

Б. Г. НОВИКОВ и Г. И. БЛАГОДАТСКАЯ

МЕХАНИЗМ РАЗВИТИЯ СЕЗОННЫХ ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННЫХ ОКРАСОК

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 29 V 1948)

При исследовании механизма развития сезонных окрасок покровов у позвоночных внимание исследователей до последнего времени было сосредоточено преимущественно на изучении морфогенеза периодических брачных нарядов у птиц. Этими исследованиями было показано, что формирование сезонных брачных признаков протекает под контролем половых гормонов (3, 8, 9). В связи с этим естественно возникает вопрос о возможности перенесения установленной морфогенетической корреляции на развитие всех сезонных признаков. Поскольку, однако, отдельные сезонные признаки в окраске покровов выполняют различную биологическую функцию, возможность такой универсализации представляется мало вероятной. А priori следует допустить, что адаптивный характер носят не только сами признаки, но и механизмы их онтогенетической реализации. Характер морфогенетических корреляций в развитии сезонного признака может поэтому изменяться в зависимости от его биологического значения. В процессе эволюции сезонных признаков несомненно устанавливались такие механизмы их онтогенетического развития, которые в наибольшей мере обеспечивали биологическую эффективность признака. Большой интерес в этой связи представляет изучение факторов сезонной перекраски покровов у полярных форм, у которых она непосредственно не связана с размножением, а носит ярко выраженный приспособительный к изменению окраски ландшафта характер.

Настоящее исследование посвящено анализу внешних и внутренних факторов сезонной перекраски покровов у зайца беляка (*Lepus timidus sibiricum*) и белой куропатки (*Lagopus lagopus major*). У зайца беляка различают летний и зимний наряды (6), тогда как у белых куропаток перекраска покровов носит более сложный характер (1, 7): у самца различают весеннее, летнее, осеннее и зимнее, а у самки — осеннее и зимнее оперение. Зайцы беляки были нами получены из Уральского зоологического парка, а белые куропатки вывозились с Южного Урала. Первоначально мы остановимся на изучении зависимости развития сезонных окрасок у указанных животных от внешних факторов и затем перейдем к рассмотрению внутреннего механизма этого процесса.

1. Влияние света на перекраску покровов у зайца беляка и белой куропатки. Линька и перекраска покровов у зайца и белой куропатки находятся в тесной связи с периодичностью функции гонад. Поскольку у теплокровных половой цикл контролируется фотопериодизмом, можно предположить, что этот фактор внешней среды ответственен и за перекраску покровов у зайца и белой куропатки.

Эксперименты по влиянию света на переокраску покровов у зайца-беляка были проведены на 6 самцах и 4 самках с 25 ноября по 1 июня в трех сериях. Источником света служили обыкновенные электролампы. К началу опыта у всех животных закончилась осенняя линька и развился зимний белый наряд. В первой серии (2 самца и 2 самки), начиная с 25 ноября, продолжительность освещения ежедневно увеличивалась на 15 мин. и была доведена до 15 час. в сутки.

На 15-часовом световом дне эти животные содержались до конца опыта (1 февраля). Во второй серии 2 самца с 25 ноября до 1 июня содержались в отсутствие света. Животные третьей серии (2 самца и 2 самки) служили контролем и содержались при нормальном освещении. Температурный режим во всех сериях был одинаковым. Под воздействием дополнительного освещения у зайцев первой серии во второй половине декабря началась течка и спаривание. В начале января у самцов и самок этой серии наступила линька и вскоре развился типичный летний наряд. Региональные особенности в смене зимней шерсти на летнюю сохранились нормальными, но линька протекала в более сжатые сроки. Под воздействием дополнительного освещения на верхней стороне туловища развилась палево-серая шерсть. Поперек груди развилась серовато-палевая, а на передней части морды, на лбу и на других участках тела — буроватая шерсть. У содержавшихся в отсутствие света самцов до конца опыта (1 июня) линька отсутствовала и сохранился белый зимний наряд. У животных контрольной серии замена зимней шерсти на летнюю началась только в конце марта и начале апреля.

