

ЭСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

А. А. ВОЙТКЕВИЧ

О ГОРМОНАЛЬНОЙ ДЕТЕРМИНАЦИИ РИСУНКА ПЕРА У *ASIO FLAMMEUS* L. и *ASIO OTUS* L.

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

До сих пор не установлено, под влиянием каких факторов происходит дифференцировка рисунка пера у птиц. Не выяснено, каково соотношение в этом процессе факторов, присущих самой перообразующей ткани, и факторов более общего порядка—гормонов, роль которых для развития и смены перьев столь отчетливо показана в последнее время. Выяснение общих принципов, которым подчиняется развитие рисунка, может быть достигнуто только в результате исследований на представителях большого числа таксономических групп, различающихся типом перьевого покрова.

В этом направлении до последнего времени изучались, главным образом, домашние птицы, в частности, куры. Оказалось, что в пределах одного вида нельзя установить единого фактора, определяющего образование рисунка перьев у различных пород. Так, в отношении поперечно полосатого рисунка у плимутроков возможно допущение детерминации этого признака в зачатке пера⁽¹⁾. Рисунок самочьего пера у бурых леггорнов, несомненно, возникает в процессе дифференцировки структуры, под влиянием гормона яичника⁽²⁾. Гормональная обусловленность рисунка показана и для самочьего оперения уток. Следовательно, наряду с факторами, присущими данной области перообразующей ткани, в детерминации рисунка пера принимают участие гормоны гонад. Зависимость окраски и рисунка от полового гормона имеется у сравнительно небольшой группы птиц. У многих воробьиных птиц половые различия в окраске и рисунке перьев возникают независимо от активности гонад^(3, 4). Исчерпывается ли гормональное влияние на рисунок перьев только активным началом гонад или же имеет место влияние гормонов других желез?

Казалось мало вероятным, чтобы гормон щитовидной железы, имеющий такое близкое отношение к процессам развития и смены перьев, не влиял на образование рисунка. Зависимость распределения пигмента от щитовидной железы показана уже в ряде экспериментов. Рисунок пера плимутроков, являющийся примером локально детерминируемого рисунка, испытывает некоторые изменения под влиянием гормона щитовидной железы: ширина черной или белой полос увеличивается под действием тироксина⁽¹⁾. У бурых леггорнов при искусственной тиреоидизации происходит замена бурой (феомеланиновой) окраски на черную (эумеланиновую), сопровождающаяся изменением рисунка⁽²⁾. Сплошная меланиновая пигментация образуется вместо струйчатого рисунка на перьях селезней

при гипиреозе (6). Противоположный эффект наблюдается у тиреоидектомированных птиц. Гринвудом и Блисом (9), Парксом и Сели (12), а также нами было показано, что при атиреозе у некоторых пород кур в перьях ряда партий эумеланин исчезает, изменяется и рисунок.

Рассмотренные данные не позволяют все же сделать окончательного вывода о том, что изменения в окраске перьев происходят именно под влиянием тиреоидного гормона. Активность гонад в зависимости от гипотили гипертиреоза может изменяться в довольно широких пределах. Поэтому не исключено, что отклонения в рисунке перьев наступали в результате изменения функции гонад. Это тем более вероятно, поскольку эксперименты проводились на птицах с зависимым от гонад типом оперения.

Принципиальное решение вопроса, влияет ли гормон щитовидной железы на образование рисунка перьев, могло быть достигнуто в результате экспериментов гипотили и гипертиреоза на кастрированных птицах или, еще лучше, на птицах с независимым от гонад оперением, но с отчетливым рисунком. Миллер (10), инъцируя тироксин, вызвала у домашних воробьев (самцы) вместо черных перьев груди образование перьев самочьего типа. При кастрации эффект несколько уменьшался.

