

8. Торчинский Ю.М. Сульфгидрильные и дисульфидные группы белков. М., 1971. 229 с.
9. Ковальский В.В. Значение геохимической экологии в определении потребности с/х животных в микроэлементах. Микроэлементы в животноводстве. М., 1962. С. 5-22.
10. Джамбулатов З.М., Луганова С.Г., Гиреев Г.И., Салихов Ш.К., Магомедова З.Г. Влияние соотношения микроэлементов в экосистемах Дагестана на заболеваемость животных эндемическим зобом // Ветеринария. 2009. № 6. С. 50-53.
11. Джамбулатов З.М., Луганова С.Г., Салихов Ш.К., Гиреев Г.И. Алиментарная анемия овец в условиях Кизлярского района Дагестана // Проблемы развития АПК региона. 2011. № 4 (8). С. 25-30.
12. Джамбулатов З.М., Гиреев Г.И., Луганова С.Г., Яхияев М.А., Салихов Ш.К. Связь между содержанием биофильных элементов в горных экосистемах Дагестана и беломышечной болезнью ягнят // Ветеринария. 2011. № 7. С. 46-50.
13. Луганова С.Г., Салихов Ш.К., Гиреев Г.И. Роль дисбаланса микроэлементов (В, Мо, Сu, Со) в биогеохимической цепи в возникновении борных энтеритов животных // Вестник Дагестанского государственного университета. 2012. № 1. С. 155-160.

Поступила в редакцию 12 сентября 2012 г.

УДК 591.521

ТИПОВЫЕ МЕТОДИКИ ИССЛЕДОВАНИЯ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА ПТИЦ

© М.А. Микляева

Ключевые слова: онтогенез птиц; коэффициент рефракции; поры скорлупы; каротиноиды и витамин А; эмбриональное развитие.

Дан перечень типовых методик исследования раннего онтогенеза птиц, позволяющий изучить морфологические особенности яиц, соотношение в желтке и белке воды и сухого вещества, величину концентрации водородных ионов, пористое строение скорлупы, особенности эмбрионального развития; приведены результаты, полученные экспериментальным путем.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема раннего онтогенеза птиц, как одна из центральных среди множества проблем современной орнитологии, характеризуется комплексным подходом к изучению явлений и привлечением современных типовых методов исследований [1–6]. При этом возрастает значение стандартизации методов исследования для получения сопоставимых данных, позволяющих установить, в первую очередь, экологическую, морфологическую и физиологическую изменчивость определяемых параметров исследуемых видов в зависимости от естественных условий и антропогенного фактора.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В данной работе представлены методики, используемые в течение ряда лет при изучении раннего онтогенеза экологически различных групп.

1. Морфологические особенности яйца, как свидетельствуют об этом работы, выполненные в основном на сельскохозяйственных и в меньшей степени на диких птицах, влияют на результаты инкубации и качества птенцов [7–8]. При этом из комплекса морфологиче-

Luganova S.G., Gireyev G.I., Salikhov Sh.K. RELATIONSHIP OF MICROELEMENT COMPOSITION OF SOILS IN SOUTHERN DAGESTAN AND STATUS OF SHEEP' ORGANISM

The pastures of Suleiman Stalskiy district of Dagestan are investigated. The content of trace elements in the biogeochemical chain: soil-plant-sheep organism, are determined. It is found that on winter pastures agrofirma "Kalininski" the lack of copper, zinc, cobalt and excess molybdenum, lead, which in turn is reflected on the activity of enzymes of sheep organism – decreased activity of catalase, peroxidase index, sulphidoksidaze activity and, conversely, increased xanthine oxidase activity and the content of the sulphhydryl group.

Key words: soil; plants; sheep; trace elements; enzyme activity.

ских параметров наибольший теоретический и практический интерес представляет не только масса самого яйца, но и масса его составных компонентов: желтка, белка, скорлупы, а также соотношение масс белка и желтка.

