

УДК 598.2/9(471.41)

РАЗВИТИЕ ПТЕНЦОВ СИЗОГО ГОЛУБЯ (*COLUMBA LIVIA*) В УСЛОВИЯХ Г.КАЗАНИ

© А.В.Аринина, И.И.Рахимов

Процессы роста и дифференцировки в постэмбриональном развитии птенцов сизого голубя неравномерны и происходят поэтапно. Отдельные части тела вылупляющихся птенцов сформированы в разной степени, что сказывается на дальнейшей скорости их роста в постэмбриогенезе. Несмотря на различную интенсивность роста частей тела, они подвержены единому ритму развития. Максимальные показатели скорости роста приходятся на 2-3-й день, максимальный прирост – на 1-ю неделю развития, что характерно для птенцовых и полуптенцовых групп птиц. Скорость нарастания массы и линейных размеров постепенно снижается. К концу гнездового периода птенцы не достигают дефинитивных размеров, их рост продолжается в постгнездовой период.

Ключевые слова: постэмбриональное развитие, сизый голубь, скорость роста.

Материал и методика

Наблюдения за микропопуляцией синантропных сизых голубей в г.Казани вели с 1995 по 2006 год. В 2004-2006 гг. изучали онтогенез сизого голубя в условиях урбанизированной территории. Объектом исследования были пары голубей, сформировавших небольшую колонию. Для промеров птенцов забирали ежедневно в одно и то же время суток, а после промеров возвращали в свои гнезда. Промеры осуществлялись по методике Познанина [1] и рекомендациям Второва и Дроздова [2]. Линейные размеры получены с точностью до 0,1 см при помощи штангенциркуля и сантиметровой ленты, вес определяли на весах MW-1200 до 0,1 г.

В основу исследований легли наблюдения за ростом и развитием птенцов весенних, летних, осенних и зимних генераций, прослежена судьба 29 птенцов с момента вылупления до вылета из гнезда. К концу гнездового периода количество промеров уменьшилось по причине смертности птенцов и раннего вылета из гнезда. Различия в росте и развитии между птенцами одной кладки недостоверны, и в приведенных средних данных показатели первых и вторых птенцов суммированы. Дефинитивные признаки получены при усреднении промеров 372 особей, отловленных в разные сезоны года. Статистическая обработка проведена по общепринятой методике [3] при помощи математического пакета "OriginPro 7,5". Для вычисления удельной скорости роста использована формула Шмальгаузена [4]: $C = (\log v_2 - \log v_1) / ((t_2 - t_1) 0.4343)$, где C – удельная скорость роста; v_1 и v_2 – величины промеров; t_1 и t_2 – возраст организма в период измерения; 0.4343 – логарифм основания натуральных логарифмов. При систематически собирае-

мом материале, т.е. взятом через один и тот же определенный интервал, $(t_2 - t_1)$ принимали за единицу.

Для того, чтобы различать птенцов в гнездах (обычно их 2, реже – 1), коготки одного из них окрашивались быстросохнущей краской, позже окольцовывали их алюминиевыми кольцами с индивидуальными номерами.

Результаты и обсуждение

Самка сизого голубя откладывает яйца преимущественно после полудня, интервал между кладками яиц составляет около 48 ч. Зимой между кладкой 1-го и 2-го яйца проходит 22-77 ч. Гетерогенность кладки выражается в морфологической и физиологической неоднородности первого и второго яйца. Обычно первое яйцо превосходит второе по массе. Различия в размерах яиц сказываются на эмбриональном и постэмбриональном периодах развития и их сохранности [5]. Обнаружено, что в условиях г.Казани птенцы летних генераций вылупляются с суточным интервалом и первые птенцы обычно опережают в размерах и развитии вторых. В осенне-зимний и ранневесенний период, когда интервал между вылуплениями составляет лишь 3-4 ч, визуально первенца определить труднее, но изначально и размеры, и вес второго уступают первому птенцу. Это же характерно и для других регионов [6; 5]. Однако не всегда первое яйцо проклеивается раньше, первым может вылупиться птенец из второго яйца [5]. Также наблюдали случаи опережения в росте и развитии первых птенцов вторыми в постэмбриональный период развития.

Этапность в росте и развитии

Птенцов сизого голубя относят к полуптенцовому типу. Характерной особенностью птен-

цовых и полуптенцовых птиц является высокая скорость роста в первую неделю постнатального развития. В связи с неравномерным ростом птенцов появилось понятие об этапности развития. Мы выделяем в постэмбриональном развитии голубей 5 периодов. Из них 3 этапа приходится на гнездовой период, четвертый – охватывает конец гнездового и часть постгнездового и пятый – приходится на постгнездовой период.

Граница между 1-м и 2-м этапами (на 8 сутки) проводится по установлению гомойотермного типа терморегуляции, морфологическим маркером которого является дружное разворачивание опахал оперения. Между 2-м и 3-м этапами (на 19 сутки) границей служит стабилизирующаяся на низких значениях скорость роста, выход птенца из гнезда. На 4-м этапе (26-31 сутки) птенец вылетает из чердака, где находится гнездо, возвращаясь обратно на ночевку. Началом 5-го периода (с 31 по 38 день) можно считать момент, когда слетки дисперсируют в окружающую среду.

