

На правах рукописи

ЧУГАЙНОВА Лариса Валентиновна

**ГЕТЕРОХРОНИИ В ФОРМИРОВАНИИ КОСТНОГО МОЗГА
И ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ В РАННЕМ
ОНТОГЕНЕЗЕ ПОЛУВЫВОДКОВЫХ И ПТИЦ**

Специальность 03.00.08 – зоология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Москва – 2005

Работа выполнена на кафедре зоологии факультета биологии и химии
Пермского государственного педагогического университета

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Шураков Аркадий Иванович

Научный консультант: кандидат биологических наук, доцент
Никольская Валентина Ивановна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Родимцев Александр Сергеевич

кандидат биологических наук, доцент
Скрылева Лидия Федоровна


Ведущая организация: Чувашский государственный
педагогический университет
им. И.Я. Яковлева

Защита диссертации состоится «19» декабря 2005 года в 15 часов
на заседании Диссертационного совета Д. 212.154.20 при Московском
педагогическом государственном университете по адресу: 129164, Москва,
ул. Кибальчича, д. 6, корп. 5, ауд. 304

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Московского
педагогического государственного университета по адресу: 119992,
Москва, ул. Малая Пироговская, д. 1

Автореферат разослан « » 2005 года

Ученый секретарь
Диссертационного совета

 Шаталова С.П.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Изучению раннего онтогенеза птиц посвящено значительное количество работ (Бэр, 1828; Lillie, 1930; Hamburger, Hamilton, 1951; Денисова, 1958; Ротт, 1960; Рагозина, 1961; Шмидт, 1968; Рольник, 1968; Никольская, 1969; Гофман, 1977; Каменский, 1977; Шураков, 1978, 2001; Познанин, 1979; Болотников и др., 1985; Naftorn, 1985; Stark, 1989; Шкарин, 2000; Родимцев, 2004; и др.). Проблемы эволюции темпа индивидуального развития рассматривались на крупных Всесоюзных конференциях, организованных Институтом эволюционной морфологии и экологии животных (1968, 1977). Вопросы раннего онтогенеза птиц обсуждались на пленарных и секционных заседаниях VI – X Всесоюзных, XI Международной орнитологических конференциях, XVIII Международном орнитологическом конгрессе (1985). Материалы исследований регулярно публикуются в межвузовском тематическом сборнике «Гнездовая жизнь птиц» (ред. А.М. Болотников, А.И. Шураков), «Русском орнитологическом журнале», журнале «Экология».

В то же время многие аспекты биологии, экологии и эволюции раннего онтогенеза остаются слабо изученными особенно у птиц, занимающих промежуточное положение между эволюционно древними выводковыми и более молодыми – птенцовыми. Среди нерешенных проблем следует назвать слабую изученность гетерохроний в формировании и развитии систем органов у птиц разных эколого-физиологических групп.

Цель и задачи исследования. Целью нашей работы является изучение темпа эмбриогенеза и гетерохроний в развитии костного мозга и крови в раннем онтогенезе птиц, развивающихся по полувыводковому и птенцовому типам.

Для ее реализации определены следующие задачи:

1. Провести исследование темпа эмбриогенеза птенцовых (рябинник и городская ласточка) и полувыводковых птиц (озерная чайка и речная крачка) в сравнении с хорошо изученным выводковым видом – домашней курицей.
2. Установить возрастную динамику количества эритроцитов, содержания гемоглобина и лейкоцитарного состава периферической крови эмбрионов и птенцов.
3. Изучить особенности развития костного мозга и становление его кроветворной активности в эмбриональный и ранний постнатальный периоды онтогенеза у исследуемых видов.
4. Выявить гетерохронии в темпе роста и становлении кроветворной системы у эмбрионов и птенцов выводковых и птенцовых птиц.

РОССИЙСКАЯ НАЦИОНАЛЬНАЯ
БИБЛИОТЕКА
С.Петербург
09 1005 акт

464

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Формирование костного мозга в раннем онтогенезе птиц проходит последовательно стадии остеобластического, красного и желтого мозга, но его развитие у полувыводковых и птенцовых видов происходит гетерохронно.

2. У полувыводковых птиц процессы формирования костного мозга идут интенсивнее и начинаются в более ранние сроки, чем у птенцовых. Образование костномозговой полости с остеобластическим костным мозгом и начало гемопоэза в красном костном мозге у полувыводковых видов происходит в конце предплодного - начале плодного периодов, а у птенцовых – в конце плодного периода эмбриогенеза или в начале постнатального онтогенеза.

3. Активная кроветворная функция костного мозга начинается у полувыводковых птиц в начале плодного периода эмбриогенеза, у птенцовых – со вторых суток постэмбриогенеза.

Научная новизна. Впервые дано описание стадий развития эмбрионов озерной чайки и речной крачки (вторая половина эмбриогенеза) как представителей полувыводковой группы птиц с учетом видовых особенностей. Впервые в исследованиях возрастных изменений крови и костного мозга охвачены эмбриональный период, выплывание и ранний постэмбриональный период. Выявлена гетерохронность процессов кроветворения, динамики гематологических показателей и формирования костного мозга у птенцовых и полувыводковых птиц. Показана приуроченность процессов развития костного мозга и показателей крови к определенным этапам раннего онтогенеза изученных видов.

Практическое значение. Найдены подходы к сравнительному изучению кроветворения в раннем онтогенезе птиц, развивающихся по полувыводковому и птенцовому типам.

Полученные результаты были применены при регуляции численности популяций птиц и оптимизации орнитологической обстановки в аэропорту Б. Савино г. Перми.

Материалы исследования могут быть использованы при изучении особенностей развития разных таксономических и экологических групп птиц в эволюционном аспекте с позиций их адаптивности

Положения диссертации используются в преподавании курсов зоологии, теории эволюции, гистологии с эмбриологией, экологии, а также курсах по выбору в Пермском, Соликамском, Новокузнецком, Орском и ряде других педагогических вузов Российской Федерации.

