

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

А. А. МАШКОВЦЕВ

**БИОЛОГИЧЕСКОЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПОЛОВОГО
ДИМОРФИЗМА У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ**

(НЕРВНО-ЭМОЦИОНАЛЬНАЯ ТЕОРИЯ ПОЛОВЫХ ЦИКЛОВ)

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 20 II 1940)

При изучении биологии размножения нами было обращено внимание на то, что брачный период у всех животных длится продолжительное время; так, по нашим данным у диких баранов, козлов, оленей, у тетеревов и глухарей брачный период длится около 30 дней и только в конце брачного периода самцы оплодотворяют самок. Эти данные делали вероятным предположение, что показ самцами своих украшений, различные брачные движения, запахи и звуки, издаваемые самцами, и даже ландшафт, где происходят брачные игры, играют роль стимуляторов полового цикла самок, влияющих через центральную нервную систему на эндокринную систему самки и вызывающих в яичниках овуляцию и разрастание яйцеводов.

Для проверки нашего предположения в 1936 г. нами был разработан план работ, который пошел по двум направлениям: Н. Н. Третьяков совместно со мной изучал состояние половых желез у птиц в природе с целью уловить стимулирующее влияние гнезда, гнездовья и гнездового ландшафта на половые железы, Е. Ф. Поликарпова в виварии изучала влияние света, гнезда и самца в осеннее и зимнее время на половые железы полевых и домашних воробьев.

В результате трехлетней работы Е. Поликарпова пришла к выводу, что половой цикл самок птиц начинается под влиянием весеннего удлиненного светового дня, свет действует возбуждающе на гипофиз самки, вызывая первые стадии овуляции и общее легкое половое возбуждение самки.

Чтобы овуляция закончилась образованием зрелых яиц и разрастанием яйцеводов и скорлуповой железы, необходимо, чтобы на слегка возбужденную светом самку подействовали внешние факторы, а именно самец и гнездо. Витье гнезда и возбуждение ухаживающего за самкой самца — те внешние «эколого-сексуальные» факторы, которые через органы чувств возбуждают определенные зоны головного мозга, а разливающаяся из мозга волна нервного возбуждения вызывает выделение гипофизом гонадотропного гормона, что и приводит к быстрой овуляции и откладке яиц. Не только стимуляция яичника и откладывание яиц происходит под влиянием внешних факторов, но и торможение яйцекладки происходит у большинства птиц под влиянием внешних факторов.

Этот вывод вытекает из всем известного факта, что большинство видов птиц откладывает в гнезде строго определенное количество яиц. Но если мы будем выбирать яйца, то самки будут очень долго нестись и снесут в 3 или 4 раза больше яиц, чем они обычно откладывают в одну кладку.

Эта потенциальная яйценоскость птиц ясно показывает, что когда птица снесет свойственное данному виду количество яиц, то наполненность гнезда яйцами, повидимому, через кожные рецепторы брюшной поверхности тела самки, рефлекторно вызывает торможение овуляции, задержку яиц в полости тела и торможение проталкивания яиц по яйцеводам.

Наблюдения Н. Третьякова над состоянием половых желез у птиц на зимовке в Закавказье в пойме р. Куры показали, что у 30 видов исследованных птиц (лебеди, гуси, казарки, пеликаны, утки, стрепеты, зяблики, вьюрки, коноплянки и др.) перед отлетом на север у самцов значительно увеличиваются семенники и заметно очень небольшое увеличение яичников у самок. Степень увеличения половых желез перед отлетом стоит в зависимости от гнездового ландшафта данного вида. Если зимовка похожа на гнездовье, то половые железы перед отлетом на север развиты значительно сильнее, чем у тех видов птиц, у которых ландшафт гнездовья резко отличается от ландшафта зимовки.

На гнездовье под Москвой и в Вологодской области самцы прилетают с резко увеличенными семенниками, в которых происходят последние стадии сперматогенеза, а самки прилетают с еще очень слабо развитыми яичниками. На гнездовье, где у птиц начинаются любовные игры, пение, витье гнезд, у самок начинается быстрое созревание яичек в яичниках и разрастание яйцеводов.

