84. Казаков Б. А., Ломадзе Н. Х. Зарянка на северо-западном Кавказе.— В кн.: Тезисы докладов VII Всесоюзной орнитологической конференции. Киев: Наукова думка, 1977, ч. 1.
85 Калабухов Н. И. Особенности реакции лесных и желтогорлых мышей и малого крапчатого суслика на градиент температуры.— Зоол. ж., 1939, т. 18, вып. 5, с. 915—922.
86. Калабухов Н. И. Соотношение термотактического оптимума и

критической температуры у млекопитающих.— Успехи. совр. биологии, 1939, т. 10, № 3, с. 540—542.
87. Калабухов Н. И. Спячка животных. М.: Медгиз, 1946. 207 с.
88. Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Харьков: Изд-во Харьков. гос. ун-та, 1950. 270 с.
89. Калинин С. С. Изучение насиживания у чайковых птиц (*Laridae*): Автореф. дис... канд. биол. наук. Казань, 1975.
90. Калинин С. С., Литвинов Н. А. Основные параметры насиживания у домашней индейки.— В сб.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1977, с. 53—55.
91. Калинин С. С., Литвинов Н. А., Бевольская М. В. Насиживание и инкубация у страуса нанду в зоопарке Аскания-Нова.— В кн.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1978, с. 32—36.
92. Каменский Ю. Н., Болотников А. М., Кочев А. И. Методика определения газообмена физическими газоанализаторами у эмбрионов и птенцов.—Уч. зап. Пермского ГПИ, 1969, т. 69, с. 73—76.
93. Каменский Ю. Н., Болотников А. М., Удянская Н. С. Энергетические затраты у эмбрионов некоторых воробьиных птиц.— Там же, с. 101—105.
94. Каменский Ю. Н. Изучение газообмена у эмбрионов птенцовых и выводковых птиц: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1971.
95. Каменский Ю. Н., Болотников А. М. Опыт изучения искусственной инкубации яиц различных видов диких птиц.— В кн.: Сборник статей по птицеводству и орнитологии. Пермь, 1973, с. 12—14.
96. Каменский Ю. Н., Болотников А. М. Газообмен в период эмбрионального развития птиц.— Там же, с. 15—28.
97. Каменский Ю. Н., Беликов В. И., Дорохов Ф. В. Характеристика эмбрионального газообмена сизого голубя и ушастой совы.— Уч. зап. Пермского ГПИ, 1975, т. 146, с. 29—35.
98. Каменский Ю. Н., Беликов В. И. Характеристика эмбрионального газоэнергетического обмена диких выводковых птиц.— В кн.: Современные проблемы зоологии и совершенствования методики ее преподавания в вузе и школе. Пермь, 1976, с. 260—262.
99. Каменский Ю. Н. К характеристике эмбрионального энергетического обмена у птиц.— В кн.: Материалы VII Всесоюзной орнитологической конференции. Киев: Наукова думка, 1977, ч. 1, с. 135—136.
100. Каменский Ю. Н. К характеристике начальных этапов гомойотермной фазы у куликов.— В сб.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1978.
101. Кескпайк Ю., Онно С., Давыдов А. Развитие терморегуляции у птенцов *Podiceps cristatus*, *P. auritus* в онтогенезе.— Изв. АН СССР, 1968, т. 17, № 2, с. 192—206.
102. Кекилова А. Ф. Материалы к экологии и сельскохозяйственному значению некоторых видов воробьев предгорий Копетдага.— В сб.: Фауна и экология птиц Туркмении. Ашхабад, 1974, вып. 1, с. 55—96.
103. Кирпичев С. П. Об изменчивости величины сложения глухарей.— Орнитология, 1960, вып. 3, с. 38—47.
104. Клевезаль Г. А., Клейненберг С. Е. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967. 144 с.
105. Клейненберг Е. С. Экологический анализ морфологических и физиологических показателей у некоторых водных животных.— В кн.: Материалы III Всесоюзной экологической конференции. Киев: Изд-во Киевского гос. ун-та, 1954, ч. 2, с. 25—30.
106. Кнорре А. Г. Краткий очерк эмбриологии человека с элементами общей и экспериментальной эмбриологии. Л.: Медгиз, 1959. 268 с.
107. Ковинько Д. А., Бакаев И. Н. Кратность поворота яиц и выводимость утят.— Птицеводство, 1965, № 5, с. 41—42.
108. Кожевников Ю. Я. Частота переворачивания яиц некоторыми водоплавающими птицами.— В кн.: Тезисы докладов VII Всесоюзной орнитологической конференции. Киев: Наукова думка, 1977, ч. 1, с. 259—260.

