

<https://doi.org/10.3176/biol.1970.3.01>

Ю. КЕСКПАЙК, Н. ИВАНОВА, ТИЙУ КЕСКПАЙК, А. КАЛЛИС

О СТРУКТУРЕ СТЕРЕОТИПА ПОВЕДЕНИЯ В СЕМЕЙНОЙ ГРУППЕ И ПРИЧИНЫ ЕГО ИЗМЕНЕНИЯ У *CHARADRIUS H. HIATICULA* L.

В 1935 г. К. Лоренц (Lorenz, 1935) выдвинул концепцию «Кумрап», чтобы охарактеризовать закономерности врожденных форм реагирования при взаимоотношениях двух или более особей в строго определенных ситуациях. По его мнению, Кумрап-реакция является одной из низших форм общественности в животном мире. Всего К. Лоренц выделяет пять таких форм: по отношению к родителям, потомству, сверстникам, половому партнеру и стае (Lorenz, 1935). Его концепция представляет собой первую попытку выявить врожденные (инстинктивные) формы так наз. стадного поведения, важность изучения закономерностей которого и в настоящее время не вызывает сомнений (Слоним, 1965, 1967; Хаскин, 1965 и др.).

Особый интерес представляет исследование «стадных» отношений между индивидами семейной группы: отношение птенцов к родителям, родителей к птенцам, взаимоотношения между птенцами, так как они наилучшим образом отражают особенности адаптивной деятельности организмов, направленной на сохранение вида. Взаимоотношения внутри группы и между выводком и самкой (самцом) в большинстве случаев основываются на кормовых, терморегуляторных и оборонительных связях. Групповые связи носят временный характер, а в дальнейшем они сменяются более сложными формами «стадного» поведения — стайными.

Так как основой видовых различий в групповых реакциях и их изменений в онтогенезе являются отношения индивидумов к окружающей среде, то при изучении поведения необходимо учитывать в первую очередь состояние (зрелость) функциональных систем, обеспечивающих самостоятельность кормления и поддержания нормотермии.

Исходя из вышесказанного, было проведено и настоящее исследование.

Материал и методика

Работа выполнена на Пухтуской орнитологической станции Института зоологии и ботаники Академии наук Эстонской ССР летом 1968 г. Объектами исследования служили 0-, 1-, 2-, 3-, 5—6-, 9—10- и 20-суточные птенцы галстучников (*Charadrius h. hiaticula* L.).

Работа состояла из двух частей — изучение механизмов терморегуляции и этологические наблюдения.

Изучение механизмов терморегуляции заключалось в определении способности птенцов к химической терморегуляции (методику см. Кеск-

пайк, 1967), скорости охлаждения организмов и в определении теплоизоляционных свойств покровов. Всего было исследовано 12 птенцов.

Этологические наблюдения проводились за тремя выводками из переносных палаток, которые находились на расстоянии не более 10 м от птенцов. Так как до вылупления птенцов взрослые птицы уже привыкли к палаткам, то во время наблюдений они реагировали на них как на индифферентный раздражитель. Наблюдения велись с 7 ч утра до 22 ч. Общее количество наблюдательных часов 102.

Одновременно с этологическими наблюдениями регистрировались микроклимат (температура на поверхности земли, на высоте 3 см и 1 м) и интенсивность солнечной радиации.

Результаты исследования и их обсуждение

Формирование холодоустойчивости у птенцов в онтогенезе. Прежде чем приступить к анализу причинно-следственных связей в семейной группе, необходимо остановиться на формировании холодоустойчивости птенцов при различных температурах среды, свойственных нашим широтам в период размножения галстучников (табл. 1).

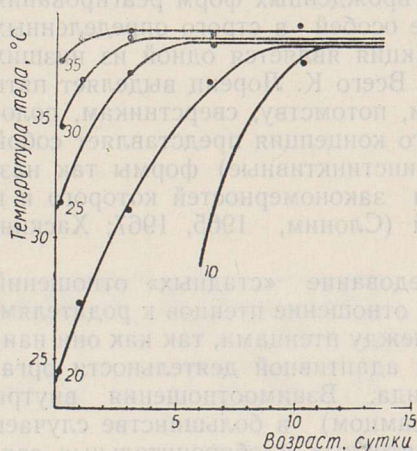


Таблица 1
Суточная температура воздуха
в районе наблюдения, °С

Месяц	Средняя	Максимальная	Минимальная
Июнь	15,9	25,4	8,3
Июль	15,7	26,9	6,8

Рис. 1. Формирование нормотермии у птенцов галстучника в онтогенезе в зависимости от температурных условий среды. Время экспозиции при каждой температуре 60 мин.

Холодоустойчивость птенцов исследовалась путем: а) выяснения сроков самостоятельного существования птенцов при предельных температурах в природных условиях в весенне-летний сезон (рис. 1—2); б) изучения динамики охлаждения, показывающее возможность птенцов к самостоятельной пищедобывательной деятельности (рис. 3); в) определения нижней критической точки и величины вершинного метаболизма у птенцов разного возраста (табл. 2).

Полученные данные показывают (табл. 2), что хотя птенцы сразу же после вылупления способны к значительной теплопродукции (метаболический коэффициент (МК) около 2), они в состоянии поддерживать нормотермию только после 10-суточного возраста. Такой неуравновешенный тепловой баланс при значительном МК связан в основном с неблагоприятным соотношением массы и поверхности тела, с одной стороны, и слабыми теплоизоляционными свойствами покрова, с другой (теплоотдача через покров у 0- и 1-суточных птенцов составляет 0,748—0,771 и 0,782—0,804 мкал/см² · сек · град на спине и в нижней части тела соответственно).

Нет сомнения, что до 10-суточного возраста существующий тепловой долг компенсируется за счет поведения птиц-родителей (инстинкт обогревания) и терморегуляторного поведения самих птенцов. Особенно важна синхронизация действий двух организмов по отношению друг к другу в ранней постэмбриональной жизни птенцов для предотвращения переохлаждения, наступающего при умеренных температурах среды уже после 6—10-минутного охлаждения.

Таблица 2

Характеристика метаболизма у птенцов галстучников

Возраст, сут	Стандартный обмен O_2 , мл/г/ч	Стандартный обмен, ккал/24 ч		RHP, %	МК	СТ, °C
		Эмпирический	Теоретический			
0	1,52	1,3416	2,3427	52,0	2,06	34
1	2,20	2,000	2,0454	97,6	—	32
3	2,27	2,7636	2,9636	94,5	2,00	32
6	2,22	3,6322	3,6684	98,5	2,50	31
10	—	—	—	—	3,00	27,5
20	2,02	7,1628	7,0658	101,0	3,00	23

Примечание. RHP — относительная теплопродукция; СТ — нижняя критическая точка термонейтральной зоны.

