

УДК 591.3:591.471:598.2

СТАНОВЛЕННЯ НАГНІЗДНОГО ТИПУ РОЗВИТКУ ПТАХІВ

М. Ф. Ковтун, О. В. Шатковська, Ю. В. Шатковський

Інститут зоології НАН України, вул. Б. Хмельницького, 15, Київ-30, МСП, 01601 Україна

Одержано 12 лютого 2002

Становление птенцового типа развития птиц. Ковтун М. Ф., Шатковська О. В., Шатковський Ю. В. — На основе исследования развития в эмбриогенезе черепа и скелета конечностей представителей птенцовых и выводковых птиц (*Corvus frugilegus*, *Riparia riparia*, *Coturnix japonica*, *Larus argentatus*) проведена ревизия традиционной гипотезы происхождения типов развития в эволюции птиц. Установлено, что закладка элементов скелета конечностей и их развитие на протяжении зародышевого и части предплодного периодов (до стадии 36) происходит синхронно, что опровергает существующее утверждение о более ранней закладке и более интенсивном развитии скелета конечностей у птенцовых птиц (Гофман, Ротт, 1961; Дживанян, 1965). Отличия в развитии скелета конечностей птенцовых птиц в сравнении с выводковыми становятся заметными после стадии 36 и касаются, главным образом, интенсивности замещения провизорного хрящевого скелета конечностей костным. Это можно рассматривать как один из аргументов в пользу того, что сначала группа птиц была единой и лишь на более поздних этапах филогенеза от нее отделилась ветвь птенцовых птиц. Перестройка эмбриогенеза у птенцовых птиц состояла в изменении в основном конечных этапов предплодного и плодного периодов развития.

Ключевые слова: птенцовые птицы, выводковые птицы, скелет конечностей, череп, эмбриогенез.

Formation of the Altricial Type Development of Birds. Kovtun M. F., Shatkovska O. V., Shatkovsky Yu. V. — The revision of traditional hypothesis of origin of the types development birds, using data on the limbs skeletal and skull embryogenesis of some altricial and precocial birds (*Corvus frugilegus*, *Riparia riparia*, *Coturnix japonica*, *Larus argentatus*), was carried out. It was shown that the appearance and the development (to stage 36) of the skeletal elements limbs of altricial and precocial birds pass synchronously. This fact refutes the assertion that development of the skeleton of altricial birds is more intensive and early. After stage 36 the substitution of the cartilaginous tissue by bone one is more intensive in the precocial birds. Perhaps that the reorganization of the embryogenesis of altricial birds lain in change of last stages of embryonic development.

Key words: altricial birds, precocial birds, limbs skeleton, skull, embryogenesis.

Вступ

У процесі еволюції в гомойотермних тварин сформувалося 2 типи розвитку: матуронатний та іматуронатний (для птахів частіше вживаються терміни — виводковий і нагніздний). Тварини різних типів розвитку відрізняються за характером протікання ембріонального і постембріонального періодів онтогенезу. Цей факт так чи інакше враховувався різними дослідниками і мав вплив на інтерпретацію даних. На основі поділу птахів за ознакою нагніздної і виводковості Е. Геккелем (цит. за Карташев, 1974) навіть була зроблена спроба побудови систематики класу Aves.

Однак на сьогодні проблема становлення матуронатності та іматуронатності у вищих хребетних не має належного наукового обґрунтування. Дискусійними залишаються питання відносно причин поділу на два типи розвитку гомойотермних тварин і шляхів його здійснення; про первинність того чи іншого типу та їх біологічне значення.

Зазначені питання більш докладно вивчалися у птахів. Існує гіпотеза, за якою зроблена спроба розгадати причини виникнення нагніздного типу розвитку птахів (Денисова, 1958; Гофман, 1952, 1955, 1962, 1968, 1977). При цьому автори дотримуються загальноприйнятої думки про первинність виводковості. Відповідно до цієї гіпотези нагніздний тип розвитку виник у зв'язку з дивергенцією харчування дорослих форм, які почали використовувати їжу недоступну для пташенят. Така ситуація могла скластися, наприклад, у птахів, які відловлюють комах у повітрі, рибідних та інших хижих птахів, у яких добування їжі потребує певної спеціалізації, недоступної пташенят. Найбільш

вірогідним виходом із даної ситуації були певні етологічні пристосування, внаслідок яких батьки повинні були годувати пташенят до тих пір, поки вони не будуть здатними самостійно добувати їжу. Саме на цій основі розвинувся інстинкт «піклування про потомство», який корелятивно викликав у ряді поколінь недорозвиненість деяких функцій у пташенят і, як наслідок, трансформацію постембріонального й ембріонального розвитку в наступних онтогенезах. Зміни у нагніздних птахів у порівнянні з виводковими виявились, на думку авторів гіпотези, в перебудові онтогенезу птахів, у появі гетерохроній в закладці деяких систем органів та в зміні темпів розвитку.

