

<https://doi.org/10.3176/biol.1968.2.09>

Ю. КЕСКПАЙК, С. ОННО, А. ДАВЫДОВ

РАЗВИТИЕ ТЕПЛОРЕГУЛЯЦИИ У ПТЕНЦОВ

PODICEPS CRISTATUS И *PODICEPS AURITUS* В ОНТОГЕНЕЗЕ

Поганки (*Podiceps*) резко отличаются от других видов водоплавающих птиц по экологии и морфологии. Приспособленность к водному образу жизни и нырянию ограничивает возможности их гнездования. Поганки строят гнезда только в воде около берега, где глубина позволяет нырять. Такое расположение громоздкого демаскированного гнезда доступно взору хищников. Особенно много яиц они уничтожают во время насиживания (по сравнению с другими водоплавающими птицами — лысухой (*Fulica atra*), красноголовым нырком (*Aythya ferina*), гнездящимися примерно в тех же условиях — Онно, 1959). Время насиживания является «критическим» с точки зрения сохранения потомства. Для преодоления этого «узкого места» экологии поганки имеют ряд приспособлений. Важнейшее из них — небольшие размеры яиц, что сокращает время, необходимое для насиживания. В результате уменьшения энергетических ресурсов в яйце птенцы поганок вылупляются недоразвитыми — с несовершенными механизмами химической (а также физической) терморегуляции (Кескпайк, Онно, 1966).

В настоящем сообщении более подробно рассматривается развитие механизмов терморегуляции у птенцов чомги и рогатой поганки в онтогенезе. Кроме того, особое внимание уделяется изучению буферной системы, компенсирующей недостаточную «холодоустойчивость» у птенцов поганок.

Материал и методика

Работа проведена на Пухтуской орнитологической станции Института зоологии и ботаники Академии наук Эстонской ССР. Объектами служили птенцы рогатой поганки (*Podiceps auritus*) сразу перед вылуплением (писк в яйце), а также 0-, 1-, 3-, 6—7-, 10—12- и 20-суточные птенцы чомги (*P. cristatus*). У всех птенцов по общепринятой методике изучалась способность к химической терморегуляции (потребление кислорода, температура тела и терморегуляционный тонус мышц при ступенчатом охлаждении от 35 до 10° С с интервалом 5°).

У 0-суточных птенцов обоих видов измерялась также динамика понижения температуры тела в воздухе при 25, 20 и 15°, а также при плавании в воде при 18° с одновременной регистрацией биопотенциалов мышц в двух отведениях — *musculus pectoralis major* и мышцы задних конечностей (у двух птенцов).

Полевые наблюдения по этиологии проводились на одном выводке большой поганки со дня вылупления птенцов до трехнедельного возраста.

Все экологические исследования проходили на маленьком озере площадью в несколько гектаров. Благодаря слабой растительности, а также удобному укрытию на-

блюдателей в густом кустарнике, нормальная деятельность выводков на самом берегу не была нарушена. Так как индивидуальные участки отдельных пар поганок оставались строго постоянными, расстояние между птицами и наблюдателями не превышало 30–40 м.

Все данные о поведении птиц-родителей у птенцов собраны 14–26 июня. Наблюдения проводились всегда после обеда, т. е. в самое жаркое время, когда температура воздуха колебалась от 25 до 30°, а температура воды не опускалась ниже 20°. За поведением чомги в течение наблюдательного периода следили 7 раз — в целом 13 ч (двухчасовыми сериями).

Изучалось также морфологическое развитие 23 птенцов (возрастные изменения веса тела, печени, сердца, почек, желудка, грудной мускулатуры, мышц задних конечностей и желточного мешка).

Результаты исследований статистически обработаны по схемам Н. Плохинского (1961).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Холодоустойчивость у 0-суточных птенцов поганок

Скорость охлаждения птенцов. Большое внимание уделялось изучению скорости охлаждения птенцов в воде, как единственной среде обита-

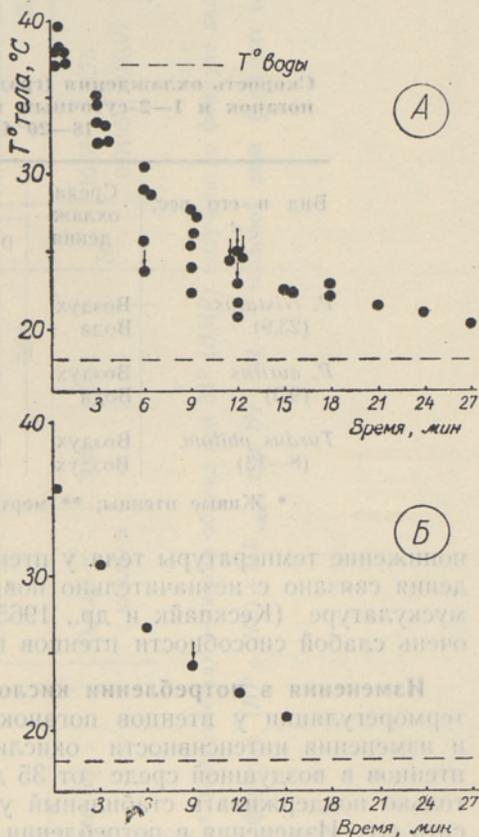
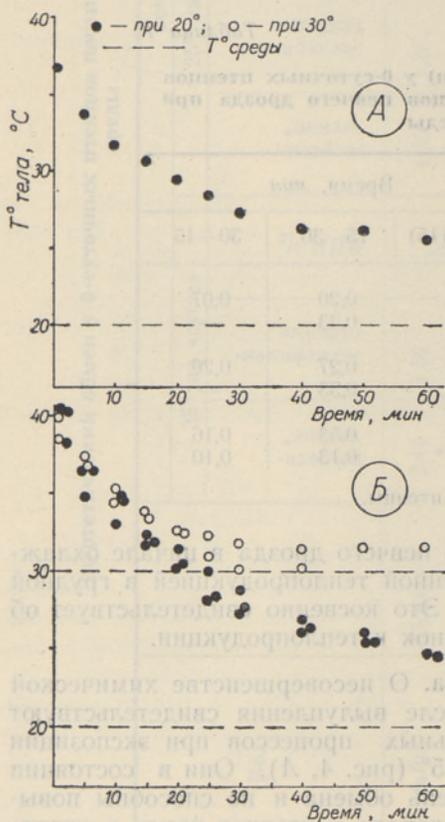


Рис. 1. Динамика охлаждения 0-суточных птенцов *P. cristatus* (А) и *P. auritus* (Б) в воздушной среде.

Рис. 2. Динамика охлаждения 0-суточных птенцов *P. cristatus* (А) и *P. auritus* (Б) при плавании.

ния поганок. Вода охлаждает значительно сильнее, чем воздух за счет большой теплопроводности и теплоемкости. Для существования в ней гомойотермным организмам необходимы специфические механизмы терморегуляции (особенно надежной должна быть физическая терморегуляция).

