

ГЕТЕРОХРОНІЇ І МОДЕЛЬ РОЗВИТКУ ПТАХІВ

Онтогенез, гетерохронії, нагніздні птахи, виводкові птахи.

Термін «гетерохронія» (від гетеро... і грецьк. *chronos* - час) означає зміну строків закладки і темпів розвитку органів у потомків в порівнянні з їх предками. Ернст Геккель, який увів це поняття в біологію, використовував його для ряду виключень зі своєї теорії рекапітуляції.

Де Бір [1] розширив і дещо змінив поняття «гетерохронії». Він детально вивчав явища гетерохронії і дійшов висновку, що здебільшого спостерігається саме гетерохронний розвиток організмів, а не рекапітуляція. Де Бір виділив декілька типів гетерохроній. Особливого значення він надавав неотенії. Де Бір зазначав, що явище неотенії має глибокий макроеволюційний потенціал, тоді як інші типи, причому саме ті, що ведуть до рекапітуляції, дали лише дрібні структурні модифікації. В подальшому розробкою поняття «гетерохронія» займалися С. Гулд, П.Олберч [2], С. Райс [1] та інші. Виділяють декілька типів гетерохронії: ретардацію чи неотенію, прогенез, акселерацію, гіперморфоз, передування зміщення і затримку зміщення.

Становлення певної моделі розвитку організмів пов'язане з гетерохронними змінами онтогенезу. У гомойотермних тварин виділяють матуронатний та іматуронатний типи розвитку (для ссавців частіше вживаються терміни „зріло” і „незрілонароджувані”; для птахів – „виводкові” і „нагніздні”). Представники різних типів розвитку відрізняються за характером проходження ембріонального і постембріонального періодів онтогенезу. Матуронатні тварини народжуються зрячими, вкритими теплоізоляційним покривом (шерстю у ссавців і пухом у птахів), здатними самостійно пересуватись і знаходити їжу. Іматуронатні тварини народжуються сліпими, голими і тривалий час потребують опіки батьків.

Еволюційне значення матуронатності і іматуронатності здавна привертало увагу вчених. Проте, сьогодні залишається ряд дискусійних питань, пов'язаних зі становленням типів розвитку в еволюції хребетних. В статті будуть розглянуті гетерохронні зміни онтогенезу у нагніздних птахів, які забезпечили їм перехід на якісно новий рівень розвитку.

Матеріал і методика досліджень

Дослідження проведено на ембріонах птахів з різним типом розвитку: перепілки японської (*Coturnix japonica*) - виводковий птах; мартині сріблястому (*Larus argentatus*) - напіввиводковий птах; ластівці береговій (*Riparia riparia*) і граку (*Corvus frugilegus*) - нагніздні птахи.

Ембріональний матеріал датовано за стадіями нормального розвитку. Для визначення стадій за основу були взяті таблиці нормального розвитку В. Гамбургера і Г. Гамільтона [3], А.І. Шуракова [4]. Основними методами дослідження були: виготовлення гістопрепаратів і фарбування їх за Маллорі; одержання тотально просвітлених препаратів з попереднім фарбуванням. Ступінь осифікації скелета грудної і тазової кінцівок у досліджених птахів визначався за методикою Т. Рогульської [5].

Результати дослідження та їх обговорення

Становлення матуронатного і іматуронатного типів розвитку у хребетних докладніше досліджено на прикладі птахів. Було висунуто гіпотезу про те, що предковою моделлю розвитку у птахів є виводковий тип розвитку [6, 7, 8, 9]. Нагніздний тип розвитку сформувався на основі виводкового в результаті певних гетерохронних змін онтогенезу.

Останнім часом ці уявлення дещо похитнулись. Причиною тому є палеонтологічні знахідки деяких динозаврів [10, 11, 12]. Аналізуючи їх, вчені дійшли висновку, що іматуронатний тип

розвитку був притаманний вже деяким динозаврам. Звідси з'явилась гіпотеза поліваріантного походження нагніздного і виводкового типу розвитку птахів [13, 14].