Ці уявлення підтверджено Д. Н. Гофманом та Н. Н. Ротт (1961), а пізніше К. А. Дживаняном (1965) при порівнянні розвитку скелета кінцівок в ембріогенезі нагніздних і виводкових птахів. Але цитовані автори порівнювали ембріони видів з різною тривалістю ембріогенезу. Дослідження останніх десятиріч не залишають сумніву, що за таких умов зародки порівнюваних птахів за сукупністю ознак знаходяться на різних ступенях розвитку (Болотников та ін., 1985). А тому при їх порівнянні виявлені відмінності в розвитку певних систем органів не можна однозначно кваліфікувати як гетерохронії. Метою даної статті є ревізія положень вищенаведеної гіпотези на основі дослідження розвитку в ембріогенезі черепа та скелета кінцівок представників нагніздних і виводкових птахів та викладення власного бачення проблеми становлення типів розвитку в еволюції птахів.

Матеріал і методи

Для вирішення поставленого завдання нами досліджено 215 ембріонів птахів з різним типом розвитку: перепілки японської (*Coturnix japonica* Temminck et Schlegel, 1849) — виводкового птаха, мартина сріблястого (*Larus argentatus* Pontoppidan, 1763) — напіввиводкового птаха, ластівки берегової (*Riparia riparia* Linnaeus, 1758) і грака (*Corvus frugilegus* Linnaeus, 1758) — нагніздних птахів.

Ембріональний матеріал по диким видах птахів зібраний в природних умовах, ембріони перепілки одержані шляхом штучної інкубації за допомогою інкубатора «Наседка 1». Ембріони датували за стадіями нормального розвитку. Для визначення стадій за основу взято таблиці нормального розвитку В. Гамбургера і Г. Гамільтона (Рагозіна, 1975), О. С. Габузова (1975), А. І. Шуракова (Болотников и др., 1985). Нами досліджувались ембріони від стадії 24 (стадія, на якій зафіксовано початок закладки скелета кінцівок птахів) до вилуплення.

Для вивчення органо- і гістогенезу скелета кінцівок використовували наступні методики: виготовлення серійних гістопрепаратів і фарбування їх за Маллорі; мікроскопічний аналіз гістопрепаратів; виготовлення тотально просвітлених препаратів з попереднім фарбуванням (за Simons, van Horn, 1979); мікроскопічне препарування й аналіз тотально просвітлених препаратів. Темпи осифікації скелета грудної і тазової кінцівок в ембріонів нагніздних і виводкових птахів визначали за методикою Т. Рогульської (Rogulska, 1963). Ступінь осифікації обчислювали як відношення сумарної довжини периостальних манжеток елементів стило-, зейго- і метаподія до сумарної довжини цих елементів.

Відносні темпи росту скелета кінцівок у нагніздних і виводкових птахів визначали за логарифмічним рівнянням простої алометрії (Мина, Клевезаль, 1976): $\lg y = \lg a + b \lg x$, де x — маса тіла ембріона, y — сума довжин закладок елементів стило-, зейго- і автоподія (довжина скелета кінцівки). У дослідження були залучені також матеріали по качці (пекінська порода) (Бордзиловская, 1955). Відносні темпи росту скелета кінцівок у ластівки, грака, перепілки і мартина досліджували на ембріонах від стадії 36 до вилуплення. Як початкова стадія 36 була вибрана тому, що на ній завершуються, в основному, процеси закладки і формування скелета кінцівок і в подальшому відбувається їх лінійний ріст. Саме цю фазу ембріонального росту описує рівняння простої алометрії (Мина, Клевезаль, 1976). Виходячи з цих же позицій, по качці брались до уваги дані від 12 доби інкубації до вилуплення. Достовірність отриманих результатів визначали статистично (Рокицкий, 1973).

Результати та обговорення

Гіпотеза М. Н. Денисової та Д. Н. Гофмана, яка пояснює становлення типів розвитку в еволюції птахів, на нашу думку, має ряд дискусійних положень. Це стосується в першу чергу тези про те, що становлення нагніздного типу розвитку пов'язане з появою гетерохроній в закладці деяких систем органів і зміною темпів їх розвитку.