Исследованиями С. Онно (1959) было установлено, что птенцы чомги после вылупления имеют очень слабую терморегуляцию, так как температура тела у них приближается к окружающей после 5-минутного плавания в воде, температура которой — 15—18°. Полученные нами данные также показывают, что скорость понижения температуры тела птенцов поганок в воде и на «суше» при разной температуре среды очень велика (рис. 1 и 2). Несмотря на то, что процесс охлаждения — гиперболическая функция, для удобства и простоты можно рассматривать его как отражение прямолинейных функций, наклон которых зависит от разницы между температурой среды и температурой тела (ΔT).

Из данных рис. 1 и 2 и табл. 1 видно, что основное количество тепла при охлаждении птенцы отдают в течение 15—30 мин, причем наиболее интенсивное охлаждение происходит в воде, в результате чего они теряют способность к движению уже через 9—15 мин (рис. 3 на вклейке).

Скорость снижения температуры тела у птенцов поганок в начале охлаждения при 20° выше, чем у 1—2-суточных голых птенцов воробьиных птиц того же веса (табл. 1). Ранее было показано, что замедленное

Таблица 1

Скорость охлаждения (град/мин) у 0-суточных птенцов поганок и 1—2-суточных птенцов певчего дрозда при 18—20° С среды

| Вид и его вес, г | Среда охлаж- дения | Время, мин | | |
|---------------------------------|--------------------------|------------|-------|-------|
| | | 0—12(15) | 15—30 | 30—45 |
| <i>P. cristatus</i> (23,9) | Воздух | 0,47 | 0,20 | 0,07 |
| | Вода | 1,16 | 0,33 | — |
| <i>P. auritus</i> (9,5) | Воздух | 0,53 | 0,27 | 0,20 |
| | Вода | 1,16 | 0,33 | — |
| <i>Turdus philom.</i> (8—13) | Воздух | 0,36* | 0,53 | 0,16 |
| | Воздух | 0,90** | 0,13 | 0,10 |

* Живые птенцы; ** мертвые птенцы.

понижение температуры тела у птенцов певчего дрозда в начале охлаждения связано с незначительно повышенной теплопродукцией в грудной мускулатуре (Кескпайк и др., 1965). Это косвенно свидетельствует об очень слабой способности птенцов поганок к теплопродукции.

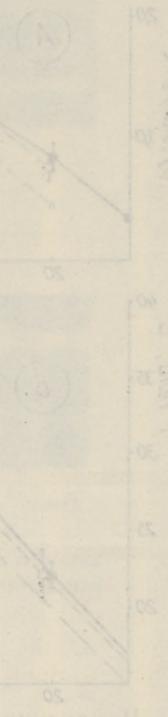
Изменения в потреблении кислорода. О несовершенстве химической терморегуляции у птенцов поганок после вылупления свидетельствуют и изменения интенсивности окислительных процессов при экспозиции птенцов в воздушной среде от 35 до 15° (рис. 4, А). Они в состоянии только поддерживать стабильный уровень обмена и не способны повысить его. Изменения в потреблении кислорода у птенцов чомги в диапазоне от 35 до 25° ($1,32 \pm 0,09$; $1,40 \pm 0,11$; $1,25 \pm 0,13$ мл O_2 /г · ч соответственно при 35, 30 и 25°) статистически недостоверны ($P > 0,05$). У птенцов рогатой поганки уровень обмена стабилен только до 33°, дальнейшее

Таблица 2

Энергетический обмен у 0-суточных птенцов поганок при различной температуре среды

| Вид | Температура среды | | | | | | | | | | | |
|---------------------|-----------------------|------------------------------|---------|---------------------|------------------------------|--------|---------------------|------------------------------|------------------|---------------------|------------------------------|--------|
| | 35° на «суше» | | | | 25° на «суше» | | | | 18° при плавании | | | |
| | теорети- ческие* | экспери- мент- тальные | RHP, % | теорети- ческие* | экспери- мент- тальные | RHP, % | теорети- ческие* | экспери- мент- тальные | RHP, % | теорети- ческие* | экспери- мент- тальные | RHP, % |
| <i>P. cristatus</i> | О ₂ мл/г·ч | 2,40 | 1,32 | 55 | 4,75 | 1,25 | 26,3 | 3,5 | 10,5 | 0,87 | 8,5 | 9,6 |
| | ккал/г·ч | — | 0,00620 | — | 0,0223 | 0,0059 | 0,0164 | 0,04935 | 0,00423 | 0,04512 | — | — |
| <i>P. auritus</i> | О ₂ мл/г·ч | 3,20 | 1,64 | 50 | 10,55 | 0,75 | 7,1 | 9,8 | 12,0 | 0,75 | 6,2 | 11,2 |
| | ккал/г·ч | — | — | — | 0,0495 | 0,0036 | 0,04592 | 0,0566 | 0,0036 | 0,05297 | — | — |

* Теоретическая величина обмена при 35° (BMR) получена по формуле $W^{0,66} = 80,1 W^{0,66}$; при остальных температурах — по формуле $(HP - HL) + MR_{эмп}$, где $HP - HL$ — тепловой долг (дефицит тела); $RHP(%) = \frac{BMR_{теор}}{BMR_{эмп}} 100$ (Koskimies, Lahti, 1965).



понижение его от 1,64 при 33° до $1,26 \pm 0,16$ мл $O_2/г \cdot ч$ при 25° также статистически недостоверно ($P > 0,05$). Резкое понижение потребления кислорода начинается у птенцов только при экспозиции обоих видов с 25° среды ($P < 0,01$).

Несмотря на более или менее стабильный уровень потребления кислорода в пределах до 25° среды, существует прямолинейная зависимость температуры тела от температуры среды (рис. 4, Б): снижение со скоростью 1,09 на 1° среды ($P > 0,001$). Такая зависимость показывает, что количество выделяемого эндотермического тепла не компенсирует огромную теплоотдачу и тепловой дефицит увеличивается с увеличением охлаждения.

Наши расчеты показывают, что в обычных летних температурных условиях (около 20°) 0-суточные птенцы поганок имеют огромный тепловой долг, составляющий до 11,2 мл $O_2/г \cdot ч$ (0,05297 ккал/г·ч, при калорическом эквиваленте 1 л O_2 — 4,7 ккал; табл. 2).

