



АКАДЕМИЯ НАУК СССР

А.А. ВОЙТКЕВИЧ

ПЕРО
ПТИЦЫ

А.Ч. Кошелев
Новосибирск, 1976г.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
ИНСТИТУТ МОРФОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ
имени А. Н. СЕВЕРЦОВА

А. А. ВОЙТКЕВИЧ

ПЕРО ПТИЦЫ

(МОРФОЛОГИЯ, РАЗВИТИЕ, ЛИНЬКА
И НЕЙРО-ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ)

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1962

ор
и

В
оч
рь
ос
з-з
рас
онс
дл
ост
но
при
ног
огн
со
ме
гоя
ко
ля
ин
ци
ет
нов
воз
ме
ия
ро
по
ва
мо
ра
ия

3

*Памяти друга,
талантливого исследователя-экспериментатора
Евгения Светозарова,
погибшего в бою с фашистскими варварами
под Воронежем,
посвящает свой труд автор*

ВВЕДЕНИЕ

Птицы среди других позвоночных животных выделяются высокой дифференциацией покрова, характеризующегося исключительным богатством структурных и цветных aberrаций. Перья, производные (дериваты, интегументы) кожи птиц, занимают особое положение в группе других гомологичных образований из-за сложности своего строения и развития. Перьевые фолликулы, располагающиеся у птиц с определенной топографической закономерностью, обладают способностью образовывать типичные для каждого участка кожи перья, мозаика которых в совокупности составляет гармоничный перьевой покров, несущий у отдельной особи гамму видовых, возрастных, половых и экологических признаков. Линька, обеспечивающая обновление, или замену, одного типа оперения другим, является одним из проявлений физиологической регенерации, протекающей в связи с целым комплексом физиологических сдвигов в организме.

Усиливающийся интерес биологов к процессам развития и смены перьевого покрова у птиц обуславливается рядом обстоятельств и в первую очередь теми, которые связаны с практикой птицеводства. Познание закономерностей перообразования является основной предпосылкой к направленному регулированию линек. Продуктивность сельскохозяйственных птиц, их выращивание и откорм не могут рационально регулироваться без учета данных о перообразовательном процессе. Составление рационов, установление сроков откорма и убоя птиц представляется возможным лишь при учете всего комплекса физиологических изменений в организме птицы в период линьки и перообразования. Отсюда вытекает необходимость регулирования характера, продолжительности и сроков линьки. В этой связи может быть упомянута важность этого в практике почтового голубоводства, поскольку перообразование и летные качества птиц тесно взаимосвязаны. Сроки гнездования птиц в природе, их сезонные миграции и перелеты находятся в прямой зависимости от состояния перьевого покрова.

Изучение перообразовательного процесса важно и с общебиологической точки зрения. Оперению птиц принадлежит большая роль в терморегуляции, в защите тела птицы от механических повреждений и в осуществлении полета. У многих птиц в период линьки сезонная смена оперения сочетается с заменой одного типа наряда другим, например брачным, имеющим значение в осуществлении функции воспроизведения потомства. Смена перьевого покрова сопровождается обновлением и других эпидермальных производных на теле птицы, в частности покровов клюва и ног. Периодическое обновление покровов представляет собой общее явление для позвоночных животных, претерпевшее длительную эволюцию и широко разнообразившееся в связи с видовой адаптацией. Выяснение природы развития и периодической смены производных кожи у позвоночных приобретает большое значение в связи с общей проблемой познания закономерностей морфогенных процессов в послезародышевый период жизни.

История интересующего нас вопроса имеет большую давность. Аристотель в «Истории животных» описывает явление смены покровов у животных и отмечает, в частности, сезонность обновления оперения у птиц. Работы К. Ф. Вольфа на зародыше курицы положили начало широким исследованиям эмбриональных стадий (см. Гайсинович, 1961). Удобства, которые представляет яйцо птицы для экспериментальных вмешательств эмбриолога, явились поводом и для ряда морфологических исследований перьевого покрова.

Обстоятельные исследования структуры, окраски, развития и смены перьев относятся к прошлому столетию. Эти труды, наряду с многочисленными описательными данными, содержат отдельные попытки экспериментального анализа перообразовательного процесса. А. Богданов (1858а, б) впервые дал рациональное объяснение природы различной окраски оперения птиц. В. Львов (1887) представил тщательно аргументированное микроскопическое исследование основных структур и процесса развития элементов пера. В результате этих работ, а также аналогичных исследований Самуэля (Samuel, 1870), Штудера (Studer, 1873), Дэвиса (Davis, 1889), Стронга (Strong, 1902а, б) и других авторов была установлена общая схема развития пера, прослежены особенности становления отдельных структурных элементов перьев различной организации, а также выявлены характерные черты в формировании перьевого покрова у разных видов птиц. Последующие работы в значительной мере дополнили и детализировали данные о перообразовательном процессе, осветили ряд спорных вопросов о происхождении и образовании структурных элементов пера.

К. Ф. Рулье (1855) собрал обширный материал, демонстрирующий зависимость развития окраски покровов позвоночных, в частности оперения птиц, от условий внешней среды. Н. А. Се-

верцов (1856) дал непревзойденное для своего времени описание сложной зависимости периодических явлений (в их числе линьки) от внешних условий у птиц и других животных. О научном значении работы Н. А. Северцова в свое время А. Богданов писал: «Если бы сочинение это явилось на языке вполне доступном европейским ученым, а не сделалось им известным по коротким извлечениям из него, то орнитология европейская обогатилась бы более, чем от десятка великолепных путешествий»...

В дальнейшем морфологические и физиологические исследования способствовали более тщательному изучению закономерностей развития перьевого покрова и его обновления в период линьки. Эмпирическим путем было показано влияние гормона щитовидной железы на рост, пигментацию и смену перьев (Завадовский, 1923—1927), а также зависимость полового диморфизма в структуре и рисунке перьевого покрова от гормональных влияний (Goodale, 1914—1918; Pezard, 1912—1928; Завадовский, 1922). В работах Ларионова (1934—1955) и его сотрудников изучены закономерности естественной линьки и регенерации оперения у ряда форм сельскохозяйственных и диких видов птиц и аргументированы рациональные основы регуляции обновления перьевого покрова. В последние два десятилетия проведен дифференцированный анализ становления тончайших структур пера и их пигментации в зависимости от гормональных влияний (Juhn, 1933—1958; Lillie, 1931—1956; Willier, 1941—1953).

Настоящее исследование не претендует на охват всего комплекса имеющихся сведений о перообразовательном процессе. На основании изучения литературных данных и результатов собственных экспериментов мы пришли к заключению о возможности выделить из всей совокупности условий и компонентов, участвующих в перообразовательном процессе, три основных звена. А именно, перообразующая ткань с ее локальными свойствами для каждой птерилии и отдельного перьевого фолликула. Этот морфологический комплекс, с мозаикой местных физиологических особенностей, находится в функциональной зависимости от общих для организма регулирующих влияний, среди которых на первый план следует поставить нейро-гормональные. Без участия этого звена, т. е. вне нейро-гормональных влияний, перообразующая ткань не в состоянии осуществлять характерный комплекс морфогенеза. В свете новейших экспериментальных данных перьевые сосочки рассматриваются в качестве своеобразных «рецепторов», избирательно реагирующих на гормоны. Наконец, имеется тесная зависимость нейро-гормональной регуляции перообразовательного процесса от условий внешней среды.

В историческом развитии птиц условия среды повлекли возникновение различных адаптаций, одним из примеров которых является периодическая смена покровов. Характер и сроки обновления

покровов у разных видов птиц отражают приспособление к конкретным условиям их существования. Исторически закрепилась ритмичность основных биологических процессов, обусловленных сезонными изменениями в комплексе условий среды. Влияния внешней среды, опосредуемые через нейро-эндокринную систему, включаются в общие физиологические процессы, имеющие отражение в различных морфогенных процессах.

В последние годы собран значительный материал относительно значения нервной системы и гормональных начал желез внутренней секреции в различных биологических процессах. При анализе роли нервной системы в регуляции формообразования следует учитывать ее значение как фактора координации, обеспечивающего целостность организма, ее значение для функции желез внутренней секреции и для местных физиологических процессов в самой перообразующей ткани. Касаясь, например, участия нервной системы в регуляции эндокринных функций, нельзя не учитывать и ее влияния на свойства различных тканей, а также на их реактивность по отношению к гормональным веществам.

В настоящее время не представляется возможным группировать железы внутренней секреции не имеющие отношение к перообразовательному процессу и индифферентные к нему. Вместе с тем имеющийся фактический материал дает основание выделить триаду эндокринных органов, гормоны которых для процессов роста, развития и дифференцировки пера имеют явно доминирующее значение. Мы имеем в виду следующие железы: нижний придаток мозга (гипофиз), щитовидная и половые. Гормональные начала гипофиза, его передней доли, как известно, влияют на уровень активности двух других названных желез, в связи с чем участие последних в перообразовании может быть установлено при учете функционального состояния железистой доли гипофиза. Функция гипофиза, в свою очередь определяется его тесными связями с гипоталамическим отделом головного мозга, в котором раздражения со стороны внешней среды и импульсы от органов и тканей трансформируются в эффекторные воздействия вегетативной природы. Влияние гормонов на обмен веществ осуществляется, таким образом, под непосредственным контролем центральной нервной системы. Известно, что влияние таких внешних раздражителей, как температура и свет, опосредуется нервным путем, но в передачу эфферентных нервных импульсов при этом более вовлекаются гипофиз и щитовидная железа.

Нашей основной задачей являлось экспериментальное изучение роли гормональных начал в развитии и смене перьев птиц с одновременным анализом результатов других исследователей. Наша работа велась в течение последних 30 лет. В начале исследований был выяснен характер связи между каждой из перечисленных выше желез и перообразованием при нормальном его осуществлении. С этой целью наблюдалась зависимость между изме-

нением функции железы и временем активизации перообразовательной ткани. На следующем этапе проводились наблюдения за состоянием одного из компонентов такой связи в условиях экспериментального изменения другого компонента. Изучение взаимозависимости между функцией железы и развитием оперения как в норме, так и в эксперименте осуществлялось в динамике, с учетом последовательности фаз перообразовательного процесса.

Течение перообразовательного процесса при экспериментальном изменении активности железы изучалось в такой последовательности: 1) при уменьшении количества гормона в организме путем ослабления функции железы; 2) при выключении железы и дополнительном введении, в целях компенсации ее гормонального начала в организм извне, 3) при увеличении количества гормона в организме путем повышения функции собственной железы, или при избыточном введении одноименного гормона.

Нам, конечно, могут указать на то, что каждая из названных методик сама по себе не лишена недостатка. Так, в отношении первой могут быть отмечены затруднения, встречающиеся при выявлении железы, имеющей отношение к морфогенному процессу. В отношении второй и третьей методик — экспериментального изменения гормонального уровня — следует отметить, что при крайних вариациях (т. е. при полном выключении железы или при введении избыточного количества гормона) в организме могут произойти столь значительные физиологические сдвиги общего характера, что полученные данные нельзя будет экстраполировать на нормальный процесс преобразования. Следовательно, каждая из этих методик не могла иметь самостоятельного значения. Однако в совокупности они позволяют выяснить, действительно ли между перообразованием и железой имеется причинная зависимость. Таким образом, возможные возражения не опорочивают основных методик исследования, а лишь заставляют при анализе полученных данных учитывать их слабые стороны. Последовательность в применении названных методик являлась необходимым условием для выяснения природы отношений между перообразовательным процессом и тремя эндокринными железами.

Основному экспериментальному разделу нашего исследования мы предпослали некоторые данные о морфологии, развитии и смене перьев, основывающиеся на литературных материалах и собственных многолетних экспериментальных исследованиях. Параллельно с описанием архитектоники и рисунка перьев прослежены основные закономерности их смены в связи с топографией птерилий на теле птицы. Эти данные предварительного изучения составили основание для выявления этапности перообразовательного процесса, что способствовало точности экспериментального анализа. Выявление этапности было необходимо как в отношении развития отдельных перьев, так и в отношении перьевых покро-

вов, последовательно и многократно сменяющихся в процессе индивидуального развития птицы. Так, при изучении свойств перообразующей ткани отмечался характер закладки и развития структурных элементов пера, затем рассматривалось течение линьки и в заключение проводился анализ путей управления этим процессом. В ходе экспериментального исследования было изучено соотношение между ростом и дифференцировкой пера, взаимодействие между перьевыми зачатками и развивающимися перьями, а также изучены особенности группового развития перьев.

В данном вступительном разделе мы не пытались осветить всю совокупность последовательных фаз перообразовательного процесса, в отношении которых предполагалось проследить влияние гормональных начал. Нам казалось более целесообразным сделать необходимое обобщение в заключительном разделе, где процесс перообразования рассматривается уже в свете полученных данных о взаимодействии перообразующей ткани и различных гормональных влияний, контролируемых нервной системой.

I. СТРОЕНИЕ, ОКРАСКА, РАЗВИТИЕ И СМЕНА ПЕРЬЕВ

В результате многочисленных морфологических работ различных авторов всесторонне изучена структура пера и ее различные вариации у разных видов птиц. Выявлены закономерности развития перьев, отличающихся топографическими и функциональными особенностями. Установлена природа разнообразных окрасок и выявлены основные механизмы пигментации. Получены обстоятельные данные о возрастных и сезонных изменениях в покровах, а также линьках у птиц разного таксономического положения в связи с их экологией. Новейшие наблюдения и эксперименты конкретизировали данные о развитии структуры пера в связи с формированием адаптационного рисунка покрова. Обобщения в интересующей нас области делались уже неоднократно нашими предшественниками. В этой связи следует сослаться на руководства и сводки Н. А. Холодковского и А. А. Силантьева (1901), М. А. Мензбира, (1909), Бидермана, (Biedermann, 1926—1928), Штреземана, (Stresemann, 1927), Гребельса (Gröbels, 1932—1936), А. Я. Тугаринова (1932—1941), С. А. Бутурлина и Г. П. Дементьева (1934). Вильтера (Vilter, 1935), Л. М. Шульпина (1940), Г. П. Дементьева (1940б), Лилли (Lillie, 1942), В. Ф. Ларионова (1945), О. Хейнрота (1947), Вильера (Willier, 1953), Юрэ (Juhre, 1959), Стефанеску, Баласеску и Северина (Stefanescu, Balasescu a. Severin, 1961).

Объектом наших исследований были преимущественно контурные перья, формирующие окончательный (дефинитивный) покров птицы. Поэтому мы считали необходимым предварительно изложить основные сведения по морфологии контурного оперения. Этим данным мы предпослали краткое описание первичного покрова (зародышевого пуха), примитивная структура которого обладает рядом признаков, общих с дефинитивным покровом. Зародышевый пух представляет собой своеобразный упрощенный эскиз более сложного образования, каким является дефинитивное перо взрослой птицы.

ПЕРВИЧНОЕ ПЕРО

Зародышевый, иначе ювенальный пух, или первичное перо (neoptile), образующий птенцовый наряд (neosoptiles), является первым покровом птицы, который развивается нередко еще в период зародышевой жизни в яйце. Наблюдается зависимость между степенью развития ювенального пуха и общей дифференцировкой птицы к моменту вылупления (Riddle, 1908a; Rand, 1954; Wetherbee, 1957; Никитина, 1955; Денисова, 1958; Приклонский, 1958). Птенцы группы так называемых птенцовых птиц вылупляются голыми или слабо опушенными. Различия в степени опушенности у птенцовых птиц находятся в зависимости от экологических условий: птенцы открыто гнездящихся воробьиных птиц имеют более развитый пуховой наряд, чем птенцы закрыто-гнездящихся птиц. Птенцы группы так называемых выводковых птиц вылупляются с хорошо развитым пуховым покровом. Зародышевый пух, как правило, не является самостоятельным образованием, а представляет собой измененную верхнюю часть первых контурных перьев. Перьевой фолликул в начальной фазе развития образует первичное пуховое перо; в следующую фазу — контурное перо.

Основание первичного пера образовано небольшим цилиндрическим очинком, от которого непосредственно отходят несколько (8—12) первичных бородок, несущих более мягкие вторичные бородки. У многих водоплавающих птиц бородки прикрепляются к примитивному стержню, что сближает такую структуру с организацией некоторых дефинитивных перьев. Первичные бородки зародышевого пуха имеют общие признаки в строении с бородками окончательного пера (особенно в его пуховом отделе); они состоят из клеток двух видов, образующих наружную и внутреннюю части бородки. Клетки, образующие вторичные лучи (бородки) расположены в один ряд, размеры их по мере удаления от первичной бородки постепенно уменьшаются. В местах соединения клеток имеются небольшие утолщения. У некоторых птиц эмбриональный пух окрашен; у некоторых выводковых неравномерное распределение окраски приводит к образованию примитивного рисунка покрова. Наличие пигмента в зародышевых перьях отмечается и у птиц, у которых дефинитивный покров лишен соответствующего пигмента (розовые пеликаны).

В первый период развития (у разных птиц в разное время, но, как правило, на 4—7-й день зародышевой жизни) зачаток эмбрионального пера имеет сходство с зачатком чешуи рептилий (Львов, 1887; Gadow, 1891; Riddle, 1908a, б; Vilter, 1935). Он представлен небольшим сгущением мезенхимных клеток, покрытым тонким слоем эпидермиса. Клетки эпидермиса интенсивно делятся и образуют чехлик над быстро увеличивающимся мезенхимным сосочком. Последующий рост такого зачатка пера сочетается с опусканием его, а также прилежащих к нему тканей,

в более глубокие слои кожи. В результате двух противоположно направленных процессов (погружение зачатка в толщу кожи и его поступательный рост) происходит образование перьевой сумки, стенки которой формируются участками эпидермиса, продолжающимися непосредственно в чехлик зачатка. Увеличение размеров молодого перьевого пенька происходит преимущественно за счет размножения клеток, составляющих основание эпителиального цилиндра, в его так называемой генеративной зоне. Поступательный рост пенька сочетается с прогрессирующей дифференцировкой его апикального отдела. Формирование структурных элементов пера идет за счет эпителиальных клеток, поведение которых в разных участках оказывается неодинаковым. Поверхностный слой клеток, соответствующий *stratum corneum*, сильно уплощаясь, постепенно ороговеет и, увлекая часть клеточного материала из более глубоких слоев, образует тонкий прозрачный перьевой чехлик, отделяющийся затем от глубоких слоев *stratum germinativum*, клетки последних дифференцируются относительно медленно и образуют основные структурные элементы пера.

Под чехликом располагается пласт эпителиальных клеток, отделяющийся базальной мембраной от соединительнотканного сосочка. Клетки такого пласта в результате многократных неравномерных делений образуют гребни выпячивания внутрь сосочка. Такие эпителиальные складки располагаются параллельно друг другу вдоль главной оси перьевого пенька, на равном от нее расстоянии. Размер этих гребней более значителен в апикальном отделе пенька, они постепенно уменьшаются и сходят на нет по направлению к его основанию. В промежутки между эпителиальными гребнями вырастают участки соединительнотканного сосочка, обладающего мощной капиллярной сетью, обеспечивающей питание эпителиальных клеток. Процесс взаимного вставания эпителиальных складок и соединительнотканых выростов, начавшись в верхней части молодого пенька, по мере его роста, постепенно распространяется на нижележащие участки. Завершение дифференцировки боронок пера сопровождается прогрессирующей ишимией, отмиранием соединительнотканых элементов и высыханием сосочка.

Основной особенностью организации первичного пера у многих птиц является радиальная закладка боронок. Из эпителиальных клеток образуются бороночки зародышевого пера. Такие клетки неодинаковы по величине; из них наиболее крупными являются клетки, располагающиеся ближе к сосочку. Общей особенностью организации первичных эпителиальных складок — гребней, является градиция в величине образующих их клеток, уменьшающихся в направлении от центра к периферии. В каждой первичной эпителиальной складке ее среднюю часть занимают более крупные клетки, образующие позже бороночку первого порядка. Клетки, располагающиеся правильными рядами на периферии

складки, формируют вторичные бородки, прикрепляющиеся в определенной последовательности и строгой геометрической ориентации по отношению к первичной бородке. В дальнейший период происходит вытягивание клеток обеих категорий в сочетании с прогрессирующим ороговением (кератинизацией); эти оба процесса охватывают сначала апикальный отдел перьевого пенька — верхние части бородок, т. е. участки, закладка которых во времени произошла наиболее рано.

Процессу ороговения предшествует вакуолизация цитоплазмы и взаимное сдавливание клеток, которые непосредственно участвуют в формировании каждой бородки. Процесс кератинизации как бы фиксирует постоянную структуру весьма динамичного образования, клетки которого перед этим приняли многогранную форму под влиянием сил взаимного давления. Скорость роста разных радиально располагающихся участков эпителиальной части перьевого пенька неодинакова. Она является наибольшей в периферических частях (в области наружного перьевого чехлика) и относительно незначительна в частях, расположенных в непосредственной близости к сосочку. Верхушки формирующихся бородок первого порядка прикреплены к внутренней поверхности чехлика и этим объясняется их интенсивное вытягивание и изгибание по мере роста. Общее направление процесса ороговения в перьевом пеньке представляет как бы равнодействующую двух векторов: от верхних, рано возникающих частей пера, к нижележащим (апикально-базальное направление) и одновременно — от периферических к центральным частям эпидермального чехла.

После того как процесс ороговения достигает основания бородок, начинается постепенное образование короткого очина, к верхней части которого прикрепляются основания бородок. Образование первичного пера не во всех случаях заканчивается формированием маленького очина, а нередко, как отмечал еще Мензбир (1909), пуховые бородки непосредственно продолжают в бородки опахала или в стержень следующего контурного пера. Эта связь между двумя генерациями оказывается настолько тесной, что первичный пух выталкивается растущими контурными перьями, оставаясь некоторое время прикрепленным к кончикам бородок дефинитивного пера. У некоторых птиц зародышевый пух укрепляется непосредственно в коже. У них завершение развития и роста зародышевых перьев сочетается с закладкой зачатков перьев гнездового (ювенального) покрова.

Замена первичного пуха на перья ювенального покрова происходит у разных птиц в разное время. У одних, например у водоплавающих птиц, первичный пух сохраняется в постэмбриональной жизни очень долго, у других, например у *Megaradiis freycinnti*, сбрасывается еще в скорлупе яйца, так что вылупившиеся птенцы обладают контурным оперением.

ОКОНЧАТЕЛЬНОЕ (ДЕФИНИТИВНОЕ) ПЕРО

СТРОЕНИЕ

Организация и микроскопическая структура дефинитивного пера неоднократно являлись объектом тщательных исследований (Clement, 1876; Strong, 1902a, б; Riddle, 1907, 1908б; Miller, 1937; Sick, 1937; Auber a. Appleyard, 1955). Окончательные перья, образующие дефинитивный наряд (teleoptiles) птиц, делятся на три группы: контурные (pennae), пуховые (plumae) и волосовидные (filoplumae). Следует дополнительно указать на наличие в коже головной области особых осязательных волосков (vibrissae). Орнитологи выделяют в покрове некоторых птиц, в частности ночных, промежуточную группу, так называемых полупуховых перьев (semiplumae).

Контурные перья (для примера можно указать на крупные перья крыльев и хвоста — маховые или рулевые) состоят из осевого стержня (scapus), от которого на определенном уровне отходят в обе стороны ветви более тонкой структуры, образующие в совокупности плотную эластичную пластинку — опахало (vexillum), точнее две его симметрично располагающиеся части: внешнюю и внутреннюю. Нижняя часть стержня, так называемый очин (calamus), представляет собой полый цилиндр, в закругленном основании которого находится углубление (umbilicus inferior), включающее покоящийся зачаток пера следующей генерации. В верхней части очин, постепенно суживаясь, переходит в опахальную часть стержня (rachis). В отличие от очина, имеющего в поперечном сечении круг или овал, стержень имеет четырехгранную форму. В месте перехода очина в стержень на нижней поверхности стержня находится еще одно углубление (umbilicus superior), от которого начинается бороздка, идущая к верхушке стержня. В некоторых случаях в это углубление с внутренней стороны входит стержень добавочного пера (hyporachis), размеры которого у казуаров не уступают размерам основного стержня. Наружная сторона, как и поверхность всего пера, выпуклая по короткой и длинной осям.

По бокам стержня, начиная от umbilicus superior, ближе к его наружной поверхности, симметрично прикрепляются бороздки первого порядка (rami), образующие последовательно: шелковистую (самую нижнюю), пуховую (среднюю) и контурную (верхнюю) части опахала (рис. 1). Размеры контурной и пуховой частей опахала варьируют в широких пределах в зависимости от расположения и функционального назначения пера. В общем покрове на теле птицы пуховая часть перьев прикрывается контурными частями опахал соседних перьев.

В дефинитивном пере бороздки первого порядка несут на себе симметрично расположенные бороздки второго порядка (radii),

к которым, в свою очередь, прикрепляются бородки третьего порядка (hamuli), представляющие собой только выросты ороговевших клеток, имеющие форму шпичиков или крючочков (hamulae), или же вытянутых волосков (cilie).

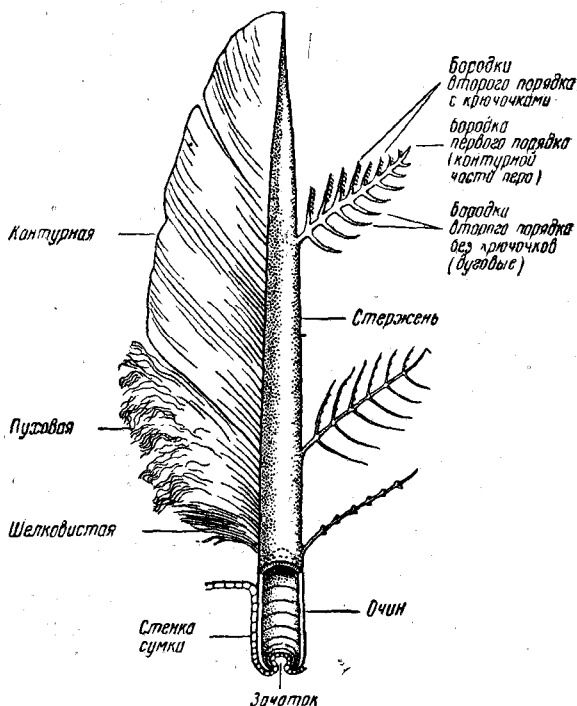


Рис. 1. Схема строения контурного пера

Для нижней, шелковистой части опахала характерно рудиментарное состояние бородок второго порядка. В пуховой части опахала бородки первого порядка имеют развитые radii, лишённые, однако, бородок третьего порядка — волосков и крючочков. Наличие последних является характерным признаком для контурного отдела в опахале пера. Контурная часть образована упругими, постепенно утончающимися бородками первого порядка, которые симметрично располагаются на стержне и несут на себе бородки второго порядка. Верхний ряд бородок второго порядка снабжен упомянутыми крючочками. Накладываясь на смежные бородки соседнего луча, лишённые крючочков, они обеспечивают прочное сцепление системы параллельных бородок, а тем самым и всего опахала. Строение крючочков и их число — постоянно для каждой формы птиц и рассматривается многими орнитологами в качестве видовых признаков.