Основным методом измерения соотношения составных компонентов яйца является весовой анализ [10]. С этой целью предварительно взвешивается яйцо с точностью до 0,01 г на аптекарских весах. Затем в тупом конце яйца ножницами вырезается овальное отверстие, и содержимое осторожно выливается на стекло. Оставшийся в скорлупе белок отсасывается пипеткой. Слои белка разделяются следующим образом: сначала пипеткой с диаметром 1 мм отсасывается наружный жидкий слой белка, затем подрезается средний, плотный слой белка. Его отсасывают в следующий бюкс. После того пипеткой с диаметром 2 мм отсасывается плотный слой белка. Внутренний (халадзиевый) слой снимается с желтка кисточкой. Взвешивание составных компонентов производится на аналитических весах с точностью до 0,001. Относительное содержание желтка, белка и скорлупы выражается в процентах от массы яйца. Соотношение белка к желтку получается путем деления величины масс белка и желтка, выраженной в граммах.

Различия между яйцами однопорядкового ранга в зависимости от времени обнаружены по массе яиц и по другим исследуемым морфологическим параметрам. Уменьшение массы яиц сопровождалось и уменьшением массы птенцов, что в большей степени свойственно для яиц конца яйцекладки ($r = 0,700$). О принадлежности птиц к той или иной эколого-физиологической группе можно судить не только по степени развитости вылупившихся птенцов, но и по соотношению массы белка, желтка и скорлупы, о чем свидетельствуют полученные данные.

2. Особый интерес представляет вопрос о влиянии на качество яйца и процесса инкубации различного соотношения в желтке и белке воды и сухого вещества, определяемого по коэффициенту рефракции на рефрактометре типа Аббе с пределом изменений от 1,300 до 1,700. При анализе желтка применяется зеленый светофильтр. Проведенные исследования позволили выявить неравноценность яиц по исследуемому показателю внутри кладки. Первые яйца 46 % гнезд сизой чайки от общего числа исследуемых имеют большие значения коэффициента рефракции желтка – $1,4191 \pm 0,0005$, чем последние яйца – $1,4173 \pm 0,0004$ ($P < 0,01$). Для остальных 54 % гнезд выявлена противоположная картина: желток первых яиц имел меньшие ($1,4169 \pm 0,0006$), чем у последних значения рефракции – $1,4193 \pm 0,0004$. Подобные изменения отмечены и для белка. Коэффициенты рефракции желтка и белка яиц позволяют судить о принадлежности птиц к той или иной эколого-физиологической группе.

3. Известно, что величина концентрации водородных ионов (рН), обуславливающая реакцию желтка и белка, свидетельствует о пригодности яиц для инкубации. Доказано, что белок птичьего яйца всегда имеет щелочную, а желток – кислую реакцию. В связи с этим яйцо рассматривается как живой гальванический элемент. Биологический смысл резко выраженной щелочной среды белка (рН = 9,5) определяется в известной степени его бактерицидными свойствами, причем слой белка, близко расположенный к желтку, имеет более низкие значения рН, чем наружный. Следовательно, наружный слой белка особенно бактерициден, что имеет защитное значение для развивающегося зародыша. Концентрация водородных ионов слоев белка и желтка определяется электрометрическим способом – потенциометром ЛПУ-0,1, позволяющим измерять рН в пробах объемом до 1 мл. Собственные исследования показали, что рН желтка и белка в среднем на одну кладку зависит от времени их появления в колонии сизой чайки. Установлены более высокие показатели рН желтка яиц более ранних кладок и низкие значения рН для яиц более поздних кладок, соответственно $6,40 \pm 0,07$ и $6,10 \pm 0,08$. Отмечено увеличение значения показателя от первого яйца к третьему. Различия в большинстве случаев статистически достоверны ($P < 0,01$).

4. Одной из многих структурных особенностей яиц птиц, имеющей важное функциональное значение для развития эмбриона, является пористое строение скорлупы, благодаря которому осуществляется связь эмбриона с внешней средой. Поры выявлялись посредством окрашивания скорлупы раствором метиленовой сини [10]. Подсчет их производили по методике автора [11], суть которой заключается в следующем. На скорлупу с тупого конца на острый накладывается лента