Эксперименты по влиянию света на переокраску покровов у белых куропаток проведены в 3 сериях. Первая серия состояла из 3 опытных и 3 контрольных самцов. У всех птиц к началу опыта развился белый зимний наряд. В этой серии со середины ноября продолжительность суточного освещения ежедневно увеличивалась на 15 мин. и была доведена до 14 часов в сутки. Птицы контрольной серии содержались при нормальном освещении. Под воздействием дополнительного освещения у всех 3 самцов в середине декабря началась линька и развилось каштаново-рыжее весеннее оперение. У контрольных самцов линька отсутствовала и сохранился белый зимний наряд. Вторая серия на 10 птицах была проведена с 1 января по 1 марта. Этот опыт был поставлен за 2,5 месяца до начала весенней линьки. С 1 января у 3 самцов и 3 самок продолжительность суточного освещения ежедневно увеличивалась на 15 мин. и была доведена до 14 час. в сутки. 4 другие птицы (2 самца и 2 самки) служили контролем и содержались при естественном освещении. В результате под воздействием дополнительного освещения в конце января и начале февраля началась линька и сформировался окрашенный наряд. У самцов первоначально развился весенний, а позже — летний наряд. У самок, как и в норме, линька началась позже и развилось пестрое летнее оперение. Под воздействием дополнительного освещения у самцов имела место гипертрофия гонад и бровей; у самок — кладка яиц. У контрольных птиц линька отсутствовала, и у них сохранился белый зимний наряд. Третья серия была поставлена на 7 самцах и 7 самках. В этом эксперименте, начиная с 1 января, у части птиц (5 самцов и 5 самок) продолжительность суточного освещения ежедневно уменьшалась на 30 мин. и с 17 января по 1 июня животные содержались в отсутствие света. Куропатки контрольной серии содержались при нормальном световом дне. Начиная с 20 января, через каждые 15 дней у опытных и контрольных птиц ощипывались небольшие участки перьев на различных птерилиях. Исследования показали, что у содержавшихся в отсутствие света птиц регенерация перьев протекала медленно, и они неизменно сохраняли белую окрас-

ку. У контрольных птиц, напротив, после каждого ощипывания развивались окрашенные перья. В середине марта у них началась линька, в результате которой у самцов последовательно развился весенний и летний, у самок — летний наряд. У содержащихся в отсутствие света куропаток до конца опыта линька отсутствовала, и они сохранили зимний наряд. Характерно, что в отсутствие света у самцов и самок гонады и щитовидная железа находились в гипофункциональном состоянии.

Описанные эксперименты устанавливают, что у зайца беляка и белой куропатки сезонная переокраска покровов контролируется фотопериодизмом.

2. Внутренний механизм переокраски покровов нами изучен только у белых куропаток. Поскольку переокраска покровов у куропаток носит ярко выраженный сезонный характер, можно допустить, что она зависит от тех эндокринных желез, гормональная активность которых точно также подвержена сезонной изменчивости. В предыдущих исследованиях нами было показано, что этот процесс не зависит от половых желез⁽²⁾. Учитывая, однако, особенности линьки и приведенный выше факт, что в отсутствие света торможение в образовании пигмента связано с понижением функции тиреоида, можно допустить, что сезонная переокраска покровов у белой куропатки контролируется гормоном этой железы. Ответ на этот вопрос был получен в опытах тиреоидэктомии и гипертиреоза. Тиреоидэктомия была произведена у 2 самцов и 1 самки 25 апреля и 3 мая. Контролем служили 2 нормальных самца и 1 самка. К моменту операции у куропаток закончилась весенняя линька и развилось пигментированное оперение. Эффект тиреоидэктомии определялся на основании изучения окраски регенерировавших после ощипывания перьев. Наблюдения показали, что у тиреоидэктомированных птиц после ощипывания регенерация перьев протекала медленно и они всегда приобретали белую окраску. Характерно, что при ощипывании за 7—8 дней до операции вновь развившиеся перья приобретали мозаичную окраску: окрашенные вершины и белые основания. У контрольных птиц всегда развивались окрашенные перья.