Стержень пера и бородки первого порядка образованы клетками трех родов, располагающимися хорошо отличимыми слоями: 1) поверхностный слой, или кутикула (*cuticula*); 2) корковый (*substantia fibrosa*) и 3) мозговой (*substantia medullaris*). Работами Клейна (Klein, 1949), Келсо (Kelso, 1952), Дризена (Driessen, 1955) и Брюжа (Bruge, 1956) в условиях фазово-контрастного, ультрафиолетового и обычного микроскопирования выявлена широкая гамма цитологических вариаций для каждого из трех родов кератинизированных клеток.

Кутикула, образованная ороговевшими плоскими эпителиальными клетками, окружает тонким прозрачным слоем нижележащий корковый слой. Она хорошо выражена на очине и на наружной поверхности стержня контурного пера.

Корковый слой представлен плотно спаявшимися веретенообразными и сильно уплощенными клетками (Auber, 1955).

Мозговой слой образован многогранными клетками разного размера, полости которых заполнены воздухом. Эти особенности обеспечивают большую прочность при чрезвычайной легкости перьев (Дементьев, 1940б; Phillip, Lagermann a. Graten, 1950; Auber a. Appleyard, 1951; Шестакова, 1953).

Микроскопическое изучение структуры первичных бородок у голубей, кур, фазанов, индеек, куропадок и многих воробьиных птиц позволило сделать заключение, что клетки кутикулярного, коркового и мозгового слоев у разных птиц настолько различны, что могут рассматриваться в качестве систематического признака (Chandler, 1916; Hosker, 1936, б).

Пуховые перья характеризуются наличием многочисленных длинных первичных бородок, несущих мягкие вторичные бородки без крючочков. Строение бородок пуховых перьев по существу не отличается от бородок первичного зародышевого пуха. Бородки пухового пера прикрепляются своими основаниями или к слабо развитому стержню, переходящему в короткий очин, или же непосредственно к очину, который погружен в небольшую перьевую сумку.

Волосовидные, или нитевидные, перья состоят из очень тонкого стержня; опахало часто отсутствует, иногда оно представлено небольшим участком на верхнем или нижнем концах пера. Волосовидные перья укрепляются непосредственно в коже или соединяются с контурными перьями. В расположении волосовидных перьев, как и контурных, имеется определенная закономерность (Fehringner, 1912; Pfeffer, 1952).

Можно указать еще на несколько эпидермальных производных, имеющих узкое значение, гомологичных обычным перьям.

Таковы, например, кисточкообразные перья, располагающиеся в области копчиковой железы; они выполняют роль фитиля, обильно пропитывающегося жирно-восковым секретом копчиковой

железы. Интересно, что у птиц, у которых копчиковая железа отсутствует (козодой и цапли), функцию защиты перьевого покрова от намокания выполняют сильно измененные перья, образующие в совокупности так называемые пудретки. Располагаются они в опранных местах — грудь, надхвостье. Под воздействием клюва птицы они легко распадаются на мелкие частицы и переносятся затем на поверхность покрова.

Перед описанием процесса развития дефинитивного контурного пера необходимо специально остановиться на вопросах терминологии, поскольку разные авторы под одними и теми же терминами нередко подразумевают нетождественные образования.

Под термином «перообразующая ткань» мы подразумеваем как систему всех морфологических элементов кожи, участвующих в образовании новых перьев, так и совокупность их физиологических свойств, проявляющихся, в частности, в весьма высокой реактивности к нейро-гормональным влияниям.

«Перьевого фолликул» — участок перообразующей ткани, представляющий собой совокупность оформленного перьевого зачатка, перьевого сумки и прилежащих частей соединительнотканного слоя кожи.

«Зачатки пера», называемые некоторыми авторами перьевыми зародышами или эмбрионами пера, являются комплексным образованием, состоящим из мезенхимного (соединительнотканного) сосочка и покрывающего его эпителиального чехлика; их первичная закладка происходит в зародышевый период развития птицы.

При окончании роста каждого пера обычно образуется закладка — зачаток нового пера, который располагается в сферическом углублении в основании очина сформированного пера, в его umbilicus inferior.

«Перьевого сосочек» — мезенхимная, соединительнотканная часть перьевого зачатка, обильно васкуляризованная и интенсивно разрастающаяся в процессе развития молодого пера. Некоторые авторы называют этот сосочек и покрывающий его эпидермальный чехлик «бластемой пера», пытаются отождествить обновление перьевого покрова с процессом репаративной регенерации. Мы не считаем целесообразным такое отождествление, поскольку между развитием пера и явлениями репаративной регенерации имеются существенные различия. Они выявляются прежде всего в том, что развитие нового пера обычно начинается с готового зачатка, находящегося в течение продолжительного времени в «покоящемся состоянии». Регенерационная бластема, возникающая на ампутационной поверхности, является промежуточным динамичным образованием в формообразовательном процессе, не сохраняющим продолжительное время свою морфологическую организацию. Едва ли можно считать тождественными: образование, возникающее непосредственно после ампутации органа, и

оформленный покоящийся перьевой зачаток, развивающийся в перо определенной формы и структуры.

Позже будет показано, что после удаления незрелого пера началу развития нового пера предшествует закладка перьевого зачатка. В этом случае возможна аналогия с процессом репаративной регенерации, так как при этом область повреждения предварительно «не подготовлена» к образованию регенерата, хотя и обладает регенерационными потенциями.

«Производящая, иначе генеративная, зона», matrix — область в основании перьевого зачатка, а позже — в основании перьевого пенька — представлена комплексом кольцеобразно располагающихся и интенсивно размножающихся эпителиальных клеток.

«Пенек пера» — образование, развившееся из перьевого зачатка, в период от начала роста до раскрытия верхней части опахала; характеризуется максимальной васкуляризацией и гиперемией. С момента развертывания опахала следует говорить уже не о пеньке, а о молодом или незрелом пере.

«Перевой чехлик» — слой сильно уплотненных ороговевших пластинчатых клеток эпидермиса, одевающий пенек снаружи и последовательно разрушающийся в верхнем отделе, по мере развертывания опахала.

«Сумка пера» — образована тонким слоем эпидермиса (называемого иногда стенками перьевого фолликула), опустившимся еще в период зародышевого развития глубоко в кориум. Эпителиальные границы сумки хорошо выражены, границы соединительнотканной части менее отчетливы.

«Регенерация пера» — процесс развития нового пера после удаления или нарушения целостности незрелого пера-предшественника. Этот термин не вполне удачен, но удобен при изложении для отличия явлений развития новых перьев из готовых зачатков в период естественной линьки. В отношении же развития пера из имеющегося готового зачатка не приходится говорить о регенерации, т. е. о восстановлении или точнее о новообразовании, так как здесь имеет место лишь продолжение развития сформированного ранее зачатка пера.

РАЗВИТИЕ

Как уже указывалось, развитию окончательного пера предшествует образование перьевого зачатка. Последний находится в углублении очина своего предшественника в покоящемся состоянии до тех пор, пока не произойдет его активизация естественным (во время линьки) или искусственным путем (при удалении предыдущего пера).

Развитие же первой генерации окончательных перьев происходит из перьевых зачатков, представляющих продолжение очин эмбрионального пуха. Имеются значительные видовые различия

в сроках закладки и развития перьевых зачатков. Например, у кур развитие дефинитивных перьев на ряде птерилий начинается еще в зародышевый период, в яйце; у голубей же — через несколько дней после вылупления, у уток — только через несколько недель после вылупления.

Познакомимся с морфологией перьевого зачатка и развитием контурного пера. Микроскопические исследования в этой области производились неоднократно, и мы сошлемся на данные описательных и экспериментальных работ Штудера (Studer, 1873, 1878), Клее (Klee, 1886), В. Львова (1887), Дэвиса (Davis, 1899), Бидермана (Biedermann, 1926—1928), А. В. Рахманова и В. Н. Возной (1932), Лилли (Lillie, 1932—1944), Вильгера (Wiltter, 1935), Фрилинга (Frieiling, 1936а, б), А. А. Передельского (1941), И. А. Троицкого (1948), а также результаты наших наблюдений (А. А. Войткевич, 1947).

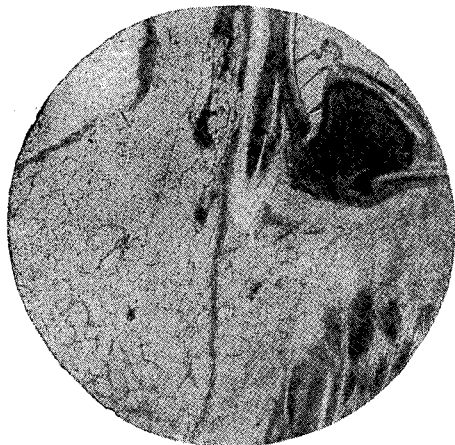


Рис. 2. Зачаток контурного пера, расположенный в основании очина (спинная птерилия голубя) ($\times 72$)

Перьевого зачаток, как было отмечено выше, представляет собой совокупность соединительнотканного сосочка (пульпы) и эпителиального колпачка, являющегося выпячиванием дна перьевой сумки (рис. 2). Эпителиальные клетки зачатка не одинаковы по размерам и строению, они располагаются в несколько слоев, из которых наружный слой уплощенных клеток подвергся уже кератинизации. Распределяются клетки соединительнотканного сосочка в две зоны: верхняя — образована уплощенными, рыхло расположенными клетками, нижняя (по своей локализации соответствует расположению matrix'a) представлена более плотно лежащими округлыми клетками.

При выдергивании зрелого пера может оказаться поврежденным находящийся под ним зачаток пера. В таком случае формирование новой закладки будет отличаться от развития пера во время естественной линьки. Повреждение покоящихся перьевых зачатков при выдергивании зрелых перьев наблюдается чаще в период предшествующий началу линьки или во время линьки (особенно у уток), когда начинается рост перьевых зачатков под невыпавшими еще старыми перьями. Мы не наблюдали повреждения зачатков после ощипывания перьев у разных птиц в другие сезоны. Цельность зачатка при механической утрате старых перь-

18

ев обеспечивается эластичностью самого зачатка и наличием покрывающих его нескольких слоев ороговетших клеток.

В первом зачатке и в окружающих его тканях происходят значительные изменения уже в начальной стадии развития. Признаки пролиферации можно отметить через несколько часов после активизации перьевого зачатка. Изменения, которые в это время происходят, заключаются в увеличении клеточного материала в базальном отделе зачатка, особенно в его генеративной зоне. Начало развития перьевого зачатка сочетается с интенсивным разрастанием соединительнотканного сосочка (пульпы), усилением его кровоснабжения, сильно прогрессирующим впоследствии. В кульминационный период развития пера вес васкуляризованного сосочка в среднем в три раза превышает вес сформированного пера. Суммарный вес пульпы всех обновляющихся в период линьки перьев составляет четвертую часть общего веса птицы (Lillie, 1940).

В пульпе пенька особенно быстро увеличивается сеть широких синусоидных капилляров, геометрически правильно располагающихся в периферических частях сосочка и частично контактирующих с эпителиальным субстратом развивающегося пера. Гофф (Goff, 1949), применяя метод микроинъекции нейтральной краски, изучил на тотальных препаратах организацию сосудистой системы в соединительнотканых компонентах перьевых зачатков и пеньков. По мере роста зачатка пера быстро развивается сеть периферических сосудов, располагающихся по периферии сосочка и объединяющихся на вершине соединительнотканной пульпы в единый центральный сосуд. Поскольку капилляры не проникают в эпителиальный цилиндр перьевого пенька, следует, что все части формирующегося пера снабжаются пластическим материалом диффузно (Peska, 1927; Saunders, 1950). С усилением васкуляризации увеличивается количество нервных волокон, пронизывающих сосочки пера. Напомним, что, наряду с субэпителиальными нервными сплетениями, разветвляющимися под эпителием, имеются специальные нервы, охватывающие перьевую сумку и дающие ветви непосредственно в сосочек развивающегося пера (Рахманов и Возная, 1932).

В строении и характере развития зародышевого пуха и окончательных контурных перьев имеется ряд общих черт, но вместе с тем между ними наблюдаются и существенные различия. В формировании последовательно сменяющихся покровов птицы в ее индивидуальном развитии находит свое частное отражение общий филогенетический принцип перехода от радиальной симметрии в расположении структурных элементов к билатеральной симметрии. Так, характерной особенностью в организации зародышевого пуха является радиальная симметрия, а в организации элементов контурного пера — билатеральная. В начальный период развития контурного пера уже обнаруживается своего рода «полярность»

как в активизации клеток сосочка, так и в изменении эпителиальной части перьевого зачатка. Формирование структурных элементов пера протекает наиболее активно в дорсальном отделе перьевого пенька там, где происходит образование стержня пера; менее интенсивным оказывается формообразовательный процесс в вентральной области перьевого пенька. Этим объясняется формирование билатерального контурного пера.

Развивающийся пеньек пера представляет собой утончающийся сверху цилиндр, который одновременно с ростом в длину быстро увеличивается в диаметре (рис. 3, а, б). По мере роста пенька верхний слой его эпидермиса утолщается за счет интенсивного уплощения кератинизирующихся поверхностных клеток, образующих наружный роговой чехлик. Постепенное разрушение верхних частей рогового футляра перьевого пенька и разворачивание сформированного опахала происходит обычно синхронно. Оба эти процесса нарушаются при местной денервации, при некоторых авитаминозах и могут иметь наследственный характер. Такого рода мутация была изучена Хаттом и Лонгом (Hutt a. Long, 1950).

Слой ороговевших клеток, обычно покрывающие перьевой зачаток и стенки перьевой сумки, постепенно слущиваются, обеспечивая скольжение неокрепшего пенька между упругими стенками сумки. Позже масса таких ороговевших клеток выносятся пеньком из сумки (рис. 4).

Еще до появления верхушки пенька над поверхностью кожи в его микроструктуре можно видеть отчетливые признаки морфологической дифференцировки, завершающейся ороговением кончиков бородок в самом апикальном отделе пенька (рис. 5).

В микроскопической картине молодого пенька, вершина которого вышла из отверстия перьевой сумки, выявляются три следующие зоны: 1) недифференцированная, или генеративная, зона (matrix), в нижней части которой происходит усиленное деление клеток, эту область иначе можно называть зоной размножения и роста; 2) зона дифференцировки (лежащая выше первой), в пределах которой клетки, приобретая ряд новых свойств, располагаются в определенном порядке; 3) зона ороговения, охватывающая остальную верхнюю часть пенька, в ее нижней части отмечается утолщение клеток эпителиальной части и вакуолизация клеток сосочка; в верхней же ее части завершается процесс ороговения эпидермальных и отмирания соединительнотканых клеток (рис. 6, 7, 8, 9).

В развитии контурного пера отмечается ряд этапов. Вскоре после начала роста перьевого зачатка, до появления признаков ороговения клеток наружного перьевого чехлика, в верхнем участке эпидермального цилиндра начинается первичная группировка эпителиальных клеток (ей предшествуют многократные деления клеток). Вначале клетки группируются в радиально

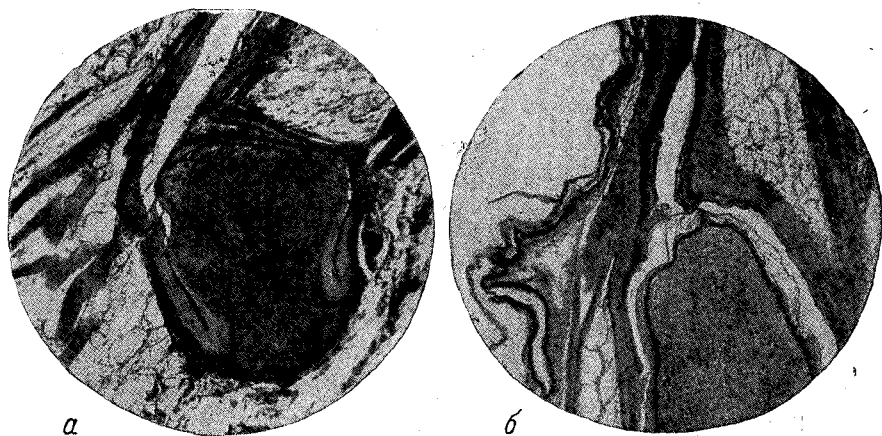


Рис. 3. Изменения в структуре зачатков перьев на первых этапах развития
a — через 48 час.; *б* — через 60 час. от начала роста (спинная птерилия голубя) ($\times 72$).
 Отслаивание ороговевших клеток с поверхности эпидермиса-молодого пенька и внутренней
 стенки перьевой сумки



Рис. 4. Скопление массы ороговевших клеток
 на верхушке перьевого пенька ($\times 280$)

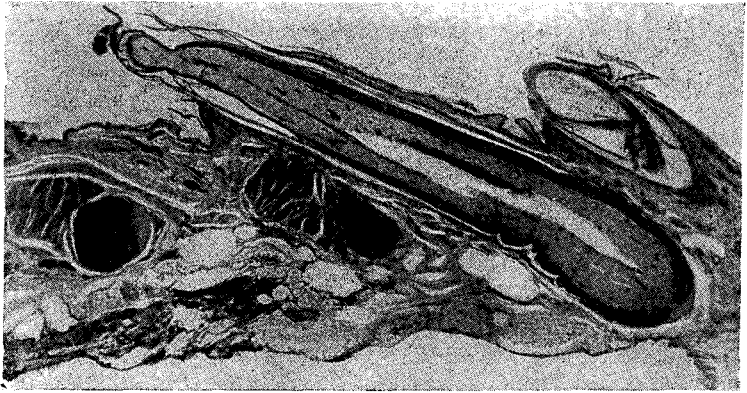


Рис. 5. Продольный разрез через пятидневный пеньек, его вершина вышла из перьевой сумки (спинная птерилия голубя) ($\times 20$). В основании пенька видно утолщение эпителиального слоя — область генеративной, производящей, зоны



Рис. 6. Утолщение эпидермальной стенки пятидневного пенька в области генеративной зоны ($\times 280$)



Рис. 7. Эпидермальная стенка пятидневного пенька в зоне дифференцировки. Начальная фаза закладки первичных бородок ($\times 280$)

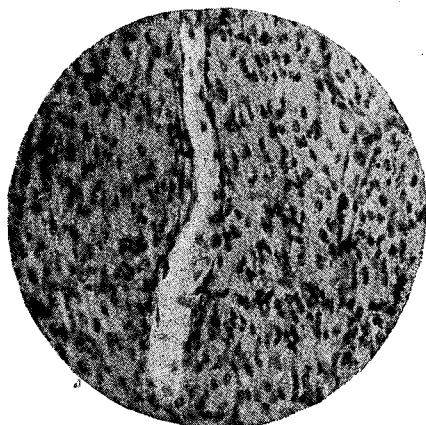


Рис. 8. Микроструктура нижнего отдела соединительнотканного сосочка (пульсы) молодого пенька ($\times 280$)

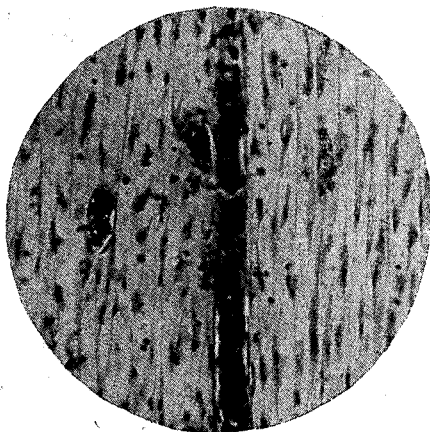


Рис. 9. Строение верхнего отдела перьевого сосочка; многоотростчатые фибробластические вытянутые клетки; сильно развитая сеть кровеносных сосудов ($\times 280$)



Рис. 10. Формирование первичных и вторичных боронок молодого пера (косой срез через средний отдел шестидневного пенька) ($\times 280$)



Рис. 11. Формирование первичных боронок (поверхностный срез через верхний отдел шестидневного пенька) ($\times 280$)

располагающиеся складки, или гребни, аналогично тому, как это было описано выше для зародышевого пуха. В каждом из таких первичных гребней происходит дополнительное распределение клеток на три слоя: средний и два крайних (рис. 10, 11). В пределах каждого такого выпячивания, рядом с крайними слоями, возникает еще по два ряда клеток, из которых образуются вторичные бородки. Формирование бородок начинается в плоскости, перпендикулярной к основной длинной оси пенька, а затем их наружные концы начинают изгибаться вверх (рис. 12). В процессе изгибания и одновременного вытягивания бородок особая роль принадлежит наружному первому чехлику, рост которого опережает движение всех остальных эпидермальных частей молодого пенька. Первичные бородки образуются не одновременно, их окончательному образованию предшествует дифференцировка вторичных бородок из клеток, располагающихся в средней части первичного эпителиального валика. В результате размножения и последующей дифференцировки клетки располагаются в виде столбика, к которому прикрепляются основания вторичных бородок. В процессе развития самой первичной бородки ее клеточный материал дифференцируется в двух направлениях, образуя разные слои: наружный корковый, состоящий из сильно уплотненных, массивных, вытянутых клеток, и внутренний мозговой, образованный большими клетками, которые в результате взаимного давления (при ороговении) становятся многогранными.

Начало формирования стержня предшествует появлению вершины молодого пенька над поверхностью кожи. В образовании самой верхней и остальных частей стержня имеются различия. Мы уже отметили, что начало дифференцировки в верхней части пенька внешне сходно с развитием эмбрионального пера: клеточный материал в обоих случаях располагается радиально. Образование же стержня отличается от образования любой из бородок тем, что в его формировании участвует большое количество клеточного материала из двух симметрично расположенных зон дорсальной стороны молодого пенька.

Образование стержня тесно связано с развитием первичных бородок. Вначале бородки первого порядка закладываются в виде эпителиальных складок, или гребней, только в спинном отделе молодого пенька. Позже их образование распространяется по обеим сторонам от стержня и на вентральную область. На поперечном сечении любого уровня выше матрикса пенька можно видеть равномерное расположение эпителиальных гребней, локализующихся по окружности пенька. Формирование первичных бородок и постепенное изменение их расположения связаны с развитием стержня пера. На поперечном срезе через развивающийся пеньк, проведенном несколько ниже области формирования основания бородок, можно видеть группировку материала будущего стержня. Закладка стержня и первичная дифференцировка

клеточного материала бородок начинается на одном уровне в плоскости, перпендикулярной к длинной оси перьевого пенька. Стержень, образующийся на дорсальной стороне пенька путем срастания двух самостоятельных закладок, увлекает за собой клеточный материал, являющийся общим для формирующегося стержня и базальных отделов бородок. По мере сдвигания эпителлиальных



Рис. 12. Изменение направления роста верхних концов формирующихся первичных бородок ($\times 280$)

клеток на дорсальную сторону, в вентральной области пенька одновременно происходит закладка вершущек все новых и новых бородок. Рис. 13 помогает объемному представлению об этом процессе в его динамике.

Аутотрансплантация и сращивание друг с другом дорсальных и вентральных половин зачатков из разных перьевых фолликулов приводят к неодинаковым результатам в зависимости от источника материала, используемого для таких пересадок. Лилли и Вэнг (Lillie a. Wang, 1944) показали, что после пересадки фрагмента дорсальной части закладки в вентральную область другого зачатка развивается двойное перо с общим очинком. Такой же результат дает продольное рассечение зачатка через дорсальную область, т. е. через материал, образующий в дальнейшем стержень пера. Пересадка вентральной половины не давала подобного эффекта, но в ряде случаев способствовала некоторому увеличению размеров опахала у реципиента.

Для точного представления о динамичности процесса формирования структуры пера следует не упускать из вида непрерыв-

ный поступательный рост пенька. С момента дифференцировки структурных элементов в верхней части пенька, где закладка стержня по своим размерам не отличается от закладки бородак, в нижней части пенька обособляется кольцевая зона дифференцировки эпителиальных клеток.

Здесь, в ее дорсальной области клеточное кольцо оказывается сильно оттянутым вверх и его стенки по отношению друг к другу сходятся под углом, далее они срастаются, образуя стержень. На поперечном разрезе через молодой пеньк видно, как в различном отдалении от стержня дифференцируются в определенной последовательности разные части бородак на максимальном отдалении от стержня (вентральная область) — верхушки бородак, по мере приближения к стержню — более базальные их части. Таким образом, на любом уровне поперечного сечения через молодой пеньк видны в определенной последовательности различные участки первичных бородак.

Процессы развития бородак и стержня близки по своему характеру. Различно располагающиеся клетки дифференцируются на два отличных по положению и строению слоя (корковый и мозговой). Расположение и форма клеток коркового слоя в частях пера не одинаковы: на дорсальной стороне они меньше, сильнее уплощены и локализованы более компактно, чем на вентральной стороне. Мозговой слой образован большими толстостенными полыми клетками. Межклеточные пространства выполнены роговыми пластинками.

