

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ХИМИЧЕСКОЙ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ И МОРФОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ КРОВИ У ПТЕНЦОВ ПОЛУВЫВОДКОВЫХ ПТИЦ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ТЕМПЕРАТУРАХ СРЕДЫ

С. К. КАРАПЕТЯН, Р. А. АРУТЮНЯН

Показано, что формирование химической терморегуляции у птенцов обыкновенной чайки сопровождается повышением морфологических показателей крови. С 4—5-дневного возраста птенцы становятся холодоустойчивыми и обладают стабильной температурой тела.

Ключевые слова: полувыводковые птенцы, онтогенез, химическая терморегуляция, гомойотермия.

Если проблема развития гомойотермии у выводковых и птенцовых птиц интенсивно изучается [1—6], то вопросы развития терморегуляции у полувыводковых птиц освещены пока недостаточно.

Изучая развитие гомойотермии у речной крачки, Рольник [8] установил, что у односуточных птенцов при снижении температуры среды от 30 до 25° потребление кислорода повышается от 2,2 до 3,3 мл/г/час, а температура тела снижается от 38 до 20°. У 8-дневных птенцов потребление кислорода повышается на 25%, а температура тела снижается от 38,6 до 37,8°. Десятидневные птенцы практически не отличаются в этом отношении от взрослых птиц. У них температура тела при температуре среды от 30 до 10° снижалась от 39,6 до 38,9°. Потребление кислорода повышалось от 2,5 до 4,0 мл/г/час.

По данным Кескпайка [7], у серебристой чайки терморегуляционная функция формируется в возрасте 1,5—2 суток, у сизой чайки—2—3, а у маевки—6—7 суток.

Кескпайком одновременно установлено, что в день вылупления нижним пределом термонейтральной зоны у обыкновенной чайки является температура среды 31°. При температуре среды ниже этой зоны у 0—суточных, но еще не обсохших птенцов потребление кислорода повышалось от 2,11 до 2,18 мл/г/час и снижалась температура тела. У десятидневных птенцов термонейтральная зона лежит в пределах 31—23°. В этом возрасте они вполне гомойотермны и имеют относительно постоянную температуру тела. При снижении температуры среды от 30 до 10° температура тела у этих птенцов снижалась от 38 до 36°.

В период онтогенетического формирования химической терморегу-

лящих резкому изменению подвергаются гематологические показатели.

В известной нам литературе [9—11] данные об онтогенетическом изменении морфо-химических показателей крови у чаек очень мало-численны. Первая из этих работ проведена еще в 1935 году [9]. В этой работе установлено, что с возрастом количество эритроцитов и гемоглобина увеличивается. Например, у 5—14-дневных чаек количество гемоглобина составляло 50%, а эритроцитов—1515000, у 20—30-дневных чаек соответственно 71,0% и 2435000. У взрослых, согласно Шилову с соавт. [12], эти показатели составляли 74,5 и 2340000. Более подробно онтогенетические изменения в морфологических показателях крови у обыкновенной чайки освещены в другой работе [11]. Что касается вопроса о влиянии высокой и низкой температуры среды на изменение терморегуляционной функции организма и морфохимического состава крови у диких птиц в их раннем онтогенезе, то он в литературе изучен недостаточно и является предметом настоящего исследования.

Материал и методика. Для опытов использовались 0—1—4—5, 6—7, 10—11, 15—17, 25—30-дневные птенцы обыкновенной чайки и их взрослые особи—всего 82 головы. Для изучения онтогенетического изменения химической терморегуляции учитывали потребление кислорода, теплопродукцию, метаболический коэффициент и температуру тела. Из морфохимического состава крови исследовано количество эритроцитов, общее содержание гемоглобина в крови и его количество в одном эритроците (СГЭ), цветной показатель (ЦП), кислородная емкость крови и количество сахара в нем. Учитывали также массу птенцов и взрослых чаек.

