

Н. В. БЕЛЬСКИЙ

**ПОСТЭМБРИОНАЛЬНЫЙ РОСТ И ДИФФЕРЕНЦИРОВКА
У ПТЕНЦОВЫХ ПТИЦ В ПРИРОДЕ***

РАЗВИТИЕ ЧЕРНОГО СТРИЖА (*APUS APUS APUS L.*)

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенoм 24 V 1948)

Рост и дифференцировка в развитии животного организма протекают, как известно, при определенных обратных взаимоотношениях; и в эмбриональном и в постэмбриональном периоде усилению процессов дифференцировки сопутствует ослабление интенсивности общего роста организма. В постэмбриональном периоде онтогенеза наиболее выраженные процессы дифференцировки обособляются лишь в тех органах, которые к моменту появления животного на свет находятся в состоянии довольно слабо дифференцированного зачатка. В случае постэмбрионального развития птиц, в частности, кроме системы органов размножения, сюда относятся также перьевые покровы птицы. Взаимоотношения дифференцировки этих органов с общим ростом тела остаются в принципе такими же, какие установлены и для эмбрионального развития (1-3).

Следует, однако, отметить, что данные, на основании которых установлен принцип этих взаимоотношений, относятся преимущественно к домашним формам. Так, соотношение роста и дифференцировки в эмбриональном периоде развития птиц исследовано лишь отчасти на диких представителях, главным же образом — на куриных эмбрионах (1). В постэмбриональном периоде исследования были проведены, кроме того, на домашних водоплавающих (2, 3) и на голубях (4). Правда, рост птиц, особенно в постэмбриональном периоде, изучался у многих диких форм (5), однако вопрос о взаимоотношении роста и дифференцировки при этом, как правило, не затрагивался. В то же время следует предполагать, что на постэмбриональных стадиях, в условиях одомашнивания, наиболее резкие изменения в своем развитии организм претерпевает именно в соотношении роста и дифференцировки. В силу этого нельзя не признавать желательным дальнейшее изучение фактического материала на диких формах.

Объектом данного исследования является черный стриж (*Apus apus apus L.*), который был взят для изучения отчасти в силу некоторого своеобразия в биологии его размножения и развития. Изложенные ниже наблюдения касаются данных о постэмбриональном развитии 8 птенцов стрижей, общий рост тела которых и дифференцировка оперения были прослежены в природных условиях до 40-дневного возраста.

По данным настоящего исследования, вес стрижа при вылуплении из яйца составляет всего 2 г. К 20—22-дневному возрасту рост стри-

* Доложено в орнитологической секции Всесоюзного об-ва охраны природы 16 V 1947 г.

жа полностью заканчивается. Вес птенца к этому времени увеличивается до 43 г, что составляет 20-кратное увеличение за 20-дневный период развития. Возрастные изменения веса и константа постэмбрионального роста стрижа представлены в табл. 1.

Таблица 1
Рост тела и развитие оперения у стрижа

Возраст в днях	Вес в г	Константа роста	Развитие 4-го махового			Возраст в днях	Вес в г	Константа роста	Развитие 4-го махового				
			длина пера в мм	дифференцировка (длина опахала)					длина пера в мм	дифференцировка (длина опахала)			
				в мм	в %					в мм	в %		
0	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	5	1,374	—	—	—	14	34	0,457	16	3,0	2,9		
4	8	1,750	—	—	—	16	39	1,164	26	10	10,2		
6	12	1,417	—	—	—	18	41	0,475	34	14	13,6		
8	18	1,822	1	—	—	20	42	0,252	42	21	20,4		
10	24	1,584	3	—	—	22	43	0,264	51	31	30,1		
12	32	1,872	11	0,5	0,5	24	42	—	58	39	37,8		
						30	39	—	80	67	65,0		
						36	36	—	98	91	88,3		
						40	25	—	108	103	100,0		

Анализ приведенных данных показывает, в частности, что наиболее интенсивный рост стрижа имеет место в период первых 12 дней, в течение которых среднее значение константы составляет 1,636. В дальнейшем интенсивность роста падает, и процесс развития переходит во второй период; с 13-го дня до конца роста птицы среднее значение константы роста снижается до 0,522. На этом постэмбриональный рост стрижа и заканчивается. Однако далеко еще не законченным оказывается к этому времени его развитие.

