

АКАДЕМИЯ НАУК ТУРКМЕНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ

ОРНИТОЛОГИЯ В СССР

КНИГА ПЕРВАЯ

Пятая Всесоюзная орнитологическая конференция

ИЗДАТЕЛЬСТВО «ЫЛЫМ»
АШХАБАД 1969

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Канд. биол. наук Г. С. Бельская (ответственный секретарь),
проф. Н. А. Гладков, проф. Г. П. Дементьев, проф. А. К. Рустамов
(ответственный редактор), канд. биол. наук А. О. Ташлиев
(зам. редактора), канд. биол. наук Е. И. Щербина

EDITORIAL BOARD

Cand. of biol. science G. S. Bel'skaya (executive secretary), prof.
N. A. Gladkov, prof. G. P. Dement'yev, prof. A. K. Rustamov
(editor-in-chief), cand. of biol. science A. O. Tashliyev (assistant editor-in-chief), cand. of biol. science E. I. Shcherbina

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ПТИЦ И НЕКОТОРЫЕ ПЕРСПЕКТИВЫ ЕЕ РАЗВИТИЯ

Н. Н. ДАНИЛОВ, С. С. ШВАРЦ

(Свердловск)

По ряду причин экологическая физиология птиц развивалась медленнее, чем млекопитающих. Лишь отдельные разделы этого важного направления современной биологии привлекли к себе специальное внимание исследователей (энергетический обмен, физиология терморегуляции, условно-рефлекторная деятельность). Развитие экологической физиологии птиц страдает не только фрагментарностью исследований, которая в значительной степени компенсируется глубокой разработкой отдельных проблем (работы Л. Н. Промптова, Л. В. Крушинского, И. А. Шилова, В. Р. Дольника и др.), но и известным отставанием уровня идей. О недостаточном развитии работ в этом направлении можно судить хотя бы по тому, что в девяти сборниках «Орнитологии» из 680 напечатанных статей на долю экологической физиологии приходится всего 14. При этом половина из них посвящена условно-рефлекторной деятельности, а остальные примерно поровну делятся между энергетикой и сезонной ритмикой.

В настоящее время почти общепризнано, что элементарной формой существования вида, элементарной формой его приспособления к среде являются не отдельные индивиды, а популяция как интегрированное целое. Для того, чтобы понять пути освоения видом определенной среды обитания, необходимо исследовать его общепопуляционные особенности. Морфология всегда в истории науки прокладывала путь физиологии (от формы к функции), и не случайно сейчас уже

можно говорить о популяционной морфологии, но популяционная физиология только зарождается. Заслуживает внимания, что этот важный шаг в развитии зоологии сделан в основном териологами. Нет еще популяционной морфологии птиц, а популяционный подход к изучению физиологии птиц еще не реализован даже в частных исследованиях. Поэтому в нашем сообщении мы кратко характеризуем основные направления, сложившиеся в физиологической экологии птиц, а затем высказываем общие соображения о путях развития тех ее разделов, которые еще завоевывают права гражданства. Мы стремились показать, что их конкретная направленность определяется общими биологическими особенностями птиц как класса. При этом мы сочли возможным напомнить о некоторых хорошо известных фактах, которые, как нам представляется, недостаточно учитываются при прогнозировании путей развития физиологии и экологии птиц.

Начало эколого-физиологическим исследованиям в нашей стране было положено, опять же на млекопитающих, Н. И. Калабуховым. При этом сразу был поднят широкий круг вопросов и намечены основные пути их развития.

В 30-х годах сложилась группа, интенсивно исследовавшая морфо-физиологические закономерности сезонной ритмики птиц, уделявшая главное внимание сезонной изменчивости гонад и щитовидной железы, влиянию на них светового режима и роли гормональной деятельности в процессах роста и развития. В эту группу вошли В. Ф. Ларионов, А. А. Войткевич, Б. Г. Новиков, Е. Светозаров и Г. Штрайх. К ним примыкают по направленности работ С. А. Иванова, Е. Ф. Поликарпова и Н. В. Бельский. В послевоенные годы размах подобных работ сократился и они приобрели чисто морфо-физиологическую направленность. Обобщением всего сделанного были работы Е. Светозарова и Г. Штрайха (1941), В. Ф. Ларионова (1945) и А. А. Войткевича (1965). Несколько позже вопросы температурных условий инкубации стала разрабатывать В. В. Рольник, но и она перешла затем к биологии эмбрионального развития, о чем свидетельствуют последующие работы и вышедшая сводная работа (1968).