Потребление кислорода определяли по методу Шклярова [13], а количество образовавшегося тепла—калорическим эквивалентом кислорода, предложенным Броди в 1945 г, метаболический коэффициент (МК)—путем деления вершинного обмена на стандартный обмен [14]. Температуру тела измеряли микроэлектротермометром, а температуру в камерах регулировали с помощью контактного термометра с точностью $\pm 0,1^\circ$. Все данные перерасчитаны на 0° и 760 мм ртутного столба.

Все изучаемые показатели определялись при температуре среды 30° и 20° . Опыты начинались с более высоких температур. Экспозиция птенцов при каждой температуре составляла 60 мин, причем в последние 15 мин проводилась регистрация потребления кислорода.

Результаты и обсуждение. При изучении изменения показателей химической терморегуляции установлено, что у птенцов при температуре среды 30° потребление кислорода повышалось на 40,3% по сравнению с температурой среды 20° . МК увеличивался в 1,4 раза. Односуточные птенцы в условиях температуры 30° потребляли кислорода на 70% больше, чем при температуре 20° (табл. 1).

Резкое изменение в механизме терморегуляции отмечалось в возрасте 4—5 дней. Термонейтральная зона расширилась в сторону низких температур среды (от 30° до 20°), резко повысился уровень стандартного обмена, и разницы между уровнем вершинного и стандартного обменов не наблюдалось. У 4—5-суточных птенцов при температуре среды 30° потребление кислорода было в 2 раза больше, чем в первые дни жизни. Снижение температуры среды с 30° до 20° в этом возрасте не повышало уровень обмена веществ, и потребление кислорода при 20° составляло 3,22 мл/г/час, МК составлял 0,83. Увеличение стандартного обмена у

Онтогенетическое изменение терморегуляторных показателей у птенцов обыкновенной чайки при различных температурах среды

Возраст по дням	Вес тела		Температура тела		Количество потребляемого кислорода, мл/г час		Теплообразование, ккал/г час		Метаболический коэффициент
			20°	30°	20°	30°	20°	30°	
0	25,6	26,0	34,5±0,5	38,2±0,02	2,61±0,04	1,86±0,09	11,5±0,4	8,75±0,4	1,4
1	27,0	26,5	35,5±0,4	38,7±0,2	2,16±0,04	1,27±0,33	9,68±0,59	5,75±0,7	1,7
4-5	57,0	55,0	37,8±0,3	38,5±0,2	3,22±0,14	3,92±0,3	14,0±0,6	14,7±0,5	0,83
6-7	70,4	77,2	37,5±0,1	38,4±0,18	2,13±0,2	2,57±0,8	13,3±1,0	14,0±1,2	0,95
10-11	97,0	100,6	37,9±0,2	39,3±0,2	2,54±0,09	2,37±,05	12,9±0,02	11,4±0,03	1,05
15-17	162	168	37,5±0,29	38,9±0,26	2,08±0,12	1,94±0,05	9,8±0,6	9,0±0,3	1,07
25-30	253	236	39,0±0,03	39,3±0,1	1,80±0,05	1,99±0,007	8,5±0,49	9,3±0,6	0,9
Взрослые	255	260	39,5		3,5		16,4		

Таблица 2

Онтогенетическое изменение морфохимических показателей крови у птенцов обыкновенной чайки при различных температурах среды