Рост массы тела

Интенсивный рост массы птенца приходится на первые 8-10 дней после вылупления. Максимальная удельная скорость развивается на 2-й день (рис.1). Первое удвоение массы регистрируется между 2-м и 3-м днем. За 10 дней вес увеличивается в 10 раз. Со 2-го дня удельная скорость роста начинает снижаться. Падение продолжается до 8-го дня, когда масса тела увеличивается почти в 8 раз по сравнению с первоначальной (таблица). За 9 дней постнатальной жизни и 1/3 гнездового периода птенец набирает половину своего веса. Остальные 50% веса приходятся на период замедленного роста. Скорость роста продолжает снижаться до 19-го дня, но не столь стремительно. С 20-го по 26-й день скорость стабилизируется на минимальных значениях. Отмечены большие индивидуальные колебания, а в ряде случаев – дни с отрицательным приростом. Такие колебания связаны с нарушением режима кормления: взвешивание проводили в одно и то же время, однако птенцы могли быть с пустыми зобами. С 26-го по 31-й день по литературным данным [6; 5] падает масса тела. По нашим наблюдениям, снижение массы тела у отдельных особей происходит на 28-30 день, но при усреднении удельной скорости показатели сглаживаются до прямой. Снижение веса птенцов рассматривается как адаптация к полету [1].

Итак, в начале постнатальной жизни птенцы сизого голубя растут очень быстро, что соответствует наблюдениям Доржиева в Забайкалье [6] и Родимцева [5] в Западной Сибири. В условиях Забайкалья начальная (с момента вылупления)

скорость роста в 2 раза выше таковой в Поволжье. В Западной Сибири по скорости роста птенцы занимают промежуточное положение между Поволжьем и Забайкальем. Так, удвоение массы тела в Забайкалье наблюдается уже на 2-й день, тогда как в Сибири к этому времени она увеличивается в 1,6 раза, а в Поволжье – в 1,3 раза. Падение скорости после ее максимальных показателей в указанных регионах протекает аналогично нашим данным.

Рост линейных размеров тела

Рост общей длины тела, крыла, клюва, головы, плюсны идет параллельно и имеет синхронные повышения и замедления темпов развития (рис.2). В целом, для всех рассматриваемых параметров максимальный темп развития характерен на 2-3-й день постэмбриогенеза, с 3-4-го до 10-го дня скорость падает. С 10-го по 15-17-й день развитие продолжается с еще большим замедлением темпа. С 20-го дня скорость стабилизируется на малых величинах. На фоне общего снижения темпов роста частей тела выделяется кривая темпа роста крыла. Повышение скорости роста крыла и, соответственно, размаха крыльев в дни перед вылетом птенцов из гнезда объясняется ростом первостепенных маховых перьев (кости верхней конечности к этому времени уже завершают свой рост). К концу гнездового периода общая длина тела составляет 96% от definitivaльных размеров, длина крыла – 84,8, размах крыльев – 93,1, длина клюва – 98, длина головы – 97,1, длина плюсны – 96,1%.

Таким образом, данные показатели продолжают свой рост во внегнездовой период. Увеличение рассмотренных линейных параметров, наблюдаемое в постэмбриональный период – процесс неравномерный: различная степень сформированности частей тела на момент вылупления порождает индивидуальные темпы развития. Так, длина головы в гнездовой период увеличивается в 2,05 раза по сравнению с первоначальной, длина клюва – в 2,19, плюсны – в 2,98, общая длина тела – в 3,95, размах крыльев – в 8,7, длина крыла – в 13,9 раз. В гнездовой период, следовательно, интенсивнее растет крыло и общая длина тела, рост линейных размеров тела завершается во внегнездовой период.

Аналогичную картину по развитию длины и ширины клюва видим у других авторов: на момент вылупления длина клюва составляла 47-51% [6] и 37,4% [5], ширина – 56,4-60% [6]. К концу гнездовой жизни в условиях Западной Сибири длина клюва составляет 96,5%, т.е. этот параметр продолжает свой рост. Доржиев [6] отмечает, что птенец растет еще 60-70 дней после оставления гнезда.

Рост конечностей

Максимальный прирост костей верхней и нижней конечностей приходится на 3-й день постнатального развития. Длина костей плеча, предплечья и кисти у вылупившегося птенца почти одинакова: 1,1; 1,1; 1,2 см, соответственно, что составляет 20; 20,3 и 20% от конечных размеров. Скорость роста этих частей с первого же дня различна: наиболее высок темп роста кисти и плеча, наименьший – у предплечья, но кривые, описывающие скорость этого процесса, идут параллельно (рис.3). За гнездовой период длина плеча увеличивается в 5 раз, предплечья – в 4,9, кисти – в 5 раз. Рост верхней конечности завершается на 22-23-й день гнездового периода.

Нижняя конечность развивается иначе. На момент вылупления абсолютные размеры бедра, голени и стопы неравны: 1,3; 1,6; 1,8 см, соответственно, и составляют 31,1; 29,3; 30,9% от дефинитивной длины. За гнездовой период длина бедра увеличивается в 3,2 раза, голени – в 3,4, стопы – в 3,2 раза. Максимум скорости роста бедра приходится на 1-е сутки постэмбриогенеза и до 9-го дня скорость держится на высоких отметках, но к 11-му дню снижается, выравниваясь с темпами роста голени и стопы (рис.4). Рост голени и стопы идет синхронно и имеет выраженный максимум на 3-й день. К 20-22-му дню нижняя конечность заканчивает свой рост, приобретая размеры конечности взрослого организма. Рост нижней конечности, как и верхней, следовательно, завершается в гнездовой период.