Китран-реакция по отношению к выводу. Забота о потомстве у животных составляет единую функциональную систему, изменение структурных взаимоотношений которой под влиянием гормональной регуляции и афферентной стимуляции приводит организмы в различные доминантные состояния — половое поведение, яйцекладка, насиживание и т. д. (понятия «функциональная система» и «доминантное состояние» по Анохину, 1958).

Наиболее сложна в этой цепи Китран-реакция по отношению к потомству. В основе этих отношений, несомненно, лежат кормовые, терморегуляторные и оборонительные связи.

Кормовые связи в «семейной» группе галстучников слабы, так как кормовая деятельность птиц-родителей связана с удовлетворением собственных потребностей и обычно происходит в отдаленных от птенцов районах. По данным литературы (Nice, 1962) и наших исследований, у птенцов не было обнаружено подражательной деятельности.

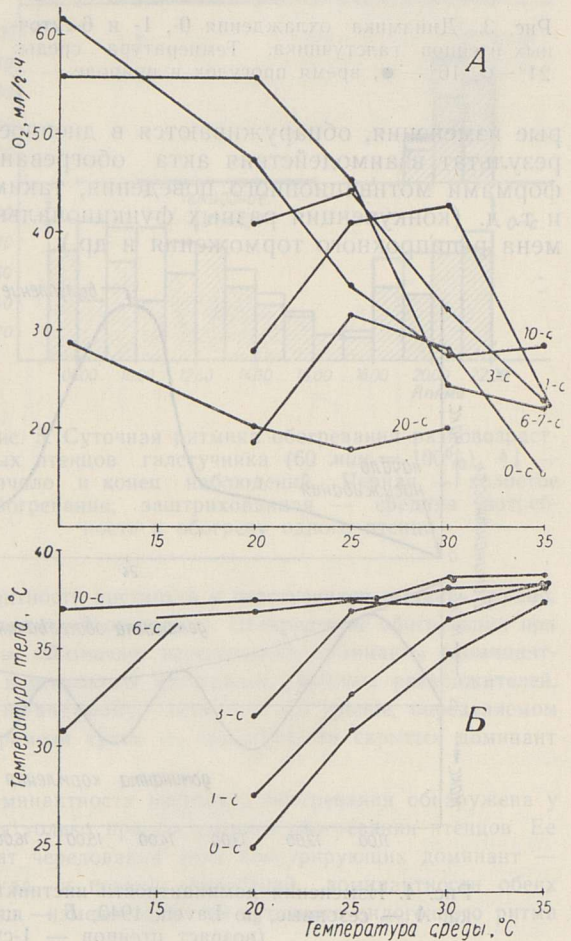


Рис. 2. Изменения в потреблении кислорода (А) и температуре тела (Б) в зависимости от возраста при различной температурной нагрузке.

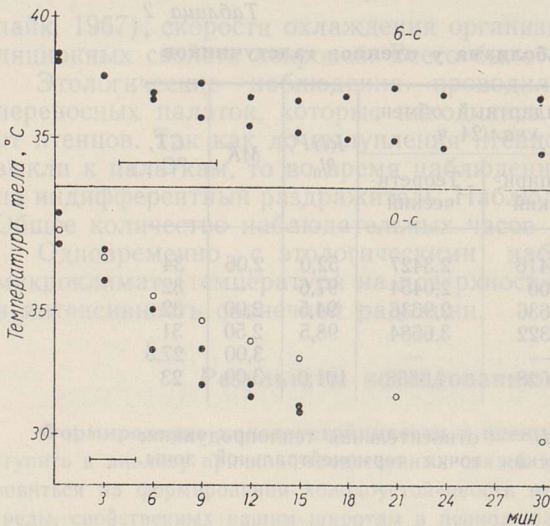


Рис. 3. Динамика охлаждения 0-, 1- и 6-суточных птенцов галстучника. Температура среды: 24°—○, 16°—●, время прогулок в природе —

рые изменения, обнаруживаются в дневное время и представляют собой результат взаимодействия акта обогревания с качественно другими формами мотивационного поведения, такими как собственная кормежка и т. д. (конкуренция разных функциональных систем по правилу феномена реципрокного торможения и др.).

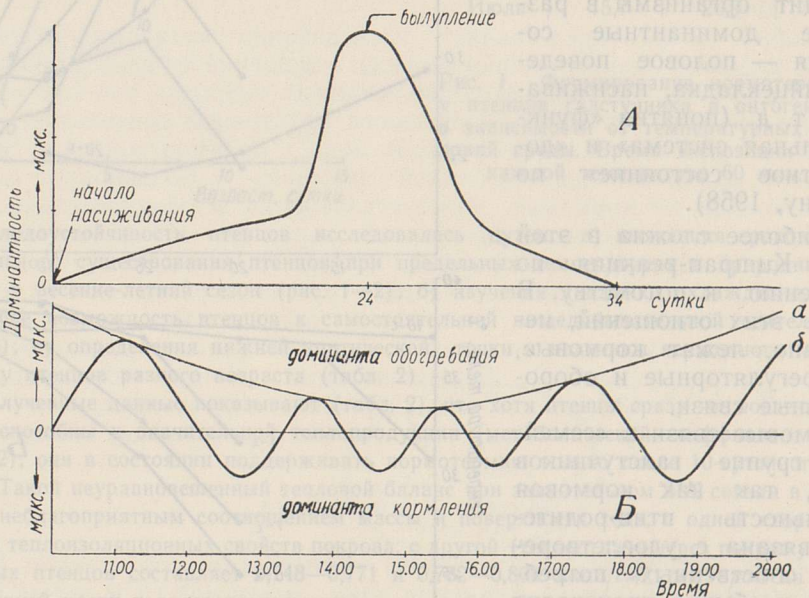


Рис. 4. Изменения доминантности инстинкта обогревания у галстучника. А — сезонные, по Laven, 1940; Б — циркадные (а) и дневные (б) (возраст птенцов — 1-суточный).