Расчеты дефицита тепла ($HP-HL$) проведены по формуле:

$$\frac{S(HP-HL)}{c \cdot m} = \frac{d\theta}{dt} \quad (\text{Бартон, Эдхольм, 1957}),$$

где HP — теплорегуляция;

HL — теплоотдача;

c — const = 0,82 (удельная теплоемкость тела);

m — вес;

S — поверхность тела;

$\frac{d\theta}{dt}$ — изменения средней температуры тела за один час;

$\theta = 0,8 T_p + 0,2 T_k$ (где T_p — ректальная температура, T_k — средняя температура кожи).

$$HP-HL = \frac{c \cdot m}{m} \cdot \frac{d\theta}{dt} =$$

$$= \frac{c \cdot d\theta}{dt} \text{ ккал/г} \cdot \text{ч}.$$

Следовательно, по расчетам птенцы в состоянии покрыть только 6—7% от необходимого количества тепла. В термонейтральной зоне (условно 35°) относительная теплопродукция (RHP) у птенцов чомги и рогатой поганки составляет соответственно 55 и 50%.

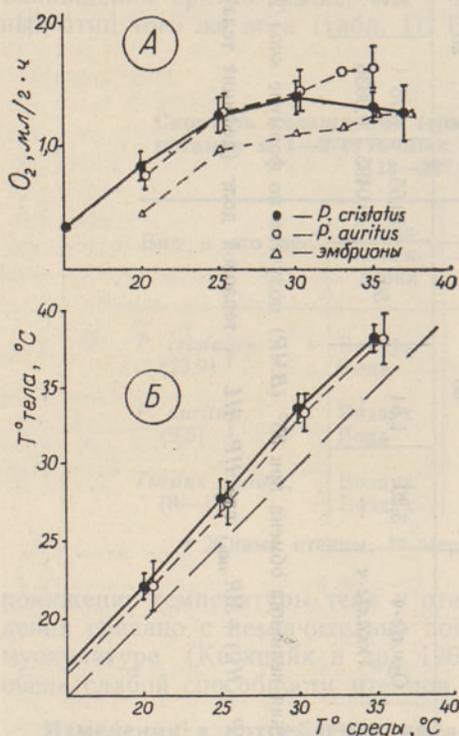
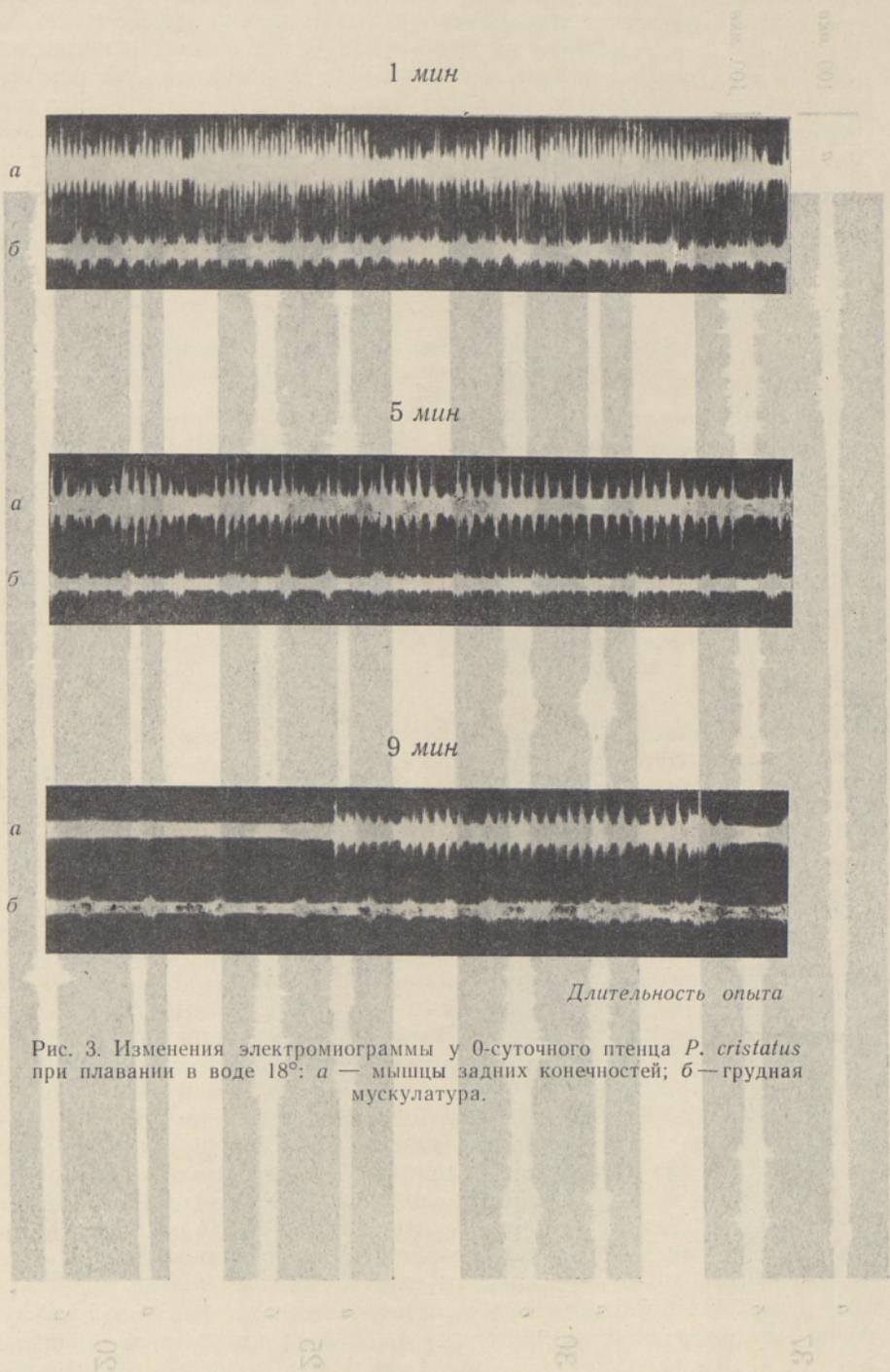


Рис. 4. Измерения А — потребления кислорода и Б — температуры тела при охлаждении 0-суточных птенцов.

Электрическая активность скелетной мускулатуры. При изучении электрической активности грудной мускулатуры и мышц задних конечностей 0-суточных птенцов нам не удалось обнаружить терморегуляционного тонуса (рис. 5). Зарегистрированы только ритмически повто-