миллиметровой бумаги с вырезанными и пронумерованными квадратами площадью в $0,25 \text{ см}^2$. Поры определяются в каждом квадрате (плотность пор), при перемещении ленты по вертикали яйца (куриного яйца – 10 раз, скворца – 5 раз) их количество суммируется. Поры скорлупы яиц с темной пигментацией определялись после ее обесцвечивания в растворе перекиси водорода. На пористость скорлупы оказывает влияние форма яиц, точнее, величина его наибольшего диаметра. Материалом для исследования послужили три группы яиц скворца обыкновенного: «короткие» (5 квадратов), «средние» (6 квадратов) и «удлиненные» (7 квадратов) и две группы яиц рябинника («короткие» и «удлиненные» – 6 и 7 квадратов). Признаком нашей классификации яиц явилось различное число квадратов в зоне подсчета пор (меридиональное направление). Выявлено неоднозначное распределение пор у яиц различной длины скворца обыкновенного (*Sturnus vulgaris* L.). У «коротких» и «средних» оно равномерное. Плотность их на тупом конце (1-й квадрат) составила $12 \pm 1,1$, на экваторе (3-й квадрат) – $11 \pm 1,2$ и на остром конце (5-й квадрат) – $11 \pm 1,2$. Абсолютные величины показателя у яиц «средних» были несколько ниже и, соответственно, равны: $9 \pm 0,6$, $9 \pm 0,3$ и $8 \pm 1,0$. Для «удлинённых» наибольшее количество пор отмечено в зоне тупого конца ($11 \pm 1,1$) и экватора ($12 \pm 0,5$), наименьшее ($7 \pm 0,7$) – в зоне острого конца. Вариабельность плотности пор скорлупы «коротких» яиц не проявляет существенных различий по зонам скорлупы и находится в пределах 20–26 %. Вариабельность показателя яиц двух других групп («средние» и «удлинённые») обнаруживает сходство: она наибольшая на тупом (С = 13–36 %) и остром (С = 20–37 %) концах, а наименьшая – в зоне экватора (С = 4–8 и 12–15 %). При этом более низкие коэффициенты вариабельности отмечены именно для яиц с меньшей плотностью пор.

5. Нормальный рост и развитие эмбриона птицы во многом зависит от качества скорлупы, определяемым ее химическим составом [9, 12]. Химический состав скорлупы (соотношение минерального и органического вещества) определяется газовольнометрическим методом [13] по количеству карбоната кальция (объему CO_2) с применением прибора кальциметра, которым обычно пользуются при определении CaCO_3 в известковых удобрениях. Относительный процент ошибки определения карбонатов этим методом составляет 3 %, что свидетельствует о достаточной высокой степени точности указанного способа. Для определения степени точности метода были проведены специальные опыты. С этой целью навески в 0,3 г карбоната кальция трехкратно анализировались этим методом на содержание в нем карбоната кальция. При этом в каждой из трех повторностей анализа выделилось 70, 73 и 69 мл CO_2 , при $t = 23^\circ$ и давлении 744 мм рт. ст., что соответствует 96,3, 100 и 94,9 % карбоната кальция в этих навесках. Следовательно, относительный процент ошибки (x %) определения карбоната кальция газовольнометрическим методом составил при среднем значении карбоната кальция 97 % составил 3 % при следующем расчете: если 97 – 100 %, то $3 - x$ %. Измельченная воздушносухая навеска скорлупы (менее 1 грамма) подвергалась в кальциметре действию соляной кислоты (1 : 3). Объем

выделившегося углекислого газа определялся по числу мл над водой в трубке. Массу 1 мл CO_2 находили по таблице при температуре и давлении во время анализа.

Относительное содержание карбоната кальция в скорлупе рассчитывалось по формуле:

$$x\% = \frac{a \cdot 100 \cdot 100 \cdot 100}{n \cdot 44 \cdot (100 - y)},$$

где a – масса объема CO_2 , n – воздушносухая навеска, y – процент влаги.

Учитывая существенное значение рассматриваемого вопроса для практики птицеводства, исследовалось содержание карбоната кальция в скорлупе яиц кур в процессе инкубации с учетом и яиц с погибшими эмбрионами.

Нами установлено, что в процессе развития эмбриона в скорлупе происходит увеличение относительного содержания минерального вещества: если на 7-й день инкубации его было $80 \pm 2,02\%$ при $C = 11\%$, то перед выклевом цыплят – $89,9 \pm 4,3\%$ при $C = 18\%$. Выявленное различие статически достоверно при $P = 0,05$.