Образование нижней части пера, а именно пухового отдела очина, отличается от развития расположенного выше опахала. При завершении развития опахала скорость роста пера значительно уменьшается. Не исключено, что это объясняется особен-

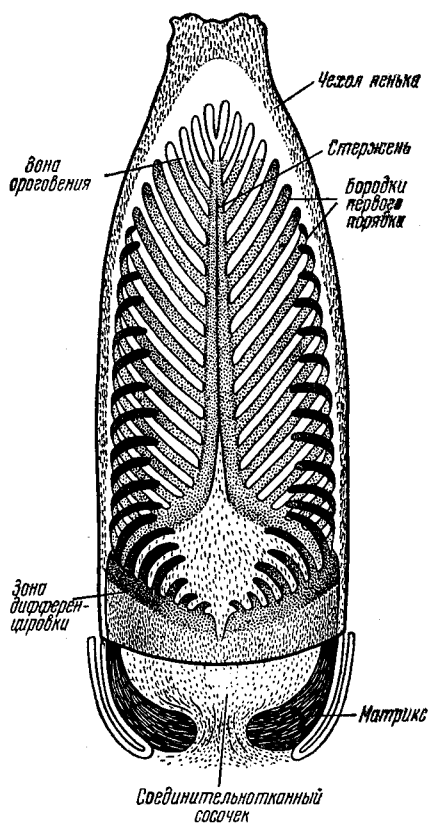


Рис. 13. Схема (частично по данным Вильтера) развития перьевого пенька

ностями гистогенеза нижнего отдела пера. Характерно, что эпителиальные гребни в этой области (закладки пуховых бородок) ориентируются строго параллельно длинной оси пенька, а не под некоторым углом, как это отмечалось для формирующихся бородок жесткой части опахала. В этих признаках имеется много общего с закладкой и развитием зародышевого пуха. Количество клеток в закладке пуховой бородки может примерно в 3 раза превышать число клеток бородки контурного отдела одного и того же пера. Эпителиальные клетки, формирующие пуховые бородки, с запозданием достигают зоны кератинизации в связи с замедлением общего роста пера на этой стадии. Другой особенностью развития пухового отдела является значительное вытягивание клеток бородок (в 5—10 раз и более). Удлинение каждой бородки путем вытягивания ее клеток сопровождается их утончением. Сформированная бородка оказывается во много раз длиннее своей первоначальной закладки.

При формировании базальных частей стержня и опахала соотношение количества материала, идущего на образование стержня и бородок, все более изменяется в пользу первого. В предшествующий период на вентральной поверхности формирующегося стержня образуются две складки, которые по мере развития пера углубляются все больше в ткань соединительнотканного сосочка пенька. Позже в том месте, где стержень переходит в очин, эпителиальные складки стержня полностью смыкаются и косо подразделяют сосочек на две части: нижнюю и верхнюю. Нижняя сохраняется и продолжает функционировать до окончания роста пера и лишь затем дегенерирует; верхняя же часть сосочка в результате прогрессирующей ишимии атрофируется, высыхает и, наконец, полностью вытесняется наружу, что совпадает во времени с прекращением формирования бородок пера. В это время постепенно уменьшается в пухле молодого пера количество периферических кровеносных сосудов (Goff, 1949). Позже остатки полностью дегенерировавшего и высохшего сосочка отпадают при сбрасывании рогового чехлика. Место полного смыкания эпителиальных складок заметно на сформированном пере в виде небольшого углубления у основания опахальной части (*umbilicus superior*).

При таком обособлении эпителиальными складками нижней части сосочка изменяется характер дифференцировки клеточного материала, идущего на образование очина. Последний образуется только клетками коркового слоя. Ороговение клеток очина, происходящее и здесь от периферических слоев к внутренним и от верхних частей к нижним, сопровождается постепенным отодвиганием сосочка пера и покрывающего его эпителиального цилиндра. По мере отмирания верхних участков сосочка, соответственно изменяется и внутренний эпителиальный чехлик, клетки наружного слоя которого, сильно уплотняясь, преобразуются

в ороговевшие пластинки. «Отступление» сосочка, связанное с высыханием его верхних отделов, происходит ступенчато, в результате чего образуется ряд последовательно связанных, прозрачных цилиндров, называемых в совокупности «душкой» пера. Такого рода «ступенчатость» в регрессивном процессе, выявляющаяся в формировании ряда изолированных камер, имеет приспособительное значение, поскольку в случае нарушения целостности сформированных частей пера исключается возможность повреждения живых частей сосочка. Перо, закончившее развитие, утрачивает полностью васкулярные и нервные связи, оказываясь физиологически изолированным от организма.

Резюмируем наше краткое описание развития дефинитивного пера. Процесс дифференцировки, приводящий к кератинизации, начинается с периферии и верхних частей пенька, развиваясь в направлении к центру и основанию пера. Поступательное движение увеличивающегося в количестве клеточного материала идет в противоположном направлении: от центральных частей к периферии и одновременно от основания — вверх, что выявляется в непрерывном росте пенька. В этой связи образование структурных частей пера происходит в строгой последовательности. В каждом участке пера, особенно в его кольцевой зоне интенсивного роста и начальной дифференцировки, первыми закладываются вторичные бороздки, затем первичные и, наконец, части стержня пера. Таким образом, в формировании верхней и нижней части дефинитивного пера имеются существенные отличия. Так, верхняя часть опахала развивается по тем же принципам, как и первичный зародышевый пух, являющийся исторически наиболее древним структурным образованием покрова птиц. Формирование верхней, филогенетически более молодой части пера (жесткое опахало) подчиняется иным закономерностям и относится к той категории явлений, которую А. Н. Северцов (1939) назвал анаболиями, или надставками.

Окончание формирования очина, дегенерация соединительнотканного сосочка и образование душки сочетаются во времени с закладкой и образованием зачатка пера новой, следующей генерации. Полагают, что новый зачаток образуется из нижних частей внутренних отделов эпителиальной части пера и элементов соединительной ткани. Мы показали, что зачаток возникает из новых элементов, накапливающихся в основании перьевого фолликула в период ороговения нижних частей очина и отмирания старого сосочка (Войткевич, 1936д, 1938а).

В отношении происхождения соединительнотканного сосочка (пульзы) зачатка нового пера нет разногласий. Рост базальных частей пульзы и одновременно редукция апикальных являются причиной константных ее размеров в течение продолжительного времени развития пера (Lillie, 1940). Изучение гистологических препаратов показывает, что дегенерация старого перьевого сосоч-

ка, при явлениях фагоцитоза, завершается его полной атрофией. Верхняя часть нового сосочка приходит в соприкосновение с эпителиальным колпачком. Стенки последнего сильно утолщаются, образуя matrix. Роговая пластинка, образующая umbilicus superior очина, плотно облегает новый перьевой зачаток, отделяя его от сформированного пера и препятствуя механически дальнейшему развитию. Образование зачатка происходит при окончании роста пера каждой из многочисленных генераций, последовательно формирующихся в течение жизни птицы.

Эпителиальная часть каждого перьевого зачатка развивается в структурные элементы пера. Соединительнотканый сосочек, обеспечивая питание развивающегося пера, по мере формирования структуры претерпевает редукцию. Окончание развития сопровождается образованием зачатка нового пера. Разные перья дефинитивного покрова существенно отличаются по размерам контурной (жесткая часть) и пуховой частей опахала. В этом отношении различают две группы: перья с хорошо развитой пуховой частью и перья, у которых пуховая часть развита слабо или вовсе отсутствует.

Технологическое качество перьев определяется рядом свойств, среди которых следует отметить упругость, опушенность пухового отдела, незначительный удельный вес (отличающиеся у птиц разных видов). Лучшими показателями в этом отношении обладают перья туловища водоплавающих птиц: гусей и уток. Перья гусей имеют наиболее хорошо развитую пуховую часть, удельный вес их наименьший, так как мозговой слой этих перьев обладает большой пористостью; корковый слой весьма плотный, что обеспечивает большую упругость пера (Светозаров и Штрайх, 1939). Перья не одинаковы в различных покровах одной и той же птицы. Ювенальный покров менее ценен в технологическом отношении; качество дефинитивного покрова выше. У птиц, обладающих двукратной линькой, зимний покров ценнее летнего по признакам, отмеченным выше.

ПИГМЕНТНЫЕ ОКРАСКИ

Красящие вещества — пигменты — имеют большое значение в формировании рисунка покровов птиц, однако, они имеются не только в перьях, но и в коже, чешуйках цевки, клюве и различных придатках головы; пигменты содержатся также в оболочках различных органов. Например, в надкостнице, в эпимизии и перемизии мышц дунганских кур, в оболочках семенников у некоторых воробьиных и т. д. Пигмент может включаться в секрет различных желез, выделяясь, например, железистой стенкой яйцевода у самок многих видов (скорлупа яиц).

Присутствие пигментов, его количество и оттенки не являются стойкими признаками как для перьевого покрова многих птиц, так

и для других производных их кожи, подвергаясь определенным сезонным изменениям (Witschi a. Woods, 1936; Tucker, 1949; Jaar, 1955).

Наличие пигмента в наружных покровах необязательно совпадает с его присутствием во внутренних органах; в этом отношении могут быть различные и даже противоположные сочетания: пигмент может присутствовать и в покровах и во внутренних органах (Hustman, Jerome a. Snyder, 1959), или только в покровах, или только в различных органах при альбинистическом оперении. Последний случай характерен для названной породы дунганских кур (порода вуджи).

Окраска перьев у птиц имеет широкий диапазон вариаций. Такого разнообразия красок и оттенков, как в оперении птиц, не встречается в покровах представителей других классов позвоночных животных. Различия в окраске являются не только отличительным признаком для птиц разных видов, но характерны для разных участков покрова одной птицы, для различных перьев отдельной птерилии и даже для разных участков опахала одного пера. Многообразие окрасок порождается разными сочетаниями сравнительно небольшого числа пигментов и изменениями в структуре поверхности коркового слоя различных перьев.

Первыми обстоятельными исследованиями окраски оперения птиц были работы известного зоолога А. Богданова (1856, 1858, а, б), сохранившие свое значение и до настоящего времени. В противоположность установившимся до него представлениям, что окраска оперения зависит только от особенностей структуры, Богданов показал зависимость окраски оперения птиц от присутствия красящих веществ. В своей книге «Цветность пера птиц» он описал химико-физические свойства различных пигментов, их биологическое значение и дал первую классификацию.

Позже аналогичные исследования были проведены Фаттио (Fatio, 1866), Гадовым (Gadow, 1882), Эрби (Aerby, 1855), Заурманом (Suermann, 1889), Постом (Post, 1894) и Раблем (Rabl, 1894). В этих работах показана зависимость цвета пера от характера распределения пигмента и приведены данные о пигментации пера в процессе его развития. Развитие цветности оперения обстоятельно изучено в более поздних исследованиях Стронга (Strong, 1902а, 1915, 1917), Шпёттеля (Spöttel, 1914), Шульца (Schultz, 1916), Гирсберга (Giersberg, 1923), Герница (Görnitz, 1923), Глазевальда (Glasewald, 1926), Грейте (Greite, 1931), Кавамура (Kawamura, 1933), Каридруа и Ренье (Caridroit et Regnier, 1934), Заразина (Sarasin, 1934), Дорста (Dorst, 1950, 1951) и Роульза (Rawles, 1955).

Красящие вещества различаются по своему происхождению, по сообщаемой ими окраске и по способу их распределения в пере (Kölliker, 1887; Haecker, 1890; Götz, 1925). Главным и филогене-

тически более древним пигментом является меланин, присутствующий в цитоплазме особых отростчатых клеток — хроматофоров или меланофоров (меланоцитов). Эти клетки обладают высокой активностью в период развития пера, откладывая в ороговевающий субстрат пера пигмент в виде шаровидных или палочковидных гранул. Отметим, что присутствие хроматофоров в развивающемся пере не во всех случаях сопровождается образованием и отложением гранул пигмента. Пигментные клетки нередко рассматриваются в качестве самостоятельного, третьего структурного элемента перьевого зачатка (наряду с эпителиальным колпачком и мезенхимой пульпы).

Второй тип пигментов — липохромы — характерен тем, что он располагается в клетках диффузно. Физические и химические свойства обоих видов пигментов обстоятельно изучены в названных выше работах Богданова и в исследованиях Кнеше (Knesche, 1914), Гетца (Götz, 1925), Штейнбахера (Steinbacher, 1931), Фелькера (Völker, 1937—1951) и Дризена (Driesen, 1953).

МЕЛАНИНОВЫЕ ОКРАСКИ

Меланины, присутствуя в различных участках опахала и стержня пера, придают ему в зависимости от характера зернышек пигмента и отчасти их количества черную, красно-бурую (коричневую) или желтую окраску (Хватова, 1948). Отметим, что яркая желтая (охристая) окраска чаще обусловлена присутствием не меланина, а липохрома. Различные вариации меланиновых окрасок возникают в результате окисления одного и того же исходного красящего вещества — пропигмента (Mason, 1948). Интенсивность окраски находится в зависимости от уровня окислительных процессов в организме (Groody a. Groody, 1942; Smyth, Porter a. Bohren, 1951). Меланин в пере встречается в двух близких формах: в виде эумеланина и феомеланина, представляющих собой видоизменение одного пропигмента. Оба вида меланина образуются в цитоплазме особых пигментных клеток — меланофоров, и могут встречаться во всех структурных элементах пера, располагаясь всегда в виде гранул. Зерна эумеланина обычно имеют форму палочек (от 0,5 до 1,2 μ), присутствие которых в больших количествах дает темную окраску. Феомеланин представлен шаровидными или овальными комочками (меньшими, чем гранулы эумеланина), которые обуславливают окраску от ржаво-бурой до светло-желтой (последний обусловлен самыми мелкими гранулами). Доррис (Dorris, 1938) показал, что в процессе синтеза меланина вначале образуются мелкие желтые гранулы, которые по мере увеличения становятся бурыми и черными. Он полагает, что разница в интенсивности этих окрасок определяется стадией, на которой при образовании меланина прекращается окисление тирозина.

Эумеланин чаще преобладает в верхних частях боронок пера, феомеланин — в нижних. Феомеланин растворяется в щелочах, в частности может быть экстрагирован 2%-ным NaOH. Для растворения эумеланина требуются более высокие концентрации щелочи. Перья или участки перьев, содержащие меланин, являются более прочными и менее обнашиваются, нежели лишённые пигмента. Однако нет оснований прочность пера ставить в прямую зависимость только от количества пигмента. По-видимому, при осаждении гранул пигмента в разных частях пера увеличивается количество вязкой кератинизирующейся субстанции, что обеспечивает более высокую прочность.

Электронно-микроскопические исследования перьев птиц показали, что гранулы меланина (в частности, феомеланина) представляют собой вторичные комплексные структуры, состоящие из мельчайших так называемых первичных гранул. Вторичные гранулы в кератинизированном субстрате располагаются свободно или лежат на подстилке из тонофибрилл, что в совокупности обеспечивает различные цветные эффекты переливчатых окрасок (Philip, Langermalen a. Gralen, 1950; Mattern, 1956; Schmidt a. Puska, 1961).

Вопрос о происхождении пигментных клеток продолжительное время оставался спорным. Одни авторы считали, что меланофоры имеют соединительнотканное происхождение, другие же полагали, что они эпителиальной природы. Допускалась возможность двойного генеза пигментных клеток. В ряде исследований (Хватов, 1935а, б; Dorris, 1936, 1938, 1939; Лопашов, 1945; Nickerson, 1944, 1946; Хватова, 1948) принимается, что меланобласты приобретающие в дальнейшем способность продуцировать пигмент, образуются у зародыша очень рано из клеток первого гребня после замыкания нервной трубки, т. е. из элементов так называемой эктомезенхимы. В покоящемся перьевом зачатке меланофоры находятся в соединительнотканном сосочке, в непосредственной близости к внутренней поверхности эпителиального чехлика. В процессе развития пера и пролиферации сосочка (пульпы) меланофоры, точнее их отростки, содержащие гранулы меланина, вступают в тесный контакт с эпителиальными клетками.

Присутствие меланобластов отмечается в коже и в перьевых зачатках всех птиц, вне зависимости от их окраски, в том числе и у альбиностических форм (Hanson, 1949; Nachtsheim, 1957). Культивирование *in vitro* ткани перьевых сосочков от белых пород кур показало присутствие активных меланобластов, способных в определенных условиях в процессе своей дифференцировки образовывать пигмент (Cock a. Cohen, 1958; Cohen, 1959). В основании сосочка каждого перьевого фолликула имеется «резерв» меланобластов, часть которых трансформируется в меланоциты в процессе развития пера. Такой резерв пополняется за счет деления и частичной миграции меланобластов из окружающей

дермы. Меланобласты используются каждый раз частично при развитии новой генерации перьев. Аналогичные результаты дали опыты пересадок у куриных эмбрионов участков зародышевой кожи, в частности области крыла (Eastlick, 1938, 1939a, б), а также эмбриональные обменные гомо- и гетеротрансплантации целомического эпителия в кожу закладки крыла и обратно (Rawles a. Willier, 1939; Rawles, 1940a, б, 1944, 1945). Меланобласты способны длительное время сохранять свой эмбриональный характер, не образуя пигмента (Ris, 1941; Willier, 1941; Trinkaus, 1952), и только при наличии определенных физиологических условий способны к трансформации в меланоциты и образованию гранул пигмента (Faulkner, 1932; Hays, White a. Sanborn, 1848; Hutt, 1953). При отсутствии соответствующих условий для такой трансформации и для последующей инвазии меланофорами эпителиальных структур перо остается не пигментированным, т. е. белым. При культивировании меланобластов *in vitro* добавление ткани дермы или пульпы пера от птиц альбиносов тормозит дифференцировку в меланоциты.

Содержащие меланин отдельные меланоциты присутствуют в коже эмбриона к моменту закладки перьев. Большое количество меланофоров в зачатке развивающегося эмбрионального пера располагается в основании эпителиального слоя чаще на границе с пульпой. У многих видов птиц в развитии эмбрионального пуха меланофоры вовсе не принимают участия, или активность их очень незначительна. В характере образования гранул эумеланина и феомеланина в меланофорах окончательного (дефинитивного) пера существенных различий нет. В покоящемся зачатке пера, в его эпителиальной части и отчасти в сосочке, можно видеть скопления пигментных зерен. Содержащие пигмент клетки располагаются преимущественно в основании зачатка на уровне *matrix*, несколько базальнее находится «резерв» меланобластов. Пигментные клетки имеют по нескольку отростков, заходящих в промежутки между другими эпителиальными клетками. В отростках меланофоров, сильно изменяющихся по количеству и размерам, заключены пигментные зернышки. В верхней части сосочка часто наблюдается скопление зерен пигмента, располагающегося в межклеточных пространствах. В химерических зачатках, получаемых путем сращивания разных участков перьевых закладок от различно пигментированных птиц, все же не происходит осаждения меланина в тех участках комбинированного пера, которые развиваются из тканевого материала альбиносов (Danforth, 1937b, 1939a, б; Lillie, 1940).

На первых же стадиях роста перьевого зачатка количество дифференцированных меланофоров значительно возрастает. Некоторые из них становятся многоядерными (Willier, 1952). Характерно, что дифференцировка структурных элементов эпителия обязательно предшествует активизации меланофоров. Это отме-

чается и для развития эмбрионального пуха и для формирования дефинитивного пера (Hamilton, 1940a, б; Watterson, 1941, 1942; Willier, 1953). К моменту, когда эпителиальные клетки начинают располагаться рядами, формируя будущие бороздки, между ними начинают вклиниваться отростки пигментных клеток.

Тщательное изучение структурных изменений в перьях развивающегося пера и эксперименты с частичным разобщением эпителиального и соединительнотканного компонентов в первой закладке убеждает в том, что фактором, активизирующим меланоциты, является определенный уровень дифференцировки эпителиальной части молодого пера (Weidenreich, 1912; Foulks, 1943; Rawles, 1948; Willier, 1950, 1952).

С наступлением стадии интегрирования эпителиальных клеток в систему бороздок создаются условия для инвазии меланобластов из «резерва» в основании пульпы и превращение их в меланофоров с активизированным меланогенезом. В цитоплазме меланофоров появляются и быстро увеличиваются в количестве пигментные гранулы. В меланофорах образуются выросты — псевдоподии, длина и количество которых варьируют. Псевдоподии затем сильно вытягиваются, вставляя в промежутки между эпителиальными клетками. Вростание происходит в направлении от центра перья к его периферии, преимущественно между рядами клеток, образующими бороздку. Каждый первичный вырост пигментной клетки, достигнув определенной длины, начинает ветвиться, переплетаясь с подобными же выростами других клеток. Кончики таких ветвей приходят в непосредственное соприкосновение с клетками вторичных бороздок и откладывают на их поверхности пигментные зернышки. Количество обогащенных пигментом эпителиальных клеток быстро возрастает. Осажденные на поверхности эпителиальных клеток пигментные зерна меланина погружаются в цитоплазму. Во время последующей кератинизации зернышки пигмента оказываются замурованными в роговой субстанции эпителиальных клеток. На последних этапах развития пера меланофоры, сохраняя в своей цитоплазме небольшое количество зернышек пигмента, погибают, фагоцитируются и частично оказываются включенными между клетками высыхающей пульпы и наружного эпителиального чехлика.

Пигментация более крупных частей пера, при полном завершении дифференцировки первичных бороздок и стержня, происходит аналогичным способом. При образовании уплотненных клеток коркового слоя и многогранных больших клеток мозгового слоя в межклеточных промежутках откладывается много гранул пигмента. На наружной стороне бороздок и стержня пигмента откладывается значительно больше, чем на внутренней. Количество пигмента в стержне уменьшается в направлении от его вершины к основанию. Очин пера или не пигментирован вовсе, или в образующих его клетках встречаются лишь отдельные зерна меланина.

Условия среды и физиологическое состояние организма оказывают влияние на меланогенез и пигментацию развивающихся перьев. Существенным фактором для нормального меланогенеза является присутствие в диете ряда аминокислот и, особенно, тирозина (Lloyd-Jones, 1915; Schroeder a. Lois, 1955; Klain, Hill, Gray a. Olsen, 1960). Уровень активности тирозиназы в зачатке пера определяет пределы синтеза меланина в активизируемых меланоцитах (Charles a. Rawles, 1940). Для типичной пигментации регенерирующих перьев требуется присутствие в пище витамина В₁ (Беленький, 1941а). Птицы с черной окраской обладают высокой потребностью в рибофлавине; последний, как полагает Хатт (Hutt, 1953), необходим для синтеза меланина. При недостатке рибофлавина наблюдается гибель молодых цыплят, преимущественно тех, покров которых имеет черную окраску. Вора и Крэтцер (Vohra a. Kratzer, 1959) обнаружили отрицательное влияние недостаточности фенилаланина на меланогенез в покрове индюшат. Резкие температурные влияния на участки кожи с регенерирующими перьями могут полностью подавлять функцию меланоцитов и вызывать образование депигментированных участков в молодом опахале (Распопова и Хватов, 1935).

ЛИПОХРОМОВЫЕ ОКРАСКИ

В присутствии липохромов, т. е. жирных красящих веществ, в перьях птиц возникают наиболее яркие окраски. Они обусловлены различными диффузными пигментами, имеющими специальные названия: желтый — зооксантин, красный — зоонеретрин (порфирин), синий — птилопин, зеленый — зоопразинин, или фазиавердин, и некоторые другие. Для липохромов типична так называемая липоциановая реакция: перья с окраской, соответствующей длинноволновой части спектра (красная, желтая), будучи погружены в концентрированную серную кислоту, принимают окраску коротковолновой части спектра (от голубовато-зеленой до синей). В эту же группу следует отнести и светлые флуоресцирующие золотисто-желтые окраски некоторых тропических форм (Driesen, 1953).

А. Богданов (1856, 1858а, б) первый исследовал физические и химические свойства липохромов и дал основы их классификации. Последующие работы других авторов и, в частности Гетца (Götz, 1925), Дессельбергера (Desselberger, 1929, 1930), Фёлкера (Völlker, 1937—1951) и Дризена (Driesen, 1953) расширили сведения о липохромах, хотя ряд вопросов, касающихся химизма этих пигментов, остается еще неясным. Установлено, что интенсивность образования красных и розовых пигментов в оперении находится в прямой зависимости от присутствия в пище каратиноидов (Giersberg u. Stadie, 1933; Adlersparre, 1938, 1939; Kritzer, 1943). В противоположность меланинам, липохромы весьма неустойчивы к

различным воздействиям. Под влиянием внешних условий вне периода линьки окраска оперения может измениться (Meier, 1957; Völker, 1957). Характер пищи, одностороннее питание с преобладанием, например, жира, приводит иногда в развивающемся перо к полному выпадению липохромов и замене их меланинами или к замене одного липохрома другим (Ларионов, 1928; Schereschewsky, 1929). Изменение окраски в этих случаях может происходить при развитии новой генерации перьев. Перекраска сформированного пера за счет проникновения нового пигмента в готовую структуру невозможна. Можно указать лишь на два вида птиц, у которых изменение окраски перьев под влиянием внешних воздействий затем вновь восстанавливается. Первым видом является бананоед, у которого красно-фиолетовые перья перекрашиваются во время дождя в синие. Это объясняется присутствием в перо особого красящего вещества — турацина, содержащего соли меди, который в зависимости от влажности изменяет свой цвет (Church, 1869). Турацин относится к особой (отличной от меланинов и липохромов) группе по своему химическому составу и «чувствительности» к воде. В отличие от липохромов, он не растворим в наркотиках, но сходен с ними по липоциановой реакции. Турацин получен синтетически. Вторым исключением является египетская цапля, у которой желтый пигмент в перьях головы под влиянием света подвергается химическому видоизменению, в результате чего перо становится белым.

Генез липохромовой окраски изучен еще слабо. Не достаточно ясны источники липохромов и характер их диффузии в формирующейся части пера. Установлено, однако, что образование этих красящих веществ не связано с определенными пигментными клетками. Известно, что в зачатке пера имеются капельки липидной субстанции с растворенным в ней липохромом. Они обнаруживаются в разных участках пульпы в течение всего процесса развития пера. Это показано для растущих перьев зябликов, щеглов, канареек, попугаев и других птиц. Капельки окрашенного жира позже встречаются среди первичных скоплений эпителиальных клеток, формирующих бородки. На первых стадиях ороговения дистального участка каждой бородки жировые капельки исчезают, а липохром непосредственно поглощается вязкой кератинизирующейся субстанцией или иногда осаждается в виде маленьких частичек, растворяющихся позже в роговом веществе. Окраска структурных элементов пера липохромами идет в той же последовательности, как и отложение меланинов, т. е. от периферии эпителиального цилиндра к его центру — в центрипетальном направлении. В тех участках, где в период дифференцировки структуры пера накапливаются большие количества липохрома, клеточный материал бородок первого порядка получает преимущественную стимуляцию к росту в сравнении с материалом вторичных бородок. В результате такие участки первичных

бородок, окрашенные липохромами (как и меланинами), оказываются относительно более массивными.