Возраст по дням	Количество эритроцитов		Количество гемоглобина, г%		Цветной показатель		СГЭ, микрограммы		Кислородная емкость крови, г ⁰ / ₁₀		Количество сахара в крови, мг ⁰ / ₁₀	
	20°	30°	20°	30°	20°	30°	20°	30°	20°	30°	20°	30°
0	164,0±16,7	135,7±5,1	7,45±0,55	5,9±0,36	1,37±0,06	1,28±0,09	46,1±2,3	43,0±2,7	10,9±1,9	8,3±0,46	131,0±5,6	125,5±5,75
1	166±8,15	136,7±9,0	7,65±0,35	6,32±0,5	1,41±0,02	1,40±0,9	47,0±0,7	46,5±3,3	10,8±0,5	8,9±0,71	150,6±4,9	126,0±9,5
4-5	186±5,2	153±10,4	9,01±0,3	8,3±0,47	1,44±,03	1,58±0,01	48,0±1,0	53,0±4,0	12,8±0,47	11,7±0,63	144,0±3,3	132,0±10,4
6-7	185,4±17,5	176±14,2	9,2±0,72	8,8±0,67	1,58±0,09	1,55±0,14	46,0±4,1	51,6±4,3	13,0±0,91	12,45±1,0	160,4±5,05	135,4±7,65
10-11	183±6,2	192,2±6,1	10,1±0,6	9,5±0,9	1,65±0,01	1,50±0,07	56,0±2,2	50,0±3,3	14,2±1,1	13,4±1,2	161,0±8,5	135,0±9,4
15-17	198,5±7,6	202±17,0	9,5±0,33	9,2±0,33	1,44±0,06	1,38±0,08	46,7±2,5	46,0±2,54	13,0±0,5	13,4±0,5	156,0±12,4	131,0±2,5
25-30	197±27,0	205±14,4	9,3±0,88	9,0±0,7	1,42±0,02	1,35±0,09	47,6±0,76	45,0±2,14	13,0±1,7	12,7±1,0	170,0±14,6	144,0±8,7
Взрослые	3734900		15,65		1,28		42,5		21,0		162,2	

3—4-суточных птенцов речной крачки, крачки-чиграви, а также у обыкновенной чайки наблюдал Рольник [8].

В 6—7-дневном возрасте при температуре среды 30° потребление кислорода было в 1,4—2 раза больше, чем в первые дни онтогенеза, МК равнялся 0,95.

В 10-дневном возрасте в условиях температуры среды 30—20° потребление кислорода составляло 2,37—2,54 мл/г/час, МК равнялся 1,05.

Большой интерес представляло изучение потребления кислорода у птенцов в возрасте 25—30 дней, когда в организме завершались интенсивные формообразовательные процессы, предшествующие подъему птенцов на крыло. В этом возрасте при температуре среды 30° птенцы потребляли кислорода больше, чем при 20°. Онтогенетические изменения потребления кислорода представлены на рис. 1. Что касается химической терморегуляции у взрослых чаек, то установлено [8], что термонейтральная зона у них находится в пределах 30—10°. Потребление кислорода в этой зоне у взрослых чаек было в 1,5—2 раза больше, чем в возрасте 25—30 дней.

В табл. 1 представлены также данные о теплопродукции и температуре тела. Показано, что при температуре среды 30° в день вылупления в организме птенцов образуется в среднем 8,75 гкал/г/час тепла. При снижении температуры среды с 30 до 20° количество образующегося тепла увеличивалось на 31,4% ($P < 0,001$). Однако, несмотря на это, температура среды 20° для 0-суточных птенцов оказалась сильно охлаждающим фактором и вызвала состояние гипотермии, в результате чего температура тела с 38,2° снизилась до 34,5° ($P < 0,001$). Состояние гипотермии наблюдалось и у односуточных птенцов, хотя у них при этой температуре среды образовалось на 72% больше тепла, чем при 30°, температура тела с 38,7 достоверно ($P < 0,001$) снизилась до 35,5°.

У четырех-пятисуточных птенцов эта температура уже не являлась охлаждающим фактором, они вполне оказались гомеотермными, как при 30°, так и при 20° теплообразование составило в среднем 14,0 гкал/г/час (рис. 1Б). Кроме того, в этом возрасте птенцы обладали стабильной температурой тела. При снижении температуры среды с 30 до 20° температура тела у них снизилась всего на 0,7° (рис. 1Г). Об относительно стабильной температуре тела у 3—4-суточных чаек свидетельствуют данные Рольника [8].

