

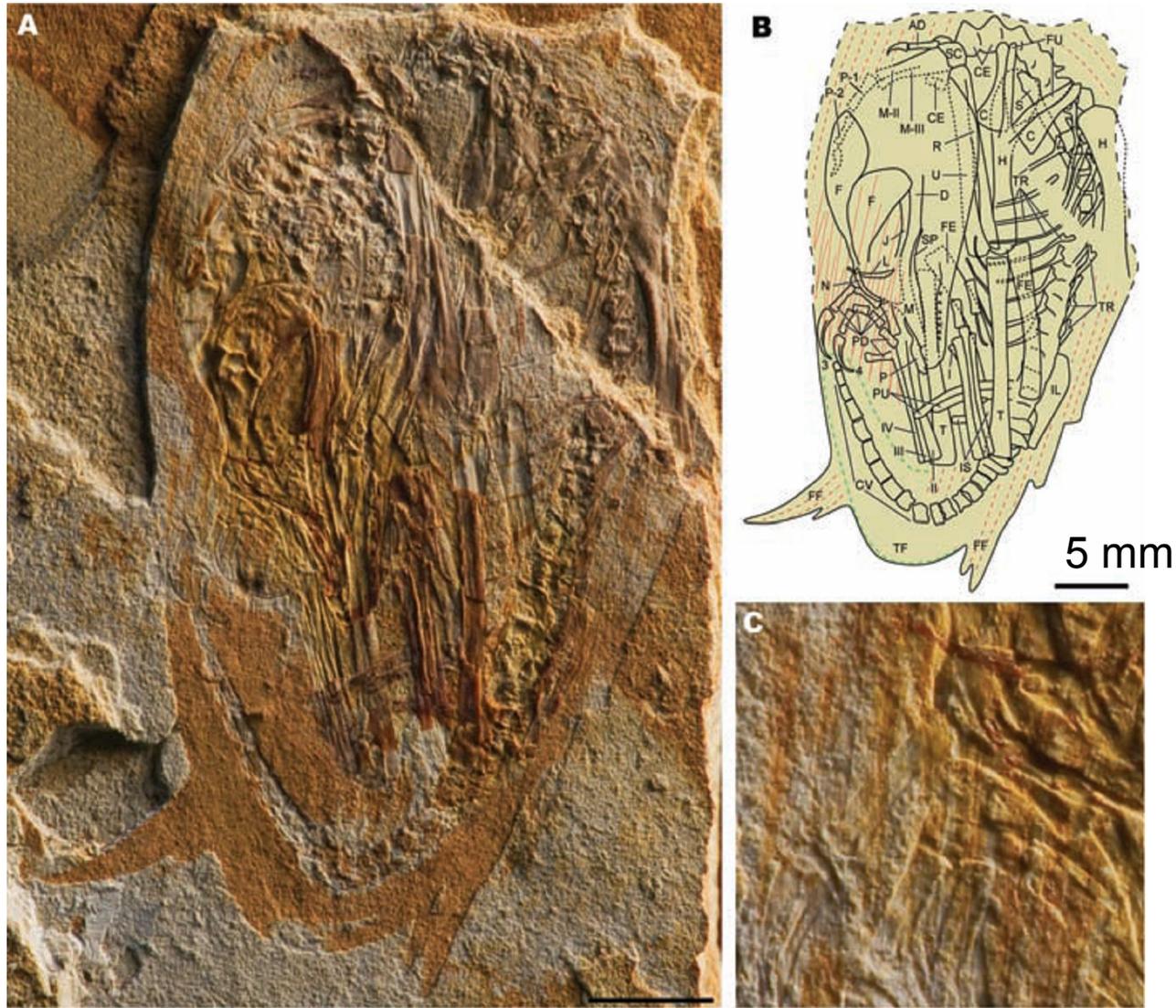
# Птенцовость - эволюционно первичная стратегия онтогенеза настоящих птиц?

Is altricial mode of development an initial evolutionary strategy in Neornithes?

Т.Б. Голубева  
T.B. Golubeva



Zvenigorod, ZBS  
2013



Photograph of a Lower Cretaceous avian embryo from Liaoning, China  
 (B) A line drawing of the fossil shown in (A). Red lines indicate wing feather sheets, and the green line shows imprints of tail feather anlagen. (C) A close-up view of long wing feather sheets near the pedal claws.  
**Zhou, Zang, 2004**

<p style="text-align: center;"><b>Developmental mode</b></p> <p><b>Признаки Signs: X – есть It is</b></p> <p><b>X – слабо выражены Poor development</b></p> <p><b>A – реакция следования на акустический сигнал Follow response to acoustical signal</b></p>	Downy hatching plumage	Motor activity	Lokomotor activity	Search food and feed alone	Follow response	Young fed by parents	Stay in nest	Eyes closed at hatching
Precocial 1 (Anseriformes, most Galliformes)	X	X	X	X	X			
Precocial Выводковые 2 (Rheidae, Phasianidae)	X	X	X	X	X			
Precocial 3 (Turnicidae, Rallidae, Criidae)	X	X	X	x	X	X		
Semiprecocial (Laridae, Gaviformes)	X	X	X		A	X	x	
Semialtricial (Falconiformes, Strigiformes)	X	x	x		A	X	X	X
Altricial 1 (Columbidae, Phalacrocoracidae)	X	x				X	X	X
Altricial 2 (Psittacidae, Passeriformes)		x				X	X	X

**Выводковые  
Precocial:**

*Gallus gallus*  
*Coturnix coturnix*  
*Anas platyrhynchos*



**Полувыводковые  
Semiprecocial:**  
*Larus canus*  
*Larus argentatus*  
*Sterna paradisaea*



**Птенцовые  
Altricial:**

*Coloeus monedula*



*Ficedula hypoleuca*  
*Garulus glondarius*



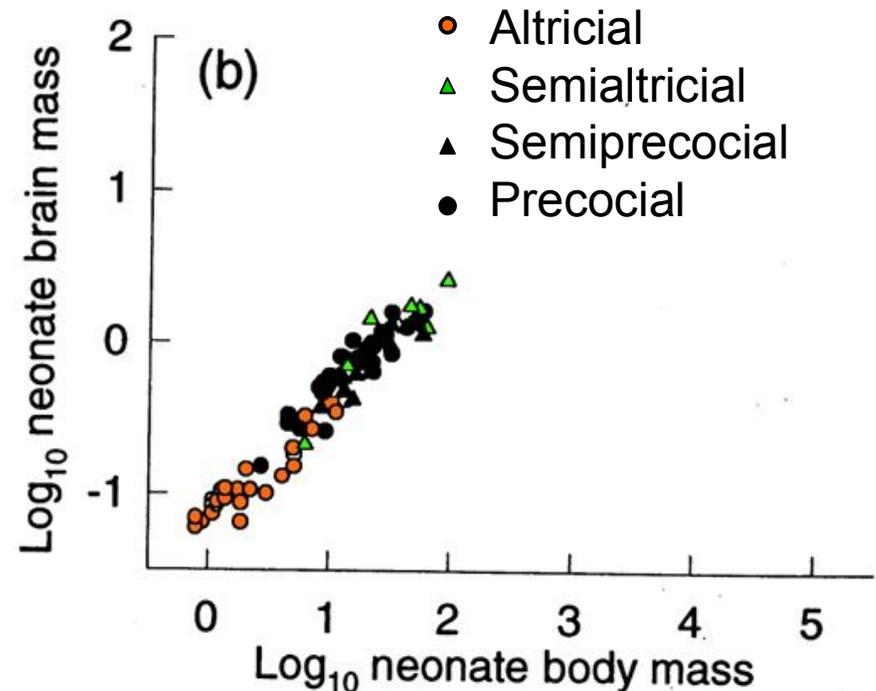
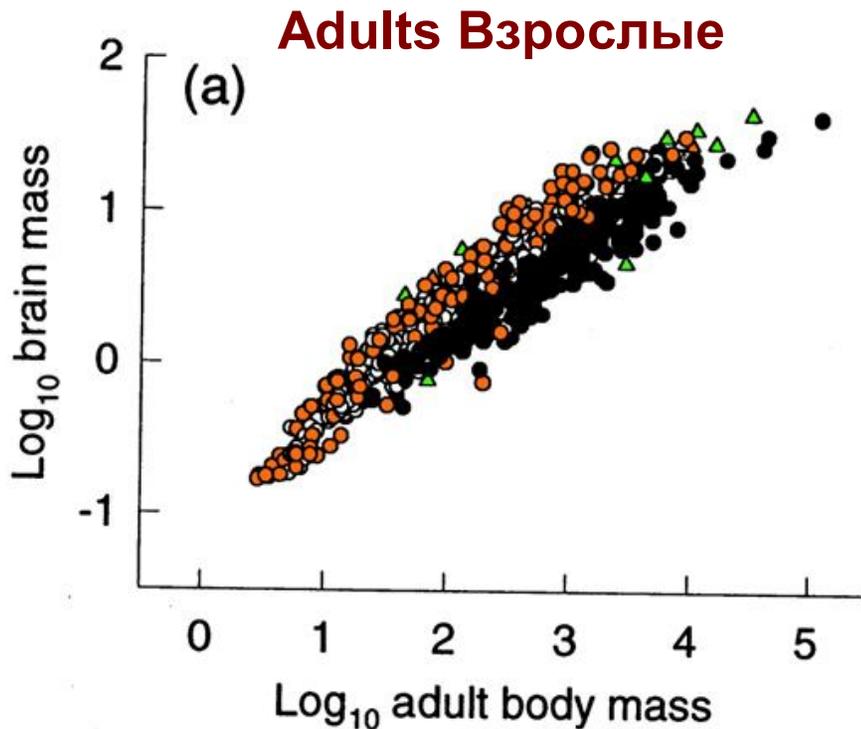
**Полуптенцовые  
Semiprecocial:**  
*Asio otus*

# Allometric relationship of brain to body size in adult and neonate birds

## Аллометрическая зависимость массы мозга от массы тела у птенцовых и выводковых

Portmann (1962) and others have pointed out, that the neonates of fully altricial species tends to have smaller brains at hatchling than precocious species. Adults of precocial birds have significantly smaller brains at hatchling than those of the three other developmental groupes, which do not differ significantly from one another.