В экспериментальных условиях липохромовая окраска может быть спровоцирована в перьях птиц, которые обычно лишены липохромов. Роулз (Rawles, 1939) производила пересадки кожи эмбрионов малиновки в основание пульпы растущих перьев белых леггорнов. В результате было отмечено присутствие красного пигмента малиновки в бородах перьев белых кур. Непрочный розовый пигмент часто присутствует в перьях, окрашенных меланинами (Штегман, 1956).

Резюмируя сказанное о пигментных окрасках, следует отметить, что значительное изменение условий среды отражается в большей степени на липохромовых окрасках, чем на меланиновых. Из комплекса внешних условий наиболее важным является характер питания. Недостаточность в компонентах пищевого рациона, особенно тех, которые связаны с образованием рибофлавина, необходимого для синтеза меланинов, а также каротиноидов, участвующих в образовании липохромов, влечет недоразвитие или изменение окраски развивающихся перьев.

СТРУКТУРНЫЕ «ОКРАСКИ»

Структурные, или оптические, окраски определяются физическими особенностями в микроскопической организации частей пера, обладающих разной лучепреломляемостью. Цвет пера зависит не только от пигмента, но и от различных сочетаний пигментов со структурными особенностями пера. Первые попытки объяснить природу окраски перьев ограничивались ссылками на их структурные особенности, поскольку не удавалось из готового пера выделить какое-либо красящее вещество. Несостоятельность таких представлений была в свое время рассмотрена в книге А. Богданова (1858а, б). Последующие исследования с достаточной полнотой объяснили природу структурной окраски (Goessler, 1938; Frank, 1939; Auber, 1958; Becker, 1959; Разумова, Лемажичин, Лебедев и Пенькина, 1959; Crawfordt, Brandt a. Friel, 1960).

Простейшая структурная окраска — белая. Белые перья лишены пигмента. Их цвет объясняется (как и белая краска снега) полным отражением света от стенок прозрачных клеток мозгового слоя стержня и бородок, содержащих воздух. Структурный голубой и синий цвета, как еще отмечал Богданов (1858б), возникают в аналогичных условиях, но когда стенки клеток пера недостаточно прозрачны. Уменьшение прозрачности связано также с наличием на поверхности пера слоя шероховатых роговых частичек (Schmidt, 1952).

По более поздним представлениям, большинство других структурных цветов, преимущественно синих, получается при комбинации мощного пигментного слоя в одном или нескольких рядах

клеток мозгового слоя с сильно утолщенными стенками, прикрытых прозрачными клетками коркового слоя (Auber a. Mason, 1955; Auber, 1957). При отсутствии или слабом развитии пигментной подкладки в клетках мозгового слоя и достаточно мощном слое роговых клеток получается голубой оттенок. При наличии такой «голубой структуры» и желтого липохрома в корковом слое получается зеленый цвет. Таким образом, зеленый цвет может возникать и в отсутствие соответствующего липохрома. Равным образом фиолетовая окраска, зависящая в одних случаях от липохрома птилопина, в других — возникает от комбинации «голубой структуры» и красного липохрома.

Шелковистый отлив некоторых перьев обусловлен наличием тонких, длинных, лишенных крючочков бородок второго порядка, зеркально гладкая поверхность которых отражает лучи света. Бархатистость (полное отсутствие блеска) зависит от наличия множества видоизмененных бородок, имеющих форму щетинок или шишечек, ориентированных перпендикулярно к поверхности пера и расположенных густопараллельными рядами. Благодаря такому расположению происходит полное поглощение света. Структурная блестящая металлическая или переливчатая окраска с зеленым, синим и фиолетовым отливами объясняется интерференцией света: бородки второго порядка покрыты прозрачными роговыми пластинками, иногда располагающимися в несколько слоев. При отражении света от наружной и внутренней поверхностей пластинки происходит его интерференция. Цвет варьирует в зависимости от толщины прозрачных пластинок, от числа их, угла падения света и светопреломляемости вещества, составляющего пластинку. Бородки второго порядка в перьях с переливчатой окраской широки, уплощены и располагаются под прямым углом относительно первичной бородки. Для возникновения металлического блеска, подобно тому, как это имеет место при синих структурных окрасках, необходимо наличие пигментной подкладки. В связи с этим перья птиц альбиносов лишены металлического блеска.

Обнашивание, стирание структурных элементов на наружной поверхности и кончиках перьев приводит со временем к изменению окраски покрова вне периода линьки. Это касается цветности, связанной с пигментами и структурными особенностями (Allen, 1896; Anon, 1948; Staples, 1948; Harrison, 1952).

РИСУНКИ ПЕРА И ПОКРОВА ПТИЦ

Различное распределение красящих веществ и тонких роговых структур создает индивидуальный рисунок пера, являющийся в свою очередь лишь отдельным компонентом в сложной мозаике общего гармоничного рисунка перьевого покрова птицы. Как правило, рисунком обладают только те перья или их опахала, которые

не прикрыты другими перьями. Рисунок выражен на наружной поверхности пера; на внутренней поверхности он или совсем отсутствует, или проявляется в слабой степени. Это относится и к перьям, обеспечивающим однотонную окраску покрова, у которых пигмент распределяется равномерно.

Рисунки перьев различаются по соотношению основного фона и дополнительной окраски, различным способом располагающейся на поверхности опахала. По характеру распределения пигментов в структурных элементах опахала по отношению к стержню пера различают несколько основных типов рисунка: поперечный (варьирующий от одной окрашенной полосы в пере до множественной полосатости, обеспечивающей общий волнистый или струйчатый рисунок), продольный и разные комбинации поперечного и продольного. Например, стержневой рисунок может быть представлен цветными пятнами различной формы: овальной, сердцевидной, ланцетовидной или узкой полосой вдоль стержня. Окрашенное пятно может находиться на вершине пера (концевое пятно) или несколько базальнее (предвершинное пятно). Узкая окрашенная полоса вокруг опахала иной окраски образует кайму. Индивидуальный рисунок одноименных перьев неодинаков, не только у разных видов птиц, но и у одной и той же особи в разном возрасте и у птиц разного пола одного вида (Волчанецкий, 1948; Michener, 1953; Goodwon, 1956, 1957; Webbe, 1958; Bowers, 1959).

Природа процесса, приводящего к образованию определенных рисунков, неоднократно являлась объектом специальных исследований (Agar, 1924; Boetticher, 1950). Условия среды и различного рода физиологические сдвиги в организме, особенно нейро-гормонального характера, оказывают значительное влияние на развивающееся перо и его рисунок. Состояние рисунка сформированного пера, его видовая оформленность отражают физиологическое состояние организма в период перообразовательного процесса, в частности в период линьки.

Образование однородной окраски связано с деятельностью меланоцитов или диффузией липохромов, проявляющихся равномерно на определенном уровне от генеративной зоны растущего пера. Весьма сложным является процесс неоднородного распределения пигментов в пере. Прерывистые рисунки образуются в результате стойких физиологических ритмов, которые устанавливаются в процессе формирования перьевого фолликула. При изучении развития поперечных полос на перьях плимутроков нетрудно установить, что одновременно развивающиеся перья разных птерилий не находятся в одинаковой фазе пигментации, т. е. в то время, когда у одних перьев развивается черная полоса, у других — белая. Более того, в пределах одного пера может наблюдаться разная ритмика в пигментации обеих половин опахала, что приводит к образованию асимметричного рисунка (Geriske, 1958). При сравнении развития рисунка на перьях разных обла-

стей тела, как показал Монталенти (Montalenti, 1934, 1947), обнаруживаются такие перьевые фолликулы, где ритм осаднения пигмента совпадает, но размеры образующихся окрашенных полос оказываются неодинаковыми в связи с разной скоростью роста бородок. Упомянутый автор считает, что рисунок в целом уже предопределен в зачатке пера. Признание априорной детерминированности рисунка в зачатке пера несколько не объясняет природы его возникновения. В той же работе Монталенти показаны изменения рисунка перьев разных генераций в одном и том же фолликуле, а также под влиянием гормональных воздействий. Очевидно, в возникновении каждого конкретного рисунка участвует много условий, трем из которых принадлежит ведущая роль: 1) периодичность в активизации меланоцитов, 2) реактивность формирующихся частей в нижнем отделе зоны дифференцировки и в генеративной зоне молодого пера, 3) скорость роста бородок молодого пера. Все эти условия взаимосвязаны. Так, например, порог реакции формирующихся бородок существенно меняется при экспериментальном изменении скорости роста пера. Разумеется, ритмичность физиологического процесса не может осуществляться вне контроля со стороны нервной системы.

Дифференцировка бородок пера, сочетающаяся с их последующим значительным удлинением, происходит в плоскости, перпендикулярной к направлению роста пенька. В этой плоскости или, как указывалось выше, в кольцевой зоне, одновременно дифференцируются различные части пера, т. е. различные участки располагающихся в определенной последовательности бородок. В дорсальном участке формируется стержень пера; по бокам от него — основания первичных бородок; далее средние части соседних бородок; в вентральной области — верхушки последующих бородок. Отсюда нетрудно представить, почему равномерное проникновение меланофоров в область дифференцировки вызывает образование ровной, поперечно окрашенной полосы. Локальные же изменения порога реакции эпителиальной ткани в определенной области молодого пера обуславливают образование другого рисунка. Образование иначе окрашенной каймы на опахале, в частности располагающейся продольно в его периферической части, объясняется изменением порога реакции концевых отделов бородок в период их формирования. Напомним, что закладка концевых отделов всех последовательно формирующихся бородок ограничена узким отделом в вентральной области молодого пенька (Frap a. Juhn, 1936).

Сложнее происходит образование решетчатых и пятнистых рисунков (перья цесарки). В таких случаях периодичность в отложении пигмента распространяется на ограниченные участки зоны пигментации (Hardesty, 1933; Henke, 1935). Характерной особенностью сложных рисунков является то, что они образуются при участии меланинов, т. е. пигментов, отлагаемых подвижными

клетками — меланоцитами. В таких случаях нередко деятельность пигментных клеток сочетается с рядом преобразований в структуре пера. Диффузное же проникновение липохромов в эпителиальный цилиндр формирующегося пера имеет своим следствием только однотонное окрашивание бородак. Сочетание же двух разных типов пигментации с широким ансамблем структурных аберраций приводит к образованию весьма сложных рисунков колибри, райских птиц, павлинов и фазанов (Grager, 1925; Dunn a. Landauer, 1930; Ververs, 1954; Sager, 1955).

Скорость роста пера является важным условием в образовании рисунка определенного типа, так как изменение в скорости роста влияет на характер отложения пигмента. Так, у плимутроков на перьях, обладающих большой скоростью роста, образующиеся поперечные черные полосы значительно шире белых; у других перьев, растущих с меньшей скоростью, наблюдается противоположное соотношение. Эта закономерность, однако, не распространяется на всех птиц, поскольку у яркоокрашенных пород домашних кур перья, растущие с различной скоростью, могут иметь совпадающий рисунок; а на некоторых птерилиях при одинаковой скорости роста перьев может возникнуть различный рисунок. Вместе с тем и у таких птиц экспериментальное изменение скорости роста перьев приводит соответственно к изменению их типичного рисунка. Однако скорость осевого роста не может рассматриваться в качестве единственного фактора, определяющего рисунок пера.

Имеется больше оснований допустить, что ведущая роль в образовании сложного рисунка принадлежит своеобразному ритму в деятельности меланофоров. В работах Герике и Платта (Gericke a. Platt, 1932); Г. В. Лопашова (1945) и Никерсона (Nickerseon, 1944, 1946) приведены интересные данные о периодичности в деятельности пигментных клеток. Кусочки молодого пера от кур породы плимутрок пересаживались в полость тела или в зачатки конечностей очень молодых зародышей белых леггорнов. Для пересадки использовались раздельно как пигментированные участки пера, так и лишённые пигмента. Оказалось, что из пересаженного материала (из участков как черных, так и белых полос) выселялись меланофоры. Следовательно, в белых полосах формирующегося пера имеются меланоциты, которые способны при активизации мигрировать в развивающиеся участки пера и осаждают гранулы меланина. Меланофоры из черных полос, пересаженные новому хозяину, вызывают образование в перьях типичного полосатого рисунка. При экспериментальном ускорении роста молодого пера ослаблялась четкость образующегося рисунка.

Поскольку меланобласты и образующиеся из них меланофоры присутствуют во всех частях формирующегося пера, а пигментобразование в определенных участках все же не происходит, следует сделать вывод, что функция пигментных клеток на опре-

деленный период подавляется. Полагают, что подавление функции наступает в результате накопления продуктов жизнедеятельности самих меланофоров, экскреция которых из эпителиального отдела формирующегося пера в кровеносную систему сосочка требует определенного времени. Интенсивность образования пигмента меланофорами имеет значение и для характера рисунка и для функции самих пигментных клеток. Очевидно, изменение физиологических отношений между эпителиальной и соединительно-тканной частями перьевого зачатка, или же пенька, должно сопровождаться изменением общего рисунка пера.

Несостоятельность допущения о предопределенности рисунка в зачатке пера может быть показана и на явлениях образования перьев с различным рисунком в одних и тех же фолликулах. У кур породы плимутрок в ряде случаев, вместо поперечнополосатых перьев образуются ненормально пигментированные или сплошь окрашенные перья. В таких случаях отрастающие каждый раз новые перья отличаются от перьев предыдущих генераций своей окраской. Это противоречит представлению о ранней детерминации рисунка в перьевом фолликуле. Отмеченные явления не связаны с гормональными влияниями, поскольку одновременно развившиеся перья из разных «аномальных» фолликулов отличаются друг от друга. Возможно предположение о локальных нарушениях в иннервации разных перьевых фолликулов.

У многих видов птиц изменение рисунка перьев после очередной линьки носит закономерный характер. Эти явления лежат в основе возрастных, сезонных и половых отличий в рисунке пера (Beebe, 1908; Heinroth, 1910; Henke, 1939; Б. Г. Новиков и Г. И. Благодатская, 1948, 1950; Harrison, 1948; Harrison a. Harrison, 1959a, б). Изменение свойств перьевого фолликула, наступающее в результате физиологических изменений организма, приурочивается к определенному времени. У многих форм послегнездовая линька завершается развитием перьев новой окраски. Если же развитие перьевых зачатков начинается до наступления линьки, то образуются перья с комбинированным рисунком: верхняя часть опахала несет признаки ювенального покрова, нижняя — нового окончательного (Kuhn, 1928; Göhringer, 1951).

Образование общего рисунка перьевого покрова птицы — явление сложное. Цепь физиологических изменений, обусловленных изменениями среды, находит свое проявление в окраске перьевого покрова птицы и, в первую очередь, в интенсивности распределения пигмента в перьях дорсальной и вентральной поверхностей тела. Приспособительное значение рисунка покрова птицы обстоятельно освещено в исследованиях Ч. Дарвина (1868) и А. Н. Северцова (1939), а также рассматривается в сводках Генке (1937) и Котта (1950).

Общий рисунок покрова птицы представляет гармоничное сочетание большого количества различно окрашенных перьев. Индиви-

дуальный рисунок каждого пера как бы подчинен общему рисунку покрова. В этой связи раскраска отдельных перьев в разных частях одной и той же птерилии оказывается неодинаковой. Симметрия в распределении пигмента в отдельных перьях отмечается сравнительно редко. Присутствие пигментов может быть ограничено любым участком жесткого опахала пера. Закономерно расположенные перья на различных птерилиях образуют в совокупности рисунок покрова, характерный для птицы определенного вида. Окраска покрова птицы бывает одноцветной, полосатой, крапчатой, пятнистой или же представляет их различное сочетание. У отдельных экземпляров разных видов птиц нарушение функции пигментных клеток может быть в такой степени, что исключается образование и отложение пигмента и в результате получаются альбиносы. Альбинизм может быть полным или частичным. В противоположность этому при усиленной функции хроматофоров может возникать темная однородная окраска у отдельных особей пестроокрашенного вида — явление гипермеланизма.

В индивидуальном развитии птицы рисунок перьевого покрова, как правило, изменяется в сторону его усложнения. Это в известной мере отражает историческую последовательность в развитии рисунка перьевого покрова птиц, в которой однотонная бурая окраска оперения заменялась постепенно яркой, разноцветной (Eldern, 1936; Машталлер, 1940; Петров, 1940; Kagelmann, 1951; Kimball, 1952).

Обращает на себя внимание разница в окраске оперения на спинной и брюшной поверхностях тела (Carins, 1951; Harrison, 1960). За малым исключением, оперение спины имеет более интенсивную окраску и более сложный рисунок, чем оперение брюшной стороны. Региональные особенности в окраске развиваются постепенно. Пуховой наряд птенца, если он окрашен, не имеет еще таких различий, хотя у ряда форм окраска спинной и брюшной сторон тела все же несколько отличается. У некоторых птенцов на спинной поверхности намечается примитивный рисунок. Региональные различия недостаточно отчетливы и в окраске гнездового покрова молодых птиц. Окончательный рисунок покрова образуется лишь с развитием дефинитивного оперения, появлению которого предшествует одна, две или даже три линьки. Не всегда смена возрастных признаков в покровах строго отражена во времени. Например, хищники до дефинитивного наряда имеют три покрова, которые при линьке не полностью вытесняют друг друга. В результате у взрослой птицы могут оставаться частично перья от всех трех предшествующих покровов.

У отдельных экземпляров птиц с диморфным покровом обычная латеральная симметрия в рисунке покрова оказывается нарушенной. Случаи подобного гинандроморфизма описаны среди куриных и воробьиных птиц. Такого рода нарушения в рисунке покрова бывают довольно точно билатерально асимметричными или имеют мо-

заичный характер (И. Ф. Огнев и С. И. Огнев, 1924; Pezard, Sand a. Caridroit, 1926; Espinasse, 1936; Nutt, 1937; Crew a. Munro, 1939; Jerome o. Huntsman, 1952). Это явление до сих пор не получило еще объяснения. Во всяком случае нет оснований связывать его с какими-либо гуморальными (гормональными) факторами. В этой связи представляют интерес данные Лилли (Lillie, 1931), наблюдавшего одностороннюю гипертрофию полушария головного мозга у гинандроморфных птиц.

У большого числа птиц, обладающими половыми различиями в рисунке покровов, такие признаки появляются с развитием второго контурного оперения. Исключение составляют немногие формы (некоторые виды попугаев), у которых молодые птенцы приобретают характерные различия в окраске покровов уже в гнездовой период. У подавляющего большинства видов птиц молодые птенцы не имеют половых различий в окраске ювенального покрова, они окрашены бледнее взрослых особей и обладают цветностью, близкой к рисунку покрова самки. Только после линьки особи разного пола приобретают свой типичный наряд. В ряде случаев (домовый воробей, коноплянка, скворец и другие формы) изменение общего рисунка покрова может происходить и вне периода линьки в результате постепенного обнашивания периферических частей опахал перьев. В результате ранее скрытые и иначе окрашенные части перьев показываются наружу, образуя новый рисунок покрова.

Условия обитания птиц откладывают свой отпечаток на общий рисунок перьевого покрова. Вариации в рисунке у форм, обитающих в разных широтах, касаются преимущественно распределения меланина и его производных (Серебровский, 1925; Gillham, 1959; Harrison a. Harrison, 1959а, б, в; Jollie, 1947). Внешние факторы, как справедливо допускают Г. П. Дементьев и В. Ф. Ларионов (1944), оказывают свое влияние на регулирующие системы организма и тем самым влекут изменения в обмене веществ. В зависимости от ряда условий, и в первую очередь от температуры, питания, освещения, изменяются характер и интенсивность окислительных процессов, что отражается и на пигментообразовании. Известно, что в определенных климатических условиях у птиц разных видов имеются признаки большого сходства в окраске перьевого покрова. В этой связи заслуживает внимания развитие эклипсного (сглаживающего) по рисунку оперения у диморфных форм кур, индеек и уток (Tallent, 1931; Stressemann, 1948; Kimball, 1958).

СМЕНА ПЕРЬЕВ (ЛИНЬКА)

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И РОСТ ПЕРЬЕВ

Перья на теле птицы располагаются в определенной последовательности, составляя в зависимости от выполняемой функции группы, близкие по форме, структуре и окраске. Ориентировка перьев на теле птицы, независимо от области расположения, подчиняется

одной общей закономерности: апикальные концы перьев ориентированы в направлении хвостовой части тела. Расположение перьев на правой и левой сторонах тела симметрично, в строении же охватывает перьев некоторых партий (маховые) наблюдается асимметрия. Перья располагаются рядами, закономерно группируясь в оперенные области — птерилии (*pterilien*), в отличие от мест, лишенных перьевых фолликулов — аптерий (*apterien*). В перьевом покрове птиц имеется девять основных птерилий (Дементьев, 1940б; Шульгин, 1940; Friant, 1947): 1) спинно-поясничная (*pt. synalis*); 2) плечевая (*pt. humeralis*); 3) брюшная (*pt. gastraci*); 4) шейно-головная (*pt. capitus*); 5) крыловая (*pt. alaris*); 6) бедренная (*pt. femoralis*); 7) области голени (*pt. cruralis*); 8) хвостовая (*pt. caudae*); 9) анальная (*pt. ani*). Название птерилий указывает на их положение.

В отличие от контурных, пуховые перья только на некоторых участках кожи занимают точно ограниченное положение. Аптерий охватывают симметрично расположенные участки кожи, из них восемь — наиболее крупные.

Количество перьев на теле птицы подвержено некоторым возрастным и сезонным вариациям. Имеется прямое соответствие между общим числом перьев в покрове и размерами тела птицы, хотя строгой пропорциональности между этими признаками нет: у колибри около 1000, у мелких воробьиных от 1500—2500 (Wetmore, 1936), у чаек 5000—6000, у кур 9000—10 000, у уток 11 000—12 000, у лебедей свыше 25 000 (Дементьев, 1940б; Korelus, 1947; Brodtkorb, 1951; Wing, 1952).

Перья различных птерилий в связи с выполняемой ими функцией отличаются по размерам, форме и строению (например, перья туловища и крыльев). Перья крыла подразделяются на маховые и их кроющие. Маховые перья в свою очередь делятся: на первостепенные (маховые первого порядка — *ramiges primariae*), прикрепляющиеся ко второму пальцу кисти, и второстепенные (маховые второго порядка — *ramiges secundariae*), прикрепляющиеся к локтевой кости предплечья. Основания очин этих перьев имеют опору на скелете крыла, что обеспечивает большую их устойчивость при полете (рис. 14).

Количество первостепенных маховых перьев у разных видов колеблется сравнительно в небольших пределах от 8 до 12, тогда как второстепенных маховых может быть от 6 до 37 (Stresemann, 1927). Удлинение вторичных маховых, наблюдаемое у птиц, приспособленных к парящему полету, приводит к образованию особых «косяк», прикрывающих нередко яркий латеральный рисунок (Штегман, 1952). Нумерация первостепенных и второстепенных маховых идет от наружного края крыла к туловищу. Отметим, что самое крайнее (первое) маховое перо имеет наименьшие размеры.

Имеется много исследований по организации покрова и структуре маховых перьев в связи с аэродинамическими свойствами кры-

ла различных птиц. Укажем на работы Н. А. Гладкова и А. К. Рустамова (1949), Сондерса и Вейса (Saunders a. Weiss, 1950), Г. С. Шестаковой (1956), Эме (Oehme, 1959), Энгельмана (Engelmann, 1959) и Т. Л. Бородулиной (1960). В названных исследованиях представлены также данные о закладке маховых перьев,

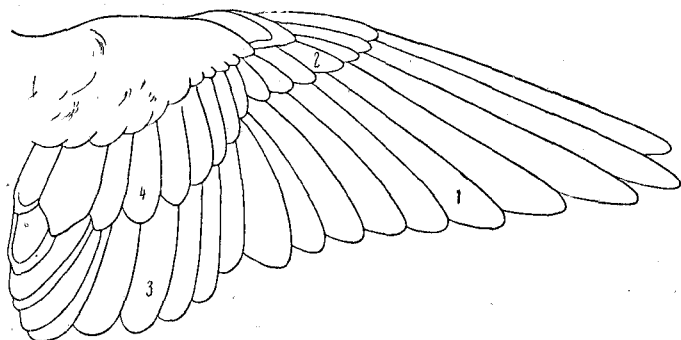


Рис. 14. Расположение перьев основных партий на крыле голубя
1 — маховые первого порядка; 2 — их кроющие; 3 — маховые второго
порядка; 4 — их кроющие

о микроскопической структуре поверхностных клеток опахала, о способах взаимного крепления бородок и особенностях прикрепления таких перьев в крыле птицы.

В области плеча расположены так называемые плечевые перья (*ramiges tertiariae*), играющие второстепенную роль при полете. Кроющие первостепенных и второстепенных маховых (как и маховые) различаются по форме и строению. Первые более узки, упруги и прочно закреплены в глубоких перьевых сумках. Обе категории перьев расположены рядами, последовательно налагающимися друг на друга. Перья каждого выше расположенного ряда своей контурной частью накладываются на пуховую и немного прикрывают контурную часть перьев нижележащего ряда.

Размеры перьев от нижних рядов к верхним постепенно уменьшаются. Каждый ряд перьев по отношению к предыдущему несколько сдвинут проксимально. В результате перья каждого ряда, подобно черепице, прикрывают промежутки между перьями предыдущего ряда. Кроме того, кроющие различаются по расположению их на наружной или внутренней поверхностях крыла, а также в зависимости от ряда (основными являются три ряда наиболее крупных перьев). Перья первого ряда, непосредственно прикрывающие нижнюю часть маховых перьев, наиболее крупные — *tectrices majores, inferiores* и *superiores*. Далее последовательно располагаются *tectrices mediae, tectrices minoris* и *tectrices marginalis*.