Отримані нами дані свідчать на користь первинності виводкового типу розвитку у птахів. При дослідженні ембріогенезу скелета кінцівок у птахів із різним типом розвитку нами було відмічено дещо спрощену модель анатомічного формування скелета кінцівок у нагніздних птахів [6]. Зокрема, закладки IV пальця грудної і V пальця тазової кінцівок у нагніздних птахів зростаються з відповідними елементами скелета на більш ранніх стадіях розвитку, ніж у виводкових і напіввиводкових. А другі фаланги I, III пальців і третя фаланга II пальця грудної кінцівки, які закладаються у виводкових птахів і здебільшого зростаються з проксимально розташованими фалангами, у нагніздних птахів не закладаються взагалі. Ю.В. Шатковським [15] була відмічена менша ступінь розвитку хондрокраніума, а також відсутність закладки виличної кістки у черепі нагніздних птахів. Іншими словами, у птахів з нагніздним типом розвитку ми спостерігаємо економічніший, прогресивніший розвиток, ніж у виводкових. Ці факти свідчать на користь того, що нагніздні птахи молодші в філогенетичному відношенні.

Які ж гетерохронні зміни онтогенезу забезпечили нагніздним птахам перехід на якісно новий тип розвитку? Відповідь на це запитання намагались знайти вчені, досліджуючи різноманітні аспекти онтогенезу нагніздних і виводкових птахів. Особливо в цьому відношенні варто відзначити праці Д.Н. Гофмана, Н.Н. Ротт [7], К.А. Дживаняна [8]. Досліджуючи формування скелета кінцівок у птахів різних типів розвитку вчені дійшли висновку, що гетерохронії характерні для ранніх етапів розвитку нагніздних птахів і проявляються вже при закладці скелета кінцівок. Нами проводилось подібне дослідження, але результати лише частково підтвердили висновки, зроблені вище згаданими авторами [15]. Зокрема, нами не було виявлено ранніх проявів гетерохронного розвитку нагніздних птахів, у порівнянні з виводковими. Встановлено, що закладка і формування специфічних структур, які визначають особливості будови скелета кінцівок птахів (carpometacarpus, tarsometatarsus, tibiotarsus), у нагніздних і виводкових птахів відбувається синхронно [15]. Цей період «синхронного» розвитку триває протягом зародкового і частини передплодового періоду ембріогенезу (до стадії 36). Після завершення основних формотворчих процесів спостерігається асинхронізація розвитку нагніздних і виводкових птахів.

На основі власних матеріалів і літературних даних ми проаналізували гетерохронні зміни, які відбулися в онтогенезі нагніздних птахів у порівнянні з виводковими. Гетерохронії стосуються як ембріогального (частина передплодового і плодовий періоди), так і постембріонального періодів онтогенезу і мають різний характер.

В ембріогенезі нагніздних птахів гетерохронні зміни носять характер ретардації і прогенезу (у визначенні типів гетерохронії ми дотримувались відповідної класифікації П. Олберч [2]). Тобто, у нагніздних птахів у порівнянні з виводковими відбулося зниження темпів розвитку на кінцевих етапах ембріогенезу (ретардація), і власне скорочення кінцевих етапів ембріогенезу (прогенез). Зниження темпів розвитку ембріонів нагніздних птахів проявляється, в основному, в падінні темпів заміщення хрящової тканини кістковою. Цікавим в цьому відношенні є те, що початок осифікації скелета кінцівок у нагніздних і виводкових птахів припадає на початок передплодового періоду ембріогенезу (стадії 32-33). Відповідно до стадії 36 темпи осифікації скелета кінцівок у нагніздних і виводкових птахів мало відрізняються [15]. Після стадії 36 відставання темпів осифікації скелета кінцівок у нагніздних птахів стає помітнішим. У нагніздних птахів знижуються темпи осифікації елементів стило-, зейго- і автоподія, та, на відміну від виводкових, майже не осифікуються фаланги пальців. Скорочення ембріогенезу нагніздних птахів за рахунок кінцевих періодів (передплодового і, здебільшого, плодового) переконливо показали в своїй роботі А. М. Болотніков зі співавторами [4].

Гетерохронні зміни в постембріональному періоді онтогенезу нагніздних птахів носять дещо інший характер. А саме акселерації, тобто підвищення темпів розвитку в порівнянні з виводковими і знову ж таки прогенезу, тобто скорочення періоду розвитку. Більш високі темпи росту нагніздних птахів, в порівнянні з виводковими, показані нами як на прикладі темпів росту скелета кінцівок [16], так і рядом авторів на прикладі інших систем органів [17, 18].