### Neonates Новорожденные



*Stark, Riklefs, 1998*

***Gottlieb, 1968***, described the occurrence of function in sensory modalities in endotherms – in birds and mammals in the following sequence:

- 1. Nonvisual photic sensitivity**
- 2. Tactil sensitivity**
- 3. Vestibular sensitivity**
- 4. Proprioception**
- 5. Audition**
- 6. Vision**

The order of the onset of sensory system function in homoiotherms - in birds and mammals:

Последовательность включения сенсорных систем в поведение **гомойотермов** - птиц и млекопитающих строго закономерна:

1. Незрительная фоточувствительность Nonvisual photic sensitivity
  2. Тактильная чувствительность Tactile sensitivity
  3. Температурная чувствительность Temperature sensitivity
  4. Вестибулярная чувствительность Vestibular sensitivity
  5. Проприоцептивная чувствительность Proprioception
  6. **Обоняние Smell**
  7. **Вкус Taste**
  8. **Слух – низкие и средние частоты Hearing low frequencies**
  9. **Зрение – диффузное зрение Vision – detection of luminosity**
  10. **Слух – Hearing in high frequencies**
  11. **Слух Hearing – Temporal analyse**
  12. **Предметное зрение Pattern vision**
- Stable velocity of nervous signals transmission**  
**Стабильная скорость проведения**
- Одновременно**

Onset of effective thermoregulation

(*Gottlieb, 1968, 1980; Evans et al., 1994; Hill, 1961; Khayutin, 1997; Rosenblatt, 1976; Olmstead, Villablanca, 1980; Хаютин, Дмитриева, 1981, 1991; Голубева, 2006*)

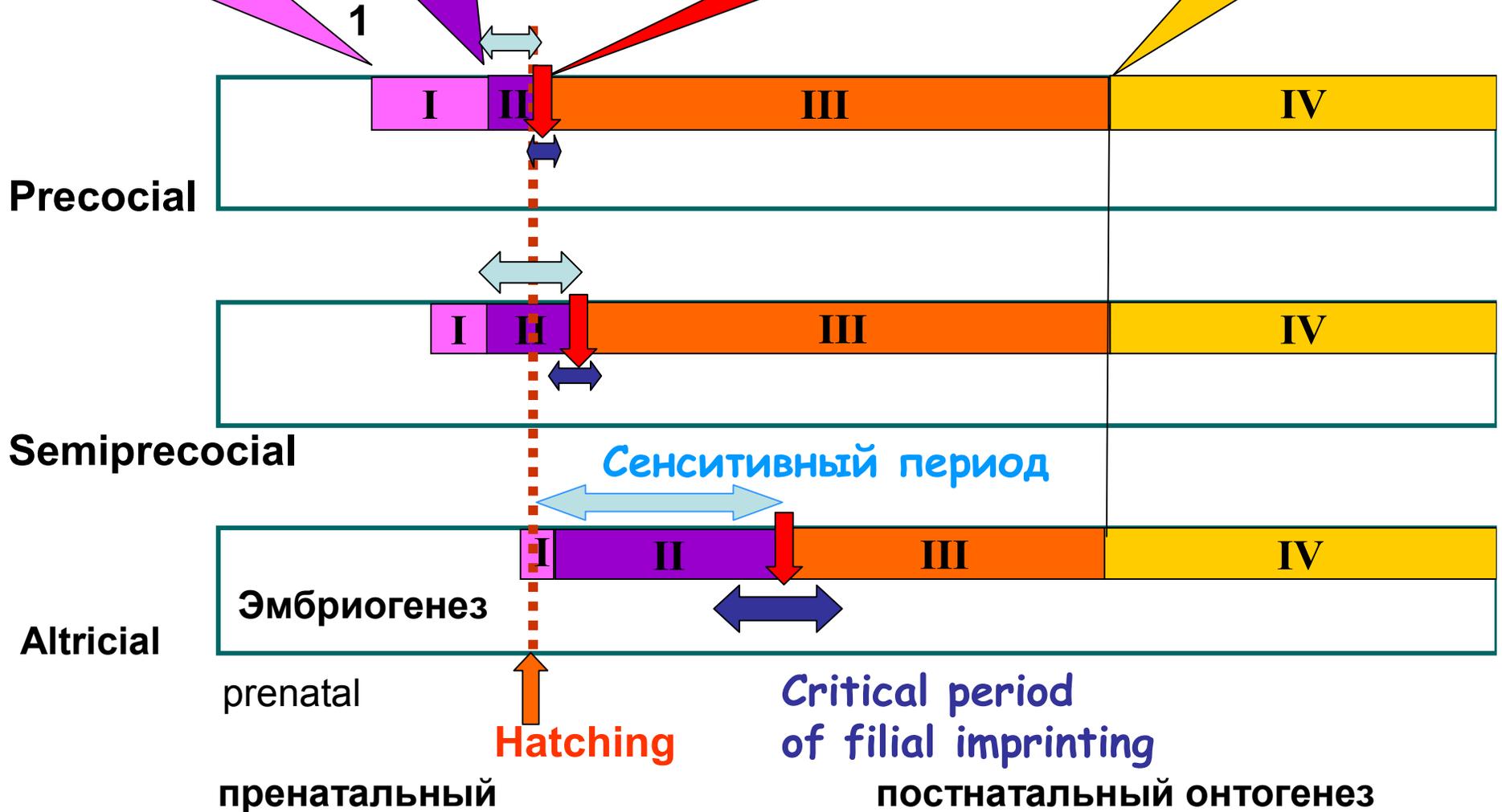
# Этапы развития слуха

Достижение  
определенного  
уровня обмена  
Появление  
слуха

Появление  
интенсивной  
вокализации  
и дыхания,  
Среднее ухо

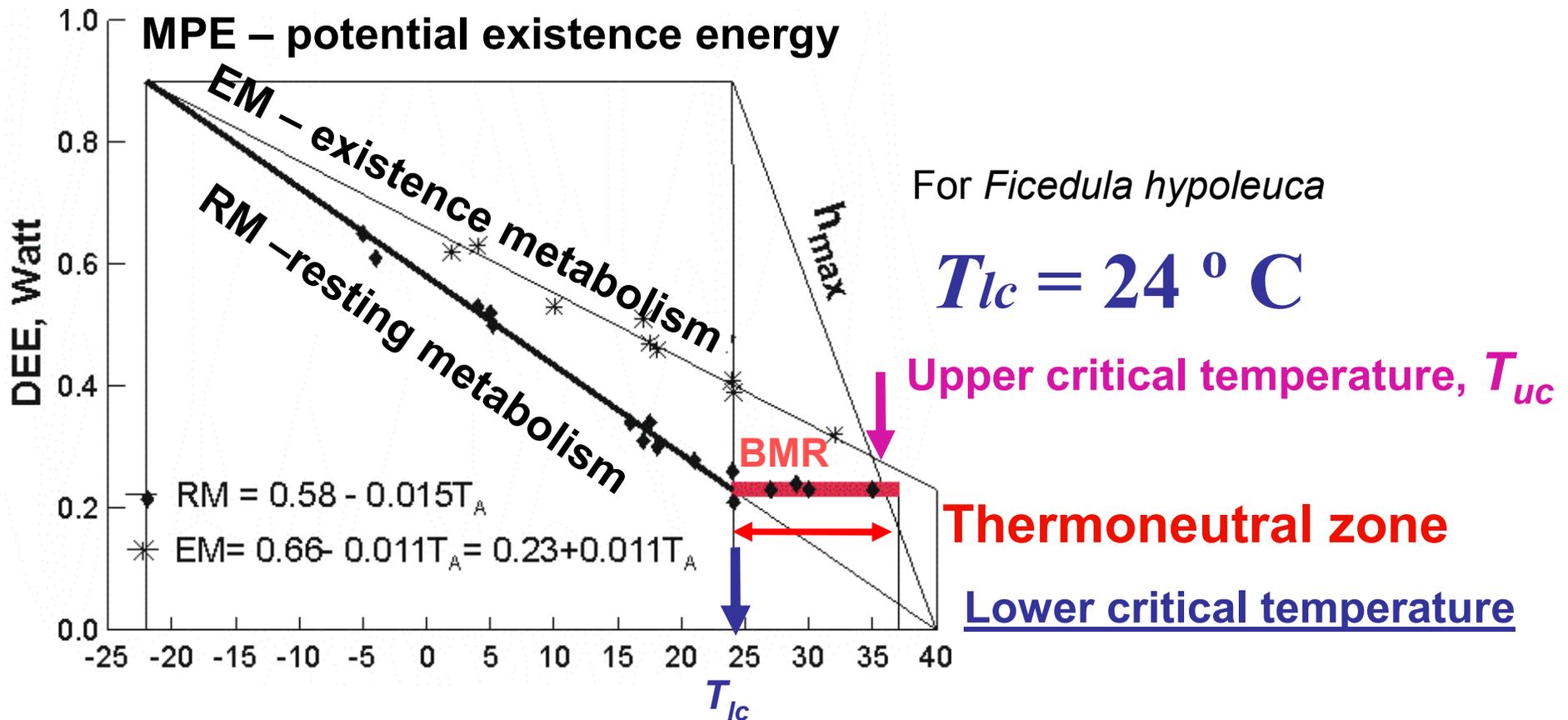
Установление  
эффективной  
терморегуляции

