

МЕХАНИКА РАЗВИТИЯ

А. А. ВОЙТКЕВИЧ

О РОЛИ ГОРМОНА ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ В ПЕРООБРАЗОВАНИИ У КУР И ГОЛУБЕЙ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 29 III 1938)

К настоящему моменту накопился значительный экспериментальный материал, посвященный изучению роли гормонов в процессах морфогенеза. Для первых этапов развития этого направления характерны попытки создания общих схем зависимости формообразовательных процессов от тех или иных компонентов эндокринной системы, которые в дальнейшем подвергались изменениям. Примером может служить анализ связи между вторично-половыми признаками в оперении птиц и гормональной функцией гонад. Пезар (12), Завадовский (4) и др. установили, что при кастрации петуха характер развития оперения существенно не изменяется, тогда как при удалении яичника наряд курицы изменяется в сторону самца. Вытекающий отсюда вывод об определяющей роли гонад в развитии признаков пола нельзя, как было показано позже, распространять на всех птиц. Так например, у *Passeres* связь между гонадами и вторично половыми признаками оперения отсутствует (6, 10).

Аналогичные примеры могут быть приведены и в отношении внутренней секреции щитовидной железы.

На основании опытов скормливания щитовидной железой птицам (голуби), произведенных впервые Карлсоном и сотрудниками (5), позже осуществленных на большом материале Пароном (11), Джакомини (2), Б. Завадовским (3) и Криженецким (7), создалось представление, что процесс развития оперения определяется гормоном щитовидной железы. Дальнейшие экспериментальные данные заставляют однако ограничить применимость этого вывода. Так, в опытах тиреоидэктомии на цыплятах Лекторский и Кузьмина (9) наблюдали линьку крупных перьев крыла при отсутствии щитовидной железы.

Дальнейший анализ показал, что не только процесс выпадения перьев (при линьке), но и развитие новой генерации не находится в такой тесной зависимости от функции тиреоидного аппарата, как это ранее предполагалось. В проведенных автором (1) опытах многократной активации перообразования с параллельным функциональным истощением собственной щитовидной железы птиц показали, что реакция перьев различных птерилий на гормон щитовидной железы различна. Так, перья крыла и хвоста (имеющие решающее значение для полета) могут расти при недостаточном количестве или при полном отсутствии гормона щитовидной железы, тогда как мелкое перо туловища в этих условиях не развивается; оно находится

в более тесной зависимости от функции щитовидной железы. Таким образом в различии реакции перьевых сосочков разных птерилий на гормон щитовидной железы обнаруживается особенность, возникающая в процессе филогенеза.

Связь между функцией эндокринной системы (в частности тиреоидного аппарата) и формообразованием может меняться у различных животных, что было подтверждено в последующих опытах. Следует отметить, что меняется не только степень связи между железой и формообразовательным процессом, но вместе с тем изменяется характер развития железы, интенсивность процесса формообразования и т. д.

Среди птиц имеются две группы, резко отличающиеся по характеру постэмбрионального развития, на чем основано их деление на птенцовых и выводковых. Первые вылупляются из яйца слабо дифференцированными (например голуби), последние сразу после вылупления из яйца могут вести самостоятельный образ жизни (например куры). Характер общего роста и развития тех и других, как известно, весьма различен. Рост голубенка протекает весьма интенсивно и заканчивается в 35—40 дней. У цыпленка этот процесс охватывает промежуток времени в несколько месяцев. Соответствующие различия имеются и в интенсивности развития перьевого покрова. Вполне естественно потому ожидать, что в связи с интенсивным общим ростом и дифференцировкой организма щитовидная железа голубенка должна претерпевать значительные изменения в своем развитии. Было проведено гистологическое исследование и определение биологической активности щитовидных желез голубят (от момента вылупления до 35-дневного возраста) и цыплят (с 11-го дня насиживания до 2-месячного возраста). Полученные данные показали, что развитие тиреоидного аппарата носит аналогичный общему развитию организма характер. У представителей птенцовой группы (голуби) в момент вылупления из яйца молодая особь слабо дифференцирована, то же следует сказать и в отношении щитовидной железы. У кур (выводковая группа) аналогичную степень развития железа приобретает уже на 13—14-й день эмбриональной жизни. Биологическая активность щитовидной железы, находящаяся в закономерной зависимости от структуры органа претерпевает в процессе дальнейшего развития определенный цикл изменений, имеющих в основном общий характер у представителей обеих групп: и у цыплят, и у голубей период дифференцировки органа сопровождается постепенным увеличением биологической активности. Затем железа вступает в фазу повышенной секреции. Это явление совпадает с периодом наибольшей интенсивности развития организма. В частности такой важный элемент общей дифференцировки, как развитие оперения у представителей обеих групп птиц, сопровождается фазой усиленной экскреции активных начал из щитовидной железы. Это явление у интенсивно развивающихся голубят выражено в очень резкой форме и ограничено коротким сроком, тогда как у цыплят, период развития которых более длителен, кривая изменения активности железы не испытывает резких скачков и усиление секреции не столь значительно.