Апробация. Материалы диссертации обсуждались на Международных орнитологических конференциях (Казань, 2001; Улан-Удэ, 2003); Всероссийских научных конференциях - «Адаптации биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды» (Челябинск, 2004), «Проблемы биологической науки и образования в

педагогических вузах» (Новосибирск, 2005); межвузовских конференциях молодых ученых (Пермь, 2001; Пушино, 2003); региональных конференциях (Пермь, 2001; Челябинск, 2002); ежегодных внутривузовских научных конференциях факультета биологии и химии Пермского государственного педагогического университета (1999 – 2005).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 печатных работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка цитируемой литературы. Содержит 21 рисунок, 24 таблицы. Общий объем диссертации - 144 страницы машинописного текста. Список цитируемой литературы включает 167 наименований, из них - 27 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Характеристике особенностей развития и темпа онтогенеза выводковых и птенцовых птиц посвящены исследования Д.Н. Гофмана (1952, 1955, 1969, 1977) и Г.П. Еремеева (1957, 1959). Разносторонние исследования онтогенеза птиц, обобщенные в коллективной монографии «Экология раннего онтогенеза птиц» (Болотников, Шураков и др., 1985) показали, что темп развития зародышей даже в одной кладке неодинаков: он выше у зародышей из последних яиц кладки по сравнению с первыми, то есть налицо явление гетерохронности развития эмбрионов с самого начала эмбриогенеза; мелкие и средние воробьинообразные птицы имеют более высокий темп эмбриогенеза по сравнению с выводковыми птицами, а крупные виды, наоборот, - замедленный.

Исследованию развития эмбрионов и птенцов, развивающихся по птенцовому типу, посвящен ряд работ (Шкарин, Шураков, 1974; Шкарин, 1975; Яремченко, 1984; Сугрובה, 1997, 2004; Микляева, 1998; Сугрובה, Чугайнова, 2001; Родимцев, 2004; и др.). Данные о темпе эмбриогенеза полувыводковых птиц имеются также в работах И.Г.Климовой, 1984, 1997; Л.В.Чугайновой., А.И.Шуракова., 2003. Значимые исследования кроветворения на ранних стадиях эмбрионального развития у птиц были выполнены в свое время Н. Вульфом (1897), В. Данчаковой (Danchacoff, 1908, 1918 – цит. по: Заварзин, 1953), А. Сандреутером (Sandreuter, 1951). Основополагающие исследования развития костного мозга в онтогенезе у позвоночных животных и человека проведены З.И. Бродовской (1960, 1962, 1965). Некоторые данные развития костного мозга у птиц имеются в исследованиях Л. Шмекель (Schmekel, 1962), Л.П. Шклярова (1974, 1975) Различия в динамике развития костного мозга у эмбрионов разных биологических групп птиц выявлены В.И. Никольской (1969, 1982, 1992).

Характеристика возрастных изменений гематологических показателей птиц приведена в работах авторов (Калабухов, Родионов, 1935;

Марцинкевич, 1950, 1953, 1955; Никитин, Скоробогатова 1951; Скоробогатова, 1952; Шилов, 1968, Лысов, 1969; Kostelesk -Myrcha et al., 1971, 1972, 1973; Шкляр, 1975; Никольская, 1981, 1986, 1992; Маркс, 1982; Родимцев, 1989, 2004; Чугайнова, 2003, Чугайнова, Никольская, 2002, 2005). Однако, несмотря на то, что к настоящему времени исследования кроветворения и гематологических показателей птиц в целом имеется значительное количество работ, большинство из них посвящены птенцам и взрослым птицам. Крайне мало исследований крови и костного мозга птиц, развивающихся по полувыводковому и птенцовому типам. Нет сведений по выяснению гетерохроний динамики развития костного мозга и показателей крови в зародышевом звене онтогенеза птиц.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собран в 2000-2003 гг. на территории Пермской области (59° с.ш., 57° в.д.). В качестве модельных объектов исследованы представители двух групп птиц: озерная чайка (*Larus ridibundus*.L.) и речная крачка (*Sterna hirundo* L.), относящиеся к полувыводковой биологической группе; городская ласточка (*Delichon urbica*.L.) и рябинник (*Turdus pilaris* L.) – представители птенцовой биологической группы.

При выполнении работы использованы полевые и лабораторные методы исследования. Забор материала осуществляли у одновозрастных эмбрионов и птенцов, взятых из разных гнезд без учета ранга отложенного яйца и порядка вылупления птенца. Эмбрионов озерной чайки и речной крачки для анализа забирали с 2-суточным интервалом в возрасте от 6 до 24 суток. Эмбрионов городской ласточки брали на 12, 13 и 14 сутки; рябинника - на 8, 10 и 12 сутки. Исследование птенцов осуществляли с двухсуточным интервалом в возрасте 0.5-10 суток. На каждый возраст было взято по 3-5 эмбрионов и птенцов, которые предварительно усыплялись эфиром.

Стадии развития эмбрионов озерной чайки и речной крачки до 16 суток включительно определяли по шкале для выводковых птиц В. Гамбургера и Г. Гамильтона (1951) и М.Н. Рагозиной (1961). Периодизация зародышевого звена онтогенеза приведена по Г.А. Шмидту (1968). С 18 суток определение стадий осуществляли в соответствии с учетом морфологических различий, свойственных полувыводковым птицам. Степень развития эмбрионов городской ласточки и рябинника устанавливали по шкале стадий развития зародышей воробьинообразных птиц А.И. Шуракова (1981).

Массу эмбрионов и птенцов измеряли с точностью 0.01 г. Относительный прирост массы, длины бедренной кости высчитывали по формуле С. Броди (Шмальгаузен, 1935).

