EESTI NSV TEADUSTE AKADEEMIA TOIMETISED. XV KÖIDE
BIOLOOGILINE SEERIA. 1966, Nr. 4

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР. ТОМ XV
СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ. 1966, № 4

https://doi.org/10.3176/biol.1966.4.03

Ю. КЕСКПАЙК, А. ДАВЫДОВ

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЭФФЕКТИВНОСТЬ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ У ПТЕНЦОВ LARUS RIDIBUNDUS L. В ПЕРВЫЙ ДЕНЬ ПОСЛЕ ВЫЛУПЛЕНИЯ

В настоящее время способность к терморегуляции в день вылупления у птенцов выводковых и полувыводковых птиц (0-суточные птенцы) изучена довольно подробно (Koskimies, 1952; Koskimies, Lahti, 1964; Давыдов, Кескпайк, 1965, 1966). Однако все опыты проводились с обсохшими птенцами, которые имели пушистое оперение, но еще не получали пищи. Недостаточно изучена эффективность химической терморегуляции у только что вылупившихся, еще мокрых птенцов, а также у обсохших птенцов после первого кормления. Задача настоящего исследования состояла в выяснении вопроса, как эти факторы определяют эффективность химической терморегуляции (т. е. холодоустойчивость) у птенцов полувыводковых птиц.

Материал и методика

Исследования проводились на Пухтуской орнитологической станции Института зоологии и ботаники АН Эстонской ССР в 1964—1965 гг. Материалом служили эмбрионы и птенцы обыкновенной чайки — *Larus ridibundus* L. — в день вылупления и в течение первых десяти часов после вылупления. Способность к химической терморегуляции у птенцов изучалась при ступенчатом понижении температуры среды от 35 до 25°С с интервалом через каждые 5°. Опыты начинали всегда с более высоких температур. Экспозиция птенцов при каждой температуре составляла 60 минут, причем последние 15—20 минут проводилась регистрация потребления кислорода (160 определений), температуры тела (106 определений), электрической активности грудной мускулатуры (*musculus pectoralis major*) и мускулатуры задних конечностей (70 определений). Продолжительность всех опытов на каждой особи составляла 5—7 часов (методику подробнее см. Кескпайк, 1966; Кескпайк и др., 1966).

Для сравнения эффективности химической терморегуляции птенцы были разделены на четыре группы: первая — эмбрионы в яйце в день вылупления (16 яиц с проклевом); вторая (6 птенцов, вес $24{,}7 \pm 0{,}8$ *г*) — птенцы «мокрые», сразу после вылупления; третья (11 птенцов, вес $24{,}2 \pm 0{,}7$ *г*) — птенцы после обсыхания с пушистым оперением, не накормленные; четвертая (6 птенцов, вес $24{,}5 \pm 0{,}4$ *г*) — птенцы после обсыхания, периодически получающие до отказа пищу (свежие рыба и мясо) перед экспозицией при каждой температуре.

Результаты исследования

Первая группа. У эмбрионов перед вылуплением при температурах среды от 35 до 30° зарегистрирован стабильный уровень потребления кислорода (незначительное повышение кислорода от $1{,}37 \pm 0{,}06$ до

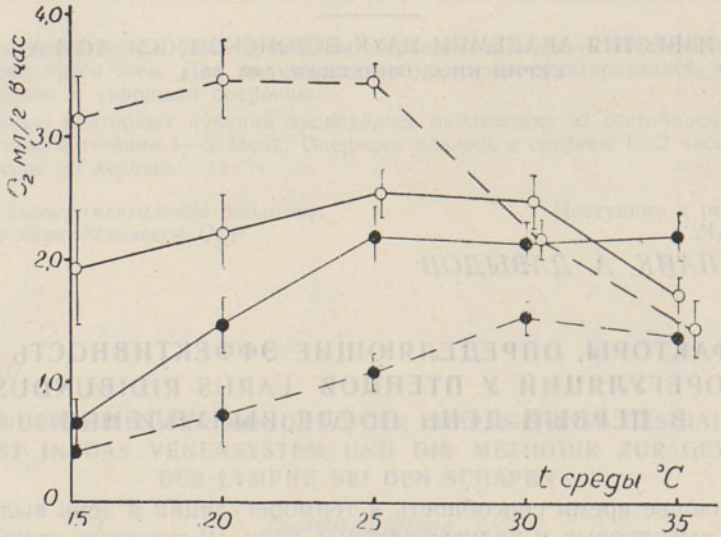

Рис. 1. Изменения в потреблении кислорода (O_2 *мл/г* в час при 0° 760 *мм* Hg) в зависимости от температуры окружающей среды у птенцов обыкновенной чайки.