Нами встановлено, що формування скелета кінцівок у нагніздних і виводкових птахів протягом зародкового і частини передплодового періодів ембріогенезу (до стадії 36) протікає в цілому синхронно. Виявлено, що у досліджених нагніздних і виводкових птахів основні скелетні елементи кінцівок закладаються на схожих стадіях ембріогенезу. Причому, синхронно відбувається закладка не тільки гомологічних, але й гомодинамних елементів скелета. Так, елементи стило- і зейгоподія з'являються у вигляді згушень мезенхіми на стадіях 24–26. Такі ж строки закладки проксимальних скелетних елементів було відзначено іншими

авторами для грудної кінцівки курки (представника виводкових птахів) (Dawd, Hinchliffe, 1971). Пальцеві промені закладаються у досліджених птахів на стадії 27, перші фаланги пальців — на стадії 29. Елементи проксимального ряду базиподія грудних і тазових кінцівок утворюються на стадіях 27–29. В утворенні елементів дистального ряду базиподія спостерігається деяка асинхронність між грудними і тазовими кінцівками: в тазових кінцівках скелетні елементи закладаються дещо раніше (на стадіях 29–30), в грудних — пізніше (на стадіях 30–32). Але така «асинхронність» притаманна як нагніздним, так і виводковим птахам. Таким чином, результати нашого дослідження не підтверджують існуюче уявлення про більш ранню закладку скелета кінцівок у нагніздних птахів.

Досить поширеним є уявлення, що органогенез скелета кінцівок у нагніздних птахів протікає більш інтенсивно, ніж у виводкових (Гофман, Ротт, 1961; Дживанян, 1965). Однак результати проведеного нами дослідження свідчать про те, що це положення справедливе лише частково. Виявлено, що у нагніздних і виводкових птахів формування специфічних «пташиних» структур скелета кінцівок, які утворюються в результаті злиття декількох закладок скелетних елементів («radiale», *carpometacarpus*, *tibiotarsus*, *tarsometatarsus*), відбувається на таких же стадіях розвитку (табл. 1).

Таблиця 1. Основні етапи органогенезу скелета кінцівок досліджених птахів

Table 1. Main stages of limbs skeleton organogenesis of some species of birds

Процеси, які відбуваються в кінцівках	Стадії розвитку зародка			
	Перепілка	Мартин	Ластівка	Грак
Грудна кінцівка				
Поява у вигляді згущення мезенхіми <i>ulnare</i>	27	27	27	27
Поява у вигляді згущень мезенхіми <i>radiale</i> , с. <i>radiale</i> , <i>intermedium</i>	29–30	29–30	29–30	29–30
Поява у вигляді згущень мезенхіми <i>carpalia distalia</i>	30	31	31	32
Злиття <i>intermedium</i> і с. <i>radiale</i>	30	30	30	30
Злиття <i>radiale</i> і с. <i>radiale</i> + <i>intermedium</i>	30	30	31	31–32
Злиття <i>ulnare</i> з <i>carpale distale</i> III	31	32–33	32	32–33
Злиття IV пальця з <i>metacarpale</i> III, або асиміляція його дистальним відділом зап'ястя	37	39	31	32
Злиття <i>carpale distale</i> I + II і <i>carpale distale</i> III + <i>ulnare</i>	35	34	34–35	34–35
Злиття <i>carpale distale</i> I + II і <i>metacarpale</i> I	34	34–35	34	34
Злиття <i>carpale distale</i> I + II і <i>metacarpale</i> II	35	35	34	34
Злиття <i>carpale distale</i> III + <i>ulnare</i> і <i>metacarpale</i> III	36	36	34	34
Початок зростання <i>metacarpalia</i> II і III в дистальній частині	37	38	37	37
Початок зростання <i>metacarpalia</i> II і III в проксимальній частині	40	43	40	40
Тазова кінцівка				
Поява у вигляді згущення мезенхіми <i>fibulare</i>	27	27	27	27
Поява у вигляді згущень мезенхіми <i>tibiale</i> + <i>centrale tibiale</i> , <i>intermedium</i>	29	29	29	29
Поява у вигляді згущення мезенхіми <i>tarsale distale</i> II + III + IV	29–30	29–30	29–30	29–30
Злиття <i>tibiale</i> + <i>centrale tibiale</i> , <i>intermedium</i>	30	30	31	31–32
Злиття проксимальних елементів передплюсни з <i>tibia</i>	31–34	32–35	31–34	32–35
Злиття дистального елемента передплюсни з <i>metatarsalia</i> II–IV	31–33	32–34	31–33	32–34
Початок зменшення відносних розмірів <i>fibula</i>	30	32	30	31
Злиття V пальця з <i>metatarsale</i> IV, або асиміляція його дистальним відділом передплюсны	37	35	31	33
Початок зростання <i>metatarsalia</i> II–IV	37	37	37	37

Що ж до асинхронності, то певні відмінності в розвитку скелета кінцівок у нагніздних і виводкових птахів стосуються лише деяких закладок елементів автоподія. Так, у нагніздних птахів закладки IV пальця грудної та V пальця тазової кінцівок зростаються з відповідними елементами кінцівок на більш ранніх стадіях розвитку, ніж у виводкових і напіввиводкових (табл. 1). Крім того, друга фаланга I, друга фаланга III і третя фаланга II пальців, які закладаються в грудних кінцівках виводкових птахів (і нерідко згодом зростаються з проксимально розміщеними фалангами), у нагніздних не закладаються взагалі.