В организме 10—11-суточных птенцов количество образующегося тепла на единицу массы тела как в условиях высокой, так и низкой температуры среды частично снижалось, что, несомненно, связано с увеличением массы тела. Так, при 30° в их организме образовалось тепла на 14,5—22,5% меньше, чем в возрасте 4—5 дней. Температура тела в 10—11-дневном возрасте достигала уровня температуры тела взрослых особей и составляла в среднем 39,3°.

Теплообразование у птенцов обыкновенной чайки в возрасте 25—30 дней при температуре среды 30° равнялось 9,3 гкал/г/час, а при 20°—8,5 гкал/г/час температура тела составляла соответственно 39,3 и 39,0°. У

взрослых особей в пределах температуры среды 25—10° оно составляло в среднем 16,4 гкал/г/час*; температура тела—39,5°.

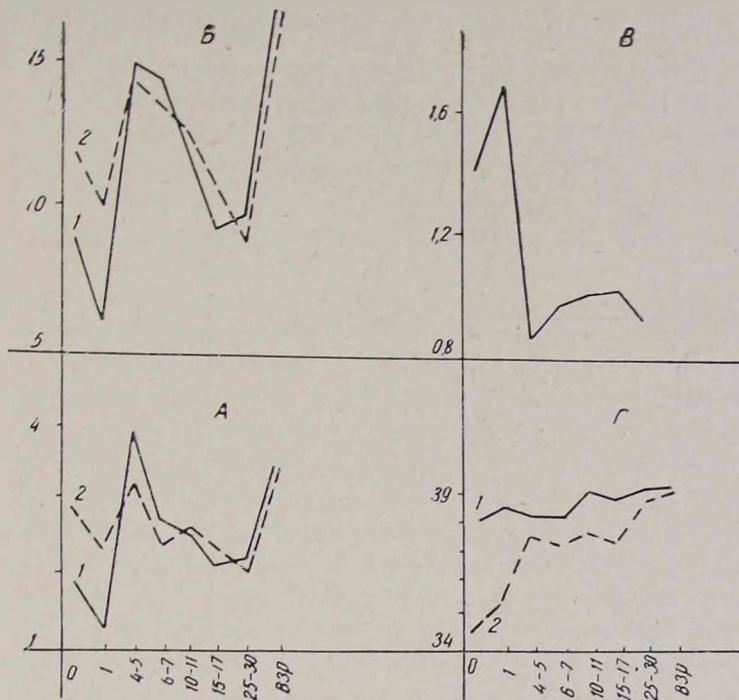


Рис. 1. А—потребление кислорода, Б—теплопродукция, В—метаболический коэффициент, Г—температура тела. 1—при температуре среды 30°, 2—при температуре среды 20°. На оси абсцисс—возраст птенцов.

При изучении изменений морфохимических показателей крови установлено, что в день вылупления в пределах термонейтральной зоны (30°) количество эритроцитов у птенцов составляет 1357000. При снижении температуры с 30 до 20° оно увеличивается на 21,2% и составляет 1645000. Количество гемоглобина в аналогичных условиях повышается на 26,2%, или от 5,9 до 7,45 г%.

На следующий день после вылупления количество эритроцитов и гемоглобина при температуре 30° оставалось практически на таком же уровне, что и в день вылупления (соответственно 1367000 и 6,32). При снижении температуры среды с 30 до 20° у односуточных птенцов количество эритроцитов повышалось на 22%, а гемоглобина—на 21% ($P < 0,02$).

Данные рис. 2А и табл. 2 показывают, что с возрастом число эритроцитов и содержание гемоглобина увеличиваются, и если в первые три дня жизни температура среды 20° является сильностимулирующим фактором кроветворной функции организма, то в последующие дни, в свя-

* При определении теплообразования у взрослых чяек пользовались данными о потреблении кислорода, приведенными в работе А. Ф. Давыдова и Ю. Э. Кескпайка (1967).

