

УДК 591.3:591.471:598.2

ВОЗНИКНОВЕНИЕ МОДЕЛИ ПТЕНЦОВОГО РАЗВИТИЯ У ПТИЦ: К ПРОБЛЕМЕ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА

М. Ф. Ковтун, О. В. Шатковская

*Институт зоологии НАН Украины им. И. И. Шмальгаузена,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина*

Получено 25 ноября 2009

Принято 8 июня 2010

Возникновение модели птенцового развития у птиц: к проблеме эволюции онтогенеза. Ковтун М. Ф., Шатковская О. В. — Исследованы изменения онтогенеза (гетерохронии), которые обеспечили птицам переход к птенцовой модели развития. Установлено, что гетерохронии затрагивают как эмбриональный, так и постэмбриональный периоды онтогенеза. У птенцовых птиц (по сравнению с выводковыми) перестройка онтогенеза состояла в сокращении периода развития, а также ретардации в эмбриональном и акселерации в постэмбриональном периодах.

Ключевые слова: онтогенез, гетерохронии, птенцовые, выводковые птицы.

Origin of Altricial Model of Development for Birds: to the Problem of Evolution of Ontogenesis. Kovtun M. F., Shatkovska O. V. — Heterochronies of ontogenesis changes of altricial and precocial birds that provided them the passing to the qualitatively new altricial model of development is studied. Heterochronies are shown to occur in both embryogenesis and postembryogenesis. In altricial birds (as opposed to precocial birds) the ontogenesis changes were in shortening of the development period, and also in retardation in embryogenesis and acceleration in their postembryogenesis.

Key words: ontogenesis, heterochronies, altricial birds, precocial birds.

Введение

По степени зрелости рождающихся детенышей у гомойотермных животных различают два типа развития: матуронатный и имматуронатный (для млекопитающих чаще употребляются термины «зрело» и «незрелорождающиеся»; для птиц — «выводковые» и «птенцовые»). Разделение птиц по типам развития основано на комбинации морфологических и этологических признаков вылупившихся птенцов. Еще Л. Окен (Oken, 1837 цит. по: Starck, Ricklefs, 1998) отмечал, что птенцовые птицы вылупляются голыми и слепыми и выкармливаются родителями в гнезде, а выводковые — зрячими, покрытые пуховым покровом и вскоре после вылупления способны отыскивать корм самостоятельно. Со временем, на основе детализации этих признаков разными авторами, количество групп птиц возросло. Например, М. Найс (Nice, 1962) и Дж. Старк (Starck, 1993) выделяют до 8 групп птиц, каждая из которых отличается от остальных по наличию или отсутствию тех или иных морфологических, физиологических и поведенческих признаков, характерных птенцам. В настоящее время большинство исследователей придерживаются более упрощенной классификации, выделяя выводковый, полувыводковый, полуптенцовый и птенцовый типы развития.

Явления матуронатности и имматуронатности, их биологическое значение издавна были объектом интереса и дискуссий биологов. Тип развития птиц еще в первой половине XIX ст. служил одним из аргументов при обсуждении вопросов эволюции, происхождения, филогении птиц и важнейшим диагностическим признаком при их классификации (Starck, Ricklefs, 1998).

Однако в проблеме матуронатности–имматуронатности и сегодня существует ряд дискуссионных вопросов. Это и становление типов развития в филогенезе, и вопрос о причинах и времени возникновения птенцового типа развития; первичности «птенцовости» или «выводковости»; специфике онтогенеза птиц с разным типом развития. В статье на основе собственных и литературных данных обсуждается процесс онтогенеза у птиц с разным типом развития, рассмотрены изменения онтогенеза у птиц, которые обеспечили переход к птенцовой модели развития.

Материал и методы

Исследование проведено на птенцах и эмбрионах птиц с разным типом развития: перепел японский (*Coturnix japonica*) — выводковый вид; чайка серебристая (*Larus argentatus*) — полувыводковый; ласточка береговая (*Riparia riparia*) и грач (*Corvus frugilegus*) — птенцовые. Материал по диким видам птиц собран в естественных условиях в Приазовском районе Запорожской обл. Эмбрионы и птенцы перепела японского получены путем искусственной инкубации в лабораторных условиях.

Эмбриональный материал датирован по стадиям нормального развития. Для определения стадий за основу были взяты таблицы нормального развития М. Н. Рагозиной (1975), А. И. Шуракова (Болотников и др., 1985). Основные методы исследования: гистологический — изготовление серийных срезов с последующим окрашиванием их по Маллори; метод получения тотально окрашенных препаратов с последующим просветлением (Simons, van Horn, 1979). Степень окостенения скелета грудной и тазовой конечностей у исследованных птиц определялась отношением суммарной длины периостальных манжеток элементов стило-, зейго- и метаподия к суммарной длине этих элементов (Rogulska, 1963).