При сравнении роста верхней и нижней конечностей заметно неравенство исходных размеров. Так, на момент вылупления абсолютные размеры верхней конечности уступают нижней: 20% и 30%, соответственно. О различной степени сформированности конечностей голубей в условиях Забайкалья пишет и Доржиев [6], отмечая, что на момент вылупления крыло составляет 5,8-6,3%, цевка – 18,4-20,7%. Плечо и предплечье новорожденных в Западной Сибири составляет 17,7 и 19,8%, соответственно, бедро и цевка – 16,5 и 20,74% [5]. Сравнительно большая развитость нижней конечности объясняется более ранним ее функционированием – нижние конечности служат опорой птенца [6, 1]. Неодинаковы и темпы развития: скорость роста нижней конечности выше в первую половину гнездового периода, с 12-го дня верхняя конечность догоняет размеры нижней и вскоре превосходит ее по длине и скорости роста [6]. На 19-й день рост нижней конечности падает, практически достигнув дефинитивных размеров, а верхняя – еще продолжает рост. По данным Родимцева [5], к 32-му дню развития конечности достигают от

96,4 до 99,8%, т.е. еще продолжают рост в постгнездовой период. По нашим данным, конечности завершают свой рост у большинства птенцов на 26-й день гнездовой жизни. Темпы развития верхней и нижней конечностей птенцов Западной Сибири выше наших показателей, особенно в первую декаду постэмбриогенеза, что объясняется меньшими размерами птенцов на момент вылупления. В целом, несмотря на эти отличия, характер роста составных конечностей птенцов Поволжья и Западной Сибири аналогичен.

Развитие оперения

На момент вылупления птенцы сизого голубя покрыты желтым эмбриональным пухом. На 2-3-й день сквозь розовую кожу начинают просвечивать перьевые фолликулы бедренных птерилий, на 3-4-й – птерилии предплечья и кисти, головы, голени, хвоста, спины и грудной части тела. Пеньки появляются из перьевых сумок неравномерно. Первыми "проклеваются" перьевые сопочки бедренных птерилий – на 3-4-й день. Они располагаются в один ряд в количестве пяти штук с каждой стороны. На 5-й день появляются пеньки первостепенных и второстепенных маховых и их верхних кроющих, а также крайних рулевых; на 6-й – верхние кроющие крыла, дорсальная птерилия, шейный отдел брюшной и спинной птерилий; на 7-й день пускаются в рост средние рулевые.

Процесс разворачивания опахал более синхронен: на 6-й день постэмбриогенеза разворачиваются бедренные птерилии и крайние рулевые; на 8-й день – маховые, их кроющие и контурные тела; на 9-й – средние рулевые. Нарастание пера в длину скачкообразное. Вначале растет стержень, затем дистальный его конец лишается части чехлика – увеличивается длина опахала. Максимальная скорость роста наблюдается в первые 8 суток, максимум приходится на 2-е сутки. Далее скорость роста снижается и стабилизируется на относительно низких отметках (рис.5). В развитии контурных перьев наблюдается увеличение длины в конце гнездового периода, связанное с присоединением участка очина к опахалу.

К концу гнездового периода второе первостепенное маховое перо достигает только 82,7% своей длины и 93,9% ширины опахала, второстепенное маховое перо – 91%. Рулевые перья продолжают расти во внегнездовой период. Длина крайнего рулевого на 31-й день составляет 92,7%, среднего рулевого – 76,5%. Дефинитивных размеров в гнездовой период (на 28-29-е сутки) достигают верхние кроющие первостепенного и второстепенного маховых перьев гнездо-

вой жизни. И все же контурное оперение не завершает свой рост в гнездовой период и на момент вылета достигает следующих значений: верхнее кроющее крыла 90,9%, бедренное 80,4%, дорсальное 91,7%, шейное брюшной птерилии 84,8%, шейное спинной птерилии 80,1%. В целом, закономерности процесса роста отдельных перьев совпадают с развитием всей совокупности перьевого покрова (рис.6).

Таким образом, рост перьевого покрова продолжается во внегнездовой период. Сроки появления пеньков и разворачивания опахал у птенцов в условиях Поволжья совпадают с таковыми из Забайкалья [6] и опаздывают на сутки в Западной Сибири [5].

В целом, наши наблюдения соответствуют исследованиям в Западной Сибири и Забайкалье. Так, совпали основные моменты в сроках появления пеньков и разворачивания опахал, прорезывании глазной щели, включении зрительного анализатора и становлении терморегуляции с таковыми в Забайкалье. По полученным нами данным, у исследованной группы птенцов глазная щель открывается на сутки раньше, чем в Западной Сибири. Появление пеньков первостепенных, второстепенных маховых и средних рулевых и разворачивание опахал также осуществляется на сутки раньше.

Таким образом, в условиях Среднего Поволжья в онтогенезе сизого голубя проявляется достаточно широкий спектр адаптивных возможностей, позволяющих виду реагировать на меняющиеся условия городской среды обитания.

Так, репродуктивный период вида в условиях урбанизированной среды значительно растянут и охватывает все сезоны года. На территории

г.Казани для сизого голубя характерно 4-5 репродуктивных циклов. В годы с обычным температурным режимом начало массового размножения приходится на февраль-март. В более теплые годы опытные пары размножаются круглогодично, отдыхая лишь 3,5-5 недель, приходящихся на конец октября – ноябрь.

Постэмбриональный темп роста и развития отдельных частей тела птенцов неравномерен, так как на момент вылупления степень их зрелости различна. Менее развитые части тела растут интенсивнее. На момент вылупления наибольшее развитие получают части тела, функционирующие сразу же после вылупления (клюв, нижняя конечность). Несмотря на индивидуальные темпы развития, линейные размеры и части тела имеют синхронные подъемы и падения скорости роста. Для условий Среднего Поволжья в постэмбриогенезе голубя можно выделить 5 таких этапов.