В последние годы сложилось новое, весьма интересное и перспективное направление в изучении сезонной ритмики, развиваемое В. Р. Дольником с сотрудниками биологической станции АН СССР на Куршской косе. Они подняли широкий круг эколого-физиологических вопросов, уделив особое внимание энергетическим резервам, связи их с линькой, размножением и миграциями, регуляции деятельности гонад (Доль-

ник, 1962, 1964, 1968 и др.). Важно отметить, что ими начаты исследования популяционных различий в протекании этих процессов.

Суточной ритмикой птиц в эколого-физиологическом плане занимался А. Н. Сегаль (1962) и др. Вопросами значения теплообмена интересовались многие физиологи. В последние годы И. А. Шиловым проводились исследования терморегуляции птиц, регулирующих ее механизмов и становления в онтогенезе. В результате синтеза собственных работ и литературных сведений появилась его полная и глубокая сводка (1968) по регуляции теплообмена у птиц. Такую же направленность имеют работы Ю. Э. Кескпайка (1967). Исследования этого направления, несомненно, очень важны для понимания процессов адаптации к различным температурным условиям.

Нет необходимости напоминать, что исключительное значение для приспособления птиц к меняющимся условиям среды имеют поведенческие реакции. В этом отношении птицы являются идеальной моделью. Глубокие исследования условнорефлекторной деятельности птиц были проведены А. Н. Промптовым (1956). К сожалению, они позднее не получили широкого развития. В настоящее время Л. В. Крушинским (1958, 1960) и А. П. Крапивным (1967) изучаются экстраполяционные рефлексы, открытые первым. Можно выразить сожаление, что у нас в стране не привлекло внимания исследователей изучение онтогенетического развития поведенческих реакций (импринтинг). Следует отметить, что условия развития в раннем постнатальном периоде глубоко влияют на последующий ход онтогенеза и в общем физиологическом плане (Пегельман, 1966; Аршавский, 1967). Эти исследования представляют большой интерес, но не могут заменить этологического направления в изучении импринтинга.

Эколого-физиологические исследования всегда интересовали морфологов и экологов, и многие из них в той или иной мере касались их при анализе приспособительных реакций птиц. Прежде всего они много внимания уделяли росту и развитию птиц (Познанин, 1946; Чмутова, 1955; Белопольский, 1957; Семенов-Тян-Шанский, 1959; Мальчевский, 1959; Данилов, 1966 и др.). При этом они рассматривали процессы в разных аспектах, в том числе и в популяционно-географическом. Их также привлекали температурные условия развития и режим инкубирования (Банников, Денисова, 1942;

Белопольский, 1957; Семенов-Тян-Шанский, 1959; Долбик, 1962 и др.).

Для экологов всегда представляли большой интерес изменения экстерьерных и интерьерных признаков птиц и изменения их морфо-функционального значения. Среди работ этого плана можно отметить статьи Л. Н. Добринского (1959), А. И. Ильенко (1962) и др. Связь физиологических особенностей с экстерьерными показателями, в частности с особенностями окраски, была показана Г. П. Дементьевым и В. Ф. Ларионовым (1944, 1948), И надо сказать, что пока нет другого удовлетворительного объяснения механизмов географических изменений окраски. Широко вопросы экологического значения суточной ритмики были поставлены Г. А. Новиковым (1949) и им же было обращено внимание на значение пластичности поведенческих реакций в процессе адаптации.

Сказанным, конечно, не исчерпывается круг вопросов, которые затрагивались экологами и морфологами. Мы отметим лишь некоторые из них, которые при дальнейшей разработке могут, на наш взгляд, дать начало целым самостоятельным направлениям эколого-физиологических исследований.