Проведены морфометрические исследования эмбрионов и птенцов. Относительные темпы роста скелета конечностей определяли по уравнению простой аллометрии (Мина, Клевезаль, 1976): $y = ax^b$. В качестве генерального параметра (x) принята масса тела. Длина скелета конечностей (y) определялась путем суммирования длин элементов стило-, зейго- и автоподия. Достоверность полученных результатов определяли статистически (Рокицкий, 1973).

Результаты и обсуждение

Большинство исследователей сходятся на том, что особенности биологии развития, характерные выводковым птицам, являются более давними, исходными для птиц. Однако в этом вопросе не все так однозначно. Разногласия во взглядах на становление птенцового типа развития возникли в результате анализа палеонтологических данных. Так, ряд палеонтологов (Horner, Makela, 1979; Chure et al., 1994; Jacobs et al., 1994), исследуя эпифизы костей конечностей эмбрионов некоторых динозавров, пришли к выводу, что незрелорождение и, возможно, забота родителей о потомстве могли быть уже у некоторых видов этих рептилий.

В то же время в скелетах эмбрионов утконоподобных птиц *Gobipteryx minuta* из позднего мела (Монголия) была обнаружена высокая степень окостенения их скелетных остатков, особенно скелета конечностей (Elzanowski, 1983). Исходя из размеров этих эмбрионов, автор считает, что *Gobipteryx* несли крайне крупные яйца с длинными интервалами кладки, что, по его мнению, исключает заботу о потомстве. На основании изложенного автор делает вывод о супервыводковости этих птиц и считает, что эта модель развития является предковой для птиц.

Некоторые исследователи вопрос о первичности той или иной модели развития птиц пытались прояснить с помощью филогенетических реконструкций. С этой целью Дж. Старк и Р. Риклефс (Starck, Ricklefs, 1998) проанализировали современные филогенетические схемы птиц (Cracraft, 1988; Sibley, Ahlquist, 1990). Одна из схем построена с использованием кладистического метода на основе морфологических (скелетных) характеристик (Cracraft, 1988); другая — с использованием анализа данных гибридизации ДНК (Sibley, Ahlquist, 1990). Эмбриогенез и особенности развития вылупившихся птенцов авторы этих схем не учитывали. Дж. Старк и Р. Риклефс (Starck, Ricklefs, 1998) на указанные схемы наложили данные о типе развития представителей анализируемых таксонов. Рассмотрим вкратце результаты этого исследования.

В кладограмме, построенной с использованием морфологического анализа, выделены низший и высший таксоны птиц. К низшему таксону относятся *Struthioniformes*, *Galliformes*, *Anseriformes*. Представители остальных отрядов относятся к высшему таксону. Дж. Старк и Р. Риклефс отмечают, что данная кладограмма указывает на то, что выводковость — предковая модель развития для птиц в целом, но не дает однозначного ответа на вопрос об эволюции птенцовой и выводковой моделей развития в высшем таксоне. Авторы допускают два варианта: первый — выводковая модель развития предковая и для высшего таксона птиц, а птен-

цовая модель эволюировала независимо в различных отрядах (Sphenisciformes, Pelecaniformes, Procellariiformes, Columbiformes, Passeriformes, Piciformes, Coraciiformes, Apodiformes, Caprimulgiformes, Strigiformes); второй — птенцовая модель развития предковая для высшего таксона, а выводковость развивалась вторично у Podicipediformes, Gaviiformes, Gruiformes, Charadriiformes, Ciconiiformes.

В филограмме, построенной с использованием данных гибридизации ДНК, выделяют два инфракласса: Eoaves (низший таксон) и Neoaves (высший таксон). Таксон Eoaves охватывает Craciformes, Galliformes, Anseriformes, Tinamiformes и Struthioniformes. Turniciformes не входит в вышеуказанные инфраклассы и занимает промежуточное положение между ними. Neoaves включает в себя остальных птиц. Дж. Старк и Р. Риклефс указывают на то, что согласно этой реконструкции, так же как и первой, выводковый тип развития предковый для птиц в целом. В пределах Neoaves предковой моделью развития является птенцовость. Выводковость развивалась вторично у Gruiformes, Ciconiiformes. Таким образом, результаты анализа обеих филогенетических реконструкций во многом сходны, хотя и неоднозначны в отношении эволюции птенцовой и выводковой моделей развития.

В целях реконструкции путей эволюции живых организмов часто используют данные эмбриологии. Д. Н. Гофман и Н. Н. Ротт (1961), сравнивая содержание питательных веществ в яйцах выводковых и птенцовых птиц, отмечали у последних относительно меньшее количество желтка. Ограниченную возможность расходования энергетических запасов яйца птенцовых птиц авторы связывали с оптимизацией их развития и утратой птенцовыми некоторых рекапитуляций, в частности анцестрального порядка дифференцировки скелетных элементов крыла. Результаты наших исследований подтверждают этот вывод (Ковтун и др., 2003). При исследовании развития скелета конечностей у птиц с разным типом развития нами также была отмечена у птенцовых птиц несколько упрощенная модель анатомического формирования скелета конечностей. В частности, закладки IV пальца грудной и V пальца тазовой конечностей у птенцовых птиц срастались с закладками других скелетных элементов на более ранних стадиях развития, чем у выводковых и полувыводковых (табл. 1). А вторые фаланги I, III пальцев и третья фаланга II пальца грудной конечности, которые закладываются у выводковых птиц и, в основном, срастаются с проксимально расположенными фалангами, у птенцовых птиц они не закладываются вовсе. Отмечено также отсутствие закладки скуловой кости в черепе птенцовых птиц. Другими словами, у птиц с птенцовым типом развития наблюдается более экономичное, прогрессивное развитие, чем у выводковых. Эти факты свидетельствуют в пользу того, что птенцовые птицы младше в филогенетическом отношении, чем выводковые.

