

<https://doi.org/10.3176/biol.1973.2.03>

УДК 598.8 : 591.128.4

ЮРИ КЕСКПАЙК

ФОРМИРОВАНИЕ РЕАКЦИИ УПРАВЛЯЕМОЙ ГИПОТЕРМИИ У ПТЕНЦОВ ЧЕРНЫХ СТРИЖЕЙ (*APUS A. APUS L.*) В ОНТОГЕНЕЗЕ

В настоящее время не вызывает сомнения, что способность стрижей к длительному голоданию является адаптацией для переживания кратковременного исчезновения аэропланктона при непогоде (Koskimies, 1948, 1950, 1961). По мнению некоторых исследователей (Koskimies, *op. cit.* 1948, 1950, 1961; Bartholomew и др., 1957; Шилов, 1966), гипотермическое состояние управляется самим организмом. Внешне это выражается в определенном суточном режиме чередования нормотермии и произвольной гипотермии (см. работы Koskimies). Противоречивость данных о температурной регуляции в состоянии гипотермии (Bartholomew и др., 1957; Ramsey, 1970) свидетельствует, однако, о том, что сущность этой адаптивной реакции не совсем ясна. Происходит ли замена гомойотермного типа обмена пойкилотермным в результате временного нарушения механизмов терморегуляции, или имеет место более совершенное управление? В последнем случае гипотермия — целостная реакция организма, согласованная перенастройка физиологических функций на новое стационарное (уравновешенное) состояние, характеризующееся более низким энергетическим обменом.

В настоящем исследовании мы опираемся на следствие, вытекающее из второй концепции: отдельные физиологические функции в организме должны иметь два рабочих режима, т. е. у стрижей должны существовать два режима термического гомеостаза с различными «установочными» параметрами температуры тела в состоянии нормо- и гипотермии. Постоянство температуры тела при этом должно формироваться в онтогенезе и определяться совершенством контура регулирования температуры тела в целом. Выяснение правильности приведенных предположений — задача настоящего исследования.

Материал и методика

Работа проводилась на Пухтуской орнитологической станции Института зоологии и ботаники Академии наук Эстонской ССР с 1968 по 1971 г. Объектами исследования служили черные стрижи (*Apus a. apus L.*) — 6 взрослых и 43 птенца разного возраста (табл. 1).

Скорость формирования у птенцов нормотермии определялась по устойчивости температуры их тела и степени развития химической терморегуляции (на основе потребления кислорода, способности к реактивной теплопродукции и наличия теплообразовательных процессов в грудной мускулатуре в виде терморегуляторного тонуса). Максимальная реактивная теплопродукция выражается метаболическим коэффициентом (МК) (МК — максимальный метаболизм при охлаждении : базальный метаболизм).

Таблица 1

Возраст птенцов, сут	Число особей	Возраст птенцов, сут	Число особей
1	1	13	1
3	1	14	2
5	1	15	8
6	3	16	3
7	7	18	1
9	1	20	3
10	4	29	2
11	1	30	1
12	2	32	1

Опыты проведены при различной температурной нагрузке — от 35 до 15 °С с интервалами в 5°. Продолжительность экспозиции птенцов с неразвитой терморегуляцией при каждой температуре зависела от времени достижения постоянного уровня температуры их тела, а птенцов с хорошо развитой терморегуляцией и взрослых птиц — не менее 60 мин. После каждой экспозиции при температуре среды 25° и ниже подопытных птиц держали в термонеutralной зоне до установления у них нормальной температуры тела (38—39°) и кормили свежим мясом.

Реакция гипотермии устанавливалась регистрацией суточного ритма колебаний температуры тела и потребления кислорода при длительном голодании. В ряде опытов были зарегистрированы и изменения биоэлектрической активности грудной мускулатуры, частоты дыхания и пульса. Опыты поставлены в четырех вариантах.

1. Голодание птенцов при температуре среды 18—20°. Предполагалось, что такие условия являются термонеutralными при поддержании температуры тела около 20° в состоянии гипотермии (предполагаемая установочная температура тела).

2. Голодание птенцов при температуре среды выше 20°. В этих условиях еще недостаточно развитые теплообразовательные процессы незрелых организмов могут обеспечить определенное постоянство температуры тела.

3. Голодание птенцов при температуре среды ниже 20°. При этом требуется добавочная энергия для поддержания температуры тела 20° в состоянии гипотермии.

4. Голодание птенцов при температуре среды 20°. При проявлении реакции гипотермии изменяется температурная нагрузка в пределах 25—15° среды.

Первые два варианта позволяют установить наличие управляемой гипотермии, а остальные отражают наличие второго режима регулирования температуры тела.

В период экспериментов птенцов кормили один-два раза в сутки, а после опытов их возвращали в гнездо.

Измерения потребления кислорода, биоэлектрической активности мышц и частоты пульса проводились по ранее изложенной методике (Кескпайк, и др., 1967; Кескпайк, Люлеева, 1968). Температура тела измерялась термопарой, вводимой в желудок: запись температуры осуществлялась автоматически при помощи потенциометра ЭПП-09. Непрерывная регистрация частоты дыхания производилась фотоэлектрическим преобразователем и записывалась шлейфным осциллографом Н-107.

Результаты исследований

Нормотермия

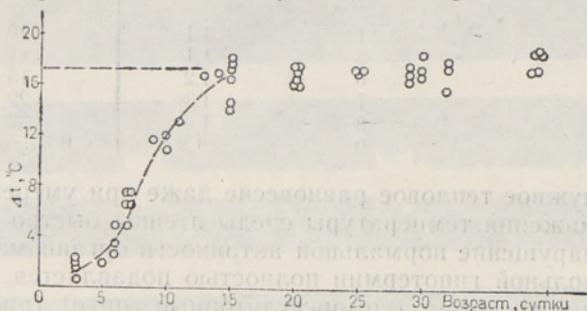
Формирование нормотермии в онтогенезе. Степень постоянства температуры тела у незреловылупляющихся птиц зависит главным образом от формирования той части контура регулирования температуры тела, которая обеспечивает активное изменение теплообразования в организме (Кескпайк, Давыдов, 1967). В настоящем исследовании основное внимание сосредоточивается на изучении формирования механизмов химиче-

ской терморегуляции, в частности на определении развития максимальной теплопродукции и теплообразовательных процессов в грудной мускулатуре.