Естественно, что перед исследователем в области экологической физиологии, какими бы группами он ни занимался, стоит много общих задач, которые определяются общей целью — изучить механизмы акклимации и акклиматизации животных к изменяющимся условиям среды. Однако специфика отдельных групп выдвигает перед зоологами разных специальностей свои особые задачи. Представляется немаловажным отметить те общие биологические особенности птиц, которые в значительной степени детерминируют пути их адаптивной эволюции.

Для удобства анализа ограничим себя сравнением мелких птиц с примерно равными им по размерам млекопитающими. Не трудно убедиться в том, что характер их приспособления к среде принципиально различен, несмотря на то, что и те и другие — гомотермные. Преобладающее число видов мелких млекопитающих избегает суровых условий существования, складывающихся зимой. Нет ни одного вида, который мог бы просуществовать хотя бы несколько дней, подвергаясь прямым воздействиям зимних холодов. У птиц возможности использования микроклимата убежищ неизмеримо ниже, оседлые виды вынуждены активно приспосабливаться к критическим низким температурам и связанным с ними явлениями. Перенесение энергоемких физиологических процессов (раз-

множение, линька, миграции) на другие сезоны года вряд ли компенсирует повышение затрат энергии на терморегуляцию. Другой выход из положения — перелеты. Внешне эти два пути приспособления к климату северных широт кажутся принципиально различными, в действительности же между ними имеется принципиальная внутренняя связь: диапазон условий, которым подвергаются птицы в течение года, неизмеримо больше, чем у млекопитающих, не говоря уже о том, что возможность полноценно использовать убежища фактически лишает птиц возможности широко использовать гетеротермию как приспособление к изменению температурных условий*. Это приводит к заключению, что экологическая информация, получаемая птицами, значительно обширнее, чем у млекопитающих, что не может не отражаться не только на эколого-физиологических особенностях отдельных особей, но и на структуре популяций.

Эти же биологические особенности птиц как класса приводят и к другим следствиям, важнейшее из которых — тип онтогенеза. Необходимость активно противостоять зимним условиям существования (не прибегая к помощи убежищ) или подготовиться к отлету делает неизбежным быстрое физическое созревание. В этом отношении различие между птицами и млекопитающими в полном смысле слова — качественное. Многочисленные исследования показывают, что успешная зимовка мелких млекопитающих связана с преобладанием в популяции молодых животных. Лучший пример — землеройки. Они уходят в зиму, едва достигнув половины веса взрослых. Надежные убежища под снегом дают им возможность избегать губительного действия низких температур, а небольшие размеры тела снижают потребности в пище. Весной у землероек происходит скачок роста, сопровождающийся половым созреванием. Как известно, у мелких насекомоядных птиц ход развития принципиально иной. Молодые птицы должны быть полностью подготовлены к зиме в возрасте нескольких месяцев. Отсюда быстрое физическое созревание, но медленное созревание половое. Часть даже мелких насекомоядных птиц приступает к размножению только на втором году жизни. Этапность в развитии птиц выражена неизмеримо резче, чем у представителей всех других классов позвоночных. Это определяет возможные механизмы их ин-

* Гетеротермия колибри и некоторых других птиц — интереснейший физиологический феномен, но это не более чем эпизод в эволюции эколого-физиологических адаптаций птиц.

дивидуального и исторического приспособления к изменению условий среды.

Эти отличия между птицами и млекопитающими имеют еще одно эколого-популяционное следствие. Большинство млекопитающих размножается, не достигнув полной физической зрелости (даже киты!). Многие полевки и мыши приносят первый помет, не достигнув и трети веса взрослых. Поэтому в популяциях мелких млекопитающих в течение сезона размножения накапливается несколько биологически своеобразных генераций, что увеличивает ее биологическую разнородность со всеми вытекающими отсюда последствиями. Птицы по понятным причинам не могут себе позволить роскошь совмещать процесс размножения с ростом и развитием. Поэтому возрастная структура популяций птиц неизмеримо проще, чем у приближающихся к ним по размерам млекопитающих. Это требует иных путей повышения популяционной стойкости и, в частности, повышения стойкости индивидуальной. Повышение биологической ценности отдельных индивидов — один из основных признаков арогенной эволюции. В этом отношении птицы идут впереди млекопитающих. Благодарная задача экологической физиологии — всестороннее исследование конкретных проявлений этой закономерности и выяснение ее конкретной роли в жизни птиц и их эволюции.