а) Эндогенно-сезонное колебание — результат изменения порога возбуждения в функциональной системе, обеспечивающий инстинктивную деятельность «для сохранения вида». Как известно, это колебание заключается в изменении действия половых

У галстучников в отношениях между родителями и выводком ведущую роль играют реакции, связанные с поддержанием температурного гомеостаза. Акт обогревания, который осуществляет эти связи, рассматривается нами как часть инстинкта насиживания. У галстучников структура инстинкта насиживания складывается из четырех колебательных процессов, основанных на изменении доминантности этого действия. Два из них являются результатами общеизвестных эндогенных ритмов — сезонного и циркадного. Два других вызывают более быстрые изменения, обнаруживаются в дневное время и представляют собой результат взаимодействия акта обогревания с качественно другими формами мотивационного поведения, такими как собственная кормежка и т. д. (конкуренция разных функциональных систем по правилу феномена реципрокного торможения и др.).

гормонов на специфические субстраты мозга (Слоним, 1967). У галстучников доминанта насживания исчезает на 14—16-е сутки после вылупления птенцов, что соответствует срокам становления нормотермии у последних (рис. 1 и 4). Однако продление или сокращение сроков исчезновения доминанты насживания во многом зависит от «силы» сигнальных раздражителей, включая цепь обратной афферентации. Основным механизмом в данных условиях, возможно, является условнорефлекторный (Ухтомский, 1966).

б) Циркадный ритм доминантности инстинкта обогривания у самск галстучников обнаруживается только при наличии совокупности афферентной импульсации, поддерживающей высокий уровень возбудимости специфических нервных субстратов. Такие требования, по нашим данным, удовлетворялись в постоянных неблагоприятных для птенцов температурных и радиационных условиях среды. Циркадный ритм заключается в уменьшении доминантности инстинкта днем с последующим повышением его к ночи (рис. 4). Вечернее повышение инстинкта обогривания так сильно выражено, что часто имеет место реакция «впустую», т. е. происходит обогривание без наличия птенцов (рис. 5). Логично, что характер циркадного ритма изменяется с изменением общего фона возбудимости нервных субстратов в «сезонном аспекте».

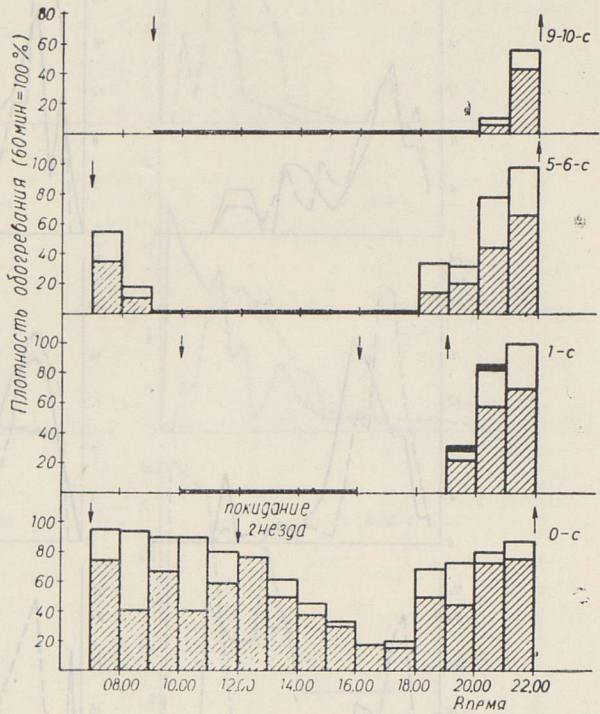


Рис. 5. Суточная ритмика обогривания разновозрастных птенцов галстучника (60 мин = 100%). $\uparrow\downarrow$ — начало и конец наблюдений. Черная — холодное обогривание; заштрихованная — средняя потребность к обогреву одного птенца.

Чистый циркадный ритм доминантности инстинкта у галстучников выявить трудно, так как он сильно изменяется в зависимости от погоды. Прекращение обогривания при солнечной погоде (рис. 5), однако, не обозначает исчезновения доминанты (доминантности), она просто не проявляется в результате отсутствия пусковых раздражителей. Возбудимость скрытой доминанты, по-видимому, остается на уровне, определяемом эндогенным ритмом для данного времени суток (о возбудимости скрытых доминант см. Анохин, 1958).

в) Третья группа колебаний доминантности инстинкта обогривания обнаружена у самок галстучников в дневное время только при постоянном обогривании птенцов. Ее следует рассматривать как результат чередования двух конкурирующих доминант — обогривания и кормления. Амплитуда и период колебаний доминантности обеих функциональных систем определяются изменениями их суточного эндогенного ритма (рис. 4).

г) Четвертую группу составляют аperiодические колебания. Нам представляется, что такие нерегулярные изменения связаны с торможением инстинкта обогривания и выражаются в виде ориентировочно-исследовательской и оборонительной реакций.

В результате этого птенцам обеспечивается ритм, при котором длительность однократного непрерывного обогрева составляет 2—8 мин независимо от возраста. Длительность однократного отсутствия самки или самца изменяется с изменением возраста птенцов (рис. 6, 7).

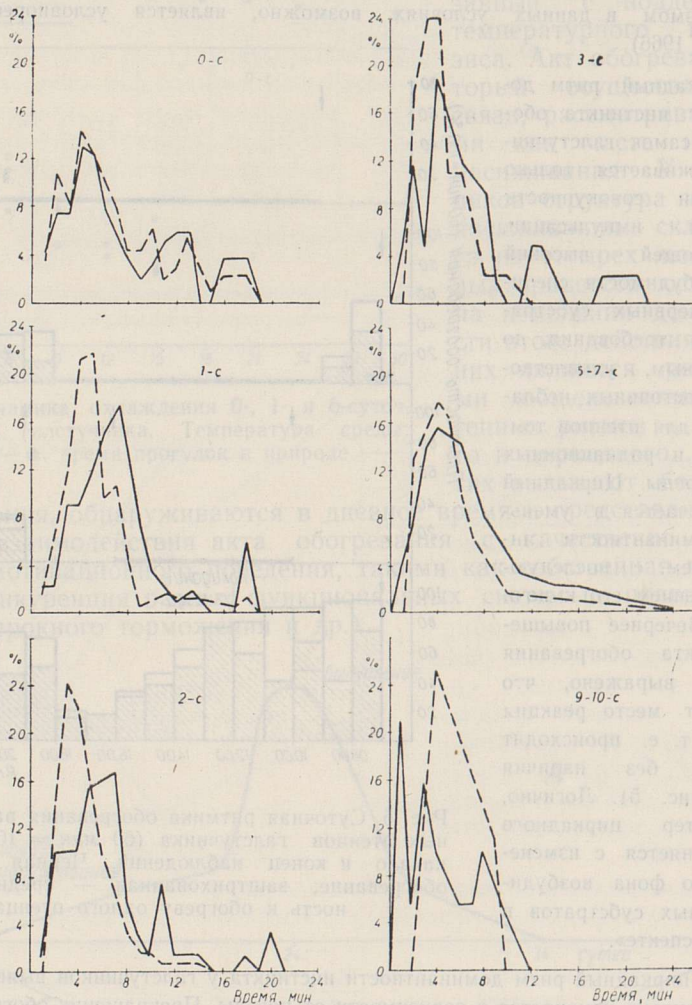


Рис. 6. Изменения предпочитаемого времени однократного обогрева птенцов (—) и потребности к обогреву самих птенцов (---) в зависимости от возраста выводка.