--●-- яйцо с проклевом; —●— «мокрые птенцы»; —○— птенцы после обсыхания; --○-- накормленные птенцы.

1,50 ± 0,10 *мл/г* в час статистически недостоверно по критерию Стьюдента $P = 0{,}05$, рис. 1). Несмотря на то, что интенсивность окислительных процессов при перепаде от 35 до 30° одинакова, температура среды в 30° оказалась сильным охлаждающим фактором, так как температура тела птенцов понижается прямолинейно на 1,05° с понижением температуры среды на 1° (рис. 2). При дальнейшем охлаждении среды температура тела продолжает понижаться одновременно с уменьшением потребления кислорода (достоверно по критерию Стьюдента $P = 0{,}050$).

Вторая группа. Стабильный уровень потребления кислорода (от 2,11 ± 0,16 до 2,18 ± 0,15 *мл/г* в час) зарегистрирован у только что вылупившихся («мокрых») птенцов при температурах среды от 35 до 25° (рис. 1). Однако высокий коэффициент вариации потребления кислорода при 25° среды (CV = 26,7%) показывает, что уже такая степень охлаждения для некоторых особей — суровое испытание, она нарушает высокий уровень окислительных процессов (табл. 1). Несмотря на стабильный уровень обмена при перепаде температуры среды от 35 до 25°, температура тела птенцов падает ($P = 0{,}010$). Скорость падения равна примерно 0,4° при изменении внешней температуры на 1° (рис. 2). Температура среды 20° оказалась для птенцов еще более сильным охлаждающим фактором и вызвала состояние гипотермии. Понижение потребления кислорода (от 2,17 ± 0,24 *мл/г* в час при 25° до 1,48 ± 0,17 *мл/г* в час при 20°), а также температуры тела (со скоростью 1,2° на 1° среды) статистически достоверно ($P = 0{,}010$ и $P = 0{,}001$, соответственно). Судя по метаболическому коэффициенту* (МК = 1,40), выделяемое эндотермическое тепло незначительно для поддержания температуры тела в условиях ниже 30° среды.

Анализ электрической активности скелетных мышц у птенцов этой группы показал, что уже при 30° у них происходило существенное увели-

* Метаболический коэффициент (МК) — соотношение стандартного обмена (основного обмена) и так наз. вершинного обмена (Веселкин, 1963).

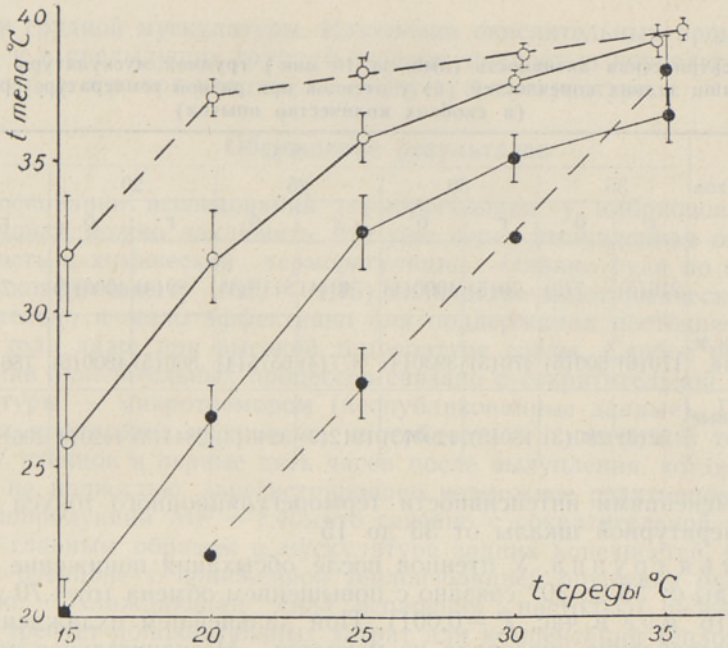

Рис. 2. Зависимость температуры тела от температуры окружающей среды у птенцов обыкновенной чайки. Обозначения те же, что на рис. 1.

