

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

А. А. ВОЙТКЕВИЧ

**ЗАВИСИМОСТЬ СЕЗОННОЙ ПЕРИОДИЧНОСТИ В ИЗМЕНЕНИЯХ
ГОНАД ОТ ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ У *STURNUS VULGARIS* L.**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 17 III 1940)

У птиц в течение года фаза высокой активности половых желез закономерно сменяется фазой депрессии. У диких птиц, обитающих в широтах умеренного климата, продолжительность периода высокой активности гонад относительно невелика в сравнении с периодом покоя. Известно, что периодичность в функции гонад зависит от светового режима^(5, 11). Многочисленными экспериментами последних лет вскрыт механизм влияния светового фактора на организм животного. Гипофиз, контролирующей функцию ряда желез внутренней секреции, является, как оказалось, тем ответственным звеном, где трансформируются нервные импульсы, вызываемые светом, или непосредственное действие последнего^(2, 3, 11).

Свет стимулирует гонадотропную функцию передней доли гипофиза, в результате гонады активизируются. У птиц с удаленным гипофизом половые железы находятся в состоянии депрессии⁽⁸⁾. То же состояние гонад сохраняется у птиц, содержащихся в затемненном помещении. В противоположность этому путем искусственного увеличения светового дня, стимулируя активность гипофиза, удается сдвинуть на более поздний срок или вызвать преждевременно фазу высокой активности гонад^(11, 14).

Анализ полученных до последнего времени данных показывает, что из двух процессов—увеличения и уменьшения активности половых желез—объяснен пока механизм первого (активация функции половых желез осуществляется гонадотропным началом гипофиза). Не выяснено, под влиянием каких факторов наступает вслед за фазой высокой активности снижение функции гонад, а в дальнейшем их переход в состояние покоя. Показано, что фаза депрессии наступает и в том случае, когда интенсивность освещения в соответствующий период не уменьшается, а, напротив, даже искусственно увеличивается. Обычно переход гонад в состояние депрессии объясняют реципрокным влиянием со стороны последних на гипофиз, в силу чего его гонадотропная функция уменьшается, что в свою очередь снижает активность гонад. Подобное объяснение вряд ли можно считать достаточно достоверным, поскольку в пользу него не приводится каких-либо доказательств. Напротив, в эксперименте показано, что снижение активности гонад происходит в определенный момент, несмотря на продолжающееся введение гонадотропного начала.

Принимая во внимание взаимообусловленность функции различных компонентов эндокринной системы, трудно также допустить, что в основе обеих фаз развития гонад лежит один гипофизарный механизм. Допуще-

ние только реципрокного действия исключает участие других желез и, в частности, щитовидной железы, влияние которой на активность гонад уже неоднократно отмечалось. Напомним, что развитие половых желез у птиц может быть стимулировано или заторможено различными дозировками препарата щитовидной железы (9). Депрессия гонад, наступающая в норме после размножения, происходит как раз в тот период, когда собственная щитовидная железа птицы находится в состоянии гиперфункции (период линьки). Зимой гиперсекреция тиреоидного аппарата сохраняется в различной степени у разных птиц, что обуславливается низкой температурой окружающей среды (1).

Приведенные выше опыты и наблюдения позволяют сделать только предположения об участии тиреоида в смене фаз активности гонад. Радикальное решение этого вопроса могло быть достигнуто, как нам казалось, путем наблюдений за развитием гонад у птиц с удаленными щитовидными железами. Имеющиеся в литературе данные по этому вопросу касаются результатов тиреоидектомии только домашних птиц (куры, утки, гуси), у которых, как известно, периодичность в активности гонад не выражена столь отчетливо, как у диких форм. Кроме того наблюдения за состоянием гонад тиреоидектомированных домашних птиц не охватывали полного годового цикла.