109. Колесников А. Д. Режим и температура насиживания у жулана, вертишейки и ласточки деревенской.— В кн.: Вопросы степного лесоведения. Днепропетровск, 1972, № 5, с. 41—42.
110. Копыловская Г. Я. О компенсации роста и развития у кур.— Труды Ин-та генетики АН СССР, 1956, вып. 23, с. 22—24.
111. Королев В. К., Болотников А. М. Самописец для регистрации температуры и влажности в гнездах птиц.— В кн.: Сборник статей по птицеводству и орнитологии. Пермь, 1969, с. 39—42.
112. Королев В. К. Изучение температуры насиживания у птиц: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1971.
113. Крутова Т. А. Влияние периодических охлаждений яиц на размеры клеток куриного эмбриона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1952.
114. Кузьмина М. А. Тетеревиные и фазановые СССР. Алма-Ата, 1977. 249 с.
115. Кучерова Ф. Н. Неорганические ионы жидкой части белковой оболочки яйца и их значение для развития тканей у зародыша в разных условиях инкубации. Ростов: Изд-во Ростовск. гос. ун-та, 1965. 71 с.
116. Ладыгин В. С. Топография температуры поверхности тела у цыплят и кур.— В кн.: Сборник научных трудов ВНИИТИП, 1975, т. 40, с. 27—30.
117. Ладыгин В. С. О теплозащитных свойствах пухо-перьевого покрова у цыплят и кур.— В кн.: Промышленное производство на научной основе. Загорск, 1978, с. 10—107.
118. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1973. 343 с.
119. Лев М. А. Основы теории и расчета инкубаторов. М.: Машиностроение, 1972. 240 с.
120. Левин Н. А. Зависимость анатомического строения костного лабиринта птиц от образа жизни.— Зоол. ж., 1955, т. 34, вып. 3, с. 601—604.
121. Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: ИЛ, 1957. 404 с.
122. Литвинов Н. А. Плотность насиживания как регулятор температуры инкубации и дружности вылупления птенцов.— В сб.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1980, с. 27—29.
123. Литвинов Н. А., Калинин С. С. Экология размножения некоторых видов куликов Зауралья.— В кн.: Тезисы докладов VII Всесоюзной орнитологической конференции. Киев: Наукова думка, 1977, ч. 1, с. 271—272.
124. Литвинов Н. А., Карабулин В. В. Температура инкубации кладки у обыкновенной пустельги.— В сб.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1979, с. 20—23.
125. Литвинов Н. А., Першин В. Я. К гнездовой жизни ушастой совы Троицкой лесостепи.— В сб.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1975, с. 75—80.
126. Литвинов Н. А., Пудова Г. Ф., Корепанова Л. Л. Насиживание и инкубация кладок сизого голубя в условиях большого города.— В сб.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1978, с. 19—21.
127. Ломов И. А. О законе поверхности Рубнера.— В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975, с. 181—188.
128. Мальчевский А. С. Гнездовая жизнь птиц. Размножение и постэмбриональное развитие лесных воробьиных птиц Европейской части СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1959. 281 с.
129. Мануилова Н. А. Индивидуальные вариации скорости развития куриных эмбрионов.— Биол. науки, 1958, № 3, с. 61—65.
130. Матвеев Б. С. Роль морфологии в разрешении очередных проблем биологии.— Зоол. ж., 1954, т. 34, вып. 4, с. 743—754.
131. Машковцев А. А. Влияние горного климата на конституцию млекопитающих.— В кн.: Труды Лаборатории эволюционной морфологии. М., 1932, т. 2, с. 41—65.
132. Махинько В. И., Сердюк Е. Е. Материалы к физиологии эмбрионального развития птиц: 1. О соотношении скорости роста и интенсив-

ности дыхания утиных эмбрионов на протяжении инкубации.— Труды НИИ биологии Харьковского гос. ун-та, 1954, т. 21, с. 153—170.

133. Махинько В. И., Шевцова М. Я. Субстраты дыхания в раннем эмбриогенезе утки.— В кн.: Физиология птиц. Таллин: Валгус, 1967, с. 19—30.

134. Мельников Ю. И. Асинхронность вылупления птенцов в колонии речной и белокрылой крачек.— В кн.: Тезисы докладов VII Всесоюзной орнитологической конференции. Киев: Наукова думка, 1977, ч. 1, с. 277—278.

135. Мензбир М. А. Птицы. СПб., 1904—1909. 1231 с.

136. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.

137. Миндлин А. М. Установка для измерения мощности переменных источников энергии и ее применение в биокалориметрии.— Изв. вузов, 1958, № 2.

138. Миндлин А. М. Динамический биокалориметр для изучения теплового обмена теплокровных животных.— Там же, 1962, т. 5, № 3.

139. Михеев А. В. Белая куропатка. М., 1948.

140. Никита Г. К вопросу о дыхательном обмене куриных и утиных яиц.— Ж. Румыния, 1956, т. 6, № 5, с. 675—680.

141. Николаева Ю. Н. Влияние периодических подогревов яиц при хранении на изменения бластодисков и результаты инкубации.— Бюлл. научно-технической информации ВНИИП, 1958, вып. 3, с. 26—30.

142. Никульцев А. П., Добринский Л. Н. Интерьерная характеристика некоторых видов семейства тетеревиных.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 51, с. 79—84.