Ход формирования нормотермии у стрижей изображен на рис. 1. Хотя в раннем онтогенезе температура тела птенцов в значительной степени определяется температурой среды, ошибочно думать, что стрижи чисто

Рис. 1. Градиент между температурой тела и среды у птенцов стрижей различного возраста после 60-минутной экспозиции при температуре среды 20°C.

Fig. 1. Temperature gradient ($\Delta t = T_b - T_a$) as a function of age of the swifts' nestlings.



пойкилотермные. У односуточных птенцов обнаруживаются признаки химической терморегуляции — реактивное повышение обмена с интенсификацией биоэлектрической активности в грудной мускулатуре (рис. 2, табл. 2). До пяти-шестисуточного возраста терморегуляторные процессы в организме настолько слабы (МК до 1,2), что не могут обеспечить

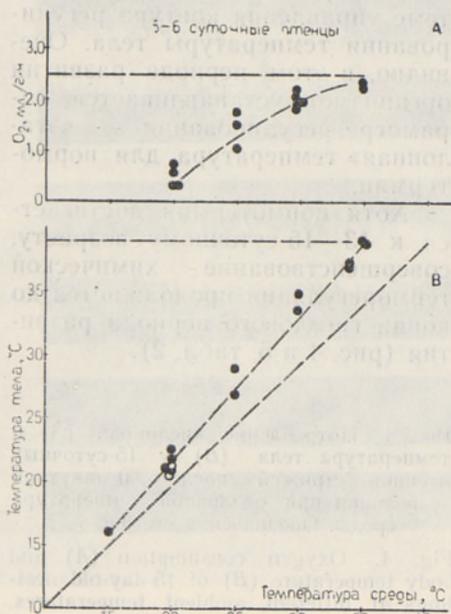


Рис. 3. Потребление кислорода (A) и температура тела (B) у 5—6- и 9—11-суточных птенцов стрижей при различной температуре среды. ● — при нормальном режиме питания, ○ — при голодании (гипотермическое состояние).

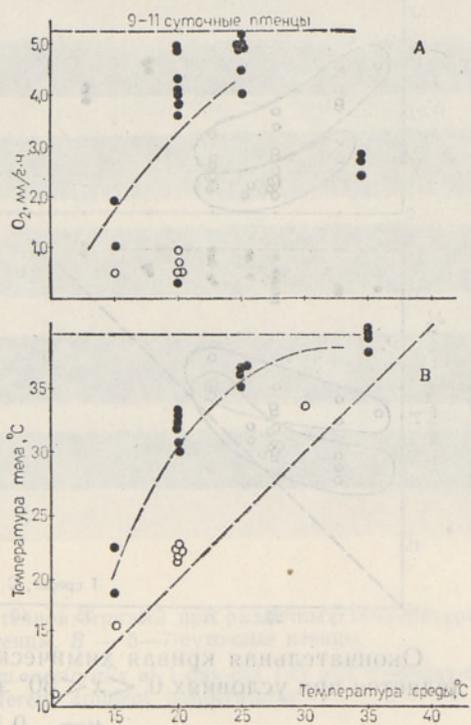


Fig. 3. Oxygen consumption (A) and body temperature (B) of 5—6-day-old and 9—11-day-old nestlings at different ambient temperatures. ● — non-torpid nestlings (with food in excess), ○ — torpid nestlings (the second day of starvation).

Таблица 2

Изменения метаболического коэффициента (МК) у птенцов стрижей в онтогенезе

Возраст птенцов, сут	МК	Возраст птенцов, сут	МК
0—1	1,1	10	2,0
5	1,1	11	2,0
6	1,2	15	2,4
7	1,3	29	2,6
8	1,6	32	3,6
9	1,9	Взрослые	4,1

нужное тепловое равновесие даже при умеренном охлаждении. При понижении температуры среды птенцы быстро охлаждаются, происходит нарушение нормальной активности организма. С наступлением непроизвольной гипотермии полностью подавляется реактивное теплообразование (исчезает терморегуляторный тонус) (рис. 2 и 3).

Быстрому увеличению способности к химической терморегуляции с 6—7-х суток соответствует более совершенная регуляция температуры тела (рис. 3). Связано это с повышением метаболического коэффициента

до 2, что является результатом не только роста массы теплопродуцирующей ткани, но и результатом «качественного скачка» в системе управления контура регулирования температуры тела. Очевидно, в этом периоде развития организмов устанавливается параметр регулирования — «эталонная» температура для нормотермии.

Хотя нормотермия достигается к 13—15-суточному возрасту, совершенствование химической терморегуляции продолжается до конца гнездового периода развития (рис. 4 и 5, табл. 2).

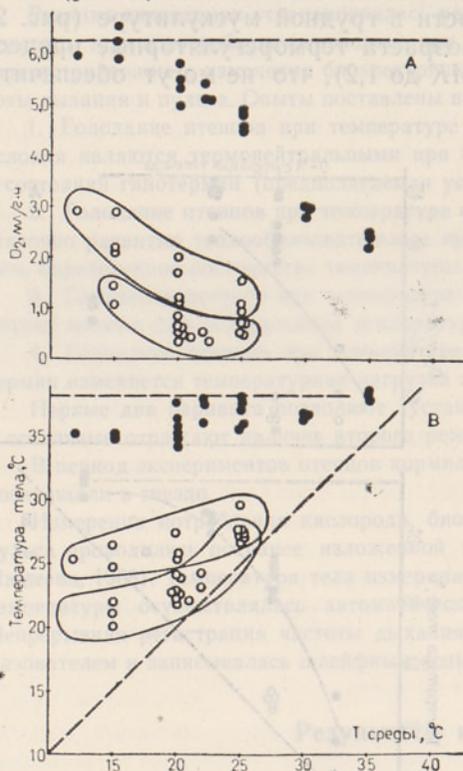


Рис. 4. Потребление кислорода (A) и температура тела (B) у 15-суточных птенцов стрижей после 60-минутной экспозиции при различной температуре среды. Обозначения см. рис. 3.

Fig. 4. Oxygen consumption (A) and body temperature (B) of 15-day-old nestlings at different ambient temperatures. See Fig. 3.

Окончательная кривая химической терморегуляции у взрослых определяется при условиях $0^{\circ} < x < 30^{\circ}$ закономерностью:

$$y = -0,18x + 7,21,$$

где x — температура среды, y — мл $O_2/g \cdot ч$.