Таким образом, инстинктивно-мотивационное поведение самок галстучников, обеспечивающее благоприятный фон для развития птенцов, представляет собой сложный процесс изменений доминантности функциональной системы в зависимости от эндогенных (сезонные, суточные, чередование двух доминант) и экзогенных факторов, составляющих постоянный приток афферентной импульсации (солнечная радиация, поведение птенцов). Важно отметить, что обогреванием создается избыточность благоприятных микроклиматических условий для птенцов как на протяжении всего сезона, так и в течение суток. Тем самым (при наличии

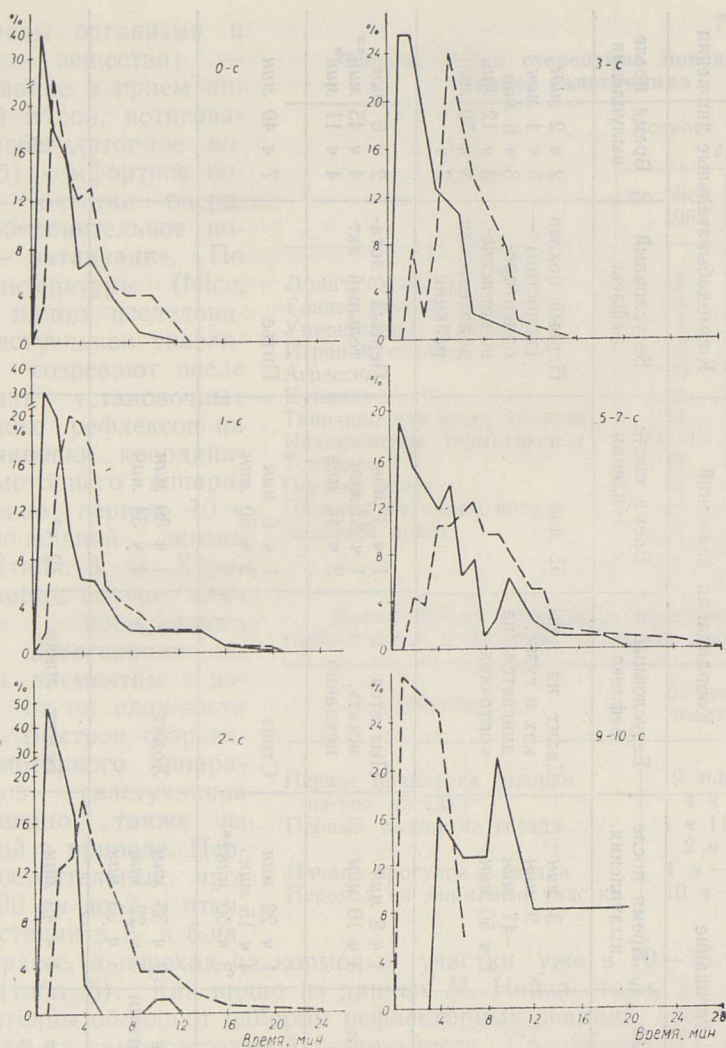


Рис. 7. Изменения предпочитаемого времени однократных «прогулок» птиц-родителей (—) и птенцов (---) в зависимости от возраста выводка.

корма) создаются условия существования в более суровом климате (рис. 5, 6).

Изменения стереотипа поведения птенцов и факторы его определяющие. Общеизвестно, что количество связей новорожденного организма со средой и родителями отражается в стереотипе его поведения, т. е. в количестве инстинктивных действий, необходимых не только для выживания, но и для роста и развития. Исходя из этого, необходимо кратко остановиться на формировании (созревании) отдельных врожденных действий у птенцов галстучника в хронологическом порядке.

При классификации форм деятельности по А. Слониму (Слоним, 1967) у новорожденных галстучников обнаруживается, что набор инстинктивных актов, из которых состоит структура стереотипа поведения, составляет: а) акты, определяемые обменом веществ (или на сохранение внут-

Таблица 3

Формирование врожденных актов поведения у птенцов галгучника до окончательного выхода из гнезда

Комфортное поведение		Потягивание		Координация движений		Кормодобывательные движения	
Безусловный рефлекс	Время после вылупления	Безусловный рефлекс	Время после вылупления	Безусловный рефлекс	Время после вылупления	Безусловный рефлекс	Время после вылупления
Трясение хвостом	2 мин 25 мин 43 мин	Зевание	3 мин 9 мин 47 мин 1 ч 50 мин	Сидит на цевках и гузке, двигается на короточках	52 мин	Первый поклёв (холостой) — ориентировочно-исследовательская реакция	2 ч 2 мин 3 ч 4 мин 3 ч 6 мин 3 ч 12 мин 3 ч 50 мин 2 ч*
Очистка оперения	31 мин 1 ч 25 мин 2 ч 12 мин	Потягивание одной ноги	1 ч 8 мин 3 ч 10 мин	Пытается встать, неудачно	1 ч 3 мин 1 ч 25 мин 2 ч 44 мин	Первый глотательный акт	2 ч 6 мин 4 ч 45 мин** 4 ч 11 мин**
Почесывание головы и спины	3 ч 48 мин 4 ч 20 мин*	Потягивание крыльями	1 ч 22 мин 4 ч 15 мин 3 ч 50 мин**	Стоит	1 ч 6 мин 3 ч 50 мин	Питье	7 ч 40 мин
Отряхивание всего тела	10 ч	Потягивание обеими ногами	2 ч 33 мин 3 ч 22 мин 3 ч 33 мин	Ходит	1 ч 30 мин 4 ч 34 мин		
		Потягивание всего тела	4 ч 49 мин	Бежит ловко	12 ч*		

Примечание. Составлена по Nise, 1962 (исследовала вид кулика *Charadrius vociferus*, который близок к нашему *Ch. h. hiaticula* L.).
* — по Laven, 1940, ** — наши данные.