Из указанных общих отличий птиц от млекопитающих, которые, как нам представляется, не привлекли еще достаточного внимания ни экологов, ни физиологов, вытекают важнейшие эколого-физиологические следствия.

Так как птицы в течение своей жизни должны приспособиться к неизмеримо большему диапазону колебаний внешней среды, то, с одной стороны, физиологический гомеостаз у них должен быть более совершенен, а с другой — сезонные изменения основных физиологических показателей должны быть выражены более резко. К сожалению, подобные сравнительные исследования — большая редкость, а теоретическое их обобщение до сих пор не приведено. Необходимо добавить, что совершенство условнорефлекторной деятельности птиц (и в этом отношении они превосходят млекопитающих) не может полностью компенсировать те добавочные трудности (по сравнению с млекопитающими), которые возникают у птиц при освоении разнообразной среды обитания. Кажется особо важным подчеркнуть, что совершенство условнорефлекторной деятельности птиц — отнюдь не эволюционная

случайность, а закономерное следствие их общих особенностей как класса.

Однако как ни совершенны поведенческие реакции птиц, они не могут вывести их из-под влияния среды. Совершенствование физиологического гомеостаза при этом неизбежно. Здесь принципиально возможны два пути решения проблемы.

Первый из них — поддержание постоянства внутренней среды, несмотря на резкое изменение внешних условий. Приспособления этого типа весьма совершенны с чисто функциональной точки зрения, но энергетически они невыгодны, так как требуют больших добавочных затрат энергии. Поэтому высшее приспособление различных форм к экстремальным условиям среды, по-видимому, нередко заключается в способности поддерживать нормальную жизнедеятельность (без снижения уровня физиологических процессов) при изменении внутренней среды организма. Возможно, что эти способности основаны, в конечном итоге, на изменении уровня, на котором устанавливается гомеостаз. В этом отношении интересны данные об акклиматизации синиц к низким температурам, без которой появляется вынужденная гетеротермия. Изучение этих двух возможных путей приспособления животных представляет огромный эколого-физиологический интерес. Есть данные, которые показывают, что птицы способны использовать оба механизма адаптации. Об этом свидетельствуют, в частности, исследования по содержанию воды в тканях у пустынных птиц. Одни виды, используя совершенные поведенческие реакции, поддерживают постоянство воды в тканях, несмотря на колоссальную испаряющую силу воздуха. Другие, как раз наиболее приспособленные, поддерживают нормальную жизнедеятельность при снижении воды в тканях (Аманова, 1967). Правомочность развиваемых взглядов (хотя бы в порядке постановки вопроса) косвенным образом подтверждается наблюдениями, показывающими, что изменение двигательной активности птиц приводит к изменению температуры тела. Даже у крупных видов (куриные, утки, гагары) в полете температура тела повышается до 2°. Оценить значение этих данных помогает изучение изменчивости температуры тела птиц в покое. Исследование Бахмутова показало, что она характеризуется коэффициентом вариации меньше 1% (у глухаря — $0,55 \pm 0,06\%$, синьги — $0,62 \pm 0,13$ и т. п.) .Лишь немногим более 1% характеризуется изменчивость температуры тела птиц в состоянии активности (глухарь — $0,78 \pm 0,13$; синьга — $1,37 \pm 0,19$). Существенное из-