Оперение стрижа ко времени окончания роста весьма слабо развито. Зачатки маховых и рулевых перьев появляются в 8-дневном возрасте. Около 12-го дня начинается процесс дифференцировки крупного оперения — формирование и развертывание опахала перьев, которое протекает вначале медленно и оказывается сравнительно очень продолжительным. В результате, развитие крупного оперения заканчивается лишь к 38—40-дневному возрасту птицы, когда общая длина маховых доходит до 10—12 см.

Таким образом, процессы дифференцировки в постэмбриональном развитии, связанные с развитием оперения, по сравнению с общим ростом птицы сильно запаздывают. Это обстоятельство, несомненно, и является одной из причин позднего оставления гнезда молодыми стрижами.

При дальнейшем анализе взаимоотношений роста и дифференцировки путем сопоставления соответствующих данных характерные особенности в развитии стрижа выступают еще более резко. Из табл. 1 видно, что начало интенсивной дифференцировки оперения стрижа совпадает с окончанием первого периода роста; в 12-дневном возрасте, когда начинается развертывание и увеличение опахала крупных перьев, интенсивность общего роста значительно снижается.

Процесс дифференцировки идет вначале слабо и продолжается уже после полного окончания роста. Именно, рост стрижа заканчивается к 20—22-дневному возрасту, дифференцировка же оперения к этому времени едва доходит до одной трети. Следовательно, возникает известный, более выраженный, чем обычно, разрыв во времени между общим ростом и дифференцировкой оперения птицы. Эта

особенность в развитии, характерная, повидимому, для многих птенцовых, подтверждается, как оказалось, и другим исследованием на стрижах (6).

Соответствующая интерпретация этого факта лучше всего может быть дана на основе сравнительного анализа полученных результатов. При сопоставлении их с имеющимися данными по развитию домашних птенцовых следует отметить, прежде всего, сходство в распределении периодов или стадий постэмбрионального развития у стрижей и у изученных раньше голубей. Это позволяет провести и дальнейшее сравнение по развитию указанных не близких видов птиц. Существенные различия в росте и развитии касаются здесь как процесса роста, который у стрижей оказывается заметно более интенсивным, чем у голубей, так и процессов дифференцировки оперения. Рост крупных перьев начинается у стрижей несколько позднее, а процесс дифференцировки их протекает вначале менее интенсивно. Наглядно это представлено на рис. 1.

Кривые рисунка показывают, что к окончанию роста голубя в 26—28-дневном возрасте дифференцировка крупного оперения до-

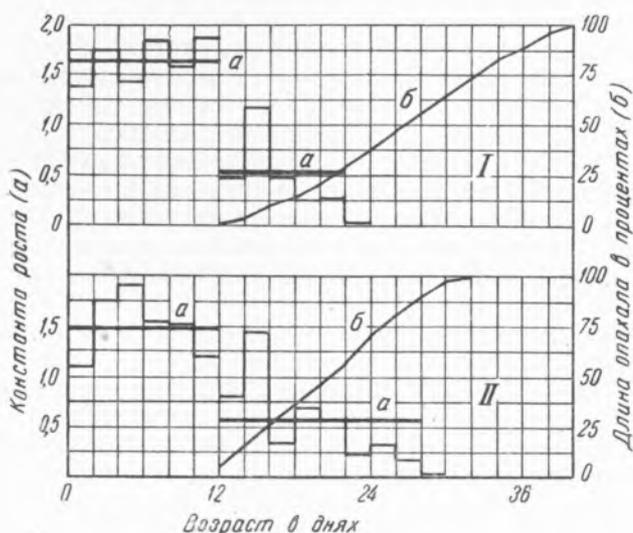


Рис. 1. Рост тела и развитие оперения стрижа (I) и голубя (II)

ходит у этих птиц до 80—90%, т. е. почти полностью заканчивается. При окончании же роста стрижа в 22-дневном возрасте дифференцировка маховых перьев составляет всего 30%, т. е. менее одной трети.