зи с расширением термонеutralной зоны, она практически не оказывала никакого влияния. Так, в возрасте 6—7 суток количество эритроцитов варьировало в пределах 176000—1854000, а гемоглобина—8,8—9,2 г%; в возрасте 15—17 суток соответственно—1985000—2020000 и

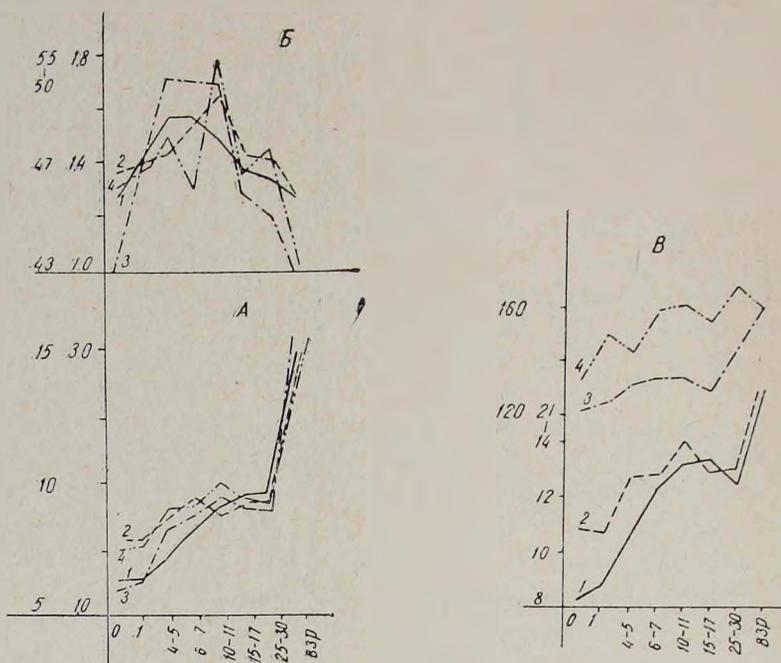


Рис. 2. А—количество эритроцитов (1—при 30°, 2—при 20°), количество гемоглобина (3—при 30°, 4—при 20°), Б—цветной показатель (1—при 30°, 2—при 20°), СГЭ—(3—при 30°, 4—при 20°), В—кислородная емкость крови (1—при 30°, 2—при 20°), количество сахара в крови (3—при 30°, 4—при 20°). На оси абсцисс—возраст птенцов.

9,2—9,5 г%, а 25—30 дней—2050000 и 9,32 г%, т. е. на 51—53% больше, чем в первые дни постнатальной жизни. Что касается взрослых особей, то количество эритроцитов у них составляло 3734000, а гемоглобина—15,65 г%.

Одного определения абсолютного количества эритроцитов и гемоглобина в крови недостаточно для суждения о состоянии крови. Необходимо знать среднюю степень насыщенности гемоглобином отдельных эритроцитов, т. е. цветной показатель (ЦП), и среднее количество гемоглобина в каждом эритроците (СГЭ).

В наших опытах установлено, что в день вылупления ЦП в термонеutralной зоне составляет 1,28. Каждый эритроцит в этой зоне содержал в среднем 43 мј гемоглобина. Снижение температуры среды до 20° повышает степень насыщенности эритроцитов до 1,37, а количество гемоглобина в каждом эритроците до 46,1 мј (табл. 2Б).

На следующий день после вылупления насыщенность эритроцитов гемоглобином и его количество в одном эритроците повышается на 8—

10%. В возрасте 4—5 дней у птенцов ЦП и СГЭ при температуре 30° оказались на 23,5% больше, чем в день вылупления и составляли соответственно 1,5 и 53,0. Снижение температуры среды с 30 до 20° у 4—5-суточных птенцов вызывало гипохромность эритроцитов.