— 10 сек

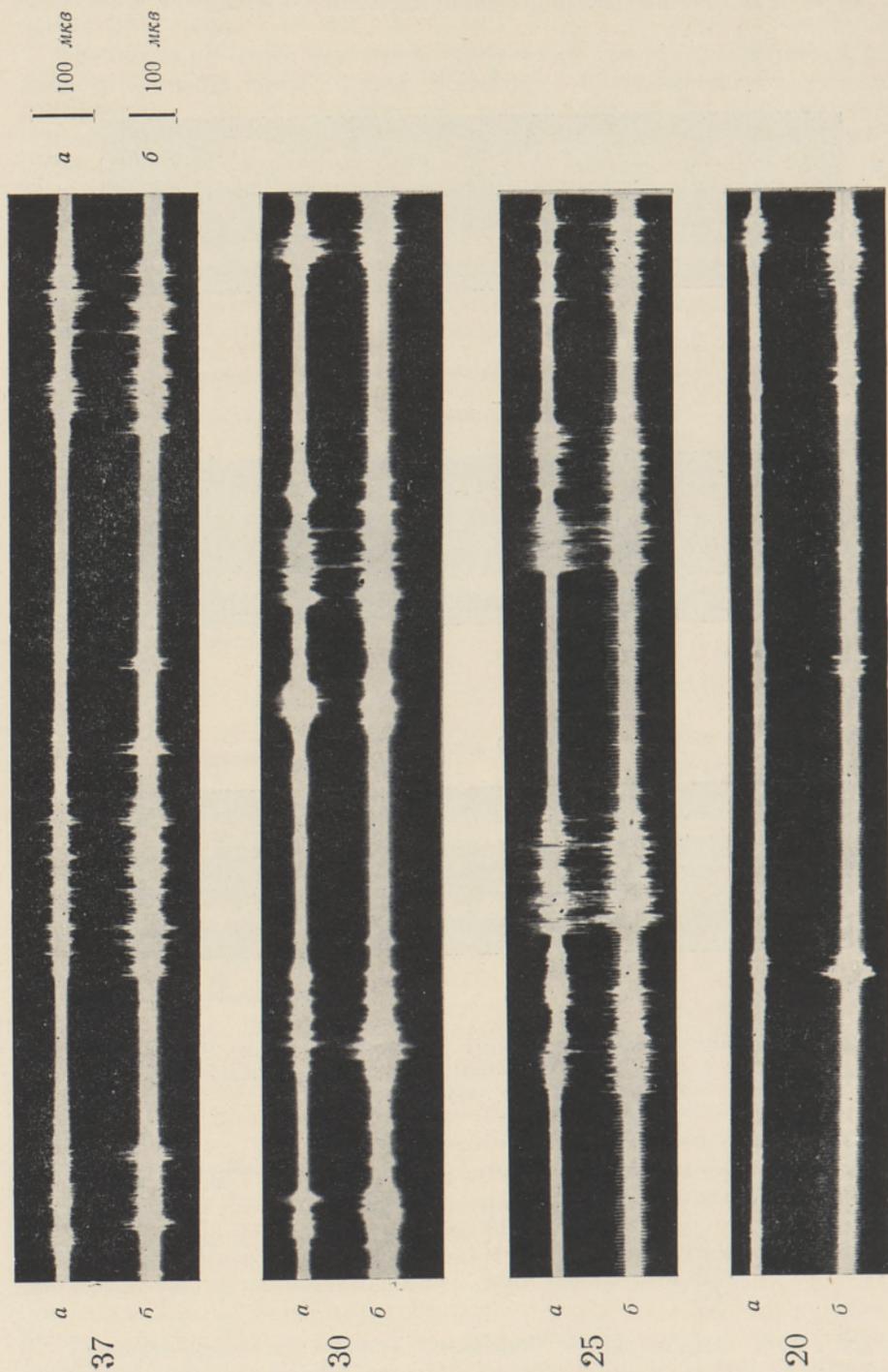


Рис. 5. Изменения электрической активности грудной мускулатуры (а) и мышцы задних конечностей (б) у 0-суточных птенцов *P. cristatus* при охлаждении.

ряющиеся движения конечностей: количество их (в 1 мин), длительность (секунд в минуту) и амплитуда (в микровольтах), которые зависят от степени охлаждения. Двигательные акты передних и задних конечностей обычно были синхронны и производились с разной скоростью в воде и на суше (рис. 3 и 5 — один и тот же птенец).

Как правило, количество движений (в 1 мин) и амплитуда биопотенциалов изменялись при охлаждении (табл. 3) аналогично изменениям в потреблении кислорода. Достоверное увеличение двигательной активности зарегистрировано при понижении температуры среды с 35 до 30° (от $2,1 \pm 0,6$ до $3,3 \pm 0,3$ крыльев и от $2,1 \pm 0,6$ до $4,1 \pm 0,2$ задних конечностей $P < 0,001$), после чего интенсивность ее стабилизировалась. Уменьшение двигательной активности происходило одновременно с понижением потребления кислорода после 25° среды.

Таблица 3

Изменения частоты движения, длительности двигательного акта и амплитуды биопотенциалов при охлаждении 0-суточных птенцов чомги

| Температура среды, °С | Передние конечности | | | Задние конечности | | |
|-----------------------|---------------------|-----|----------------|-------------------|-----|----------------|
| | в 1 мин | сек | мкв | в 1 мин | сек | мкв |
| 37 | $2,1 \pm 0,6$ | 6,5 | $95,5 \pm 4,2$ | $2,1 \pm 0,6$ | 6,6 | — |
| 35 | $2,2 \pm 0,4$ | — | — | $3,1 \pm 0,3$ | 5,4 | $67,6 \pm 3,3$ |
| 30 | $3,3 \pm 0,3$ | 8,4 | $96,6 \pm 2,3$ | $4,1 \pm 0,2$ | 5,1 | $76,4 \pm 4,3$ |
| 25 | $3,2 \pm 0,2$ | 8,2 | $87,8 \pm 1,4$ | $3,8 \pm 0,2$ | 7,3 | $82,4 \pm 2,9$ |
| 20 | $2,5 \pm 0,2$ | 7,6 | $65,8 \pm 0,2$ | $2,3 \pm 0,2$ | 7,6 | $54,7 \pm 1,5$ |

Как известно, амплитуда биопотенциалов и длительность электрической активности характеризуются количеством нейромоторных единиц (двигательных единиц — ДЕ), принимающих участие в двигательном акте (Гельфанд и др., 1964).

Следовательно, цикл сокращения конечностей и амплитуда электромиограмм (вольтаж биопотенциалов) показывает, что у 0-суточных птенцов чомги по мере охлаждения от 37 до 25° при завершении одного двигательного акта происходит активация новых двигательных единиц. При дальнейшем охлаждении количество активных нейромоторных единиц постепенно уменьшается, по-видимому, одновременно с изменением частотной характеристики их импульсации (табл. 3). Таким образом, наибольшее количество эндотермического тепла при двигательной активности вырабатывается при температуре среды 30—25°, однако, судя по степени реактивного повышения потребления кислорода при этом, количество этого тепла незначительно и не играет существенной роли в тепловом балансе птенцов. Сохранение оптимального режима работы конечностей до понижения температуры тела до 28° свидетельствует о широком диапазоне действия системы окислительных ферментов двигательного аппарата. Благодаря этому, у 0-суточных птенцов чомги нормальная, безотказная работа двигательного аппарата в воздушной среде при 20° обеспечена в течение 30 мин, а в воде при 18° — 6 мин; у птенцов рогатой поганки того же возраста соответственно 20 и 3 мин. При дальнейшем охлаждении организма (температура тела ниже 28°) передвижение резко затрудняется (рис. 1—3).