143. Новиков Л. К. Газообмен у эмбрионов фазана.— В кн.: Морфофизиологические и биохимические механизмы адаптации животных к факторам среды.— В кн.: Материалы IV Всесоюзной конференции по экологической физиологии. Краснодар, 1972, с. 184—185.

144. Носков Г. А., Рымкевич Т. А. Методика изучения внутривидовой изменчивости линьки у птиц.— В кн.: Методика исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. Вильнюс: Мокслас, 1977, ч. 1, с. 37—48.

145. Орлов М. В. Инкубация яиц, хранившихся разные сроки.— Труды ВНИИП, 1948, с. 183—204.

146. Орлов М. В. Периодичность зародышевого развития домашней птицы.— В кн.: Основы режима инкубирования и биологического контроля. М., 1960, с. 42—54.

147. Орлов М. В. Биологический контроль в инкубации. М., 1963. 131 с.

148. Отрыганьев Г. К. О закономерностях роста эмбриональных оболочек.— Докл. ТСХА им. К. А. Тимирязева, 1949, вып. 9, с. 133—136.

149. Отрыганьев Г. К. О направлениях научных исследований в области инкубации яиц сельскохозяйственной птицы.— В кн.: Материалы всесоюзных научных совещаний и конференций. М., 1968, вып. 1, с. 66—70.

150. Отрыганьев Г. К., Хмыров В. А., Колобов Г. М. Инкубация. М.: Колос, 1964. 288 с.

151. Пантелеев М. Ф. Характер прерывистой инкубации в период яйцекладки у большой синицы.— В кн.: Тезисы Всесоюзной научной конференции зоологов педагогических вузов. Пермь, 1976, с. 306—307.

152. Пантелеев М. Ф. Биология гнездовой жизни птиц-дуплогнездников в условиях Камского Предуралья: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Казань, 1978.

153. Пантелеев М. Ф., Болотников А. М. Температурные условия раннего онтогенеза птиц-дуплогнездников.— В сб.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1977, с. 37—41.

154. Пенионжкевич Э. Э. К вопросу о выводимости яиц.— Советское птицеводство, 1935, № 3, с. 30—32.

155. Пегельман С. Г. Изменения в надпочечниках и тимусе цыплят как показатель их общего биологического состояния.— В кн.: Тезисы докладов совещания по физиологии птиц. Таллин, 1965, с. 85—86.

156. Пенионжкевич Э. Э. Материалы к изучению патологии эмбрионального развития. М.: Птицепромиздат, 1939, вып. 2. 83 с.

157. Петров Б. Г. Адаптивный механизм птиц к низким температурам.— В сб.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1977, с. 68—70.

158. Петров Б. Г. Калориметр-инкубатор.— Там же, 1979, с. 75—79.

159. Петров Б. Г., Славнов В. В. Плотность содержимого яиц кладки рябинника.— Там же, с. 55—60.

160. Питерсон Р. Птицы. М.: Мир, 1973. 188 с.

161. Познанин Л. П. Постэмбриональный рост некоторых видов лесных птиц в связи с особенностями их экологии.— Изв. АН СССР. Новая серия, 1946, т. 54, вып. 3, с. 314—321.

162. Познанин Л. П. Адаптивные особенности постэмбрионального роста некоторых птиц.— Изв. АН СССР. Серия биол., 1948, № 3, с. 373—380.

163. Познанин Л. П. Об этапности развития птиц.— Орнитология, 1959, вып. 2, с. 46—53.

164. Познанин Л. П. Об эмбриональном опушении птенцовых птиц.— В кн.: Тезисы докладов IV Прибалтийской орнитологической конференции. Рига, 1960, с. 75—76.

165. Познанин Л. П. Экологические аспекты эволюции птиц. М.: Наука, 1978. 147 с.

166. Познанин Л. П. Эколого-морфологический анализ онтогенеза птенцовых птиц. М.: Наука, 1979. 293 с.

167. Промптов А. Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 220 с.

168. Потапов Р. Л. Птицы Памира. М.; Л.: Наука, 1966, с. 15—26.

169. Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1967, гл. 7, с. 186—237.

170. Птицы Советского Союза: в 6-ти томах. М.: Советская наука, 1951—1954.

171. Птушенко Е. С., Иноземцев А. А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М.: Изд-во МГУ, 1968. 462 с.

172. Рагозина М. Н. Периоды развития цыпленка внутри яйца в связи со сменой источников питания.— Докл. АН СССР 1953, т. 89, № 4, с. 761—764.

173. Рагозина М. Н. Роль белковой оболочки яйца в развитии цыпленка.— Труды Ин-та морфологии животных АН СССР, 1954, вып. 12, с. 72—80.

174. Рагозина М. Н. Развитие зародыша домашней курицы в его соотношении с белком и оболочкой яйца. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 167 с.

175. Рольник В. В. Температурный режим естественной инкубации у нанду.— Вопр. экологии и биоценологии, 1939, с. 5—6.