чение амплитуды биотоков, особенно в мышцах задних конечностей. Максимальный терморегуляционный тонус обнаружен при температуре воздуха 25° (табл. 2). При дальнейшем охлаждении интенсивность терморегуляционного тонуса в мышцах задних конечностей была понижена. Возрастание биоэлектрической активности в грудной мускулатуре выражено в меньшей степени. Изменения потребления кислорода коррелиру-

Таблица 1

Коэффициент вариации (%) в потреблении кислорода и температуры тела у птенцов при разной температуре среды (коэффициент вариации $CV = \frac{б}{x} 100$, *см.* Плохинский, 1961)

Серия опытов	*T* среды (°C)				
	35	30	25	20	15
O_2 *мл/г · час*					
Яйцо с проклевом	16,0	11,0	15,0	69,0	—
«Мокрые птенцы»	18,0	18,0	26,7	11,0	37,4
Птенцы после обсыхания	22,0	18,0	18,0	30,0	59,0
Накормленные птенцы	28,7	15,7	5,8	22,0	24,4
T тела (°C)					
Яйцо с проклевом	—	—	—	—	—
«Мокрые птенцы»	3,2	3,7	7,6	8,4	7,3
Птенцы после обсыхания	1,9	1,5	5,0	10,4	21,8
Накормленные птенцы	0,4	1,2	1,9	3,5	11,5

Таблица 2

Электрическая активность (имп. за 10 мин) грудной мускулатуры (г) и мышц задних конечностей (б) у птенцов при разной температуре среды (в скобках количество опытов)

Серия опытов	t°C									
	35		30		25		20		15	
	г	б	г	б	г	б	г	б	г	б
«Мокрые птенцы»	216(5)	7(2)	70(5)	4000(1)	40(4)	5110(1)	89(4)	4000(1)	7(2)	2580(1)
Птенцы после обсыхания	110(6)	600(5)	470(3)	3930(4)	377(4)	6575(4)	860(5)	4800(6)	786(3)	4590(4)
Накормленные птенцы	72(3)	280(3)	130(3)	1290(3)	1912(3)	3240(3)	2844(3)	4420(4	2061(3)	4872(3)

ют с изменениями интенсивности терморегуляционного тонуса в пределах температурной шкалы от 35 до 15°.

Третья группа. У птенцов после обсыхания понижение температуры среды от 35 до 30° связано с повышением обмена (от 1,70 ± 0,13 до 2,46 ± 0,16 *мл/г* в час, $P = 0{,}001$). При дальнейшем охлаждении от 30 до 15° потребление кислорода не меняется. Незначительное понижение обмена в температурных границах 25—15° (от 2,57 ± 0,16 до 1,90 ± 0,38 *мл/г* в час) статистически недостоверно ($P = 0{,}050$). Однако коэффициент вариации потребления кислорода при 20 (CV = 30%) и 15° (CV = 59%) указывает на большие индивидуальные различия в способности к химической терморегуляции (табл. 1). Температура среды ниже 25° оказывает на птенцов все-таки сильное охлаждающее влияние, так как несмотря на существенное повышение потребления кислорода (МК = 1,56) температура тела понижалась со скоростью 1,23° на 1° среды ($P = 0{,}010$), а до 25° понижение температуры тела составляло 0,31° на 1° среды ($P = 0{,}010$). У птенцов чаек данной группы в интенсивности окислительных процессов и в температуре тела зарегистрированы большие индивидуальные различия и при температурах среды ниже 20° (CV = 10,4% до 21,8%).

Электрическая активность скелетных мышц у птенцов этой группы аналогична активности, свойственной птицам второй группы (табл. 2).