6. При исследовании яиц сельскохозяйственных птиц установлено большое значение каротиноидов и витамина А для нормального развития эмбрионов, выводимости и жизнеспособности птенцов. В практике птицеводства количественные показатели данных компонентов при определении инкубационных качеств яиц рассматривают и как диагностические. Отмечено положительное влияние этих компонентов на оплодотворяемость яиц. Установлено положительное влияние каротиноидов на рост и развитие внезародышевых органов – амниона и аллантоиса. Интересно исследование В.И. Парфеновой [14], в котором показано, что каротиноиды участвуют в становлении и развитии ферментативной деятельности пищеварительного тракта эмбриона. При этом основная часть каротиноидов – ксантофиллы (90%), обуславливая лучшую пигментацию желтков яиц, повышают активность панкреатической железы, способствуя тем самым полному усвоению липидов желтка эмбрионами кур, уток и индеек и повышению выводимости. По заключению Т.М. Кочкиной [15] величина «усушки» яиц определяется не только свойствами скорлупы, но и особенностями развития эмбрионов, обусловленными, в первую очередь, различиями в содержании каротиноидов. Количество каротиноидов и витамина А определяется в одной навеске желтка с их предварительным извлечением, включающим щелочной гидролиз жироподобных веществ и экстракцию неомыленного остатка органическим растворителем. Сумма каротиноидов рассчитывается фотоэлектрическим способом по общепринятому методу, витамин А – по Карп-Прайсу [16].

Ход анализа. Навеска желтка до 2 г омыляется смесью, состоящей из 5 мл дистиллированной воды, 10 мл 60% KOH, 5 мл спирта. Об окончании омыления судят по отсутствию жировых пятен. Раствор охлаждается, и неомыленная часть желтка извлекается из него экстрагированием эфиром в делительной воронке. Экстрагирование проводится трижды новыми порциями эфира – 50, 25, 25 мл с добавлением 1–2 мл 96° спирта для предотвращения эмульсии. Эфирная вытяжка промывается водой до нейтральной реакции по фенолфталеину и

высушивается безводным сернокислым натрием (10 г). Высушенный эфирный экстракт фильтруется на складчатом фильтре. Анализ фильтрата на определение в нем каротиноидов проводится на фотоэлектрокалориметре (ФЭК – М) при синем светофильтре в кювете толщиной 30 мм. Содержание каротиноидов рассчитывается по формуле:

$$x = \frac{a \cdot 0,416v}{v},$$

где v – объем эфирного экстракта, v – навеска, г; a – количество мл основного раствора согласно оптической плотности показания прибора. Калибровочная кривая на каротиноиды строится на основе стандартных растворов бихромата калия. Для определения количества витамина А из экстракта отгоняется эфир в токе углекислоты до получения сухого остатка, который растворяли в 5–10 мл безводного хлороформа. 0,2 мл полученного раствора калориметрируется на фотоэлектрокалориметре с красным светофильтром в кювете 5 мм с добавлением 2 мл треххлористой сурьмы и двух капель уксусной ангидразы.

Количество витамина А рассчитывается по формуле:

$$V = \frac{n \cdot 0,33 \cdot a}{\text{навеска} \cdot 0,2},$$

где n – объем хлороформа, a – величина, найденная по графику согласно оптической плотности показания прибора; V – количество витамина А, мкг/г. Калибровочная кривая для витамина А строится на основе стандартных растворов.

Изучение яиц сизой чайки проводилось с учетом времени появления и местоположения кладки в колонии. При этом из 37 анализируемых гнезд выявлены три основные группы, яйца кладок которых различались количеством каротиноидов и витамина А (мкг в массе желтка). В первой группе 17 гнезд (46% от общего числа) первые яйца кладок содержат больше каротиноидов – $340,8 \pm 13,5$ мкг и витамина А – $85,2 \pm 10,2$ мкг, чем третьи яйца, в которых изучаемые компоненты соответственно представлены как $192,8 \pm 10,9$ мкг и $40,9 \pm 3,8$ мкг. Эта группа гнезд состоит из 35% кладок, появившихся от 8-го, на 12% – из кладок от 11 мая и на 53% – кладок от 16 мая. Во второй группе – 9 гнезд (24%) – первые яйца характеризуются меньшим количеством каротиноидов – $278,3 \pm 14,0$ мкг и витамина А – $45,9 \pm 3,4$ мкг, чем третьи яйца, содержащие их больше: соответственно $394,6 \pm 13,7$ мкг и $68,1 \pm 8,1$ мкг. У 24% гнезд третьей группы отмечено уменьшение каротиноидов от первого яйца к третьему, сопровождаемое увеличением в них содержания витамина А. Эта группа образована гнездами из центра колонии.

