

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

А. А. ВОЙТКЕВИЧ

**ОСОБЕННОСТИ ГОРМОНАЛЬНОЙ ДЕТЕРМИНАЦИИ В ПРОЦЕССЕ
РАЗВИТИЯ ПЕРА**

(Представлено академиком А. А. Рихтером 22 I 1940)

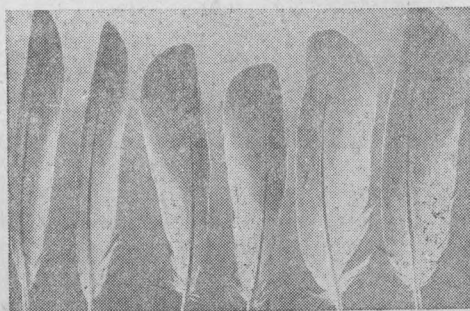
Классическим примером гормональной обусловленности морфогенного процесса является, как известно, метаморфоз амфибий. Под влиянием щитовидной железы, активируемой в свою очередь гипофизом, в тканях личинок амфибий создаются условия, при которых начинается метаморфотический процесс. Его дальнейшая реализация может осуществляться и без гормональной индукции. Сходный характер зависимости от щитовидной железы имеет и другой морфогенный процесс — периодическая смена кожных покровов и их дериватов у позвоночных, в частности, линька птиц.

В предшествующий линьке период под влиянием гормона щитовидной железы в перообразующей ткани возникает потенция к смене перьев, реализация которой происходит позже. Линька не происходит только в том случае, если щитовидная железа выключается задолго до начала сбрасывания перьев. Удаление щитовидных желез в более позднее время, но до начала линьки, не препятствует возможности реализации процесса, хотя последний и испытывает известное торможение. Следовательно, для детерминации процесса линьки и необязательно наличие непрерывной гормональной индукции. Происходит ли одновременно с детерминацией циклического процесса линьки предопределение гормонально обусловленных признаков перьев новой генерации, или для нормального развития перьевого покрова необходима дополнительная индукция? Дефектность перьев у тиреоидэктомированных птиц указывает, что для развития нормального пера гормон необходим, но этим еще не определяется время его действия. Гиперсекреция щитовидной железы при развитии перьевого покрова во время естественной линьки и при искусственно вызванном массовом росте перьев дает уже больше оснований для утверждения, что именно в этот период гормон необходим для развития нормального оперения. Только в результате экспериментального исследования могло быть достигнуто решение вопроса: детерминируются ли все признаки пера в зачатке под влиянием гормона в предшествующий линьке период, или они определяются в процессе развития пера.

Опыты были поставлены на почтовых голубях. Выбор объекта определялся, во-первых, тем, что для решения вопроса о роли только щитовидной железы нецелесообразно было использовать птиц, у которых развитие признаков оперения зависит и от других желез, в частности, от

гонад; во-вторых, изменения в характере развития оперения могут быть лучше выявлены у птиц, у которых перья растут наиболее интенсивно. Как раз голуби удовлетворяют этим обоим условиям. В начале было изучено влияние момента выключения щитовидной железы на развитие нормальных перьев, а затем прослежен рост перьев у тиреоидектомированных птиц, которым в различные сроки вводился препарат щитовидной железы (тиреоидин). Для наблюдений были выбраны перья крыла: первостепенные маховые и кроющие второстепенных маховых (мелкие перья, как известно, после тиреоидектомии в течение длительного времени не развиваются).

