

ТИПЫ НАСИЖИВАНИЯ И ГЕТЕРОХРОННОСТЬ РАЗВИТИЯ ЭМБРИОНОВ ПТИЦ

Шураков А. И., Литвинов Н. А.

ГОУ ВПО «Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет», Пермь, Россия (614990, г. Пермь, ул. Пушкина, 42), e-mail: ganshchuk@mail.ru

Выделены три типа насиживания яиц в период нахождения их в гнезде – относительно непрерывный, прерывистый и комбинированный. При всех типах насиживания в период откладки яиц зародыши продвигаются в развитии, находясь на разных стадиях к концу яйцекладки. Темп развития эмбрионов увеличивается по мере накопления яиц в гнезде. У разных семейных партнеров одного и того же вида в одном и том же сезоне размножения на одной и той же территории эффективность насиживания не однотипна. Величина разновозрастности зародышей больше в возобновляемых кладках по сравнению с основными. В зависимости от экологической обстановки тип насиживания в период откладки яиц может изменяться, как и величина разновозрастности эмбрионов.

Ключевые слова: типы насиживания, гетерохронность, темп развития.

TYPES OF INCUBATION AND HETEROCHRONY OF AVIAN EMBRYOS

Shurakov A. I., Litvinov N. A.

Perm state humanitarian pedagogical university, Perm, Russia (614990, Perm, Pushkin str., 42), e-mail: ganshchuk@mail.ru

Three types of hatching eggs during the period of their stay in the nest – a relatively continuous, intermittent and combined. For all types of incubation in egg-laying period in the development of the embryos move, being at different stages by the end of lay. The rate of development of embryos increases with the accumulation of eggs in the nest. Different domestic partner of the same species in the same breeding season at the same site is not the same type of brooding efficiency. The value of age difference in the embryos of more renewable clutches than basic. Depending on the type of environmental conditions in the incubation period of egg laying may change as the value of age difference embryos.

Keywords: types of incubation, heterochrony, rate of development.

В процессе детального изучения периода откладки яиц у птиц с использованием метода тотальных препаратов и анализа результатов долговременной регистрации температур была обнаружена новая закономерность в раннем онтогенезе птиц. Суть ее состоит в том, что все птицы в период яйцекладки проявляют заботу о потомстве, периодически подогревая кладку, осуществляя повороты и перемещения яиц и сохраняя тем самым жизнеспособность эмбрионов. Выделены три типа насиживания яиц в период нахождения их в гнезде – относительно непрерывный, прерывистый и комбинированный [1]. Однако сведений о темпе развития зародышей на этом отрезке онтогенеза крайне мало, а опубликованные [4] не содержат детализации по кладкам, нет сведений о вариабельности темпа развития эмбрионов у одного и того же вида в пределах одной территории. Отсутствуют они в сравнительно-географическом аспекте, и лишь для двух видов (грач, полевой воробей) показаны для первого и второго циклов размножения. Часть указанных проблем и являются задачей настоящего исследования.

Материал и методика. Материал был собран в 1998–2008 гг. в Пермском крае, Астраханской, Рязанской, Курганской областях и Республике Коми. Датированные и маркированные в порядке снесения яйца изымались на анализ в основном в день завершения кладки. Зародышей извлекали из яиц и обрабатывали по методике, опубликованной ранее [5]. Для удобства сравнения величины разновозрастности эмбрионов при различиях в величине кладки был введен индекс разновозрастности, представляющий собой частное от деления различий между крайними вариантами зародышей в стадиях на количество яиц в кладке [6].

Результаты и обсуждение. Первый тип насиживания характеризуется относительно непрерывным пребыванием наседки на гнезде после откладки первого яйца. У некоторых видов (грач, обыкновенная горлица, чайки) самки начинают сидеть на гнезде еще до появления в нем яйца. Время обогрева в суточном цикле у грача, например, увеличивается от 92 до 98 %, у ушастой совы от 76 до 98 % [2]. При такой высокой плотности насиживания следовало бы ожидать примерно одинакового темпа развития зародышей как в первых, так и в последних яйцах кладки и различий в степени развития эмбрионов, равных интервалу откладки яиц. Однако тотальные препараты зародышей не подтверждают этого предположения. Например, в кладке грача из пяти яиц, проанализированной через одни сутки после ее завершения, разновозрастность зародышей была равна 16 стадиям. Зародыш из первого яйца за пять суток продвинулся в развитии до 18-й стадии, а при ожидаемом темпе эмбриогенеза, под которым мы понимаем развитие в последнем (предпоследнем) яйце, он мог бы достигнуть 24-й стадии. Меньше ожидаемого были развиты зародыши из второго-третьего и даже четвертого яйца. Различия между первым и вторым зародышами равны трем стадиям, а между последующими увеличены на одну – две стадии. Во времени они равны 10-13 часам между первым и вторым, вторым и третьим, а между третьим и четвертым, четвертым и пятым – 17–20 часам. Следовательно, темп развития зародышей из первых и последних яиц кладки различен, кроме того, он ниже расчетного.