Скорость роста максимальна в первые три дня постэмбриогенеза. Наибольший прирост массы и линейных размеров приходится на первую половину гнездовой жизни птенцов. В гнездовой период дефинитивных размеров достигают верхние и нижние конечности и длина опахал верхних кроющих первостепенного и второстепенного маховых перьев. Линейные размеры тела и оперение продолжают расти в постгнездовой период.

Ход онтогенеза птенцов сизого голубя в условиях г.Казани в основном совпадает с таковым в Западной Сибири и Забайкалье, но масса и линейные размеры их больше. Отличия в темпах развития объясняются географической изменчивостью и степенью сформированности частей тела на начало постэмбриогенеза.

Таблица

Рост частей тела, массы и оперения ($M \pm m$) птенцов сизого голубя

Часть тела	Возраст, сут							
	1	2	8	9	19	26	31	взрослый
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Длина тела	8.5±0.2	9.5±0.2	15.6±0.2	16.5±0.2	25.0±0.6	29.8±0.7	33.5±0.1	34.9±0.1
Длина крыла	1.4±0.04	1.6±0.04	4.2±0.2	5.1±0.2	13.7±0.4	16.8±0.3	19.3±0.1	22.8±0.1
Размах крыльев	7.0±0.1	7.0±0.8	20.1±0.7	22.3±0.9	46.8±1.9	56.2±0.5	61.5±0.4	66.1±0.2
Длина хвоста	--	--	0.2±0	0.7 ± 0.1	5.7±0.4	9.6±0.6	11.0±0.2	12.8±0
Длина клюва	1.1±0	1.2±0	1.9±0	2.0±0	2.3±0	2.4±0	2.4±0.1	2.4±0
Ширина клюва	0.5±0	0.5±0	0.7±0	0.7±0	0.8±0	0.8±0.1	0.8±0.1	0.9±0
Длина плюсны	1.2±0	1.3±0	2.4±0	2.7±0	3.4±0	3.5±0	3.5±0	3.5±0
Вес	17.8±1.1	24.9±1.5	137.5±4.3	155.8±4.5	284.7±9.2	311.7±11	335.5±1.5	314.5±2.1
Длина головы	2.6±0	2.8±0	4.2±0.1	4.5±0.1	5.2±0.1	5.3±0.2	5.4±0.1	5.6
Длина плеча	1.1±0	1.2±0	2.9±0.1	3.4±0.1	5.1±0.2	5.3±0.2	5.5±0	5.5±0
Длина предплечья	1.1±0	1.2±0	3.0±0.1	3.5±0.1	5.1±0.2	5.5±0.2	5.5±0.1	5.6±0
Длина кисти	1.2±0	1.3±0	3±0.1	3.7±0.1	5.5±0.1	5.7±0.3	5.8±0.1	5.8±0
Длина бедра	1.3±0	1.7±0	3.3±0.1	3.5±0.1	4.2±0.1	4.3±0.2	4.4±0.1	4.3±0
Длина голени	1.6±0	1.8±0.1	3.6±0.1	3.9±0.1	5.4±0.1	5.7±0.3	5.5±0.1	5.6±0.2

Длина стопы	1.8±0	2.0±0	4.1±0.1	4.4±0.1	5.6±0.1	5.7±0.1	5.8±0.1	5.8±0
Выборка	18	20	27	29	19	12	2	372
I мах	--	--	0.2±0	0.2±0.02	5.6±0.4	9.9±0.3	12.2±0.1	16.6±0.1
бвкпм	--	--	0.1±0	0.2±0.1	4.7±0.2	5.4±0.2	5.8±0.1	5.8±0.1
II мах	--	--	--	0.5±0	5.2±0.3	8.5±0.2	9.2±0	10.1±0.1
бвквм	--	--	0.1±0	0.3±0.1	4.8±0.2	6.1±0.1	6.5±0.3	6.4±0.1
вкк	--	--	0.5±0	0.3±0.2	1.3±0	1.4±0	1.4±0	1.5±0
бедренное	--	--	0.4±0.1	0.6±0.1	3.3±0.2	4.4±0.1	4.5±1.3	5.2±0.2
ср. рул.	--	--	--	0.2±0.2	3.1±0.4	5.6±0	9.1±0	11.7±0.2
кр. рул.	--	--	0.1±0	0.1±0	3.1±0.3	6.6±0.3	8.5±0.5	11.7±0.2
дорс.	--	--	0.5±0.4	0.3±0.1	2.4±0.1	2.9±0.1	2.6±0.4	3.5±0.1
шогп	--	--	0.3±0.2	0.3±0.2	1.8±0.1	2.2±0.1	2.4±0.1	2.9±0.1
шосп	--	--	0.2±0	--	1.4±0.1	2.1±0.2	2.1±0	2.9±0.1
φ I мах	--	--	0.2±0	0.4±0.1	1.3±0.1	1.7±0	2.1±0.2	2.3±0
Выборка	18	20	27	29	19	12	2	372

Примечание: представлены замеры опахал перьев: I мах – второе первостепенное маховое, бвкпм – большое верхнее кроющее первостепенного махового, II мах – второстепенное маховое, бвквм – большое верхнее кроющее второстепенного махового, вкк – верхнее кроющее крыла, ср. рул. – среднее рулевое, кр. рул. – крайнее рулевое, дорс. – дорсальное, шогп – шейный отдел грудной птерилии, шосп – шейный отдел спинной птерилии, φ I мах – ширина опахала второго первостепенного махового.