Кінцем постембріонального періоду зручніше вважати завершення періоду лінійного росту пташенят. У птахів, як відомо, період росту скінчений [18]. Тривалість його варіює: найдовший період росту спостерігається у великих птахів; серед дрібних і середніх за розмірами птахів коротший період росту характерний для птахів з нагніздним типом розвитку. На кінець гніздового періоду життя пташенята з нагніздним типом розвитку досягають розмірів і маси дорослих особин, або навіть мають дещо більшу масу тіла, ніж дорослі. Перед вильотом із гнізда батьки перестають

годувати пташенят і їх маса падає. Враховуючи порівняно короткий період гніздового життя нагніздних птахів (здебільшого він триває від 10 до 30 днів), період їхнього росту закінчується швидко. У виводкових птахів, здебільшого, спостерігається повільний ріст розмірів і маси тіла. Розмірів дорослих особин вони досягають щонайменше в двомісячному віці. Але ріст може продовжуватись і далі [18]. Варто зазначити, що незважаючи на гетерохронні зміни в ембріональному і постембріональному періодах онтогенезу у нагніздних птахів, у порівнянні з виводковими, статевої зрілості, в більшості випадків, вони досягають одночасно - через рік. Тобто, якщо розглядати співвідношення темпів розвитку соматичних і статевих систем органів, то відбулося прискорення розвитку соматичних органів у нагніздних птахів, темп розвитку статевих органів не змінився.

Постає запитання: “Яка причина подібної перебудови онтогенезу?” Пояснити це можна з позиції того, що даний період онтогенезу дуже важливий і успішне подолання його має велике біологічне значення. Період гніздового життя вразливий для птахів. Це підтверджується літературними даними. Відомо, що місцезнаходження гнізда птахів прямо пов’язане з виживанням потомства. Оскільки основною причиною загибелі пташенят є хижаки [19], то, як правило, чим краще захищене гніздо, тим більша вірогідність виживання виводка. Наприклад, у нагніздних птахів, які розміщують свої гнізда в важкодоступних місцях, виживання вище в порівнянні з такими, що гніздяться відкрито. За даним Лека [19] у горобинних птахів, що гніздяться відкрито, частка яєць, з яких вилупляються і вилітають пташенята варіює від 22 до 59%, а у горобинних дуплогніздників - 67%. У виводкових птахів смертність вища, ніж у нагніздних: лише 25% відкладених яєць дають оперених пташенят. Висока смертність пташенят виводкових птахів компенсується значно більшою кількістю яєць в кладці, в порівнянні з нагніздними.

Отже, перебудова онтогенезу повинна бути направлена на прискорення розвитку організму і найшвидше покидання гнізда. Пташенята, які вилупилися на землі, залишають свої гнізда за допомогою тазових кінцівок, розбігаючись і розміщуючись неподалік від гнізда, що підвищує виживання виводка в цілому [19]. У виводкових птахів в другій половині ембріонального періоду зберігається інтенсивна осифікація скелета кінцівок, темпи росту тазових кінцівок вищі, ніж грудних. Іншими словами, спостерігається підготовка локомоторних органів до безпосереднього функціонування відразу після вилуплення.

Розміщення гнізд в важкодоступних для хижаків місцях призводить до того, що пташенята, які вилупляються, або не в змозі залишити сховище відразу після вилуплення, або робити їм це небезпечно. Залишити таке гніздо пташеня може зазвичай лише будучи здатним літати. Такий тип передбачає перебудову ембріонального і, головним чином, постембріонального періодів розвитку в напрямку найшвидшого покидання гнізда за допомогою польоту. Це підтверджується результатами нашого дослідження. В постембріогенезі темпи росту грудних кінцівок вищі, ніж тазових; і у нагніздних птахів темпи росту кінцівок вищі, ніж у виводкових [16].

Зниження темпів розвитку нагніздних птахів в ембріональному періоді має також адаптивне значення. Вилупляючись «недорозвиненими», пташенята обмежені в рухливості, що зменшує ризик випасти з гнізда. З іншого боку, оскільки нагніздні птахи вилупляються на більш ранніх стадіях розвитку, вони зберігають більше потенцій для активного росту і розвитку, ніж виводкові [17]. У перші тижні постембріогенезу у нагніздних птахів спостерігаються вищі темпи росту і збільшення маси тіла, ніж у виводкових. У виводкових птахів інтенсивніший ріст припадає на пізніші етапи онтогенезу, проте ця інтенсивність, хоч і триває протягом більшого часу ніж у нагніздних, завжди значно нижче, ніж у нагніздних. Отже, певну “недорозвиненість” можна трактувати як складову частину адаптації до нагніздності.

На наш погляд, перебудова онтогенезу шляхом прогенезу і, відповідно, ретардації в ембріональному і акселерації в постембріональному періодах зіграла важливу роль в становленні селективності нагніздності і закріпленні нагніздного типу розвитку у філогенії птахів.

