

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Е. СВЕТОЗАРОВ и Г. ШТРАЙХ

ГОРМОНАЛЬНЫЙ МЕХАНИЗМ ЛИНЬКИ ПТИЦ

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

В настоящее время имеется много данных, позволяющих утверждать, что развитие большинства формообразовательных процессов в постэмбриональной жизни позвоночных животных определяется функцией эндокринных желез. В первую очередь это относится к наблюдающимся у взрослых животных периодическим процессам, в большинстве случаев приуроченным к определенному сезону года. Из таких процессов особенно хорошо изучена зависимость генеративной и гормональной функций половых желез от гормона гипофиза и внешних факторов (свет). В равной степени достаточно полно исследована смена окраски покровов, протекающая под контролем эндокринных факторов. Аналогичное обстоятельство может быть также констатировано и в отношении периодической смены покровов у всех позвоночных животных.

Для птиц, являющихся объектом настоящего исследования, факторы, определяющие периодическую смену оперения, изучены особенно полно. Установлено, что процесс линьки у птиц обуславливается деятельностью щитовидной и половых желез, степень активности которых в свою очередь зависит от соответствующих гормонов передней доли гипофиза. Значение каждой из названных двух желез в процессе линьки исследовано не в равной степени, вместе с тем остается еще неясным вопрос о их взаимоотношении и о функциональном состоянии щитовидной железы в различные моменты годового цикла жизни птиц. Как показывают имеющиеся наблюдения, процесс размножения и смена оперения хронологически не совпадают друг с другом и, как правило, линька происходит после периода размножения. Экспериментальным путем доказано, что при отсутствии полового гормона (после кастрации) смена оперения происходит непрерывно⁽²⁾. Перемещая изменением светового режима период активности гонад, удается получить соответствующую модификацию и времени линьки⁽⁶⁾. Эти данные позволяют сделать вывод о зависимости смены оперения от функции гонад в том смысле, что гонады оказывают тормозящее действие на перьеобразовательный процесс. Как известно, в природе начало линьки совпадает с депрессивным состоянием половых желез.

Значение гормона щитовидной железы в процессе линьки может быть доказано путем введения в организм птицы активного гормона. Как показали многочисленные исследования (см. сводку Кржинецкого), при введении препарата, содержащего гормон щитовидной железы, удается вызвать этот процесс вне периода нормальной линьки или же ускорить его нормаль-

ное течение [для уток это показано исследованием Штрайха и Светозарова⁽²⁾]. Хотя этим факт стимулирующего действия щитовидной железы устанавливается достаточно бесспорно, это, однако, еще не может служить основанием к выводу о том, что щитовидная железа является действительно тем фактором, который вызывает периодическое обновление перьевого покрова. Для этой цели необходимо наблюдение за состоянием железы во время линьки и характером последней в отсутствии гормона щитовидной железы. По первому вопросу имеются данные, указывающие, что в период линьки щитовидная железа находится в состоянии активной функции (данные Ларионова, Кюхлера, Войткевича⁽³⁾). По второму вопросу прямые указания фактически отсутствуют. Единственное имеющееся по этому поводу исследование⁽⁷⁾ показало, что при удалении щитовидной железы у цыплят замедляется развитие ювенального оперения. Отсутствие специальных наблюдений за последующей линькой по окончании роста животных не позволяет признать эти данные достаточными для решения интересующего нас вопроса, тем более, что сами авторы решают этот вопрос в отрицательном смысле. Более убедительными, как нам кажется, должны быть данные по удалению щитовидной железы у взрослых птиц, характеризующихся строго определенным периодом нормальной линьки.

Указанную выше задачу ставит перед собой настоящее исследование, проведенное на селезнях дикой кряковой утки, употребляемой охотниками для приманки. По общему весу, размерам и признакам оперения эти утки абсолютно сходны с настоящей кряковой уткой. Циклические процессы (линька) и половая активность у этих уток хронологически строго постоянны и легко учитываемы.

Под опытом всего находилось 10 селезней, составивших 5 серий по два селезня в каждой:

- | | | |
|------------------------|---|--|
| 1) Контроль | } | в естественных условиях. |
| 2) Тиреоэктомированные | | |
| 3) Кастрированные | } | Смещение времени активности гонад и линьки на более ранние сроки искусственным освещением. |
| 4) Нормальные | | |
| 5) Тиреоэктомированные | | |