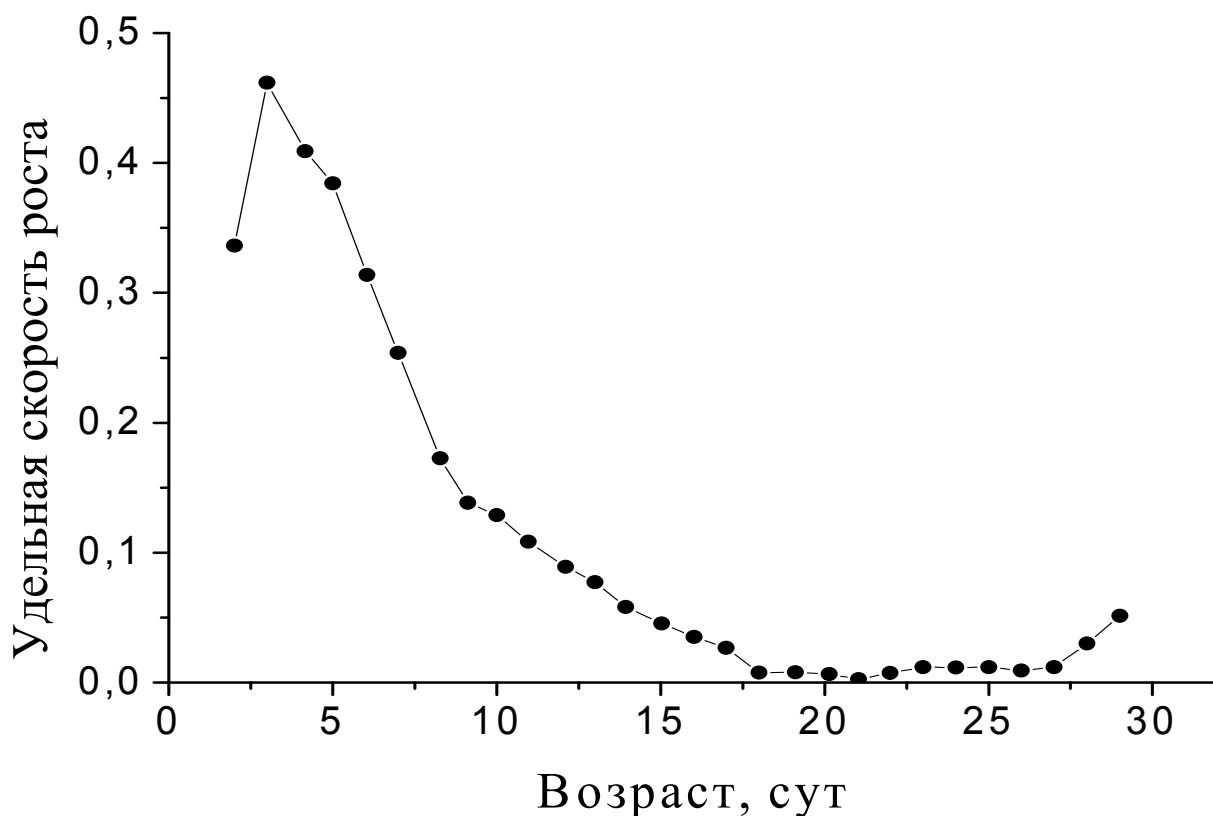


Рис.1. Удельная скорость роста массы тела.