- Данилов Н. Н., 1966. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. 2. Птицы. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 56.
- Дементьев Г. П., 1948. Исследования по окраске позвоночных животных. II. О развитии и эволюции окраски арктических птиц и млекопитающих. Тр. Центр. бюро кольцевания, вып. 7.
- Дементьев Г. П., Ларионов В. Ф., 1944. Исследования по окраске позвоночных животных. I. О возникновении географических вариаций окраски. «Зоол. ж.», 23, № 5.
- Добринский Л. Н., 1959. Материалы по интерьерной характеристике птиц Субарктики. Тр. Салехардск. стационара УФАН СССР, вып. 1.
- Добринский Л. Н., 1968. Феноанализ ямальской и таймырской популяций турухтанов. Матер. отчетной сессии лаборатории популяц. экологии позв. животных. УФАН, Свердловск.
- Долбик М. С., 1962. Полупроводниковые термоспротивления в опытах по изучению температурного насиживания диких птиц. Вопр. экологии, т. 4. Киев.
- Дольник В. Р., 1962. Сравнение циклических изменений биоэнергетического состояния, линьки, полового цикла и двигательной активности у птиц в природе и в неволе. Материалы III Всесоюз. орнитол. конфер., т. 1, Львов.
- Дольник В. Р., 1964. О механизме фотопериодического контроля эндогенного ритма половой цикличности птиц. «Зоол. ж.», 43, № 5.
- Дольник В. Р., 1968. Тайнственные перелеты. Изд-во «Наука».
- Дубинин Н. П., 1953. Птицы лесов нижней части долины р. Урала, ч. 1. Тр. Ин-та леса АН СССР, т. 18.
- Ильенко А. И., 1962. К изучению сезонных изменений веса мелких птиц. «Орнитология», вып. 4, Изд. МГУ.
- Кескпайк Ю. Э., Давыдов А. Ф., 1967. Формирование химической терморегуляции в онтогенезе у незреловылупляющихся птиц. Физиология птиц. Изд-во «Валгус», Таллин.
- Конников А. С., 1968. Регуляционные механизмы приспособления насекомых к условиям внешней среды. Автореферат диссерт., СО АН СССР, Новосибирск.
- Крапивный А. П., Короб В. Ф., 1967. Экстраполяционные реакции хищных птиц и их моделирование. «Орнитология», вып. 8. Изд. МГУ.
- Крушинский Л. В., 1958. Экстраполяционные рефлексы у птиц. «Орнитология», вып. 197. Уч. зап-ки МГУ.
- Крушинский Л. В., 1960. Изучение поведения птиц. «Орнитология», вып. 3, Изд. МГУ.
- Ларионов В. Ф., 1945. Смена покровов и ее связь с размножением у птиц. Уч. зап-ки МГУ, «Биология», т. 88.
- Мальчевский А. С., 1959. Гнездовая жизнь птиц. Изд. ЛГУ.
- Мальчевский А. С., 1968. О консервативном и дисперсном типах эволюции популяций у птиц. «Зоол. ж.», 47, вып. 6.
- Новиков Г. А., 1949. Суточная жизнь лесных птиц в Субарктике. «Зоол. ж.», 28, № 5.
- Пегельман С. Г., 1966. Ранние морфо-функциональные изменения в постнатальном онтогенезе животных. Изд-во «Валгус», Таллин.
- Познанин Л. П., 1946. Постэмбриональный рост некоторых лесных птиц в связи с особенностями их экологии. ДАН СССР, 54, № 3.
- Промптов А. Н., 1956. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. Изд. АН СССР, М.

Рольник В. В., 1968. Биология эмбрионального развития птиц. Изд. АН СССР, М.

Светозаров Е., Штрайх Г., 1941. Значение внешних и внутренних факторов в половой периодичности животных. Успехи соврем. биологии, 14, № 1.

Сегаль А. Н., 1962. О суточной периодике газообмена у птиц. «Орнитология», вып. 5. Изд. МГУ.

Семенов-Тянь-Шанский О. И., 1959. Экология тетеревиных птиц. Тр. Лапландского гос. заповедника, вып. 5.

Тауриньш Э., Вилкс К., Михельсон Г., 1951. Сезонные размещения и миграция некоторых видов птиц, по данным кольцевания орнитологической станции Латв.ССР. Перелеты птиц в Европейской части СССР. Изд. АН Латв. ССР, Рига.

Чмутова А. П., 1955. Постэмбриональное развитие серой вороны. Бюлл. МОИП, отд. биол., 60, № 4.

Шварц С. С., 1966. О роли эколого-морфологических исследований в развитии современной биологии. «Зоол. ж.», 45, № 9.

Шилов И. А., 1968. Регуляция теплообмена у птиц. Изд. МГУ