Эксперименты гипертиреоза были проведены в двух следующих сериях. В первой серии 3 нормальным самцам тиреоидин скармливался, начиная с 19 ноября. В это время у всех птиц закончилась осенняя линька, и развивающиеся перья приобретали белую зимнюю окраску. Одному самцу таблетки тиреоидина скармливались в течение 8 дней по 200 мг ежедневно. Вскоре у этой птицы началась интенсивная линька мелкого оперения, и развившиеся перья приобрели летнюю самочью окраску. В этом эксперименте часто развивались мозаичные перья двух типов. Перья, начавшие развиваться еще до опыта, приобретали окрашенные основания и белые вершины; развившиеся же в результате экспериментальной линьки, напротив, характеризовались белыми основаниями и пигментированными вершинами. 2 другим самцам тиреоидин скармливался по 50 мг в течение 8 дней. У этих птиц до начала опыта были ошипаны отдельные перья на различных птерилиях. При дозе в 50 мг наблюдалась очень слабая линька, а развившиеся после ощипывания перья приобрели рыжеватую окраску только на голове и шее. У контрольных птиц после ощипывания развивались только белые перья. Вторая серия с гипертиреозом была проведена в феврале на 3 самцах и 2 самках из описанной выше серии, в которой птицы содержались в отсутствие света. Как уже указывалось, у этих птиц всегда развивались белые перья. За день до начала опыта у всех куропаток выщипывались перья на различных участках тела. Исследования показали, что и в этой серии эффект пигментации зависел от применяемой дозы тире-

оидина. При ежедневной дозе в 200 мг имела место интенсивная линька, и у птиц обоего пола развилось летнее самоцье оперение. Интересно, что сохраняющие в норме белую окраску перья брюха, махи и внутренние кроющие крыла приобретали желтоватую и рыжеватобурую (махи) окраску. При дозе в 50 мг у самцов и самок развился весенний самцовый наряд. У содержащихся в отсутствие света контрольных птиц после ошипывания развились только белые перья.

Результаты тиреоидектомии и гипертиреоза показывают, что сезонная перекраска покровов у белой куропатки контролируется гормоном щитовидной железы. Эксперименты с различными дозами тиреоидина вместе с тем позволяют допустить, что сезонные и половые различия в пигментации оперения у этих птиц могут быть поставлены в связь с половыми и сезонными различиями функции щитовидной железы.

Итак, развитие сезонных покровительственных окрасок покрова у изученных нами полярных форм из внешних факторов контролируется фотопериодизмом, а из внутренних — гормоном щитовидной железы. Свет воздействует на покровы через эндокринную систему, изменяя тиреотропную функцию передней доли гипофиза, как это установлено нами в других исследованиях (4, 5).

Добытые к настоящему времени данные показывают, что у всех теплокровных развитие сезонных окрасок определяется фотопериодизмом, но характер их гормонального контроля подвержен значительным изменениям. Во всем этом разнообразии можно выделить три основных типа развития: гонадогенный, гипофизогенный и тиреогенный. Два первых вида индукции характерны для формирования сезонных брачных окрасок. Эти признаки у отдельных видов могут детерминироваться гонадотропной субстанцией гипофиза (10), мужским и женским половым гормоном. При всех этих различных способах развития достигается, однако, один и тот же биологический эффект: синхронизация развития брачного признака с половым циклом. В случае, когда сезонный признак выполняет иную функцию, возникает другой механизм его развития. Этот новый тип индукции описан в настоящей статье у полярных форм, у которых сезонная покровительственная окраска развивается под контролем гормона щитовидной железы. Приведенные факты показывают, что характер морфогенетических корреляций в развитии сезонных признаков определяется их биологическим значением. Адаптивный характер поэтому носят не только сами признаки, но и механизмы их онтогенетической реализации.

Институт зоологии
Академии Наук УССР

Поступило
28 V 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ З. М. Михеев, Сб. Тр. гос. зоол. муз. МГУ, 5 (1939). ² Б. Г. Новиков, ДАН, 25, № 6 (1939). ³ Б. Г. Новиков, Механизм развития признаков пола у птиц в связи с эволюцией полового диморфизма, 1940. ⁴ Б. Г. Новиков, Научно-вспомогательный журнал КДУ, 6 (1947). ⁵ Б. Г. Новиков и Л. Фаворова, ДАН, 58, № 4 (1947). ⁶ С. И. Огнев, Звери СССР и прилежащих стран, 1940. ⁷ F. Salomonson, Moults and Sequence of Plumages in the Rock Ptarmigan (*Lagopus mutus*), 1939. ⁸ G. Y. Van Oordt, Roux'Arch., 139 (1936). ⁹ G. Y. Van Oordt and G. C. A. Yung, *ibid.*, 128 (1933). ¹⁰ E. Witschi, *Scientia* (Milano), 60 (1936).