

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Б. Г. НОВИКОВ

КОНТРОЛЬ ГОНАД В РАЗВИТИИ ПРИЗНАКОВ ПОЛА

У *FRINGILLA MONTIFRINGILLA* (L.)

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 17 X 1939)

В предыдущих исследованиях было установлено (<sup>1,3</sup>), что в противоположность признакам постоянного диморфизма развитие признаков сезонного диморфизма у некоторых видов воробьиных птиц (*Fringilla coelebs*, *Passer domesticus*) контролируется гормоном половых желез. Такой признак сезонного диморфизма, как периодическая перекраска клюва самца зяблика, находится в тесной связи с гормональной активностью тестикулярной железы. В результате гонадектомии клюв самца сохраняет permanently зимнюю роговую окраску. Под воздействием инъекции мужского полового гормона брачная окраска клюва развивается у обоих полов. Правда, в этих опытах самки давали всегда более слабый эффект, чем самцы.

Известно, что у некоторых близких зяблику форм сезонная перекраска клюва проявляется в равной мере у обоих полов. Так, например, у вьюрка (*Fringilla montifringilla*) в период половой активности брачная голубо-черная окраска клюва развивается у самца и у самки. По Шампи, этот случай может быть отнесен к категории так называемых амбосексуальных признаков. Возникает вопрос, каков механизм развития брачных признаков, проявляющихся в равной мере у обоих полов? Можно предположить, что развитие амбосексуальных признаков индуцируется у самки овариальным, а у самца тестикулярным гормоном. Не исключена, однако, возможность индукции этих признаков у обоих полов одним гормоном. Если учесть факт зависимость от семенника развития брачных признаков у *Fringilla coelebs* и возможность индукции у самки этого признака тестикулярным гормоном, то следует допустить, что у *Fringilla montifringilla* сезонная перекраска клюва индуцируется у обоих полов мужским половым гормоном, который у самки продуцируется медулярной зоной яичника. В целях решения вопроса о факторах, контролирующих развитие амбосексуальных признаков, нами были проведены опыты на вьюрке (*Fringilla montifringilla*). Параллельно исследованию амбосексуальных признаков изучалась роль половых гормонов в дифференцировке признаков постоянного диморфизма в окраске оперения. К амбосексуальным признакам у вьюрка может быть отнесена периодически изменяющаяся окраска клюва. В период полового покоя клюв самца и самки окрашен в рогово-желтый цвет (фиг., *b*, *d*), а с наступлением сезонной гипертрофии гонад клюв

перекрашивается у обоих полов в интенсивный голубо-черный цвет (фиг., *a*, *c*). Постоянные половые различия у этого вида выражены в окраске оперения. У самца перья головы, спины и кроющие крыла окрашены в блестящий черный цвет; горло, зоб, нижняя часть груди и плечевые перья желто-рыжие. Самки окрашены бледнее самца: блестящая черная окраска заменена у них буроватой окраской; желтовато-рыжая окраска развита слабее, чем у самца.

Опыты по изучению роли гонад в развитии признаков пола проведены в 1937 и 1938 гг. по следующему плану: 1) гонадектомия; 2) трансплантация гонад; 3) инъекция половых гормонов.

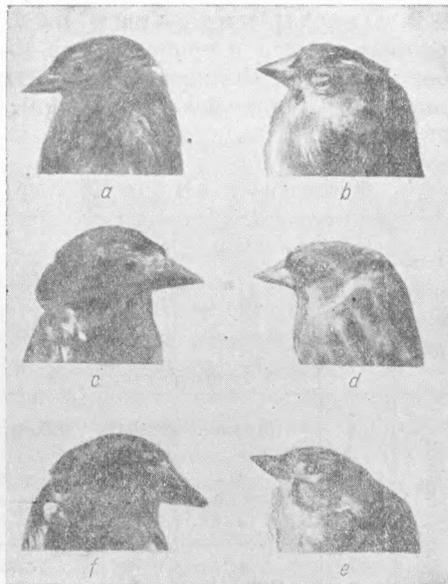
В результате проведенных наблюдений получены следующие данные.