Начиная с 10—11-дневного возраста насыщенность эритроцитов гемоглобином снижается, что обусловлено стабилизацией количества эритроцитов и общего гемоглобина. Например, в 15—17-дневном возрасте СГЭ в температурном диапазоне 20—30° составляло 46—46,7 μJ , а ЦП—1,38—1,44. В 25—30-дневном возрасте эти показатели были на 15% меньше по сравнению с 10—11-суточным возрастом. У взрослых особей в пределах температуры среды от 20 до 30° ЦП составлял 1,28, а СГЭ—42,5 μJ .

Значительно низкая насыщаемость эритроцитов гемоглобином во взрослом состоянии компенсируется резким увеличением числа эритроцитов и общего гемоглобина.

Что касается изменения кислородной емкости, то установлено, что в первые дни вылупления при температуре среды 30° она варьирует в пределах 8,3—8,9, а при 20°—10,8—10,9 г%. В дальнейшем с увеличением возраста она увеличивается, однако в связи с расширением термонеutralной зоны температура среды 20° не вызывает статистически достоверного повышения кислородосвязывающей функции крови. Так, если в 4—5-дневном возрасте кислородная емкость крови по сравнению с первыми днями постнатальной жизни при температуре 30° повышалась на 41% и составляла в среднем 11,72 г%, то снижение температуры среды с 30 до 20° повышало эту функцию крови всего на 8,5%.

Опыты показали также, что сразу же после вылупления в пределах термонеutralной зоны количество сахара в крови птенцов составляет 125,6 мг%. При снижении температуры среды до 20° количество сахара увеличивается на 7%. У односуточных птенцов при охлаждении оно повышается на 14%, что статистически достоверно ($P < 0,001$).

У 4—5-суточных птенцов количество сахара при 30° было на 5% больше, чем у односуточных. Снижение температуры среды до 20° повышало количество сахара у этих птенцов до 144 мг%. Кривые на рис. 2В показывают, что содержание сахара в крови птенцов нарастает до 4—5-дневного возраста, т. е. до полного формирования химической терморегуляции и окончательной стабилизации температуры тела. В дальнейшем при температуре 30° этот показатель почти не изменяется до взлетного периода. Перед взлетом (25—30-й день) уровень сахара в крови вновь повышается, и при 30° он составляет 144, а при 20°—170 мг%. У взрослых особей при температуре 20° он составляет в среднем 162,2 мг%.

Обобщая полученные данные, можно заключить, что в первые три дня у птенцов обыкновенной чайки термонеutralной зоной является температура среды 30°. Температура среды 20° в эти дни является сильноохлаждающим фактором и повышает уровень химической терморегуляции от 40,3 до 70,0%. При этом увеличивается количество об-

разовавшегося тепла и метаболический коэффициент. Несмотря на увеличение теплообразования, птицы в эти дни не в состоянии поддерживать температуру тела на постоянном уровне, она снижается со скоростью 0,27—0,42° на каждый 1° снижения температуры среды. Снижение температуры тела объясняется отсутствием механизмов физической терморегуляции, которые, по данным Рольника [8], полностью формируются в десятидневном возрасте. С увеличением возраста термонеутральная зона расширяется в сторону низких температур. В 4—5-дневном возрасте она находится в диапазоне 30—20°. Расширение термонеutralной зоны в раннем онтогенезе происходит за счет увеличения уровня стандартного обмена, который в 4—5-дневном возрасте увеличивается в 2—3 раза. Увеличение стандартного обмена приводит к стабилизации температуры тела и повышению теплоустойчивости птенцов. В этом возрасте они становятся гомойотермными и температура их тела мало отличается от температуры организма взрослых особей.

Птенцы обыкновенной чайки вылупляются с небольшим содержанием эритроцитов и гемоглобина. В первые дни температура среды ниже температуры нейтральной зоны, наряду с увеличением интенсивности химической терморегуляции, она резко повышает и функцию гемопоэза.