Таблица 4

**Формирование стереотипа поведения
у птенцов галстучника**

ренной среды организма и постоянства вещества) — пищедобывание и прием пищи, покой и сон, потягивание, терморегуляторное поведение; б) комфортное поведение — очистка оперения; в) оборонительное поведение — затаивание. По данным литературы (Nice, 1962) и наших исследований, у галстучников указанные акты созревают после складывания установочных и тонических рефлексов на фоне тренировки координации локомоторного аппарата в течение первых 10 ч постэмбриональной жизни птенцов (табл. 3, 4). Хорошим примером служит формирование врожденного рефлекса потягивания по отдельным элементам в зависимости от их сложности (табл. 3). Быстрое созревание локомоторного аппарата птенцов галстучников хорошо видно также из наблюдений в природе. Первые самостоятельные прогулки от 30 см до 2 м птенцы осуществили в 3- и 5-часовом возрасте, а переход на кормовые участки уже в 10—15-часовом возрасте (табл. 5). Как видно из данных М. Найса (табл. 3), к этому времени птенцы обладают набором рефлекторных реакций, обеспечивающих начало их самостоятельной деятельности. Специфическая реакция затаивания при тревоге у птенцов галстучника четко выражена уже через несколько часов после вылупления (от 1 ч 30 мин до 4 ч 30 мин; Nice, 1962).

Действие	Возраст птенцов, сут	
	по Nice, 1962	по нашим данным
Ловит насекомых	2	
Гоняет насекомых	3	
Умерщвление добычи	3	
Игровой «полет»	7	
Агрессия	9	
Купание	10	
Типичное для вида купание	14	
Исчезновение термотаксиса	14—15	14—15
Топтанье	18	
Первый полет	21	21
Прыжки на одной ноге	23	
Хороший полет	31	24

Таблица 5

**Перемещение птенцов в пространстве
(наблюдения в природе за двумя выводками)**

Окончательное включение основных форм врожденных актов в репертуар жизненного стереотипа и их «шлифовка» заканчивается в течение месяца (табл. 4).
Следующая задача нашего исследования заключалась в рассмотрении формирования терморегуляторного и пищевого поведения, так как данные функциональные системы до 6—7-суточного возраста доминируют, определяя структуру стереотипа поведения (табл. 4).
Терморегуляторное поведение. Сочетание эндо- и экто-термического регулирования теплового баланса у птенцов галстучника необходимо до 10—15-суточного возраста, т. е. до полного формирования терморегуляторных механизмов. Экто-термическое регулирование теплообмена птенцов основано на использовании благоприятных микроклиматических условий, созданных инстинктивным поведением птиц-родителей. Связь птенцов с родителями базируется, по-видимому, на термотаксисе, результатом которого является акт «активного обогрева под наседкой». В первые часы после вылупления имеет место только его «конкрети-

Действие	Время после вылупления
Первое появление головки из-под наседки	19 мин — 4 ч 20 мин
Первый выход из гнезда	1 ч 11 мин — 2 ч
Начало прогулок у гнезда	4 ч — 6 ч
Переход на кормовые участки	10 ч — 13 ч

Окончательное включение основных форм врожденных актов в репертуар жизненного стереотипа и их «шлифовка» заканчивается в течение месяца (табл. 4).

Следующая задача нашего исследования заключалась в рассмотрении формирования терморегуляторного и пищевого поведения, так как данные функциональные системы до 6—7-суточного возраста доминируют, определяя структуру стереотипа поведения (табл. 4).

Терморегуляторное поведение. Сочетание эндо- и экто-термического регулирования теплового баланса у птенцов галстучника необходимо до 10—15-суточного возраста, т. е. до полного формирования терморегуляторных механизмов. Экто-термическое регулирование теплообмена птенцов основано на использовании благоприятных микроклиматических условий, созданных инстинктивным поведением птиц-родителей. Связь птенцов с родителями базируется, по-видимому, на термотаксисе, результатом которого является акт «активного обогрева под наседкой». В первые часы после вылупления имеет место только его «конкрети-

зация» путем запечатлевания (в экспериментах сформировался условный рефлекс на тепло после однократного сочетания).

Биологический смысл «активного обогрева» двоякий: во-первых, обеспечивается достаточная вероятность защиты от переохлаждения незрелого организма и тем самым поддерживается относительное постоянство гомеостаза в широком смысле, во-вторых, поддерживается постоянство вещества, так как обогревание снимает механизм торможения пищевого центра. Последнее, по-видимому, и объясняет постоянное время «активного обогрева» (2—8 мин) независимо от возраста. Другими словами, в первые сутки после вылупления выработанная временная связь поведения сохраняется до исчезновения термотаксиса, хотя с увеличением размеров (массы) птенцов можно было ожидать и удлинения акта «активного обогрева».

Следовательно, с появлением выводка между отдельными птенцами и родителями возникает временная связь, интенсивность которой ослабляется в ходе онтогенеза, т. е. коррелируется холодоустойчивостью птенцов (рис. 1, 2, 7).

Взаимодействие птенцов и родителей гарантирует полностью нормотермию у птенцов, но не обеспечивает притока энергетических веществ из среды. Птенцы должны сами питаться, что требует от них определенной самостоятельности. Мы имеем дело с феноменом, где регуляторные механизмы поддержания гомеостаза и постоянства притока энергии как будто пространственно разделены. Такое разделение, однако, для развивающегося организма неадекватно, и птенцы пытаются избавиться от этого положения, используя благоприятные свойства микроклимата.

Наши исследования обнаружили четкую корреляцию между солнечной радиацией и поведением птенцов. Особенно ярко она выражена в раннем онтогенезе. Со временем роль солнечной радиации в поведении птенцов постепенно ослабляется и полностью исчезает в 14—15-суточном возрасте (рис. 8, 9). Различная зависимость птенцов от радиации в утренние и вечерние часы определяется температурным фоном среды (рис. 10).

Тот факт, что время прогулок птенцов изменяется с их возрастом (скоррелированно холодоустойчивостью) и прекращается при солнечной погоде, показывает, что определяющей в возникновении доминантного акта «активного обогрева» является скорость образования теплового долга, а не внутренняя ритмика (рис. 3, 5, 6). Единственный способ подавления этой доминанты — это сдвиг в охлаждающей силе среды, замедляющий скорость понижения температуры тела или вообще сохраняющий равновесный тепловой баланс.

Использование защитных свойств микрорельефа является определяющим при выборе ночлега (табл. 6).