Пробы крови брали у эмбрионов из аллантоидной, у птенцов - из подкрыловой артерий. Количество эритроцитов подсчитывали в камере Горяева по методу С.К. Карапетяна и В.А. Варданяна (1959). Содержание в

крови гемоглобина определяли по методу Сали (Болотников, Соловьев, 1980). Мазки крови фиксировали метиловым спиртом и окрашивали по Романовскому-Гимза (Ромейс, 1954). Лейкоцитарные формулы у эмбрионов ранних возрастов подсчитывали на 100 клеток, в более поздних возрастах и у птенцов – на 200 клеток на одном мазке.

Формирование костного мозга изучали на гистологических препаратах бедренных костей эмбрионов и птенцов изготовленных по методикам (Виленсон, 1950; Роскин, 1951; Ромейс, 1954). Статистическую обработку материала проводили по Г.Ф. Лакину (1990).

Во время проведения работы под наблюдением находилось 70 гнезд озерной чайки, 25 – речной крачки, 45 – городской ласточки и 13 гнезд рябинника. Подсчет эритроцитов и определение содержания гемоглобина был произведен в 160 пробах крови. Лейкоцитарная формула подсчитана на 110 мазках крови, формирование костного мозга изучено на 140 гистологических срезах.

ГЛАВА 3. ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ЭМБРИОНОВ, ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И КОСТНОГО МОЗГА В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ ПОЛУВЫВОДКОВЫХ ПТИЦ

3.1. Темп развития эмбрионов, рост эмбрионов и птенцов озерной чайки

Одновозрастные эмбрионы озерной чайки из разных гнезд варьировали по темпу развития в пределах 1-3 стадии. В возрасте 6 суток они находились на 26-28 стадиях развития, 8-суточные – на 29-30. На 10 сутки зародыши соответствовали 32-33 стадиям, 12-суточные – 35-36, 14-суточные – 37-38 стадии, а 16-суточные достигли 38-39 стадий развития. В последующем эмбрионы походили по одной стадии в сутки. С 18 суток нами впервые изучены отличительные видовые признаки озерной чайки и установлены следующие стадии развития эмбрионов: *18 суток – 40 стадия; 20, 22, 24 суток – 42, 44, 46 стадии соответственно.*

3.2. Возрастные изменения гематологических показателей у эмбрионов и птенцов озерной чайки

Наиболее существенное повышение количества эритроцитов в раннем онтогенезе озерной чайки происходит в эмбриональный период. У 8-суточных эмбрионов их число составило 0.24, а у 8-суточных птенцов – 2.73 млн./мм³, увеличившись за 16 суток эмбриогенеза в 6.0 раз и за 8 суток постэмбриогенеза – в 1.9 раза. Однако этот процесс не прямолинейный. Как в зародышевом звене развития озерной чайки, так и после вылупления птенцов отмечены периоды увеличения и снижения количества красных кровяных клеток. Так, в эмбриогенезе с 10 до 18 суток, происходит наиболее существенное увеличение количества эритроцитов (0.48–1.64 млн./мм³), с незначительным падением их числа на 16 сутки до 0.88 млн./мм³. На 18-24 сутки (перед вылуплением). Наблюдается относительная стабилизация количества красных клеток крови (1.64, 1.62,

1.36, 1.43 млн./мм³). У птенцов 0.5 суток число эритроцитов остается практически на том же уровне (1.45 млн./мм³), что и у эмбрионов перед вылуплением. На 2 сутки жизни птенцов отмечено снижение количества эритроцитов до 1.32 млн./мм³. Это находит объяснение в инволюции желточного мешка как органа кроветворения. В следующих возрастных группах в периферической крови птенцов идет существенное нарастание количества эритроцитов с 1.66 млн./мм³ у 4-суточных птенцов, до 2.73 млн./мм³ – у 8-суточных.

Содержание гемоглобина в крови озерной чайки с 8 суток эмбриогенеза до 8 суток постэмбриогенеза повысилось в 8.7 раз, причем у эмбрионов отмечено более интенсивное нарастание дыхательного пигмента, чем у птенцов. В разные возрастные периоды у эмбрионов интенсивность накопления гемоглобина различна: 10-18 сутки характеризуются наиболее активным увеличением его содержания (2.75 г% - на 10 сутки, 10.40 г% - на 18 сутки); с 18 до 24 суток (перед вылуплением) отмечено снижение интенсивности насыщения крови гемоглобином: 10.92 г% - на 20 сутки, 12.90 г% на 24 сутки. У птенцов в первые сутки жизни содержание дыхательного пигмента оставалось на том же уровне, что и у эмбрионов перед вылуплением. Оно составило 12.13 г%. Последующие семь суток характеризовались нарастанием количества гемоглобина до 17.43 г%.

Возрастная динамика лейкоцитарного состава крови у эмбрионов озерной чайки характеризуется высоким процентом зернистых клеток (91.0 % – 24 сутки), и небольшим – незернистых (9.0 % – 24 сутки). У птенцов в лейкоцитарной формуле также преобладают гранулоциты, но число их уменьшается (79.5 % - 8 сутки), а процент агранулоцитов возрастает (25.5 % - 8 сутки). Наибольший процент в крови эмбрионов и птенцов составляют псевдоэозинофилы.

3.3. Формирование костного мозга у эмбрионов и птенцов озерной чайки

На основе исследований микропрепаратов бедренных костей озерной чайки нами установлено, что процесс образования кости (замещение хрящевого скелета на костный – остеогенез) начинается у эмбрионов в 14-суточном возрасте в диафизе: формируется периост и энхондральная кость. У 8-суточных птенцов периостальная кость окаймляет всю кость и происходит почти полная резорбция хрящевой модели, а также разрушение эндоста как в диафизе, так и в эпифизах, и заполнение образовавшейся полости костным мозгом; в эпифизах формируется губчатая кость. Начало формирования костномозговой полости с остеобластическим костным мозгом у эмбрионов озерной чайки приходится на 14–16 сутки. Единичные гранулоциты отмечены у эмбрионов в возрасте 14 суток. Группы этих клеток, а также сосуды с немногочисленными эритроцитами появляются на 16 сутки, а массовое

развитие клеточных элементов красного костного мозга происходит к 18 суткам эмбрионального развития. С 20 суток в костном мозге эмбрионов появляются единичные жировые клетки, количество которых к концу эмбриогенеза увеличивается. Однако на последующих этапах онтогенеза наблюдается замедление процесса перехода красного костного мозга в жировой.