Следовательно, у птенцов поганки в первые дни постэмбрионального развития двигательная активность не принадлежит к специальным реф-

литорным актам, направленным к реактивному увеличению теплопродукции при охлаждении, т. е. специальным (первичным) элементам химической терморегуляции, как у новорожденных млекопитающих (Qulick, 1937; Иванов, Алимухамедов, 1963; Иванов, 1965 и др.), а приспособление работы двигательного аппарата к низким температурам направлено на обеспечение передвижения птенцов в случае необходимости покинуть птиц-родителей на короткое время.

Изменения холодоустойчивости птенцов чомги в онтогенезе

Реактивная теплопродукция. До конца первой недели постнатальной жизни у птенцов чомги не удалось обнаружить элементов терморегуляционного тонуса. Отсутствие специфической терморегуляторной функции мускулатуры отражается и в изменениях потребления кислорода и уровня температуры тела при охлаждении (рис. 6 и 7): Птенцы в

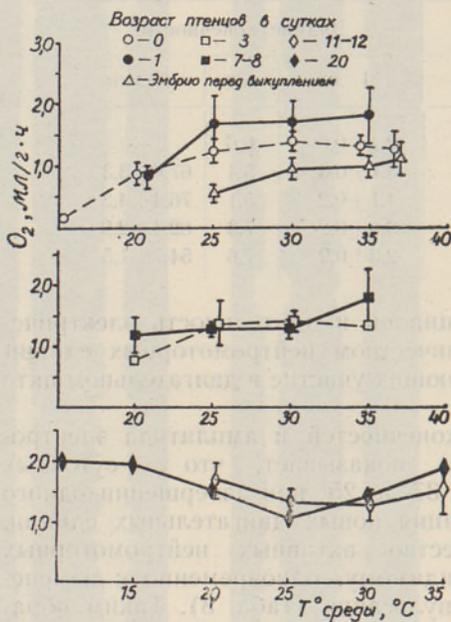


Рис. 6. Изменения потребления кислорода при различных температурах окружающей среды в онтогенезе птенцов *P. cristatus*.

состоянии поддерживать постоянный уровень интенсивности окислительных процессов благодаря своеобразию ферментативной активности двигательного аппарата (см. выше).

Только в конце первой недели нами были обнаружены элементы терморегуляционного тонуса в виде отдельных кратковременных (несколько секунд) вспышек с амплитудой от 30 до 70 МКВ (табл. 4). Однако суммарный тепловой эффект отдельных вспышек незначителен и не играет существенной роли в тепловом балансе организма (см. уровень температуры тела и сердечной активности — на рис. 7 и

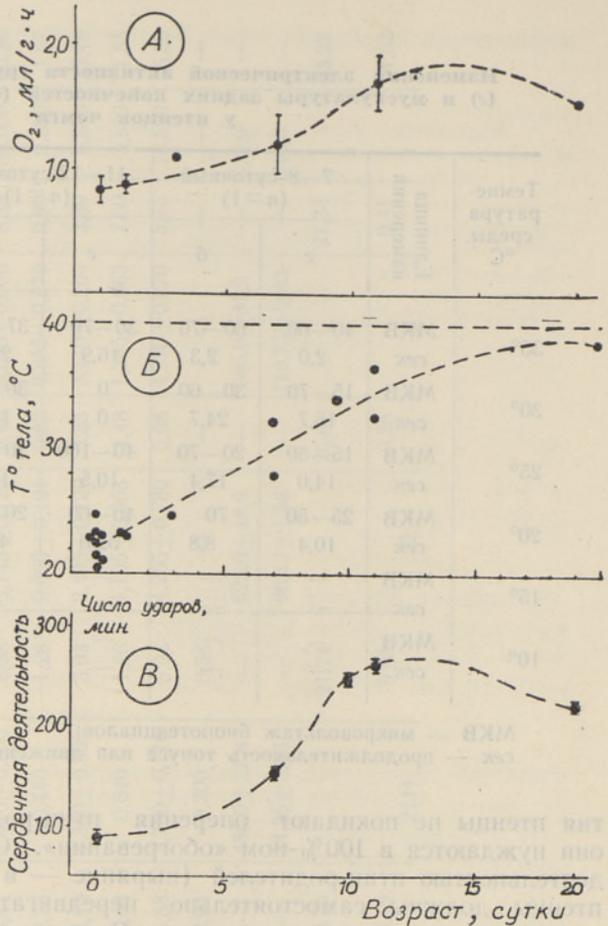
8). Формирование терморегуляторной функции скелетной мускулатуры убыстряется в возрасте от 10 до 20 суток (рис. 7) и совпадает с нарастанием абсолютной и относительной (от веса тела) массы теплопродукующей ткани — особенно мускулатуры задних конечностей (табл. 5).

Медленное развитие механизмов химической терморегуляции отражает и ход повышения уровня стандартного метаболизма, относительной теплопродукции — *RHP* и метаболического коэффициента — *МК* (табл. 6).

Пути уменьшения теплоотдачи. Особое место в развитии толерантности к холоду в онтогенезе у птенцов чомги занимают интенсивное увеличение их массы (табл. 5 и 7) и образование толстого слоя подкожного жира на брюшной стороне. Теплопроводность перьевого покрова (до 20 суток) остается, по-видимому, неизменной (оперение не развивается).

Улучшение теплоизоляционных свойств организма путем интенсив-

Рис. 7. Изменения *A* — потребления кислорода, *B* — температуры тела и *B* — сердечной деятельности у птенцов *P. cristatus* с возрастом при температуре воздушной среды 20°.



ного роста, а не улучшения теплоизоляционных свойств оперения имеет определенное биологическое значение. Как известно, переход тепла от наружной поверхности тела в воду происходит благодаря теплопроводности и конвекции. Теплоемкость воды велика и значение коэффициентов теплопередачи в ней примерно в 200 раз больше, чем в воздухе. При такой охлаждающей силе среды (воды) единственными эффективными средствами теплоизоляции могут служить достаточно толстый жировой слой и относительно большая теплоемкость тела. С другой стороны по данным С. Онно (1959), увеличение веса тела весьма важно с точки зрения способности к нырянию (крупное тело лучше приспособлено к нырянию).

Тот факт, что теплоизоляционные свойства перьевого покрова не развиты, также можно рассматривать с двух аспектов. Очень короткий эмбриональный пух, содержащий мало воздуха, обуславливает большой удельный вес птенцов и позволяет им легко нырять и быстро скрываться от опасности (Онно, 1959). С другой стороны, незначительное оперение птенцов быстро высыхает и не задерживает тепловой поток, идущий от птиц-родителей при обогревании.