176. Рольник В. В. Инкубация яиц гаги (*Somateria mollissima* L.).— Зоол. ж., 1955, т. 34, вып. 4, с. 885—897.

177. Рольник В. В. Биология эмбрионального развития птиц. М.: Наука, 1968. 424 с.

178. Романов А. А., Романова А. И. Птичье яйцо. М.: Пищепромиздат, 1959. 620 с.

179. Роозимаа У. О. Питание грача в Эстонской ССР.— В кн.: Тезисы докладов V Прибалтийской конференции. Тарту, 1963, с. 173—174.

180. Сазикова Т. Г. Морфофизиологические особенности птенцов белых леггорнов разного времени выведения.— Экология, 1975, № 4, с. 102—103.

181. Самородов Ю. А. О температурном режиме кладок чайковых птиц Наурзумского заповедника во время насиживания.— В кн.: Материалы

VI Всесоюзной орнитологической конференции. М.: Изд-во МГУ, 1974. ч. 2, с. 125—126.

182. Семенов Л. А. Определение теплофизических коэффициентов материалов при квазистационарном тепловом состоянии.— Труды Ростовского инж.-строит. ин-та, 1955, вып. 4, с. 66—84.

183. Семенов-Тян-Шанский О. И. Экология тетеревиных. М., 1960. 319 с.

184. Семенов-Тян-Шанский О. И. Режим инкубации белой куропатки в природе.— В кн.: Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции. М.: Изд-во МГУ, 1974, с. 134—135.

185. Методические рекомендации для производственных лабораторий птицефабрик/А. М. Сергеева, Ю. М. Владимирова, А. Ф. Отрыганьева и др. Загорск; Москва: ВНИИТИП, 1976. 21 с.

186. Славнов В. В., Петров Б. Г., Шадрин О. А. Экспериментальное исследование теплофизических параметров капролона в зонах полимеризации и фазового перехода.— В кн.: Сборник научных работ отдела физики полимеров УНЦ АН СССР. Пермь, 1979.

187. Слоним А. Д. К эволюции регуляции тепла в животном организме.— Успехи совр. биологии, 1937, № 6, с. 52—54.

188. Слоним А. Д. Суточная и сезонная периодика активности и терморегуляции у летучих мышей.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1945, № 3, с. 303.

189. Слоним А. Д. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 327 с.

190. Слоним А. Д. Экологическая физиология животных. М.: Высшая школа, 1971. 448 с.

191. Смирнов В. С. Изменчивость биологических явлений и коэффициент вариации.— Ж. общ. биологии, 1971, т. 32, № 2, с. 152—162.

191. Соколова Т. И. Плотность насиживания у грача.— В кн.: Биогеография и краеведение. Пермь, 1977, с. 29—32.

193. Страутман Ф. М. Инкубация яиц австралийского страуса эму (*Dromaeus nove-hollandiae* Gray.).— Труды Биол. НИИ Томского гос. ун-та, 1937, т. 4, с. 279—287.

194. Стрельников И. Д. О соотношении величины мозга и теплопродукции у грызунов.— Докл. АН СССР, 1953, т. 88, № 2, с. 377—380.

195. Стрельников И. Д. Значение величины тела птиц в их морфологии и экологии.— В кн.: Тезисы докладов II Всесоюзной орнитологической конференции. М., 1959, т. 1, с. 26—27.

196. Стрельников И. Д. Атомно-физиологические основы видообразования позвоночных. Л.: Наука, 1970, с. 367.

197. Сыроечковский Е. В. Вес яиц и его влияние на смертность птенцов белых гусей (*Chen caerulescens*) на острове Врангеля.— Зоол. ж., 1975, т. 54, вып. 3, с. 408—412.

198. Тарасов В. А. Объем и плотность яиц как индикаторы пространственной и временной структуры поселений птиц: Дис. ...канд. биол. наук. Пермь, 1978. 143 с.

199. Третьяков Н. П. Инкубация яиц сельскохозяйственных птиц. М.: Сельхозгиз, 1951. 279 с.

200. Треус В. Д. Акклиматизация и гибридизация животных в Аскания-Нова. Киев: Урожай, 1968. 315 с.

201. Фетисов С. А. Материалы по росту и развитию гнездовых птенцов полевого воробья в условиях Ленинградской области.— Вестн. ЛГУ. 1977, № 15, с. 14—21.

202. Фердинандов В. В. Рабочая книга по птицеводству и пищевой промышленности. М., 1931.

203. Фердинандов В. В. Температурные условия естественного насиживания яиц гусыней.—Труды Воронежской обл. опытной птицеводческой станции, 1939, т. 3, с. 180—189.

204. Фердинандов В. В. Температурный режим внутри яиц при естественном высиживании.— Сов. птицеводство, 1939, № 10—11, с. 24—27.