3.4. Темп развития эмбрионов, рост эмбрионов и птенцов речной крачки

Исследование темпа развития эмбрионов речной крачки показало, что он близок к таковому озерной чайки вплоть до периода вылупления. Так, 6-суточные эмбрионы речной крачки находились на 25–26 стадиях, 8-суточные – продвинулись в развитии на 1–2 стадии и соответствовали 27–28 стадиям. Через 10 суток эмбриогенеза зародыши были на 32–33 стадиях, к 12 суткам – на 35 стадии. 14- и 16-суточные эмбрионы достигли 35, 37* – 38 стадии соответственно. Таким образом, эмбрионы речной крачки одного возраста могут различаться по темпу развития на 1–3 стадии. В последующем зародыши продвигались в развитии на 1 стадию в сутки: 18, 20, 22, 24-суточные эмбрионы соответствовали 40, 42, 44, 46 стадиям развития.

3.5. Возрастные изменения гематологических показателей у эмбрионов и птенцов речной крачки

При общей тенденции увеличения числа эритроцитов с 0.37 млн./мм³ у 8-суточных эмбрионов до 2.84 млн./мм³ у 8-суточных птенцов у речной крачки выявлены периоды замедления этого процесса. Так, у эмбрионов с 10 до 16 суток наблюдается равномерное увеличение числа эритроцитов (0.67–1.59 млн./мм³). В возрасте 18–24 суток (перед вылуплением) показатели нарастания количества клеток проявляют значительную вариабельность. У 24-суточных эмбрионов число данных клеток в крови составляет 2.03 млн./мм³. В первые двое суток постнатальной жизни птенцов количество красных клеток крови снижается до 1.04 млн./мм³. В следующие шесть суток происходит интенсивное нарастание числа эритроцитов до 2.84 млн./мм³ у 8-суточных птенцов. За 17 суток эмбриогенеза количество эритроцитов возросло в 5.5 раз, за первые 8 суток гнездовой жизни птенцов – в 2 раза.

Содержание гемоглобина в периферической крови речной крачки за исследуемый период увеличивается в 7.8 раз: с 2.00 г% у 8-суточных эмбрионов до 15.60 г% у 8-суточных птенцов. Выявлены возрастные изменения интенсивности накопления дыхательного пигмента. У эмбрионов с 10 до 18 суток включительно идет активное насыщение крови гемоглобином от 2.90 г% до 11.68 г%, его содержание повышается в 5.8 раз. С 18 до 24 суток (перед вылуплением) – выявлена стабилизация показателей, они практически одного уровня (11.68, 11.93, 12.70 г%). У птенцов к 2 суткам отмечено снижение содержания дыхательного

пигмента до 11.43 г%, после этого происходит интенсивное увеличение до 15.60 г% у 8 суточных птенцов. В целом процесс накопления гемоглобина в крови зародышей идет более интенсивно, чем у птенцов.

В лейкоцитарной формуле у эмбрионов перед вылуплением гранулоциты составили 63.6%, агранулоциты – 36.4%; у 8-суточных птенцов, соответственно, – 62.0% и 38.0%.

3.6. Формирование костного мозга у эмбрионов и птенцов речной крачки

Установлено, что процесс образования кости и костного мозга у речной крачки начинается в конце предплодного периода эмбриогенеза. В 14 суток в диафизе и большей части эпифизов уже хорошо развита периостальная и энхондральная кость, в это же время в середине диафиза формируется костномозговая полость. За последующий эмбриональный период и 8 суток гнездовой жизни птенцов вся кость снаружи покрывается периостом, энхондральная кость располагается пристеночно в диафизах и эпифизах, большая часть кости заполнена костным мозгом. В эпифизах формируется губчатая кость. У 14-суточных эмбрионов в костном мозге, наряду с остеобластами, отмечены единичные эритроциты и гранулоциты. К 16 суткам в костном мозге присутствует большое число сосудов с эритроцитами и гранулоцитами между ними. Количество красного костного мозга и его активность с возрастом эмбрионов увеличивается. Активный гемопоэз в бедренных костях речной крачки зафиксирован на 18 сутки эмбриогенеза. Жировые клетки в виде небольших скоплений появляются в костном мозге у эмбрионов в возрасте 20 суток. У вылупившихся птенцов их количество не увеличилось.

3.7. Сравнительная характеристика развития озерной чайки и речной крачки как представителей полувыводковой группы птиц

Темп развития эмбрионов обоих изученных видов был ниже, чем у домашней курицы. Так, к 6 суткам развития зародыши курицы достигают 29 стадии, а чайки и крачки – 26-28 и 25-26, соответственно. Отставание в темпе развития от домашней курицы к этому возрасту варьировало в пределах 1-3 стадий у чайки и 3-4 стадий у крачки. К 8 суткам оно возросло до 3.5-5.5 стадий у чайки и 6-7 стадий у крачки. В последующем, для обоих видов это отставание несколько сокращалось и вплоть до вылупления сохранялось в пределах 2-4.5 стадий. С 10 суточного возраста наблюдалось выравнивание в развитии зародышей чайки и крачки, но отставание от домашней курицы сохранялось. Основное замедление в темпе развития озерной чайки и речной крачки в сравнении с домашней курицей выявлено в зародышевый период. Эти различия сохранялись в предплодном и плодном периодах. Общая продолжительность эмбриогенеза чайки и крачки по сравнению с домашней курицей увеличена на 4 суток.

Возрастные изменения количества эритроцитов и гемоглобина у эмбрионов и птенцов чайки и крачки как представителей полувыводковой группы птиц проявляют сходный характер (Рис.1,2).