Величина стандартного метаболизма (SMR) — $1,75 \pm 0,18$ мл $O_2/g \cdot ч$, или $0,617$ ккал/ч.

A

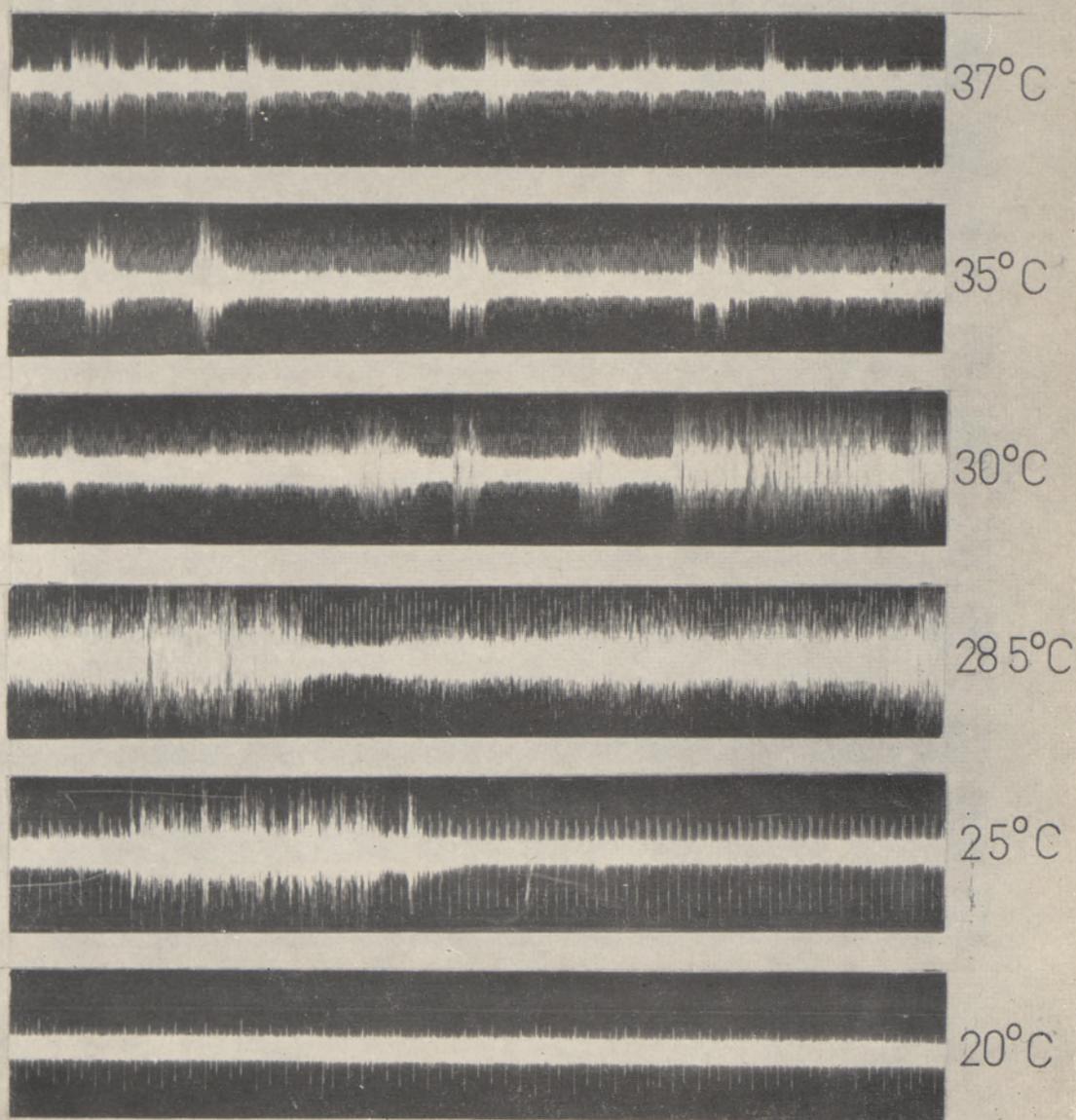
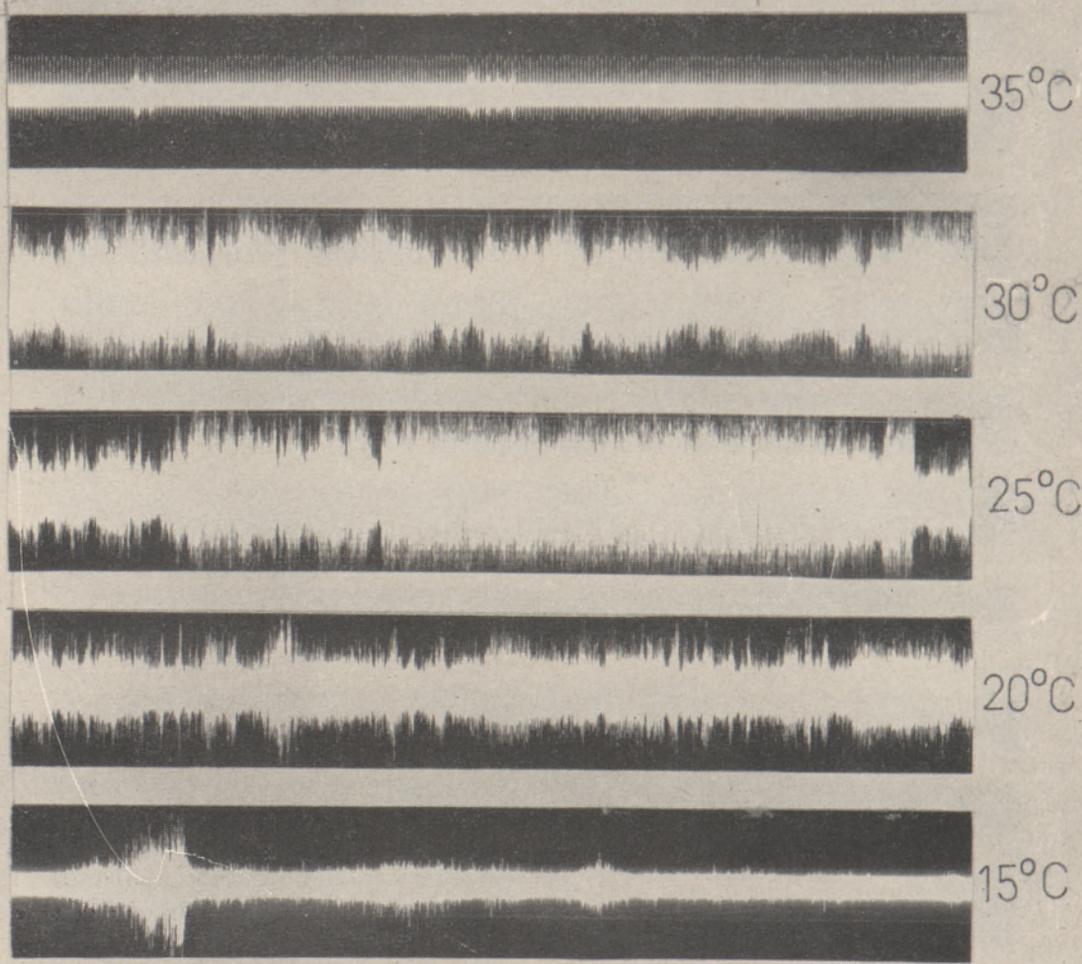