7. Изучение эмбрионального развития птиц представляет интерес в связи с тем, что морфофизиологические механизмы эмбрионального развития определяют не только выживаемость птенцов, но дальнейшее участие их в формировании экологической и генетической структуры популяций. Морфогенез эмбрионов изучается методом тотальных препаратов [17]. В соответствии с известной методикой яйцо вскрывается.

Затем вителлиновая мембрана яйцеклетки подрезается по краю желточной зоны (1–10 стадии) или сосудистого поля желточного мешка [18]. Зародыш с сосудистым полем переносится в другую чашку Петри с 10 %-ным формалином и осторожно отмывается от желтка. Для фиксации зародыш помещается в новый 10 %-ный формалин (от 10 мин. до 24 часов). Для успеха окраски зародыш, фиксированный формалином, тщательно промывается в проточной воде от 20 мин. до 24 часов в зависимости от величины объекта.

Ранние зародыши (до 20 стадии) окрашиваются квасцовым гематоксилином по Эрлиху с контролем окраски под микроскопом. После окрашивания препарат промывается проточной водой из-под крана.

После окраски и дифференцировки зародыш проводится через: дистиллированную воду и спирты 70° – 80° – 96°_I – 96°_{II} – 100°, смесь равных частей абсолютного спирта и ксилола, а затем чистый ксилол. После того, как объект просветлится в ксилоле, он переносится на чистое предметное стекло, на которое предварительно нанесена капля канадского бальзама и покровное стекло. Стадии развития эмбрионов определяются по шкале для выводковых [19–20] и птенцовых [21].

Анализ литературных [22] и собственных данных с учетом особенностей гнездования у 130 видов птиц [23] позволяет предположить следующее: большинство закрытогнездных видов птиц (86 %) имеют 2-й тип насиживания, т. е. прерывистый. Исключение составляет золотистая шурка и сизоворонка. В литературе имеются противоречивые сведения о начале насиживания у золотистой шурки или с предпоследнего яйца [24], или с первого отложенного яйца [25–26]. Наши материалы по эмбриогенезу позволяют судить о том, что золотистая шурка насиживает кладку с первого яйца относительно непрерывно, т. е. ей свойственен первый тип насиживания.

Одним из актуальных вопросов изучения эмбрионального развития зародышей птиц является темп, под которым понимается количество стадий развития за 1 сутки инкубации. Установлено, что темп развития зародышей в пределах кладки неодинаков. Для удобства сравнения величины разновозрастности эмбрионов при различиях в величине кладки был введен индекс разновозрастности, представляющий собой частное от деления разницы между крайними вариантами в стадиях на количество яиц в кладке. Тип насиживания в период яйцекладки в различной степени определяет характеристику эмбрионального развития. Выявленная неоднородность в типах насиживания у норогнездных золотистой шурки и береговой ласточки прослеживается в различиях продолжительности эмбрионального развития, соответственно 19–20 и 14–15 суток, а также темпе развития зародышей в первые сутки инкубации, соответственно 1 и 4 стадии, т. е. относительно непрерывная инкубация яиц у золотистой шурки обусловила удлинение общей продолжительности эмбрионального развития, замедленный темп развития. Возможно, этими различиями можно объяснить более характерную для золотистой шурки аритмию в цикле яйцекладки. У большой синицы и обыкновенного скворца при прерывистом типе насиживания яиц также имеются различия в стадиях эмбриогенеза. Для прохождения 43 стадий развития эмбрионам большой синицы нужно 13 суток, а обыкновенному скворцу – 12 суток. Особенно четко