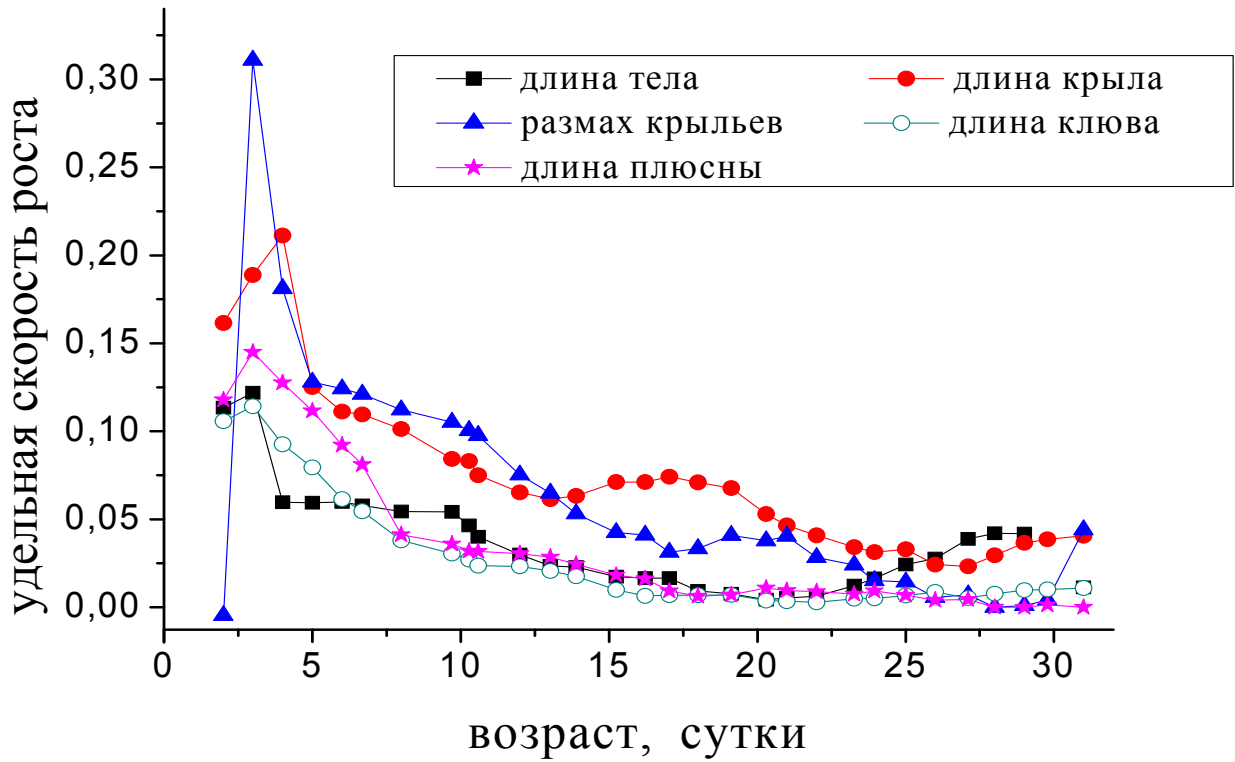


Рис.2. Динамика удельной скорости роста линейных размеров тела.

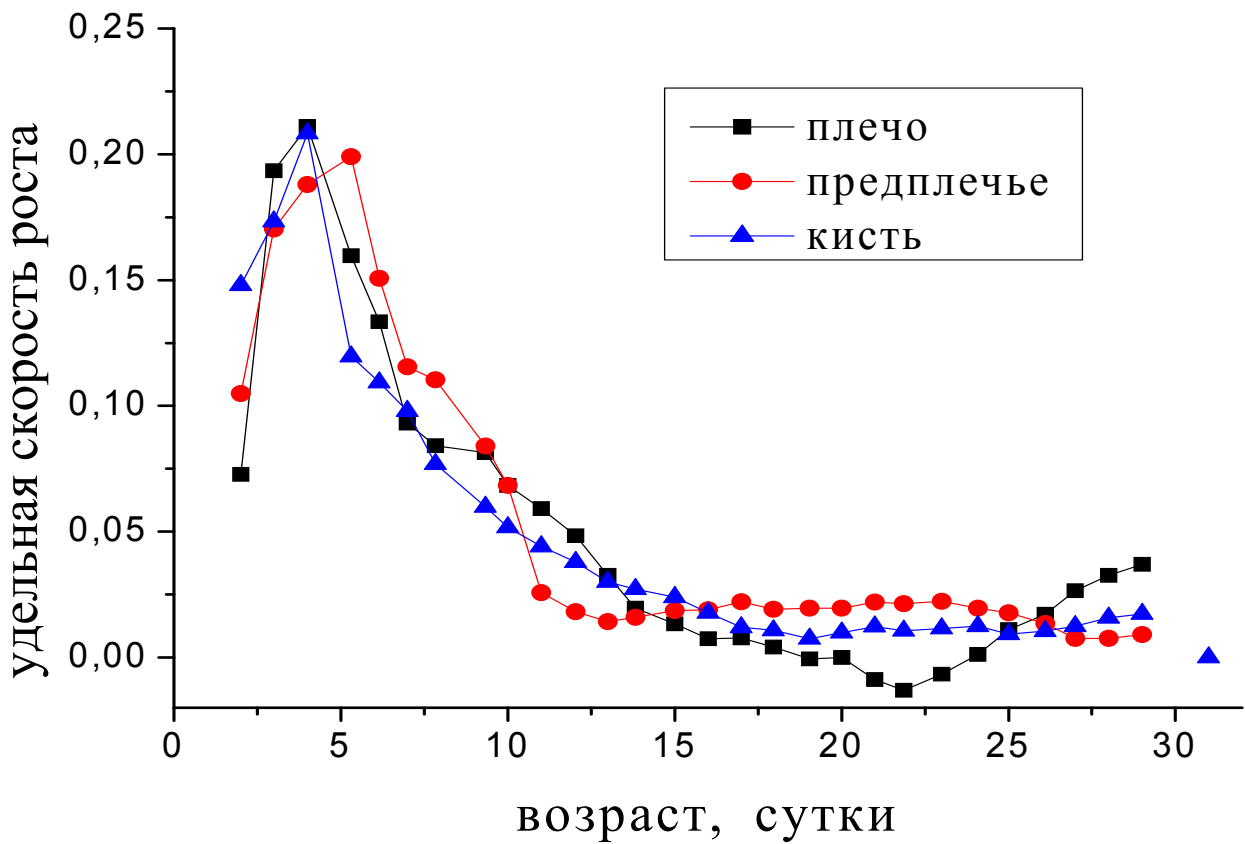


Рис.3. Динамика удельной скорости роста верхней конечности.