Рис. 2. Терморегуляторный тонус у птенцов стрижей при различных температурах среды. А — суточные птенцы, В — 5—7-суточные птенцы.

Fig. 2. Shivering electrical activity in *m. pectoralis* of 1-day-old (A) and 5—7-day-old (B) nestlings at different ambient temperatures.

B



10 сек

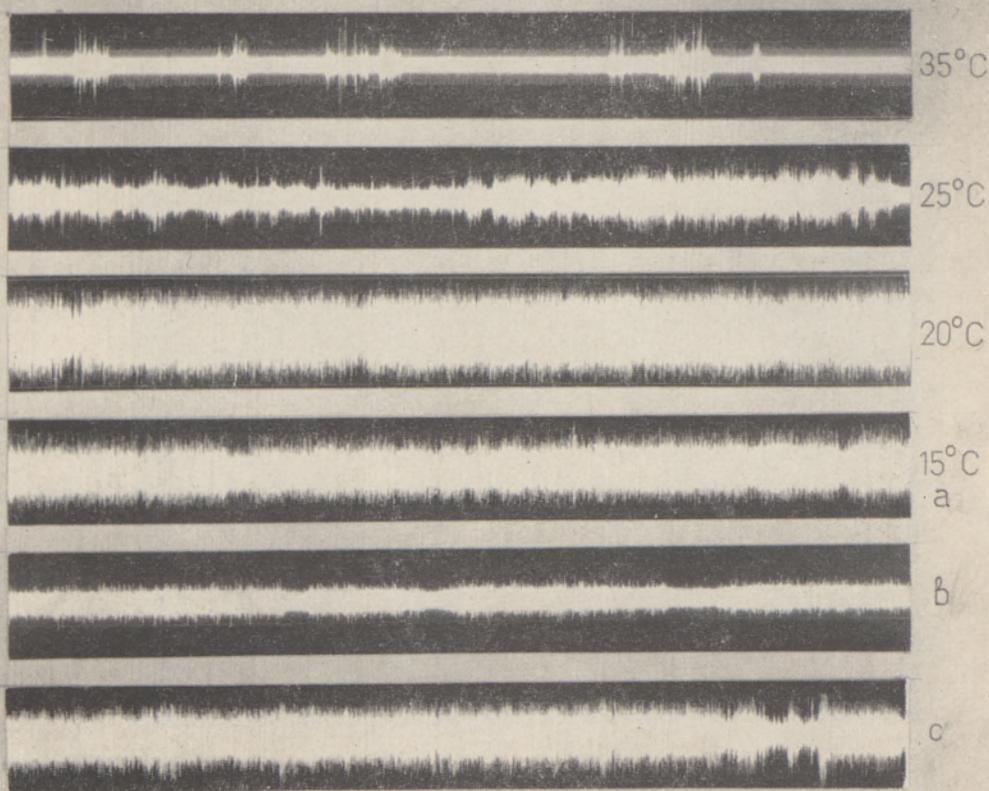


Рис. 5. Терморегуляторный тонус у 15-суточного стрижа при различной температуре среды. *a, c* — вечером и утром в состоянии нормотермии, *b* — в гипотермии, ночью.

Fig. 5. Shivering electrical activity in *m. pectoralis* of 15-day-old nestlings at different ambient temperatures. *a* — before entry into torpor, *b* — torpid nestlings, *c* — during arousal. Ambient temperature 15°.