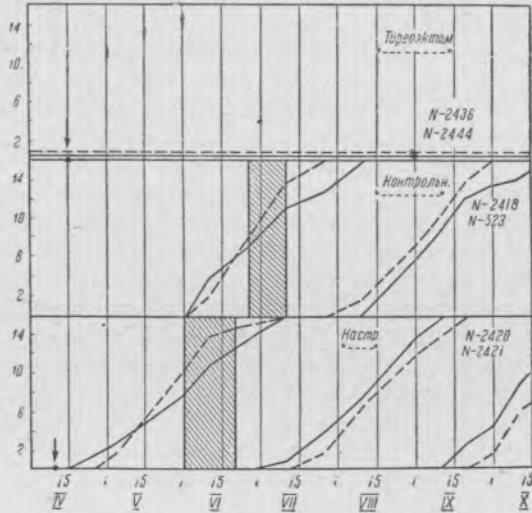
Операции (кастрация и тиреоэктомия) производились между 1—15 IV. С этого момента каждые 15 дней птицы обследовались на линьку: учитывались смена мелкого (контурного) пера и время выпадения отдельных маховых и рулевых перьев. Суждение о линьке оперения в целом основывалось на числе сменявшихся рулевых перьев, которые, как было показано нами ранее⁽¹⁾, достаточно точно отражают собою весь процесс смены оперения.

На фиг. 1 представлены результаты наблюдений за сменой оперения уток после удаления щитовидной и половых желез (серии 1—2—3). Средняя часть иллюстрирует течение линьки у нормальных селезней, служивших контролем (№ 2418 и 523). Кривые соответствуют линьке всего мелкого оперения; вертикальный заштрихованный столбик—времени выпадения перьев крыла. Первая линька обеих птиц началась в первой декаде июня и закончилась в июле, вторая началась десятью днями позже и продолжалась в течение августа и сентября*.

Как показывают кривые на нижней диаграмме, в подтверждение установленного нами ранее, независимо от времени года, после удаления половых желез утки очень скоро начинают линять, причем в данном случае линька произошла в апреле вместо июня. Начало линьки, таким образом, переместилось примерно на полтора месяца по сравнению с нормальным временем. После окончания первого цикла линьки вскоре начался второй,

* Стрелка на фиг. 1 показывает время операции.

а затем и третий. Таким образом нормальный двукратный цикл смены оперения в результате выключения полового гормона сменился непрерывным перьеобразовательным процессом. Диаметрально-противоположный эффект наблюдался при удалении щитовидной железы (селезни № 2436 и 2444) в течение всего последующего времени наблюдения (10 месяцев), несмотря на вполне удовлетворительное общее состояние (контролируемое путем регулярных ежемесячных взвешиваний), самое тщательное наблюдение за состоянием оперения не смогло, однако, обнаружить сколько-нибудь заметных признаков линьки. До конца опыта основная масса оперения состояла из очень сильно изношенных, большей частью поврежденных перьев генерации прошлого года. Новое перо, весьма медленно



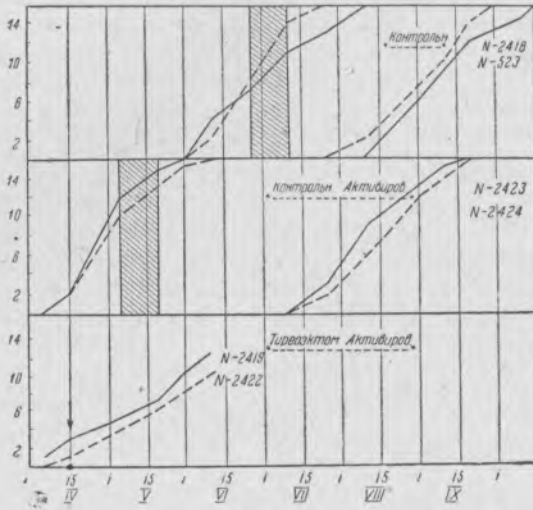
Фиг. 1.

отраставшее взамен случайно выпавших старых перьев, распределялось на теле без всякой правильности, свойственной нормальной линьке, и преимущественно в областях, наиболее подверженных механическому воздействию: грудь, спина, хвост.

На основании приведенных данных можно считать доказанным, что периодическая смена перьевого покрова взрослых уток определяется гормонально. В ее осуществлении основное значение имеют гормоны щитовидной и половых желез. Первому принадлежит стимулирующая роль, и в его отсутствии этот процесс полностью подавляется; второй тормозит его, и при его выключении линька протекает непрерывно. Высокая активность щитовидной железы в период размножения недостаточна для стимуляции перьевых сосочков, поскольку большое количество полового гормона нейтрализует действие щитовидной железы на оперение. Таким образом наступление линьки связано не с абсолютным содержанием гормона щитовидной железы, но с его относительным преобладанием над гормоном половых желез.