Четвертая группа. У птенцов при понижении температуры среды от 35 до 25° повышается потребление кислорода довольно значительно, МК = 2,20 (от 1,43 ± 0,21 до 3,47 ± 0,08 *мл/г* в час, $P = 0{,}001$). В пределах от 25 до 15° среднее потребление кислорода птенцов довольно стабильно, хотя и с большими индивидуальными различиями (CV = 2,2 до 24,4%). Незначительное понижение интенсивности окислительных процессов от 20 до 15° статистически недостоверно ($P = 0{,}050$). Только температура среды 15° оказалась для этой группы птенцов сильным охлаждающим фактором, так как несмотря на высокий уровень обмена температура тела понижалась со скоростью 1° на 1° среды ($P = 0{,}001$). В то время как до 25° понижение температуры тела совершенно ничтожно — 0,1° на 1° среды ($P = 0{,}050$).

Повышение электрической активности мускулатуры задних конечностей начинается с экспозиции при 30° среды, продолжаясь и при 25° (табл. 2). Существенное повышение терморегуляционного тонуса в грудной мышце начинается при 25° и продолжается при 20° среды. При дальнейшем охлаждении происходит уже ослабление электрической ак-

тивности грудной мускулатуры. Изменения окислительных процессов так же, как и в предыдущих группах птенцов, полностью коррелируют с интенсивностью терморегуляционного тонуса в мускулатуре.

Обсуждение результатов

На основании исследований терморегуляции у эмбрионов обыкновенной чайки можно заключить, что уже перед вылуплением они имеют способность к химической терморегуляции. Однако судя по метаболическому коэффициенту (МК = 1,15) количество эндотермического тепла незначительно и мало эффективно для поддержания постоянной температуры тела даже при высокой температуре среды. Слабое реактивное повышение окислительных процессов связано с сократительной функцией мускулатуры — микротремором (неопубликованные данные). После вылупления происходит увеличение способности к химической терморегуляции. У птенцов в первые пять часов после вылупления, когда они еще обсохли не полностью, зарегистрировано возможное реактивное повышение теплопродукции МК = 1,40, что связано с сократительной теплопродукцией главным образом в мускулатуре задних конечностей. Однако у «мокрых птенцов» с пониженной теплоизоляцией опушения охлаждение облегчено. Охлаждающая сила испарения настолько сильна и при 35°, что требует дополнительных затрат для компенсации теплопотерь. У птенцов этой группы потребление кислорода при 35° (2,18 ± 0,15 *мл/г* в час) гораздо выше, чем у птенцов других групп (1,43 ± 0,21 и 1,70 ± 0,13 *мл/г* в час — $P = 0{,}050$), а температура тела на 2—3° ниже (у «мокрых» — 36,4 ± 0,6°, у «обсохших» — 38,8 ± 0,3° и у «накормленных» — 39,2 ± 0,1, $P = 0{,}001$). С высыханием эмбрионального пуха эффективность химической терморегуляции у птенцов увеличивается. Уровень потребления кислорода у «обсохших птенцов» не отличается от такового у «мокрых» при температурах среды от 30 до 25° ($P = 0{,}050$). Линии изменений температуры тела у обеих групп (рис. 2) при охлаждении от 35 до 15° очень похожи (статистически достоверны различия по критерию Стьюдента только в уровнях $P = 0{,}050$—$0{,}001$) и свидетельствуют о том, что причиной различий служит улучшение теплоизолирующих свойств пухового покрова. Незначительное повышение метаболического коэффициента от 1,40 у «мокрых» до 1,56 у «обсохших», по-видимому, связано с незначительной интенсификацией эндотермических процессов в грудной мускулатуре.

Резкие изменения в способности к химической терморегуляции происходят после первого кормления птенцов: существенно увеличивается интенсивность окислительных процессов при охлаждении (МК = 2,20). Увеличение метаболического коэффициента связано с интенсификацией эндотермических процессов преимущественно в грудной мускулатуре (табл. 2). В результате включения в терморегуляторную деятельность грудной мускулатуры птенцы в состоянии поддерживать температуру тела на постоянном уровне в среде с температурой до 20° (рис. 2). При 15° реактивное повышение обмена (МК = 2,20) недостаточно для уравновешивания с интенсивной теплоотдачей.