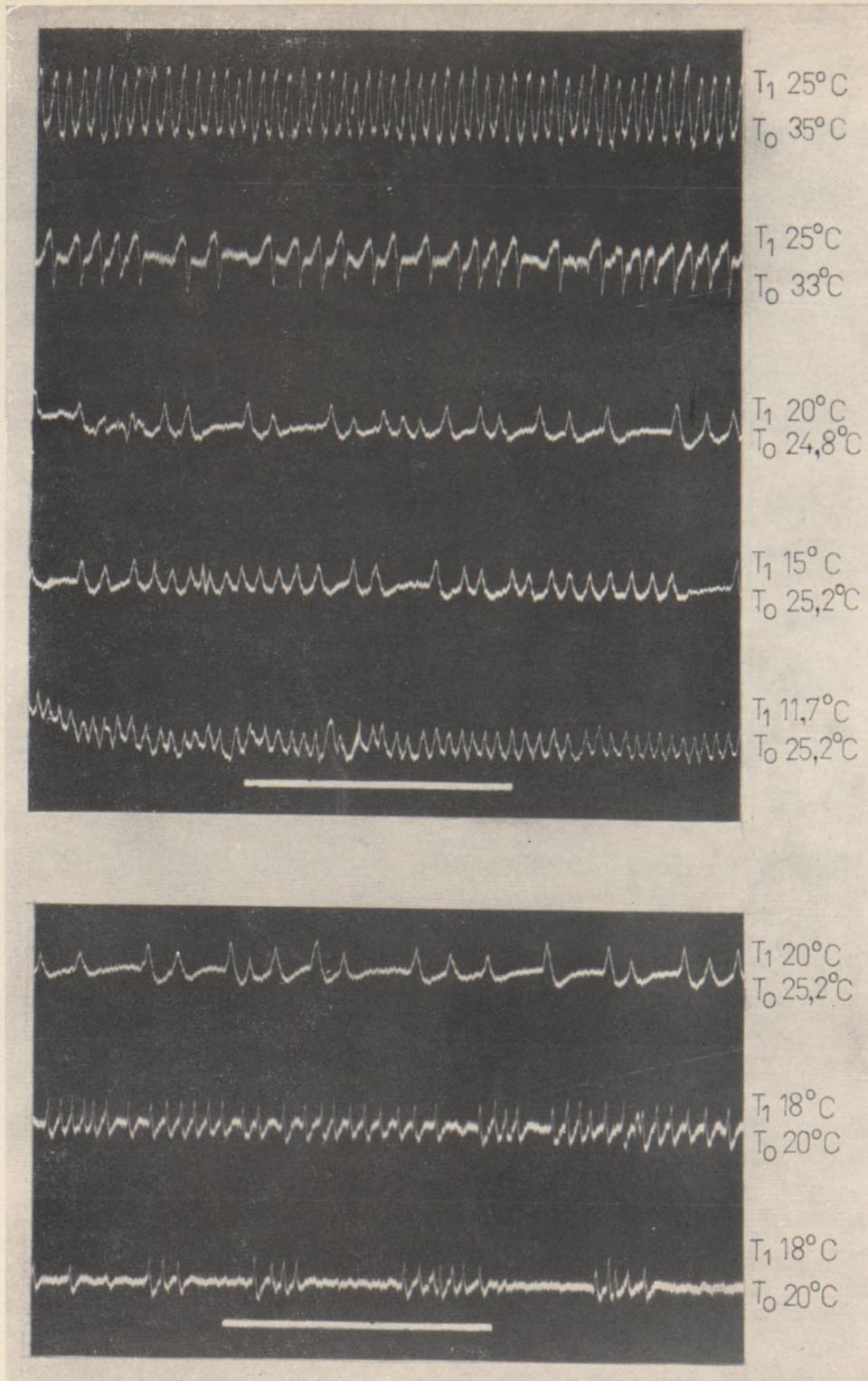


Рис. 7. Частота дыхания у 15-суточных стрижей при поддержании различных «эталонных» температур тела в состоянии управляемой гипотермии. T_1 — температура среды, T_0 — температура тела. Линия отметки времени 1 мин.

Fig. 7. Breathing rate of 15-day-old torpid nestlings at different ambient temperatures. T_1 — ambient temperature; T_0 — regulated body temperature level. Time marks 1 minute.

Управляемая гипотермия

Сроки формирования управляемой гипотермии в онтогенезе. До 5—6-суточного возраста* у птенцов стрижей наблюдается только вынужденная гипотермия — результат несовершенства механизмов терморегуляции (рис. 6). Первые признаки управления гипотермией обнаружива-

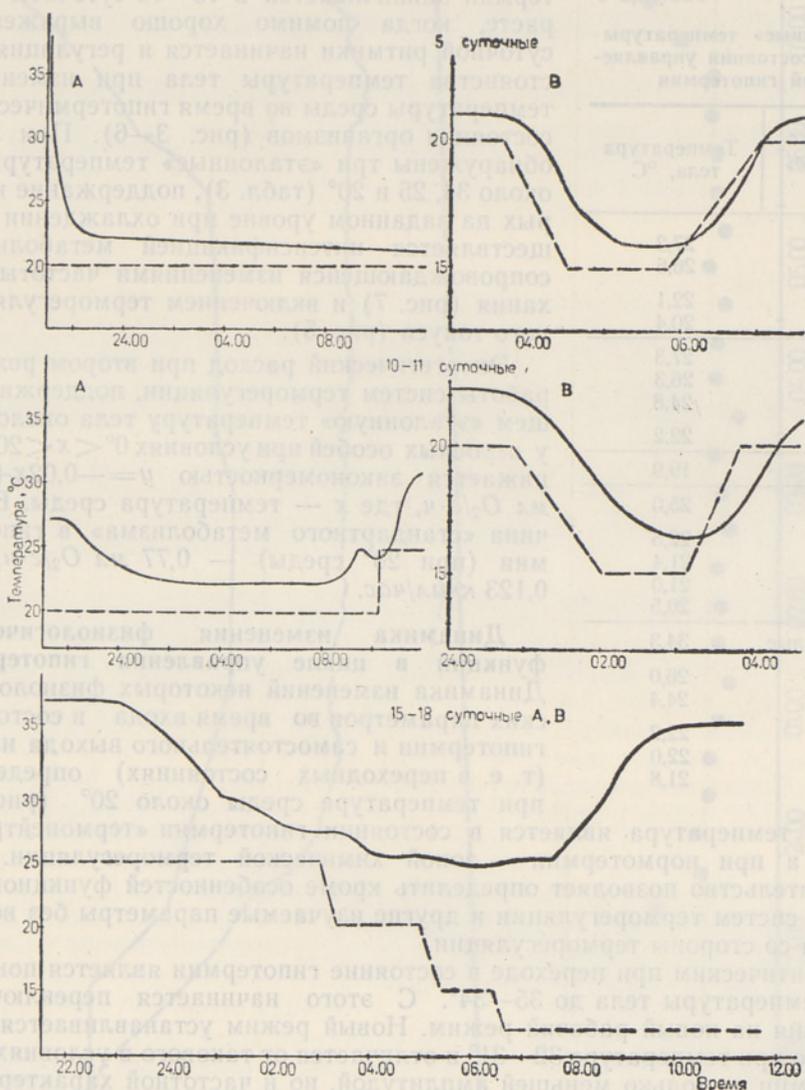


Рис. 6. Различные этапы в формировании реакции управляемой гипотермии (A) и температурной регуляции в состоянии гипотермии (B) у птенцов стрижей в онтогенезе. — температура тела, --- температура среды.

Fig. 6. Ontogenic development of torpid cycle (A), formation of body temperature regulation in torpidity (B) in nestlings of swifts. Numbers indicate age of nestlings; — body temperature; - - - ambient temperature.

* За возраст птенцов при голодании принимается возраст в начале экспериментов, так как рост и развитие их при этом затормаживаются.

ются с 7—8-суточного возраста. Птенцы произвольно впадают вечером в состояние гипотермии и пытаются утром самостоятельно выйти из него (рис. 6). Успешность выхода зависит от способности к реактивной теплопродукции развивающегося организма (см. МК в табл. 2). Только начиная с 12—13-суточного возраста птенцы стрижей способны к самостоятельному выходу из гипотермии и при температурах среды ниже 20°.