Подъем  
на крыло

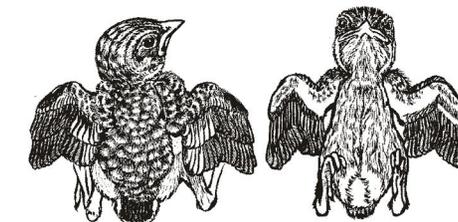
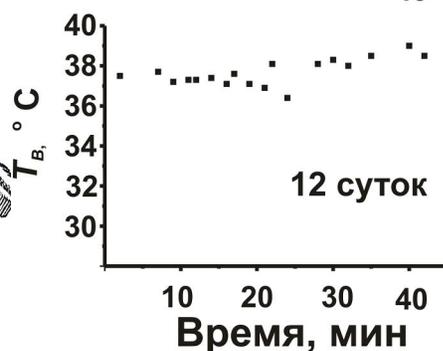
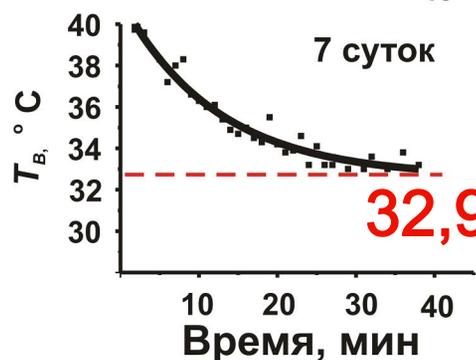
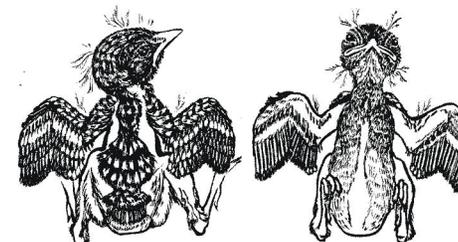
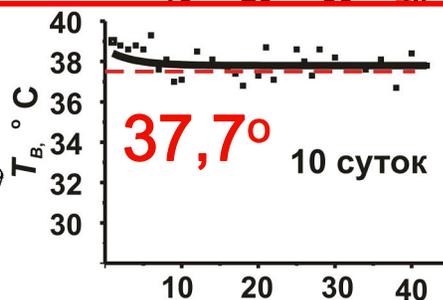
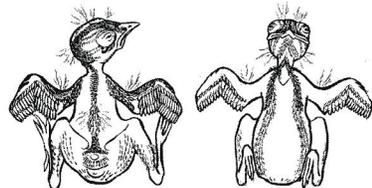
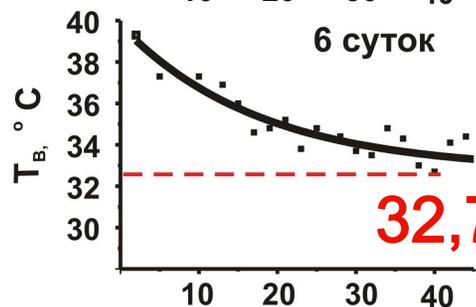
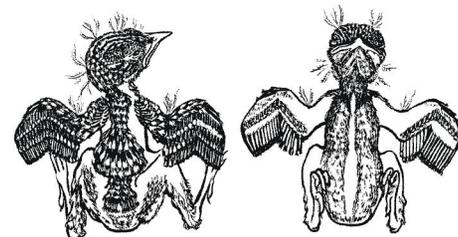
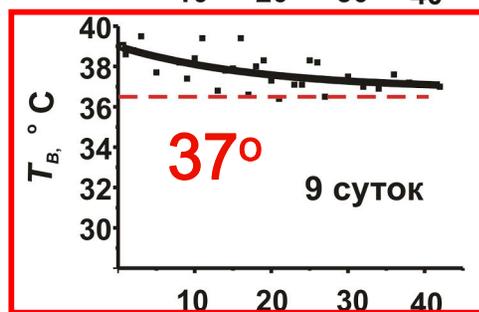
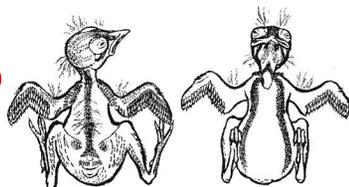
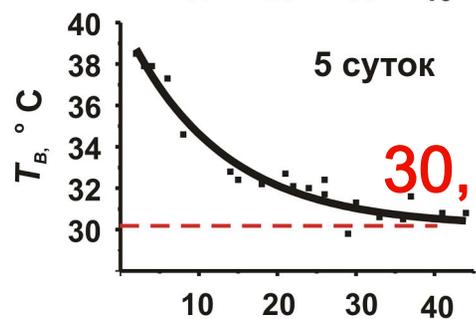
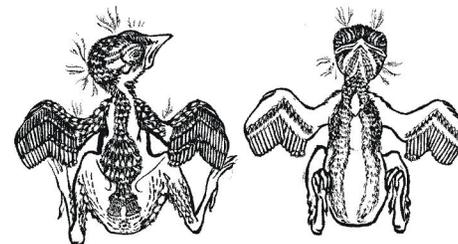
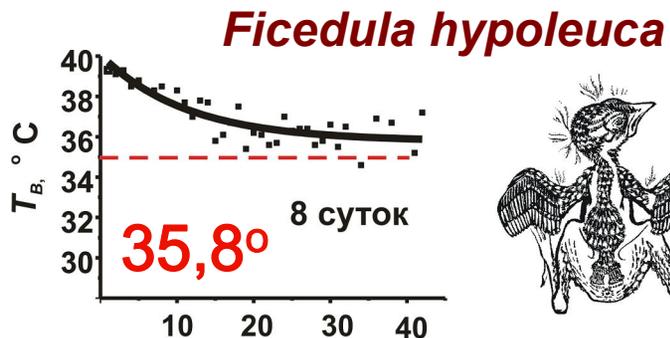
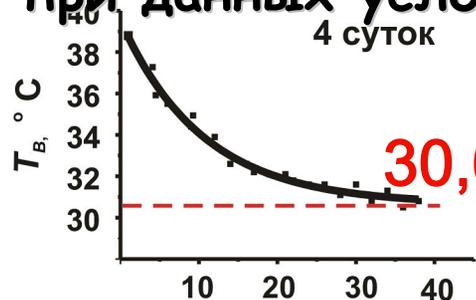


Thermoneutral zone is a range of ambient temperatures within which heat dissipation is equal to heat production due to basal metabolic processes, i.e. in the rest state metabolism is constant .

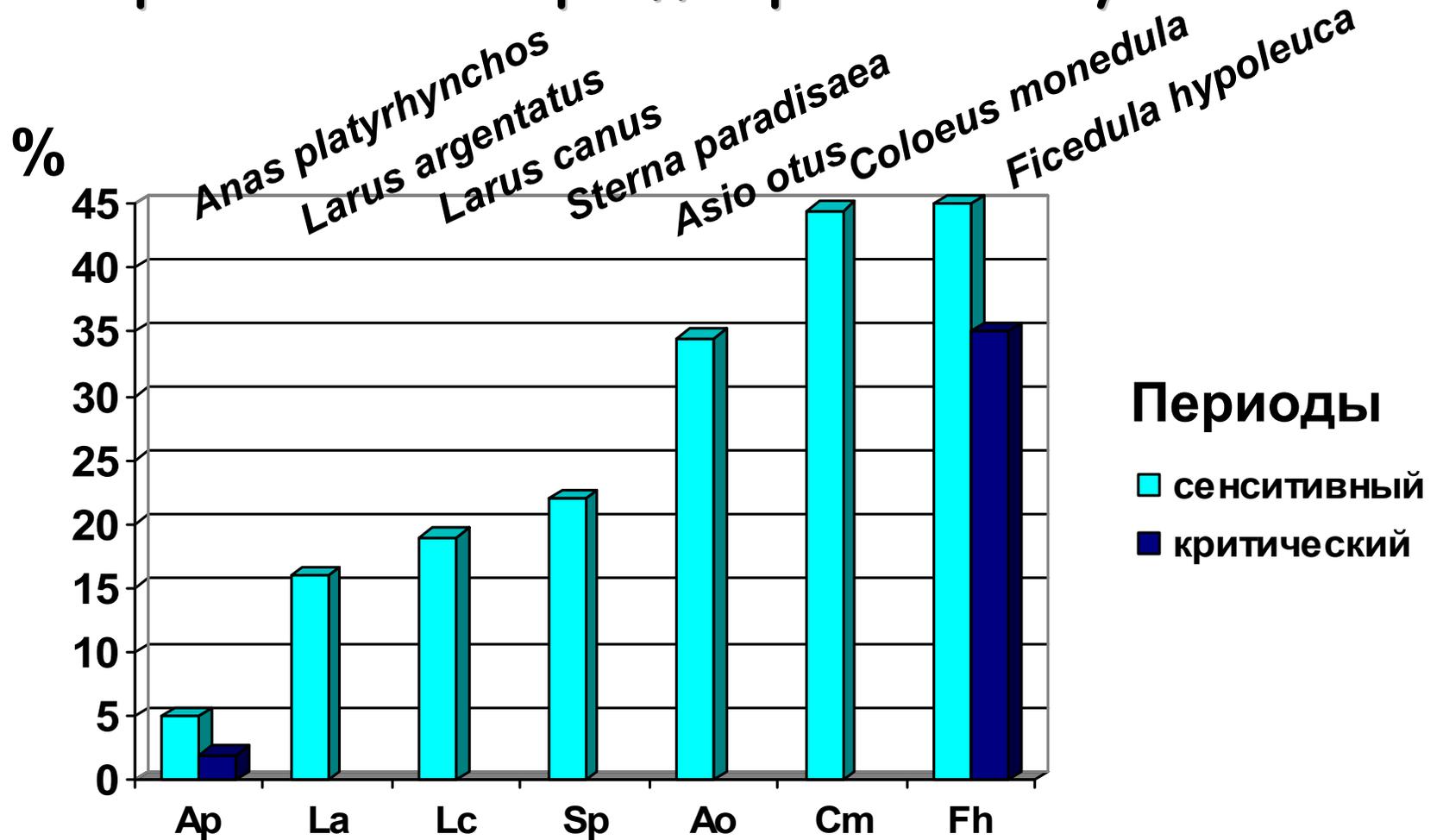
## Daily energy expenditure (W) in adult pied flycatcher