У голубей первой группы, состоявшей из 2 серий (5 птиц в опыте и 5 в контроле), за 10 дней до тиреоидектомии вызывался путем опщипывания рост перьев. Перья измерялись в течение всего периода роста. К моменту

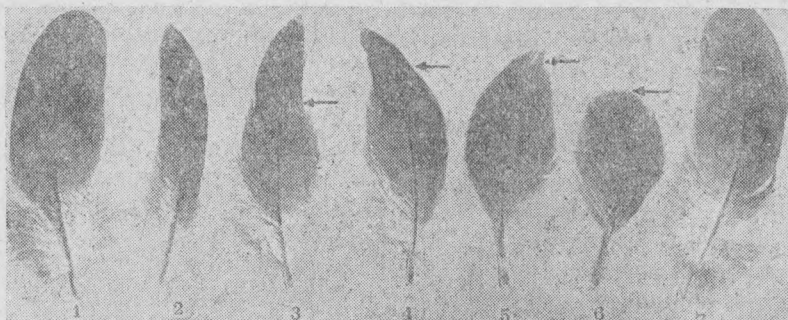


Фиг. 1. Маховые первого порядка: направо—перья контрольной птицы, в середине—перья, начавшие развиваться за 10 дней до тиреоидектомии, налево—перья, рост которых был вызван после тиреоидектомии (уменьш.).

экстирпации щитовидных желез молодые пеньки находились на стадии развертывания опахала, т. е. достигли 25% своей окончательной длины в норме. В следующие 5—6 дней после операции заметных нарушений в развитии обнаружено не было. На 14-й день, когда длина перьев достигла приблизительно 40%, было отмечено снижение скорости роста перьев у тиреоидектомированных птиц. Позже различия в росте между контролем и опытом значительно усилились. Наряду с замедлением темпа роста следует отметить постепенное сужение нижней части опахала, т. е. той области, которая развилась уже в отсутствие гормона щитовидной железы (фиг. 1). Это показывает, что после удаления железы гормон, имевшийся в тканях организма, сразу не исчезал и был в состоянии обеспечить некоторый морфогенный эффект. На той же фиг. 1 видно, что перья, рост которых был вызван через 10 дней после тиреоидектомии, когда гормон заведомо отсутствовал, имеют уже типичный атиреоидный вид. На перьях обеих упомянутых партий получился в общем сходный эффект, относительно меньшее отклонение от нормы обнаружили первостепенные маховые.

Столь же отчетливый результат дала вторая группа опытов, где тиреоидектомированным птицам вводился препарат щитовидной железы. Рост перьев вызывался с таким расчетом, что к моменту введения тиреоидина перья находились на разных стадиях развития. Дача тиреоидина, по 100 мг ежедневно, продолжалась 8 дней. Измерение перьев производилось в течение всего периода роста. Во всех без исключения случаях оказалось, что в период тиреоидизации и некоторое время после нее, когда, по видимому, в тканях организма еще сохранялся тиреоидный гормон, рост перьев происходил с такой же скоростью, как в контроле. Соответ-

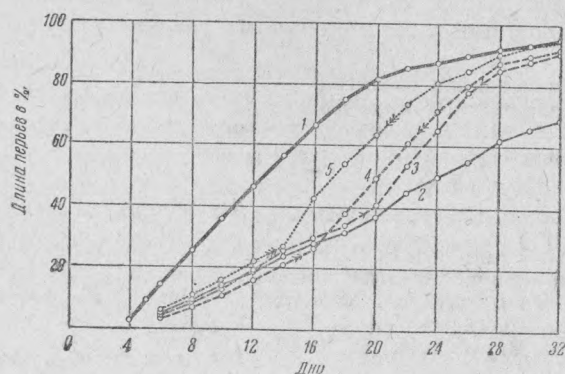
ствующие участки опахала имели нормальную структуру и ширину. У закончивших рост перьев (фиг. 2) нетрудно отличить области, которые сформировались в период тиреоидного воздействия. Этот период отчет-



Фиг. 2.—Крюющие второстепенных маховых голубей, подвергавшихся тиреоидизации в продолжение 8 дней: 1—от нормального контрольного голубя, 2—от тиреоидектомированного, 3—перо от тиреоидектомированного голубя, росло до тиреоидизации 11 дней, 4—росло 9 дней, 5—3 дня, 6—дача тиреоидина голубю начата за день до пролиферации зачатка, 7—перо тиреоидектомированного голубя, развившееся при непрерывающемся введении тиреоидина (уменьш.).