Исходя из того, что изменения обмена при охлаждении у птенцов последних трех групп коррелируют с изменениями интенсивности терморегуляционного тонуса, можно полагать, что именно увеличение биоэлектрической активности мускулатуры является основным компонентом химической терморегуляции.

Из литературы известно, что у новорожденных млекопитающих (крысы) происходит совершенствование химической терморегуляции только

после первого кормления (Taylor, 1960). Объясняется это увеличением углеводных резервов, являющихся основным источником энергии в этот период.

В свете приведенных данных представляют особый интерес птенцы, имеющие при вылуплении внутри организма источник энергии в виде желточного мешка. Однако, как показывают наши результаты, первое кормление и у птенцов очень важно для интенсификации механизмов химической терморегуляции именно в связи с терморегуляционной ролью грудной мускулатуры. По-видимому, желточный мешок является источником энергии главным образом для мускулатуры задних конечностей и в меньшей мере для грудной мускулатуры.

Заключение

Таким образом, в течение 10—15 часов после вылупления у птенцов чаек происходит постепенное увеличение способности к химической терморегуляции. Только что вылупившиеся птенцы уже после обсыхания обладают возможностью повысить обмен при охлаждении (МК = 1,5). Выделяемое эндотермическое тепло при этом является достаточным для нормального существования при 30° среды. Только после кормления происходит резкое повышение возможной теплопродукции (МК = 2,2), которое уравнивается с теплоотдачей при 25—20°. Основным источником эндотермического тепла является мускулатура (сократительный термогенез).

ЛИТЕРАТУРА

Веселкин П. Н., 1963. Лихорадка. М., Медгиз.

Давыдов А. Ф., Кескпайк Ю. Э., 1965. Развитие гомойотермии у полувыводковых птиц. Совещ. по физ. птиц, тез. докл. Таллин.

Давыдов А. Ф., Кескпайк Ю. Э., 1966. Особенности развития терморегуляции в онтогенезе у птиц отряда *Charadriiformes*. В сб.: Физиол. генет. исслед. адапт. у животных. М.—Л. (Изд. АН СССР).

Кескпайк Ю. Э., 1966. Развитие химической терморегуляции в онтогенезе незрело-вылуплящихся птиц. В сб.: Физиол. генет. исслед. адапт. животных. М.—Л. (Изд. АН СССР).

Кескпайк Ю. Э., Давыдов А. Ф., Лайдна А. Р., 1966. Произвольная мышечная активность и тоническая активность в терморегуляции у птенцов певчего и черного дрозда. В сб.: Физиол. генет. исслед. адапт. у животных. М.—Л. (Изд. АН СССР).

Плохинский Н. А., 1961. Биометрия. Новосибирск. (Изд. АН СССР).

Koskimies J., 1962. Ontogeny of thermoregulation and energy metabolism in some gallinaceous birds. Suppl. Ric. Zool. Appl. alla Callia **4**. Helsinki.

Koskimies J., Lahti L., 1964. Cold-hardiness of the newly hatched young in relation to ecology and distribution in ten european ducks. Auk. **81** (3).

Taylor P. M., 1960. Oxygen consumption in new-born rats. J. Physiol. **154** (2).

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Институт физиологии им. И. П. Павлова
Академии наук СССР

Поступила в редакцию
5/II 1966

J. KESKPAIK, A. DAVÕDOV

VASTKOORUNUD LARUS RIDIBUNDUS L. POEGADE TERMOREGULATSIOONI EFEKTIIVSUST MÄÄRAVATEST FAKTORITEST

Resümee

Vastkoorunud *Larus ridibundus*'e poegade termoregulatsiooni efektiivsuse määramiseks moodustati katseobjektidest neli gruppi: 1) looted koorumispäeval (auguga munad); 2) vastkoorunud, veel märjad pojad; 3) pojad peale kuivamist; 4) perioodiliselt toitu

saanud pojad peale kuivamist. Üldse tehti katseid 39 kajakapojaga, kelle keskmine kehakaal oli 24,5 g. Neil määrati hapnikutarvidus, kehatemperatuur ja skeletilihaste (suur rinnalihas ning tagajäsemete lihased) bioelektriline aktiivsus vastavalt keskkonnatemperatuuri muutumisele 35—15° C-ni iga 5° järel.