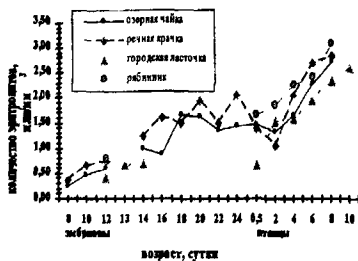


Рис. 1. Возрастные изменения количества эритроцитов в крови полувыводковых и птенцовых птиц

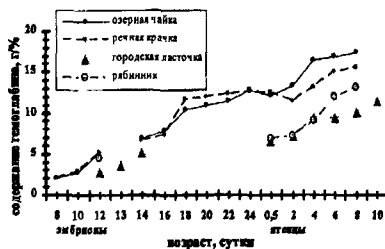


Рис. 2. Возрастные изменения содержания гемоглобина в крови полувыводковых и птенцовых птиц

многочисленными (85.0 – 70.0% – чайка, 50.0 – 49.4% – крачка). Количество лимфоцитов увеличивается (4.7-16.5% – чайка, 4.0-32.5% – крачка; эмбрионы 16 суток – птенцы 8 суток, соответственно). Таким образом, у эмбрионов и птенцов обоих видов, лейкоцитарная формула имеет зернистый тип.

Сравнение развития костного мозга в онтогенезе чайки и крачки позволило выделить некоторые отличия в сроках и скорости прохождения последовательных этапов его формирования. Начало замещения хрящевого скелета на костный у обоих видов отмечено в конце предплодного периода (14 сутки, 37-38 стадии), когда образуется периостальная и энхондральная кость. Формирование костномозговой полости с остеобластическим костным мозгом у речной крачки фиксируется в эти же сроки, тогда как у эмбрионов озерной чайки – на 16 сутки (38-39 стадии, конец предплодного, начало плодного периодов).

На фоне общего увеличения показателей крови наиболее интенсивное их нарастание происходит у эмбрионов в конце зародышевого, предплодном, начале плодного периодов, до 16-18 суток включительно, а у птенцов – с 2-4 суток. Период, предшествующий выуплению (18-24 сутки, 40-46 стадии), характеризуется относительной стабилизацией показателей, что, возможно, связано с процессом втягивания желточного мешка и замедления функционирования его как органа кроветворения.

В лейкоцитарном составе крови у 16 суточных эмбрионов чайки и крачки преобладают гранулоциты, а среди них – псевдоэозинофилы (93.0% у чайки, 86.8% у крачки). В конце эмбриогенеза и у птенцов к 8 суткам количество гранулоцитов уменьшается, но они по-прежнему остаются наиболее

Появление красного (миелоидного) костного мозга также приходится на конец предплодного, начало плодного периодов. У эмбрионов чайки миелоидные элементы – гранулоциты и эритроциты появляются в 16 суток. У эмбрионов крачки 14 суточного возраста костный мозг уже состоит из значительного числа гранулоцитов и эритроцитов. Таким образом, кроветворная функция костного мозга проявляется у эмбрионов чайки в 16 суток (38–39 стадии, конец предплодного, начало плодного периодов). У эмбрионов крачки гемопоэз, начинается на 1–2 суток раньше, с 14-суток (37–38 стадии, предплодный период). Активное кроветворение у чайки и крачки отмечено уже на 18 сутки эмбриогенеза (40 стадия, начало плодного периода). У вылупившихся птенцов (0.5 суток) обоих видов в костном мозге выявлен наиболее интенсивный гемопоэз, нарастающий с возрастом птенцов, что, вероятно, связано с переходом в новую среду обитания, требующую дополнительных энергетических затрат, изменения уровня обмена веществ. С середины плодного периода (20 сутки, 42 стадия) у чайки и крачки начинается переход красного костного мозга в желтый (появляются жировые клетки), однако этот процесс замедляется у птенцов в первые сутки жизни.

Несмотря на некоторое смещение в сроках протекания остеогенеза, этапов формирования костномозговой полости и красного костного мозга, на восьмые сутки у птенцов обоих видов бедренная кость имеет сходный вид. Периост покрывает всю кость, в результате практически полной резорбции хряща и разрушения энхондральной кости, диафиз и эпифизы занимает костный мозг, в эпифизах формируется губчатая кость.

ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ЭМБРИОНОВ, ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И КОСТНОГО МОЗГА В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ ПТЕНЦОВЫХ ПТИЦ

4.1. Темп развития эмбрионов, рост эмбрионов и птенцов городской ласточки

У одновозрастных эмбрионов городской ласточки, взятых из разных кладок, различия в темпе развития составили 2–4 стадии. Так, за 8 суток зародыши продвинулись в развитии до 28⁺ стадии. В возрасте 10–12 суток они находились на 35, 36⁺ – 37 стадиях, 13-суточные эмбрионы соответствовали 39–42 стадиям, на 14 сутки (перед вылуплением) эмбрионы городской ласточки достигли 42 – 43 стадии развития.

4.2. Возрастные изменения гематологических показателей у эмбрионов и птенцов городской ласточки

За исследуемый период количество эритроцитов в крови городской ласточки увеличивается в 6.5 раз: с 0.40 млн./мм³ у 12-суточных эмбрионов до 2.60 млн./мм³ у 10-суточных птенцов. При этом отмечено, что численность эритроцитов у эмбрионов перед вылуплением и у птенцов 0.5 суток практически одинакова (0.65–0.68 млн./мм³ и 0.67 млн./мм³ соответственно). Нарастание количества эритроцитов наблюдается у птенцов с 2 суток (1.52 млн./мм³) и достигает на 10 сутки 2.60 млн./мм³.

Содержание гемоглобина в крови зародышей в конце эмбриогенеза и у птенцов возрастает достаточно равномерно. Так у 12-суточных эмбрионов его количество составило 2.65 г%, перед вылуплением - 5.12 г%, а у 10-суточных птенцов - 11.44 г%.