Другая партия крупных перьев — рулевые (*rectrices*) имеет свои наружные и внутренние кроющие (*tectrices caudales inferiores*

и tectrices subcaudales). Рулевые перья прикрепляются своими очинами к сросшимся в одну кость хвостовым позвонкам (пигостиль). Эти перья сходны с маховым, особенно с второстепенными, но отличаются от них более выраженной билатеральной симметрией. Число рулевых у разных птиц колеблется от 4 до 14 пар, но чаще их бывает 5—6 пар, соответственно числу слившихся хвостовых позвонков. Располагаются они по обе стороны пигостиля. Число наружных и внутренних кроющих перьев соответствует количеству рулевых. Число рулевых перьев является одним из таксономических показателей у диких и признаком породы у домашних птиц. Количество рулевых перьев и их расположение являются одним из морфологических признаков, подвергшихся значительным эволюционным изменениям (Храновский, 1959). Форма рулевых перьев или остается неизменной на всем протяжении птерилии, или, что отмечается чаще, изменяется у каждой пары перьев, располагающихся по обе стороны от центра птерилии.

Перья головы, туловища и задних конечностей в основном сходны по строению. Различие между ними заключается обычно в размерах самих перьев, а также в разных соотношениях размеров их контурной и пуховой частей, а иногда и в форме перьев.

Время закладки дефинитивных перьев отличается на различных птерилиях и наступает неодновременно иногда в пределах одной птерилии. Так, у кур развитие маховых перьев начинается еще в яйце, тогда как мелкие перья туловища начинают развиваться в возрасте 1—2 месяцев (Лекторский и Кузьмина, 1936а; Holmes, 1935; Котова, 1936; Saunders a. Weiss, 1950; Engelmann, 1959).

У голубей (Войткевич, 1934а, 1936з; Новиков, 1934) разница в сроках закладки и развития перьев на отдельных птерилиях менее значительна. Развитие пеньков перьев у молодых голубей начинается через несколько дней после вылупления. Начальные точки перообразования обозначаются на плече, в частях крыльев, находящихся ближе к туловищу, и на спине (в виде узкой полосы). Затем перообразование охватывает наружную поверхность крыльев и остальные части тела, распространяясь в направлении хвоста, и лишь затем переходит на вентральную сторону туловища и конечностей. Таким образом, можно говорить о некотором градиенте морфогенного процесса в перообразующей ткани птиц. Центр высокой активности перообразования находится на дорсальной поверхности и, в частности, в области переднего пояса. Уменьшение активности перообразования идет в направлении от головы к хвосту и от спинной поверхности к нижней стороне тела и конечностям. У водоплавающих птиц — у уток и гусей — развитие перьев различных птерилий происходит через значительный срок после вылупления и более растянуто во времени (Штрайх и Светозаров, 1935а, б). Крупные перья (маховые и рулевые) развиваются одновременно, рост мелких перьев запаздывает и происходит неодновременно на разных птерилиях. По характеру закладки перьевых фолликулов

и начальным стадиям роста перьев водоплавающие птицы занимают особое положение в сравнении с другими птицами, в частности курами и голубями. Наряду с процессом закладки рост перьев, его скорость и продолжительность также различаются в зависимости от места расположения перьевых фолликулов. Перья различной длины растут с различной скоростью, т. е. абсолютная величина прироста массы пера в единицу времени находится в прямом соответствии с его окончательной длиной. В этом отношении показателен рост рулевых перьев павлина (Samuel, 1870).

Установлено, что у голубей прирост массы пера в единицу времени постепенно с возрастом уменьшается. У разных птиц изучен рост крупных и мелких перьев. Отмечено определенное отношение между размерами и скоростью роста перьев: чем больше длина пера у данного вида птиц, тем меньше относительный ежедневный прирост. В. Ф. Ларионов и Н. Ф. Позигун (1935), сравнивая развитие одноименных маховых перьев у кур и голубей, показали, что у последних перья растут более интенсивно. Авторы приходят к выводу, что скорость роста перьев является специфическим видовым признаком. Аналогичные наблюдения были сделаны в разное время другими авторами (Heinroth, 1906; Carlisle, 1925; Martin, 1930; Hurry a. Nordskog, 1953).

Сведения относительно скорости роста перьев в зависимости от возраста птицы и сезона пока малочисленны. Скорость роста перьев у старых голубей ниже, чем у молодых. В разное время года различия в скорости роста у этих птиц не было обнаружено (Бердышев, 1934; Новиков, 1934). Однако, согласно нашим наблюдениям (Войткевич, 1940в), кроющие второстепенных маховых у голубей регенерируют летом и осенью в более короткий срок, чем зимой.

Рост перьев на различных птерилиях находится в зависимости от индивидуальности их гистогенеза. В процессе роста перьев, в частности у голубей, различаются два периода: первый — до разветвления опахала, второй — внешняя дифференцировка структурных элементов опахала (Войткевич, 1936б, д), характеризующийся более интенсивным приростом массы пера в единицу времени. У кур, в отличие от голубей, в первый период между перьями грудной птерилии и седла различия в интенсивности роста не обнаруживается, хотя продолжительность роста перьев седла несколько выше; во второй период скорость роста перьев грудной птерилии возрастает (Juhn a. Fraps, 1934а, б, в, 1936; Lillie, 1940). Таким образом, различия в скорости роста перьев разных птерилий может иметь место не только в течение всего процесса развития, но и в его отдельные фазы. Г. Штрайх и Е. Светозаров (1937б) изучили рост различных перьев у голубей, гусей и уток с применением математических способов установления константы роста (Шмальгаузен, 1935). Оказалось, что скорость роста перьев (в пределах одного вида), расположенных на разных птерилиях, но одинаковых по размерам, одинакова. Различия в скорости роста мелких перьев

у птиц разных видов следует связать с разницей в характере общего роста птицы (Kaufmann, 1936; Войткевич, 1934а; Ларионов, Котова и Штрайх, 1933; Штрайх и Светозаров, 1937а, б).

В развитии маховых перьев первого порядка наблюдаются иные закономерности, чем в росте мелких перьев. Б. Г. Новиков (1934) показал, что у голубей ювенальное маховое № 10 развивается, в сравнении с другими маховыми, в наиболее короткий срок, тогда как перо № 1 имеет очень большую продолжительность роста. Скорость развития маховых не зависит от их окончательной длины, а связана, очевидно, с локальными свойствами перьевых фолликулов.

В росте перьев в пределах данной птерилии имеется определенный градиент. Так, у цыплят четыре самых внутренних маховых первого порядка закладываются почти одновременно и имеют близкие кривые роста, несмотря на различия в окончательных размерах. Наружные шесть маховых (№ 1—6) закладываются позже и кривые их роста одинаковы по своему характеру, однако значительно отличаются от кривых первых четырех перьев (№ 7—10). Различия во времени закладки и скорости роста между этими двумя группами перьев можно выразить величиной градиента, центром которого является перо № 7, среднюю ось составляют перья № 8—10, боковую ось № 6—1. Такая же закономерность может быть намечена и для маховых второго порядка. Здесь наибольшим градиентом характеризуется перо № 13 (порядок нумерации является общим с маховыми первого порядка). По скорости роста первое место занимают первостепенные маховые от № 10 до 6. Далее идут первостепенное пятое маховое и второстепенные от № 13 до 16, от них отстают первостепенные от № 4 до 1. Порядок появления и скорость роста отдельных перьев сохраняются как в ювенальной, так и в последующих дефинитивных генерациях.

Различия в росте крупных перьев в зависимости от их локализации сохраняются в период естественной линьки, а также при активизации новых генераций перьев путем оципывания. Кривые роста первостепенных маховых после искусственного оципывания перьев у взрослых голубей полностью совпадают с соответствующими кривыми у молодых птиц. А. П. Бердышев (1934) измерял у голубей растущие первостепенные маховые и также установил, что продолжительность их роста увеличивается от туловища к концу крыла.

Таким образом, различия в закладке и скорости роста наблюдаются не только между перьями разных птерилий, но и у разных перьев одной птерилии. Разница в сроках закладки, продолжительности и скорости развития более выражена у крупных перьев. Изменения темпа роста отдельных маховых перьев в сторону уменьшения идут в направлении от туловища к краю крыла. Разница в скорости роста перьев разной топографии существенно не изменяется в связи с возрастом птиц. Видовые различия в скорос-

ти роста перьев находятся в зависимости от скорости общего роста птицы в послезародышевый период.

Развитие перьевого покрова, скорость роста перьев и их кератинизация находятся в зависимости от характера питания птиц (Krukenberg, 1882; Koch, 1939; Бельский, 1949; Podhradsky, 1953, и др.). Особенно важным является присутствие в пищевом рационе азота и серосодержащих веществ (Buchala, 1910; Ackerson, Blish a. Mussehe, 1926; Lintzel, Mangold a. Stotz, 1929; Bolliger a. Varga, 1960). Имеются указания на важность присутствия воднорастворимых простых химических соединений калия, железа, цинка и других (Sauermann, 1889; Höhn, 1955; Gross, 1956; Suplee, Combs, a. Blamberg, 1958). В последнее время показано, что включение в корм измельченного кератина в виде так называемой перьевой муки благоприятствует откорму домашних птиц и росту перьевого покрова (Lillie, Sizemore a. Denton, 1956; Woodin, 1956; Harms a. Goff, 1957; Vellky, 1960).

СРОКИ, ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ И СКОРОСТЬ ЛИНЬКИ

Периодическое обновление перьевого покрова у птиц имеет важное приспособительное значение. Перья со временем обнашиваются и утрачивают свой типичный рисунок. Смена оперения — звено в цепи морфогенных явлений, последовательно сменяющих друг друга в течение года. Мы говорим о сезонности линек в том смысле, что они приурочены к определенному времени года. Смена перьевого покрова у молодых птиц совпадает с завершением их общего роста, у взрослых птиц она следует, как правило, непосредственно за размножением и лишь в редких случаях наступает значительно позже периода размножения.

Различают линьки: послегнездовую (ювенальную) и годовую (дефинитивную). Первой линькой является послегнездовая, при которой контурные перья, развившиеся у молодых птиц в гнездовой период, полностью или частично заменяются перьями взрослой птицы (Marble, 1934; Sutton, 1948; Parkes, 1957). Этой линьке предшествует замена зародышевого пуха первым контурным (ювенальным) оперением; однако нет основания, как отмечалось выше, такую замену рассматривать в качестве линьки. Годовая линька, приходящаяся обычно в конце лета, распространяется на весь или часть перьевого покрова (летне-осенняя линька); в последнем случае позже происходит доливание. У ряда форм птиц частичная линька предшествует периоду размножения, благодаря чему обеспечивается яркость перьевого наряда в период размножения (Riddle, 1934; Rand, 1954a; Swank, 1955; Selender, 1958). Два цикла линьки (один из них неполный) характерны для многих, главным образом перелетных птиц. Адаптивный характер годовой линьки особенно четко выражен у птиц, мигрирующих на большие расстояния (Brockhuysen, 1956; Marshall a. Serventy,

1956; Козлова, 1957). Птицы оседлые линяют, как правило, один раз в год. При двукратной годовой линьке большая часть или весь перьевого покров целиком сменяется вслед за периодом размножения. Затем, через различный промежуток времени (короткий у водоплавающих птиц), наступает вторая частичная линька мелкого оперения, при которой перья крыла не сменяются; после этого может иметь место частичная линька весной. Частичная линька происходит у перелетных воробьиных птиц весной перед отлетом с мест зимовки. Исключения составляют ласточки, претерпевающие только одну линьку зимой. Наиболее сложно проявляется процесс линьки у тетеревов и куропаток, у которых развивающиеся в разные времена года перья отличаются не только окраской, но и структурой. Отметим, что белая куропатка претерпевает в течение года четыре линьки (Михеев, 1939; Salomonsen, 1939).

Из старых исследований естественной линьки у диких птиц следует назвать солидные труды Н. А. Северцова (1856), А. Богданова (1888), Жерба (Gerbe, 1877), Хейпрота (Heinroth, 1898, 1931) и Якобса (Jacobs, 1935). Одна из первых попыток систематизировать данные о видовых особенностях линьки принадлежит В. Л. Бианки (1911). обстоятельные данные относительно характера и сроков линьки у разных птиц приводит в своей книге Л. М. Шульгин (1940). В смене сезонных нарядов и линек птиц автор систематизирует данные относительно обновления покровов с учетом возрастных изменений. Г. П. Дементьев (1940а, б) дает сводку интересных данных о характере годовых линек у птиц разных видов.

Годовая линька у некоторых хищников (ястребов, соколов, сов, а также у журавлей) не завершается в один год, а часто растягивается на два года (Miller, 1944; Mayr a. Mayr, 1954; Steinbacher, 1955; Piechocki, 1956; Sutter, 1956; Verheyen, 1956а, б; Schiemenz, 1958; Stresemann, 1958). У взрослых дневных хищников нередко имеет место хроническая, непрекращающаяся линька (Mebs, 1960). В сроках линьки имеются половые различия. У птиц, проявляющих заботу о потомстве, самка и самец линяют неодновременно, что позволяет одному из родителей эффективно охранять потомство. У уток самцы начинают линять значительно раньше самок, сменяя яркий брачный наряд на однообразный летний (Stresemann, 1940; Salomonsen, 1949). Линька у самок начинается после вывода птенцов. У лебедей имеется противоположное отношение в сроках линьки: самка линяет первой (Voase, 1959). Половые различия могут проявляться и в характере линьки. Самка перепелятника сменяет маховые перья в период насиживания и кормления птенцов, тогда как самец начинает линять после завершения воспитания молодняка. Хейрот (1947) указывает, что замураванная в гнезде и находящаяся в течение нескольких недель в темноте самка птицы-носорога сбрасывает во второй период насиживания сразу все перья. Самцы же этого вида и ненасиживаю-

щие самки имеют постепенную линьку, при которой способность к полету все время сохраняется.

Характерной особенностью линьки большинства птиц является строгая закономерность в смене перьев определенных партий, обеспечивающая птице сохранение ее способности к полету и терморегуляции. Редким исключением являются случаи линьки, когда покров птицы сбрасывается полностью сразу (пингвины), подобно тому как осуществляется линька покрова у большинства рептилий (Eggert, 1935). У водоплавающих и болотных птиц сбрасывание крупных перьев происходит в короткий срок (Штрайх и Светозаров, 1935а, б, в; Adamesteanu a. Suteanu, 1960), в связи с чем на определенное время утрачивается способность к полету. Линька такого рода имеет, несомненно, приспособительное значение, так как значительно сокращается общий период обновления перьев в условиях обитания, обеспечивающих надежную защиту от хищников. Ряд топографических особенностей в смене оперения у разных птиц описан в работах С. И. Снигиревского (1950), А. К. Рустомова (1956), Вильямсона (Williamson, 1957, а, б), Бёрмана (Bährmann, 1958), Франка и Эппрехта (Frankk a. Erprecht, 1959), Е. Штреземана и В. Штреземан (E. Stresemann a. V. Stresemann, 1960).

Смена перьев у различных птиц на каждой птерилии находится в коррелятивной зависимости от линьки перьев в других областях тела. Обновление перьев протекает симметрично на обеих сторонах тела, т. е. одновременно происходит смена одноименных перьев. Отмеченные закономерности в смене перьев особенно отчетливо выявляются при линьке крупных перьев. Для каждой партии крупных перьев (рулевые, первостепенные и второстепенные маховые) свойственна своя последовательность, отличающаяся, однако, у птиц разного систематического положения. Основным в смене крупных перьев является то, что обновление наиболее ответственных для полета перьев происходит в завершающей фазе линьки. Так, смена первостепенных маховых начинается с внутреннего края этого ряда. У воробьиных, куриных, голубей и других на обоих крыльях первыми выпадают самые внутренние (№ 10) первостепенные маховые. Затем через определенные интервалы на обоих крыльях выпадают соседние: девятые, восьмые, седьмые, и т. д. (Dwight, 1900а, б, 1925; Ларионов, 1945; Wetherbee, 1951; Werth, 1954; Mewaldt, 1958; Verheyen, 1958; Stresemann, 1959).

У хищных птиц начальный центр линьки несколько смещается: первым на каждом крыле выпадает седьмое маховое, затем шестое и восьмое, далее пятое и девятое и т. д. (Дементьев, 1940а, б). Направленность линьки маховых от внутреннего края к наружному удается отметить и у водоплавающих птиц с той лишь разницей, что сбрасывание крупных перьев осуществляется в очень короткий срок. Маховые второго порядка чаще всего начинают линять сразу с обоих концов ряда, или же для этой партии на каждом крыле

имеется один исходный центр линьки, от которого в двух направлениях (к краям партии) происходит постепенное сбрасывание перьев (Штрайх и Светозаров, 1935а, б, в.). Линька рулевых перьев, как и маховых, происходит симметрично, чаще всего она начинается с внутренних краев обоих рядов, т. е. с центра птерилии. Таким образом, первыми выпадают два центральных пера, затем два соседних и так далее в направлении к краям партии (Rayne, 1947; Ingram, 1953; Verheyen, 1956а, б). У ряда форм симметрия в линьке рулевых перьев отсутствует (кукушки, попугаи).

После выпадения пера крупной партии проходит определенный срок, прежде чем выпадет следующее, соседнее перо. Эти сроки для перьев разных партий различны. Они различны и для одноименных птерилий птиц разных видов. Вместе с тем наблюдается общая закономерность для перьев, располагающихся в один ряд. Следующее перо линяет после того, как предыдущее разовьется примерно на одну треть своей окончательной величины. Между скоростью роста перьев, продолжительностью интервалов в смене соседних перьев и, тем самым, общей продолжительностью линьки всего перьевого покрова птицы имеется тесная взаимосвязь.

Различные факторы и, в первую очередь, условия существования отражаются на характере, сроках и скорости линьки. Это особенно отчетливо проявляется у птиц, подвергшихся одомашниванию. В. Ф. Ларионов (1945) отмечает, что при непрерывающейся яйценоскости продолжительность линьки кур значительно удлиняется; начало же смены второстепенных маховых сильно запаздывает в сравнении с первостепенными. При этом обычная последовательность в смене маховых у домашних кур нередко нарушается: выпадает не одно перо, а несколько перьев одновременно. Аналогичные явления отмечены и в линьке рулевых перьев. Индивидуальные вариации обнаруживаются в большей степени в первый период линьки. Однако у домашних голубей линька мало отличается по своему характеру и интенсивности от линьки диких голубей (Ларионов, 1949).

В отношении последовательности и сроков смены перьев из одомашненных птиц, в связи с запросами практического птицеводства, наиболее детально обследованы куры, утки и гуси. Хорошо изучена послегнездовая (ювенальная) и годовая линька кур различных пород (Rice, Nixon а. Rogers, 1908; Ackerson, Blish а. Mussehe, 1928; Ларионов, Кузьмина и Лекторский, 1933; Ларионов, Котова и Штрайх, 1933; Котова, 1936; Jaap а. Grimes, 1956; Himepo а. Tanabe, 1957). В последовательности смены перьев различных партий у кур подтверждаются закономерности, описанные выше для других видов домашних птиц. Авторы опубликованных по этому вопросу работ не ограничивались описанием процесса смены перьев, а одновременно ставили задачи выяснения связи линьки с продуктивностью (яйценоскостью). Состояние покрова отражает ряд свойств, связанных с продуктивностью домашних

птиц (Бессарабов, 1937). В многочисленных работах В. Ф. Ларионова (1933—1945) и его сотрудников собран большой материал по линьке цыплят и взрослых кур, детально описана этапность линьки разных партий перьев. Разработана объективная и вместе с тем простая методика количественного учета линьки.

Поскольку линька маховых первого порядка коррелятивно связана с линькой всего перьевого покрова, Ларионов (1945) показал, что перья этой партии могут быть использованы в качестве основного критерия для суждения о линьке оперения птицы в целом. К моменту выпадения пятого-шестого первостепенного махового линька мелкого пера достигает наибольшей интенсивности, что соответствует середине линьки, ее «кульминационной точке». Между продолжительностью линьки и ее хронологией имеется связь в том отношении, что у рано линяющих птиц смена оперения протекает медленнее, чем у поздно линяющих. Аналогичная коррелятивная зависимость между линькой мелкого и крупного оперения показана для домашних голубей (Бельский, 1945; Ларионов, 1949; Kobayashi, 1953a).

Линька других домашних птиц, в частности водоплавающих (утки, гуси), сбрасывающих маховые в короткий срок (Штрайх и Светозаров, 1935а, б, в), в отличие от птиц, линяющих постепенно, замечательна тем, что смена оперения туловища коррелятивно связана со сменой последовательно выпадающих рулевых перьев. Нарастание интенсивности линьки перьевого покрова происходит постепенно, и к моменту, когда обновилась приблизительно третья часть мелких перьев, начинается выпадение маховых (у уток процесс совершается быстрее, чем у гусей). А. Я. Тугаринов (1941) отметил, что линька уток начинается со смены мелкого пера и лишь через 20—25 дней начинают выпадать маховые. Напротив, у гусей и лебедей линька начинается с выпадения маховых перьев. В период смены маховых интенсивность линьки мелких перьев уменьшается. В линьке домашних и диких водоплавающих птиц существенной разницы нет. Имеющиеся различия относятся в основном к срокам наступления и интенсивности процесса, но не затрагивают последовательности смены перьев.

Обобщение данных упомянутых работ, а также наши собственные наблюдения над линькой диких и домашних птиц подтверждают правильность деления птиц на две группы по типу линьки маховых перьев. У птиц, сменяющих маховые постепенно, началом линьки следует считать выпадение на обоих крыльях по одному самому внутреннему первостепенному маховому перу. Выпадение других крупных перьев (второстепенные маховые и рулевые) начинается после смены нескольких маховых первого порядка. Заканчивается линька сменой самого крайнего наружного первостепенного махового. В каждой партии линька начинается, как отмечалось выше, с определенного исходного центра. Смена перьев на туловище, шее и голове тоже подчиняется определенной после-

довательности, поскольку во время линьки эти области остаются равномерно оперенными. Линька шеи и головы начинается позже и протекает с большей интенсивностью, чем туловища, т. е. завершается в более короткий срок. Имеется известная зависимость между скоростью роста крупных перьев и сроком их линьки. Перья с наибольшей скоростью роста оказываются расположенными в исходном центре линьки данной партии. Существует прямая зависимость между последовательностью в смене перьев различных птерилий и сроками их закладки в период зародышевой жизни. Такая зависимость наиболее обстоятельно изучена у кур.

У спонтанно линяющих птиц наблюдается такая же последовательность в смене первостепенных маховых, как и у птиц, у которых линька маховых растянута на значительный период. Короткий срок, в течение которого происходит смена первостепенных маховых перьев (у домашних уток — 10, у гусей — 15—20 дней), не всегда позволяет точно проследить последовательность в смене оперения. Началом линьки у этих птиц следует считать выпадение двух центральных рулевых перьев. Линька мелких перьев происходит параллельно смене рулевых. Смена мелкого пера начинается с нижней стороны туловища, переходит затем на спину, распространяясь далее от хвоста к голове. Голова и шея линяют последними. Маховые перья у гусей линяют вскоре после начала общей линьки; у уток махи линяют во вторую фазу общей линьки, а иногда при ее окончании. Линька всего покрова завершается одновременно с выпадением крайних рулевых (Штрайх и Светозаров, 1935а, б). Такова последовательность смены перьев различных партий у представителей двух групп домашних птиц, отличающихся характером линьки.

Интенсивность линьки находится в прямой зависимости от общей ее продолжительности. Интервал (в днях), между выпадением двух соседних первостепенных маховых (у птиц с постоянной линькой) может служить критерием для характеристики интенсивности линьки, поскольку показана корреляция в смене этих перьев и линькой остального оперения. Под влиянием одомашнивания сроки линьки и ее интенсивность сильно варьируют, главным образом в сторону увеличения продолжительности этого процесса. Нередки случаи, когда начавшаяся линька прекращается, а затем через некоторое время возобновляется. Иногда интервал между ними бывает весьма значительным. Линька продолжается с тех участков птерилии, где она ранее приостановилась. Отмечено, как общее правило, что птицы, начинающие линять позже, сбрасывают перья более интенсивно, чем рано линяющие (Ларионов, 1934).

Очередность смены перьев и интенсивность этого процесса являются типичными для каждого вида птиц. Эти количественные признаки линьки проявляются в одинаковой мере как в первой, послегнездовой, линьке, так и особенно во всех последующих периодических годовых линьках дефинитивного оперения.

Укажем на некоторые особенности, отличающие ювенальную линьку от всех последующих. К этой линьке приурочивается изменение свойств перьевых фолликулов, т. е. способность их к образованию окончательных перьев, отличающихся от гнездовых размерами, формой, окраской и рисунком. В результате послегнездовой линьки, наряду с возрастными, выявляются также половые различия в перьевом покрове (Lloyd-Jones, 1907; Parkes, 1952; Bendell, 1955; Westerskov, 1955; Kipp, 1956; Baird, 1958).

В сроках линьки имеются вариации. У одних птиц первая линька наступает тотчас после окончания роста ювенального оперения или несколько ранее, например, ряд видов колибри, большинство воробьиных, из домашних птиц: куры, голуби (Welter, 1936; Takewaki a. Mori, 1944; Hozelwood a. Gorton, 1954; Wagner, 1955, 1957; Aldrich, 1956; Le Febre a. Warner, 1959). Другие птицы имеют только частичную послегнездовую линьку. Например, у многих водоплавающих окончание роста птицы совпадает с линькой мелкого пера и рулевых перьев; хищные птицы претерпевают первую линьку в возрасте не ранее одного года; общая продолжительность линьки у мелких птиц все же значительно меньше, чем у крупных.