Мало изученными остаются вопросы специфики онтогенеза птиц с разным типом развития. Представители разных типов развития отличаются по характеру протекания эмбрионального и постэмбрионального периодов онтогенеза. Становление определенной модели развития организмов связано с гетерохрониями в протекании онтогенеза. Гетерохронии — явления насколько известные, настолько и не исследованные; есть различие аналогичных процессов, не унифицирована терминология. П. Олберч с соавт. (Alberch et al., 1979) разные типы гетерохронии представили в виде линейных графиков (онтогенетических траекторий) во временно-фенотипической системе координат. По этим схемам изменение онтогенеза потомка по сравнению с предком может проявляться в изменении скорости развития (замедление — ретардация или неотения; ускорение — акселерация), в сдвиге конечной точки развития (на более ранние стадии — прогенез; на более поздние — гиперморфоз) и в сдвиге начальной точки развития (на более поздние стадии — задержка смещения; на более ранние — предварение смещения). При этом авторы не акцентировали внимание на взаимосвязи изменений онто-

гене́за с половым созреванием у потомков и предков. Предков и потомков соответственно могли сравнивать по любому сходному интервалу их онтогенеза. Однако со времен Де Бира за терминами, обозначающими определенные типы гетерохронии закрепился несколько иной смысл, где акцентируется внимание на взаимосвязи темпов роста соматических органов со скоростью приобретения половой зрелости у потомков по сравнению с предками (Klingenberg, 1998). Во многих случаях это оправдано, но часто такая связь не прослеживается. Поэтому во избежание разного толкования смысла терминов гетерохронии, мы при анализе отклонений онтогенеза будем уделять больше внимания описанию наблюдаемого процесса и не злоупотреблять терминологией.

Вернемся к изменениям онтогенеза, которые могли обеспечить птицам переход к птенцовой модели развития. Д. Н. Гофман и Н. Н. Ротт (1961), а также К. А. Дживанян (1965), изучая формирование скелета конечностей у птиц с разной моделью развития, пришли к выводу о том, что гетерохронии характерны для ранних этапов развития птенцовых птиц и проявляются уже при закладке скелета конечностей. Результаты нашего исследования лишь частично подтвердили выводы, сделанные выше упомянутыми авторами. В частности, нами не было обнаружено ранних проявлений гетерохроний в развитии скелета конечностей птенцовых птиц в сравнении с выводковыми. Установлено, что закладка и формирование

Таблица 1. Основные этапы органогенеза скелета конечностей исследованных птиц
Table 1. Main stages of limbs skeleton organogenesis of some species of birds

Процессы, происходящие в конечностях	Стадии развития зародыша			
	Перепел	Чайка	Ласточка	Грач
Грудная конечность				
Появление в виде сгущения мезенхимы ulnare	27	27	27	27
Появление в виде сгущений мезенхимы radiale, с. radiale, intermedium	29–30	29–30	29–30	29–30
Появление в виде сгущения мезенхимы carpalia distalia	30	31	31	32
Слияние intermedium i с. radiale	30	30	30	30
Слияние radiale и с. radiale+intermedium	30	30	31	31–32
Слияние ulnare с carpale distale III	31	32–33	32	32–33
Слияние IV пальца с metacarpale III, или ассимиляция его дистальным отделом запястья	37	39	31	32
Слияние carpale distale I+II и carpale distale III+ulnare	35	34	34–35	34–35
Слияние carpale distale I+II и metacarpale I	34	34–35	34	34
Слияние carpale distale I+II и metacarpale II	35	35	34	34
Слияние carpale distale III+ulnare и metacarpale III	36	36	34	34
Начало срастания metacarpalia II и III в дистальной части	37	38	37	37
Начало срастания metacarpalia II и III в проксимальной части	40	43	40	40
Тазовая конечность				
Появление в виде сгущения мезенхимы fibulare	27	27	27	27
Появление в виде сгущений мезенхимы tibiale + centrale tibiale, intermedium	29	29	29	29
Появление в виде сгущения мезенхимы tarsale distale II+III+IV	29–30	29–30	29–30	29–30
Слияние tibiale + centrale tibiale, intermedium	30	30	31	31–32
Слияние проксимальных элементов предплюсны с tibia	31–34	32–35	31–34	32–35
Слияние дистального элемента предплюсны с metatarsalia II–IV	31–33	32–34	31–33	32–34
Начало уменьшения относительных размеров fibula	30	32	30	31
Слияние V пальца с metatarsale IV, или ассимиляция его дистальным отделом предплюсны	37	35	31	33
Начало срастания metatarsalia II–IV	37	37	37	37

специфических структур, которые определяют особенности строения скелета конечностей птиц (carpometacarpus, tarsometatarsus, tibiotarsus), у птенцовых и выводковых птиц происходит синхронно (табл. 1) (более подробно в статье: Ковтун та ін., 2003). «Синхронность» развития наблюдается на протяжении зародышевого и части предплодного периода эмбриогенеза (до стадии 36). После завершения основных формообразовательных процессов происходит асинхронизация развития скелета конечностей птенцовых и выводковых птиц.