Рання асиміляція закладок IV пальця грудної і V пальця тазової кінцівок іншими елементами базиподіїв, а також закладення відразу дефінітивної кількості фаланг пальців у нагніздних птахів є підтвердженням думки Д. Н. Гофмана та Н. Н. Ротт (1961) про те, що розвиток нагніздних птахів є більш економічний. У черепі досліджуваних нами нагніздних птахів також не закладаються відзначені для виводкових вилична (*os jugale*) та слізна (*os lacrimale*) кістки. Крім того, у представників нагніздних птахів розвивається менш повний хондрокраніум (попередник і основа для розвитку остеокраніума). Сукупність згаданих фактів свідчить на користь того, що нагніздні птахи більш молоді в філогенетичному відношенні, ніж виводкові.

Слід відзначити, що схожість у розвитку скелета кінцівок нагніздних і виводкових птахів у зародковому та передплодовому періодах не обмежується лише синхронністю протікання процесу органогенезу. Нами встановлено, що початок осифікації провізорного хрящового скелета кінцівок у нагніздних і виводкових птахів приходить на аналогічні стадії ембріогенезу (табл. 2). Закладки елементів стило- і зейгоподія починають осифікуватися у перепілки на стадіях 31–32, у мартина, ластівки і грака — на стадіях 32–33. Н. Холдер (Holder, 1978) відзначав, що у зародків курки осифікація скелета кінцівок починається також на стадіях 32–33. Наші матеріали свідчать, що до стадії 36 у нагніздних і виводкових птахів відмінності в інтенсивності осифікації скелета кінцівок незначні (більш детально див. Шатковська, 1999).

На особливу увагу заслуговують результати дослідження відносних темпів росту скелета кінцівок у нагніздних і виводкових птахів (табл. 3, рис. 1: графік побудовано в логарифмічному масштабі). Як видно з рисунка 1, відносні темпи росту кінцівок у різних видів птахів майже не відрізняються. Нами не виявлено достовірних відмінностей у відносних темпах росту як грудних, так і тазових кінцівок між дослідженими видами птахів. Складається враження, що на графіку (рис. 1) представлено лінії регресії для грудної і тазової кінцівок якогось одного гіпотетичного птаха. При цьому кінцівки кожного із досліджуваних птахів ростуть як кінцівки гіпотетичного птаха при певному значенні маси його тіла. Таким чином, взаємозв'язок типу розвитку птахів і відносного темпу росту їх органів локомоції в ембріогенезі нами не виявлено. Підтвердженням цього висновку є також дані, наведені в роботах Л. Кауфмана (Kaufman, 1930) і А. Л. Романова (Romanoff, 1967). Автори досліджували темп росту птахів на основі зміни маси їхнього тіла в ембріональному і постембріональному періодах онтогенезу і дійшли висновку, що відносна швидкість росту нагніздних і виводкових птахів істотно не відрізняється в ембріональному періоді і, навпаки, відрізняється в постембріогенезі — нагніздні ростуть протягом 1–2 тижнів значно швидше.

Із наведеного вище виходить, що відмінності в розвитку скелета кінцівок у нагніздних і виводкових птахів (тобто гетерохронії) були значно перебільшені в роботах цитованих вище авторів, причиною чого, насамперед, є дослідження ембріонів, датованих за добами інкубації. На нашу думку, той факт, що закладка елементів скелета та їхній розвиток (особливо специфічних структур) у нагніздних і виводкових птахів протягом зародкового та частини передплодового пе-

Таблиця 2. Початок осифікації закладок елементів скелета кінцівок у ембріонів досліджених птахів
 Table 2. The beginning of the ossification of limbs skeleton components anlages of some birds