$T_B = T_0 + A_1 \exp(-x/t)$ , где  $T_0$  - асимптота, к которой стремится  $T_B$  при данных условиях,



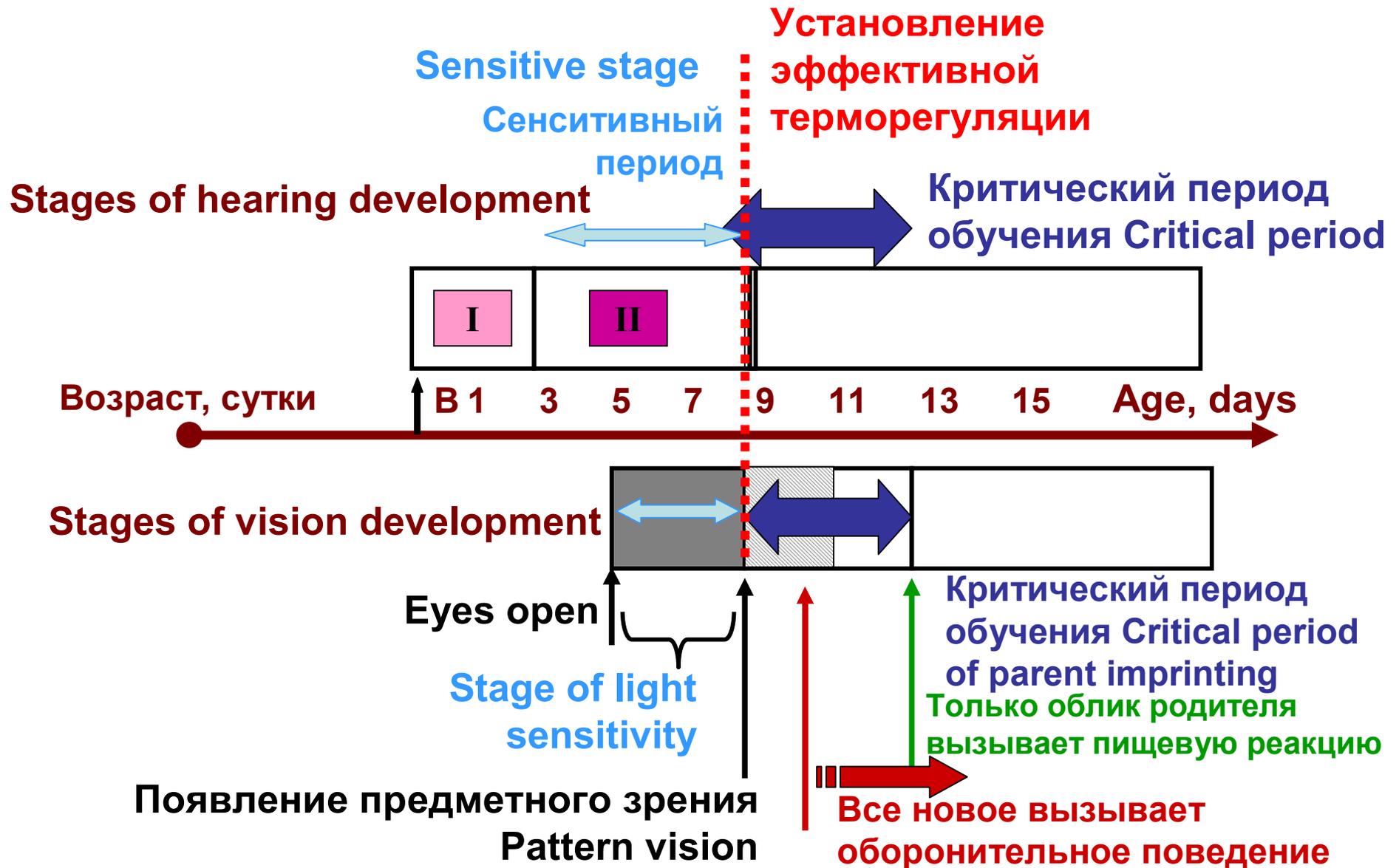
# Относительная продолжительность сенситивного и критического периодов развития слуха



Выводковые  
Precocial

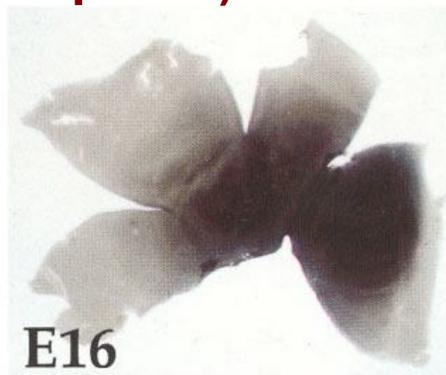
Птенцовые  
Altricial

# Этапы развития слуха и зрения у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*)

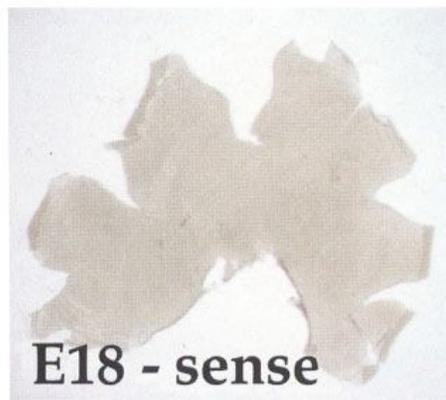


**Развитие фоторецепторов сетчатки цыпленка  
начинается с центральной ямки  
(экспрессия красных опсинов в клетке, гибритизация  
in situ на тотальных препаратах)**