Расхождение результатов, полученных выше упомянутыми авторами и нами, можно объяснить следующим. Цитируемые авторы сравнивали эмбрионы разных видов птиц, которые находились на одних и тех же сутках инкубации. Исследования последних десятилетий не оставляют сомнений, что даже при одинаковой продолжительности эмбриогенеза зародыши разных видов птиц развиваются с разной скоростью (Болотников и др., 1985). При этом эмбрионы разных видов птиц, пребывая на одинаковых сутках инкубации, по совокупности признаков находятся на разных стадиях развития. Наблюдаемые отличия в развитии эмбрионов в таком случае можно объяснить более ускоренным или замедленным протеканием эмбриогенеза, но не изменением во времени развитии определенных систем органов. Для того, чтобы утверждать последнее необходимо сравнивать унифицированный материал. Наиболее корректным методом датировки материала при этом являются стадии нормального развития.

На основе собственных материалов и литературных данных мы проанализировали изменения, происходящие в онтогенезе птенцовых птиц в сравнении с выводковыми. Явления, которые можно квалифицировать как гетерохронии, затрагивают как эмбриональный (часть предплодного и плодный периоды), так и постэмбриональный периоды онтогенеза и имеют разный характер. В эмбриогенезе птенцовых птиц в сравнении с выводковыми произошло снижение темпов развития на конечных этапах эмбриогенеза (ретардация) и сокращение конечных этапов эмбриогенеза.

Снижение темпов развития эмбрионов птенцовых птиц, по результатам нашего исследования, проявляется в падении темпов замещения хрящевой ткани костной (рис. 1). Интересным в этом отношении является то, что начало окостенения скелета конечностей у птенцовых и выводковых птиц приходится на начало предплодного периода эмбриогенеза (стадии 32–33), когда формообразовательные процессы еще не завершены. До стадии 36 темпы окостенения скелета конечностей у птенцовых и выводковых птиц мало отличаются. После стадии 36 отставания темпов замещения хрящевого скелета конечностей костным у птенцовых птиц становится более заметным. У птенцовых птиц снижаются темпы окостенения элементов стило-, зейго- и автоподия; в отличие от выводковых, почти не окостеневают фаланги пальцев. Отмечена также меньшая степень окостенения черепа у птенцовых птиц по сравнению с выводковыми (Ковтун и др., 2008). Меньшую степень окостенения скелета и менее интенсивное выведение кальция из скорлупы яиц у птенцовых птиц по сравнению с выводковыми отмечали и другие авторы (Blom, Lilja, 2004).

Доказательства замедленного эмбрионального развития птенцовых птиц по сравнению с выводковыми приводят Дж. Старк, Р. Риклефс (Starck, Ricklefs, 1998). Для оценки степени развития эмбрионов птиц авторы исследовали сухую фракцию тканей нескольких органов: мозга, сердца, печени, мышц ноги, грудных мышц, желудка. Сухое содержимое тканей выступает в качестве индекса их функциональной зрелости. Чем больше масса сухой фракции тканей исследуемого организма, тем более он функционально зрелый. Сухая фракция увеличивается с возрастом особи во всех тканях. Сравнив вылупившихся птенцов с разной моде-