В течение ряда лет произведенные наблюдения над токами тетеревов и глухарей показали, что на весенний ток в начале апреля самцы вылетают с почти зрелыми сперматозоидами, а у самок яйца вызревают только к началу мая (Вологодская обл.), когда появляется первая зелень, и только тогда и происходит оплодотворение самцами самок. Очень интересные данные мы нашли в книге Дементьева «Птицы», в которой он дает несколько ярких примеров, доказывающих стимулирующее влияние гнездового ландшафта на овуляцию и яйцекладку у птиц. На Медвежьих островах полярная крачка прилетает всей популяцией одновременно в начале июня, когда еще часть гнездовья под снегом и водой. К яйцекладке приступают те особи, которым удастся захватить участок обсохшего гнездовья, и потому период яйцекладки растягивается около месяца.

Аналогичное явление наблюдается в одной колонии австралийского пеликана, колония которого занимает остров, постепенно обнажающийся из-под воды, вследствие чего яйцекладка этой популяции растягивается на $1\frac{1}{2}$ месяца.

По мнению Дементьева, стимулом для размножения хищных птиц Северной Африки служит появление первых больших стай пролетных птиц. По наблюдениям Е. П. Спангенберга ласточки и стрижи приступают к яйцекладке тогда, когда появляются тучи комаров и мошек. Фразег-Дарлинг (1938) в своей книге очень убедительно доказывает, что чем меньше колония чаек, тем более вяло протекает их половой цикл, и чем колония больше, тем он протекает энергичнее и скорее.

В пользу теории «нервно-эмоциональной» стимуляции полового цикла птиц и других животных говорит еще один факт, а именно то, что брачный период, начинающийся разбивкой на пары, образованием «гаремов», токами и различного рода брачными сборищами, всегда начинается задолго до созревания у самки яиц в яичниках.

У диких уток разбивка на пары и попытка самцов крыть самок происходит на зимовках задолго до отлета птиц на север, у тетерок и глухарок по нашим наблюдениям развитие яйца в яичниках и образование скорлуповой железы происходит на 20—30-й день после начала настоящего весеннего тока, т. е. в самом конце апреля и начале мая в Вологодской обл.

У большинства мелких воробьиных птиц овуляция у самок происходит 2—3 недели спустя после начала брачного периода и разбивки их на пары.

По собранным нами данным у многих млекопитающих, например у копытных, самки в период спаривания (горные козы, горные бараны, олени, буйволы и др.) идут к самцам еще без зрелых яичек в яичниках, и только на 20—30-й день пребывания в «гареме» у них происходит овуляция, и они покрываются самцами.

Все эти данные несомненно говорят за то, что длительное пребывание самок в брачный период в «гареме», на токовищах, все типы брачного ухода, действуя возбуждающе на нервную систему самки, стимулируют ее эндокринную систему и способствуют полноценному протеканию ее полового цикла.

Очень любопытный тип размножения открыт у кроликов, кошек и всех куньих, у которых экспериментально доказано, что самые последние стадии овуляции, а именно лопание яйцевых фолликулов, происходит только после coitus. На наших советских звероводческих фермах для вызывания течки у енотов и серебристых лисиц с успехом в последнее время применяется метод с подпуском к самкам опытных самцов, которые своими ухаживаниями и запахом значительно ускоряют начало течки.

У комнатных собак, содержащихся очень изолированно от самцов, происходит иногда резкое ослабление полового цикла, который не доходит до конца, и сука не допускает самца до спаривания. Если к такой суке привести самца, чтобы он с ней пожил вместе несколько дней, то половой цикл начинает протекать нормально, заканчиваясь овуляцией, и самка охотно спаривается с кобелем.

Огромное значение внешних эколого-сексуальных факторов, как стимуляторов у самок овуляции, имеет место не только у птиц и млекопитающих, но несомненно, и в других классах позвоночных животных. Есть все данные считать, что последние фазы созревания икры у рыб, переход ее в текучую стадию происходит под влиянием нерестового ландшафта и самцов, ухаживающих за самкой. Генетик Киршичников, работая по гибридизации прудовых карповых рыб, стимулирует самок подпуском к ним самцов. Вундер экспериментально доказал, что половое созревание как самок, так и самцов горчяка происходит только в присутствии ракушек анодонты, в мантию которых они откладывают свою икру.

Несомненно, что у амфибий, у которых очень бурно протекает брачный период, их брачные сборища должны тоже играть роль стимуляторов их половой деятельности, влияя, как и у рыб, на последние стадии созревания икры и на яйцеводы с их железами.