Терморегуляторные связи между птенцами совсем слабые и выражены после прекращения дневной активности птенцов (образование собственно группировки).

Формирование пищедобывательного поведения. Врожденные компоненты пищедобывательного поведения — клевание и глотание — появляются у птенцов галстучника уже в первые часы после вылупления (табл. 3). Первоначально имеет место клевание различных предметов, например, камешков и т. д., и только после перемещения птенцов на кормовые участки в 10-часовом возрасте начинается истинная кормежка (табл. 5). Так как кормодобывательное время ограничено (птенцы очень быстро охлаждаются), успешность притока питательных веществ зависит от скорости овладения способами охоты и ловкостью схватывания добычи — развитием координации. Разборчивость в пище и особая серия стереотипных движений — умерщвление и схватывание

Таблица 6

Таблица 7

Вечерние изменения температуры приземного слоя воздуха (3 см)

Время	Температура зоны кормежки (открытый берег), °С	Температура зоны ночлега (береговой вал), °С	Температурная разница, °С
21.00	15,2	18,1	2,9
22.10	11,4	15,7	4,3

Частота клевания (мин) в зависимости от возраста птенцов

Возраст птенцов, сут	$M \pm m$	CV, %
0	8,9 ± 0,6	25,9
1	16,5 ± 1,3	23,4
6	31,2 ± 5,7	44,5

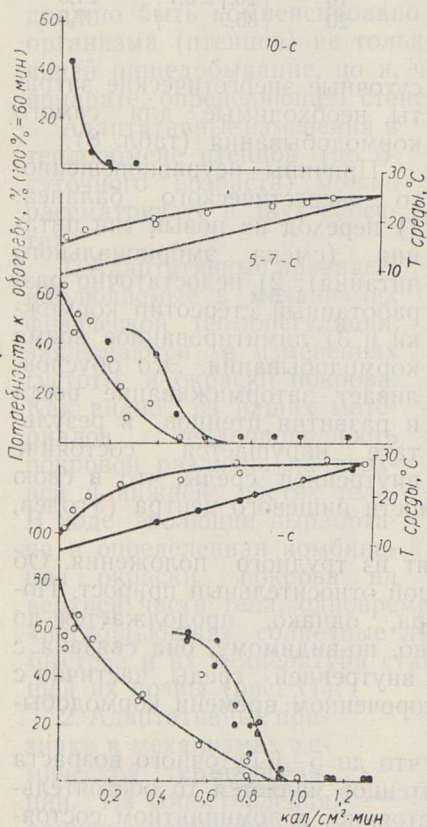


Рис. 8. Изменения в потребностях обогрева птенцов в зависимости от солнечной радиации (● утром; ○ вечером).

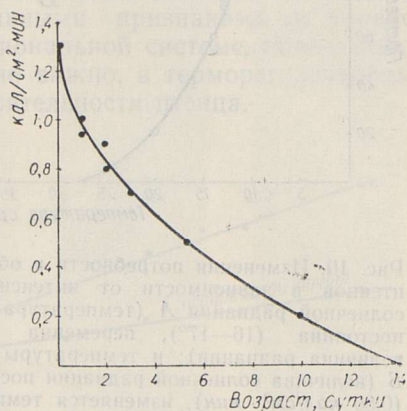


Рис. 9. Изменения порога солнечной радиации, вызывающие потребность птенцов к обогреву. Температура среды постоянная (20°).

движущей добычи — проявляются у птенцов только к 3-суточному возрасту (табл. 4). Результаты индивидуальной тренировки, сводящейся главным образом к выработке меткости и схватыванию пищи, показывают данные табл. 7. Наблюдаемое увеличение коэффициента вариации (CV) от 25,9 до 44,5 отражает «независимость» птенца, т. е. возможность отрегулировать действие в различных кормовых условиях.

Специфическая для куликов кормодобывательная реакция, выраженная в топтании, обнаруживается в 18-суточном возрасте (у американского подвида). Созревание стереотипных реакций и их «шлифовка» являются только феноменологической стороной и не отражают роли пищевой доминанты и ее динамики в повседневной жизни.

Установить это поможет изучение интенсивности прироста птенцов — суммарного показателя энергетического баланса.

Как показывают исследования, приток питательных веществ в первые двое суток постэмбриональной жизни птенцов компенсирует только

Таблица 8

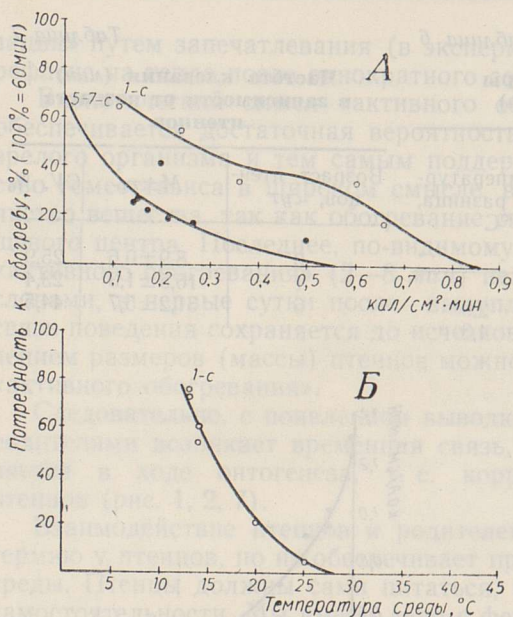


Рис. 10. Изменения потребности к обогреву птенцов в зависимости от интенсивности солнечной радиации *А* (температура среды постоянна (16—17°), переменна только величина радиации); и температуры среды *Б* (величина солнечной радиации постоянна (0,80 кал/см²·мин), изменяется температура среды).

Вес тела и относительный прирост птенцов различного возраста

Возраст птенцов, сут	Вес тела, г	Относительный прирост, %
0	7,7±0,1	0
1	8,1±0,3	5,0
2	8,02	0
3	10,8±0,1	35,0
5—6	15,2±0,6	40,6
8	21,0±0,6	38,2
10	26,1±0,7	24,3
20	35,9	37,5

суточные энергетические затраты, необходимые для самого кормодобывания (табл. 8).

Причины неуравновешенного энергетического баланса: 1) переход на новый тип питания (смена эмбрионального питания); 2) недостаточно разработанный стереотип кормежки и 3) лимитированное время кормодобывания. Это обуславливает затормаживание роста и развития птенцов, в результате нарушается состояние внутренней среды, что в свою

очередь приводит к повышению возбудимости пищевого центра (Уголев, Кассиль, 1965).