**НОС**

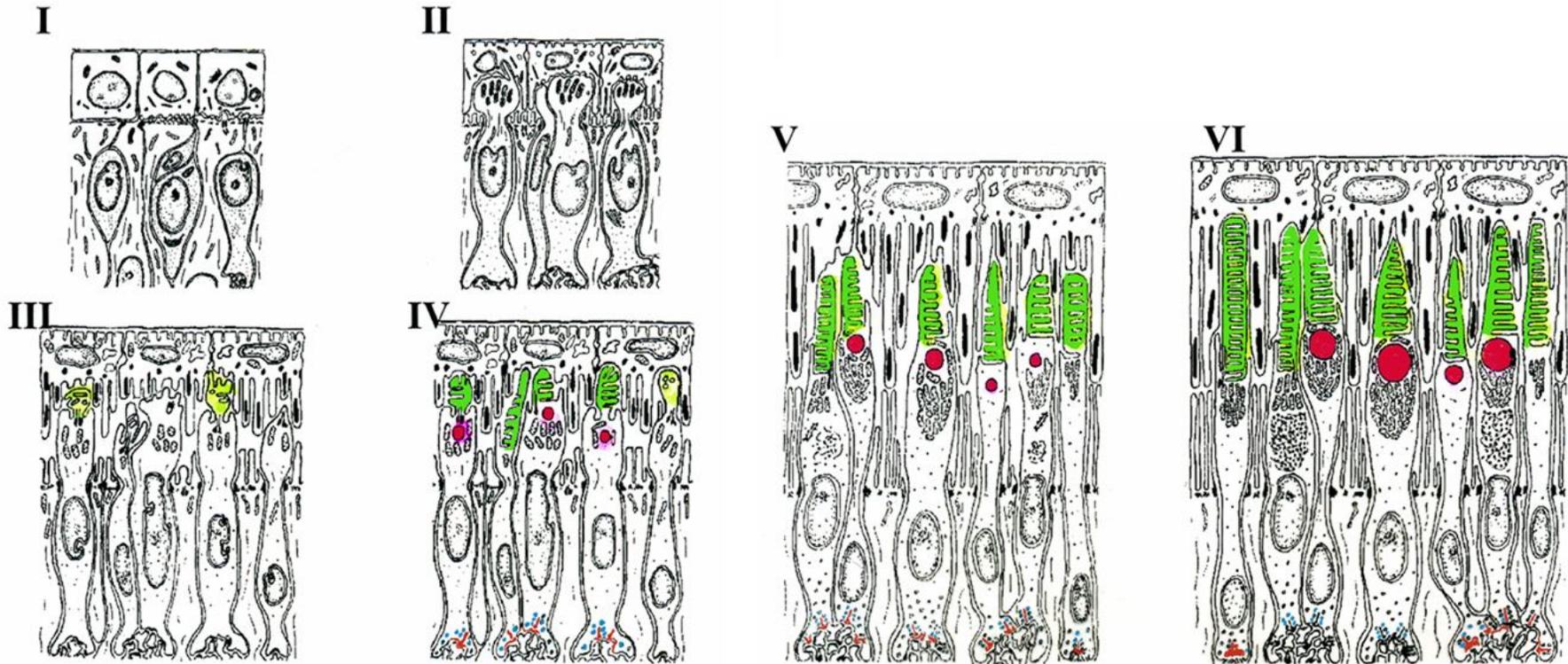


**ТО**



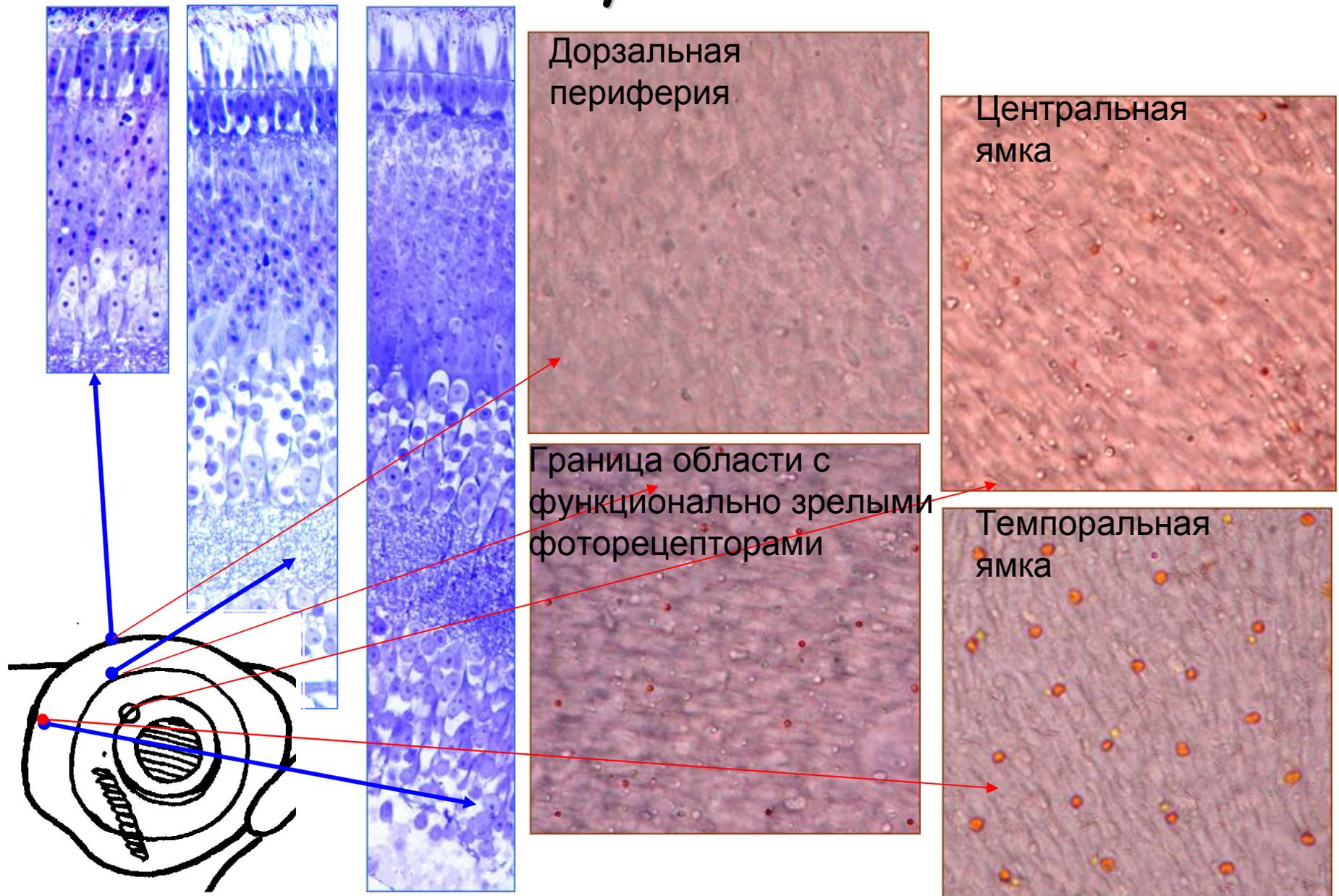
**(Bruno, Cepko, 1996)**

Stages of photoreceptor development in pied flycatcher retina  
Стадии развития фоторецепторов в сетчатке мухоловки-пеструшки  
*Ficedula hypoleuca*

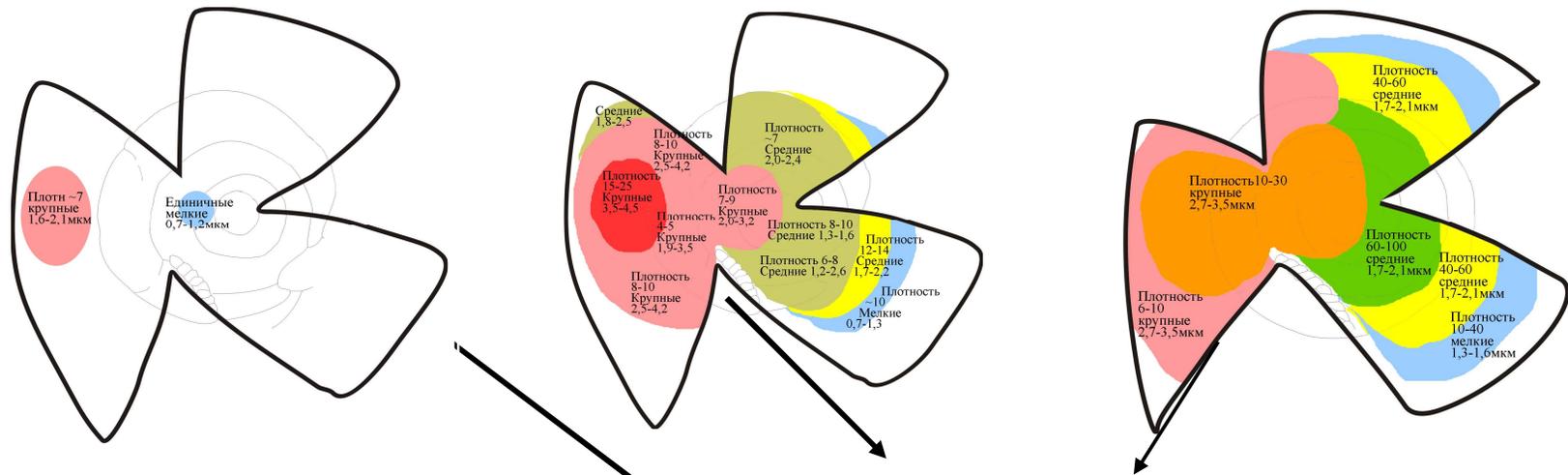


Outer segments and chemical synapses develop simultaneously with the development of oil drops in photoreceptors.