205. Флинт В. Е. Об экспериментальном изучении активности насиживающей гаги.— Зоол. ж., 1954, т. 33, вып. 1, с. 159—161.
206. Флинт В. Е., Томкович П. С. Сравнительно-экологический очерк кулика-дутыша и острохвостого песочника.— В кн.: Птицы и пресмыкающиеся. Исследование по фауне Советского Союза. М.: Изд-во МГУ, 1978, с. 73—118.
207. Флинт В. Е., Беме Р. Л., Костин Ю. В., Кузнецов А. А. Птицы СССР. М.: Мысль, 1968. 638 с.
208. Успенский Г. А. К вопросу об использовании географического консерватизма гнездования перелетных птиц.— В кн.: Труды II Прибалтийской орнитологической конференции. М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 276—284.
209. Хаскин В. В. Теплообмен и развитие терморегуляции в эмбриогенезе уток.— В кн.: Научные труды Украинской опытной станции птицеводства. Киев, 1959, т. 6, с. 183—196.
210. Хаскин В. В. Теплообмен птичьих яиц при инкубации.— Биофизика, 1961, т. 6, вып. 1, с. 91—99.
211. Хаютин С. Н., Дмитриева Л. П. Акселерация развития птенцов как фактор онтогенеза.— В кн.: Тезисы докладов VII Всесоюзной орнитологической конференции. Киев: Наукова думка, 1977, с. 46—47.
212. Хаютин С. Н., Дмитриева Л. П. Акселерация развития сенсорных и моторных механизмов птенцов как фактор системогенеза некоторых видов птиц.— Ж. общ. биологии, 1978, т. 39, № 2. с. 289—295.
213. Чмутова А. П. Эмбриональное развитие серой вороны.— Докл. АН СССР, 1949, т. 65, № 5, с. 773—775.
214. Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 164 с.
215. Шварц С. С. К вопросу о развитии интерьерных признаков у позвоночных животных.— Зоол. ж., 1956, т. 35, вып. 6, с. 804—819.
216. Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных.— Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 2, с. 632—645.
217. Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1960, вып. 14, с. 113—179.
218. Шварц С. С. О роли эколого-морфологических исследований в развитии современной биологии.— Зоол. ж., 1966, т. 45, вып. 9, с. 1296—1307.
219. Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных.— Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1968, вып. 58. 386 с.
220. Шеварева Т. П., Бровкина Е. Т. Материалы по сравнительной экологии гнездования ласточек.— Уч. зап. МГПИ, 1954, т. 28, № 2, с. 8—15.
221. Шилов И. А. Регуляция теплообмена у птиц (эколого-физиологический очерк). М.: Изд-во МГУ, 1968. 252 с.
222. Шилов И. А., Большаков В. Н. Современные проблемы экологии млекопитающих.— Экология, 1979, № 1, с. 5—12.
223. Шкарин В. С. Температура, плотность и ритм насиживания у рябинника.— В кн.: Тезисы докладов Всесоюзной научной конференции зоологов педагогических вузов. Пермь, 1976, с. 359—360.
224. Шкарин В. С., Маркс Л. П. Влияние погодных условий на темп эмбриогенеза и вылупление птенцов береговых ласточек.— В сб.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1980, с. 127—132.
225. Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста.— В кн.: Рост животных. М.: Биомедгиз, 1935, с. 8—60.
226. Шмальгаузен И. И. Рост и дифференцировка. Там же, с. 74—89.