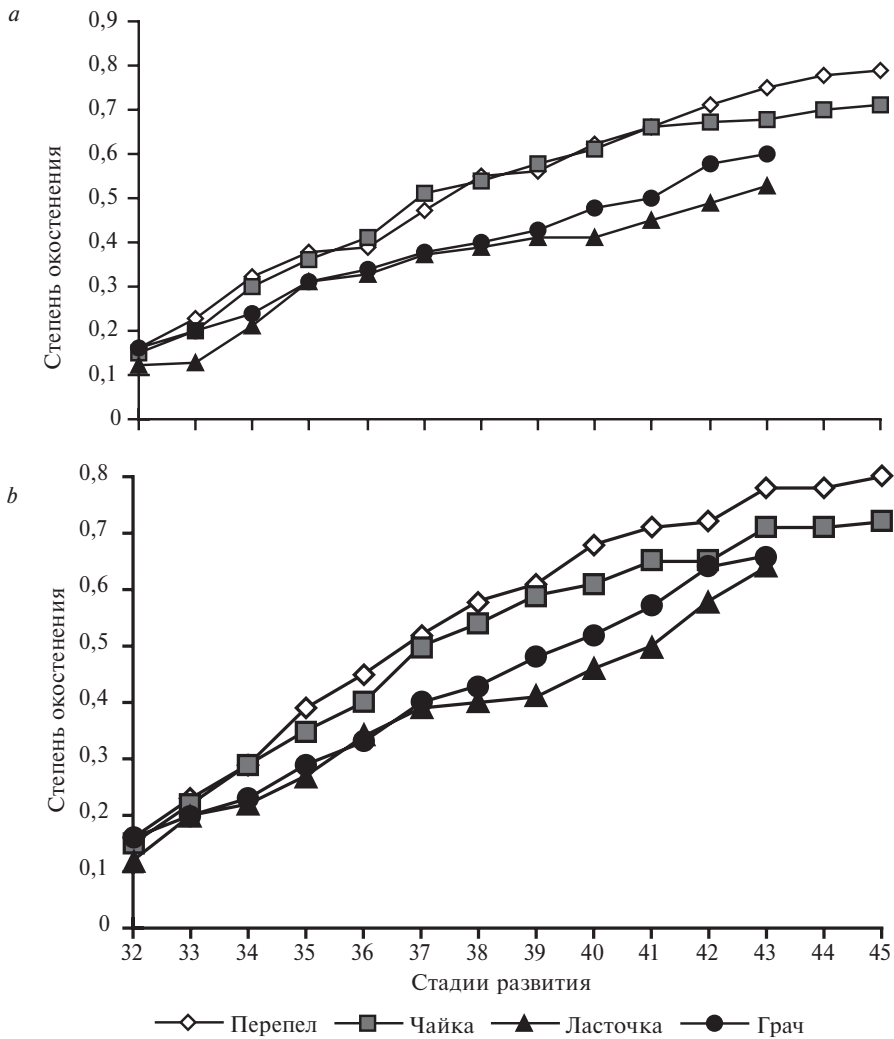


Рис. 1. Темпы окостенения грудной (а) и тазовой (б) конечностей исследованных птиц в эмбриогенезе.

Fig. 1. Rates of ossification of pectoral (a) and pelvic (b) limbs of the explored birds in embryogenesis.

лью развития, авторы пришли к заключению, что у птенцовых масса сухой фракции тканей всех органов была ниже, чем у выводковых.

А. Портманн (Portmann, 1962), А. М. Болотников с соавт. (1985), Дж. Старк, Р. Риклефс (Starck, Ricklefs, 1998) отмечали, что у представителей птенцовых птиц в эмбриональном периоде замедлено развитие нервной системы. На момент вылупления мозг у птенцовых птиц не только относительно меньше, но и менее развит, чем у выводковых. Авторы предполагают, что это связано с задержкой созревания функций высших центров мозга, включающих в себя память и обработку информации.

Задержка развития птенцовых птиц связана со сниженным уровнем метаболизма у них по сравнению с выводковыми (Vleck, Vleck, 1980). А. М. Болотников с соавторами (1985), проанализировав показатели газообмена в яйцах птенцовых и выводковых птиц, отметили, что для последних характерно наличие двух фаз эмбрионального развития: пойкилотермной и гомеотермной. В пойкилотермной фазе в ответ на гипотермию уменьшаются показатели газообмена: падает потреб-

ление кислорода и выделение углекислоты. В гомойотермной фазе при гипотермии срабатывает механизм химической терморегуляции, и показатели газообмена возрастают. У выводковых гомойотермная фаза составляет 36–37% общего времени эмбриогенеза. Для птенцовых характерно наличие лишь пойкилотермной фазы, первые признаки химической терморегуляции у крупных представителей птенцовых появляются в первые часы после вылупления, а у мелких позже — на 6–9-е сут постэмбриогенеза. Авторы отмечают, что в относительных единицах самые высокие энергетические затраты свойственны выводковым, причем от 2/3 до 4/5 всей теплопродукции приходится на завершающую, гомойотермную фазу развития. Самые экономичные эмбриогенезы у птенцовых: их энергетические затраты почти вдвое меньше, чем у выводковых и в 1,5 раза — чем у полувыводковых птиц.

Важными регуляторами уровня метаболизма являются гормоны щитовидной железы. У представителей птенцовых и выводковых птиц (голубя и перепела соответственно) щитовидные железы закладываются примерно в одно и то же время (McNabb, McNabb, 1977). До 10 сут эмбриогенеза железы развиваются одинаково — относительные размеры их мало отличаются. После 10 сут щитовидная железа у перепела развивается более интенсивно и к концу эмбриогенеза имеет большие относительные размеры, чем у голубя.

Сокращение эмбриогенеза птенцовых птиц по сравнению с выводковыми детально проанализировали А. М. Болотников с соавторами (1985). Приняв продолжительность эмбриогенеза каждого из исследованных видов птиц за 100%, авторы установили, что зародышевый период у птенцовых птиц составляет 47–50%, у выводковых — 35% общей длительности эмбриогенеза, предплодный соответственно 18–25% и 24–25% и плодный — 25–30% и 40–41%. Таким образом, было установлено, что аббревиация эмбриогенеза птенцовых птиц произошла не путем равномерного сокращения всех периодов, а, главным образом, за счет конечных периодов (предплодного и в большей части плодного).