В этом последнем случае дальнейшее развитие организма идет преимущественно за счет процесса дифференцировки.

Подобное распределение во времени процессов роста и дифференцировки имеет, повидимому, известное биологическое значение. Период размножения у стрижей, как известно, очень ограничен. Исторически это должно было способствовать ускоренному развитию молодняка, и ускорение это шло, скорее всего, путем приспособления постэмбрионального развития. Значительное разграничение во времени указанных выше процессов является, вероятно, таким приспособлением, так как оно дает, повидимому, наибольшую эффективность не только роста и дифференцировки в отдельности, но и ускорения развития всего организма в целом. Об этом можно судить хотя бы по конечному результату.

Несмотря на то, что весь период постэмбрионального развития, включая дифференцировку оперения, у стрижа несколько более продолжителен, отношение массы (длины) перьев по крупным птерилиям к объему (весу) тела в конце развития является несравненно более высоким для стрижа, нежели для голубя. Следует добавить, что характер развития стрижа в этом отношении едва ли является исключением; можно предполагать, что более или менее выраженное разграничение роста и дифференцировки в постэмбриональном развитии может встречаться у значительного числа птенцовых птиц.

Описанные внутренние изменения в постэмбриональном развитии тесно связаны с влиянием внешних факторов. В природных условиях на севере период размножения птиц, включая период роста молодых, приходится, как и у нас, для стрижа, на время с наибольшей продолжительностью дня. Такая приуроченность периода роста птенцов к сезону с длительным освещением часто соответствует необходимости добывания весьма большого количества корма для молодняка и создает, таким образом, более благоприятные условия развития, в первую очередь в отношении возможности питания. Фактор света, следовательно, как бы усиливает влияние другого мощного внешнего фактора — питания.

Параллельно этому, а вероятно, и вследствие этого и сам внутренний механизм развития в части соотношения роста и дифференцировки, как мы видели, изменяется в сторону как наиболее полной реализации наследственно обусловленных размеров тела, так и усиления темпов развития организма. Постэмбриональное развитие стрижа представляет пример этого даже в умеренных широтах. В прежнем исследовании (7) сходное состояние в развитии было создано экспериментально: при оптимальном питании голубя интенсифицируется стадия роста и несколько запаздывает наступление дифференцировки оперения.

Таким образом, на основании изложенных данных, повидимому, может получить некоторое объяснение известное явление увеличения размеров тела животного в северных широтах (правило Бергмана). Это явление в своей основе также имеет, скорее всего, изменения в постэмбриональной стадии онтогенеза. Последние в принципе могут оказаться сходными с описанными выше. Предполагаемые особенности в постэмбриональном развитии птиц на севере, приводящие к увеличению конечных размеров тела, заключаются, вероятно, и в изменении соотношения роста и дифференцировки. Это может быть связано преимущественно с влиянием внешних условий и в первую очередь с интенсификацией питания на фоне резкого увеличения длительности рабочей (световой) части суток.

Институт зоологии и
Пушкинская зоологическая станция
Московского государственного университета
им. М. В. Ломоносова

Поступило
15 V 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ И. И. Шмальгаузен, Рост животных, 1935. ² Г. Г. Штрайх и Е. А. Светозаров, Усп. зоотехн. наук, 1, 235 (1935). ³ Г. Г. Штрайх и Е. А. Светозаров, там же, 11, 41 (1936). ⁴ Н. В. Бельский, ДАН, 49, № 9 (1945). ⁵ Л. П. Познанин, ДАН, 54, № 3 (1946). ⁶ E. Weitnauer, Ornithol. Beob., Bern, 1947. ⁷ Н. В. Бельский, ДАН, 58, № 7 (1947).