Имея целью выяснить роль щитовидной железы в периодических изменениях функции гонад, мы выбрали скворцов (*Sturnus vulgaris* L.) в качестве подопытного объекта. Из диких форм половой цикл наиболее детально изучен именно у скворцов, благодаря работам ряда авторов (4, 5, 6). Экспериментирование на этой форме было целесообразно еще потому, что суждение о сексуальной функции у тиреоидектомированных птиц могло базироваться не только на данных по состоянию гонад, но и на наблюдениях за окраской клюва. Известно, что в период покоя гонад клюв скворцов обоего пола имеет черный цвет. В период размножения клюв приобретает яркожелтую окраску. Перекраска клюва у самцов осуществляется несколько раньше, чем у самок. Витши и Миллер (15) показали, что желтая окраска клюва у скворцов вызывается мужским половым гормоном (андрогеном), вырабатываемым семенником или медуллярной областью яичника. Женский половой гормон (эстроген) на окраску клюва не влияет.

В нашем распоряжении было 24 чисто тиреоидектомированных скворца, а также 17 обнаруживших после операции регенерацию щитовидных желез и 8 неоперированных скворцов обоего пола, служивших контролем. Наблюдения продолжались два года. К концу этого периода осталось после вскрытия и случайной гибели 6 тиреоидектомированных и 5 контрольных птиц. Экстирпация щитовидных желез у скворцов была произведена не одновременно, а в три разных срока: 1) ранней весной, в период увеличения активности половых желез, 2) в момент максимальной активности и 3) в период начавшейся депрессии гонад, перед началом естественной линьки.

Различия в сроках операции не отразились на окончательном результате—он был одинаков у птиц разных серий. Для оценки состояния гонад в различные сезоны производились вскрытия птиц, у самцов один семенник экстирпировался, у самок состояние яичника оценивалось по размерам фолликул.

Осенью, по окончании сезонной линьки, всех полно тиреоидектомированных птиц легко можно было отличить от контрольных по желтой окраске клюва, типичной для брачного периода (ноги этих птиц также оставались светлыми). Клювы контрольных птиц в это время были окрашены в черный цвет. У тиреоидектомированных птиц (и у самок и у самцов) желтая окраска клювов сохранилась в течение всего периода наблюдений,

что указывало на высокую активность их гонад. Действительно, исследование половых желез подопытных птиц подтвердило это. Данные по весу, линейным размерам и микроструктуре семенников показывают, что весной их строение и размеры почти такие же, как и у контроля (см. таблицу). В период покоя гонад (осеню и зимой), когда вес семенников нормальных птиц составлял несколько миллиграммов, вес тестикула у тиреоидектомированных скворцов превышал 100 мг. Хотя в это время в семенниках подопытных птиц нет активного сперматогонеза, диспропорциональности в соотношении хорошо развитых генеративных элементов канальцев (сперматоциты и сперматиды) и интерстициальной ткани все же не наблюдалось.

Вес и линейные размеры семенников контрольных и тиреоидектомированных скворцов *

Дата	Группа	Вес в мг	Размеры в мм
Март— апрель 1938	Нормальные скворцы в начале опыта	456	14,2 × 8,1
		448	13,8 × 7,8
		444	13,6 × 8,2
		362	11,4 × 7,6
		324	11,0 × 6,8
Апрель 1939	Контроль	358	11,0 × 7,3
		340	10,3 × 7,1
	Тиреоидектомированные	325	11,5 × 7,2
		310	10,4 × 6,8
		240	9,6 × 6,0
Начало января 1940	Контроль	7	4,2 × 2,2
		5	3,7 × 1,6
		5	3,4 × 1,5
		4,5	3,2 × 1,8
	Тиреоидектомированные	4	3,1 × 2,1
		142	7,8 × 5,8
		126	7,5 × 5,0
		46	5,6 × 4,0

* Желая сберечь материал, мы при некоторых вскрытиях не экстирпировали семенников, а ограничивались общей оценкой состояния семенников. Эти наблюдения не вносят нового в сравнении с данными, приведенными в таблице.