Интересно указать на связь линьки с условиями обитания. Как правило, у молодняка птиц, вьющих гнезда на земле или траве, послегнездовая линька совпадает с периодом окончания роста птицы. У птиц, вьющих гнезда в менее доступных местах (на деревьях, на скалах), первая линька наступает значительно позже. Быстрая одновременная линька маховых перьев происходит у птиц, могущих скрываться в воде, траве и кустарнике (утки, гуси, коростели). Для птиц, живущих на деревьях, характерна постепенная линька перьев крыла, в связи с чем они не теряют способность к полету. Характерно, что некоторые формы птиц, обитающие в суровых условиях горного или другого климата, имеют спонтанную линьку, при которой почти одновременно или в два приема (но в определенной последовательности) сменяются крупные перья (Попов, 1954, 1956). Такие изменения особенно характерны для воробьиных птиц, у которых в обычных условиях типичной является постепенная линька (Дементьев, 1940, 6; Дубинин, 1947). В условиях неволи характер линьки диких птиц нередко испытывает дезорганизацию (Mayand, 1944, 1950; Piechocki, 1955).

ЛОКАЛЬНЫЕ ЯВЛЕНИЯ ПРИ СМЕНЕ ПЕРЬЕВ

Процесс линьки внешне проявляется в том, что старые перья выпадают, а на их месте развиваются новые. То же происходит и при выдергивании старых перьев, когда на их месте развиваются новые. Нарушение связи между основанием очина старого пера и расположенным под ним зачатком пера следующей генерации вызывает активизацию последнего к развитию. Возникает вопрос

о природе процесса, вызывающего выпадение старых перьев при естественной линьке. Предшествует ли росту зачатков перьев выпадение старых перьев? Оказывается, что при линьке предварительного выпадения перьев не происходит, а имеет место их выталкивание начавшими развиваться перьевыми зачатками. При естественной линьке развитие зачатка начинается до того, как выпало из сумки старое перо. В подтверждение можно привести следующие наблюдения.

Известно, что не только у птиц, но и у представителей других классов позвоночных происходит периодическое обновление кожных покровов и их различных производных. Так, у пресмыкающихся, филогенетически стоящих наиболее близко к птицам, чешуйчатый роговой покров, являющийся образованием гомологичным оперению, сбрасывается после того, как под ним сформируется новый покров (Eggert, 1935). Первичные перья (эмбриональный пух) птиц выносятся из сумок на кончиках пеньков или на верхушках сформированных опахал перьев гнездового покрова. Позже, при разворачивании опахала, связь между пухом и ювенальным пером ослабляется.

Процесс выталкивания старых перьев пролиферирующими зачатками новых перьев наблюдается и при сезонных линьках. У взрослых птиц, во время линьки, среди перьев туловища всегда можно найти молодые пеньки, а иногда и зрелые перья, к верхушкам которых прикреплены очины старых перьев. Иногда, при опищивании перьев у линяющих птиц (например, у уток), можно видеть, как с очины старого пера выдергивается прочно прикрепленный к нему молодой пеньек. Связь верхушки пенька с углублением в основании старого пера настолько велика, что может сохраняться и при механическом выдергивании. У пингвинов во время линьки развивающийся пеньек прорывает дно очина старого пера и даже входит в полость последнего (Studer, 1873, 1878). В результате между перьями двух генераций обеспечивается очень прочная связь, которая нарушается только после появления нового пера над поверхностью кожи. Отмечая момент выпадения пера у линяющих птиц, можно видеть, что молодой пеньек появляется на поверхности кожи тотчас или вскоре после сбрасывания старого пера. Связь основания старого пера с вершиной молодого пера отмечается и при искусственной линьке, вызываемой экспериментально. Все эти наблюдения позволяют заключить, что при естественной линьке развитие пера начинается до выпадения старого (Войткевич, 1934а, 1936а).

Гистологическое изучение кожи кур при искусственно вызванной линьке показало, что действительно связь между верхушкой развивающегося зачатка и основанием очина старого пера сохраняется на протяжении всего периода роста пенька в сумке (Хватов, 1935). Перед выходом вершины пенька из сумки (или несколько позже) старое перо отваливается. Этим подтверждается,

что при линьке выпадение старых перьев является следствием роста новых перьев. В состоянии ли развивающийся зачаток пера вытолкнуть старое перо? Проведенные нами опыты на маховых перьях голубей показали, что молодой пенеk выталкивает не только выдернутое и вставленное обратно перо, но и введенный в сумку очин, закрепленный зажимами к верхним краям перьевой сумки (Войткевич, 1934 г.).

Изучение микроскопического строения кожи линяющих голубей показало, что при линьке развитию перьевого зачатка предшествуют изменения в эпителиальных стенках сумки. Верхние слои интенсивно ороговевают и отслаиваются. Вне периода линьки искусственно вызванный рост перьев новых генераций сопровождается аналогичными изменениями в стенках сумки. Отслаивание клеток эпидермиса естественно уменьшает связь старого пера с подлежащими тканями и облегчает скольжение очина при выходе его из сумки. Усиление процесса ороговения эпидермиса и отслаивание его клеток в период линьки происходит не только в перьевых сумках, но также и по всей поверхности кожи.

Результаты исследования таких локальных явлений при смене перьев важны потому, что в дальнейшем при изучении условий линьки нет необходимости искусственно выделять два различных фактора: один, вызывающий выпадение старых перьев, другой, обуславливающий развитие нового перьевого зачатка. Факторы, являющиеся причиной периодического развития покоившихся ранее перьевых зачатков, косвенно обуславливают сбрасывание старого перьевого покрова.

Рассмотрение данных относительно строения, развития и смены перьев позволило нам наметить дальнейшую последовательность экспериментального изучения перообразовательного процесса с учетом фаз развития перьев ювенального и дефинитивного покровов. Процесс развития пера будет в дальнейшем рассматриваться в такой последовательности: закладка зачатка, его развитие, рост пера и его дифференцировка (форма, структура, окраска и рисунок) как в условиях искусственной активизации перьевых фолликулов, так и в период естественной сезонной линьки.

II. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НЕКОТОРЫХ УСЛОВИЙ ЗАКЛАДКИ, РОСТА И РАЗВИТИЯ ПЕРА

Настоящая глава посвящается исследованию некоторых свойств перообразующей ткани, проявляющихся в процессе развития пера. Тем самым мы несколько отвлекаемся от общей регуляции организма, роль которой при изучении местных свойств перообразующей ткани, конечно, не может быть игнорирована.

Вначале рассмотрим данные, касающиеся процесса закладки (зачатка) пера и материала, из которого он образуется. Затем выясним характер отношений между ростом и дифференцировкой в развитии пера. Далее проследим отношения между развивающимся пером и новым зачатком и взаимодействие между зачатками перьев разных фолликулов в период их закладки и развития. Рассмотрение таких данных проведем, разграничив, в целях удобства анализа, развитие отдельного пера от особенностей, присущих групповому развитию перьев, типичному для линьки.

ОТНОСИТЕЛЬНАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ ОСНОВНЫХ ПРИЗНАКОВ ПЕРА

Выше было отмечено, что в развитии структуры и окраски перьев находят свое отражение многочисленные влияния внешней среды, затрагивающие физиологические отправления организма. Вместе с тем была показана относительная устойчивость признаков, которые в совокупности характеризуют покров данного вида птиц. Известный интерес представляло выяснение соотношений свойств перообразующей ткани и факторов целостного организма в развитии отдельных признаков оперения.

Выяснение этого соотношения могло быть достигнуто в опытах пересадок кожи с вариациями возраста, породы и ориентации трансплантата. После изменения ориентации участка кожи с перьевыми фолликулами характер формирования перьев должен показать, в какой степени положение зачатков перьев относительно тела птицы отражается на их формировании. Соответствующие опыты были поставлены на молодых и половозрелых птицах.

В опытах на почтовых голубях для пересадок была избрана спинно-поясничная птерилия (Войткевич и Новиков, 1936а). Перья на протяжении этой птерилии имеют неодинаковые размеры: ближе к голове они меньше, а по мере приближения к хвосту увеличиваются; при этом постепенно изменяется соотношение между контурной и пуховой частями в сторону увеличения последней. У голубей предварительно ощипывалось мелкое перо всего туловища. Затем на спине каждой птицы вырезался лоскут кожи размерами 5×7 см. После отделения от подлежащих тканей лоскут поворачивался в той же плоскости на 180° таким образом, что часть птерилии, находившаяся ранее у хвоста, оказывалась ближе к голове и закреплялась в новом положении. Не у всех подопытных птиц приживление трансплантата было полным. Хорошее приживление было отмечено у семи голубей, на спине которых развилось значительное количество перьев. Независимо от степени приживления повернутой кожи, перья развились в направлении, противоположном тому, какое они имели перед поворотом птерилии (рис. 15).

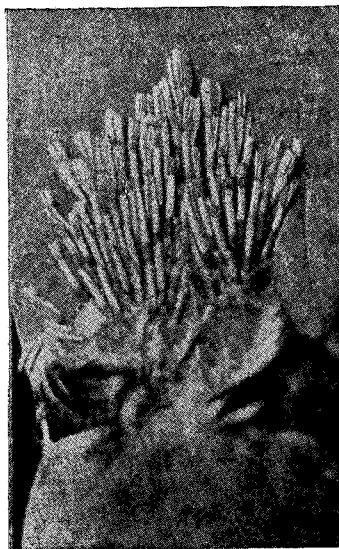


Рис. 15. Развитие перьев на приживленном трансплантате (через 12 дней от начала роста)

Через два месяца перья переднего, среднего и заднего отделов на трансплантатах были выщипаны и измерены: учитывалась общая длина опахала и длина его контурной части, а также вычислялось отношение между ними. То же самое было проделано значительно позже, когда оперение птиц обновилось после естественной линьки. Сравнение производилось с такими же по положению перьями контрольных птиц. Оказалось, что отношение длины контурной части пера к общей длине в первый период после пересадки кожи было меньше, чем в контроле, т. е. недоразвивалась контурная часть, вероятно, в связи с недостатком питания. Позже, когда условия обмена в трансплантате улучшились, развившиеся перья не отличались от перьев контрольной птицы.

Такие же результаты были получены (в 1947 г.) в опытах на взрослых курах (молодки) породы белые леггорны, где применялась методика, аналогичная описанной для голубей. Добиться приживления повернутого участка кожи (7×10 см) оказалось значительно труднее. Положительный результат был получен у девяти кур (из 32 оперированных), у которых перед операцией

производилось ощипывание перьев туловища с целью усилить васкуляризацию кожи и активизировать перьевые фолликулы. Наблюдения продолжались свыше трех лет. Оказалось, что у кур, как и у голубей, несмотря на многократные ощипывания и естественную линьку, не наблюдалось изменений в размерах, структуре и ориентации по отношению к туловищу. Аналогичные наблюдения были проведены ранее Клаттом (Klat, 1917) на нескольких курах с пересадками участков кожи вентральной поверхности тела. Здесь уместно напомнить известные опыты на домашних курах Козелка (Kozelka, 1929) по трансплантации различных эпидермальных производных (кожи, гребня, шпор) в необычные для этих образований области. В новом месте они обнаружили все присущие им ранее свойства и способность реагировать на гормоны.

Результаты опытов на взрослых голубях и курах позволили нам сделать вывод, что изменение топографии птерилии не влечет за собой существенных изменений в свойствах развивающихся новых перьев.

В дальнейших опытах у 120 пятидневных цыплят разных пород (белые леггорны, род-айланды и плимутроки) были произведены ауто-гомо- и гетеротрансплантации стандартных, относительно больших (3×3 см) участков кожи спины, покрытых пухом. При этом делался поворот пересаживаемого лоскута кожи. Приживление было хорошим у 96 цыплят. Позже сравнивалась оперяемость трансплантатов. Количество развившихся молодых перьев на пересаженных участках кожи колебалось от 68 до 142. Перья, бравшиеся с трех условных зон, периодически измерялись. Общая продолжительность наблюдений составляла три года. В результате было показано, что на повернутом участке кожи развились перья, у которых общие размеры и отношение между контурной и пуховой частями не соответствовали обычным показателям для данного участка птерилии. Наблюдалось некоторое сглаживание разницы в соотношении контурной и пуховой частей пера, характерной для наиболее разобщенных перьев спинной птерилии при нормальной ее ориентации. Такого рода ослабление топографических различий оказалось значительным при межпородных пересадках, например от плимутроков белым леггорнам и обратно. Из этого можно заключить, что создание необычных условий для перьевых фолликулов в ранний период, до начала развития перьевых зачатков, сопровождается появлением новых свойств в последующих генерациях дефинитивных перьев.

Приведенные экспериментальные данные убеждают в том, что свойства перообразующей ткани изменяются в индивидуальном развитии птицы, и становление их свойств не заканчивается в первый период послезародышевой жизни. Перообразующая ткань молодых птиц обладает известной лабильностью к изменению условий, тогда как в отношении взрослых птиц получены

доказательства ее более высокой устойчивости. Подтверждение такого заключения мы видим также в более ранних исследованиях других авторов.

Вильер, Роулз и Хедорн (Willier, Rawles a. Hadorn, 1937; Willier, a. Rawles, 1938a, б, в, 1940) в большом количестве опытов осуществили пересадки кожи у эмбрионов кур разных пород с целью изучения свойств перообразующей ткани в онтогенезе и ее потенций к образованию определенных структур и рисунка. Наряду с относительной устойчивостью основных морфологических признаков в развившихся перьях, авторы отметили и физиологическое влияние нового хозяина.

Б. Г. Новиков (1936, а) провел пересадки кожи у разновозрастных молодых цыплят позднооперяющейся породы плимутрок. Обменные пересадки кожи спины производились без изменения ориентации. При пересадках кожи от взрослых цыплят молодым не наблюдалось существенных изменений в сроках развития контурных перьев. Напротив, при пересадках от молодых на более взрослых наблюдалось влияние нового хозяина, проявившееся в ускорении оперяемости пересаженного участка кожи. В. Ф. Ларионов, Н. А. Кузьмина и И. Н. Лекторский (1938) производили обменные пересадки разноименных птерилий у цыплят род-айланд и белые леггорны. Обменивались местами участки птерилий плеча и спины. Авторы отметили изменение перообразовательного процесса в соответствии с новым расположением пересаженного лоскута кожи, но полного подчинения трансплантата новому месту не происходило.

В серии работ Дэнфорт (Danforth, 1929, а, б, 1931, 1933) демонстрировал успешные пересадки кожи на курах разных пород отличающихся окраской и структурой оперения. У многих птиц в пограничных участках происходило сращение частей разных перьевых фолликулов. Такие гетерогенные перьевые фолликулы образовывали химерические перья, в опахалах которых разным образом сочеталась мозаика признаков партнеров. Такая мозаика воспроизводилась повторно в последующих генерациях перьев, хотя в отдельных случаях отмечалось сглаживание химерических различий окраски. Аналогичные результаты развития химерических перьев были получены позже Лилли и Вэнгом (Lillie a. Wang, 1942, 1943, 1944) в опытах с пересадками отдельных частей перьевых зачатков у кур.

ИСТОЧНИК МАТЕРИАЛА ДЛЯ ЗАКЛАДКИ ПЕРЬЕВОГО ЗАЧАТКА

Выше отмечалось, что развитие каждой из многочисленных генераций перьев начинается с пролиферации готовых перьевых зачатков. Зачаток оформляется в момент окончания роста предыдущего пера. Закладка зачатка до этого исключается.

поскольку возникло бы препятствие на пути питания продолжающего расти предшественника. Необходимо было далее уточнить, из какого материала возникает новый перьевой зачаток: развивается ли он из подлежащих (по отношению к развивающемуся перу) тканей, или же образуется из базальных частей формирующегося пера. Предполагалось, что если молодой перьевой пенек на стадии до образования зачатка нового пера повернуть на 180° и добиться приживания в таком положении, то вопрос о происхождении материала зачатка можно будет решить, наблюдая за ориентацией перьев следующей генерации. В том случае, если новые перья будут развиваться в измененном положении, можно будет сделать вывод о формировании зачатка из тканей находящегося над ним пера.

Наиболее удобным объектом оказались верхние кроющие второстепенных маховых у голубей. Эти небольшие по размерам перья имеют глубокие сумки, и тем самым находящиеся в них пеньки хорошо предохранены от возможных травм.

Опыт 1. У трех птиц удалены все перья названной партии. Через 10 дней пеньки (12—14 мм длиной, на стадии перед началом разворачивания опахала) вытянуты до верхнего края сумок. При этом 17 пеньков плотно вставлены обратно в сумки, из них 7 предварительно повернуты вокруг оси на 180° . Дальнейшие наблюдения показали, что в первом случае полностью закончили свое формирование 6 перьев, во втором случае — все повернутые перья погибли.

Опыт 2. Так же, как и в предыдущем опыте у трех птиц удалены кроющие второстепенных маховых (рис. 16). Развившиеся новые пеньки в возрасте 13 дней на стадии, когда уже имеется небольшой участок сформированного опахала, вытянуты до верхнего края сумок. Из них 20 вставлены в том же положении обратно, а 10 предварительно повернуты на 180° (рис. 16,е). Через 25 дней, когда рост перьев полностью закончился, из 20 перьев, положение которых после выдергивания не изменилось, нормально сформировались 14. Из 10 повернутых закончили развитие в измененном положении 3 пера.

При сравнении данных этого опыта с предыдущим обнаруживается, что при использовании для операции пеньков несколько более поздней стадии (опыт 2) достигается приживание повернутых пеньков. Поэтому в дальнейших опытах были использованы пеньки, имеющие небольшие опахала.

Опыт 3. Проведен на 8 голубях. Из 16 перьев, выдернутых и вставленных обратно без перемены положения, сохранились 4 пера. Повернуто 68 перьев, из которых 13 продолжали развиваться.

Опыт 4. Проведен через год, в течение которого совершенствовалась методика. У 6 птиц на обоих крыльях удалены подряд по 11 перьев. На 14-й день после этого на левом крыле (контроль-

ном) молодые перья, через один пеньек, были вытянуты и вставлены обратно в нормальном положении. Та же операция проделана с пеньками правого крыла (опытного) с той разницей, что выдернутые перья вставлены повернутыми на 180° . Таким образом, в контроле и опыте были подвергнуты операции общим числом по 30 перьев. Из них в контрольной серии окончательно

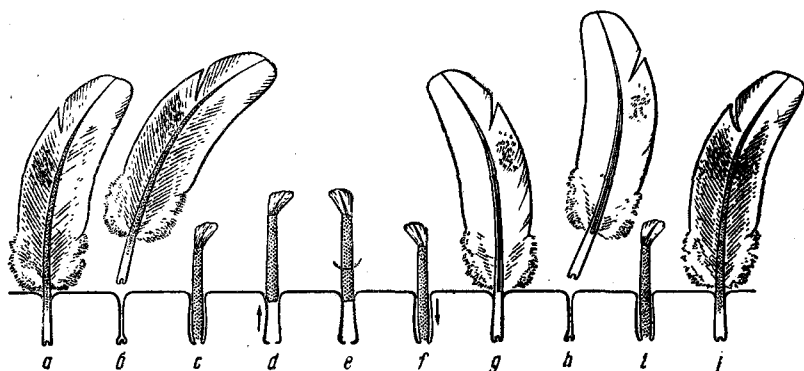


Рис. 16. Схема опытов с поворотом молодых перьев на 180° и приживление их в повернутом состоянии

сформировались 24, в опытной — 17 перьев. После того как процесс развития повернутых перьев полностью окончился (рис. 17) и прошел достаточный срок для закладки зачатков перьев следующей генерации, все подопытные и контрольные перья удалялись и затем наблюдалось развитие новых перьев. Во всех без исключения случаях (их было 33), когда удалялось повернутое перо, новое перо вырастало в нормальном положении, как и в тех случаях, когда поворот не производился. Следовательно, материал закладки зачатка образуется заново не из материала, идущего на завершение пера предыдущей генерации.

Такой вывод достаточно обоснован приведенными данными, но некоторые возражения все же могут возникнуть. Можно, например, предположить, что зачатки перьев образовывались все же из частей предыдущих перьев, а затем этот материал под влиянием подлежащих тканей изменял свои свойства, вследствие чего новые перья развивались в обычном направлении. Подобное допущение, однако, не согласуется с данными нашей работы (Войткевич и Новиков, 1936а), согласно которым образовавшийся зачаток по размерам, структурным особенностям и направлению роста обнаруживает устойчивость своих свойств. Предположение, что зачаток успевает возникнуть в основании пенька до его поворота, также не подтверждается данными гистологического исследования молодого пера на этой стадии развития.

Устойчивость локальных свойств каждого перьевого фолликула подтверждается и опытами Лилли (Lillie, 1940) по рассечению молодого зачатка пера продольно главной оси. Развивавшиеся двойные перья в ряде случаев не имели признаков морфологического ущерба, представляя образования, вполне тождественные друг другу. Интересно далее отметить, что в редких



Рис. 17. Кроющие второстепенных маховых, закончившие развитие в повернутом состоянии

случаях среди массы обычных перьев можно встретить двойные перья, или «перья близнецы», как их называют Кун (Kuhn, 1953) и Штейнбахер (Steinbacher, 1954). Такие перья оказываются зеркально подобными. Эти данные являются частным проявлением общей биологической закономерности, указывающей на широкие морфогенные потенции ранних стадий развития.

РОЛЬ ПЕРЬЕВОЙ СУМКИ В РАЗВИТИИ ПЕРА

Известно, что основание сумки непосредственно переходит в генеративную зону зачатка и тем самым участвует в развитии пера. Какова роль частей перьевого фолликула, образующего сумку? Объектом опытов явились перья голубей (кроющие маховых первого порядка), удобные по расположению для экспериментирования и обладающие максимальными размерами сумок. Из очин удаленных перьев готовились срезанные под углом трубочки, укороченные на 3—4 мм по сравнению с длиной сумки. Залитые парафином трубочки вставлялись в сумку. Против нижнего скопленного конца трубочки в стенке сумки прорезалось отверстие диаметром около 2 мм. Развивающийся пенец, встретив на своем пути препятствие в виде трубочки, выходил из сумки через это отверстие и продолжал развитие вне стенок сумки. Контролем являлись аналогичные перья в нормальных сумках другого крыла. С целью выявления возможных при этом

нарушений, подопытные и контрольные пеньки были подвергнуты микроскопическому изучению. Оказалось, что ни в структуре пенька, ни в покрывающем его роговом чехле разницы между контролем и опытом не наблюдалось. Формирование структурных элементов в опыте и контроле начиналось одновременно, хотя общая длина молодых перьев к этому времени в опыте была несколько меньше. Растущий пеньек в начале отклоняется на 45—60° от нормального направления, позже положение молодого пера приближается к обычному. Сформировавшиеся вне сумок зрелые перья не отличаются по размерам и структуре от контрольных.

Стежки перьевой сумки имеют защитное значение для пенька и способствуют укреплению очина сформированного пера. Характерно в этом отношении изменение длины сумок в соответствии с функциональной нагрузкой на перья разных партий (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Размеры сумок и общая длина перьев на разных птерилиях голубей

Партии перьев	Общая длина пера, в мм	Глубина сумки, в мм	Отношение длины сумки к длине пера, в %
Перья спины	36,3	1,6	4,4
Крюющие маховых второго порядка	69,0	7,4	10,7
Рулевые	128,6	13,0	10,8
Маховые второго порядка	104,0	12,8	12,3
Маховые первого порядка	168,5	21,1	12,6
Крюющие маховых первого порядка	71,2	18,8	26,4

Из табл. 1 видно, что максимальной глубиной сумок обладают перья, выполняющие ответственную роль в полете — маховые первого порядка и прикрывающие их первостепенные крюющие.

Последние препятствуют изгибанию маховых перьев при взмахе крыльев (испытывая значительно давление) и обеспечивают прочное закрепление махов в крыле.

Перья же, покрывающие туловище, шею и голову, имеют сумки относительно небольших размеров.

СООТНОШЕНИЕ РОСТА И ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ

Своеобразие развития пера заключается в зональной дифференцировке большой массы интенсивно пролиферирующего материала. В начальной фазе растет весь перьевой зачаток, но вскоре в его апикальном отделе начинается дифференцировка структуры, тогда как рост идет за счет базального отдела. Закономерное соотношение в скорости дифференцировки и образовании нового клеточного материала определяет постоянство границы между этими

двумя зонами. Первичная группировка эпителиальных клеток в закладке бородок является признаком начавшейся дифференцировки. Нижняя граница этой зоны располагается по окружности пенька и структурно она представлена двумя симметричными дугообразными закладками стержня с закладками первичных бородок. На поздних стадиях развития пограничная между двумя зонами область сдвигается к основанию сумки, что, очевидно, связано с уменьшением в этот период прироста пера.

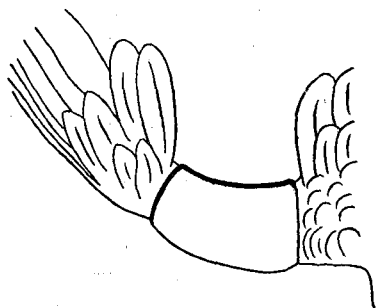


Рис. 18. Схема расположения ватно-коллодиевого пояска на крыле голубя

Явление взаимозависимости роста и дифференцировки может быть изучено путем экспериментального изменения одного из компонентов процесса развития. Связаны ли начальные этапы дифференциации пера с накоплением клеточного материала или они приурочиваются к определенному времени от начала роста? Было намечено осуществить изменение

скорости роста пера или вызвать его прекращение на разных этапах развития. Если скорость образования структуры пера зависит от определенного соотношения скорости роста и дифференцировки, то прекращение роста должно приводить к нарушению типичного хода дифференцировки.

Объектом наблюдений являлись крупные маховые перья почтовых голубей. Первоначально была сделана попытка приостанавливать их развитие на самых ранних стадиях, что встретило технические затруднения. Поэтому была разработана методика приостановки роста пера на более поздних стадиях, путем закрытия сумки. После ряда предварительных проб мы остановились на следующем способе. Освобожденный от перьев участок крыла голубя покрывался ватно-коллодиевым пояском (рис. 18). Развитие пеньков при таких условиях могло происходить только в сумках. Первоначально варьировалась продолжительность опыта. Ватно-коллодиевый поясok удалялся с опытного крыла через различные промежутки времени: в 1-й серии поясok был снят через 4 дня от момента наложения (за этот срок пеньек успевал достигнуть величины, равной половине длины сумки); во 2-й серии — через 7 дней (развивающееся перо достигло поверхности кожи); в 3-й серии — через 10 дней (у контрольного к этому времени начало разворачиваться опахало) и, наконец, в 4-й серии — через 13 дней (приблизительно половина срока, необходимого для полного развития пера). Контролем служили одноименные перья другого крыла, развивавшиеся в нормальных условиях (табл. 2).

