

ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

Ю. А. ВАСИЛЬЕВ и А. А. ВОЙТКЕВИЧ

**РАЗВИТИЕ И ПОВЕДЕНИЕ ТИРЕОИДЕКТОМИРОВАННЫХ ПТЕНЦОВ
ГРАЧЕЙ (*CORVUS FRUGILEGUS* L.)**

(Представлено академиком Л. А. Орбели 25 XII 1938)

Исследования последних лет показывают, что в сложном безусловном рефлексе или инстинкте имеется не только нервная, но и гуморальная основа. Игнорирование гуморальной регуляции при анализе поведения животных является своего рода методическим приемом, допустимым например при изучении пищевого рефлекса у млекопитающих, но могущим привести к неправильным выводам при исследовании иных видов деятельности, например материнского инстинкта млекопитающих или поведения представителей других классов позвоночных.

У птиц, как указывает Л. А. Орбели⁽⁶⁾, инстинктивная и условно-рефлекторная деятельность выражена приблизительно в равной степени. Поэтому птицы представляют исключительный интерес в качестве объекта для изучения нервно-гуморальной регуляции поведения. Повидимому удобным для исследований в этом направлении может явиться время быстрой смены инстинктивных реакций, происходящей например в период воспроизведения или постнатального развития.

Прекрасным объектом для подобных исследований являются представители птенцовой группы. Период развития птенцовых по сравнению с выводковыми очень короток; во время постэмбрионального развития птенцы сменяют несколько отчетливых форм пищевого поведения: пассивного принятия пищи, активного «выпрашивания» в гнезде, активного «выпрашивания» при следовании за родителями и наконец самостоятельного питания.

Такая смена очевидно наряду с развитием новых нервных механизмов является следствием последовательного переключения со старых нервных путей на новые, осуществляемого при участии гуморальных, в частности эндокринных, факторов.

Развитие птиц происходит под контролем эндокринной системы. Среди компонентов последней значительная роль в процессах развития принадлежит щитовидной железе. Характер развития тиреоидного аппарата различен у птиц двух упомянутых выше групп [Бенацци⁽¹⁾, Войткевич⁽⁴⁾]. Так, у птенцовых щитовидная железа в момент вылупления обладает почти нулевой биологической активностью, в последующий период в течение короткого срока заканчивает дифференцировку и вступает в фазу усиленной деятельности. При наличии столь отчетливых изменений гормональной формулы организма естественно было исследовать, какова связь между эндокринной системой, в частности щитовидной железой,

и изменениями в поведении птенцов в период их развития. Одним из путей для решения вопроса, как нам казалось, могли быть опыты на птенцах, лишенных щитовидной железы. Кроме того наши эксперименты могли иметь значение и в плоскости учения о формообразовательной роли желез внутренней секреции, поскольку влияние тиреоидэктомии на развитие птенцовых птиц еще никем не было исследовано.

Опыты были поставлены в орнитологической лаборатории биологической станции им. акад. И. П. Павлова в Колтушах. В течение последних лет там была выработана методика выращивания молодых грачей, обеспечивающая нормальное развитие птиц при условии взятия птенцов из гнезда не ранее 5—7-дневного возраста.

Поэтому в наших опытах были использованы грачата не ранее 7-дневного возраста. Птенцы, взятые из гнезда, перед операцией обычно выдерживались в лаборатории один или несколько дней*. Каждый птенец индивидуально получал пищу 7—8 раз в день. Кормились птенцы до полного насыщения, т. е. до прекращения открывания рта на повторно произносившийся над ними низкий звук «кар», безусловный раздражитель пищевого птенцового рефлекса в раннем возрасте [Васильев (2,3)]. Состав и консистенция пищи были подобраны с учетом данных вскрытия желудков молодых и старых грачей в период кормления, с добавлением витаминных и минеральных компонентов.

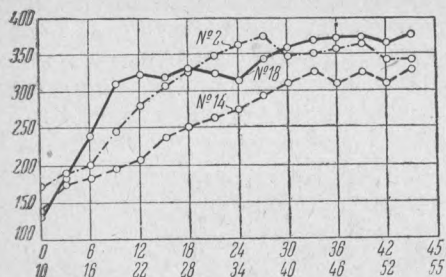
На технике тиреоидэктомии и послеоперационного ухода мы не останавливаемся, так как она была подробно описана ранее [Войткевич (5)], отметим лишь, что обе доли железы удалялись одновременно. После операции, если потеря крови была невелика, птенцы не отличались в своем поведении от нормальных и охотно брали пищу. Всего было тиреоидэктомировано 36 грачат. Контролем служили нормальные птенцы соответствующих возрастов или птенцы, подвергавшиеся вскрытию в области операции и травмированию паренхимы железы. Контролем могли служить и тиреоидэктомированные птицы, у которых имела место регенерация тиреоидной ткани, а также кастрированные и тимектомированные для других целей грачата, у которых общая травма при операции была значительно больше, чем у тиреоидэктомированных.