эти различия прослеживаются между чибисом и чирком-трескунком, которые в своем развитии проходят 46 стадий. Однако птенцы этих двух видов вылупляются через разное время: чибиса через 25–28 суток, а у чирка – через 22–23 суток. При этом если эмбриональное развитие у чибиса за первые сутки инкубации изменялось на 3–5 стадий, то у чирка – на 2–4 стадии.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н.* Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 386 с.
2. *Drent R.H.* Incubation // *Avian Biology*. New York; San Francisco; London, 1975. V. 5. P. 333-407.
3. *Позинани Л.П.* Эколого-морфологический анализ онтогенеза птенцовых. М.: Наука, 1979. 293 с.
4. *Скрылева Л.Ф.* К гнездовой биологии большой синицы // Отражение достижений орнитологической науки в учебном процессе средних школ и вузов и народном хозяйстве: тезисы IV совещ. орнитологов Волжско-Уральского региона. Пермь, 1984. С. 142-146.
5. *Родимцев А.С.* Успешность размножения сороки *Pica pica* в различных ландшафтах юго-востока Западной Сибири // *Русский орнитологический журнал*. Экспресс-выпуск. 2004. Т. 13. № 255. С. 232-242.
6. *Скрылева К.А.* Эколого-физиологические особенности синантропного сизого голубя (*Columba livia Gm.*) Центрального Черноземья // *Вестник Тамбовского университета. Серия Естественные и технические науки*. Тамбов, 2006. Т. 11. Вып. 3. С. 317-320.
7. *Скрылева Л.Ф., Хазиева С.М.* Пористость скорлупы яиц скворца обыкновенного // *Гнездовая жизнь птиц: уч. зап. ПГПИ*. Пермь, 1977. С. 44.
8. *Микляева М.А., Константинов В.М., Скрылева Л.Ф., Новиков А.Н.* Фенотипическая изменчивость золотистой шурки в северной части ареала // *Экология животных*. Ч. 1. Мичуринск: МГПИ, 1997. С. 33-40.
9. *Скрылева Л.Ф.* Морфологическая разнокачественность яиц сизой чайки // *Гнездовая жизнь птиц: уч. зап. ПГПИ*. Пермь, 1977. С. 41.
10. *Владимирова Ю.Н., Сергеева А.М.* Методики морфологического и физико-химического анализа яйца. М.: Россельхозиздат, 1967. С. 18.
11. *Скрылева Л.Ф.* К вопросу о содержании витамина А и каротиноидов в яйцах сизой чайки и дрозда-рябинника // *Тезисы Всесоюз. науч. конф. зоологов педвузов*. Пермь, 1976. С. 45.
12. *Шниц И.С.* Качество скорлупы как критерий оценки биологической полноценности яиц и интенсивности кальциевого обмена кур в онтогенезе: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1966.
13. *Петербургский А.В.* Практикум по агрономической химии. М.: Изд-во с/х лит-ры, 1963. С. 55.
14. *Парфенова В.И.* Развитие некоторых ферментных функций пищеварительного тракта эмбрионов птиц на фоне различного обеспечения их каротиноидами: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Омск, 1972.
15. *Кочкина Т.М.* Сравнительное изучение влияния витамина А и природных каротиноидов на некоторые звенья углеводного обмена и развития эмбрионов кур: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Омск, 1969. С. 58.
16. *Масльева О.И.* Изменение в соотношениях каротина и витамина А в яичной массе в процессе инкубации // *Сборник рефератов работ Всесоюзного научно-исследовательского института птицеводства*. М., 1962. Вып. 1960–1961 гг. С. 31.
17. *Роскин Г.И., Левинсон Л.Б.* Микроскопическая техника. 3-е изд. М.: Сов. наука, 1957. 466 с.
18. *Шураков А.И., Никольская В.И.* Морфофизиологическая характеристика птенцов обыкновенного скворца в дельте Волги // *Гнездовая жизнь птиц*. Пермь, 1978. С. 66-73.
19. *Hamburger V., Hamilton H.L.* A series of normal stages in development of the chick embryo // *J. Morphol.* 1951. V. 88. № 1. P. 49-92.
20. *Рагозина М.Н.* Развитие зародыша домашней курицы в его соотношении с белком и оболочкой яйца. М.: АН СССР, 1961. 167 с.
21. *Шураков А.И., Дьяконов Ю.В.* Особенности развития зародышей грача в основных и возобновляемых кладках на севере ареала // *Гнездовая жизнь птиц*. Пермь, 1980. С. 122-127.
22. *Дубась Г.И.* Влияние эколого-этологических факторов насиживания у птиц в период яйцекладки на темп раннего онтогенеза и вылупления птенцов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. 17 с.
23. *Микляева М.А.* К экологии раннего онтогенеза золотистой шурки в Центральном Черноземье // *Гнездовая жизнь птиц*. Пермь, 1997. С. 76–83.