# Сетчатка мухоловки-пеструшки, 9 суток



# Development of photoreceptors in the retina in *Ficedula hypoleuca*



Возраст, сутки

В 1

3

5

7

9

11

13

15

Age, days

Stages of vision development

Eyes open

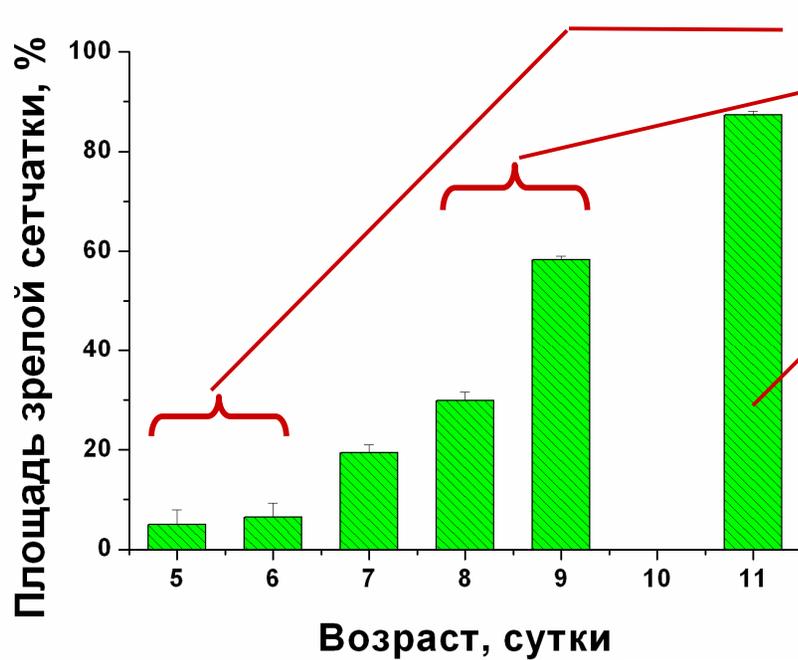
Stage of light sensitivity

Появление предметного зрения

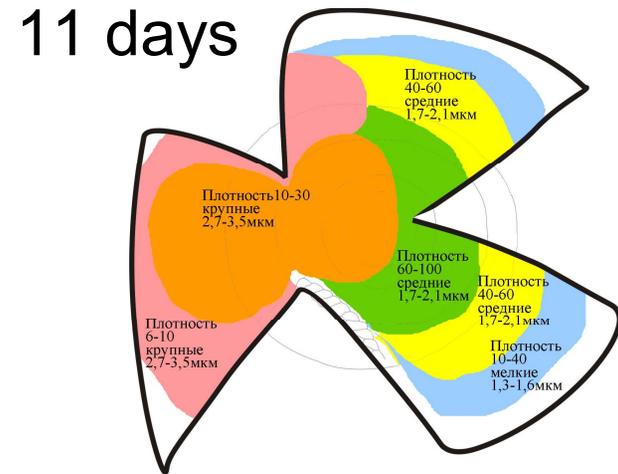
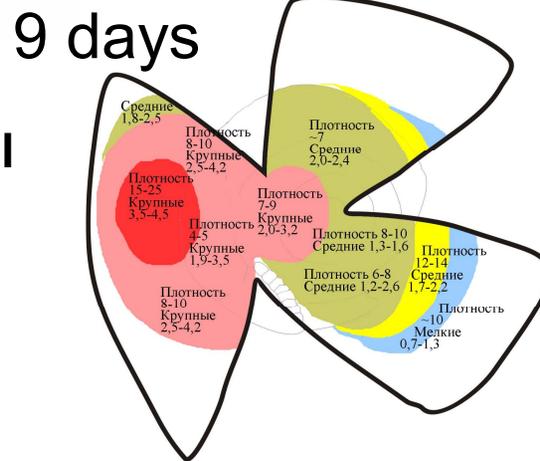
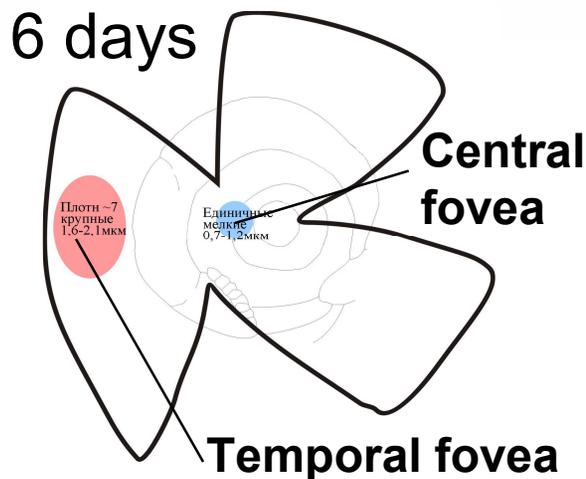
Критический период обучения Critical period of filial imprinting  
Только облик родителя вызывает пищевую реакцию

Все новое вызывает оборонительное поведение

# The area of photoreceptors (functionally matured retina) in *Ficedula hypoleuca*



- 5-6 days – onset of **light sensitivity**
- 8-9 days – onset of pattern vision (feeding reaction on реакция выпрашивания на зрительный стимул)
- 10-11 days – onset of pecking, vision includes in defense behavior



**Наиболее значимые изменения происходят при включении в поведение новых анализаторов или с началом нового этапа в развитии каждого анализатора.**

**С момента открытия глаз на 5-6 сутки в пищевом поведении птенцов мухоловки-пеструшки происходит смена ведущей афферентации и теперь затенение при влете родителя в дуплянку вызывает «ненаправленное» пищевое поведение.**

**Акустический пищевой сигнал продолжает вызывать пищевое поведение.**

**У открыто гнездящихся птиц пищевая реакция в ответ на изменение освещенности не возникает.**

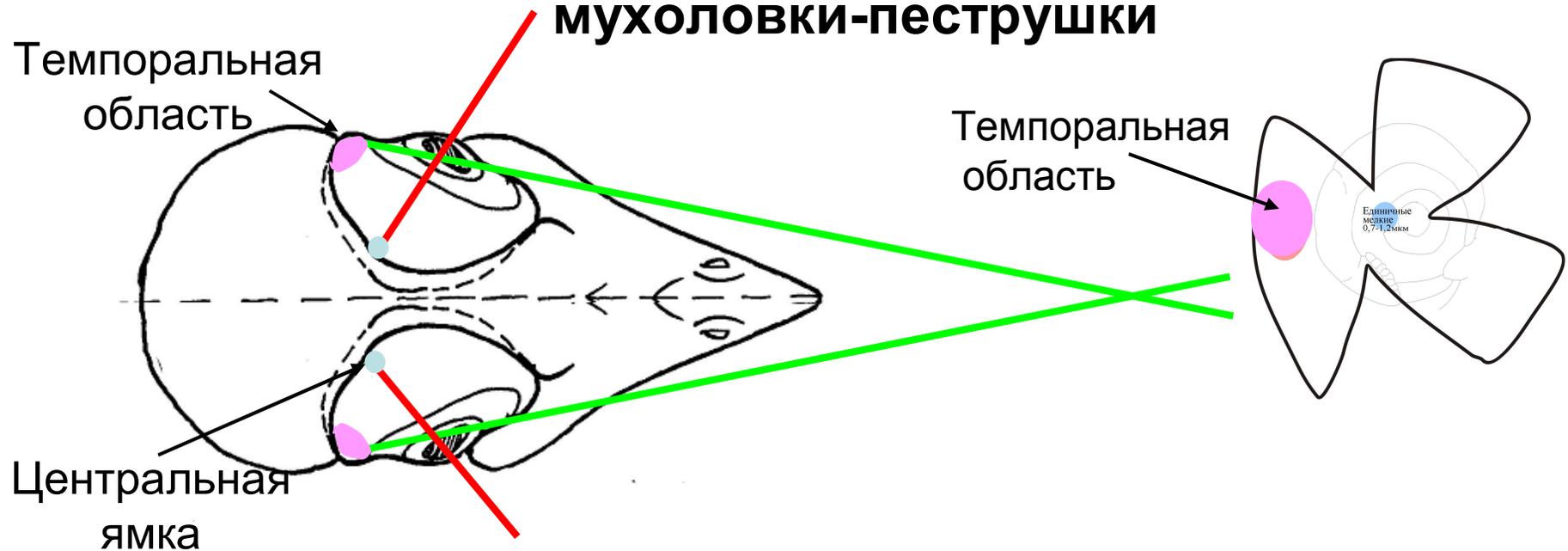




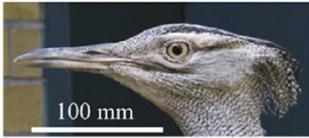
**С появлением предметного зрения на 8-9 сутки пищевая реакция становится направленной и вызывается силуэтом птицы или его имитацией.**



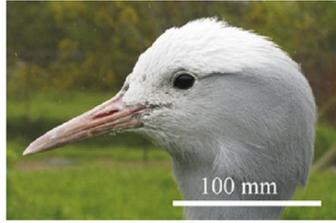
# Схема стереоскопического и панорамного зрения мухоловки-пеструшки



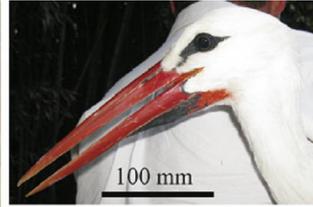
Первые функционально зрелые фоторецепторы появляются у мухоловки-пеструшки в темпоральной области на 5-6 сутки. Пищевая реакция выпрашивания связана с активацией афферентных путей, берущих начало от фоторецепторов темпоральной ямки. У взрослых эти пути задействованы в стереоскопическом зрении при пищедобывательном поведении (ловле насекомых). Этот тип гетерохронии обеспечивает наиболее продолжительное обучение, что необходимо для сложных координированных поведенческих актов.