227. Шмидт Г. А. Наблюдения над внутриутробным развитием крупного рогатого скота.— Труды ИМЖ АН СССР, 1954, вып. 12, с. 5—93.
228. Шмидт Г. А. Типы эмбриогенеза и их приспособительное значение. М.: Наука, 1968. 231 с.
229. Штегман Б. К. Исследования о полете птиц.— В кн.: Сборник статей памяти академика Петра Петровича Сушкина. Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 237—265.
230. Штегман Б. К. Особенности летных качеств вороновых птиц.— Зоол. ж., 1954, т. 33, вып. 3, с. 653—668.
231. Штрайх Г., Светозаров Е. Связь общего роста с развитием оперения гусей (константы роста и формообразование).— Усп. зоотехн. наук, 1935, т. 1, № 2, с. 31—45.
232. Штрайх Г., Светозаров Е. Связь роста с развитием оперения у уток (константы роста и формообразования).— Усп. зоотехн. наук, 1936, т. 2, № 1, с. 35—41.
233. Шульпин Л. М. Орнитология. Л.: Изд. ЛГУ, 1940. 554 с.
234. Шураков А. И. Темп эмбриогенеза у птиц.— В кн.: Тезисы докладов Всесоюзной научной конференции зоологов педагогических вузов. Пермь, 1976, с. 360—363.
235. Шураков А. И. Влияние продолжительности хранения яиц вне инкубации на темп развития и выживаемость зародышей воробьиных птиц.— В сб.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1977, с. 12—16.
236. Шураков А. И. Стадии развития и периодизация зародышевого звена онтогенеза незрелорождающихся воробьиных птиц.— В кн.: Тезисы докладов VII Всесоюзной орнитологической конференции. Киев: Наукова думка, 1977, ч. 2, с. 172—174.
237. Шураков А. И. Величина разновозрастности эмбрионов птиц при трех типах насиживания в период откладки яиц.— Экология, 1978, № 3, с. 47—52.
238. Шураков А. И. Экология размножения и раннего онтогенеза воробьинообразных птиц. Дис. ... докт. биол. наук. Пермь, 1978.
239. Шураков А. И., Дьяконов Ю. В. Особенности развития зародышей грача в основных и возобновляемых кладках на севере ареала.— В сб.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1980, с. 122—127.
240. Шураков А. И. Метод изучения особенностей насиживания в период яйцекладки у птиц по тотальным препаратам зародышей.— Вестн. зоологии, 1979, № 1, с. 65—67.
241. Шураков А. И., Соколова Т. И., Швецов А. А. К экологии размножения грача в Пермской области.— Уч. зап. Пермского ГПИ, 1973, т. 113, с. 54—68.
242. Шураков А. И., Шкарин В. С. Темп развития эмбрионов рябинника в Пермской области и Воркутинском районе Коми АССР.— В кн.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1975, с. 3—16.
243 Эрнест Л. К., Кудрявцев И. В., Ощепкова З. Л. и др. Анализ ранней эмбриональной смертности у интактных безлейкозных инбридируемых и инфицированных ВСР кур.— Докл. ВАСХНИЛ, 1979, № 1, с. 27—29.
244. Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 363 с.
245. Ягфаров М. Ш. Новый способ измерения теплоемкости при низких температурах.— Докл. АН СССР, 1968, т. 179, № 3, с. 581—584.
246. Anfinsen M. Gallinula chlorapus in Narge.— Sterna, 1961, v. 4, N 9, p. 345—377.
247. Barrot H. G. Effect of temperature, humidity and other factors on hatch of hen's eggs and on energy metabolism of chick embryos.— Technical Bulletin N 533 U. S. Department of Agriculture. Wachington, 1937, p. 1—45.
248. Barrot H. G., Pringle E. M. Review of Investigation in the Bureau of itnimal industry of energy and gaseous metabolism of the domestic fowl.— 7 World Poultry longr., 1939, p. 167—171.

249. Brandes G. Beobachtungen und Reflexionen über die Atmung der Vögel.— Arch. f — d — ges. Physiologie (Pflugers), 1924, S. 203—492.
250. Brody S. Bioenergetics and growth. With special reference to the efficiency complex in domestic animals. N. Y.; Hafner, 1945. 1023 p.
251. Burke E. A study of incubation.— Univ. Montana Agr. Exp. Stan. Bull., 1925. 178 p.
252. Chai C. K. Development homeostasis of body growth.— Amer. Naturalist, 1957, v. 91, p. 36—48.
253. Daniel J. C. An ambriological comparison of the domestic fowl and the red-wingid blackbird.— Auk, 1957, v. 74, p. 340—358.
254. Deckert G. Jungenaufzucht und postnatale Entwicklung bei der Kohlmeise (Parus m.major.).— Nestbau, Beitr. Vogelkunde, 1964, Bd 10, N 3, S. 213—230.
255. Dorst J. The life of birds. London, 1974, v. 1. 349 p.
256. Drent R. H. Breeding biology of the pigeon guilliment, Cepphus columba.— Ardea, 1965, v. 53, N 3—4, p. 99—160.
257. Drent R. H. Incubation.— In: Avian Biology (D. S. Farner, I. R. King, K. C. Parkers). New York; San Francisco — London, 1975, v. 5, p. 333—407.
258. Duval M. Atlas d'embryologie. Paris, 1889. 116 p.
259. Fant R. I. Criteria for aging pheasant embryos.— Wild life Management, 1957, v. 21, p. 324—328.
260. Funk E. M., Biellier H. V. The minimum temperature for embryonic development of the domestic fowl (Gallus domesticus).— Poultry Sci., 1944, v. 23, p. 538—541.
261. Hamburger V., Hamilton H. L. A series of normal stades in the development of the chick emryo.— J. morpholog., 1951, v. 8, p. 49—92.
262. Hesse R. Das Herzgewicht der Wirbeltiere.— Zool. J b. Abt. Physiol., 1921, Bd. 38, S. 243—364.
263. Higgins R. A. Egg temperature of wild birds under natural conditions.— Ecology, 1941, v. 22, N 2, p. 148—195.
264. Kaufman L. Über Einfluß von Temperaturen unter den Entwicklungsminimum auf bebrutete Hühnereier.— Wilhelm Boux Archiv für Entwicklungsmechanik, 1934, Bd. 131.
265. Kendeigh S. Factors affecting length of incubation.— Auk., v. 57, N 1—2, 1940, p. 499—513.
266. Kendeigh S., Baldwin S. P. Development of temperature control in nestling House — wrens.— Amer. Naturalist, 1928, v. 62, N 680, p. 249—277.
267. Kendeigh S., Dolnik V. R., Gavrilov V. M. Avian energetics, — In: J. Pinowski, S. C. Kendeigh eds. Granivoruous birds in ecosystems. Cambridge University press, 1977, v. 12, p. 127—204.
268. Klima M. Prispevek k hnizdni bionomii rocka chechtoneho (Larus ridibundus L.) — Zool. listy, 1964, 13, N 2, p. 111—124.
269. Kuhlmann F. Some preliminary observations on the development of instincts and habits in young birds.— Psychol. Rev., 1909, v. 11, N 1, p. 59—82.
270. Lasiewski R. C., Dawson W. R. A recxamination of the revolution between standard metabolic rate and bodp weight in birds. Condor, 1967, v. 69, p. 13—23.
271. Lillie F. R. The development of the chick. N. Y.: Henry Holt and Co, 1930, 472 p.
272. Marcström V. Studies on the physiological and ecological background to the reproduction of the Carcalle (Tetrao urogallus). Sweden, 1960. 240 p.
273. Minot C. S. The problem of age, growth and death. London: Murray, 1908. 280 p.
274. Mookerjees S. Effects of temperature — fasting on the structural organisation of chick embryos.— Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, 1953, Bd 146, N 4, S. 537—543.
275. Needham J. Chemical embryology. Cambridge, Univ. Press, 1931, v. 11, p. 616—704.