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

В целом, при первом типе насиживания различия между крайними вариантами зародышей у рассматриваемых видов в полных завершённых кладках составляют 5–23 стадии. Вариабельность индекса разновозрастности широкая (1,5–5,2), или в пересчёте на время 18–120 часов. Наибольший индекс разновозрастности отмечен у большого баклана (5,6), серебристой чайки (5,2), чомги (5,0), т. е. у видов с увеличенным интервалом в откладке яиц. У большинства других видов он колеблется от 2,2 до 3,5 и наименьший – у овсянки-дубровника (1,5).

Второй тип насиживания характеризуется периодическими посещениями гнезда самкой или насиживающими партнерами с постоянным увеличением плотности, более выраженной к концу кладки. В этом типе выделяются 2 варианта. Крупные птицы посещают гнездо в течение суток 1–2 раза, мелкие – многократно. Кладка при этом подогревается до уровня, необходимого для развития эмбрионов, изменяется и положение яиц. По мере накопления яиц, плотность насиживания постепенно увеличивается у кряквы от 16 до 54 %, большой синицы – от 5 до 49 %, у береговой ласточки – от 6 до 86 % и у рябинника – от 3 до 85 % [2,3].

При втором типе насиживания величина разновозрастности эмбрионов меньше в стадиях, во времени (14–82 ч) и величине индекса разнородности (0,3–3,0) в сравнении с первым типом. У некоторых птиц нередко второй – третий зародыши были развиты одинаково (турухтан, азиатский бекас, золотистая ржанка, большая синица, лесная завирушка и др.) и даже первые два – четыре зародыша находились на одной стадии (домовый воробей, овсянка-крошка, серая славка, обыкновенная каменка, галка, красноголовый нырок, серая утка и др.). Тем не менее путём визуальных наблюдений и датчиков температуры установлено, что насиживание у названных видов осуществлялось с первого яйца. Повышение температуры в этом случае было незначительным при обычном влиянии других факторов инкубации (переворачивание яиц, режим влажности, воздухообмен).

Отмечены также случаи, когда в яйце более высокого временного ранга одной кладки зародыш был дальше продвинут в сравнении с яйцом низшего ранга (большая синица, галка, сорока, белая трясогузка), что мы объясняем индивидуальными вариациями в развитии зародышей к моменту откладки яиц. Возможно также, что отдельные яйца кладок неоднотипно обогревались наседкой. В целом индекс разновозрастности эмбрионов при втором типе насиживания характеризовался меньшим значением, чем при первом типе, за исключением кладок некоторых, в данном случае раногнездящихся колониальных видов (рябинник, белобровик, чибис).

Для третьего типа насиживания свойственны признаки второго и первого: прерывистое насиживание в начале яйцекладки сменяется относительно непрерывным к ее завершению. При третьем типе насиживания показатели разновозрастности эмбрионов характеризовались промежуточными между первым и вторым типом величинами (12–20 стадий, индекс разновозрастности – 2,3–3,2). Например, в кладке серой вороны, изъятая в день ее завершения, различия между крайними вариантами были равны 17 стадиям. Они обнаруживались в величине эмбрионов, расположении их на желточном мешке, развитии головного мозга, сегментации мезодермы и т.д. Первые два эмбриона отличались только двумя, а последующие – 5–6 стадиями; у лысухи разновозрастность зародышей была увеличена с 5-го яйца. Следовательно, заметное увеличение плотности и внутригнездовой температуры у этих видов произошло, соответственно, с 3-го и 5-го яиц.

В развитии эмбрионов при всех трех типах насиживания выявлены общие закономерности:

1. Эффективность насиживания в период откладки яиц у отдельных самок (семейных партнеров) была неоднотипной. Так, в основной массе гнезд полевого воробья разновозрастность зародышей колебалась в пределах 5–11 стадий, а в отдельных не превышала 3 стадий; у сизого голубя – 7 и 2, обыкновенной сизоворонки – 9 и 4, грача – 16 и 2, чирка-трескунка – 15 и 5, озерной чайки – 9 и 19 стадий. В случаях мало выраженной разновозрастности, как правило, сильно замедленным по сравнению с ожидаемым было развитие зародыша из последнего яйца. Надо полагать, что это обусловлено задержкой в развитии наседного пятна птиц, приступивших к размножению впервые.