1. Опыты гонадектомии. Серия состояла из 65 опытных и контрольных птиц. Гонады удалялись осенью и зимой. К моменту операции клювы имели зимнюю рогово-желтую окраску. Эффект полной экстирпации гонад обнаружен на 15 самках и 26 самцах. Наблюдения на опытных и контрольных птицах проводились в течение круглого года. В результате этих наблюдений было установлено, что у полнокастрированных птиц сезонная перекраска клюва отсутствует. Зимняя рогово-желтая окраска клюва оперированных самцов и самок не изменялась в течение всего года. У контрольных птиц процесс сезонной перекраски клюва протекал нормально. Вместе с тем гонадектомия дала негативный результат на развитие признаков постоянного полового диморфизма. У всех овариэктомированных птиц перья новых генераций сохранили типичную самочью окраску. Аналогичный результат получен на кастрированных самцах. Независимо от операции у птиц этой серии после естественной линьки развилась нормальная самцовая окраска оперения.

Проведенные наблюдения показывают, что дифференцировка признаков постоянного полового диморфизма в окраске оперения *Fringilla montifringilla* не зависит от половых гормонов. Развитие амбосексуальных признаков, напротив, находится под контролем гонад. Опыты кастрации устанавливают зависимость развития амбосексуальных признаков от гонад, но не решают вопроса, какой именно гормон ответственен за их реализацию у самца и у самки. Ответ на этот вопрос дают опыты трансплантации гонад и инъекции половых гормонов.

2. Опыты трансплантации гонад. Опыты перекрестной трансплантации гонад проведены на 4 самцах и 4 самках осенью 1938 г.

Тотчас после удаления яичника в полость тела самки трансплантировались семенники. Трансплантация яичника самцам производилась аналогичным способом. После операции опытные и контрольные птицы помещались в специальную камеру, продолжительность искусственного освещения



Изменение пигментации клюва у вьюрка: *a*) брачная окраска клюва самки; *b*) зимняя окраска клюва самки; *c*) брачная окраска клюва самца; *d*) зимняя окраска клюва самца; *e*) брачная окраска клюва кастрированного самца, развившаяся под воздействием инъекции андростерона; *f*) брачная окраска клюва кастрированной самки, развившаяся под воздействием инъекции андростерона

ния в которой постоянно была доведена до 14 часов в сутки. В начале ноября под воздействием дополнительного освещения у всех контрольных птиц развилась брачная голубо-черная окраска клюва. Из 8 оперированных птиц этот признак развился только у 2 самок. Вскрытие этих птиц показало, что трансплантированные семенники привились в области удаленного яичника и имели такие же размеры, как семенники нормальных самцов в брачный период. Яйцеводы этих птиц были редуцированы, а ткань овариальной железы отсутствовала. У остальных птиц трансплантированные гонады полностью резорбировались и клювы сохранили зимнюю окраску.

3. Опыты инъекции половых гормонов. Опыты инъекции половых гормонов проведены на 46 нормальных и кастрированных птицах обоего пола. Одной части птиц инъецировался кристаллический фолликулин, а другой части—андростерон. В таблице помещены результаты проведенных наблюдений.

Инъекции половых гормонов вьюркам и зябликам

Название птицы	№ серии	Пол	Количество птиц	Название гормона	Доза в γ	Продолжительность воздействия в днях	Эффект на пигментацию клюва	Эффект на яйцевод
<i>Fringilla montifringilla</i>	1	Самки	3	Фолликулин	2	20		+
	2	»	3	»	4	20		+
	3	»	3	»	6	20		+
	4	Самцы	4	»	2	20		
	5	»	4	»	4	20		
	6	»	5	»	6	20		
	7	»	3	Контроль	—	—	—	—
	8	Самки	4	»	—	—	—	—
	9	»	2	Андростерон	25	20	+—	—
	10	»	2	»	100	20	+	—
	11	Самцы	3	»	25	20	+—	
	12	»	3	»	50	20	+	
	13	»	2	»	100	20	+	
<i>Fringilla coelebs</i>	14	Самцы	1	Андростерон	25	20	—	
	15	»	2	»	50	20	—	
	16	»	2	»	100	20	+	
	17	Самки	1	»	50	20	—	
	18	»	2	»	100	20	+—	