24. Бельская Г.С. О репродуктивном цикле и питании золотистой шурки в Туркмении // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 12. С. 125-131.
25. Афанасова Л.В. Сравнительная биология птиц береговых обрывов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 16 с.
26. Щеголев В.И. Эколого-географическая характеристика птиц Черноморского центра Европейской части СССР: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1973. 22 с.

Поступила в редакцию 12 сентября 2012 г.

Miklyeva M.A. STANDARD METHODS OF STUDY OF EARLY BIRDS ONTOGENESIS

The article presents a list of standard methods for studying of the early ontogenesis of birds that allows to study the morphological features of the eggs, the ratio of water and dry matter in the yolk and albumen, the value of the hydrogen ion concentration, the porous structure of the shell, peculiar properties of embryonic development; the results obtained by experiment.

Key words: ontogenesis of birds; refractive index; pores of shell; carotenoids and vitamin A; embryonic development.

УДК 591.33:598.654

ОСОБЕННОСТИ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ СИЗОГО ГОЛУБЯ (*COLUMBA LIVIA GM.*) КАК ПРЕДСТАВИТЕЛЯ ПОЛУПТЕНЦОВОЙ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ГРУППЫ ПТИЦ

© М.А. Микляева, А.С. Родимцев, Л.Ф. Скрылева, А.В. Матвеев

Ключевые слова: эмбриональное развитие; эколого-физиологическая группа; морфологические структуры. Показано, что в динамике уменьшения свободного белка в ходе эмбриогенеза сизого голубя выделяются два возраста, которые использованы при проведении периодизации эмбриогенеза. Скорость роста морфологических (скелетных) структур у эмбрионов соответствует их экологическим потребностям.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема эволюционного становления различных биологических типов развития птиц в современной орнитологии до конца не разработана. В настоящее время по типу развития птиц выстраивают в ряд: выводковые – полувыводковые – полуптенцовые – птенцовые, причем за первичный исходный тип развития принимается выводковость [1]. Детальное описание переходных типов с указанием составляющих их таксономических групп дал А. Портманн [2].

Представления о происхождении птенцовости у птиц высказаны Д.Н. Гофманом [3]. Главным направлением эволюции типов развития птиц считается усиление заботы родителей о потомстве, что привело к заметному сокращению периодов эмбрионального и постэмбрионального развития. Это сопровождалось изменением типов гнездования и усилением церебрализации птиц. Наряду с этим происходило сокращение некоторых этапов эмбриогенеза. Обнаружены параллельные изменения в содержимом яйца: сокращение относительного содержания желтка [4].

К настоящему времени представленная схема эволюции типов развития птиц считается общепризнанной и не подвергается серьезной критике. В то же время в этой схеме остается ряд недостаточно исследованных вопросов, одним из которых является эмбрио- и постэмбриогенез полуптенцовых видов. Ускоренный темп эмбриогенеза и «перенос» его заключительных стадий в послезародышевое звено приводит к вылуплению слаборазвитых птенцов, у которых осуществляются основные жизненные отправления и механизмы, их обеспечивающие. Однако за 30 и более суток пост-

эмбрионального развития птенцы превращаются во вполне оформленных особей, способных к полету и самостоятельному существованию.

Для выяснения эволюции типов онтогенеза птиц важное значение имеет изучение периодизации онтогенеза, которая до сих пор остается слабо разработанной и дискуссионной. Недостаточно исследована периодизация эмбриогенеза диких видов птиц. Если в эмбриогенезе выводковых птиц периоды отмечались специалистами неоднократно, то для эмбриогенеза птенцовых и полуптенцовых видов известны лишь единичные сведения [5–6].

Актуальность исследования связана с отсутствием в научной литературе сведений об эмбриональном развитии полуптенцовых птиц, к которым относится сизый голубь.

Целью исследования является комплексное изучение эмбрионального развития сизого голубя, как представителя эколого-физиологической группы полуптенцовых птиц.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Фактический материал для работы собран в крупной колонии синантропных сизых голубей, гнездящихся на чердаке почтамта г. Мичуринска в марте–апреле 2010 г. Таким образом, исследовалась первая генерация размножающихся голубей.

При выполнении работы использовали традиционные полевые и лабораторные методы исследования, адаптированные к конкретным условиям. Осуществлялся поиск и мечение гнезд голубей с точно известным временем откладки первого яйца. Свежеотложен-