С возрастом число эритроцитов и содержание гемоглобина увеличиваются, а стимулирующее влияние низкой температуры среды на функцию кроветворных органов снижается, что обусловлено расширением термонеutralной зоны, формированием механизмов химической и физической терморегуляции, а также повышением коэффициента теплоизоляции. С возрастом резко усиливается кислородосвязывающая функция крови и увеличивается количество сахара в нем. Эти показатели достигают максимума в период формирования химической терморегуляции, после чего температура среды ниже нейтральной зоны не вызывает повышения кислородной емкости крови.

Увеличение количества сахара в крови под действием низких температур среды объясняется усилением функции симпатической нервной системы и надпочечников, выделением адреналина в кровь и усилением процесса гликогенолиза в печени.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели АН АрмССР

Поступило 6.VIII 1979 г.

**ԹԻՎՈՒՆՆԵՐԻ ՔԻՄԻԱԿԱՆ ԶԵՐՄԱԿՍՐԳԱՎՈՐՄԱՆ ԵՎ ԱՐՅԱՆ
ԶԵՎԱԲԱՆԱ-ՔԻՄԻԱԿԱՆ ՑՈՒՅԱՆԻՇՆԵՐԻ ԱՆՀԱՏԱԿԱՆ
ԶԱՐԳԱՅՈՒՄԸ ՄԻՋԱՎԱՅՐԻ ՏԱՐԲԵՐ ԶԵՐՄԱՍՏԻՃԱՆԻ
ՊԱՅՄԱՆՆԵՐՈՒՄ**

Ս. Կ. ԿԱՐԱՊԵՏՅԱՆ, Ռ. Ա. ՀԱՐՈՒԹՅՈՒՆՅԱՆ

Ուսումնասիրություններից պարզվել է, որ ճայերի մոտ քիմիական շերտավարգավորման մեխանիզմների զարգացումը ուղեկցվում է արյան ձևավոր տարրերի քանակական աճով և շնչառական ֆունկցիայի ակտիվացմամբ:

ONTOGENETIC CHANGES OF CHEMICAL TERMOREGULATION
AND MORPHOCHEMICAL INDEXES OF SQUEAKER BLOOD
AT VARIOUS MEDIUM TEMPERATURES

S. K. KARAPETIAN, R. A. HARUTUNIAN

It has been shown that chemical termoregulation formation of gul squeakers is accompanied by an increase of blood morphochemical indexes. Beginning from 4—5 day age squeakers become cold-resistant and have stable body temperature.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Арутюнян Р. А., Кескпайк Ю. Э. Мат-лы X конф. физиологов пед. ВУЗ-ов республик Закавказья. 216, Ереван, 1967.
2. Давыдов А. Ф., Кескпайк Ю. Э. Сб. Физиология птиц. 147, Таллин, 1967.
3. Веселкин П. Н. Лихорадка, 375, М., 1963.
4. Евдокимов С. А., Трубицина Г. А. Физиол. журн. СССР, 46, 5, 631, 1960.
5. Калабухов Н. И., Радионов В. М. Уч. зап. МГУ, вып. 4, 22, 1935.
6. Карташов Н. Н. Тез. докл. V Прибалт. орнит. конф., 81, Тарту, 1963.
7. Кескпайк Ю. Э. Сб. Физиолого-генетические исследования адаптации у животных, 139, Л., 1967.
8. Рольник В. В. Зоолог. журн., 27, 6, 535, 1948.
9. Соколова А. Н. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 33, 12, 1953.
10. Хаскин В. В. Физиол. журн. СССР, 49, 10, 1254, 1963.
11. Шилов И. А. Регуляция теплообмена у птиц, 351, М., 1968.
12. Шилов И. А. и др. Журн. общей биол., 21, 1, 74, 1960.
13. Шклярков Л. П. Мат-лы VI Прибалт. орнит. конф., 159, Вильнюс, 1966.