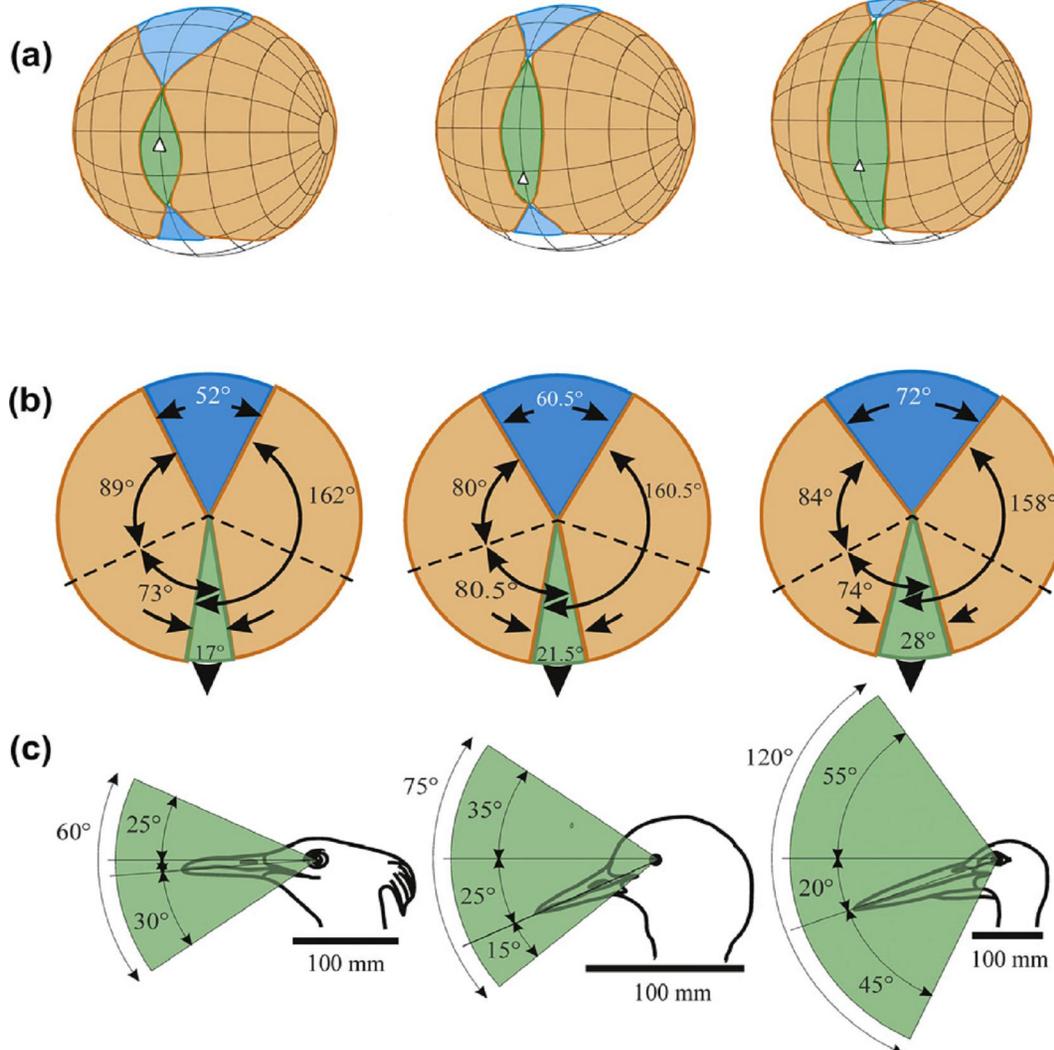
kori bustard



blue crane



white stork



## Graham R. Martin

Kori bustards *Ardeotis kori*,  
Otididae – precocial 1

Blue cranes

Африканская красавка, или  
райский журавль

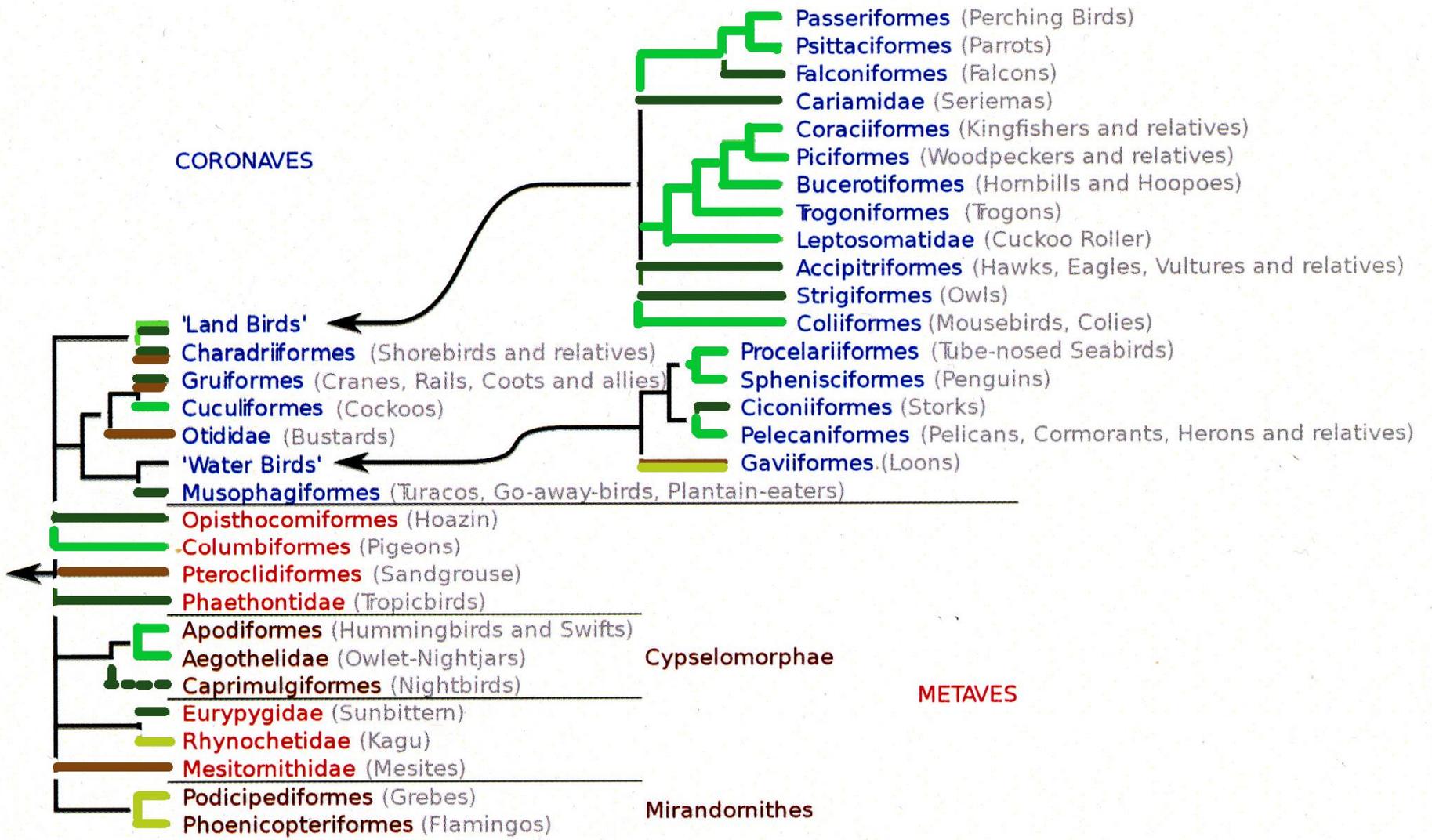
*Anthropoides paradisea*,  
Gruidae – precocial 3

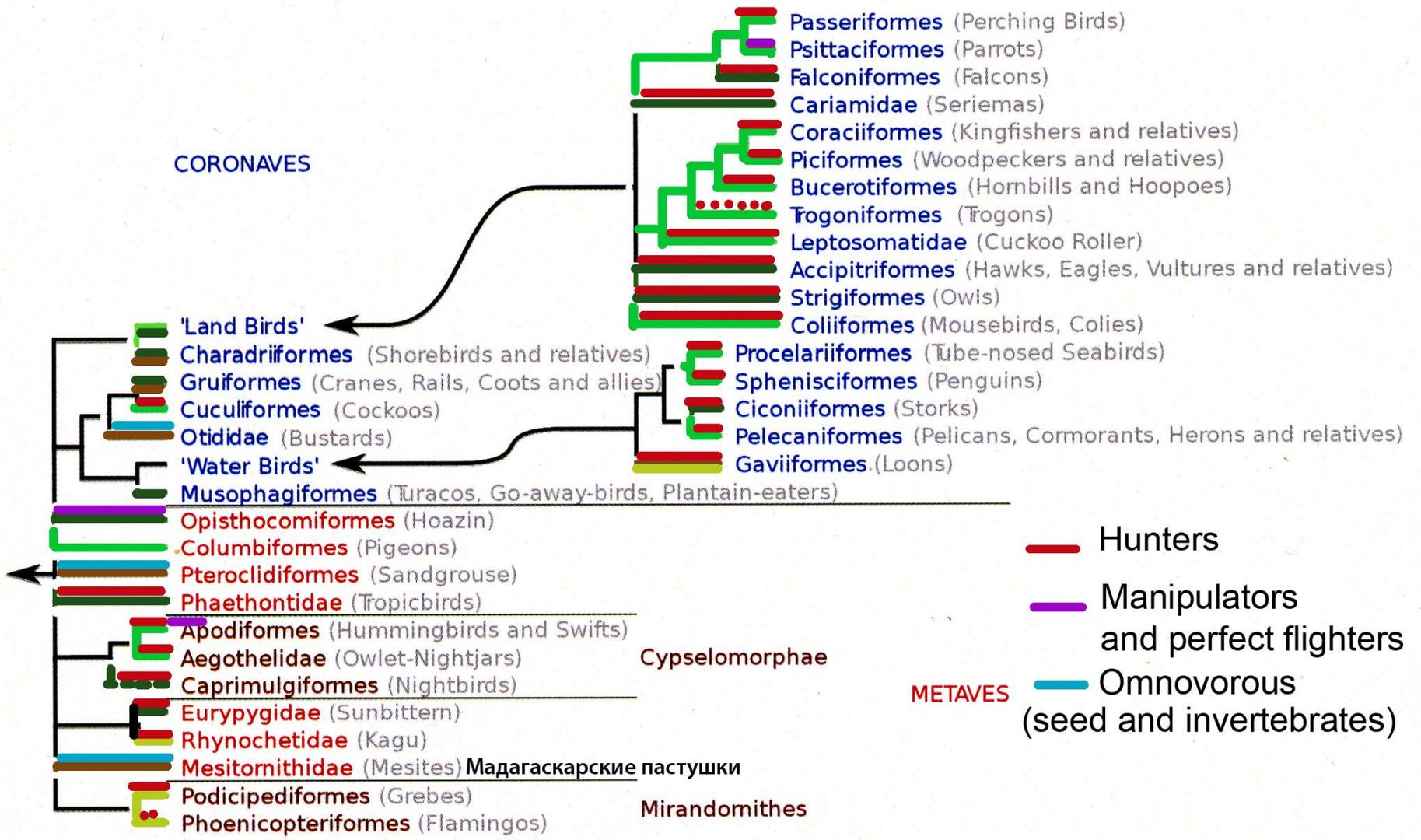
White storks *Ciconia ciconia*,  
Ciconiidae – semialtricial