Висновки

1. Становлення нагніздного типу розвитку у птахів пов’язано з гетерохронними змінами ембріонального і постембріонального періодів онтогенезу.
2. В ембріональному періоді онтогенезу нагніздних птахів гетерохронії носять характер ретардації (уповільнення темпів розвитку) і прогенезу (скорочення ембріогенезу).
3. В постембріональному періоді онтогенезу гетерохронії носять характер акселерації (прискорення темпів розвитку) і прогенезу (скорочення постембріогенезу).

ЛІТЕРАТУРА

1. Rice S.H. The analysis of ontogenetic trajectories: When a change in size or shape is not heterochrony // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1997. – V. 94. – p. 907-912.
2. Alberch P., Gould S.J., Oster G.F., Wake D.B. Size and shape in ontogeny and phylogeny // *Paleobiology.* - 1979. - V.5. - P. 296-317.
3. Рагозина М. Н. Курица (*Gallus domesticus* L.) / Объекты биологии развития. - М.: Наука, 1975. - С. 463-504.
4. Болотников А. М., Шураков А. И., Каменский Ю. Н., Добринский Л. Н. Экология раннего онтогенеза птиц. - Свердловск: ЦНИИ АН СССР, 1985. - 228с.
5. 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. - V. 12. - P. 223-233.
6. Гофман Д. Н. К вопросу о происхождении птенцового типа размножения у птиц // Бюллетень МОИП. - 1955. - Т. 60, В. 1. - С. 51-59.
7. Гофман Д. Н., Ротт Н. Н. Развитие скелета крыла в эмбриогенезе птиц разных типов размножения // Бюллетень МОИП. - 1961. - Т. 66, В. 1. - С. 40-53.
8. Дживанян К. А. К сравнительному эмбрио-гистогенезу скелета конечностей птиц при некоторых типах размножения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Ереван, 1965. - 22с.
9. Portmann A. Ontogenesetypus und Cerebralisation in der Evolution der Vogel und Saugler // *Rev. Suisse zool.* - 1951. - V. 54, N 3. - P. 427-434.
10. Chure D., Turner C., Peterson F. An embryo of *Captosaurus* from the Morrison formation (Jurassic, Middle Tithonian) in Dinosaur National Monument, Utah. *Dinosaur Eggs and Babies* // Cambridge University Press.- 1994.- P.298-311
11. Horner J.R., Makela R. Nests of juveniles provide evidence of family structure among dinosaurs // *Nature.* - 1979.- V. 282. - P. 296-298.
12. Jacobs L.L., Winkler P.A., Murry P.A., Maurice J.M. A nodosaurid scuteling from the Texas shore of the Western Interior Seaway. *Dinosaur Eggs and Babies* // Cambridge University Press.- 1994.- P.337-346.
13. Starck J.M. Comparative morphology and cytokinetics of skeletal growth in hatchlings of altricial and precocial birds // *Zool. Anz. (Jena).* 1996. - V.235 - N1. - P.53-75.
14. Starck J.M., Ricklefs R.E Evolution within the altricial-precocial spectrum // Oxford university press. - New York, 1998. - P. 3-380.
15. Ковтун М.Ф., Шатковська О.В., Шатковський Ю.В. Становлення нагніздного типу розвитку птахів // Вісник зоології. - 2003.- №37(2). - С.51-59.
16. Ковтун М.Ф., Шатковська О.В., Шатковський Ю.В. Ріст скелета кінцівок в постембріогенезі нагніздних і виводкових птахів // Вісник Білоцерківського державного аграрного університету. - 2004. - В.29. - С.221-225.
17. Денисова М. Н. Особенности роста птенцовых, полувыводковых и выводковых птиц // Уч. зап. МГУ. - 1958. - В. 197. Орнитология. - С. 165-181.
18. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных.- М.: Наука, 1976.- 291 с.
19. Михеев А.В. Биология птиц. Полевой определитель птичьих гнезд. - М.: Цетадель, 1996. - 460с.

Shatkovska O. V.

HETEROCHRONIES AND DEVELOPMENT MODEL OF BIRDS

Heterochrony changes of ontogenesis of altricial and precocial birds, which provided them the passing to the qualitative new model of development, was studied. It is established that heterochronies take place both in an embryogenesis and postembryogenesis. In altricial birds embryogenesis heterochronies take character of retardation and progenesis and character of acceleration and progenesis in their postembryogenesis.

Надійшла 20.04.2007 р.