ливо выражен и на кривых роста,⁹ построенных на основании средних цифр (фиг. 3).

Резюмируя результаты наших опытов, можно сделать следующие выводы. Независимо от стадии развивающегося пера, изменение количества тиреоидного гормона в организме птицы приводит к нарушению перо-



Фиг. 3.—Рост крюющих второстепенных маховых перьев под влиянием вводимого в разные сроки гормона щитовидной железы: 1—в контроле, 2—при тиреоидектомии, 3—при тиреоидизации тиреоидектомированной птицы с 11-го по 19-й день развития перьев, 4—с 9-го по 17-й день, 5—с 3-го по 11-й день. Начало и конец тиреоидизации обозначены стрелками.

образовательного процесса: тиреоидектомия вызывает отклонение от нормы в сторону образования пера атиреоидного типа, при тиреоидизации нормальное развитие восстанавливается. Формирующееся перо оказывается чрезвычайно лабильным к гормональному влиянию. Детерминация гормонально обусловленных признаков пера не происходит в перьевом зачатке, а осуществляется в процессе дальнейшего развития. Основным условием нормального развития пера является постоянство гормонального влияния.

Следовательно, и в отношении тиреоидного гормона обнаруживается такой же характер детерминации ряда признаков пера, как это ранее было показано рядом авторов для полового гормона (3). Опытами М. Джун (4, 5) на курах установлено, что самочий тип структуры и рисунка может быть индуцирован женским половым гормоном в любой фазе роста перьев.

Общность характера гормональной детерминации дает нам основание считать, что подобно тому как существуют понятия сексуального и асексуального (независимого) типа оперения у птиц, должны быть введены понятия тиреоидного и атиреоидного типа оперения, в отношении признаков, детерминируемых гормоном щитовидной железы. Диапазон признаков, обуславливаемых тиреоидным гормоном, значительно шире, нежели детерминируемых гормонами гонад. Достаточно указать, что признаками в оперении, зависимыми от индукции гонад, обладает, как известно, сравнительно небольшая группа птиц (даже не все птицы, имеющие половой диморфизм в перьевом наряде). В то же время вряд ли можно назвать группу птиц, у которых отсутствовала бы зависимость развития оперения от тиреоидного гормона. Наши наблюдения над тиреоидэктомированными птицами более 20 видов из разных таксономических групп подтверждают правильность этого заключения (2). Мы допускаем, что связь перообразования с щитовидной железой подверглась в филогенезе значительной вариации, но все же меньшей, чем связь с гонадами, которая не носит столь всеобщий характер. Отсюда, конечно, не следует, что все признаки пера обусловлены гормонально. Мы подразумевали лишь гормонально детерминируемые, тогда как основные признаки каждого пера (тип, принадлежность к птерилии и т. п.) возникают в процессе локальной детерминации, в эмбриогенезе птицы, и определяются позже свойствами данной области перообразующей ткани (1). В процессе развития каждого пера сочетаются известная консервативность локально детерминированных свойств данной области перообразующей ткани с чрезвычайной лабильностью возникающего новообразования к гормональному воздействию.

Лаборатория механики развития
Института эволюционной морфологии
им. ак. А. Н. Северцова
Академия Наук СССР

Поступило
11 I 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. А. Войткевич и Б. Г. Новиков, Труды Ин-та морфогенеза (1936).
² А. А. Войткевич, Изв. АН, биол. серия, 3 (1939). ³ L. V. Domm, Allen's «Sex and Internal Secretion», Baltimore (1939). ⁴ M. J. H. a. R. G. Gustavson, Proc. Soc. exper. Biol. a. Med., 27 (1930). ⁵ M. J. H. a. R. G. Gustavson, Journ. Exper. Zool., 56 (1930).