«Экологическая» терморегуляция

Пробывание птенцов чомги в оперении птиц-родителей. Из выводка (четыре птенца) точный возраст по срокам вылупления был определен у двух особей (время вылупления третьего и четвертого птенца соответственно 16 июня в 19 часов и утром 18 июня). Так как интервалы между вылуплением птенцов чомги — около полутора суток (Онно, 1959), без затруднений был определен и возраст остальных первых двух птенцов. За поведением каждого птенца наблюдали по возможности отдельно, все полученные данные приведены в табл. 8.

Как показывают наблюдения, в первые сутки постнатального разви-

Таблица 4

Изменения электрической активности грудной мускулатуры (а) и мускулатуры задних конечностей (б) при охлаждении у птенцов чомги

| Температура среды, °С | Единица измерения | 7—8-суточный (n=1) | | 11—12-суточный (n=1) | | 20-суточный (n=1) | |
|-----------------------|-------------------|--------------------|-------|----------------------|-------|-------------------|--------|
| | | а | б | а | б | а | б |
| 35° | МКВ | 40—60 | 60—70 | 30—70 | 37—75 | — | — |
| | сек | 2,0 | 2,3 | 16,9 | 21,5 | — | — |
| 30° | МКВ | 15—70 | 30—60 | 0 | 30—40 | 29—83 | 33—100 |
| | сек | 15,7 | 24,7 | 0 | 14,8 | 9,4 | 2,6 |
| 25° | МКВ | 15—50 | 20—70 | 40—100 | 30—90 | 31—77 | — |
| | сек | 14,0 | 17,4 | 10,5 | 10,3 | 8,3 | 0 |
| 20° | МКВ | 25—50 | 70 | 40—60 | 20—80 | 38—85 | 27—77 |
| | сек | 10,4 | 8,8 | 52,0 | 46,4 | 60 | 31,4 |
| 15° | МКВ | — | — | — | — | 31—100 | 31—100 |
| | сек | — | — | — | — | 50,8 | 22,9 |
| 10° | МКВ | — | — | — | — | 31—92 | 33—92 |
| | сек | — | — | — | — | 43 | 36,5 |

МКВ — микровольтаж биопотенциалов;

сек — продолжительность тонуса или движений, секунды в 10 мин.

тия птенцы не покидают оперения птиц-родителей добровольно, т. е. они нуждаются в 100%-ном «обогревании». Однако в связи с кормовой деятельностью птиц-родителей (ныряние — в среднем 1—2 раза в час) птенцы должны самостоятельно передвигаться и менять родителей.

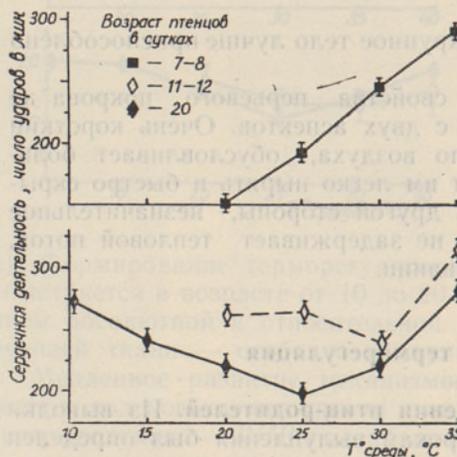


Рис. 8. Изменение сердечной деятельности при различных температурах окружающей среды в онтогенезе птенцов *P. cristatus*.

Очень часто это происходит в гнезде, реже — в воде. Один из родителей в таком случае, поднимаясь в вертикальное положение и встряхивая себя, покидает птенцов. Так как второй обычно находится рядом, пребывание птенцов в воде (или в гнезде) не превышает нескольких десятков секунд. В конце первой недели время самостоятельного существования птенцов незначительно увеличивается. Они покидают оперение птиц-родителей в среднем 3—5 раз в час, что составляет 1—2% от общего времени. Как показали наши исследования, именно в это время начинается формирование терморегуляторной функции скелетной мускулатуры (рис. 6, табл. 4).

Резкий перелом в поведении птенцов чомги (а также птиц-родителей) зарегистрирован после того, как птенцы стали 10-суточными, когда они уже обладают довольно хо-

рошими механизмами химической терморегуляции. Уже в меньшей степени они нуждаются в эндотермическом тепле и вполне самостоятельны, по крайней мере днем (табл. 8). С другой стороны, птицы-родители уже отказывают им в обогревании и занимаются только кормлением. По данным литературы (Напзак, 1952), в Чехословакии птенцы чомги нуждаются в обогревании только 1—2 дня. По-видимому, такое короткое время использования буферной системы объясняется меньшей охлаждающей силой среды.

Изменения стандартного метаболизма и относительной теплопродукции и метаболического коэффициента в онтогенезе у птенцов чомги

| Возраст птенцов, сутки | Количество птенцов | Стандартный метаболизм, ккал/24 ч | | RHP, % | МК |
|------------------------|--------------------|-----------------------------------|--------------|--------|-----|
| | | Теоретическая | Эмпирическая | | |
| 0 | 6 | 6,5 | 3,6 | 55,0 | 1,1 |
| 3 | 1 | 8,5 | 5,0 | 59,5 | 1,1 |
| 7—8 | 2 | 15,7 | 13,4 | 83,6 | — |
| 11—12 | 2 | 17,8 | 16,0 | 89,6 | 1,3 |
| 20 | 2 | 31,8 | 30,6 | 96,0 | 1,9 |

Нырание птенцов. Птенцы поганок способны к ныранию сразу после выдупления, однако используют эту способность только в случае опасности. Уже в 3—5-суточном возрасте иногда наблюдаются отдельные попытки нырнуть, при этом лишь на несколько секунд.

Изменение соотношения веса некоторых морфологических показателей в онтогенезе (в скобках указано количество анализированных особей)

| Возраст, дни | Вес тела, г | | | Вес, % от веса тела | | | | |
|------------------------|-------------|------|-------------|---------------------|---------------|---------------|-------------------------|---------------------|
| | мин | макс | средний | сердца | печени | легких | мышц задних конечностей | грудной мускулатуры |
| Чомга | | | | | | | | |
| 1—3 | 27 | 48 | — | (8)0,88±0,05 | (5)4,10±0,29 | (1) 1,37 | (4)8,1±0,2 | |
| 5—8 | 73 | 112 | — | (7)0,89±0,03 | (7)5,30±0,33 | (1) 1,26 | (4)12,8±0,2 | |
| 9—14 | 148 | 234 | — | (14)1,01±0,02 | (15)6,03±0,14 | (2) 1,80 | (13)13,2±0,4 | |
| 15—20 | 282 | 390 | — | (9)0,87±0,05 | (8)5,91±0,52 | | (9)14,2±1,0 | |
| взрослые | 810 | 1318 | (63)1050±15 | (66)0,87±0,02 | (85)4,07±0,10 | (13)1,59±0,07 | (28)16,8±0,4 | (25)10,9±0,4 |
| Рогатая поганка | | | | | | | | |
| 0—3 | 15 | 40 | — | (12)0,82±0,03 | (7)5,88±0,34 | (7) 1,45±0,07 | (3) 8,6 | |
| 5—14 | 57 | 148 | — | (5)0,83±0,03 | (5)6,45±0,25 | (4) 1,28 | (3) 11,6 | |
| 15—25 | 217 | 393 | — | (6)0,83±0,06 | (6)5,65±0,45 | (4) 2,01 | (5)14,0±0,8 | |
| взрослые | 293 | 496 | (32)373±6 | (29)0,85±0,02 | (25)4,25±0,11 | (17)1,99±0,06 | (24)18,2±0,2 | (27)10,5±0,3 |