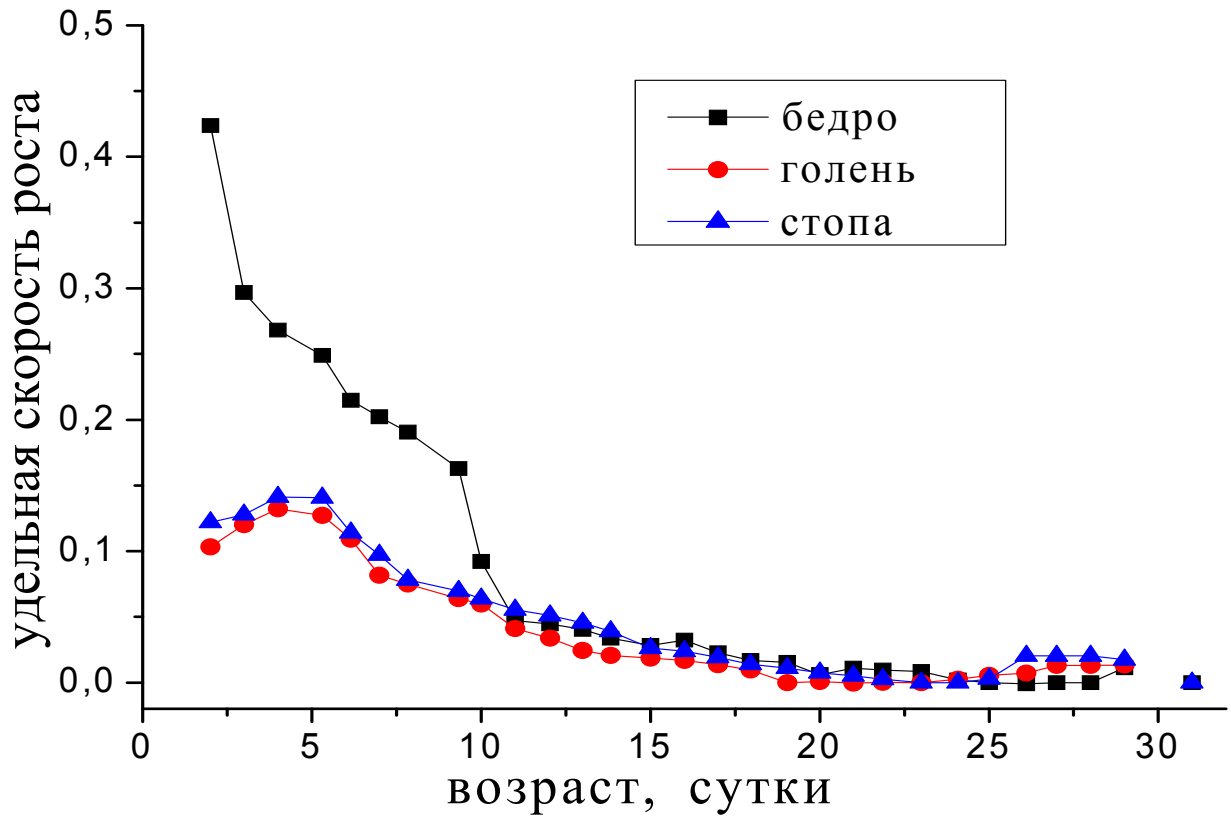


Рис.4. Динамика удельной скорости роста нижней конечности.

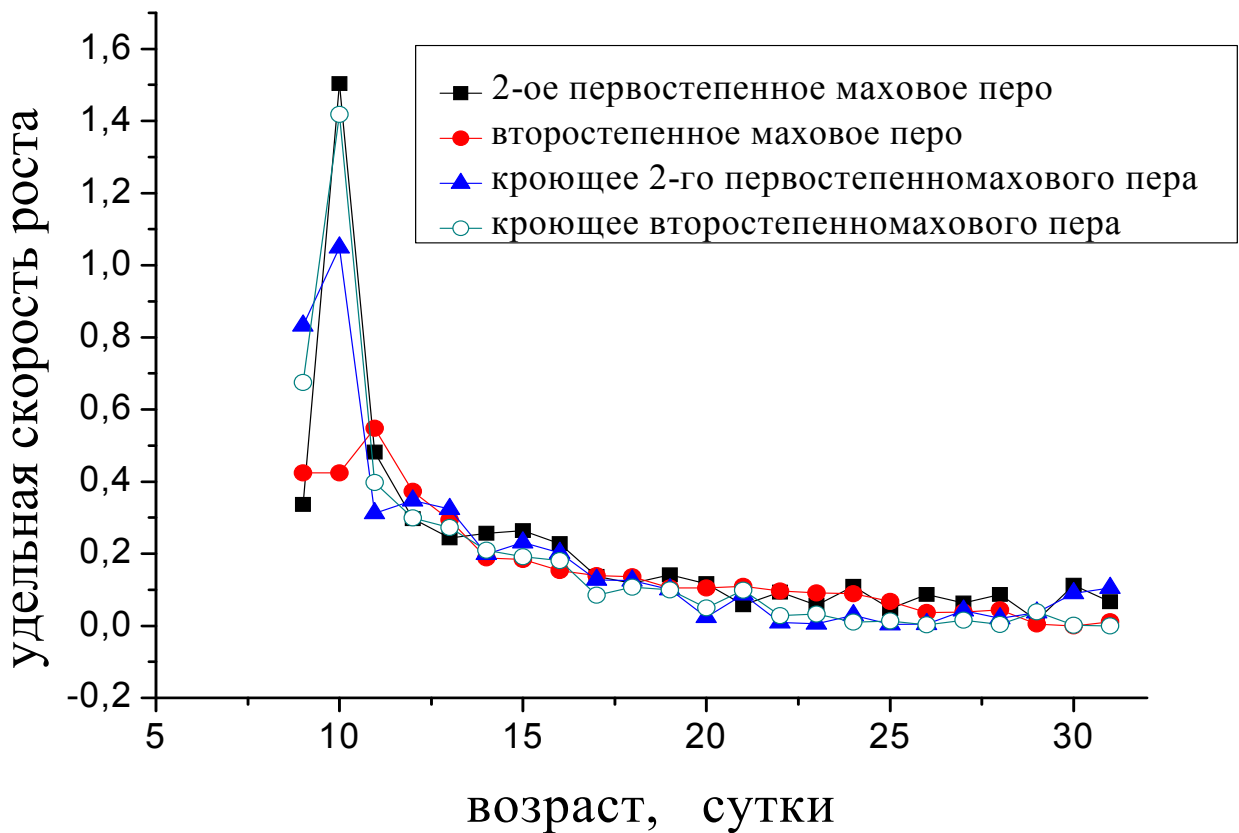


Рис.5. Динамика удельной скорости роста маховых перьев и их крюющих.