276. Needcham J. Chemical embryology. N. Y.— Hofner Publ. Comp., 1963, v. 2, p. 614—1254.
277. Needcham J. Biochemistry and Morphogenesis. The Morphogenetic Mechanism.— Cambr. Univ. Press, 1942, pt 3, p. 505—655.
278. Nice M. M. The quetion of ten-day incubation periods.— Wilson Bull., 1953, v. 65, N 2, p. 81—93.
279. Parsons J. Asynchronous hatching and chick mortality in the Herring. Gull Laus argentatus.— Ibid, 1975, v. 117, N 4, p. 517—520.
280. Portmann A. Die postembryonale Entwicklung der Vögel als Evolutionsprobler.— Acta XI Cong. Int. Ornitol., 1955.
281. Rensch B. Organproportionen und Körpergrosse bei Vögeln und Säugetrieren.— J. Ornithol., 1936, Bd 84, S. 631—672.
282. Romanoff A. L. Effect of different temperatures in incubator on prenatal and postnatal development of the chick. Poultry Sci., 1936, v. 15, N 4.
283. Romanoff A. L. The study of respiratory behaviour of individual chicken embryos.— J. Cellular Compar. Physiol., v. 18, 1941, p. 199—214.
284. Romanoff A. L. Study of various factors affecting permealibity of bird's egg schell.— Food Research, 1943, v. 8, N 1, p. 212—223.
285. Romanoff A. L. The avian embryo structural and functional development. N. Y.: Macmillan Co., 1960. 1305 p.
286. Romijn C. The respiratory metabolism of chicken embryos.— In: 9-th World's Poultry Congress, 1951, p. 101—105.
287. Romijn C., Lokhorst W. Foetal heat production in the fowl.— J. Physiol., 1960, v. 150, N 1, p. 239—249.
288. Romijn C., Roos J. The air space of the hen's egg and its changes during the period of incubation.— J. Physiology, v. 94, N 3, 1938, p. 365—379.
289. Sumner E. L. The growth of some young raptorial birds.— Univ. Calif. Publ. Zool., 1933, v. 40, N 4, p. 35—46.
290. Strohl I. Die Masenverhältnisse des Hardens im Hochgebirge. 1. Ein Vergleich zwischen Alpen und Moorschneichüh, 1910, Bd 30, H. 1, S. 1—40.
291. Vince M. A. Petrodation as a factor in the sinchronization of hatching.— Animal Behaviour, 1968, v. 16, N 2—3.
292. Vince M. A. Synchronisation of hatching in American bobwhite quail (Collinus virginianus).— Nature, 1970, v. 203, N 49.
293. Witchi E. Utilidation of the egg albumen by the avian fatus.— Ornitol. als biol. Wiss. Heidelberg, 1949, p. 111—112.
294. Zacchi A. M. Lo sviluppo embrionale della quaglis giapponese (coturnix coturnix jyponica T. e. S.). Arch. ital. di anatomia edi Embriologia, 1961, v. 66, f. 1, p. 36—62.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 3
Глава 1. Некоторые методические приемы изучения экологии размножения и раннего онтогенеза птиц 6
1.1. Методика исследования насиживания и инкубации . . 6
1.2. Методика изучения теплофизических свойств яиц и теплового режима гнезда 10
1.3. Методика изучения газообмена 18
1.4. Метод изучения особенностей насиживания по тотальным препаратам зародышей 20
1.5. Методика изучения морфологических, биохимических и биофизических параметров яиц 21
1.6. Объекты исследования 21
Глава 2. Гетерогенность яиц в пределах одной кладки 25
2.1. Морфология яиц 25
2.2. Содержание карбоната кальция в скорлупе 27
2.3. Концентрация водородных ионов 29
2.4. Индексы желтка и белка 29
2.5. Содержание каротиноидов и витамина А 31
2.6. Плотность яиц 31
2.7. Гетерогенность яиц и выживаемость птиц в раннем онтогенезе 32
Глава 3. Теплофизические свойства яиц 37
3.1. Оводаптация к контактному обогреванию 37
3.2. Влияние температуры на перераспределение массы белка и желтка 40
3.3. Теплофизические свойства белка и желтка 44
3.4. Роль теплофизических характеристик яйца в процессах насиживания 48
3.5. Теплообмен яиц при естественной инкубации 49
Глава 4. Насиживание и инкубация 54
4.1. Типы насиживания 54
4.2. Биологическое значение насиживания в период откладки яиц 57
4.3. Плотность и длительность насиживания 61
Глава 5. Факторы инкубации 67
5.1. Температура 67
5.2. Ориентация яиц 78
5.3. Перемещение и повороты яиц 83
Глава 6. Типы насиживания и гетерохронность развития эмбрионов птиц 91
6.1. Разновозрастность эмбрионов. Временной ранг яиц, эмбрионов и птенцов 91
6.2. Гетерохронность развития эмбрионов 99
6.3. Разновременность вылупления и особенности роста птенцов 101
Глава 7. Периодизация и темп эмбрионального развития птиц . . 105
7.1. Экологический принцип периодизации эмбриогенеза птиц 105
7.2. Стадии развития воробьиных птиц 108
7.3. Периоды эмбрионального развития воробьиных птиц . 123