**Место появления первых фоторецепторов в сетчатке и раннее поле зрения обусловлено экологическими задачами: у зерноядных развитие фоторецепторного слоя сетчатки начинается с центральной фовеа; у охотников с латеральным расположением глаз – с темпоральной области, обеспечивающей бинокулярное зрение.**

**У птенцовых значительно выше влияние внешней среды на созревание и процесс обучения.**

**Большая масса мозга птенцовых определяется в частности созреванием анализаторов под влиянием внешней среды и заведомо большей возможностью для прогрессивного формирования афферентных входов, обучения и усложнения нейромышечной активности.**





GARETH J. DYKE,\*<sup>1</sup> AND GARY W. KAISER<sup>2</sup> **Cracking a Developmental Constraint:  
Egg Size and Bird Evolution**

2010

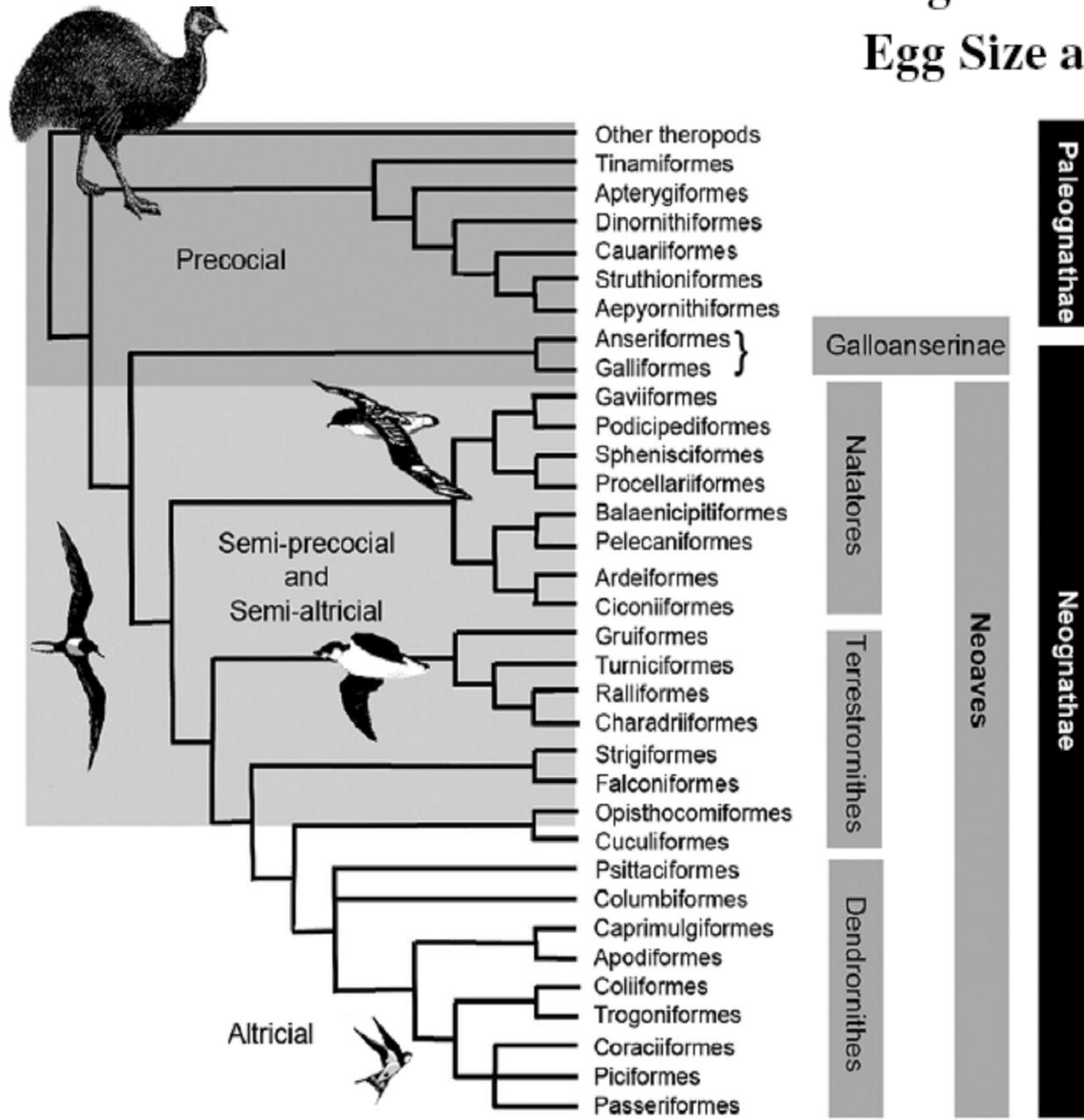


Figure 2. Phylogenetic hypothesis for relationships amongst modern birds (Neornithes) showing altricial and precocial modes of development (Livezey & Zusi, 2006, 2007).

***Jeholornis*** reconstruction. Seed-eating bird fossil



Artist's reconstruction of the basal bird ***Sapeornis***, shown with its leg feathers. (Yike Xu). Plant-eating



*Jeholornis* – в желудке обнаружено несколько дюжин зерен – зерноядная, специализация верхней и нижней челюстей, на последней – мелкие зубы в небольшом количестве.

*Sapeornis* – гастролиты в желудке, что свидетельствует об их травоядности. Зубы и на нижней и на верхней челюстях

Enantiornithes

## *Longipterix*



**Diet:**  
**Probably fish and crustaceans**

Longipterix chaoyangensis fossil displayed in Hong Kong Science Museum

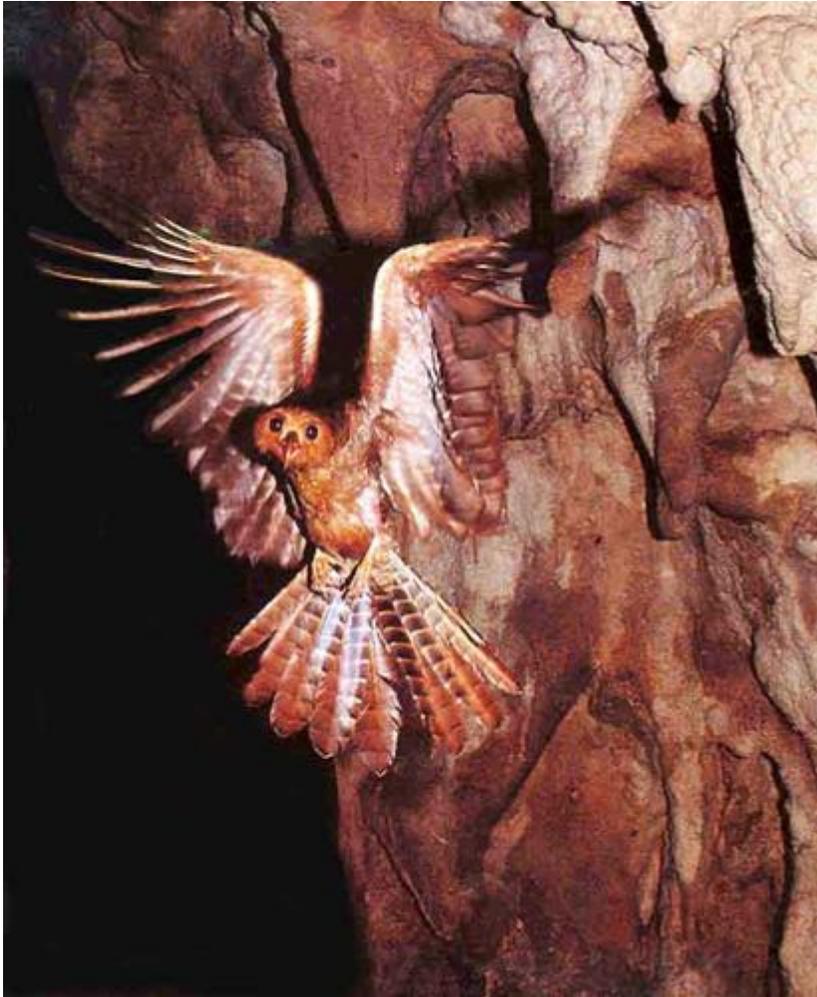
**Птицы раннего мела: зерноядные, растительноядные, рыбающие, наземные и водные беспозвоночные**

Ангиоспермизация мира (Пономаренко) захватывает не только насекомых, но и все прочие компоненты континентальных экосистем. С начала мела на суше стремительно распространяются птицы.

Так как эволюция онтогенеза должна идти одновременно с эволюцией взрослых форм, для выявления первичности того или иного типа онтогенеза необходимо определить, как добывали пищу первоптицы. Поскольку расцвет птиц приходится на появление энтомофауны, большая часть птиц должна быть охотниками.

**Охотники и манипуляторы (попугаи), птицы, требующие высшего пилотажа в воздухе при добыче фруктов (гуахаро, колибри) должны иметь тип онтогенеза, близкий к птенцовому или полуптенцовому.**

**Растительноядные, зерноядные, как правило, выводковые (у воробьиных зерноядность вторична).**



Гуахаро, эхолоцирующие, срывающие фрукты на лету.  
Hatchlings are entirely naked.



Aegothelidae - Owlet-nightjars are nocturnal and eat insects. Owlet-nightjars usually hunt in the air, but the sometimes they will hunt on the ground.

**Благодарности  
коллегам:**

**Л.В. Зуевой  
Е.В. Корнеевой  
В.М. Гаврилову  
Т.П. Петровой**



**Thank you for your attention**