В постэмбриональном периоде изменения онтогенеза птенцовых птиц носят несколько другой характер, а именно акселерации, то есть повышение темпов развития по сравнению с выводковыми и так же, как в эмбриогенезе, сокращение периода развития.

Постэмбриогенез с общебиологической точки зрения — это период онтогенеза, который начинается с рождением организма и заканчивается его старением и смертью. Под постэмбриогенезом у птиц понимается более короткий промежуток времени — от вылупления птенцов до их подъема на крыло. Этот интервал тесно связан с периодом роста. Как известно, у птиц рост конечный и завершается в большинстве случаев в течении первого лета их жизни (Мина, Клевезаль, 1976).

Рядом исследователей на основании изучения динамики изменения массы тела птенцов было показано, что в первую очередь темп роста птиц в постэмбриональном периоде определяется их размерами в дефинитивном состоянии: крупные птицы растут медленно (Гофман-Кадошников, 1948; Ricklefs, 1968; Заика, 1970). У видов, сходных по размерам, темп и период роста зависят от типа развития.

Для большинства птенцовых птиц постэмбриогенез заканчивается с завершением гнездового периода жизни. К этому времени птенцы достигают размеров и массы взрослых особей, или даже имеют несколько большую массу тела, чем взрослые. Перед вылетом из гнезда родители ограничивают птенцов в пище, и масса последних падает. Учитывая, что период гнездовой жизни птенцовых птиц, в основном, длится до 30 сут, период их роста заканчивается быстро. У выводковых птиц, рано покидающих гнездо, темп роста замедленный (Kaufman, 1930; Денисова, 1958). У крупных видов рост может продолжаться в течение первого и второго года жизни (Мина, Клевезаль, 1976). Полувыводковые по скорости, рав-

номерности и продолжительности роста занимают промежуточное положение между птенцовыми и выводковыми.

И. К. Кирквуд с соавторами (Kirkwood et al., 1989), исследуя темп роста цевки птиц в постэмбриональном периоде, отмечает, что у птенцовых темп роста примерно в 3 раза выше, чем у выводковых с такой же массой и длиной цевки.

Нами проведено исследование относительного темпа роста конечностей птиц в эмбриональном и постэмбриональном периодах (Ковтун та ін., 2004, 2008). В эмбриогенезе относительные темпы роста конечностей у птиц с разным типом развития достоверно не отличались. В постэмбриогенезе отмечено достоверную разницу в относительных темпах роста конечностей птенцовых и выводковых птиц: первые имеют более высокие относительные темпы роста (табл. 2). Разница в темпах роста скелета конечностей птенцовых и выводковых птиц в постэмбриогенезе связана с размерами зон пролиферации хряща и относительной суммой пролиферирующих клеток (Starck, 1996). Дж. Старк отмечает, что у птенцовых птиц самый высокий индекс пролиферации, у полувыводковых — промежуточный, а у выводковых — самый низкий.

В постэмбриогенезе темп роста мозга у птенцовых значительно выше, чем у выводковых (Starck, Ricklefs, 1998). В результате к концу постэмбриогенеза птицы с птенцовым типом развития имеют относительно больший размер мозга, чем выводковые. А. Портманном (Portmann, 1962) была высказана идея о том, что эволюция птенцового типа развития у птиц связана с возможностью большего послеродового приращивания мозга и, следовательно, достижения большего размера мозга в дефинитивном состоянии.

Характерно, что, несмотря на отмеченные изменения в эмбриональном и постэмбриональном периодах онтогенеза, птенцовые и выводковые птицы в большинстве случаев к размножению приступают одновременно — через год. Следовательно, если рассматривать соотношение темпов развития соматических и репродуктивных органов, то, вероятно, состоялось ускорение развития соматических органов у птенцовых птиц, тогда как темп развития репродуктивных органов не изменился.

На наш взгляд, в становлении и закреплении птенцовой модели развития в филогении птиц важную роль сыграли перестройка онтогенеза путем сокращения периода развития, а также ретардации в эмбриональном и акселерации в постэмбриональном периодах онтогенеза.

Заключение

Если биологическая значимость матуронатности — имматуронатности (выводковости — птенцовости) более или менее объяснимы, то вопрос об эволюции онтогенеза каждой из моделей развития остается дискуссионным: какая модель является более прогрессивной; можно ли говорить о независимой (самостоятельной) эволюции каждой из моделей онтогенеза либо это адаптивные модификации или дивергенции (по М. А. Шишкину) базисного «птичьего» онтогенеза; каковы механизмы перестроек онтогенеза; в чем сущность двойственности онтогенеза; с одной стороны, он консервативен и жестко запрограммирован, а с другой, — он изменчив и лабилен?

Вызывает интерес то, что биологическое значение матуронатности—имматуронатности (выводковости—птенцовости) в классах млекопитающих и птиц трактуется неоднозначно. У млекопитающих более продвинутой моделью развития считается матуронатность, у птиц — имматуронатность или птенцовость (Мина, Клевезаль, 1976).