Таблица 3

«Эталонные» температуры тела в состоянии управляемой гипотермии

Возраст птенцов, сут	Температура тела, °С
15	27,2
	26,6
	22,1
	20,4
16	27,3
	26,3
	24,8
	22,2
18	19,9
	20
20	25,0
	22,5
	21,4
	21,0
	20,5
Взрослые	34,3
	26,0
	24,4
	22,2
	22,0
	21,8

Формирование реакции управляемой гипотермии заканчивается в 13—15-суточном возрасте, когда помимо хорошо выраженной суточной ритмики начинается и регуляция постоянства температуры тела при изменении температуры среды во время гипотермического состояния организмов (рис. 3—6). При этом обнаружены три «эталонные» температуры — около 34, 25 и 20° (табл. 3), поддержание которых на заданном уровне при охлаждении осуществляется интенсификацией метаболизма, сопровождающейся изменениями частоты дыхания (рис. 7) и включением терморегуляторного тонуса (рис. 5).

Энергетический расход при втором режиме работы систем терморегуляции, поддерживающей «эталонную» температуру тела около 20°, у взрослых особей при условиях $0^\circ < x < 20^\circ$ выражается закономерностью $y = -0,02x + 1,21$ мл $O_2/g \cdot ч$, где x — температура среды. Величина «стандартного метаболизма» в гипотермии (при 20° среды) — 0,77 мл $O_2/g \cdot ч$, или 0,123 ккал/час.

Динамика изменения физиологических функций в цикле управления гипотермии. Динамика изменений некоторых физиологических параметров во время входа в состояние гипотермии и самостоятельного выхода из нее (т. е. в переходных состояниях) определена при температуре среды около 20° (рис. 8).

Такая температура является в состоянии гипотермии «термонейтральной», а при нормотермии — зоной химической терморегуляции. Это обстоятельство позволяет определить кроме особенностей функционирования систем терморегуляции и другие изучаемые параметры без возмущения со стороны терморегуляции.

Критическим при переходе в состояние гипотермии является понижение температуры тела до 35—34°. С этого начинается переключение дыхания на новый рабочий режим. Новый режим устанавливается полностью при температуре 32—31° и отличается от такового в условиях нормотермии не только меньшей амплитудой, но и частотной характеристикой — между сериями дыхательных движений существуют паузы до 20—30 сек. (рис. 7).

Реактивные теплообразовательные процессы (мышечный тонус) в грудной мускулатуре прекращаются полностью при понижении температуры тела до 32—30° (рис. 9). Это совпадает со временем перехода на новый дыхательный режим.

Изменения в частоте пульса плавные и, по-видимому, как и динамика в потреблении кислорода, определяются тепловой инерцией охлаждающегося организма (рис. 8).

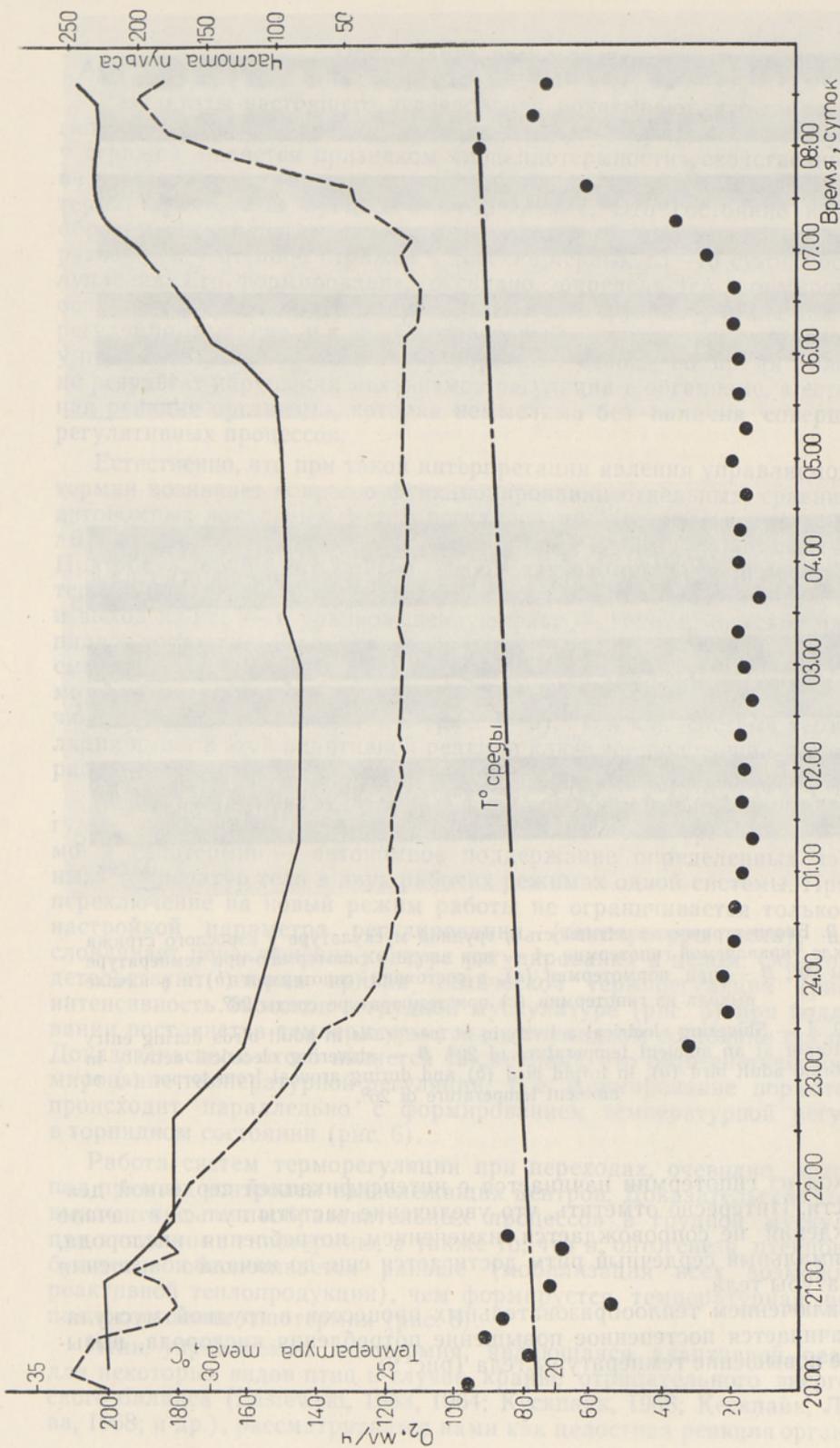


Рис. 8. Динамика изменения метаболизма (●), температуры тела (---) и частоты пульса (—) у 18-суточного стрижа в цикле управляемой гипотермии.