Переходя к изложению полученных результатов, следует отметить, что тиреоидэктомированные птенцы оказались менее жизнеспособны по сравнению с контрольными. Колебание температуры воздуха часто приводило к гибели тиреоидэктомированных птиц, которые были менее оперены. Контрольные птицы в тех же условиях чувствовали себя прекрасно. В результате через 100 дней после операции из 36 тиреоидэктомированных птиц осталось в живых 2 птицы, из 20 контрольных—16 птиц.

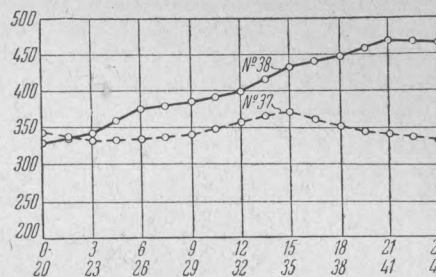
У подопытных птиц после операции происходило отставание в общем росте по сравнению с нормальными и контрольными птицами. На фиг. 1 представлены данные по росту грачат, тиреоидэктомированных в возрасте 10 дней. Как показывает соответствующая кривая, рост контрольного граченка (№ 18) протекает наиболее интенсивно в течение первых 20 дней. В последующий период (до 35-го дня) вес птицы меняется мало, что вероятно должно быть отнесено за счет процессов дифференцировки. Позже наблюдается некоторое увеличение веса, повидимому происходящее за счет увеличения массы функционирующих органов в связи с активным поведением птицы.

* Молодые птенцы до и 3—5 дней после операции помещались в особых обогревательных ящиках при температуре 30—35°, а более взрослые содержались в комнате при температуре 20—25°.

У тиреоидэктомированного птенца (№ 14) скорость роста падает сразу же после операции. Период роста оказывается более растянутым. По окончании роста тиреоидэктомированная птица остается меньше контрольной. В случае, если операция была произведена не полно и через некоторое время щитовидная железа начала регенерировать (что было выяснено путем вскрытия), рост птицы тормозится только в первый период после операции (№ 2). В последующем в связи с восстановлением щитовидной железы птица достигает нормальных размеров. Тиреоидэктомия в более позднем возрасте (20 дней) вызывает в дальнейшем почти полное прекра-



Фиг. 1.—Рост грачат, тиреоидэктомированных в 10-дневном возрасте. № 18—контроль, № 14—полная тиреоидэктомия, № 2—неполная тиреоидэктомия*.

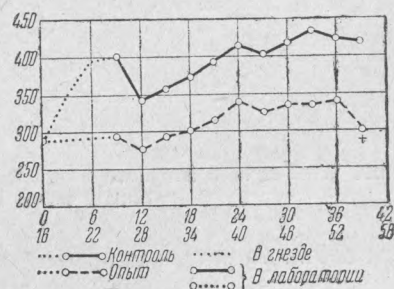


Фиг. 2.—Рост грачат: контрольного (№ 38) и тиреоидэктомированного в возрасте 20 дней (№ 37)*.

щение роста (см. кривые на фиг. 2). Операция в возрасте 70 дней не влечет за собой никаких изменений в размерах и общем хабитусе птицы.

Отмеченное выше торможение общего роста подопытных грачей является специфическим результатом тиреоидэктомии, так как птицы контрольных групп развились совершенно нормально и в одинаковые сроки. Другое подтверждение правильности этого вывода мы находим в результатах опыта, поставленного в естественных условиях. Из гнезда, где обычно находятся 3—4 птенца, вынимался один птенец, тотчас был тиреоидэктомирован и опять помещен в свое гнездо. Контролем служил оставленный в гнезде другой птенец приблизительно таких же размеров. Следовательно до и после операции птицы вскармливались родителями. Операция была проведена на птенцах из 4 гнезд. Результаты одного из этих опытов приведены на фиг. 3. Через 8 дней после операции птенцы были взяты из гнезда и содержались в лаборатории. За время пребывания в гнезде оперированный птенец не прибавил в весе, контрольный же за это время увеличился более чем на 100 г. Изменение условий—перенос в лабораторию—привело к сильному падению веса, особенно у контрольного птенца. Позднее вес обоих восстановился, но различие между опытом и контролем сохранилось.