В 3-суточном возрасте птенцы выходят из трудного положения. Об этом свидетельствует сравнительно большой относительный прирост. Повышенная возбудимость пищевого центра, однако, продолжается до 4—5-суточного возраста птенцов. Частично, по-видимому, она связана с восстановлением нарушенного состояния внутренней среды, частично с интенсивным ростом и развитием при укороченном времени кормодобывания.

Из приведенных материалов следует, что до 5—6-суточного возраста определяющим в стереотипе поведения птенцов является то обстоятельство, что пищевой «центр» находится постоянно в доминантном состоянии. С появлением необходимости к обогреву, оно только временно скрывается. Сформирование других форм поведения, особенно игровой, показывает освобождение птенцов от неблагоприятного энергетического баланса (Понугаева, 1965а, б).

Адаптивные изменения в системе терморегуляции, их биологическое значение. Сложные взаимоотношения, характеризующие «заботу о потомстве», лучше всего выявляются в структуре поведения «семейной» группы. Независимо от того, существуют ли они между выводком и родителями, их структура основана на пищевых, терморегуляторных и оборонительных взаимоотношениях.

Интересными являются взаимоотношения в «полувыводковой» группе галстучников, где птенцы не способны поддерживать постоян-

ство температуры тела до 10-суточного возраста. Взаимодействие птенцов и их родителей полностью гарантирует их нормотермию, но не обеспечивает потока энергетических веществ из среды, так как птенцы должны питаться сами. Кроме того, поддержание постоянства температурного гомеостаза в определенном взаимоотношении обеих сторон ограничивает самостоятельность птенцов (время добывания пищи). Осуществляется своеобразная дисгармония, в результате чего все раннее постэмбриональное развитие (до 5—6-суточного возраста) происходит под знаком борьбы индивидуума за энергию.

Терморегуляционная связь птенца с матерью с точки зрения энергетики в этом периоде неадекватна, но в то же время со стороны целостности организма необходима. Следовательно, несовершенство инстинктивной деятельности («забота о потомстве», необеспеченность пищей) должно быть компенсировано адаптивными признаками на уровне организма (птенцов) не только в функциональной системе, обеспечивающей пищедобывание, но и, что особенно важно, в терморегуляторном аппарате, определяющем степень самостоятельности птенца.

Адаптивные изменения в теплообмене птенцов (до 6-суточного возраста) можно рассматривать в двух аспектах.

1. Адаптивные признаки, наблюдаемые в механизмах физической терморегуляции, заключаются в изменениях густоты и окраски покрова. Как видно из наших материалов, теплопроводность покровов различна на верхней и нижней частях тела. В ходе эволюции выработана и определенная комбинация окраски покрова на верхней части тела, одновременно обеспечивающая защиту от врагов и «поглощающая» солнечные лучи. В связи с этим птенцы нагреваются быстрее и их температура становится выше, чем температура окружающей их почвы (рис. 11).

2. Адаптивные признаки в механизмах химической терморегуляции. Из сопоставления данных, полученных в природе (длина прогулок) и в экспериментах (динамика охлаждения), видно, что длина прогулок определяется скоростью понижения температуры тела до 35—36° (рис. 3, 6). То же подтверждают прямые измерения температуры

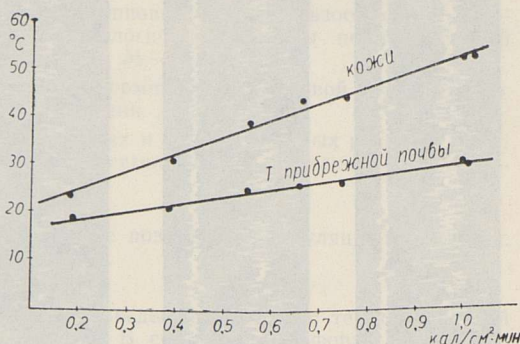


Рис. 11. Зависимость температуры поверхности кожи и прибрежной почвы (сухой песок, камни) от солнечной радиации.

тела у птенцов в природе (табл. 9). При регистрации динамики теплообразовательных процессов установлено, что при охлаждении птенцов до температуры тела 37° включается сильный терморегуляционный тонус

Таблица 9

Температура тела у птенцов в природе

Возраст, сут	№ птенца	Температура тела, °С		Время обогрева, мин	Время прогулки, мин
		перед обогревом	после обогрева		
5—7	89	36,5	37,8	6	22,5
	90	37,4	38,6		
8—9	89	35,5	—	—	—
	90	37,2	—		