Елементи скелета	Стадії розвитку зародка				
	Курка *	Перепілка	Мартин	Ластівка	Грак
Грудна кінцівка					
Humerus	32/33	31/32	32/33	32/33	32/33
Radius	32/33	31/32	32/33	32/33	32/33
Ulna	32/33	31/32	32/33	32/33	32/33
Digit I					
Metacarpale	після вилуп.	після вилуп.	після вилуп.	після вилуп.	після вилуп.
Phalanx I	38	37	39	після вилуп.	42
Phalanx II	45	40	45	—	—
Digit II					
Metacarpale	33	33	33	35/36	35
Phalanx I	38	37	37	42	40
Phalanx II	38	37	39	після вилуп.	42
Digit III					
Metacarpale	33	34	34	35/36	35
Phalanx I	після вилуп.	44	після вилуп.	після вилуп.	після вилуп.
Тазова кінцівка					
Femur	32/33	31/32	32/33	32/33	32/33
Tibia	32/33	31/32	32/33	32/33	32/33
Fibula	32/33	31/32	32/33	32/33	32/33
Digit I					
Metatarsale	39	40	42	42	39
Phalanx I	38	37	43	42	39
Phalanx II	39	39	43	після вилуп.	42
Digit II					
Metatarsale	32/33	32	33	34	34
Phalanx I	36/37	37	37	після вилуп.	41
Phalanx II	37	37	37	після вилуп.	42
Phalanx III	39	39	39	після вилуп.	42
Digit III					
Metatarsale	32/33	32	33	34	34
Phalanx I	37	37	37	після вилуп.	41
Phalanx II	38	37	37	після вилуп.	42
Phalanx III	38	37	38	після вилуп.	42
Phalanx IV	39	39	39	після вилуп.	42
Digit IV					
Metatarsale	32/33	32	33	34	34
Phalanx I	38	37	37	після вилуп.	після вилуп.
Phalanx II	39	38	37	після вилуп.	після вилуп.
Phalanx III	39	39	38	після вилуп.	після вилуп.
Phalanx IV	39	39	39	після вилуп.	після вилуп.
Phalanx V	39	39	39	після вилуп.	42

* Початок осифікації скелета кінцівок у зародків курки наведено за Holder, 1978.

ріодів проходить синхронно, можна розглядати, як один із аргументів на користь того, що спочатку група птахів була єдиною і лише на більш пізніх етапах філогенезу від неї відокремилась гілка до нагніздних.

Повертаючись до гіпотези М. Н. Денисової та Д. Н. Гофмана, слід відзначити, що становлення нагніздного типу розвитку птахів внаслідок переходу до харчування їжею, яка потребує певної спеціалізації для її добування і недоступна для пташенят, є мало імовірним. Існує багато прикладів, коли пташенята виводкових і напіввиводкових птахів довгий час не мають змоги самостійно харчува-

Таблиця 3. Коефіцієнт кореляції (r) і параметри алометричної залежності довжини кінцівок від маси тіла в ембріонів деяких видів птахів

Table 3. Coefficient of correlation (r) and parameters of allometrical dependence of limb length on mass of body in embryos of some species of birds

Вид	Кінцівка					
	грудна			тазова		
	г	a	b ± Sb	г	a	b ± Sb
Ластівка берегова	0,983	16,8	0,39 ± 0,026	0,984	20,5	0,50 ± 0,032
Грак	0,981	15,2	0,37 ± 0,026	0,981	16,4	0,47 ± 0,033
Мартин сріблястий	0,989	17,3	0,34 ± 0,016	0,995	17,6	0,45 ± 0,014
Качка (домашня)	0,991	13,7	0,36 ± 0,013	0,993	14,8	0,52 ± 0,017
Перепілка японська	0,967	12,0	0,34 ± 0,030	0,991	17,9	0,53 ± 0,024

тися їжею, яку зазвичай вживають дорослі птахи. Так, наприклад, звичайний фламінго (*Phoenicopterus roseus*) (виводковий тип розвитку) в дефінітивному стані харчується шляхом проціджування води і субстрату через цідильний фільтрувальний апарат, який утворений роговими пластинками клюву та верхньої частини язика. Подібний цідильний апарат у пташенят формується лише на третьому місяці життя. До цього часу батьки вигодовують потомство відрижкою із напівперетравленої їжі разом з виділеннями стінок стравоходу і передшлунка (Фауна..., 1991). Іншим прикладом вузької спеціалізації в добуванні їжі є представники куликів. За даними Н. С. Іванової (1971), крайня ступінь спеціалізації, яка проявляється в харчуванні ґрунтовими безхребетними у бекасових, а також молюсками у кулика-сороки, призводить до того, що пташенят цих груп довгий час вигодовують батьки. Самостійно харчуватися бекаси починають перед підйомом на крило, вальдшнепи — в місячному віці, а пташенята кулика-сороки — в віці біля 75 діб. У згаданих птахів перехід до самостійного харчування потребує певного ступеня розвитку дзьоба і навіть спеціального навчання. Таким чином, наявність крайньої спеціалізації в добуванні їжі не обов'язково передбачає становлення нагніздного типу розвитку. Більш вірогідним може бути те, що освоєння птахами нових харчових ніш відбувалося після, або паралельно із становленням нагніздності, але не передувало йому.