Параллельно с задержкой общего роста у тиреоидэктомированных птиц наблюдалось сильное торможение развития перьевого покрова. Следует отметить, что по указанным выше причинам в опытах использу-

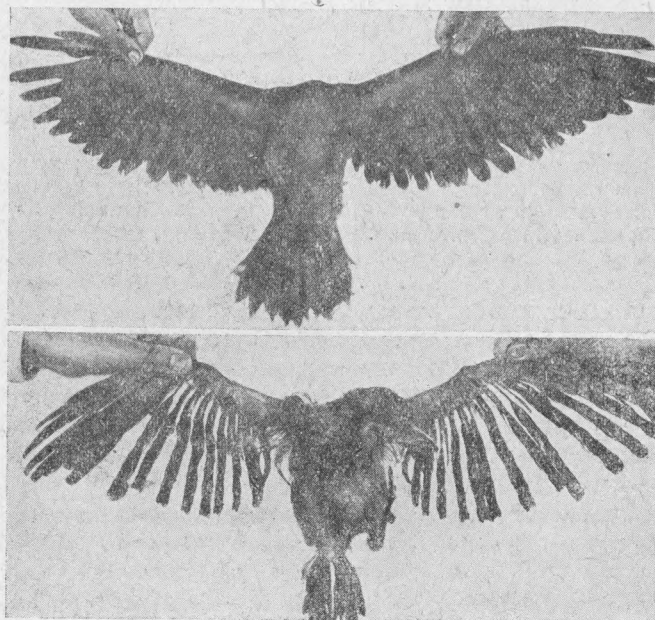


Фиг. 3.—Опыт на грачатах в естественных условиях*.

* Цифры на оси ординат представляют вес в граммах, на оси абсцисс: верхний ряд—время в днях от момента операции; нижний ряд—время в днях от момента вылупления.

вались птенцы, перьевого покрова которых уже начал развиваться. К моменту операции на основных птерилиях имелись пеньки перьев в стадии непосредственно перед развертыванием опахала или с развернувшимся (иногда значительным) опахалом. Следовательно влияние тиреоидэктомии могло обнаружиться или на последующих фазах роста перьев или на развитии перьев на тех птерилиях, где они еще не появились к моменту операции.

Действительно, у тиреоидэктомированных птиц (фиг. 4) птерилии шеи, кроющих нижней поверхности крыла, ног и частично спины остаются голыми. Развиваются лишь те единичные пеньки, которые имелись раньше. Рулевые и маховые перья, а также их кроющие, достигшие к моменту операции значительных размеров, продолжают свое развитие. Однако интенсивность их роста значительно падает; рост крупных перьев у опытных птиц заканчивается на 15—25 дней позже, чем у контрольных. Кроме того



Фиг. 4.—Грачи в возрасте 40 дней. Верхний—контрольный, нижний тиреоидэктомирован через 40 дней после вылупления.

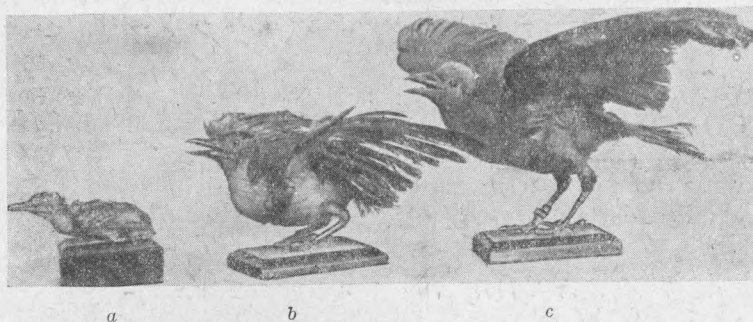
эти перья по размерам, форме и строению сильно отличаются от нормальных. Они значительно уже и короче. Бородки опахала крупных перьев скреплены друг с другом слабо, у мелких перьев они вовсе не скрепляются и в контурной части вместо эластичной пластинки опахала образуют подобие кисточки. Проксимальная часть таких перьев или вовсе лишена пуховой части, или последняя представлена недоразвившимися бородками.

Изменения общего характера, на которых мы подробно не останавливаемся, выражаются, как правило, в диспропорциональном развитии отдельных частей тела. Особенно обращают на себя внимание широкий и несколько вздутый в передней части череп, выпуклые «лягушачьи глаза», широкий птенцовый рот, большой непропорционально выпяченный живот, складчатая кожа (фиг. 5).