2. У птиц, имеющих 2 и более циклов размножения в одном сезоне, разновозрастность более существенной была во втором цикле (третий не исследовали). Так, в первой кладке белой трясогузки различия между эмбрионами равнялись 11, а в повторной (у той же семейной пары) – 13 стадиям. Достоверно больше в возобновленных кладках была выражена разновозрастность зародышей грача. Во втором цикле размножения одного репродуктивного периода семейные партнеры полевого воробья в период откладки яиц насиживали больше, чем в первом. По этой же причине, вероятно, увеличилась величина разновозрастности эмбрионов в возобновленной кладке и у белой трясогузки. Кроме увеличения плотности насиживания, на величину разновозрастности оказывает влияние и физиологическое состояние птиц. Установлено, что насиживание возобновленных кладок начинается при хорошо сформированном наседном пятне, что, наряду с увеличением плотности насиживания, обуславливает высокий, близкий к теоретически ожидаемому темп развития эмбрионов с момента откладки яиц.

3. В настоящее время не представляется возможным сделать определенные выводы о географической изменчивости величины разновозрастности эмбрионов и на их основе о ритмике поведения птиц во время яйцекладки, поскольку неизвестна годовая изменчивость этого показателя для большинства видов. Однако сравнение темпа развития и величины разновозрастности эмбрионов грача, полевого воробья и скворца на массовом материале в Астраханской области и Пермском крае свидетельствует об отсутствии географической изменчивости этих показателей. В то же время в более ранних исследованиях величина разновозрастности и растянутость вылупления у рябинника были достоверно больше в Республике Коми по сравнению с Пермским краем [7]. В целом этот вопрос нуждается в дальнейшем изучении и особом обсуждении.

Проанализированные материалы позволяют выделить главные особенности развития эмбрионов в период откладки яиц.

1. При всех типах насиживания в период откладки яиц зародыши продвигаются в развитии и к началу периода собственно насиживания находятся на разных стадиях.

2. Темп развития эмбрионов увеличивается по мере накопления яиц в гнезде. У зародышей из первых яиц при первом типе насиживания темп эмбриогенеза ниже теоретически ожидаемого.

3. У разных семейных партнеров одного и того же вида в одном и том же сезоне размножения на одной и той же территории эффективность насиживания не однотипна.

4. Величина разновозрастности зародышей больше в возобновляемых кладках в сравнении с основными, а также во втором цикле размножения в течение одного репродуктивного периода.

5. В зависимости от экологической обстановки тип насиживания в период откладки яиц может изменяться, как и величина разновозрастности эмбрионов. Это говорит об адаптированности птиц и позволяет рассматривать насиживание в сложной цепи поведенческих реакций как заботу о потомстве.

Подготовлено при поддержке Проекта Программы стратегического развития ПГПУ ПСР/НИР-29.

Список литературы

1. Болотников А. М., Шураков А. И., Каменский Ю. Н. Типы насиживания в период яйцекладки у птиц и одновременность вылупления птенцов // Сборник статей по орнитологии. – Т. 122. – Пермь, 1974. – С. 41-45.

2. Литвинов Н. А. Плотность насиживания как регулятор температуры инкубации и дружности вылупления птенцов // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1980. – С. 27-29.
3. Литвинов Н. А., Шураков С. А., Ганцук С. В., Сергеев В. В. Характеристика температуры инкубации у трёх видов птиц // Вестник Уральской медицинской академической науки. – № 2. – Екатеринбург, 2009. – С. 234-235.
4. Шураков А. И. Величина разновозрастности эмбрионов птиц при трех типах насиживания в период откладки яиц // Экология. – № 3. – 1978. – С. 47-52.
5. Шураков А. И. Метод изучения особенностей насиживания в период яйцекладки у птиц по тотальным препаратам зародышей // Вестник зоологии. – № 1. – 1979. – С. 65-67.
6. Шураков А. И., Дьяконов Ю. Н. Особенности развития зародышей грача в основных и возобновляемых кладках на севере ареала // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1980. – С. 122-127.
7. Шураков А. И., Шкарин В. С. Темп развития эмбрионов рябинника в Пермской области и Воркутинском районе Коми АССР // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1975. – С. 3-16.

Рецензенты:

Семенов Анатолий Сергеевич, доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры кормления и разведения сельскохозяйственных животных ФГБОУ ВПО Пермской государственной сельскохозяйственной академии им. Д. Н. Прянишникова, г. Пермь.

Зиновьев Евгений Александрович, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой зоологии позвоночных и экологии ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет», г. Пермь.