манентно сохраняется. Возможно предположение, что столь длительное сохранение желтой окраски клюва было обусловлено не непрерывным влиянием андрогена, а нарушением в результате тиреоидектомии реактивности тканей клюва. С целью исключить это сомнение мы произвели у части тиреоидектомированных скворцов кастрацию в разные сроки: в брачный период (через 12 месяцев после тиреоидектомии) и в период, когда в норме гонады находятся в покоящемся состоянии (через 19 месяцев). В обоих случаях после кастрации клювы приобрели темную окраску, сохранив ее в течение всего дальнейшего периода наблюдений*. Отсутствии зависимости окраски клюва у скворцов от гормона щитовидной железы доказано также нашим дополнительным экспериментом тиреоидектомии ранее кастрированных скворцов, клюв которых уже приобрел темную окраску. У таких птиц черный цвет клюва сохранился и после

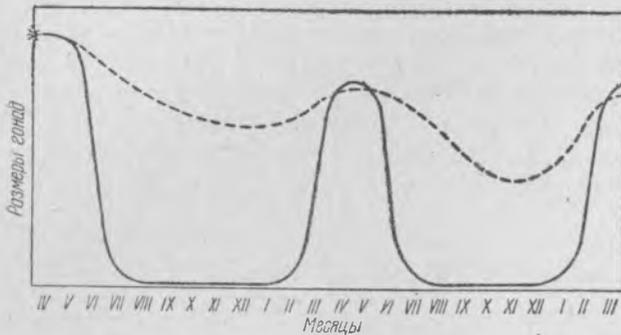
Аналогичное соотношение в размерах гонад имело место у тиреоидектомированных и контрольных самок. В ноябре—январе, когда яичник в норме имеет минимальные размеры и фолликулы не различимы невооруженным глазом, фолликулы яичника тиреоидектомированных самок достигали 5 мм в диаметре.

Следовательно, в отсутствии щитовидной железы годовая периодичность в функции половых желез нарушается (фиг. 1). Фаза покоя гонад не наступает в связи с чем желтая окраска клювов у скворцов обоего пола пер-

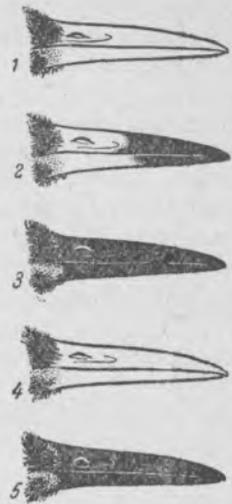
* Можно лишь отметить, что переокраска клюва в последнем случае происходила медленнее, чем при кастрации нормальных скворцов.

тиреоидектомии (фиг. 2). Следовательно, щитовидная железа, имеющая близкое отношение к процессу отложения пигмента в эпидермальных образованиях, не влияет на пигментацию клюва, характер которой определяется мужским половым гормоном*.

Есть основание видеть причину нарушения периодичности в функции гонад как в изменении активности гипофиза, так и в исключении влияния, оказываемого тиреоидом на гонады. Известно, что у тиреоидектомированных животных, в том числе и у птиц, происходит изменение структуры передней доли гипофиза в сторону преобладания базофильных элементов (несколько отличающихся по структуре



Фиг. 1



Фиг. 2

Фиг. 1. Примерная схема изменений активности гонад у скворцов в различные сезоны. Сплошная линия—контрольные птицы, пунктир—тиреоидектомированные птицы. Звездочкой отмечен момент, когда птицы были взяты из природы и тиреоидектомированы.

Фиг. 2. Схема изменения окраски клюва у скворцов (эффект одинаков у птиц обоего пола): 1—клюв контрольной птицы в период размножения, 2—клюв контрольной птицы в переходный период, 3—клюв контрольной птицы в период покоя гонад или клюв кастрата, 4—клюв тиреоидектомированного скворца, 5—клюв тиреоидектомированного, а затем кастрированного скворца.