Такие аperiodические кратковременные пребывания под водой характерны для птенцов до 10-суточного возраста. Более регулярными становятся нырания после формирования терморегуляции, т. е. после 10-суточного возраста. Однако и тогда пребывания под водой кратковременны и чередуются с длительными периодами отдыха. Серийные нырания, характерные для взрослых птиц, зарегистрированы только после 17-суточного возраста. В случае опасностей длительность отдельных циклов нырания во всех возрастах гораздо больше.

По-видимому, не только степень развития химической терморегуля-

ции определяет возможность ныряния, а большее значение имеет и вес тела, легких и т. д. (табл. 7).

Таблица 8

Время пребывания птенцов вне оперения взрослых и возраст птенцов у одного выводка чомги

| Дата и продолжительность наблюдения | | Возраст птенцов, максимальное время самостоятельного плавания и время пребывания вне оперения взрослых, % от времени наблюдения | | | | |
|-------------------------------------|---------|---|---------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|---------|
| | | 1-й птенец | 2-й птенец | 3-й птенец | 4-й птенец | Среднее |
| 17/VI | 180 мин | 3-суточный 0,0% | 2-суточный 0,0% | — | — | |
| 19/VI | 160 мин | 5-суточный 3 сек, 0,3% | 4-суточный 3 сек, 0,3% | 2-суточный 2 сек, 0,1% | 1-суточный 2 сек, 0,1% | 0,1% |
| 22/VI | 75 мин | 8-суточный 35 сек, 2,0% | 7-суточный 35 сек, 2,5% | 5-суточный 35 сек, 1,0% | 4-суточный 35 сек, 0,2% | 1,4% |
| 24/VI | 120 мин | 10-суточный 6 мин, 11,0% | 9-суточный 6 мин, 10,0% | 7-суточный 6 мин, 10,0% | 6-суточный 2 мин, 3,3% | 8,6% |
| 26/VI | 90 мин | 12-суточный 8 мин, 20,0% | 11-суточный 6 мин, 30 сек, 9,0% | 9-суточный 6 мин, 30 сек, 11,0% | 8-суточный 1 мин, 15 сек, 7,3% | 11,8% |
| 1/VII | 60 мин | 17-суточный 60 мин, 100,0% | 16-суточный 41 мин, 87,0% | 14-суточный 23 мин, 38,0% | 13-суточный 15 мин, 25,0% | 62,5% |

Заключение

Птенцы поганок после вылупления отличаются от выводковых птиц, они — пойкилотермные. Маловероятно, что пойкилотермия у них не истинная, а лишь результат активного торможения сократительного термогенеза (как у некоторых новорожденных млекопитающих — Вгück, Wünnenberg, 1964).

Формирование гомойотермии у этих видов начинается с развитием физической терморегуляции (подкожная жировая ткань, увеличение массы и т. д.) и только после достижения 5-суточного возраста начинается постепенное формирование механизмов химической терморегуляции (терморегуляторная функция скелетной мускулатуры — терморегуляционный тонус).

Своеобразие усовершенствования толерантности к холоду объясняется, по-видимому, следующими факторами:

1. Так как поганки — древние, давно очень узко специализированные виды, пойкилотермия их птенцов может быть эволюционным зачатком, отражающим путь развития гомойотермии птиц вообще.

2. Уменьшение размеров яиц и укорочение времени насиживания по сравнению с другими древними видами птиц (Kendeigh, 1952).

3. Узкая приспособленность к водному образу жизни. В суровых экологических условиях выгодно развитие в сторону увеличения общего сопротивления тепловому потоку от «ядра» к поверхности тела и только после приобретения теплоизоляционных свойств (большая масса и т. д.) увеличение самой теплопродукции. Такое развитие оправдывается с точки зрения биоэнергетики, потому что энергетические расходы для существования при понижении температуры среды у поганок не увеличиваются. Следовательно, основная часть метаболизированной энергии используется для роста организмов. Вполне возможно, что такой путь развития организма является в то же время решением жизненно важ-

Таблица 9

Классификация птенцов по экологическим и физиологическим признакам

| Группа | Выводковые (сухопутные, водяные) <i>nidifugae</i> | | | Птенцовые (древесные) <i>nidicolae</i> | |
|--|---|---|---|---|---|
| | архипойки- лотермные (<i>praepreco- cial</i>) | семигомой- термные (<i>semipreco- cial</i>) | гомойотерм- ные (<i>preco- cial</i>) | семигомой- термные (<i>semialtri- cial</i>) | непойки- лотермные (<i>altricial</i>) |
| Нуждаются в корм- лении | + | + | — | + | + |
| Нуждаются в обогре- вании | + | + | + — | + | + |
| Самостоятельное пе- редвижение (тоже потенциальное) | + | + | + | — | — |
| Привязанность к гнезду | — | + — | — | + | + |
| Опушение | Слабое | Хорошее | Очень хорошее | Хорошее | Слабое или отсут- ствует |
| Первичная «терморе- гуляторная» мускула- тура <i>m. pectoralis major</i> | — | — | — | + | + |
| Первичная «терморе- гуляторная» муску- латура задних конеч- ностей | + | + | + | — | — |
| Примеры | <i>Colymbiformes</i> | <i>Charadri- formes</i> | <i>Anseriformes</i> <i>Galliformes</i> | <i>Falconiformes</i> <i>Strigiformes</i> | <i>Passeriformes</i> |

ных его функций — гомойотермии и способности к нырянию. Если пойкилотермия в раннем онтогенезе птенцов поганок решает энергетическую проблему в пользу продуктивной энергии, остается нерешенной проблема создания температурного фона для оптимального протекания биохимических процессов в организме. Этот «недостаток» компенсируется потоком тепла извне при «обогревании» птицами-родителями и, по-видимому, особенностями действия ферментативной системы.

Предполагается, что пойкилотермия поганок в раннем онтогенезе обуславливается только первыми двумя факторами. Такой «старинный» путь формирования постоянства температуры тела приемлем при определенном сочетании «экологической» терморегуляции. Как показывают факты, более оправданное формирование гомойотермии происходит усовершенствованием механизмов химической терморегуляции.