У той же час, досить провести поверхневий аналіз численних відомостей з екології нагніздних і виводкових птахів, щоб виявити чіткий взаємозв'язок типу розвитку птахів і умов їхнього існування. А саме: переважна більшість виводкових птахів — наземні та водні види, а більшість нагніздних — птахи, які гніздяться на деревах, кущах, скелях, в норах і дуплах, тобто в важкодоступних для хижаків місцях. Тому нам здається очевидним факт, що між типом розвитку й оточуючим середовищем новонароджених тварин, точніше умовами, в яких вони вилупляються і проводять першу частину свого життя (постембріогенез), існує прямий зв'язок. Примітними з цього приводу є результати дослідження Н. Н. Карташовим (Карташев, 1957) представників сімейства чистикових. Автор відзначав, що різниця в умовах гніздування, при відносній схожості інших особливостей екології, виявляється настільки чітко, що можна говорити про більшу «нагніздність» одного виду (тупік, який гніздиться в норах) і про більшу «виводковість» другого (кайра, яка відкладає яйця прямо на скельові виступи). До речі, постембріогенез найбільш вразливий період онтогенезу птахів, саме від успішного його подолання залежить виживання потомства.

Ми вважаємо, що інстинкт піклування про виживання потомства спонукав деякі види птахів до гніздування в важкодоступних для хижаків місцях, що стало

поштовхом до виникнення нагніздного типу розвитку. В свою чергу, становлення нагніздного типу розвитку було пов'язано з перебудовою онтогенезу в напрямку скорочення ембріонального і постембріонального періодів. Наприклад, що могло дати скорочення ембріогенезу для виживання потомства нагніздних птахів? Внаслідок скорочення ембріогенезу пташенята вилупляються певною мірою, образно кажучи, «недоношеними». У них недорозвинений кістковий скелет кінцівок, але добре розвинуті органи травної системи, а також збережені потенції до росту. Недорозвинення деяких структур і функцій, зокрема скелета кінцівок, обмежує рухливість пташенят, тобто призводить до свого роду природної іммобілізації. Завдяки цьому пташенята, які щойно вилупилися, не в змозі пересуватися по гнізду, що набагато зменшує ризик випасти із нього. Залишити таке гніздо з найменшим ризиком пташеня могло тільки за умови здатності до польоту. У нагніздних птахів відрізок часу від вилуплення до здатності літати значно скорочується порівняно із виводковими птахами. Останнє досягається інтенсивним остеогенезом, ростом і збільшенням маси тіла, зокрема літальної мускулатури, в перші 1–2 тижні постембріогенезу. У виводкових птахів найбільш інтенсивний ріст припадає на більш пізні терміни онтогенезу; проте ця інтенсивність, хоч і відбувається протягом більшого часу, ніж у нагніздних, завжди значно нижче, ніж у нагніздних (огляд щодо постембріогенезу поданий в роботі М. Н. Денисової, 1958). Таким чином, певну «недоношеність» можна трактувати як складову частину адаптації до нагніздності.

Повертаючись до питання перебудови ембріогенезу нагніздних птахів, яке є найбільш дискусійним і спираючись на результати власних досліджень, ми вважаємо, що ця перебудова полягала, головним чином, у зміні кінцевих етапів пренатального онтогенезу. Те, що скорочення ембріогенезу нагніздних птахів у порівнянні з виводковими відбулося за рахунок передплодового і, головним чином, плодового періодів, відзначалося А. М. Болотніковим та співавторами (1985: 138). Наші матеріали свідчать, що закладка і розвиток гомологічних структур у ембріонів нагніздних і виводкових птахів до стадії 36 (зародковий і частина передплодового періодів) протікають однаково; після стадії 36 спостерігаються відмінності в інтенсивності заміщення хрящового скелета кінцівок кістковим. У

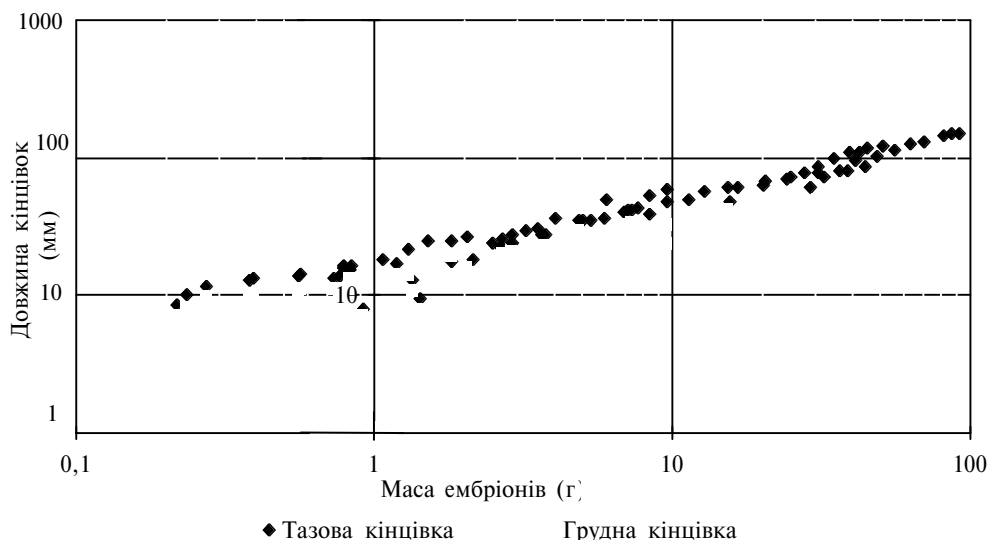


Рис. 1. Залежність між довжиною грудної, тазової кінцівок і масою тіла в ембріонів деяких видів птахів.