Рост перьев при закрывании на разный срок сумок
(данные в процентах к средней длине нормальных перьев).
Опыт № 1

Дни от начала опыта	1-я серия		2-я серия		3-я серия		4-я серия	
	конт- роль	опыт	конт- роль	опыт	конт- роль	опыт	конт- роль	опыт
0	100	100	100	100	100	100	100	100
4	—	Поясок	—	—	—	—	—	—
7	1,1	0,2	2,3	Поясок	3,8	—	3,6	—
10	17,5	11,7	17,0	8,8	21,6	Поясок	21,3	—
13	36,3	30,8	35,1	24,7	41,0	1,1	40,0	Поясок
16	55,7	51,2	53,1	40,5	60,1	4,4	57,8	0,9
19	71,9	67,8	70,3	60,6	76,9	18,0	75,2	1,4
22	82,7	75,4	80,3	70,1	87,2	29,1	84,2	12,9
25	93,5	87,7	91,2	86,1	96,3	40,2	95,1	23,3
28	95,1	93,5	95,8	94,0	97,4	52,6	97,4	38,3
31	—	94,4	—	94,7	—	62,4	—	50,0
34	—	96,1	—	96,1	—	72,4	—	62,9
37	—	98,6	—	96,5	—	77,5	—	72,5

Закрывание поверхности крыла коллодиевым пояском на срок от 4 до 13 дней не препятствует восстановлению роста перьев в дальнейшем. В 1-й серии развивающиеся пеньки не встретили препятствия и поэтому их рост мало отличался от нормы. Во 2-й серии верхушки пеньков от соприкосновения с пояском несколько деформировались, но рост в последующий период протекал, в общем, нормально. В 3-й серии в момент снятия пояса молодые пеньки имели уже небольшие развернувшиеся опахала примерно на той же стадии дифференцировки, что и на контрольном крыле, хотя общая длина пенька была меньше, чем в контроле. Такое явление было отмечено и в 4-й серии.

Образующееся опахало (на опытных крыльях) вскоре прекращало рост, и нижняя часть, постепенно истончаясь, переходила в короткий стержень, связанный с подлежащими частями пенька. По прошествии некоторого времени роговой чехол пенька слущивался и разворачивалась вершина нового опахала (рис. 19, 20, 21). Ранее образовавшийся участок опахала отваливался или продолжал быть связанным со стержнем развивающегося под ним пера. Аналогичный результат был получен и в другом опыте (рис. 22).

При просмотре цифр (табл. 2), относящихся к двум последним сериям, нужно иметь в виду, что они не отражают истинной

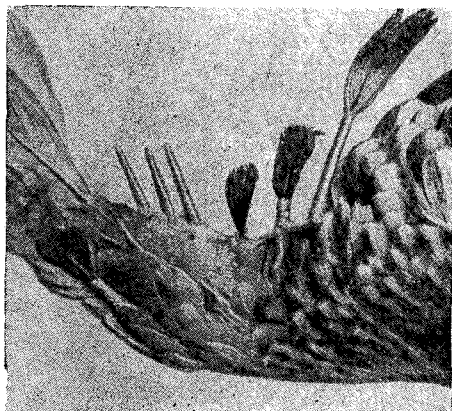


Рис. 19. Крыло голубя через 15 дней после снятия пояска. Три молодых пенька несут на своих верхушках опахала первой предыдущей генерации

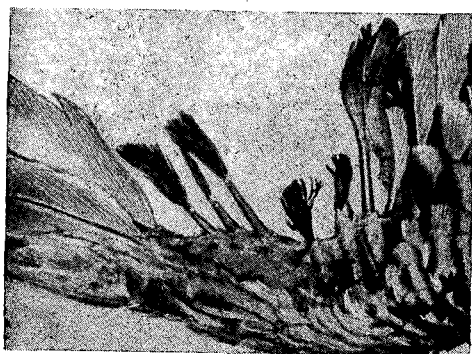


Рис. 20. Крыло того же голубя, что и на рис. 19, через 17 дней после снятия пояска. Опахальца отвалились, пеньки новой генерации продолжают рост

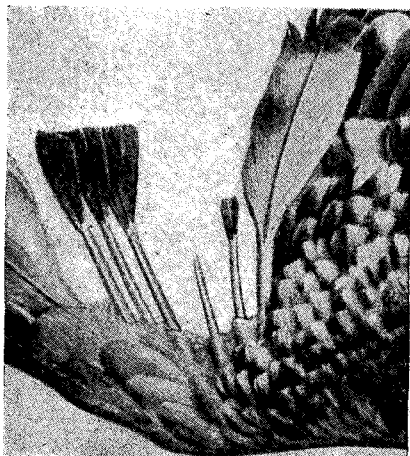


Рис. 21. Крыло того же голубя, что и на рис. 19, через 23 дня после снятия пояска, на молодых пеньках развернулись новые опахала нормальной формы

картины роста перьев в опыте. Действительно, пеньки, измеренные по прошествии 3 и 6 дней после снятия коллодиевого пояска, имеют одинаковые размеры. Это объясняется тем, что начавшие разворачиваться к моменту первого измерения опахала к следующему промеру отпали.

Тожественные результаты были получены при повторении опыта на взрослых (2 года) и на молодых голубях (3 месяца). Продолжительность сохранения коллодиевой пленки в обоих опытах равнялась 10 дням, аналогично 3-й серии предварительного опыта, в которой наблюдалось двухфазное развитие опахала. Данные измерений растущих перьев приведены в табл. 3.

Прерыв в дифференцировке и тем самым развитие двух самостоятельных генераций подопытных перьев выступает, как видно еще более отчетливо. В опыте № 2 появившиеся на 10-й день опахала перьев достигли к 14-му дню длины в 16 мм и после этого они отпали.



Рис. 22. Сохранение связи [между дефектным (прекратившим развитие) опахалом и верхушкой нового нормально развивающегося пера

Пеньки под ними к следующему измерению успели отрасти в среднем на 13 мм. То же отмечено и в опыте № 3. Крылья одной из птиц этого опыта даны на рис. 23 (снимок сделан

через 4 дня после снятия коллодиевого пояска). Как видно из фото, стадия дифференцировки в опыте и контроле одинакова, хотя размеры перьев различны. Данные по росту перьев в опыте № 3 показаны графически на рис. 24: белыми столбиками обозначены развивающиеся сразу же после выхода из сумок опахала, черными — расположенные под ними новые пеньки. При соединении линиями вершин отдельно белых и черных столбиков получаются параллельные линии. Если продолжить кривые ниже оси абсцисс, т. е. представить развитие пенька в сумке, то становится очевидным, что в момент разворачивания опахала в основании сумки имела место закладка новых зачатков. Таким образом, задержка роста молодого пера и влечет «автоматически» формиро-

Таблица 3

Скорость роста перьев при закрывании перьевых сумок на 10 дней
(данные измерений в % к окончательной длине контрольных перьев)

Опыт № 2 (взрослые голуби)			Опыт № 3 (молодые голуби)		
дни от начала опыта	контроль	опыт	дни от начала опыта	контроль	опыт
0	100	100	0	100	100
8	13,1	—	8	7,5	—
10	24,6	0,9	11	14,3	0,4
14	47,4	16,7	15	32,0	20,5
17	66,6	13,7	19	56,6	16,2
22	98,9	37,1	24	78,9	47,6
26	97,9	58,7	29	99,5	75,9
30	99,7	77,8	37	106,2	109,9
35	—	91,5	—	—	—
40	—	100,3	—	—	—

вание нового зачатка. Получающиеся при этом отношения более наглядно представлены в виде схемы (рис. 25). Верхняя часть рисунка относится к нормально развивающемуся перу, черным цветом обозначены заключенные в роговой чехол относительно недифференцированные части, белым — развернувшиеся опахала. Нижняя часть рисунка схематически изображает процесс развития пера при задержке роста. Слева направо представлены последовательные возрастные изменения. Из сопоставления друг с другом одновозрастных нормальных и опытных перьев можно убедиться, что опахала одинакового этапа дифференцировки появляется у тех и других одновременно, несмотря на значительную разницу в размерах перьев.

Возможно, однако, сомнение, действительно ли получаются два поколения перьев, а нет ли аномального развития одной и той же генерации. На наличие двух самостоятельных генераций в первую очередь указывает параллелизм кривых роста опытных и контрольных перьев. Если действительно верхний отпадающий участок опахала является самостоятельной генерацией, то окончательные размеры развивающихся во второй период развития перьев не должны отличаться от нормальных контрольных. С этой целью были произведены измерения. Оказалось, что развившиеся во вторую фазу перья в отношении длины, ширины и площади опахал практически не отличались от нормы.

Таким образом, закрывание отверстий сумок на срок 10—13 дней влечет за собой временное прекращение роста пеньков. В прекративших рост пеньках продолжается дифференцировка именно тех частей опахал, которые развились бы в условиях нормального роста. Одновременно в основании сумок происходит закладка, а затем пролиферация новых зачатков. После устранения

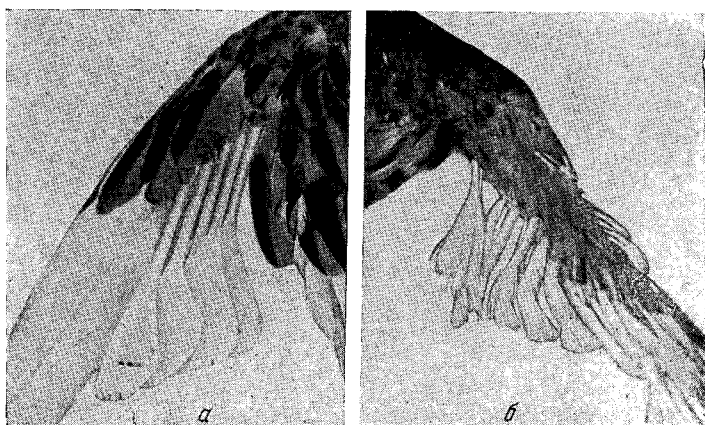


Рис. 23. Рост маховых перьев голубя на 15-й день от начала активизации перьевых зачатков

a — на контрольном крыле; *b* — на опытном крыле через 4 дня после снятия ватно-коллодиевого пояса

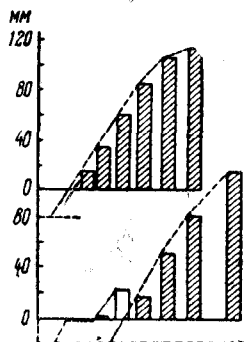


Рис. 24

Рис. 24. Диаграмма, иллюстрирующая рост перьев на контрольном крыле (вверху) и на опытном крыле (внизу). На оси абсцисс — время от начала роста пера

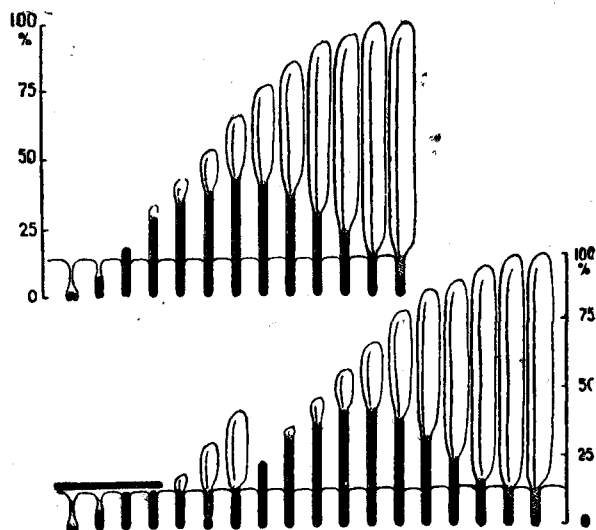


Рис. 25

Рис. 25. Схема развития пера на контрольном крыле (вверху) и на опытном крыле (внизу). Черным обозначена живая растущая часть пера, белым — опахла

препятствия участки перьев первой генерации выносятся из сумок и опадают. Новые же пеньки продолжают расти, развиваясь в дальнейшем в нормальные перья. Варьируя сроки сохранения на крыле ватно-коллодиевого пояска, нам удавалось получить в перьевой сумке дефектные опахала 3—5 последовательных генераций.

На примере первой абортивной генерации перьев мы убедились, что формирование опахала может происходить и в перьевой сумке. Процесс дифференциации наступает независимо от того, достиг ли молодой пенок определенных размеров или нет. Таким образом, период роста, предшествующий началу дифференциации частей пера, в полном объеме не является необходимым условием процесса образования структуры. Дифференциация, являясь выражением специфической закономерности развития пера, наступает по истечении определенного времени от начала роста, в соответствии с возрастом формирующегося пера. В этих явлениях отражается своеобразие развития такого узкого специализированного образования, как перо, отличающееся по соотношению пролиферации и дифференцировки от других систем организма (Филатов, 1939).

СРОКИ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ СТРУКТУРЫ И ЗАКЛАДКИ НОВОГО ЗАЧАТКА

Наше заключение, что при уменьшении скорости или прекращении роста дифференцировка распространяется на нижележащие части перьевого пенька (Войткевич, 1936б) нашло подтверждение в дальнейших опытах, в которых был проведен дополнительный анализ условий образования новых генераций перьев.

В одном из опытов были подобраны 3 группы почтовых голубей по 5 птиц в каждой. У всех птиц на обоих крыльях удалялись подряд по 9 перьев кроющих второстепенные маховые, одинаковых по размерам и продолжительности роста. У голубей первой группы развившиеся пеньки новой генерации на обоих крыльях через 9 дней были срезаны на разных уровнях, понижающихся по направлению к наружному краю крыла. У птиц второй группы та же операция была проделана с 12-дневными пеньками, в третьей — с 18-дневными.

Опыты дали следующие результаты. Перья, срезанные выше некоторого уровня, развивались далее нормально, но удаленный участок не восстанавливался. В случае, если срез проходил ниже этого уровня, рост перьев тормозился, а затем прекращался. Позже из оставшейся части развивался небольшой участок опахала, стержень которого продолжался в верхушку рогового чехлика нового пенька. Такой участок опахала выносился новым пеньком из сумки, а затем отваливался. Из новых пеньков развивались нормальные перья, без каких-либо дефектов опахала.

На рис. 26—29 приведено несколько последовательных снимков одного и того же крыла голубя первой группы. На рис. 26 представлены пеньки на 14-й день опыта (через 5 дней после срезания). Видно, что пеньки, у которых срез прошел на высоком уровне, значительно обогнали в росте три соседних пенька, срезанных ниже. Последние прекратили рост и в течение двух последующих дней развернули дефектные опахала (рис. 27). Соседние пеньки продолжали нормально развиваться. На 18-й день из сумок появились кончики новых пеньков, на верхушках которых сохранялись опахальца перьев предыдущей генерации. Последние через некоторое время отпали (рис. 28). На 23-й день новые пеньки развернули опахала. По форме и структуре эти опахала были тождественны таковым у нормально развивающихся перьев (рис. 29). См. также схемы на рис. 30 и 31.

Следовательно, срезание девятидневного пенька (длина 17 мм) на уровне выше 11 мм не отражается на дальнейшем развитии, за исключением того, что при этом утрачивается верхняя часть опахала длиной в 6 мм или менее. Иначе говоря, утрачивается такой же по размерам участок, как если бы операция производилась на готовом опахале. При срезании пенька на уровне ниже 11 мм развитие данных перьев прекращается, и одновременно в генеративной зоне происходит образование зачатка нового пера. В возрасте 9 дней в верхней трети пенька физиологические связи с организмом выключены и нарушение целостности пера не приводит к новообразованию. Нижележащие $\frac{2}{3}$ пера сохраняют все связи с регулируемыми факторами организма, чем и обеспечивается закономерная закладка нового пера. Из этого следует, что дифференцировка структуры начинается до того, как вершина пенька достигнет верхнего края сумки, т. е. на стадии 4—6 дней от начала роста. Дополнительные опыты и микроскопическое изучение показали, что срезание пеньков в возрасте 6 дней и моложе всегда приводило к прекращению роста данной генерации и развитию новых перьев (Войткевич, 1935а, 1936б).

В аналогичных опытах с перьями птиц 2-й и 3-й групп на наиболее поздних стадиях развития было показано, что пограничная область между зоной дифференцировки и подлежащими частями пенька занимает более низкий уровень. В случае срезания 18-дневных пеньков (средняя длина около 50 мм) образование новых зачатков вызывалось при уровне среза не выше 6 мм от основания пера. В более поздние периоды развития срезание пенька на более низком уровне не вызывало уже закладки зачатков новых перьев.

Этими экспериментами подтверждаются приведенные ранее данные морфологических наблюдений; а именно: сочетание двух пространственно противоположно направленных процессов — поступательного роста и дифференцировки (распространяющейся от вершины пенька к его основанию) — приводит к тому, что

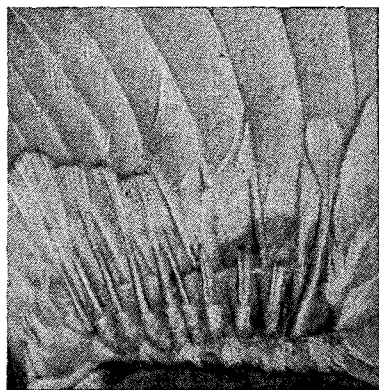


Рис. 26. Пеньки перьев (в возрасте 14 дней) крошущие второстепенных маховых через 5 дней после срезания на разных уровнях. Шесть пеньков слева продолжают развиваться, будучи лишенными верхушек, три пенька справа прекратили развитие

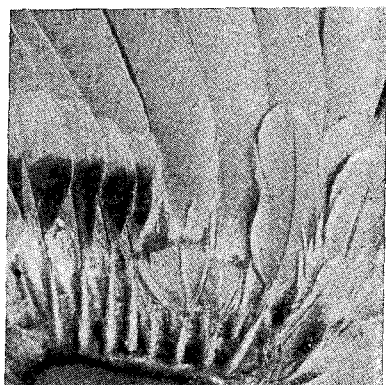


Рис. 27. Крыло того же голубя, что и на рис. 26, еще через 2 дня; на пеньках, прекративших развитие, развернулись дефектные опахала

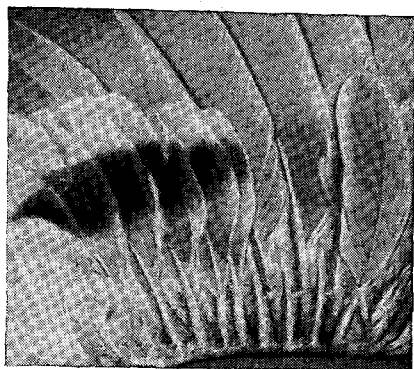


Рис. 28. Крыло того же голубя, что и на рис. 26, с 18-дневными пеньками. Из перьевых сумок появились верхушки трех пеньков новой генерации

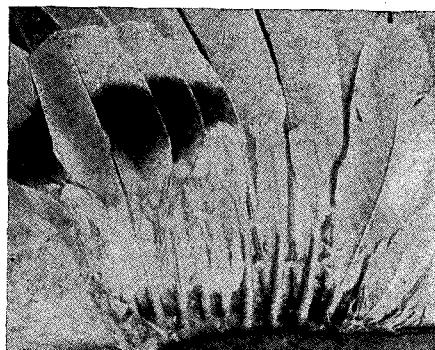


Рис. 29. Крыло голубя через 28 дней от начала роста перьев: шесть перьев первой генерации закончили развитие (слева), три новых пера продолжают развиваться (справа)

пограничная зона находится в течение довольно продолжительного периода на одинаковом уровне по отношению к основанию пера.

Дальнейшие опыты показали, что и при других нарушениях целостности пенька ниже определенной области происходит прекращение развития данного пера и закладка зачатка нового пера.

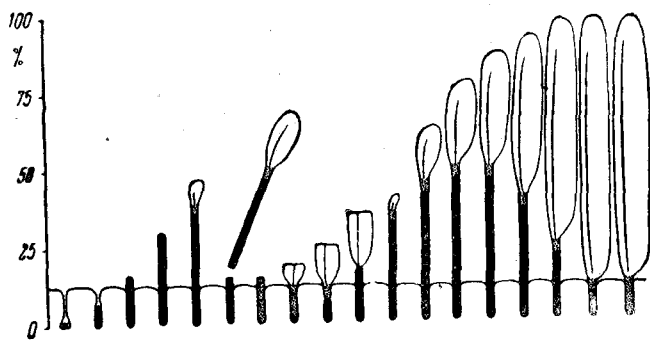


Рис. 30. Схема развития пера после срезания пенька в зоне роста; взамен поврежденного пера образуется новое нормальное перо

Например, при разрезании, прокалывании, раздавливании или просто выдергивании молодого пенька рост всегда прекращается

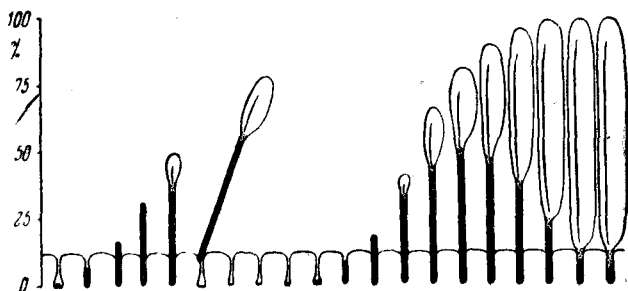


Рис. 31. Схема развития нового пера после выдергивания незрелого пенька-предшественника

и закладывается новый зачаток. Такое свойство перьевого фолликула должно рассматриваться в качестве приспособления, обеспечивающего птице нормально перьевой покров вне зависимости от повреждаемости живых частей развивающихся перьев.

Дальнейшие опыты были осуществлены в таких вариациях: поврежденное перо сохранялось в перьевой сумке или удалялось, связь между поврежденным пером и закладывающимся зачатком сохранялась или отсутствовала. У группы голубей на обоих

крыльях были удалены подряд по 4 пера в средней части ряда кроющих второстепенные маховые. Через 12 дней молодые пеньки на левом крыле были удалены, а на правом (контрольном) оставлены. У птиц другой группы пеньки того же возраста на одном крыле были срезаны на уровне верхнего края сумок, на другом — на том же уровне несколько раз проколоты.

В результате различных повреждений молодые перья прекращали рост (см. рис. 20 и 31). Одновременно происходила закладка зачатков новых перьев, развивавшихся при различных условиях, а именно: 1) молодое перо-предшественник полностью отсутствовало, 2) оставалась часть пера, 3) все перо сохранялось, но было повреждено ниже зоны дифференцировки. В двух последних случаях процесс оформления структуры перьев не прекращался, несмотря на приостановку роста. Одновременно закладывались и начинали развиваться зачатки новых перьев. Возраст удаляемых или повреждаемых незрелых пеньков определяет сроки начала формирования и развития новых перьев. Так, например, при повреждении или удалении 12-дневных пеньков новые пеньки достигали длины 12—13 мм на 12-й день; при удалении 18-дневных — на 10-й день. При опицывании же зрелых перьев те же размеры у новой генерации перьев достигаются на 8-й день. Это объясняется разницей в сроках формирования новых зачатков, поскольку скорость роста новых пеньков во всех случаях одинакова.

Сроки же закладки новых зачатков зависят от характера повреждения перьев-предшественников. В случае, если поврежденный пеньк или его часть остаются в сумке, формирование нового зачатка хотя и происходит из подлежащих тканей, но сохранение непосредственной связи с генеративной зоной предшественника приводит к более скорому формированию нового зачатка, чем при полном удалении предыдущего пенька. В дальнейших опытах было выяснено, что это явление следует отнести на счет стимулирующего влияния со стороны пенька-предшественника. Такое ускорение закладки зачатка под влиянием поврежденного молодого пера сохраняется в ряде последующих генераций. Если через одинаковые периоды времени от начала роста в одних перьевых фолликулах удалять молодые пеньки, а в других срезать, то в последнем случае перьевые фолликулы за одинаковый общий срок (например, после пятого повреждения) могут дать на одну генерацию перьев больше (Войткевич, 1935а, 1936б).

Рассмотренные материалы позволяют заключить, что повреждение живой части молодого пера вызывает прекращение его роста и влечет закладку нового зачатка. Время, необходимое для формирования нового зачатка, тем больше, чем раньше было произведено повреждение. Новый зачаток по окончании своего формирования не остается в покоящемся состоянии, как это обычно происходит при нормальном развитии перьев, а продолжает развиваться дальше, вне зависимости от того, имеется ли над ним

предыдущее поврежденное перо или таковое отсутствует. Способность перообразующей ткани формировать при нарушении развития новый зачаток сохраняется в течение многих генераций. Это свойство является отражением местных особенностей перьевого фолликула, так как развитие зачатков, вызванное в различных фолликулах в разное время, сохраняет свой ритм в пределах одной птерилии (Kuhn, 1928, 1932).

Ряд авторов подвергли специальному анализу отношение к последующей дифференцировке структуры эпителиальных и соединительнотканых компонентов перьевого зачатка, производя тонкие обменные трансплантации частей зачатка (Lillie, 1932, 1940, 1942; Lillie a. Juhn, 1932, 1938; Lillie a. Wang, 1940a, б, 1941; Graps, 1938б; Watterson, 1938; Wang, 1941, 1943). В совокупности эти исследования показали, что характер, сроки и скорость дифференцировки структуры пера определяются его эпителиальным компонентом. Последний оказывает влияние и на активность меланоцитов, пигмент которых формирует окончательный рисунок пера (Cock a. Cohen, 1958; Cohen, 1959).