На основе полученных материалов можно предположить, что при группировке птиц на птенцовых (*nidicolae*) и выводковых (*nidifugae*) целесообразно исходить из двух признаков: 1) привязанность птенцов к гнезду и способность (тоже потенциальная) к самостоятельному движению, 2) локализация «терморегуляторных» мышц (см. Давыдов и др., 1965).

Все остальные признаки достаточно объективны и часто обусловлены филогенетическими и экологическими особенностями развития. Несомненно, «выводковый» образ жизни птенцов требует от организмов более совершенных механизмов химической и физической терморегуляции, однако последняя может быть заменена и благоприятным микроклиматом, особенностями поведения птенцов и птиц-родителей, т. е. экологической терморегуляцией.

Таким образом, среди выводковых птиц, как и среди птенцовых,

существуют и незреловылупляющиеся (имматуронатые) и зреловылупляющиеся (матуронатые) птенцы (табл. 9).

Однако пойкилотермия у выводковых птенцов принципиально отличается от таковой у птенцовых. У выводковых она связана с отсутствием специфических механизмов реактивного повышения обмена (терморегуляционного тонуса), а у птенцовых является только следствием большой теплоотдачи (наличие специфических механизмов химической терморегуляции после вылупления — Кескпайк, 1965, 1966; Кескпайк и др., 1965).

Таким образом, в первом случае пойкилотермия — первичное (филогенетическим зачатком), а во втором — вторичное прогрессивное явление эволюции мелких птиц.

ЛИТЕРАТУРА

- Бартон А., Эдхолм О., 1957. Человек в условиях холода. М., ИЛ.
- Гельфанд И. М., Гурфинкель В. С., Коц Я. М., Кринский В. И., Цетлин М. Л., Шик М. Л., 1964. Исследование поздней активности. Биофизика 9 (6).
- Давыдов А. Ф., Кескпайк Ю. Э., Якубанис В. А., 1965. О топографии терморегуляционного тонуса скелетных мышц у птиц. IV Всесоюз. орнитол. конф., тез. докл. Алма-Ата.
- Иванов К. П., 1965. Мышечная система и химическая терморегуляция. М.—Л.
- Иванов К. П., Алимухамедов А., 1963. О физиологических механизмах химической терморегуляции в онтогенезе. Физиол. ж. СССР 49 (4).
- Кескпайк Ю. Э., 1965. Формирование химической терморегуляции в онтогенезе незрелорождающихся птиц. Совещ. по физиол. птиц, тез. докл. Таллин.
- Кескпайк Ю. Э., 1966. Опыт изучения формирования терморегуляции в онтогенезе у незреловылупляющихся птиц. Автореф. дисс. канд. биол. н. Тарту.
- Кескпайк Ю. Э., Давыдов А. Ф., Лайдна А. Р., 1965. Механизмы теплопродукции у незреловылупляющихся птиц. Совещ. по физиол. птиц, тез. докл. Таллин.
- Кескпайк Ю. Э., Онно С., 1966. Особенности терморегуляции у птенцов поганок. VI Прибалт. орнитол. конф., тез. докл. Вильнюс.
- Онно С., 1959. Сравнительная экология видов поганок Эстонии. Автореф. дисс. канд. биол. н. Тарту.
- Плохинский Н. А., 1961. Биометрия. Изд. АН СССР. Новосибирск.
- Brück K., Wünnenberg W., 1966. Beziehung zwischen Thermogenese im «braunen» Fettgewebe, Temperatur im cervicalen Anteil des Vertebralkanals und Kältezittern. Pflügers Arch. Ges. Physiol. 290 (2).
- Hanzak J., 1952. The great-crested grebe *Podiceps c. cristatus* (L.), its ecology and economic significance. Sbornik narodniho musea v Praze 8B (1).
- Kendeigh Ch., 1952. Parental care and its evolution in birds. Illinois Biol. Monogr. 22.
- Qulick A., 1937. The development of temperature control in infant rats. Amer. J. Physiol. 119 (4).

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
20/II 1967

Институт физиологии им. И. П. Павлова
Академии наук СССР

J. KESKPAIK, S. ONNO, A. DAVODOV

SOOJUSREGULATSIOONIVÕIME VÄLJAKUJUNEMINE TUTT- JA SARVIKPÜTI POEGADEL

Resüme

Käesoleva töö eesmärgiks oli uurida termoregulatsioonivõime väljakujunemist pesahülgaajatel pütipoogadel ontogeneesi vältel. Katseid tehti vastkloorunud ja 1-, 3-, 7–8-, 11–12- ning 20-päevaste tutt- ja sarvikpüti poegadega, määraates neil erinevates kesk-konnalingimustes (35 ja 15° C vahel) kehatemperatuuri, hapnikutarviduse ning lihaste bioelektrilise aktiivsuse.

Uurimine näitas, et vastkloorunud pütipojad, erinevalt teistest pesahülgaajatest, on täiesti poikilothermsed. Termoregulatsioonivõime kujuneb neil välja alles 10.–20. elupäeva vahel. Varases ontogeneesis arenemiseks vajaliku optimaalse temperatuuri loovad neile vanalinnud, soojendades neid oma seljas. Termoregulatsioonivõime väljakujunemisega väheneb poegade sõltuvus vanalindudest järk-järgult.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Zooioogia ja Botaanika Instituut

Saabus toimetusse
20. II 1967

NSV Liidu Teaduste Akadeemia
I. Pavlovi nim. Füsioloogia Instituut

J. KESKPAIK, S. ONNO, A. DAVYDOV

THE ONTOGENY OF THE HEAT REGULATION OF GREBES

Summary

Measurements of the metabolic rate (O_2 consumption), body temperature and intensity of the bioelectrical activity of muscles at various temperature conditions were made with 0, 1, 3, 7–8, 11–12 and 20-day-old hatchlings of Great Crested Grebes and 0-day-old hatchlings of Horned Grebes. The development of the homeothermy of Grebes is a relatively long-termed process. Only 11–12 day-old hatchlings are able to prevent their body temperature from falling, as a result of a gradual development of shivering thermogenesis.

The newly hatched chicks of Grebes are poikilothermic animals, and the insignificant variations of oxygen consumption at moderate temperature conditions are only a result of the gestures of legs and "wings" (no shivering). Their body temperature is proportional to the fluctuations of the environmental temperature. The rate of cooling of hatchlings is very significant — after a 10-minute swimming (at 18° C) they are unable to move. The development of the homeothermy is associated with specific parental behaviour patterns ("brooding" on the back) as a specific way of maintaining favourable microclimatic conditions for development (of particular importance from the standpoint of bioenergetics).

The article is concluded by a discussion concerning the hatchlings of Grebes as archipoikilothermic animals in opposition to altricial nestlings who are neopoikilothermic ones (see table 7).

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Zoology and Botany

Received
Feb. 20, 1967

Academy of Sciences of the USSR,
I. Pavlov Physiology Institute