В лейкоцитарной формуле крови эмбрионов и птенцов преобладают зернистые лейкоциты - 93.5% (у эмбрионов 14 суток) и 83.3% (у птенцов 10 суток). Агранулоциты составляют соответственно, - 6.5 и 16.7%, несмотря на снижение доли псевдоэозинофилов и повышение числа лимфоцитов с возрастом птенцов. Следует подчеркнуть, что кроме зрелых гранулоцитов в кровотоке выявилось большое количество миелоцитов. Это свидетельствует о дифференцировке данной группы клеток в кровяном русле и в целом о напряженности гемопоэза.

4.3. Формирование костного мозга у птенцов городской ласточки

На основе исследований гистологических препаратов бедренных костей городской ласточки установлено, что у вылупившихся птенцов в области диафиза и эпифизов хорошо развита периостальная и лежащая пристеночно энхондральная кость, а в середине диафизарного хряща образована небольшая костномозговая полость с остеобластическим костным мозгом, появляются единичные гранулоциты и небольшое количество эритроцитов. Активный гемопоэз в бедренных костях отмечен только на 2 сутки жизни птенцов. Об этом свидетельствует большое количество эритроцитов и гранулоцитов, нарастающее в последующем, увеличивая массу красного костного мозга. Первые жировые клетки появляются у птенцов 10 суток.

4.4. Темп развития эмбрионов, рост эмбрионов и птенцов рябинника

Различия по темпу развития одновозрастных эмбрионов у рябинника были минимальны и составили максимум 2 стадии: 8-суточные эмбрионы рябинника находятся на 36 стадии. В возрасте 10 суток они соответствовали 38 стадии, а на 12 сутки зародыши продвинулись в своем развитии до 41-42 стадии. 13-суточные эмбрионы рябинника находились на 43 стадии - стадии вылупления.

4.5. Возрастные изменения гематологических показателей у эмбрионов и птенцов рябинника

Число эритроцитов в периферической крови эмбрионов перед вылуплением и у птенцов рябинника постоянно нарастает. Наибольший рост количества эритроцитов отмечен у птенцов в первые сутки гнездовой жизни. Уже в 0.5-суточном возрасте число клеток увеличилось в 2 раза по сравнению с эмбрионами перед вылуплением (0.80 млн./мм^3), оно составило 1.65 млн./мм^3 . Далее отмечен относительно равномерный рост показателей до 3.10 млн./мм^3 у 8-суточных птенцов.

Возрастная динамика содержания гемоглобина характеризуется равномерным нарастанием. Его средний показатель у эмбрионов перед

вылуплением составил 4.50 г%, у 0.5-суточных птенцов увеличился до 6 90 г%, а к 8 суткам гнездовой жизни вырос до 13.13 г %.

В лейкоцитарной формуле крови преобладают гранулоциты. У 0.5-суточных птенцов они составили – 93.4%, а агранулоциты – только 6.6%; у 8-суточных птенцов – 80.4% и 19.6%, соответственно.

4.6. Формирование костного мозга у эмбрионов и птенцов рябинника

Установлено, что формирование кости и костного мозга у рябинника начинается в конце плодного периода. У 12-суточных эмбрионов периостальное и энхондральное окостенение хорошо сформировано: периост окаймляет диафиз и часть эпифизов, а балки энхондральной кости занимают диафиз и периферию эпифизов. В начальный период постнатального онтогенеза у птенцов происходит активное разрушение хряща, мощное развитие энхондральной кости, образование костномозговой полости, в эпифизах закладывается губчатая кость. Остеобластический костный мозг отмечен у 12-суточных эмбрионов, в нем зафиксированы и единичные эритроциты. Небольшое количество красных кровяных клеток, а также гранулоцитов выявлено у 0.5-суточных птенцов. Это свидетельствует о начале кроветворной функции костного мозга. Гемопоэтическая функция костного мозга усиливается в последующих возрастах. Жировые клетки в костном мозге у исследованных возрастов рябинника не выявлены.

4.7. Сравнительная характеристика развития городской ласточки и рябинника как представителей птенцовой группы птиц

Сопоставление продолжительности эмбриогенеза городской ласточки и рябинника показало, что для прохождения 43-х стадий (полного развития) рябиннику требуется 11–13 суток, городской ласточке – не менее 14 суток. Установлено, что в 8 суток эмбриогенеза темп развития городской ласточки значительно ниже, чем у рябинника. Различия в темпе развития зародышей птенцовых птиц отмечены в исследованиях А.И.Шуракова (1989).

Возрастная динамика количества эритроцитов у эмбрионов перед вылуплением и у птенцов обоих видов по мере их роста характеризуется увеличением. Однако характер изменения количества эритроцитов у сравниваемых видов различается (Рис.1). Так, у ласточки, к концу плодного периода показатели числа эритроцитов практически одинаковы с таковыми 0.5-суточных птенцов. У рябинника число красных клеток крови у птенцов в первые сутки после вылупления в 2 раза выше, чем у эмбрионов перед вылуплением. Активизация нарастания количества эритроцитов у птенцов ласточки наступает со вторых суток постнатального онтогенеза, то есть на одни сутки позднее, чем у рябинника. Насыщение крови гемоглобином у ласточки и рябинника идет довольно равномерно. Отличительной особенностью сравниваемых видов

является тот факт, что показатели числа эритроцитов и содержания гемоглобина выше у рябинника, нежели у городской ласточки (Рис.2).

Лейкоцитарный состав крови у эмбрионов и птенцов ласточки и рябинника характеризуется преобладанием гранулоцитов и претерпевает сходные возрастные изменения. Процент преобладающих клеток – псевдоэозинофилов несколько снижается у птенцов, но остается высоким.

Процессы остеогенеза и формирования костного мозга в бедренных костях ласточки и рябинника протекают сходно. Хорошо развитое периостальное и энхондральное окостенение, а также образование костномозговая полости в бедренных костях рябинника отмечено в конце плодного периода (12 сутки, 40-41 стадии), у ласточки - в 0.5 суток после вылупления птенцов. Эти сроки и следует рассматривать как начало гемопозитической функции красного костного мозга. Активное кроветворение в костном мозге у обоих видов начинается с 2 суток постнатального онтогенеза. Это проявляется в росте массы костного мозга, увеличении количества сосудов с эритроцитами, и периваскулярно – гранулоцитов.