С целью показать в более отчетливой форме зависимость образования рисунка от гормона щитовидной железы мы избрали второй путь, т. е. осуществили эксперименты тиреоидектомии на птицах с мономорфным, независимым от гонад оперением. У имевшихся ранее в нашем распоряжении птиц с оперением такого типа рисунок не был отчетливо выражен. Поэтому на тиреоидектомированных голубях, галках, грачах, скворцах, жаворонках и др. изучались, главным образом, структурные изменения (1, 2). У сорок меланин, располагающийся обычно в базальных частях опахал белых перьев, после тиреоидектомии отсутствовал.

В данной работе в качестве подопытного объекта были взяты совы двух видов (*Asio flammeus* L. и *Asio otus* L.). Рисунок перьев сов, как известно, варьирует на различных партиях от наствольной полосы (нижняя сторона тела) до отчетливого поперечно-полосатого рисунка (верхняя сторона). Следует заметить, что до сих пор не было исследований в плоскости изучения факторов, определяющих признаки перьевого покрова у хищных птиц.

Летом 1938 г. были тиреоидектомированы 4 совы: две молодые болотные и две ушастые (молодая и годовалая). Через год было оперировано еще по одной годовалой сове каждого вида*. Молодые птицы оперировались в возрасте, когда опахала маховых перьев развернулись наполовину.

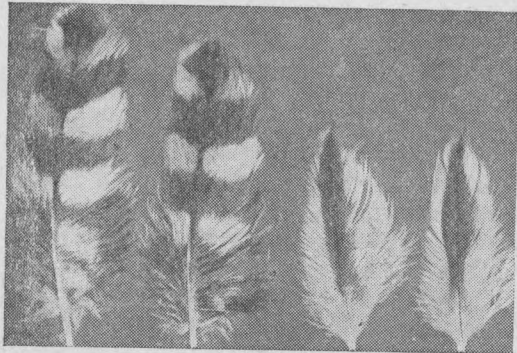
Выключение щитовидных желез не повлияло на окончание общего роста. По весу и по внешнему виду тиреоидектомированные совы мало отличались от нормальных. Одна полно тиреоидектомированная болотная сова летала несколько хуже контрольных, выбирала более теплые места; при вскрытии этой птицы под кожей и в полости тела было найдено много жира.

Удаление щитовидных желез не повлияло на формирование значительно развившихся до операции перьев, повидимому, в связи с сохранением в течение некоторого времени тиреоидного гормона в тканях организма. Перья более поздней закладки или искусственно активированные к росту и развившиеся после операции сильно отличались от перьев тех же партий нормальных птиц.

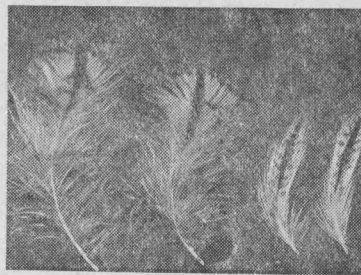
Будучи ограничены размерами статьи, мы приводим перья только с двух пертерилий, наиболее различающихся рисунком в норме. На фиг. 1 предста-

* Опыты были проведены в Орнитологической лаборатории Биологической станции им. акад. И. П. Павлова (Всесоюзный институт экспериментальной медицины).

влены перья нижнего ряда кроющих второстепенных маховых (*tectrices majores*) болотной совы. В норме они имеют желтую окраску с оранжевым оттенком. Пуховая область окрашена темнее основного фона. На опахале располагаются две поперечные полосы и ромбовидное пятно, верхняя часть опахала бурого цвета. Перья тиреоидэктомированных сов короче и имеют ланцетовидную форму; пуховая область почти полностью редуцирована. Распределение окраски сильно изменяется. Общий фон пера становится светлее: лимонная окраска к основанию пера постепенно переходит в бедую. Рисунок упрощается—бурый пигмент располагается только вдоль стержня пера и сходит на-нет к основанию опахала. В данном случае рисунок дор-



Фиг. 1. Перья кроющие второстепенных маховых (*tectrices majores*) болотной совы: на лево—контроль, направо—опыт.