Что касается до наиболее автоматизированного полового цикла, который в наиболее четкой форме наблюдается у обезьян и человека, то и он, по нашему мнению, не является абсолютно автономным от влияния эколого-сексуальных факторов внешней среды.

Если обратиться к физиологии высшей нервной деятельности, то в учении о «доминанте» академиков И. П. Павлова и А. А. Ухтомского об условных рефлексах мы найдем объяснение, каким образом сигналы раздражения, идущие из внешнего мира, могут стать стимуляторами и регуляторами полового цикла самок.

А. А. Ухтомский показал, что когда животное под влиянием половых гормонов приходит в половое возбуждение, то всякое раздражение, падающее на животное, усиливает доминантный очаг полового возбуждения. Если кошка находится в половом возбуждении, то при виде незнакомой собаки у кошки не проявится агрессивно-оборонительной реакции, а усилятся все симптомы ее полового возбуждения. Показ кошке мяса, стук тарелок, поглаживание тоже вызовет в это время у кошки усиление полового возбуждения. Весной у самца лягушки прижигание, щипание ноги не вызовет ее отдергивания, а вызовет усиление рефлекса обхватывания. Это свойство центральной нервной системы стягивать все более слабые раздражения к доминантному центру, вызывая в нем усиление нервного возбуждения, и привело к тому, что в процессе эволюции животных самые разнообразные объекты, окружающие самку во время ее брачного периода, а именно: самец, звуки, запахи, гнездо, гнездовой ландшафт, другие самки и т. д., становятся стимуляторами не только общего повышения полового возбуждения самки, но и стимуляторами, повышающими функцию всего эндокринного аппарата, который вызывает в яичниках рост яйцевых фолликулов и разрастание половых протоков. Какие из объектов окружающей среды станут возбудителями полового цикла самок, решается в процессе приспособления данного вида к конкретным условиям обитания. Только объекты внешнего мира, гарантирующие своевременное размножение животных и повышение плодовитости вида, постепенно в процессе эволюции становятся сигналами, возбудителями полового цикла животных, принимая характер врожденных безусловных раздражителей, а реакции со стороны половых желез и половых выводных протоков становятся врожденными рефлексами.

Несомненно, что кроме небольшого количества врожденных безусловных раздражителей (свет, самец, гнездо), стимулирующих половой цикл, в процессе индивидуального опыта, на базе воздействия этих врожденных раздражителей ряд других объектов внешнего мира становится «условными» возбудителями полового цикла.

На основании всего сказанного выше мы приходим к выводу, что в эволюционном прогрессивном развитии полового диморфизма не только играл роль половой отбор, т. е. предпочтение самками более привлекательных самцов, но огромную роль сыграл и естественный отбор, так как, усиливая половой диморфизм, естественный отбор повышал общую плодовитость вида в целом.

Поступило
11 II 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ T. Bissonette, Light and sexual cycles in starlings and ferrets, *Annart. Rev. Biol.*, 8 (1933). ² F. Groebels, II Band. «Der Vogel» (1926). ³ К. Гарман, Некоторые результаты новейших исследований по физиологии размножения обезьян резус, *Усп. совр. биологии*, V (1936). ⁴ Чарльз Дарвин, Происхождение человека и половой подбор. ⁵ Б. М. Житков, О половом подборе и явлениях полового диморфизма у птиц, *Журнал Министерства народного просвещения* (1910). ⁶ С. И. Иванова, Изучение механизма действия света на семенник птиц, *Биолог. журнал*, IV (1935). ⁷ М. Ф. Иванов, *Сельскохозяйственные птицы* (1931). ⁸ Fraser Darlings, *Bird flocks and the breedings cycle*, Cambridge (1938). ⁹ Marschal, Sexual periodicity and the causes wich determine it. The Croonian Lecture, *Phil. Trans. Roy. Soc.*, B. 226. ¹⁰ E. Harper, The fertilisation and early development of the pigeous egg. *Amer. J. Anaf.*, 3 (1904). ¹¹ Harrison Matthen s, *Proc. of Roy. Soc.*, 126, № 845 (1939). ¹² А. А. Ухтомский, Инстинкт и доминант, *Изв. Смоленск. ун-та*, I (1923). ¹³ А. А. Ухтомский, *Физиолог. журнал СССР*, XXIII, вып. 4—5 (1937). ¹⁴ И. Куразов, Под знаком марксизма, № 9—10 (1926).