ГЛАВА 5. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗВИТИЯ ЭМБРИОНОВ, ДИНАМИКИ КРОВИ И ФОРМИРОВАНИЯ КОСТНОГО МОЗГА У ПОЛУВЫВОДКОВЫХ И ПТЕНЦОВЫХ ПТИЦ

Установлено, что при разных значениях длительности эмбриогенеза полувыводковых птиц относительная продолжительность периодов у них имеет одинаковые значения: зародышевый – 37%, предплодный – 21%, плодный – 42%, что близко по продолжительности таковых у выводкового вида (домашняя курица) – 35, 25, 40 % соответственно. Однако у полувыводковых сокращен предплодный период и, наоборот, удлинен плодный.

У исследованных нами птенцовых птиц самым продолжительным является зародышевый период, а коротким – плодный. Так у городской ласточки зародышевый период длится 57%, предплодный – 21%, плодный – 22%, у рябинника они составляют 46; 23; 31% соответственно. Соотношение периодов находится в пределах, характерных для данной группы птиц, но у городской ласточки зародышевый период более растянут, чем у рябинника, что, возможно, связано с закрытым типом гнездования ласточки.

Рост массы тела у птиц обеих биологических групп в эмбриональном и раннем постэмбриональном периодах характеризуется постоянным нарастанием. Кривые увеличения веса в полулогарифмических координатах идут почти параллельно. Сравнение относительного прироста массы позволило выявить следующее: у полувыводковых птиц к моменту вылупления происходит постепенное снижение темпа нарастания массы тела. По-видимому, это можно объяснить «критическим периодом» (Родимцев, 2004) в онтогенезе птиц, который связан с подготовкой к вылуплению (Промптов, 1956). У эмбрионов птенцовых такого явления не

наблюдалось. В постэмбриогенезе, как у выводковых, так и у птенцовых птиц, отмечена тенденция к увеличению прироста. При этом у птенцовых птиц, показатели относительного прироста в первую неделю гнездовой жизни птенцов (до 6 суток) выше, чем у полувыводковых.

Ранний онтогенез птиц, развивающихся по полувыводковому и птенцовому типам характеризуется в целом возрастанием показателей красной крови. Тем не менее, у них четко выражена гетерохронность данных процессов. Так, у полувыводковых птиц интенсивный рост числа эритроцитов и увеличение в них дыхательного пигмента начинается гораздо раньше — в предплюдном периоде, тогда как у птенцовых — только после вылупления. Однако начало активного увеличения числа красных клеток у птенцов незрелорождающихся птиц происходит раньше — в возрасте 0.5–2 суток, а у полувыводковых — на 2–4 сутки. Возрастные изменения состава крови имеют существенное значение в развитии химической терморегуляции (Шилов, 1968). У полувыводковых она устанавливается за 4–6-суток до выхода из яйца, у птенцовых — через неделю после вылупления (Каменский, 1971, 1977, 1984, 1988). Вероятно, активный рост показателей красной крови в начале эмбриогенеза у полувыводковых птиц связан с более ранним, по сравнению с птенцовыми, переходом от пойкилотермного типа энергетического обмена к гомойотермному.

В лейкоцитарных формулах эмбрионов и птенцов полувыводковых и птенцовых птиц наиболее существенными являются возрастные изменения количества зернистых лейкоцитов — псевдоэозинофилов и незернистых — лимфоцитов. Выявлена общая тенденция — наибольший процент составляют псевдоэозинофилы, который по мере роста эмбрионов и птенцов падает, но остается преобладающим. Небольшое количество лимфоцитов у эмбрионов и у птенцов ранних возрастов, в противоположность псевдоэозинофилам, постепенно нарастает, но не превышает число псевдоэозинофилов. Видовые различия в составе лейкоцитарной формулы у эмбрионов и у птенцов ранних возрастов полувыводковых и птенцовых птиц не выражены и проявляются, вероятно, у птенцов на более поздних этапах онтогенеза.

Длина бедренной кости по мере развития эмбрионов и птенцов у обеих биологических групп птиц увеличивается. Но темп роста бедра у птенцов характеризуется различной интенсивностью прироста. Выявлены следующие общие тенденции: минимальный прирост или отсутствие роста кости у птенцов в возрасте 0.5 суток и активный рост бедра с 2-суточного возраста. Установлено (Beebe et al., 1917), что кости птиц замедляют рост за несколько часов до вылупления, это замедление продолжается, по крайней мере, 24 часа после вылупления.

Основные процессы остеогенеза и формирования костного мозга у полувыводковых и птенцовых птиц аналогичны и идут по схеме общей для

птиц (образование периостальной кости, энхондральный остеогенез, формирование костномозговой полости и заполнение ее костным мозгом). Костный мозг проходит последовательно стадии остеобластического, красного и желтого. Его масса по мере роста эмбрионов и птенцов нарастает. Однако в скорости и сроках прохождения данных этапов между биологическими группами выявлены различия (Табл.1).