Поведение тиреоидэктомированных птиц, как и общее развитие, значительно отличалось от поведения контрольных; при этом имеется определенная зависимость эффекта от возраста птицы в момент операции. Птенцы,

оперированные в возрасте 10 дней, отличались меньшей подвижностью, быстрой насыщаемостью, вялостью двигательных реакций. В частности пищевая реакция, т. е. характерное выбрасывание головы и открывание рта, вызывалась с большим трудом и требовала повторных звуковых раздражений в непосредственной близости. В самой пищевой реакции не только не наблюдалось нормального развития ее в сторону большего участия крыльев, ног и голосового аппарата, но замечалась даже редукция к более ранним стадиям—простому открыванию рта, сопровождающемуся одиноким глухим криком вместо многократного повторения звонких. Подобное поведение как раз соответствует периоду первых дней жизни птенца, когда щитовидная железа у него очень слабо функционирует. Возможно, что у тиреоидектомированных птенцов это явление было только следствием понижения аппетита и общей вялости.

Поскольку большинство опытных птенцов погибло, за поведением их удалось проследить сравнительно недолгий срок, от двух до трех недель, однако он был достаточен для того, чтобы контрольные птенцы резко изменили свое поведение и превратились в жадных, оживленных, все время



Фиг. 5.—Грачи в возрасте 55 дней: *a*—10-дневный грачонок—«исходный материал» того возраста, в котором была произведена операция, *b*—грач через 45 дней после операции, *c*—нормальный молодой грач того же возраста (55 дней).

выпрашивающих пищу, вполне оперившихся грачат. В частности тиреоидектомированный птенец № 14 в течение всего периода наблюдений (45 дней) оставался вялым. При кормлении он расширял крылья, но не махал ими, как контрольные грачи. У него не произошел переход от безусловной реакции на звук и на движение предмета перед глазами к условной реакции на вид экспериментатора. Становиться полностью на ноги и ходить он не научился, что может рассматриваться как сохранение у него существующего в ранней стадии рефлекса пассивного ожидания приноса пищи родителями.

При тиреоидектомии в более позднем возрасте (эксперименты в лабораторных условиях и в природе) наблюдался аналогичный эффект: так, птенец № 30, оперированный в возрасте 16 дней, вначале мало отличался по поведению от контрольного птенца. Однако в последующем он продолжал дожидаться подноса к нему пищи, часто даже не поворачиваясь к экспериментатору, тогда как контрольные птенцы активно выскакивали на порог клетки или ходили вслед за кормящим по полу. Этот птенец не научился четко дифференцировать свою кличку, что указывает повидимому на большую роль безусловного компонента в его пищевой реакции, характерного для пассивной стадии.

Птицы, у которых произошла регенерация щитовидной железы, постепенно с некоторым отставанием перешли к активной форме пищевой реакции, реагировали на кличку и хорошо дифференцировали ее, но по окончании роста, несмотря на правильные формы взрослого грача, обладали

пониженным аппетитом, сильной тормозимостью внешними раздражителями и отсутствием агрессивных реакций, столь характерных для других грачат. При операции в возрасте 70 дней не наблюдалось изменений ни в поведении, ни в общем развитии птиц. Также не наблюдалось изменений поведения грачат, кастрированных или тимектомированных в раннем возрасте.

Результаты проведенных опытов в своей совокупности позволяют сделать вывод, что тиреоидэктомия у грачат вызывает задержку общего роста птицы и дифференцировки перьевого покрова. Эффект торможения общего развития сказывается в большей мере на птенцах более ранних возрастов. Поведение оперированных птенцов находится в тесной зависимости от степени общего развития птицы. Удаление щитовидной железы до известной степени фиксирует поведение птенцов на той стадии, на которой застала их операция. Проявление отдельных стадий птенцового поведения в процессе естественного развития по видимому не связано с гормоном щитовидной железы, так как в каждой стадии отклонения от нормы имеют только количественный характер. Исследование высшей нервной деятельности в отсутствии тиреоидного аппарата необходимо провести на взрослых особях, у которых моменты, связанные с ростом и развитием, были бы исключены.

Физиологический институт им. ак. И. П. Павлова.
Академия Наук СССР.

Биологическая станция им. акад. И. П. Павлова
Всесоюзного института экспериментальной медицины.
Лаборатория механики развития

Института эволюционной морфологии им. акад. Северцова.
Академия Наук СССР.

Поступило
27 XII 1938.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ М. В е п а з з и, Arch. Ital. Anat. di Embriol., 30 (1932). ² Ю. А. В а с и л ь е в, Материалы второго совещания по физиологическим проблемам (1937). ³ Ю. А. В а с и л ь е в, Материалы третьего совещания по физиологическим проблемам (1938). ⁴ А. А. В о й т к е в и ч, Труды ин-та морфогенеза, III (1935). ⁵ А. А. В о й т к е в и ч, Изв. Ак. Наук, биол. серия, № 2 (1939). ⁶ Л. А. О р б е л и, Природа, № 4 (1938).