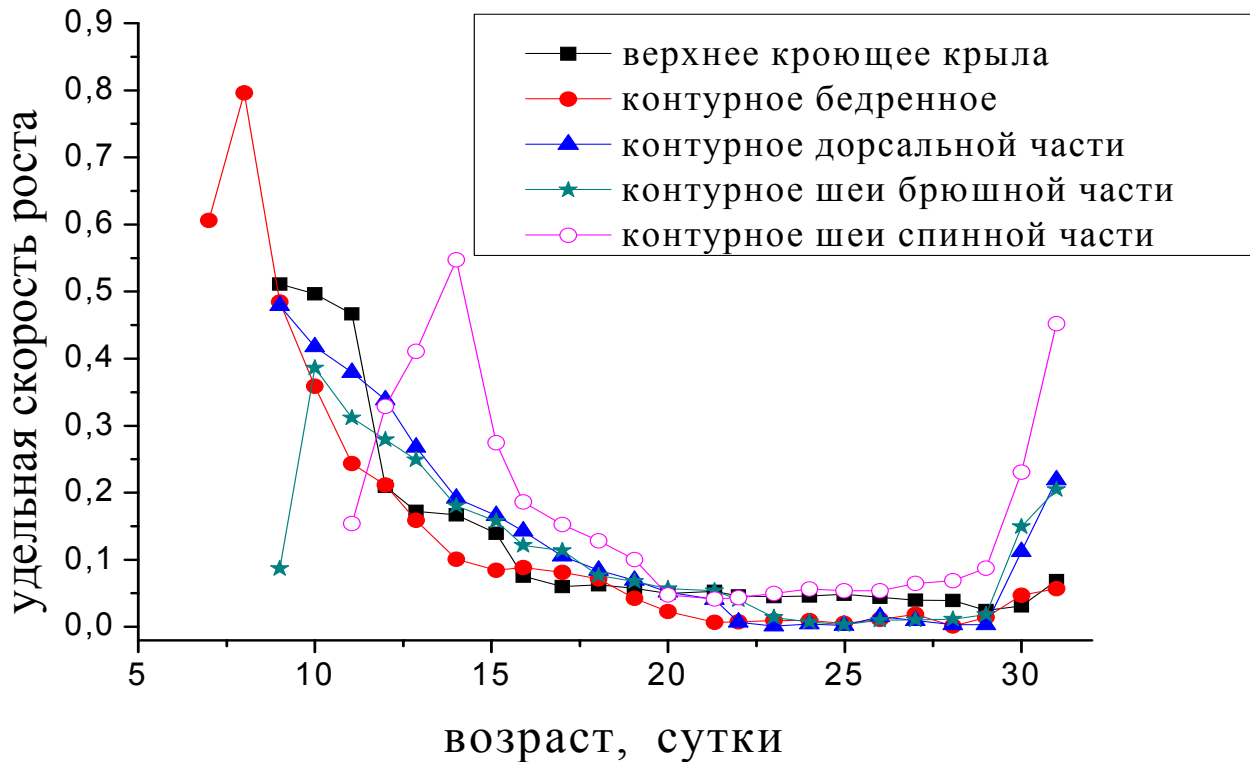


Рис.6. Динамика удельной скорости роста опахал контурных перьев.

1. Познанин Л.П. Эколого-морфологический анализ онтогенеза птенцовых птиц // Общий рост и развитие пропорций тела в постэмбриогенезе. – М.: Наука, 1979. – 294 с.
2. Второв П.П., Дроздов Н.Н. Определитель птиц фауны СССР: пособ. для учителя. – М.: Просвещение, 1980. – 256 с.
3. Плохинский Н.А. Математические методы в биологии: учебно-метод. пособ. для студентов биоло-

- гических факультетов университетов. – М.: Моск. гос. ун-т, 1978. – 265 с.
4. Шмальгаузен И.И. Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. – М.; Л., 1932. – 135 с.
5. Родимцев А.С. Этапность и критические периоды раннего онтогенеза птенцовых птиц: дис. ... д-ра биол. наук. – М.: Моск. пед. гос. ун-т, 2004. – 338 с.
6. Доржиев Ц.З. Симпатрия и сравнительная экология близких видов птиц. – Улан-Удэ: Бурятский гос. ун-т, 1985. – 370 с.

DEVELOPMENT OF ROCK PIGEON (*COLUMBA LIVIA*) CHICKS IN KAZAN

A.V.Arinina, I.I.Rakhimov

The process of growth and differentiation in the postembryonic development of the rock pigeon nestlings is uneven and phased. The body parts of the hatching chicks are formed to a different degree which affects the future rate of growth in postembryogenesis. Despite the difference in intensity of the body parts growth, they are subject to the same rhythm of development. The 2nd-3rd days are characterized by the maximum growth progress rate, the maximum increase happens during the 1st week of development. It is typical for altricial and semi-precocial birds. The rate of mass and dimension growth decreases gradually. By the end of the nesting period, the chicks do not reach their definitive size, their growth continues in the post-nesting period.

Key words: postembryonic development, rock pigeon, growth rate.

Аринина Алла Владимировна – кандидат биологических наук, доцент кафедры биоэкологии Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: ArininaAlla@mail.ru

Рахимов Ильгизар Ильясович – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой биоэкологии Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: rakhim56@mail.ru

Поступила в редакцию 27.09.2011