Одними из наиболее типичных представителей матуронатности среди наземных млекопитающих являются копытные — группа не являющаяся вершиной фило-

генетической схемы и эволюционной продвинутости. Мы полагаем, что первоначальным стимулом к выработке матурантности скорее всего послужил трофический фактор — для пропитания копытные должны кочевать (не задерживаясь долго на одном месте), покрывая порой большие расстояния. Это и сделало селективным зрелорождение. Фактор хищника вторичен. Но можно ли считать зрелорождение копытных более прогрессивной моделью развития по сравнению с незрелорождаемостью? Скорее всего нет. Ведь хищные, грызуны и другие незрелорождающие виды млекопитающих достаточно успешно размножаются, сохраняют, а то и расширяют ареалы обитания (урбанизация, например). Поэтому в данном случае матурантность, видимо, не является результатом прогрессивной эволюции копытных, а результатом адаптации к образу жизни. Таким образом, это своего рода модификация или дивергенция пренатального периода онтогенеза, связанная с пролонгацией его отдельных периодов и контролируемая отбором.

У птиц ситуация несколько иная. Куриные — одни из наиболее типичных представителей выводковых птиц относятся к древним группам птиц. Воробьиные с птенцовой моделью развития филогенетически наиболее молодые. Селективность птенцовости, очевидно, в большей степени обусловлена защитой потомства от хищника (прессом хищника). Вышеизложенные данные различных авторов и собственные данные позволяют считать птенцовую модель развития более прогрессивной. Но возникает вопрос: можно ли считать птенцовость новой, самостоятельной моделью эволюции онтогенеза?

Мы полагаем, что птенцовость у птиц (как матурантность млекопитающих) является модификацией эмбрионального и постэмбрионального периодов «птичьего» онтогенеза. Модификации, как свидетельствуют наши данные, затронули, главным образом, вторую половину эмбриогенеза и постэмбриогенез; механизмами их реализации были процессы, объединяемые понятием «гетерохронии», модулы морфогенезов.

«Недоразвитость» птенцов при этом является составной частью адаптаций, свойственных птенцовой модели развития. Так, недоразвитость органов локомоции и центральной нервной системы ограничивает подвижность птенцов, способствуя удержанию их в гнезде до становления на крыло.

Модификации, их эволюционное значение, мы трактуем по И. И. Шмальгаузену (1938), который считал, что новый признак создается отбором первоначально, как адаптивная модификация прежней нормы. Если же данный признак окажется полезным, он получает селективное преимущество, его морфогенез автономизируется. Достаточно конкретно это положение сформулировано у М. А. Шишкина (1981): «...новые адаптации возникают вначале как модификации, и эволюция их морфогенеза есть процесс замены внешних факторов внутренними».

Безусловно, онтогенез прошел длинный и сложный путь эволюции. При этом взрослые предки воздействовали на онтогенез потомков, а не на свой собственный (Шишкин, 1981). Скорее всего его эволюция (базисная) завершилась с формированием основных таксонов животных, ранга классов, отрядов, возможно, и семейств. Все дальнейшие перестройки онтогенеза осуществляются путем адаптивных модификаций.

Именно с этой позиции можно трактовать двойственность проявления онтогенеза: с одной стороны он консервативен и жестко запрограммирован, с другой — изменчив и лабилен.

Консервативность, видимо, представляет собой базисную составляющую онтогенеза, изменчивость или лабильность — надстроечную. Консервативная удерживает таксон «в узде», лабильная обеспечивает (позволяет) адаптации к конкретным условиям среды, адаптивную радиацию видов, дивергенции и парал-

лелизмы онтогенезов. Консервативная составляющая контролируется стабилизирующим отбором, лабильная — иными видами отбора.

Против признания матуронатности и имматуронатности двумя разными, самостоятельными и независимыми типами эволюции онтогенеза свидетельствует также неоднозначная оценка «прогрессивности» матуронатности у млекопитающих и птиц; изменчивость онтогенеза в силу чего допускается, что «...среди близкородственных видов и родов всегда могут иметь место самые разные по структуре онтогенезы, адаптированные к конкретным условиям их обитания» (Короткова, 1991); возможность вторичного перехода от птенцовости к выводковости и наоборот (Starck, Ricklefs, 1998), а, как принято считать, обратного хода эволюция не имеет.

Изложенные соображения об онтогенезе зрело- и незрелорождающихся, на наш взгляд, не вступают в противоречие ни с концепцией целостности организма в индивидуальном и историческом развитии И. И. Шмальгаузена, ни с теорией филэмбриогенезов А. Н. Северцова, ни с концепцией фазовой эволюции онтогенеза Г. П. Коротковой.