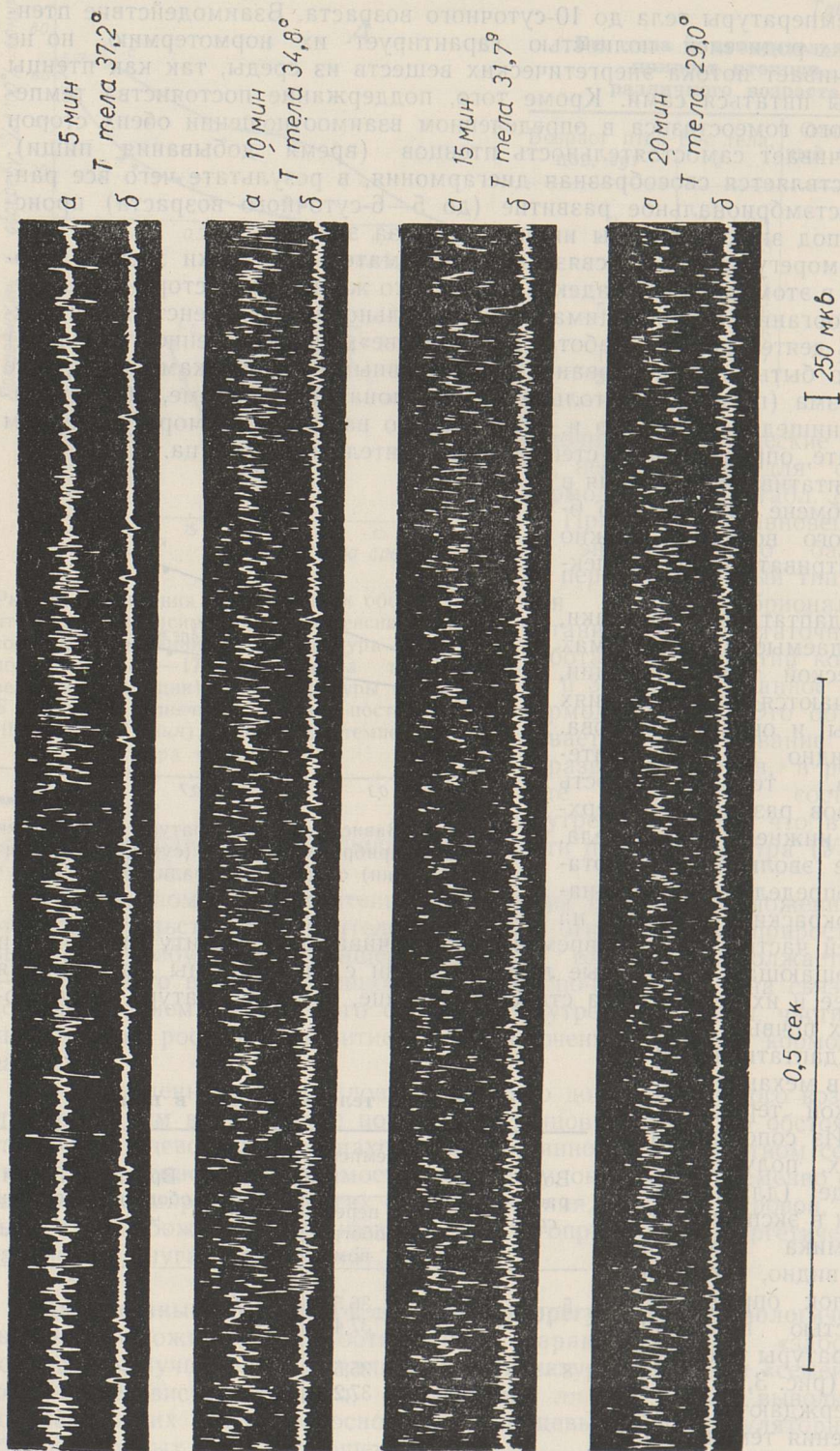


Рис. 12. Изменения интенсивности терморегуляционного тонауса в мышцах задних конечностей (а) и грудной мускулатуре (б) при охлаждении, температура среды 15°.

в мускулатуре задних конечностей, а при температуре тела 35° — и в грудной мускулатуре (рис. 12).

Пока неизвестно, низкий уровень температурной регуляции определяется ли переключением всей функциональной системы терморегуляции на такой режим работы или чрезмерно высокой возбудимостью пищевого «центра», подавляющей «избыточную» информацию о температурном режиме организма, поступающую в гипоталамус.

Таким образом, изменения в системе терморегуляции, наблюдаемые в раннем постэмбриональном периоде, необходимо рассматривать как выработанную особую форму адаптации.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К., 1958. Внутреннее торможение как проблема физиологии. М.
- Кескпайк Ю., 1967. Развитие химической терморегуляции в онтогенезе у незреловывупляющихся птиц. В сб.: Физиолого-генетические исследования адаптаций у животных. Л.
- Понугаева А. Г., 1965а. О формировании групповых реакций газообмена и игрового поведения в онтогенезе. В сб.: Биологические основы подражательной деятельности и стадных форм поведения. М.—Л.
- Понугаева А. Г., 1965б. Об особенностях формирования игровой доминанты у грызунов. В сб.: Сложные формы поведения. М.—Л.
- Слоним А. Д., 1965. О взаимоотношениях стадных и подражательных реакций. В сб.: Биологические основы подражательной деятельности и стадных форм поведения. М.—Л.
- Слоним А. Д., 1967. Инстинкт. Л.
- Уголев А. М., Кассиль В. Г., 1965. Пищевое поведение и регуляция гомеостаза. В сб.: Сложные формы поведения. М.—Л.
- Ухтомский А. А., 1966. Доминанта. М.—Л.
- Хаскин В. В., 1965. Особенности группового поведения в связи с терморегуляцией у молодняка сельскохозяйственных птиц. В сб.: Сложные формы поведения. М.—Л.
- Laven H., 1940. Beiträge zur Biologie des Sandregenpfeifers (*Charadrius hiaticula* L.). J. Ornithol. 88 (2).
- Lorenz K., 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. J. Ornithol. 83 (2).
- Nice M. M., 1962. Development of behavior in precocial birds. Trans. Linn. Soc. N. Y. 8 : 1—211.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
24/IV 1969

J. KESKPAIK, N. IVANOVA, TIJU KESKPAIK, A. KALLIS

LIIVATÜLLI (*CHARADRIUS H. HIATICULA* L.) PESAKONDADE STEREOTÜÜPSE KÄITUMISE STRUKTUURIST JA SELLE MUUTUMISE PÕHJUSTEST

Resümees

Uuriti vanalindude ja poegade vahelisi (pesakonناسيسهس) suhteid liivatüllidel. Selgus, et neis on määravad käitumisreaktsioonid, mis garanteerivad poegade temperatuuri homeostaasi. Seega on siin tegemist nn. termoregulaatorsete suhetega, millede tugevus muutub koos poegade soojusregulatsiooni mehhanismide väljakujunemisega. Kriitiliseks momendiks noorte liivatüllide esimestel elupäevadel on nende toitumise ajaline piiratus, mille põhjuseks on puudulikust termoregulatsioonist tingitud suur jahtumiskiirus.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Zooloogia ja Botaanika Instituut

Saabus toimetusse
24. IV 1969

J. KESKPAIK, N. IVANOVA, TIJU KESKPAIK, A. KALLIS

THE FACTORS DETERMINING THE STRUCTURE OF STEREOTYPIC BEHAVIOUR
OF THE FAMILY GROUPS OF *CHARADRIUS H. HIATICULA* L.

Summary

It has been established that the main factors in the relations between the parents and hatchlings of *Charadrius h. hiaticula* L. are the behavioural reactions connected with the maintenance of the homeostasis of temperature.

The instinct of warming hatchlings which lies at the bottom of those relations, is a complicated process of changes in the dominance of the reproductive functional system in dependence on endogenous (seasonal, diurnal, alternation of two dominants) and exogenous factors (solar radiation, behaviour of the hatchlings).

The interactions of hatchlings and parents fully guarantee the normothermy of the hatchlings, but do not warrant an inflow of energetic matter from the environment. The hatchlings must provide for their nourishment by themselves, but the time for getting it is limited (due to a rapid cooling of the organism).

The insufficiency of the instinctive activity of taking care of the offspring and the deficiency of nourishment are compensated by adaptative properties, and particularly those of the thermoregulation (of the mechanisms of the physical and chemical thermoregulation).

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

Received
April 24, 1969