7.4. Темп эмбриогенеза птиц 125
7.5. Соотношение периодов зародышевого звена онтогенеза выводковых и птенцовых птиц 137
Глава 8. Характеристика газообмена у эмбрионов птиц 139
8.1. Выводковые птицы 139
8.2. Полувыводковые птицы 146
8.3. Полупт енцовые птицы 152
8.4. Птенцовые птицы 157
Глава 9. Морфофизиологическая характеристика эмбрионов и птенцов 174
9.1. Возрастные изменения относительных размеров внутренних органов 178
9.2. Динамика индивидуальной изменчивости морфофизиологических признаков 206
Заключение 212
Литература 214

ВЫШЕЛ ИЗ ПЕЧАТИ

сборник научных трудов сотрудников
Института экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Популяционная экология и морфология млекопитающих. 10 л. Цена 1 р. 50 коп.

В сборнике обсуждаются проблемы популяционной экологии и популяционной морфологии млекопитающих, освещаются новые данные по экологии некоторых видов полевок, предлагаются оригинальные методические разработки для решения вопросов популяционной экологии, в том числе методы определения фенетических дистанций между популяциями грызунов и радионуклидного мечения полевок.

Основное внимание авторы уделяют изучению изменчивости морфологических признаков и анализу экологической структуры популяций, а также рассмотрению актуальных проблем внутривидовой дифференциации млекопитающих.

Сборник представляет интерес для зоологов, экологов, преподавателей и студентов биологических факультетов.

Заявки присылать по адресу:
620169, Свердловск, ГСП-169, Первомайская, 91.
РИСО УНЦ АН СССР

ВЫХОДИТ ИЗ ПЕЧАТИ

сборник научных трудов сотрудников
Института экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Экологические аспекты скорости роста и развития животных. 10 л. Цена 1 р. 50 к.

В сборнике представлены работы сотрудников лаборатории популяционной экологии позвоночных животных, раскрывающие некоторые особенности роста и развития представителей разных экологически связанных классов животных в природных и экстремальных условиях. Рассмотрено влияние внутривидовых отношений, структуры популяций, воздействия химических веществ разной природы, биотопических условий на скорость роста и развития организма по морфофизиологическим морфологическим признакам.

Сборник представляет интерес для биологов, экологов, специалистов, работающих в области экспериментальной биологии и медицины, студентов университетов.

Заявки присылать по адресу:

620169, Свердловск, ГСП-169, Первомайская, 91.
РИСО УНЦ АН СССР

А. М. Болотников, А. И. Шураков,
Ю. Н. Каменский, Л. Н. Добринский

ЭКОЛОГИЯ РАННЕГО
ОНТОГЕНЕЗА ПТИЦ

Рекомендовано к изданию
Ученым советом
Института экологии растений и животных
и РИСО УНЦ АН СССР

Редактор **В. С. Коршунов**
Техн. редактор **Н. Р. Рабинович**
Обложка художника **М. Н. Гарипова**
Корректоры **В. С. Кубина, Г. Н. Старкова**

Сдано в набор 29.06.84. Подписано в печать 1.07.85. НС 12515. Формат 60×90 1/16. Бумага типографская № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14,5. Уч.-изд. л. 18. Тираж 600. Цена 2 р. 70 к. Заказ 413.

РИСО УНЦ АН СССР, Свердловск, ГСП-169,
Первомайская, 91.
Типография изд-ва «Уральский рабочий»,
Свердловск, пр. Ленина, 49.