Положительный эффект инъекции обозначен плюсом, а отрицательный эффект минусом. Из данных, приведенных в таблице, видно, что независимо от доз инъекции фолликулина дали негативный результат на пигментацию клюва (серии 1—6). Клювы самцов и самок, подвергавшихся воздействию фолликулярного гормона, сохранили зимнюю рогово-желтую окраску. Чувствительным к фолликулину оказался только яйцевод самок. Под воздействием инъекции женского полового гормона у всех птиц наблюдалась резкая гипертрофия яйцевода.

Иной результат дали инъекции мужского полового гормона (серии 9—12). На 6—7-й день после начала инъекции андростерона зимняя желтая окраска клюва самцов и самок постепенно заменилась брачной голубо-черной окраской (фиг., e и f). Последовательность перекраски отдельных:

участков клюва сохранилась нормальной. На 12-й день клювы опытных птиц приобрели типичную брачную окраску. Дозы в 25  $\gamma$  оказались менее эффективными, и окраска клювов птиц этих серий была несколько слабее, чем в других случаях. Вскрытие части птиц показало негативный результат инъекции андростерона на размеры яйцеводов.

Результаты описанных исследований в совокупности показывают, что развитие амбосексуальных признаков у *Fringilla montifringilla* может быть индуцировано мужским половым гормоном. Фолликулярный гормон обуславливает гипертрофию яйцевода, но не контролирует процесс сезонной перекраски клюва самки. Следует допустить, что в норме брачная окраска клюва самки индуцируется мужским половым гормоном, который продуцируется медулярной зоной яичника. Если мужской половой гормон у самки образуется только в медулярной зоне, то следует предположить, что гормональная активность этой части яичника точно так же претерпевает сезонные изменения.

Результаты проведенных наблюдений указывают на сходство механизма реализации амбосексуальных признаков и признаков сезонного диморфизма. Это сходство проявляется в том, что признаки первой и второй категорий индуцируются мужским половым гормоном. В связи с этим возникает вопрос, почему у видов, характеризующихся сезонным диморфизмом, брачный признак развивается только у самца. В качестве предположения можно допустить, что ткани этих видов менее чувствительны к гормону. В конце таблицы приведены результаты инъекции мужского полового гормона зябликам, позволяющие сравнить степень чувствительности тканей, образующих амбосексуальный признак и признак сезонного диморфизма. У *Fringilla coelebs*, как отмечалось выше, брачная окраска клюва развивается только у самца и контролируется семенником. Из данных, приведенных в таблице (серии 14—18), следует, что ткани клюва зяблика менее чувствительны к гормону, чем ткани клюва вьюрка, образующие амбосексуальный признак. Если у вьюрка положительный эффект может быть достигнут инъекцией 25  $\gamma$  андростерона, то у самца зяблика пигментация клюва наступает лишь при дозе в 100  $\gamma$ . Самки зяблика, как это установлено и раньше, оказались менее чувствительными к гормону, чем самцы. Таким образом произведенные сопоставления указывают на различную чувствительность тканей клюва *Fr. coelebs* и *Fr. montifringilla* к половому гормону. В связи с этим следует допустить, что одним из условий проявления амбосексуальности у *Fr. montifringilla* является повышение чувствительности тканей в реакции на мужской половой гормон.

Лаборатория механики развития животных  
Института эволюционной морфологии  
Академия Наук СССР

Поступило  
17 X 1939

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> В. Г. Новиков, Biol. Zbl., 67 (1935). <sup>2</sup> Б. Г. Новиков, Тр. ИЭМ, V (1936). <sup>3</sup> Б. Г. Новиков, Ibidem, VI (1938).