Fig. 8. Oxygen consumption (●), body temperature (---) and heart rate (—) during the torpor cycle in the 18-day-old nestling at an ambient temperature 21—23° (---).

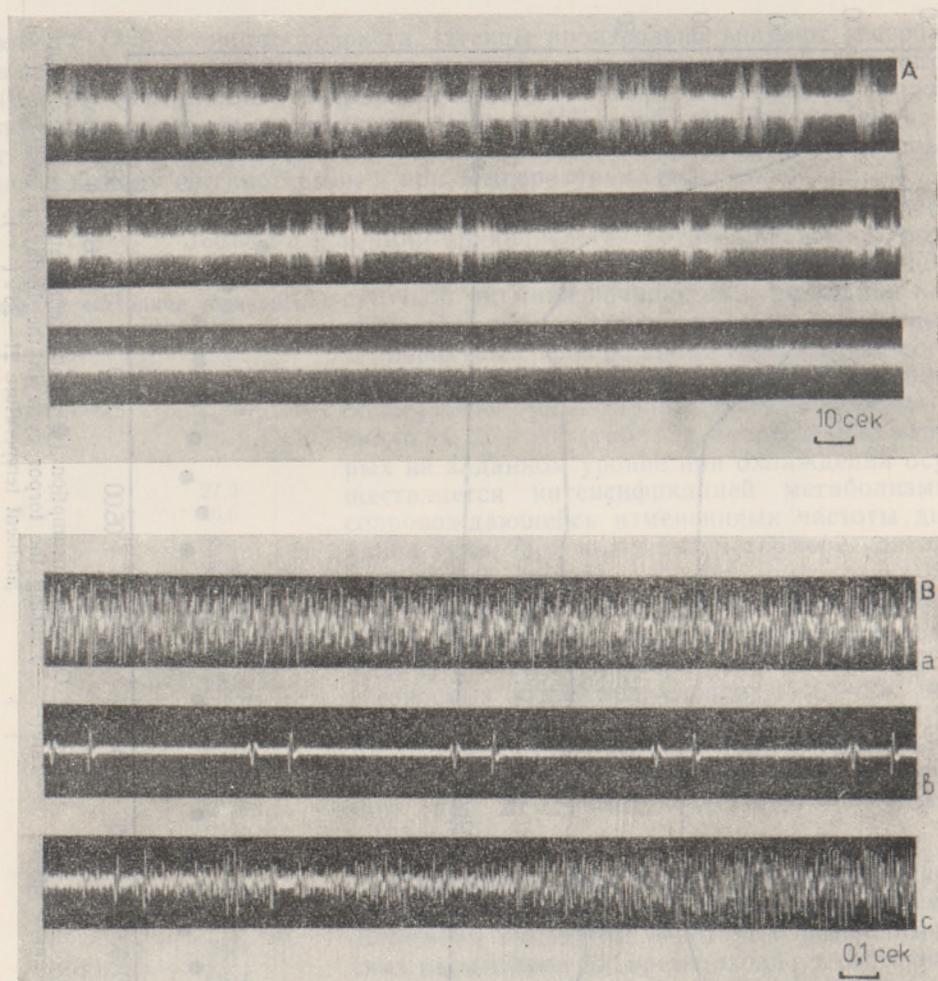


Рис. 9. Биоэлектрическая активность в грудной мускулатуре у взрослого стрижа в цикле управляемой гипотермии. А — при входе в гипотермию при температуре среды 20°; В — при нормотермии (а), в состоянии гипотермии (б) и в начале выхода из гипотермии (с) при температуре среды 26°.

Fig. 9. A — Shivering electrical activity in *m. pectoralis* in adult birds during entry into torpor at an ambient temperature of 20°. B — shivering electrical activity in non-torpid adult bird (a), in torpid bird (b) and during arousal from torpor (c) at ambient temperature of 26°.

Выход из гипотермии начинается с интенсификацией сердечной деятельности. Интересно отметить, что увеличение частоты пульса в начале пробуждения не сопровождается изменением потребления кислорода, а максимальный сердечный ритм достигается еще до начала повышения температуры тела.

С включением теплообразовательных процессов в грудной мускулатуре начинается постепенное повышение потребления кислорода, вызывающее повышение температуры тела (рис. 9).

Обсуждение результатов

Результаты настоящего исследования показывают, что вынужденная гипотермия, которая обнаруживается в первые сутки после вылупления у стрижей, является признаком «пойкилотермности», свойственной группе незреловылупляющихся птиц вообще, как результат несовершенства терморегуляторных процессов в организме. Это состояние коренным образом отличается от гипотермического состояния организма, формирующегося у птенцов стрижей в течение первых 13—15 суток после вылупления. Его формирование, очевидно, определяется формированием основных жизненно важных физиологических функций, таких как терморегуляция, дыхание и т. д. Следовательно, гипотермическое состояние у птенцов стрижей, а также и у взрослых особей во время голодания не результат нарушения механизмов регуляции в организме, а естественная реакция организма, которая немыслима без наличия совершенных регулятивных процессов.

Естественно, что при такой интерпретации явления управляемой гипотермии возникает вопрос о функционировании отдельных, сравнительно автономных локальных систем регулирования (система терморегуляции, дыхательная и сердечно-сосудистая система и т. д.), как частей целого. При обсуждении этого вопроса необходимо в цикле управляемой гипотермии выделить две переходные фазы — вход в состояние гипотермии и выход из нее — и уравновешенную фазу — гипотермическое или торпидное состояние. В различных фазах изменяется взаимодействие изучаемых нами дыхательной, сердечно-сосудистой (по частоте пульса) и терморегуляторной систем, а также обнаруживаются качественные различия в пределах одной системы (рис. 7—9). Так как система терморегуляции имеет в этой адаптивной реакции ключевое положение, достаточно рассмотреть подробнее только ее функционирование.