Fig. 1. Dependence of length of pectoral and pelvic limbs on mass of bodys of embryos of some species birds.

виводкових птахів темп осифікації стає значно вищим, ніж у нагніздних. На момент вилуплення у перепілки і мартина грудна кінцівка осифікується на 79 і 71%, а тазова — на 80 і 72%, а в ластівки і грака значення відповідних показників складають 53 і 60% в грудній, і 64, 66% — в тазовій кінцівках. Виявлено також, що у виводкових птахів раніше починається осифікація фаланг пальців (табл. 2), а також процес енхондральної резорбції в закладках трубчатих кісток. Так, у перепілки і мартина енхондральна резорбція в елементах стило- і зейгоподія починається на стадіях 36–37, в елементах метаподія — на стадіях 37–38, а у ластівки та грака — лише на стадіях 38 і 40 відповідно.

Подібна ситуація спостерігається при осифікації черепа, темпи якої у нагніздних птахів нижчі, ніж у виводкових. Крім цього, у нагніздних птахів має місце дещо інший порядок осифікації окремих кісток. Так, закладка квадратної кістки (*os quadratum*), яка зазнає найбільшого навантаження при роботі щелепного апарату, у грака починає осифікуватись тільки перед вилупленням (17 доба, стадія 42), а у курки ще в середині ембріогенезу (11 доба: Jollie, 1957, стадія * 37). Це при тому, що тривалість ембріогенезу цих птахів схожа, і в більшості зачатків кісток осифікація починається на схожих добах інкубації. Викладене вище дозволяє думати, що більш інтенсивна осифікація скелета виводкових птахів пов'язана із сильнішим навантаженням на нього відразу після вилуплення.

Важливим є також питання, що первинне в становленні нагніздного типу розвитку — перебудова онтогенезу чи етологічні пристосування? Ми віддаємо перевагу етології і, перш за все, посиленню інстинкту турботи про потомство і в зв'язку з цим гніздуванню в важкодоступних для хижаків місцях. Перебудова кінцевих етапів ембріогенезу, на нашу думку, є вторинною, але вона зіграла важливу роль в становленні селективності нагніздності та закріпленні нагніздного типу розвитку в філогенії птахів.

Висновки

Зачатки скелетних елементів кінцівок у вигляді згушень мезенхіми виникають у нагніздних і виводкових птахів на схожих стадіях ембріогенезу. У нагніздних і виводкових птахів синхронно відбувається формування специфічних для класу Птахи комплексних структур скелета кінцівок («*radiale*», *carpometacarpus*, *tibiotarsus*, *tarsometatarsus*), які утворюються шляхом злиття декількох закладок. Ці факти спростовують існуюче твердження про більш ранню закладку та інтенсивніший розвиток скелета кінцівок у нагніздних птахів.

Той факт, що формування скелета кінцівок нагніздних і виводкових птахів протягом зародкового та частини передплодового періодів ембріогенезу відбувається синхронно, може розглядатись, як один із аргументів на користь того, що спочатку група птахів була єдиною і лише на більш пізніх етапах філогенезу від неї відокремилась гілка до нагніздних.

За характером протікання процесів гістогенезу в закладках скелета кінцівок нагніздних і виводкових птахів ембріогенез умовно можна поділити на два періоди. У першому (зародковий і перша третина передплодового періодів) гістогенез скелетних тканин протікає синхронно; у другому (дві третини передплодового і плодовий періоди) спостерігається інтенсифікація процесів перихондрального костеніння та енхондральної резорбції у виводкових птахів, що свідчить на користь того, що перебудова ембріогенезу у нагніздних птахів полягала в зміні в основному кінцевих етапів передплодового і плодового періодів розвитку.

* Стадія розвитку ембріона курки визначена за таблицею нормального розвитку В. Гамбургера та Г. Гамільтона (Рагозіна, 1975).

Висунуто гіпотезу про те, що нагніздний тип розвитку міг розвинути в результаті посилення інстинкту піклування про потомство і в зв'язку з цим гніздуванню в важкодоступних для хижаків місцях. Перебудова кінцевих етапів ембріогенезу є вторинним явищем.