Katsetest selgus, et kajakapoegadel on keemilise termoregulatsiooni võime olemas juba munas, enne koorumist. Et endotermilised protsessid sel perioodil on seotud lihaste nõrga kontraktiivse tegevusega (mikrotremoriga), intensiivistub ainevahetus jahtumisel ainult 15% võrra (MK = 1,15). See aga ei kompenseeri mingil määral äraantavat soojushulka (vt. joon. 2). Koorumismomendist algab keemilise termoregulatsiooni mehhanismide täiustumine. Endotermiliste protsesside aluseks organismis on põhiliselt jalalihaste kontraktiivne tegevus (mikrotremor — vt. tabel 2). Sellest tingituna intensiivistub ka ainevahetus jahtumisel *ca* 50% võrra (MK = 1,5). Et aga poegade kuivamisel toimub intensiivne soojuse äraandmine, ei piisa produtseeritavast soojushulgast selle kompenseerimiseks allpool 30°-st keskkonnatemperatuuri. Pärast kuivamist suureneb termoregulatsiooni efektiivsus järsult, mis on tingitud katete isolatsiooniomaduste paranemisest (väheneb soojuse äraandmine). 1,5-kordne ainevahetuse tõus on küllaldane, et linnupojad võiksid eksisteerida 25°-ses keskkonnas.

Alles pärast esimest toitumist suureneb kajakapoegadel soojuse produtseerimise võime (120% võrra; MK = 2,2). Sellise ainevahetuse tõusu korral produtseeritav soojushulk on küllaldane, et vabalt tasakaalustada äraantavat soojushulka 20°-ses keskkonnas. Järsk keemilise termoregulatsiooni mehhanismi täiustumine on seotud rinnalihaste lülitumisega üldisesse termoregulatsioonisüsteemi, mis toimub alles pärast esimest toitumist.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Zoologia ja Botaanika Instituut

Saabus toimetusse
5. II 1966

NSV Liidu Teaduste Akadeemia
I. P. Pavlovi nim. Füsioloogia Instituut

J. KESKPAIK, A. DAVYDOV

FACTORS DETERMINING THE COLD-HARDINESS OF THE LARUS RIDIBUNDUS L. ON THE FIRST DAY AFTER HATCHING

Summary

The experimental procedure consists of the determinations of the body temperature, bioelectrical activity of the skeletal musculature and O_2 consumption of the 0-day-old nestlings of the common gull. Our investigations show that the embryos of the gull possess the ability of heat regulation before hatching. However, judging by the metabolic coefficient (MK = 1.15), the endothermal heat is insignificant and of small effectivity for the maintenance of a constant body temperature.

After hatching the ability of chemical heat regulation takes place. In the 0-day-old nestlings (immediately after hatching when they have not completely dried) the metabolic coefficient is 1.40. This increase has been connected with the shivering heat production, chiefly in the muscles of the legs. After the "drying" of the nestlings the effectivity of the chemical thermoregulation is increasing. However, the O_2 consumption in the "dried nestlings" does not differ from that before "drying" at environmental temperatures from 30 to 25° C. Changes in body temperature in both groups are also similar (between the environmental temperatures from 35 to 15°), which shows that the improvement in insulation properties serves as the reason for the differences. Insignificant rise in the metabolic coefficient from 1.40 (in nestlings before "drying") to 1.56 (before "drying") is not statistically different.

After the first feeding of the nestlings, great changes occur in the ability of chemical thermoregulation. The increase of the metabolic coefficient (MK = 2.20) is a result of the intensification of endothermal processes in the pectoral muscles (shivering thermogenesis). When the pectoral muscles begin to participate in the heat-regulatory system, the nestlings are able to maintain a constant body temperature at an environmental temperature of 20°.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Zoology and Botany

Received
Feb. 5, 1966

Academy of Sciences of the USSR,
I. P. Pavlov's Institute of Physiology