По настоящим исследованиям функционирование системы терморегуляции в двух термически стационарных состояниях организма — в нормо- и гипотермии — автономное поддержание определенных «эталонных» температур тела в двух рабочих режимах одной системы. При этом переключение на новый режим работы не ограничивается только перенастройкой параметра регулирования (температуры тела), а обуславливает переключение контура регулирования в целом. Об этом свидетельствуют вторая кривая химической терморегуляции (рис. 4) и интенсивность биотоков в грудной мускулатуре (рис. 5) при поддержании постоянства температуры тела в торпидном состоянии организма. Доказательством этого является также факт, что онтогенетическое формирование температурной регуляции, т. е. формирование нормотермии, происходит параллельно с формированием температурной регуляции в торпидном состоянии (рис. 6).

Работа систем терморегуляции при переходах, очевидно, находится под прямым контролем вышележащих центров. Доказательство этому — выключение теплообразовательных процессов в грудной мускулатуре при впадении в гипотермию, а также то, что в онтогенезе птенцов пробуждение обеспечивается раньше (мобилизация всех возможностей реактивной теплопродукции), чем формируется температурная регуляция в состоянии гипотермии (рис. 6).

Итак, управляемая гипотермия, являющаяся адаптивной реакцией для некоторых видов птиц в случае крайне отрицательного энергетического баланса (Lasiewski, 1963, 1964; Кескпайк, 1968; Кескпайк, Люлеева, 1968; и др.), рассматривается нами как целостная реакция организма,

как согласованная перенастройка совокупности физиологических функций на новое уравновешенное состояние. Это уравновешенное состояние является гомеостатическим, т. е. оно сохраняется при изменении условий окружающей среды.

ЛИТЕРАТУРА

- Кескпайк Ю., 1968. Нерегулярная гипотермия у мелких птиц. Сб. студ. научных работ П. Гаргу : 43—49.
- Кескпайк Ю., Давыдов А., 1967. Формирование химической терморегуляции в онтогенезе у незреловывупляющихся птиц. В сб.: Физиология птиц. Таллин : 139—146.
- Кескпайк Ю., Давыдов А., Лайдна А., 1967. Произвольная и непроизвольная мышечная активность и ее роль в терморегуляции у птенцов певчего и черного дроздов. В сб.: Физиолого-генетические исследования адаптаций у животных. Л. : 156—170.
- Кескпайк Ю., Люлеева Д., 1968. Регулируемая гипотермия у птиц семейства ласточек. Сообщ. Прибалт. комиссии по изуч. мигр. птиц, вып. 5 : 122—142.
- Шилов И., 1966. Естественная обратимая гипотермия у птиц. Вестн. МГУ 6 (1) : 22—31.
- Bartholomew G., Howell T., Cade T., 1957. Torpidity in the white-throated swift, Anna hummingbird, and poor-will. Condor 59 (3) : 145—155.
- Koskimies J., 1948. On temperature regulation and metabolism in the swift, *Micropus a. apus* (L.) during fasting. Experientia 4 : 274—276.
- Koskimies J., 1950. The life of the swift, *Micropus apus* (L.), in relation to the weather. Ann. Acad. Sci. Fenn. Biol. 4 (15) : 101—135.
- Koskimies J., 1961. Fakultative Kältelethargie beim Mauersegler (*Apus apus*) im Spätherbst. Vogelwarte 21 (2) : 161—166.
- Lasiewski R., 1963. Oxygen consumption of torpid, resting, active, and flying hummingbirds. Physiol. Zool. 36 (2) : 122—140.
- Lasiewski R., 1964. Body temperatures, heart and breathing rate, and evaporative water loss in hummingbirds. Physiol. Zool. 37 (2) : 212—223.
- Ramsey J., 1970. Temperature changes in chimney swifts (*Chaetura pelagica*) at lowered environmental temperatures. Condor 72 (2) : 225—229.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
9/XI 1972

JURI KESKPAIK

TARDUMUSUNI JA SELLE ONTOGENEETILINE VÄLJAKUJUNEMINE
PIIRIPÄÄSUKESTEL (*APUS A. APUS L.*)

Resümee

Sedastatakse, et tardumusuni kui organismi terviklik kaitsereaktsioon seisneb füsioloogiliste funktsioonide kooskõlastatud ümberlülitumises uuele režiimile ning kujuneb välja järk-järgult, tema kulg aga sõltub organismi tähtsamate füsioloogiliste funktsioonide (soojusregulatsiooni süsteem jne.) ontogeneetilisel arengust. Detailsemalt käsitletakse organismi soojusregulatsiooni süsteemi kahte töörežiimi.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Zooloogia ja Botaanika Instituut

Toimetusse saabunud
9. XI 1972

JURI KESKPAIK

ONTOGENETIC DEVELOPMENT OF TORPID CYCLE IN THE EUROPEAN SWIFTS (*APUS A. APUS* L.)

Summary

The experiments upon which this paper is based were performed in the summers of 1968—1971 at the Puhtu Bird Station. The main experimental procedures consist in the determinations of O_2 consumption, body temperature (in the stomach), breathing and heart rate and bioelectrical activity in the pectoral muscle in the European Swifts nestlings. The experiments were carried out in two conditions — in normal conditions (with food excess) and in the condition of starvation.

In the present study an attempt is made to interpret the capacity of short-term torpidity in Swifts as an adaptative reaction in the period of unfavourable feeding conditions. This adaptative phenomenon is an over-all reaction of the organisms with attainment of a new equilibrium level of integration of the physiological functions. That is a new level of physiological homeostasis in Swifts. It is significant to separate the state of torpidity (as an adaptative phenomenon with new energetic level) from the function of various organ-systems in this state as local regulation systems (thermoregulatory, cardiovascular, pulmonary, etc. systems).

The local regulatory systems function in two working-regimes — in the state of dormancy and in a normothermic state. In Swifts, for instance, there is no switch-off of the thermoregulatory system during entry into torpor, but only a switch-over to the second regime of the function with a new regulated body-temperature level (Table 2.; Figs 4, 5, 6; see also breathing rate in torpidity Fig. 7).

The capacity of torpidity is developed gradually during the early stage of postnatal life in nestlings of the Swifts (Figs 3, 4, 6). In 13—15-day-old nestlings the torpid cycle is completely formed — they themselves enter into the stage of torpor, regulate their body temperature level in the state of dormancy and can arouse themselves from the torpor (Figs 4, 6—8).

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

Received
Nov. 9, 1972