Различие в степени связи между функцией щитовидной железы и перообразованием может быть выявлено в большей мере у взрослых особей, когда уже прекратились процессы, связанные с общим ростом, в которых роль инкрета щитовидной железы достаточно хорошо известна.

В опытах на взрослых птицах путем ощипывания всего перьевого покрова активировалось массовое развитие новой генерации перьев. В различные моменты от начала активации до полного завершения роста перьев производилось микроскопическое исследование щитовидных желез опытных птиц с параллельным биологическим тестированием тиреоидной

ткани. Как и ранее, изменения в строении железы нашли соответствующее выражение в колебании биологической активности, что позволило наиболее объективно и полно судить о динамике изменений в функции тиреоидного аппарата у опытных птиц.

У голубей при массовом росте перьев функция тиреоидного аппарата резко изменяется. Размеры органа сильно увеличиваются; гистологическая структура указывает на наличие усиленной экскреции активных начал из железы, что подтверждается и данными по биологической активности тиреоидной ткани. Таким образом, у голубей период интенсивного перообразования сопровождается резкой гиперфункцией щитовидной железы.

При аналогичной активации роста перьевого покрова у кур (белые леггорны) не наблюдается существенных изменений в деятельности тиреоидного аппарата. При микроскопическом исследовании щитовидных желез кур (в различные моменты от начала роста новой генерации перьев) изменений в структуре щитовидной железы, указывающих на активную экскрецию, не обнаруживается.

Процесс роста перьевого покрова, как и общего роста, протекает у голубей с значительно большей скоростью, чем у кур. Ларионов⁽⁸⁾ показал, что скорость роста оперения у голубей в два раза превышает аналогичный показатель для кур. Возможно, что различие в реакции щитовидных желез кур и голубей связано с неодинаковой скоростью перообразовательного процесса. Возможно вместе с тем, что степень участия гормона щитовидной железы в перообразовательном процессе у кур и голубей не одинакова: у кур автономность перообразовательного процесса от щитовидной железы вероятно зашла дальше, чем у голубей; у последних можно говорить об автономности перообразования лишь в отношении некоторых птерилий.

Не останавливаясь далее на возможном объяснении механизма связи между эндокринным комплексом и процессами развития перьевого покрова, необходимо все же специально отметить, что характер и степень этой связи могут сильно меняться у сравнительно близких систематических групп, представителями которых являются куры и голуби. У голубей в период постэмбрионального развития связь между перообразованием и функцией щитовидной железы выражена весьма явно. Столь же отчетливо она может быть продемонстрирована у взрослых особей при искусственной активации развития перьев. У кур, в постэмбриональный период развития которых наблюдаемые в функции тиреоидного аппарата изменения могут быть отнесены как за счет общего роста, так и за счет перообразования,—значительных изменений в деятельности щитовидной железы не наблюдается. Они отсутствуют также и при экспериментально вызванном массовом росте оперения.

Не отдельный эксперимент, а последовательное изучение закономерностей естественного развития тиреоидного аппарата с учетом моментов филогенеза (выразившихся в общей форме в различном характере общего развития организма) позволяет нам дать более правильное толкование явлению различной реакции данного компонента эндокринной системы на одинаковый морфогенетический процесс у представителей двух групп птиц.

Приведенные данные показывают невозможность создания универсальной схемы каузальной зависимости формообразования от эндокринной системы. Вместе с тем, изложенные выше материалы показывают, насколько многообразны могут быть изменения взаимосвязи между компонентами (локальными и централизованными) формообразовательного

процесса в зависимости от особенностей общего развития представителей только двух систематических групп.

Институт эволюционной морфологии.
Академия Наук СССР.
Москва.

Поступило
29 III 1938.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. Войткевич, Тр. Ин-та морфогенеза, **5** (1936). ² E. Giacomini, Rendic. Acad. Sci. Bologna (1923). ³ Б. Завадовский, Зап. Ком. ун-та им. Свердлова, **1** (1923). ⁴ М. Завадовский (1922). ⁵ A. Carlson, J. Rooks a. J. Maschie, Amer. Journ. Physiol., **30** (1912). ⁶ W. Keesk, Journ. exp. Zool., **67** (1934). ⁷ J. Křížepeský, Roux's Archiv, **107** (1926). ⁸ В. Ларионов и Н. Позигун, Тр. Ин-та морфогенеза, **3** (1935). ⁹ И. Лекторский и Н. Кузьмина, там же, **4** (1936). ¹⁰ Б. Новиков, там же, **4** (1936). ¹¹ C. Parhon et C. Parhon fils, C. R. Soc. Biol. Paris, **89** (1923). ¹² A. Pégard, Ergebn. Physiol., **27** (1918).