от таковых в норме), в которых образуется гонадотропное начало. В свете этих данных понятно, почему выключение щитовидной железы может способствовать усилению гонадотропной функции гипофиза**.

С удалением щитовидной железы устраняется также контроль активности гонад, осуществляющийся тиреоидным гормоном через метабо-

* Следует отметить одну особенность, не имеющую, правда, непосредственного отношения к разбираемому вопросу, а именно—размеры клюва у наших скворцов. Известно, что у птиц, содержащихся долгое время в неволе, клюв изнашивается мало, тогда как рост его не прекращается. В результате клюв достигает непропорционально больших размеров. Клювы наших контрольных птиц имели длину в среднем 28 мм. Длина клюва птиц, взятых непосредственно из природы, колебалась около 23 мм. Средняя длина клюва тиреоидектомированных скворцов, содержащихся около 2 лет в лаборатории, не превышала в среднем 22 мм. Это указывает на то, что в отсутствие щитовидной железы рост клюва тормозится. Аналогичное соотношение было отмечено и в размерах ногтей у тиреоидектомированных и контрольных птиц.

** Большая продолжительность периода относительно высокой активности гонад у домашних птиц, в частности у кур, также может быть поставлена в связь с изменением функции гипофиза, показателем которой может служить состояние щитовидных желез у этих птиц. Исследование микроструктуры щитовидных желез кур показало, что у взрослых особей типичным состоянием желез является гипofункция. Таким образом, нарушение тиреоидного соотношения в организме в сторону снижения функции щитовидной железы сопровождается увеличением периода высокой активности гонад.

лизм⁽¹⁰⁾. Вместе с тем на млекопитающих показано, что у гипертиреоидизированных животных под действием гонадотропного гормона стимуляция развития гонад уменьшается в сравнении с нормальными, хотя экспериментальная тиреоидизация и не влияет на количество гонадотропного гормона в крови организма⁽¹²⁾. Введение гонадотропного гормона полностью или парциально тиреоидектомированным животным вызывает более значительную стимуляцию активности половых желез, чем при введении гормона в том же количестве нормальным животным^(7, 13).

Следовательно, из группы внутренних факторов организма обуславливающих периодические изменения функции гонад, ответственная роль принадлежит передней доле гипофиза и щитовидной железе, активность которых взаимно контролируется. Для наступления фазы высокой активности половых желез необходимо наличие положительной индукции со стороны гипофиза. Уровень активности щитовидной железы определяет реализацию второй фазы—фазы покоя. Нарушение функции гипофиза или щитовидной железы приводит к изменению или даже выключению той или другой фазы активности гонад.

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

Поступило
23 III 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. А. Войткевич, Труды Ин-та морфогенеза, 4 (1936). ² J. Benoit, Bull. Biol., 70 (1937). ³ J. Benoit, Bull. Biol., 71 (1937). ⁴ T. H. Bissonnette, Amer. Journ. Anat., 45 (1930). ⁵ T. H. Bissonnette, Quart. Rev. Biol., 11 (1936). ⁶ J. W. Burger, Journ. exper. Zool., 81 (1939). ⁷ C. E. Fluhmann, Amer. Journ. Physiol., 108 (1934). ⁸ R. T. Hill a. A. S. Parkes, Proc. Roy. Soc., B. 116 (1934). ⁹ R. Jaap, Poultry Sci. (1933). ¹⁰ R. Ross, Roux'Arch., 137 (1938). ¹¹ W. Rowan, Biol. Rev., 13 (1938). ¹² G. K. Smelser, Anat. Rec., 73 (1939). ¹³ P. E. Smith, Allen's «Sex a. Internal Secretions», Baltimore (1939). ¹⁴ G. J. Van Oordt a. P. H. Damste, Acta Brev. Neerland, 9 (1939). ¹⁵ E. Witschi a. R. A. Miller, Journ. exper. Zool., 79 (1938).