Фиг. 2. Перья области зоба ушастой совы: на лево — контроль, направо—опыт.

зальной стороны тела (поперечно-полосатый) становится сходным со стержневым рисунком перьев вентральной стороны.

На фиг. 2 представлены перья области зоба от нормальной ушастой совы и перья, регенерировавшие после тиреоидэктомии. Феномен посветления окраски имеет место и в этом случае. Вместо тонких поперечных полос появляются незакономерно располагающиеся крапинки. Бурая наствольная полоса становится уже. На перьях других партий был получен в общем сходный эффект. В противоположность этому у маховых и рулевых перьев отклонения от нормы в структуре и рисунке были незначительны.

Развитие рисунка пера было также прослежено у двух сов, у которых из оставшегося случайно при операции кусочка тиреоидной ткани щитовидная железа регенерировала. В начале, когда тиреоидного гормона было мало или он вовсе отсутствовал, структура и рисунок в вершинной части перьев такие же, как и у перьев при полном атиреозе. В нижележащих областях наблюдается постепенный переход к нормальной окраске и рисунку.

Результаты экспериментов позволяют заключить, что гормон щитовидной железы необходим не только для развития нормальной структуры, но также и для нормальной окраски и рисунка. В результате тиреоидэктомии у сов происходят посветление основного фона перьев, потеря окраски в пуховой части и упрощение рисунка. Вместо поперечно-полосатого рисунка или комбинации его с стержневым развивается или узкая наствольная полоса, или полоса, сочетающаяся с незначительной крапчатостью. Нарушения в распределении пигмента в перьях, вызванные тиреоидэктомией, устраняются при наличии тиреоидного гормона в гуморальной среде организма. Рисунок пера ряда партий у *Asio flammeus* и *Asio otus*

детерминируется не в зачатке пера, а в процессе дифференциации структуры под влиянием гормона щитовидной железы.

Наши данные относительно замены сложного рисунка на более примитивный стержневой рисунок у тиреоидектомированных птиц находятся в соответствии с изменением рисунка перьев у некоторых форм, обитающих в различных широтах. Серебровский⁽⁵⁾ указывает на прямую зависимость усложнения рисунка от интенсивности окраски. Автор также отмечает, что у филинов и сычей при постепенном переходе от теплого климата к холодному темные поперечные полосы на перьях заменяются наствольной полосой или каплевидным пятном—рисунок становится примитивным. Конечно, наши данные не позволяют еще провести далеко идущей аналогии между результатами эксперимента и изменениями в рисунке перьев в процессе адаптации птиц. Вместе с тем понимание причин возникновения рисунков различных типов возможно только при учете роли гормонального влияния. Во всяком случае несомненно, что дифференцировка так называемого «независимого» (от гонад) рисунка происходит под влиянием гормона щитовидной железы.

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

Поступило
22 II 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. А. Войткевич, ДАН, XXI, № 7 (1938). ² А. А. Войткевич и Ю. А. Васильев, ДАН, XXV, № 4 (1939). ³ Б. Г. Новиков, Тр. Ин-та морфогенеза, 4 (1936). ⁴ Б. Г. Новиков, Тр. Ин-та морфогенеза, 5 (1936). ⁵ П. В. Серебровский, Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы, 34 (1925). ⁶ Г. Штрайх и Е. Светозаров, Тр. Ин-та морфогенеза, 6 (1938). ⁷ L. J. Cole a. F. V. Hutt, Poultry Sci., 7 (1928). ⁸ L. V. Domm, Allen's, Sex and Internal Secretions, Baltimore (1939). ⁹ A. W. Greenwood a. J. S. S. Blyth, Proc. Roy. Soc. Edinburgh, 49 (1929). ¹⁰ D. S. Miller, Journ. exper. Zoöl., 71 (1935). ¹¹ G. Montalenti, Journ. exper. Zoöl., 69 (1934). ¹² A. S. Parkes a. H. Seley, Journ. Genet., 34 (1937).