- Болотников А. М., Шураков А. И., Каменский Ю. Н., Добринский Л. Н.* Экология раннего онтогенеза птиц. — Свердловск : ЦНЦ АН СССР, 1985. — 228 с.
- Бордзиловская Н. П.* Эмбриональное развитие уток // Тр. Ин-та зоол. АН УССР. — 1955. — **12**. — С. 3–36.
- Габузов О. С.* Размножение и эмбриональное развитие перепелов : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1975. — 16 с.
- Гофман Д. Н.* О различиях в темпах роста и дифференцировки в эмбриональном развитии грача и курицы // Вестн. МГУ. — 1952. — № 3. — С. 55–62.
- Гофман Д. Н.* К вопросу о происхождении птенцового типа размножения у птиц // Бюл. МОИП. — 1955. — **60**, вып. 1. — С. 51–59.
- Гофман Д. Н., Ротт Н. Н.* Развитие скелета крыла в эмбриогенезе птиц разных типов размножения // Бюл. МОИП. — 1961. — **66**, вып. 1. — С. 40–53.
- Гофман Д. Н.* Зависимость количества желтка в яйцах птиц от характера гнездования и размеров тела // Бюл. МОИП. — 1962. — **67**, вып. 6. — С. 34–41.
- Гофман Д. Н.* Температурные условия эмбриогенеза скворца (*Sturnus vulgaris*) // Науч. докл. Высш. шк. Биол. науки. — 1968. — № 3. — С. 28–32.
- Гофман Д. Н.* Сходство и различия в морфогенезе зародышей птиц с разными сроками инкубации // Эволюция темпов индивидуального развития животных. — М. : Наука, 1977. — С. 234–244.
- Денисова М. Н.* Особенности роста птенцовых, полувыводковых и выводковых птиц // Уч. зап. МГУ. — 1958. — Вып. 197. Орнитология. — С. 165–181.
- Дживанян К. А.* К сравнительному эмбрио-гистогенезу скелета конечностей птиц при некоторых типах размножения : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Ереван, 1965. — 22 с.
- Иванова Н. С.* Сравнительное изучение размножения и постэмбрионального развития куликов : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1971. — 18 с.
- Карташев Н. Н.* Материалы по постэмбриональному развитию некоторых видов чистиковых птиц (отряд Alciforines) // Зоол. журн. — 1957. — **36**, вып. 6. — С. 909–920.
- Мина М. В., Клевезаль Г. А.* Рост животных. — М. : Наука, 1976. — 291 с.
- Рагозина М. Н.* Курица (*Gallus domesticus* L.) // Объекты биологии развития. — М. : Наука, 1975. — С. 463–504.
- Рокицкий П. Ф.* Биологическая статистика. — Минск : Выш. шк., 1973. — 320 с.
- Фауна мира: Птицы: Справочник /* Под ред. В. М. Галушин, Н. Н. Дроздов, В. Д. Ильичев и др. — М. : Агропромиздат, 1991. — 311 с.
- Шатковська О. В.* Скостеніння скелета кінцівок в ембріогенезі птахів з різним типом розвитку // Вестн. зоології. — 1999. — **33**, № 4–5. — С. 99–102.
- Dawd D. S., Hinchliffe J. R.* Cell death in the “opaque patch” in the central mesenchyme of the developing chick limb: a cytological, cytochemical and electron microscopic analysis // J. Embryol. Exp. Morph. — 1971. — **26**, N 3. — P. 401–424.
- Holder N.* The onset of osteogenesis in the developing chick limb // J. Embryol. Experim. Morphol. — 1978. — **44**. — P. 15–29.
- Jollie M. T.* The head skeleton of the chicken and remarks on the anatomy of this region in other birds // J. Morphol. — 1957. — **100**, N 3. — P. 389–436.
- Kaufman L.* Innere und aussere Wachstumsfaktoren // W. Roux. Arch. Entwicklungsmech. Organ. — 1930. — **122**, N 3. — S. 395–431.
- Rogulska T.* Differences in the process of ossification during the embryonic development of the chick (*Gallus domesticus* L.), rook (*Corvus frugilegus* L.) and black-headed gull (*Larus ridibundus* L.) // Zool. poloniae. — 1963. — **12**. — P. 223–233.
- Romanoff A. L.* Biochemistry of the avian embryo. — N. Y. : John Wiley, 1967. — 398 p.
- Simons E. V., van Horn J. R.* A new procedure for whole-mount alcian blue steining of the cartilaginous skeleton of chicken embryos, adopted to the clearing procedure in potassium hydroxide // Control mechanisms of skull morphogenesis. — Djogjakarta, 1979. — P. 281–292.
- Summerbell D.* A descriptive study of the rate of elongation and differentiation of the skeleton of the developing chick wing // J. Embryol. Exp. Morph. — 1976. — **35**, N 2. — P. 241–260.