

## ЭВОЛЮЦИЯ ТИПОВ ОНТОГЕНЕЗА И ЭНЕРГЕТИКА ВЗРОСЛЫХ ПТИЦ В ПЕРИОД РАЗМНОЖЕНИЯ

Голубева Т.Б.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия  
tbgolubeva@list.ru

А. Портман, изучая развитие птиц и млекопитающих, пытался разработать систему типов онтогенеза на основании сложности морфологической и поведенческой организации взрослых (Portman, 1935, 1962). Портман считал, что главная линия эволюции птиц – увеличение роли родителей в воспитании птенцов, и птенцовый тип размножения возник под регулирующим контролем прогрессивно развивающегося инстинкта заботы о потомстве. Убедительная картина развития родительской заботы на шкале супервыводковые – выводковые нарисована Д.Н. Гофманом (1955, 1962). Гофман полагал, что эволюционный процесс при возникновении птенцового типа развития был направлен на снижение физиологического напряжения организма самки в репродукционный период. Действительно, энергетическая ценность яйца ( $q$ ) изменяется у птенцовых воробьиных с изменением его массы ( $m$ ) как  $q = 1,124 m^{0,9438}$  ккал/яйцо, а у полуыводковых и выводковых как  $q = 1,910 m^{0,9574}$  ккал/яйцо (Kendeigh et al., 2012; Stark, Ricklefs, 1998), что показывает большую энергетическую цену яиц у выводковых. Однако зависимость энергетической ценности яйца от экологии вида велика: большим энергетическим содержанием отличаются яйца околоводных птенцовых и полуപтенцовых пингвинов и трубконосых, полуыводковых чистиков и чайковых, выводковых гусеобразных и ржанкообразных (Nice, 1962; Дольник, 1995). Затраты энергии на синтез 1 яйца хорошо выражаются относительно суточных затрат на метаболизм ( $BMR$  – скорость базального метаболизма). Так, яйцо птенцовой кукушки стоит 0,35  $BMR$ , а яйцо трубконосых, сходных с кукушкой по массе и тоже птенцовых, определено в 2,44  $BMR$ . Конечно, нужно оценивать и количество яиц, снесенных самкой за сезон. У трубконосых обычно 1–2 яйца (2,4–4,9  $BMR$ ), у обыкновенной кукушки – до 10 (3,5  $BMR$ ). Затраты на вождение и обогрев выводка у выводковых, за исключением гнездящихся в высоких широтах (Cresswell et al., 2004) меньше, чем на выкармливание и обогрев гнездовиков и вождение выводка у птенцовых и полуപтенцовых. При кормлении птенцов основные затраты энергии родителей связаны с расстоянием от места добычи корма до гнезда. Энергетическая цена транспорта пищи птенцам определяется ценой педальных (1,6  $BMR$ ) или полетных локомоций (до 16  $BMR$  – Гаврилов, 2011). Высокие значения расхода энергии ( $DEE$ ) установлены у колониальных морских ныряльщиков (птенцовые и преимущественно полуыводковые) – около 4  $BMR$  (Дольник, 1995). Большой расход энергии у самок выводковых на продукцию яиц компенсируется малым расходом на вождение выводка, тогда как у птиц с полуപтенцовым и птенцовым типами онтогенеза меньшая стоимость яиц уравновешивается большим расходом энергии на выкармливание птенцов и слетков. Отбор для птиц, перешедших к охоте с воздуха, гнездованию на деревьях, скалах, строительству сложных гнезд, возможен только параллельно с увеличением незрелости при рождении и неминуемо должен был подчиниться необходимости увеличить период обучения восприятию сигналов внешней среды и координации сенсорной информации и двигательной активности. У птенцовых по сравнению с выводковыми значительно растянуты критические периоды обучения для акустической и зрительной коммуникаций. Обучение сложным сигналам возможно только при установлении относительной эндотермии. Развитие терморегуляции у птенцовых происходит уже вне яйца, под воздействием внешней среды. Критический период импринтинга сложных акустических и зрительных сигналов приурочен к моменту становления эффективной терморегуляции – моменту, когда птенец уже способен поддерживать температуру выше 37 °C в пределах температур термонейтральной зоны взрослых.

Palaeognathae выводковые, большинство Neoaves – птенцовые или полуыводковые. Уже у Galliformes эффективная терморегуляция устанавливается значительно позже, чем у Anseriformes, и критический период импринтинга растянут до этого момента. Выводковость куликов, по-видимому, вторична, многие кулики полуыводковые.