- Болотников А. Г., Шураков А. И., Каменский Ю. Н., Добринский Л. Н. Экология раннего онтогенеза птиц. — Свердловск : ЦНЦ АН СССР, 1985. — 228 с.
- Гофман Д. Н. К вопросу о происхождении птенцового типа размножения в птиц // Бюлл. МОИП. — 1955. — 60, № 1. — С. 51–59.
- Гофман Д. Н., Ротт Н. Н. Развитие скелета крыла в эмбриогенезе птиц разных типов размножения // Бюлл. МОИП. — 1961. — 66, № 1. — С. 40–53.
- Гофман-Кадошиков П. Б. Сопоставление интенсивности роста животных с помощью соизмеримой единицы // Изв. АН СССР. Сер. Биол. — 1948. — № 1. — С. 25–35.
- Денисова М. Н. Особенности роста птенцовых, полувыводковых и выводковых птиц // Уч. зап. МГУ. Орнитология. — 1958. — 197. — 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.
- Заика В. Е. Соотношение максимальных удельных скоростей роста теплокровных животных // Зоол. журн. — 1970. — 49, № 2. — С. 181–192.
- Ковтун М. Ф., Шатковська О. В., Шатковський Ю. В. Становлення нагніздного типу розвитку птахів // Вестн. зоології. — 2003. — 37, № 2. — С. 51–59.
- Ковтун М. Ф., Шатковська О. В., Шатковський Ю. В. Ріст скелета кінцівок в постембріогенезі нагніздних і виводкових птахів // Вестник Белоцерковского гос. аграрного ун-та. — 2004. — 29. — С. 221–225.
- Ковтун М. Ф., Шатковська О. В., Шатковський Ю. В. Формування черепа і скелета кінцівок птахів в ембріогенезі. — К. : Наук. думка, 2008. — 198 с.
- Короткова Г. П. Принципы целостности и эволюции онтогенеза // Современная эволюционная морфология. — Киев : Наук. думка, 1991. — С. 118–129.
- 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 : Вышэйшая школа, 1973. — 320 с.
- Шишкин М. А. Закономерности эволюции онтогенеза // Журн. общ. биол. — 1981. — № 1. — С. 38–54.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1938. — 144 с.
- Alberch P., Gould S. J., Oster G. F., Wake D. B. Size and shape in ontogeny and phylogeny // Paleobiology. — 1979. — N 5. — P. 296–317.
- Blom J., Lilja C. A comparative study of growth, skeletal development, and eggshell composition in some species of birds // J. Zoology. — 2004. — 262. — S. 361–369.
- 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 : Cambridge University Press, 1994. — P. 298–311.
- Cracraft J. The major clades of birds. In the phylogeny and classification of the tetrapodes. The Systematic Association Special Vol. 35 A (1) / Ed. M. J. Benton. — London : Clarendon Press, 1988. — P. 339–361.
- Elzanowski A. Birds in Cretaceous ecosystems // Acta Palaeontol. Polonica. — 1983. — 28. — S. 75–92.
- Gould S. J. Ontogeny and Phylogeny. — Cambridge ; Mass : Harvard Univ. Pres, 1977. — 501 p.
- Horner J. R., Makela R. Nests of juveniles provide evidence of family structure among dinosaurs // Nature. — 1979. — 282. — S. 296–298.

- 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 : Cambridge University Press, 1994. — P. 337–346.
- Kaufman L.* Innere und aussere Wachstumsfaktoren // *W. Roux. Arch. Entwicklungsmech. Organ.* — 1930. — **122** (3). — S. 395–431.
- Kirkwood J. R., Duignan P. J., Kember N. F. et al.* The growth rate of the tarsometatarsus bone in birds // *J. Zool. Lond.* — 1982. — **217**. — P. 403–416.
- Klingenberg C. P.* Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny // *Biol. Rev.* — 1998. — **73**. — P. 79–123.
- McNabb F. M., McNabb R. A.* Thyroid development in precocial and altricial avian embryos // *The Auk.* — 1977. — **94**. — S. 736–742.
- Nice M. M.* Development of behavior in precocial birds // *Trans. Linn. Soc. NY.* — 1962. — **8**. — P. 1–211.
- Portmann A.* Cerebralisation und Ontogenese // *Medizinische Grundlagenforschung.* — 1962. — **4**. — S. 1–62.
- Ricklefs R. E.* Patterns of growth in birds // *Ibis.* — 1968. — **110**. — S. 419–451.
- 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**. — S. 223–233.
- Sibley C. G., Ahlquist J. E.* *Phylogeny and Classification of Birds.* — New Haven, Conn. : Yale University Press, 1990.
- 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.
- Starck J. M.* Evolution of avian ontogenies // *Curr. Orn.* — 1993. — **10**. — S. 275–366.
- Starck J. M.* Comparative morphology and cytotkinetics of skeletal growth in hatchlings of altricial and precocial birds // *Zool. Anz. (Jena).* — 1996. — **235**, N 1. — S. 53–75.
- Starck J. M., Ricklefs R. E.* *Evolution within the altricial-precocial spectrum.* — New York : Oxford university press, 1998. — 380 p.
- Vleck C. M., Vleck D.* Patterns of Metabolism and Growth in Avian Embryos // *American zoologist.* — 1980. — **20**, N 2. — S. 405–416.