В связи с изложенным выше возникает вопрос о механизме действия гормона щитовидной железы на оперение. Процесс смены оперения складывается из нескольких этапов: активации перьевого сосочка, выпадения старого и роста нового пера. Наружные слои ткани, окружающие очин сформированного пера, расположенный в перьевой сумке, состоят из ороговевших, плотно примыкающих друг к другу эпидермальных кле-

ток. Такие же клетки покрывают соединительно-тканый сосочек, находящийся у основания очина. Как показал Якобс (8), при искусственной линьке, вызванной кормлением птицы препаратом, содержащим гормон щитовидной железы, в эпидермисе образуется новый слой ороговевших клеток. Развитие этого слоя вызывает отторжение старого, обеспечивавшего прочное укрепление пера на теле птицы. Это явление в сочетании с одновременно происходящим ростом нового пера вызывает нарушение связи между сумкой и старым пером, что в свою очередь приводит к его выпадению. Есть все основания полагать, что аналогичный механизм лежит в основе процесса естественной линьки. Справедливость этого подтверждают наши наблюдения, что одновременно со сменой оперения происходит



Фиг. 2.

отторжение верхнего слоя эпидермиса по всему телу птицы, включая ноги и клюв. Это имеет место как при естественной, так и при искусственной линьке. Поскольку рост нового пера вне сезона нормальной линьки может быть вызван путем удаления старого, очевидно, что такая локальная активация перьевого сосочка может осуществляться путем местного нарушения целостности верхнего ороговевшего слоя клеток без участия щитовидной железы. В соответствии с этим у тиреоэктомированных птиц сохраняется способность к росту новых перьев при вырывании старых.

Если правильно сказанное выше, удаление щитовидной железы после уже произошедшей активации перьевого сосочка, т. е. не задолго перед началом линьки, не всегда должно сопровождаться ее выпадением или прекращением. В этой связи должны быть сопоставлены результаты удаления щитовидной железы у птиц с заведомо инактивными перьевыми сосочками и у находящихся в стадии линьки или в непосредственно ей предшествующей стадии. Для этой цели были использованы данные о возможности смещения линьки на более ранние сроки путем искусственного удлинения ежедневного освещения.

Результаты этой части опытов представлены на фиг. 2*. Как показывают кривые на средней диаграмме, у искусственно освещавшихся нормальных птиц (№ 2423 и 2424) процесс смены оперения был смещен на 2 месяца

* Стрелка на фиг. 2 показывает время операции.

по сравнению с находившимися в естественных условиях освещения (верхняя диаграмма). Такое же перемещение линьки наблюдалось и у 2-й группы освещавшихся селезней (5-я серия), которые были тиреоэктомированы после начала линьки одновременно с птицами 2-й серии. Удаление щитовидной железы в этом случае вначале не повлияло на процесс смены оперения: продолжали линять как уже начавшие линьку птерилии, так и те, которые в норме сбрасывают перо после начала общей линьки. Через некоторое время, однако, у оперированных птиц линька отчетливо замедлилась, а затем полностью прекратилась до того, как произошла смена всего оперения (см. кривые на нижней диаграмме). В частности, не успели смениться все перья крыла, включая маховые, и часть рулевых и мелкого оперения. Старые перья сохранились именно на тех птерилиях, которые, как это было установлено нами ранее (2), начинают линять позже. Очевидно, к моменту операции перьевые сосочки на этих птерилиях не были еще активированы гормоном щитовидной железы.

Подводя итог приведенным данным, следует признать, что значение щитовидной железы в процессе линьки ограничивается активацией пролиферирующей способности ткани, проявляющейся в образовании нового слоя ороговевших клеток по всей поверхности кожи, и особенно в развитии перьевого сосочка. С этим в дальнейшем связано отторжение старого ороговевшего эпидермиса и выпадение пера предыдущей генерации. Эти последующие стадии линьки независимы от гормона щитовидной железы и разворачиваются автоматически. Как указывалось выше, активация перьевого сосочка может осуществляться или под действием внутреннего фактора (гормон щитовидной железы), или же в связи с внешним воздействием (удаление старого пера), причем первая возможность лежит в основе периодически возникающей сезонной активности перообразовательных тканей, тогда как вторая обеспечивает частичное обновление изношенных перьев в любое время года.

Лаборатория механики развития
Института эволюционной морфологии
Академия Наук СССР
и Институт экспериментального морфогенеза
Московского государственного университета

Поступило
22 II 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Г. Штрайх и Е. Светозаров, Тр. ин-та птицепром. НКС СССР, т. 2 (1935). ² Г. Штрайх и Е. Светозаров, ДАН, 4 (13) (1936).
³ Г. Штрайх и Е. Светозаров, Изв. Акад. Наук СССР, биол. сер., № 2 (1937).
⁴ G. Streich u. E. Svetosarov, Zool. Jahrb., Abl. System u. Oekol., 59 (1937).
⁵ Г. Штрайх и Е. Светозаров, ДАН, XIV (1937). ⁶ Е. Светозаров и Г. Штрайх, ДАН, XX (1938). ⁷ И. Лекторский и Н. Кузьмина, Тр. ин-та эксп. морфогенеза (1935). ⁸ H. Jacobs, Verhandl. d. Gesellsch. f. Naturfr., München (1936).