Таблица 1

Формирование костного мозга в бедренных костях птиц

Развитие костного мозга	Время появления	
	Полувыводковые	Птенцовые
1 Формирование костномозговой полости с остеобластическим костным мозгом	Конец предплодного, начало плодного периода (37-39 стадий; 14-16 суток)	Конец плодного периода (40-41 стадии; 12 суток)
2 Появление красного костного мозга (начало гемопоэза)	Конец предплодного, начало плодного периода (37-39 стадий; 14-16 суток)	Конец плодного периода (40-41 стадии, 12-сутки), птенцы 0,5 суток
3 Активный гемопоэз	Начало плодного периода (40 стадия; 18 суток)	Птенцы 2 суток
4 Появление желтого костного мозга	Середина плодного периода (42 стадия; 20 суток)	Птенцы 10 суток (ласточка)

Формирование костномозговой полости с остеобластическим костным мозгом у полувыводковых птиц начинается в конце предплодного - начале плодного периодов (14-16 суток, 37-39 стадий), у птенцовых – в конце плодного периода эмбриогенеза (12-сутки, 40-41 стадии у рябинника). Эмбрионы ласточки не исследовались, но у 0.5-суточных птенцов костномозговая полость была уже хорошо сформирована. Красный (миелоидный) костный мозг, проявляющий гемопоэтическую функцию, появляется у полувыводковых также в конце предплодного - начале плодного периодов (14-16 суток, 37-39 стадий), а на 18 суток эмбриогенеза (40 стадия, начало плодного периода) кроветворная функция костного мозга находится в стадии активности и продолжает нарастать у птенцов. Миелоидный гемопоэз у птенцовых птиц зафиксирован в конце плодного периода, или в первые сутки гнездовой жизни птенцов (ласточка), а нарастание массы красного костного мозга и его кроветворной функции начинается у птенцов с 2 суток жизни. Жировые клетки, свидетельствующие о переходе красного костного мозга в желтый, появляются у полувыводковых птиц в середине плодного периода (20 суток, 42 стадия). У птенцовых птиц (ласточка) данный процесс отмечен гораздо позже – на 10 суток постнатального онтогенеза.

Результаты исследований показали, что процессы формирования костного мозга и активизации гемопоэтической функции у полувыводковых проявляются раньше, чем у птенцовых, являющихся сравнительно эволюционно молодой группой птиц.

ВЫВОДЫ

1. Ранний онтогенез изученных видов птиц, развивающихся по полувыводковому и птенцовому типам, характеризуется разной продолжительностью периодов эмбриогенеза, гетерохрониями гистогенеза костного мозга и возрастной динамики показателей крови.

2. Эмбриогенез птенцовых птиц (рябинник, городская ласточка) характеризуется большей продолжительностью зародышевого периода - 46-57% и практически одинаковой предплодного - 21-23% и плодного - 22-31%. У полувыводковых (озерная чайка, речная крачка) зародышевый - 37% и предплодный - 21% периоды короче, но более удлинен плодный - 42%.

3. При сходстве процессов выявлены различия в сроках прохождения этапов остеогенеза и формирования костного мозга у изученных видов птиц. Формирование костного мозга интенсивней происходит у полувыводковых птиц. Красный костный мозг у полувыводковых птиц появляется в конце предплодного, начале плодного периодов. Активный гемопоэз зафиксирован у исследованных эмбрионов в начале плодного периода. У птенцовых птиц красный костный мозг появляется в конце плодного периода, активный гемопоэз - у птенцов со вторых суток.

4. Возрастная динамика показателей красной крови у эмбрионов и птенцов полувыводковых и птенцовых птиц проходит гетерохронно. Существенное увеличение количества эритроцитов и содержания в них гемоглобина у полувыводковых птиц отмечено в предплодном периоде эмбриогенеза, у птенцовых - с первых суток после вылупления птенцов.

5. Лейкоцитарный состав периферической крови у изученных полувыводковых и птенцовых птиц на ранних этапах онтогенеза характеризуется преобладанием зернистых лейкоцитов, среди них - псевдоэозинофилов. С возрастом эмбрионов и птенцов процент псевдоэозинофилов снижается, но они остаются самыми многочисленными клетками крови. Количество агранулоцитов, в первую очередь лимфоцитов увеличивается. Более интенсивно возрастные изменения лейкоцитарной формулы идут у полувыводковых птиц.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Чугайнова Л.В. Морфометрическая характеристика яиц и темп развития зародышей кур породы «Смена-2» // Гнездовая жизнь птиц. - Пермь. - 2001. - С. 115-118. - 0.2 п.л. (100%).

2. Чугайнова Л.В. Размножение озерной чайки и речной крачки в Верхнем Прикамье // Региональный компонент в преподавании биологии, валеологии, химии / Сборник научно-методических работ. - Пермь. - 2001. - Вып 2. - С. 45-48. - 0.2 п.л. (100%).

3. Сугробова Н.Ю., Чугайнова Л.В. Сравнительная характеристика размножения и темп эмбриогенеза ласточковых птиц в Прикамье // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и

Северной Азии / Материалы международной 11 орнитологической конференции. – Казань. – 2001. - С. 576-578. - 0.15 п.л. (60%).

4. Чугайнова Л.В., Никольская В.И. Динамика показателей периферической крови в раннем онтогенезе озерной чайки и речной крачки // Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды / Материалы 2-й региональной научной конференции. – Челябинск. – 2002. - С. 112-118. - 0.35 п.л. (60%).

5. Чугайнова Л.В. Возрастная динамика показателей периферической крови озерной чайки, речной крачки и городской ласточки // Биология – наука 21 века / 7-я Пущинская школа - конференция молодых ученых. Сборник тезисов. – Пущино. – 2003. - С. 46. - 0.05 п.л. (100%).

6. Чугайнова Л.В., Никольская В.И. О гнездовании речной крачки на островах Камского водохранилища и р. Сылвы // Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды / Материалы Всероссийской научной конференции. – Челябинск – 2004. - С. 320-324. – 0.25 п.л. (70%).

7. Чугайнова Л.В., Шураков А.И. Темп развития зародышей озерной чайки и речной крачки // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии. - Улан-Уде. – 2003. – Ч.2. – С. 111-112. -- 0.1 п.л. (70%).

8. Чугайнова Л.В., Никольская В.И. Динамика массы, гематологических показателей и формирования костного мозга в раннем онтогенезе городской ласточки // Биологическая наука и биологическое образование в педагогических вузах / Материалы 4 Всероссийской конференции. – Новосибирск – 2005. – С. 182-185. – 0.2 п.л. (70%)

Подп. к печ. 19.10.2005 Объем 1 п.л. Заказ № 378 Тир 100 экз.

Типография МПГУ

№ 19093

РНБ Русский фонд

2006-4

15126