Зависимость развития молодых перьев от общих регулирующих влияний организма будет детально освещена ниже. В данном же разделе нас продолжают интересовать явления, происходящие непосредственно в перообразующей ткани.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ РАЗВИВАЮЩИХСЯ ПЕРЬЕВ

Выше были рассмотрены данные о развитии отдельных перьевых фолликулов. Однако развитие перьев как в эмбриогенезе, так и при линьках носит групповой характер, в связи с чем можно предполагать существование свойств, присущих групповому развитию. По отношению к оперению такое исследование представляло известный интерес, если принять во внимание наблюдения, произведенные в период естественной линьки. Так, например, в работе В. Ф. Ларионова, А. П. Бердышева (1933) и Е. В. Дмитриевой показано, что смена оперения у поздно линяющих кур совершается быстрее. Данные этого исследования не позволяют все же ответить на вопрос, сопровождалось ли такое быстрое сбрасывание перьев более интенсивным их ростом. При этом рост перьев не соотносился с интенсивностью линьки, т. е. с количеством одновременно растущих перьев.

Установление взаимоотношений между растущими по соседству перьями имело смысл потому, что в процессе сезонной линьки птиц, как указывалось выше, смена оперения на некоторых птерилиях совершается всегда в определенной последовательности. Выпадение пера происходит, как правило, в условиях, когда предыдущее еще не сформировалось полностью. Это не исключает возможности взаимного физиологического влияния молодых перьев.

В новых опытах для наблюдений за ростом перьев, как и ранее, была выбрана партия кроющих второстепенные маховые. Опыты на голубях варьировались в двух направлениях: изучение возможного взаимодействия между несколькими одновременно растущими перьями и значение при этом возраста (стадии развития).

В предварительных опытах было выяснено, отражается ли развитие перьев на одном крыле на росте симметрично расположенных перьев другого крыла (учитывая билатеральность в смене одноименных перьев при линьке). С этой целью, одновременно с удалением двух далеко расположенных друг от друга кроющих на одном крыле, мы производили ощипывание нескольких перьев на другом крыле, варьируя их число на последнем от 2 до 12. В том случае, если влияние перьев одного крыла на другое не имеет места, мы вправе ожидать синхронное течение этого процесса на другом крыле. Оказалось, что развитие различного числа перьев на одном крыле не влияет на скорость развития перьев на другом. Отсюда было сделано заключение, что одно из крыльев может служить контролем по отношению к другому.

В основных опытах было использовано 45 голубей (самцы) — 15 серий, по три птицы в каждой. Первая часть опытов была проведена в совместной работе Ларионова, Войткевича и Новикова (1934). Развитие перьев было прослежено одновременно на обоих крыльях, из которых левое всегда являлось контрольным (с постоянным числом одновременно удаленных перьев). Симметрично расположенные кроющие правого крыла являлись опытными, число и время удаления зрелых предшественников подвергалось вариации.

Было показано, что одновременно развивающиеся перья имеют друг на друга взаимное влияние. Последнее внешне проявляется в сдвиге кривой развития на более ранний срок, который в пределах от 2 до 12 перьев тем сильнее, чем больше перьев регенерирует одновременно. Характерно, что изменение роста перьев сводится к его перемещению во времени и не сопровождается изменением скорости процесса. Следовательно, более чувствительной к воздействию является начальная стадия развития перьевого зачатка. Получив известную стимуляцию, перообразовательный процесс сдвигается на более ранний срок, сохраняя в основном хронологические соотношения в прохождении дальнейшего развития.

В ряде других серий опытов был подвергнут анализу фактор времени. Опыт проводился так, что удаление одних зрелых перьев было отделено известным промежутком от удаления других, и рост зачатков в одних фолликулах начинался с запозданием по сравнению с другими на 5, 10, 15 и 20 дней. Разница в сроках начала роста давала возможность установить взаимодействие между пеньками, находившимися в разных фазах своего развития. С целью обеспечить более близкое соседство тех и других

в каждой серии шесть перьев выдерживались «вразрядку», через одно, впоследствии к ним добавлялись другие шесть, расположенные в промежутках. В этих опытах вновь был подтвержден факт взаимодействия. Оказалось, что начинающееся на 5—15 дней раньше развитие одних перьев стимулирует развитие более молодых зачатков. Такое влияние равно пулю, если интервал между началом развития двух последовательных групп превышает 15 дней.

Таким образом, при росте молодых перьев наблюдается то же явление, что и при регенерации тканей и органов у других животных. Одновременно регенерирующие органы в течение определенного времени обладают способностью взаимно стимулировать друг друга (Воронцова, 1949; Полежаев, 1950).

В последующих опытах нами были сделаны попытки выделения активных веществ. Из взятой у голубей кожи с молодыми пеньками приготавливался экстракт, который в разных количествах инъецировался голубям, у которых предварительно был вызван рост ряда перьевых зачатков, служивших в качестве детекторов. Наблюдения за ростом кроющих второстепенные маховые показали, что экстракт оказывает стимулирующее влияние, и развитие перьев сдвигается на более ранний срок. Величина такого сдвига находится в зависимости от дозировки экстракта (см. подробнее Войткевич, 1934в). Возможность образования биологически активных веществ в развивающихся фолликулах вряд ли может быть оспариваема. Достаточно указать хотя бы на факт образования активных веществ в развивающихся рогах оленя. Своего рода панты возникают и в коже птицы в период развития перьевого покрова. Интенсивно развивающиеся перьевые пеньки представляют собой массивные образования, богато снабжающиеся кровью. Размножение клеток и их дальнейшее преобразование, кератинизация и пигментация структурных элементов, происходящие при высоком уровне обмена веществ, требуют для своего осуществления соответствующих активаторов, образование некоторых из них не исключается и в самом перьевом фолликуле. Укажем хотя бы на последние данные Хинша (Hinsch, 1960), показавшие на повышение активности щелочной фосфатазы в начальный период развития молодых пеньков перьев.

Получить достаточное количество сырья для выделения активных веществ не представляет особых затруднений, так как большое число пеньков может быть получено в результате предварительного опищивания всего или части старого перьевого покрова птицы. Действительно, лизат, приготовленный из кожи голубей с молодыми развивающимися пеньками перьев, обладает способностью стимулировать процессы регенерации в экспериментальных условиях (Войткевич и Эрштейн, 1936).

Выше было отмечено, что развитие большего числа перьев на одном крыле не оказывает заметного влияния на рост перьев

другого крыла. В то же время, с увеличением количества рядом развивающихся перьев стимуляция роста возрастает. Можно предположить, что образующиеся в развивающихся перьях активные вещества, в зависимости от проницаемости ткани, выходят за пределы пеньков и оказывают влияние на соседние перья, действуя на небольшом расстоянии. Результаты дополнительных экспериментов позволили сделать некоторые заключения. В новых опытах изменялось расстояние между двумя или четырьмя развивающимися перьями. Оказалось, что взаимодействие между регенерирующими перьями данной партии зависит от их количества, расстояние же между ними существенно не отражается на результате.

Опыт был повторен в несколько иной вариации. Избрав в качестве «детектора» перьевой зачаток, находящийся во всех опытах в одном и том же фолликуле, мы «располагали» источник стимуляции — «индуктор» — на различном от него расстоянии, т. е. вызывали рост четырех расположенных подряд перьевых зачатков. Результаты опыта показали, что эффективность воздействия не зависит от того, находятся ли «детектор» и группа влияющих на него перьев непосредственно рядом или на некотором расстоянии. Вместе с тем выяснилось, что стимулирующее влияние распространяется не в одинаковой степени по направлению к наружному и внутреннему краям партии.

Ранее во всех случаях показателем взаимодействия являлся рост молодых перьев, начинавшийся после удаления сформированных перьев-предшественников. Стимуляция, выявлявшаяся в сдвиге начала роста, была невелика, так как мы имели дело с уже сформировавшимися зачатками перьев. Можно полагать, что так называемый «чувствительный период» готового перьевого зачатка не превышает 1—2 начальных дней развития. Значительно большие возможности для выявления стимулирующего влияния имелись бы в том случае, если бы для этого удалось использовать и период формирования перьевых зачатков.

С этой целью были приняты во внимание результаты опытов по влиянию повреждения развивающегося пера на закладку новых зачатков. Так как после повреждения для закладки перьевого зачатка требуется некоторый срок, то следовало ожидать, что результат взаимодействия именно в этот период будет более значителен. Предварительно, путем вызывания роста нормальных перьев, рядом со срезанными пеньками, был вновь проверен основной факт взаимной стимуляции развивающихся перьев. Стимуляция закладки новых перьев выявилась настолько отчетливо, что не потребовалось специальных измерений растущих перьев. Для иллюстрации приведем данные одного из опытов.

У группы голубей не одновременно, а с интервалами в два дня удалялись на обоих крыльях по 2 пера (крякующие второстепенных маховых) — № 3 и 4, через 2 дня — № 5 и 6, а еще через

2 дня — № 7 и 8. В результате через некоторое время на обоих крыльях получался ступенчатый ряд из шести пеньков разного возраста. У контрольных птиц в те же сроки удалялось на крыле только по два пера. У подопытных птиц через 10 дней от начала опыта все шесть молодых пеньков на правом крыле были одновременно удалены, на левом — срезаны на уровне верхнего края сумок. Тогда же на крыльях контрольных голубей были выдернуты молодые пеньки.

Оказалось, что разница в возрасте пеньков, имевшаяся перед их выдергиванием у контрольных птиц, в основном сохраняется, отражаясь таким образом и на развитии вновь закладывающихся зачатков. В опыте же, в связи с взаимодействием расположенных в ряд перьевых фолликулов, возрастные различия последних в момент формирования новых зачатков нивелируются. Процесс закладки зачатков на месте поврежденного более молодого предшественника ускоряется под влиянием соседних перьев, начавших развиваться ранее. Взаимодействие между «старыми» и «молодыми» перьевыми зачатками проявлялось во влиянии «старых» на молодые, но не в обратном направлении. Одновременно было отмечено стимулирующее влияние оставшейся части предыдущего пенька на закладку нового зачатка. Оно проявлялось, в частности, в том, что ускорение закладки под влиянием шести развивающихся пеньков было значительнее в тех случаях, когда предыдущие пеньки не удалялись, а срезались на определенном уровне (Войткевич, 1937, в).

Опыты далее были повторены с вариацией времени удаления зрелых перьев и периода от начала роста пеньков до их срезания. Результаты всех опытов показали, что особенности, присущие групповому развитию, выявляются лучше, если взаимодействие происходит в период искусственно вызванной закладки новых зачатков (Войткевич, 1934в, 1936а, д).

В процессе проведения опытов было обнаружено, что стимулирующее влияние пеньков друг на друга распространяется не в одинаковой степени по направлению к наружному и внутреннему краям партии. Проверка достоверности таких наблюдений была проведена в новой группе опытов на голубях.

На обоих крыльях каждой птицы были удалены подряд по 9 перьев (кроющие второстепенных маховых). Через 11 дней три пенька на каждом крыле были срезаны на уровне верхнего края сумки. Расположение срезаемых пеньков было различно: на правом крыле они находились в конце наружного края ряда, на левом — в конце внутреннего края ряда. Взамен срезанных произошла закладка новых перьевых зачатков, на развитие которых могли влиять находящиеся рядом растущие, не поврежденные перья (см. также схему на рис. 32). У контрольных же птиц три срезанных одноименных пера развивались изолированно, поскольку соседние шесть ранее не удалялись (см. табл. 4).

Данные для контроля показывают, что скорость развития кроющих второстепенных маховых перьев не зависит от того, в какой части птерилии они расположены. Если же рядом с поврежденными пеньками находятся нормально развивающиеся перья, то

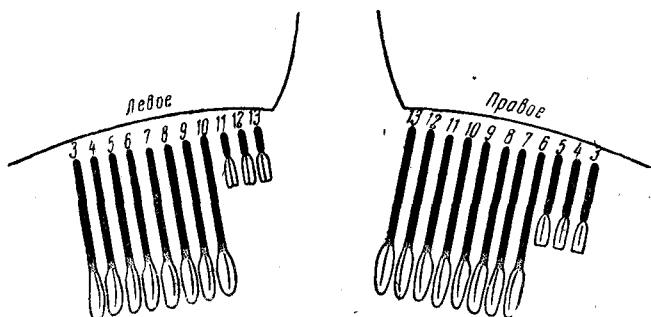


Рис. 32. Схема регенерации кроющих перьев различной топографии под влиянием большого числа других одновременно развивающихся перьев. На уровне верхних краев сумок были срезаны: на правом крыле — перья № 3, 4 и 5, на левом — № 11, 12 и 13

скорость роста новых пеньков изменяется. Так, развитие молодых пеньков, расположенных на наружном крае птерилии, осуществляется значительно раньше, чем развитие пеньков на внутреннем крае. Сравнение с контролем показывает, что в росте

Таблица 4

Рост новых перьев на месте срезанных при наличии соседних развивающихся перьев (данные в процентах к окончательной длине перьев)

Дни от начала опыта	Контроль		Опыт	
	правое крыло, перья № 3, 4, 5	левое крыло, перья № 11, 12, 13	правое крыло и шесть проксимальных перьев, перья № 3, 4, 5	левое крыло и шесть дистальных перьев, перья № 11, 12, 13
0	100	100	100	100
7	20,4	19,6	21,6	21,7
9	33,9	32,3	33,4	35,0
11	45,5	44,6	47,8	46,8
18	Срезаны 5,5	Срезаны 4,9	Срезаны 11,4	Срезаны 4,6
21	20,0	22,7	28,2	21,0
24	36,0	38,1	44,8	38,4
29	69,3	70,4	77,4	67,5
34	95,0	98,4	101,9	93,5
39	106,1	105,5	110,4	105,5

пеньков, расположенных ближе к туловищу, вообще не наблюдается сдвига в процессе развития на более ранний срок; они развиваются одновременно с перьями, не испытывающими дополнительной стимуляции.

Взаимодействие между одновременно развивающимися перьями осуществляется, очевидно, через систему циркулирующих жидкостей организма. Действительно, если бы имело место только местное влияние на рост пеньков, то следовало ожидать тождественного результата в обоих вариантах опыта. Фактически же наблюдается наличие или отсутствие стимуляции в зависимости от топографии регенерирующих перьев.

Дополнительные доказательства непосредственного действия веществ, образующихся в молодых перьях, могли бы быть получены в условиях совместного культивирования перьевых пеньков *in vitro*, а также при введении пульпы и эпителиального компонента молодого пенька в перьевую сумку в период регенерации перьевого зачатка. Действительно, закладка зачатков может быть стимулирована как при оставлении в сумке выдернутого предварительно пенька, так и при введении пенька другой птерилии. Стимуляцию оказывает и оставление в сумке обрезанного пенька-предшественника или его части. Лилли и Вэнг (Lillie a. Wang, 1943) показали, что подсадка эпителиальных частей зачатка в перьевой фолликул может оказывать не только стимулирующее влияние на развитие пенька, но и индуцировать формирование дополнительных перьев. Такое действие оказалось более значительным при трансплантациях дорсальных отделов перьевых зачатков, чем пересадки вентральных.

Стимуляция роста перьев была обнаружена и при поранении близлежащих участков кожи или стенок перьевой сумки (Войткевич, 1936а). Если на оципанном предварительно участке спинной птерилии произвести разрез кожи, то на территории, расположенной ближе к краям заживающей раны, пеньки перьев появляются раньше, чем в другой области.

Одним из отправных пунктов при постановке рассмотренных выше опытов послужили наблюдения за ходом естественной линьки, при которой одновременно развивается большее число перьев. В этой связи заслуживают внимания факты закономерной последовательности в сбрасывании перьев на отдельных птерилиях, а также более быстрой смены оперения у поздно линяющих птиц. В обоих случаях предполагается взаимное влияние одновременно растущих перьев. Результаты наших экспериментов показывают, что для объяснения быстрого обновления покрова у поздно линяющих птиц должно быть принято во внимание взаимно стимулирующее влияние одновременно растущих перьев. Последовательная смена и рост рядом расположенных перьев во время линьки также могут рассматриваться как приспособительная особенность. Очевидно, что известные закономерности

в обновлении покрова линяющей птицы не могут быть объяснены только за счет местных процессов в коже.

Резюмируем результаты экспериментов этого раздела нашего исследования. Для перьевого покрова птиц наиболее характерны две особенности: 1) перо, тесно физиологически связанное с организмом в процессе своего развития, при завершении кератинизации утрачивает эту связь и 2) постоянное свойство кожи к образованию новых перьев периодически реализуется в виде линьки.

Основные свойства и признаки перьевого фолликула связаны с местными особенностями данного участка перообразующей ткани. В каждом перьевом фолликуле образуется определенный вид пера, отличающийся от других своей индивидуальной формой, структурой и рисунком. Изменение места птерилии у взрослых птиц при перемещении ее в область материи или другой птерилии, изменение ее ориентировки и т. п. не оказывает влияния на закладку и развитие типичных для данной области перьев. Аналогичные же опыты на молодых птицах, при достаточной продолжительности наблюдений, указывают на возможность изменения свойств перьевых фолликулов.

Развитие зачатка пера происходит или в результате нарушения его связи с очинком пера предшественника, или под влиянием физиологических импульсов со стороны организма (в период линьки). В развивающемся пере пролиферация и дифференцировка идут навстречу друг другу: дифференциация структуры начинается с вершины пенька, постепенно распространяясь на поступательно растущие нижележащие части. Первые признаки формирования структурных элементов обнаруживаются по истечении определенного времени от начала роста, в период, когда вершина пенька приближается к верхнему краю сумки. Дифференцировка, начавшись, протекает далее с определенной скоростью, независимо от того, развивалось ли до этого молодое перо нормально, или его рост приостанавливался. Временное прекращение роста пера не останавливает дифференцировку или уменьшение интенсивности этого процесса.

Повреждение живой части молодого пера влечет прекращение его роста. При этом в основании перьевой сумки происходит закладка нового зачатка, обеспечивающего в дальнейшем развитие нормального пера. Перообразующая ткань обладает замечательным свойством обеспечивать целостность формирующихся перьев. Если перо в период развития не повреждалось, то в основании сумки закладывается зачаток, который в течение длительного времени находится в покоящемся состоянии. Если же закладка зачатка происходила после предварительного повреждения незрелого пера, то новый перьевой зачаток не вступает в фазу покоя, а продолжает свое развитие. В зависимости от состояния перьев-предшественников фолликулы образуют или покоящиеся или развивающиеся перьевые зачатки.

Наряду с индивидуальностью каждого перьевого фолликула в проявлении его морфогенных свойств наблюдается физиологическое взаимодействие между разными фолликулами. Отдельный фолликул является незначительной частью сложной системы перерабатывающей ткани птицы, но для большой массы формирующихся перьев такое взаимодействие приобретает особое значение. В результате этого явления развитие массы перьев на ранних стадиях протекает в более короткий срок, в сравнении с развитием единичного пера. Такой эффект усиливается, если взаимодействие между фолликулами осуществляется не в период роста, а во время закладки перьевых зачатков или их регенерации. Стимулирующее влияние усиливается в прямой зависимости от количества одновременно развивающихся перьев. При одновременном начале развития перьев стимуляция обнаруживается на молодых пеньках, тогда как пеньки более поздних сроков развития при активизации стимуляции не испытывают. Очевидно, при естественной линьке последовательность в развитии новых перьев находит свое отражение в физиологическом взаимодействии между перьевыми фолликулами, что следует принять во внимание при изучении более общих физиологических влияний со стороны. На ряде птерилий влияние развивающихся перьев друг от друга не распространяется равномерно во все стороны, а имеет некоторую направленность, совпадающую с последовательной сменой перьев на данной птерилии при линьке.

III. РОЛЬ ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ В РАЗВИТИИ ОПЕРЕНИЯ И ЛИНЬКЕ

Регулирующее влияние нервной системы на развитие организма и различные морфогенные процессы и, в частности, на формирование покрова осуществляется не только путем непосредственных нервных импульсов, но и через ряд промежуточных звеньев, какими, например, являются гормональные начала желез внутренней секреции. Сущность центральной регуляции метаболизма, обеспечивающего формирование перьевого покрова птицы, может быть выявлена только при учете функциональных взаимосвязей между нервной системой и эндокринными органами.

Среди гормональных веществ особое место принадлежит активным началам щитовидной железы, влияющим на процессы роста и дифференцировки развивающегося организма. В широком ансамбле физиологических свойств тиреоидных гормонов доминируют влияния на нервную и сосудистую системы, на окислительные процессы и терморегуляцию, на азотистый и липидный метаболизм, на обмен воды и электролитов. Известно стимулирующее влияние тироксина и трийодтиронина на активность клеточных ферментов, взаимодействие ионов и проницаемость различных животных мембран (Pitt — Rivers a. Tata, 1959). Большое значение для перообразования имеет участие тиреоидных гормонов в регуляции белкового и основного обмена. У птиц в период естественной линьки резко повышается уровень окислительных процессов и стойко сохраняется положительный баланс азота и серы, отражающий высокую концентрацию этих элементов в организме, необходимых в развитии перьевого покрова (Поливанова, 1949).

В вступительном разделе нами было отмечено, что первые факты участия щитовидной железы в перообразовании были получены чисто эмпирическим путем. Было показано, что введение голубям и курам большого количества препарата сушеной щитовидной железы (тиреоидина) вызывает бурную линьку перьев. Такого рода факт был экстраполирован и на естественный процесс обновления перьевого покрова. Однако такая экстраполяция не состоятельна, так как она не подкрепляется наблюдениями над состоянием щитовидной железы линяющей птицы и достаточно достоверными

физиологическими доказательствами зависимость линьки от тиреоидного гормона. В этой связи уместно напомнить эксперименты Prawochenskogo и Слижинского (Prawochenski a. Slizynski, 1933), вызвавших искусственную линьку под влиянием солей таллия. Как в этом случае, так и в условиях введения тиреоидина в ведомо больших дозировках не исключалась сильная интоксикация организма птицы, что не могло не оказать влияния на свойства перьевых фолликулов. Действительно эксперименты с применением солей таллия не явились поводом для заключения о каузальной физиологической зависимости линьки от названного химического элемента.

Таким образом, экспериментальному анализу зависимости перообразования от щитовидной железы должны были быть предпосланы данные о функции этого эндокринного органа в период развития птицы, формирования оперения и его смены. Следует при этом отметить, что в имеющихся отечественных и зарубежных руководствах сведения о морфологии щитовидной железы птиц, представленные в работах отдельных авторов, до сих пор еще не обобщены. Этим обстоятельством и была обусловлена необходимость предварительно несколько систематизировать данные о гистофизиологии щитовидной железы птиц, используя материалы как имеющихся публикаций (Студитский, 1947; Мицкевич, 1957), так и многолетних собственных наблюдений (Войткевич, 1935б, 1957).

Наши данные основываются на анатомическом и микроскопическом изучении щитовидных желез следующих форм птиц: голуби, куры (породы: белые леггорны, род-айланды, куроцатчатые итальянцы), утки (породы: пекинская, руанская, хаки-кембелл, дюкле), индейки, перепела, ушастая и болотная совы, пустельги, серые вороны, галки, грачи, воробьи, овсянки, снегири, зеленушки, зяблики, вьюрки, чечетки, жаворонки, скворцы, певчие дрозды, клесты, большие бакланы, кудрявый и розовый пеликаны, кваквы, белая и серая цапли. Общее количество птиц, морфология щитовидных желез которых нами была изучена, превышало 850 экземпляров. Часть этого материала мы приводим ниже, отнюдь не претендуя на широкий морфологический анализ в сравнительном видовом аспекте, поскольку реализация такой задачи могла бы составить содержание другой специальной монографии. Основные данные по морфологии щитовидной железы птиц были необходимыми для установления некоторых структурных признаков, необходимых для объективной оценки разных ее функциональных состояний в связи с перообразованием.

Щитовидная железа птиц представляет собой парный орган, состоящий из двух обособленных долей. Как исключение встречаются дополнительные дольки небольшого размера, располагающиеся на *a. carotis communis*. Такие аксессуарные образования могут развиваться после удаления обеих основных долей щитовидной

железы. Величина желез изменяется в зависимости от ряда условий. У молодых птиц в период общего роста и развития оперения щитовидная железа увеличена. Размеры обеих долей обычно почти одинаковы; в редких случаях одна доля в несколько раз превышает другую.

Форма железы или шаровидная, слегка приплюснутая в дорсо-вентральном направлении (*Passeriformes*), или овальная с длинной осью в кранио-каудальном направлении (голуби, куры). С возрастом птицы доли железы вытягиваются; например, железа у большого баклана имеет веретенообразную форму.

Обе доли располагаются несимметрично, довольно глубоко в верхнем отделе грудной полости. Как правило, каждая доля лежит в вершине острого угла, образуемого *v. jugularis* et *a. carotis communis*. Видовые различия, кроме формы и размеров железы, касаются топографии долей — их близости к одному из названных сосудов. У голубей каждая доля располагается ближе к *v. jugularis*, чаще лежит на ней и не контактирует с *a. carotis*, вследствие этого *a. thyreoidea superior* видна отчетливо. Напротив у *Corvidae* каждая доля в большей степени связана с *a. carotis*, чем с *v. jugularis*.

Железа покрыта тонкой соединительнотканной капсулой, содержащей тонкие коллагеновые волокна. Капсула состоит из двух самостоятельных слоев внутреннего и наружного (*capsula interna* et *externa*). Первая охватывает фолликулярную паренхиму органа, вторая, более прочная, фиксирует долю железы на стенках крупных сосудов. У мелких (воробьиных) птиц оба листка капсулы сливаются, тогда как у голубей, кур и уток они легко отделяются друг от друга. Правая доля железы, расположенная у голубей несколько выше, чем левая, находится на вентральной поверхности правой *v. jugularis*. У *Passeriformes* связь правой доли железы с *v. jugularis* выражена слабее, и эта доля связана с латерально-вентральной поверхностью правой *a. carotis*. Левая доля железы, как правило, располагается на вентральной поверхности *v. jugularis* и соединена в то же время с боковой поверхностью *a. carotis*. У голубей, в сравнении с другими птицами, *a. carotis communis* сдвинута к середине и образует менее острый угол с *v. jugularis*; в результате железа контактирует лишь с последней.

Кровоснабжение осуществляется главным образом через *a. thyreoidea superior*, отходящую от *a. carotis* несколько выше *gl. thyreoidea*. Тиреоидная артерия входит через капсулу в паренхиму органа, давая ряд разветвлений. У голубей и кур *a. thyreoidea superior* подходит в правой доле железы к ее верхнему полюсу, а в левой — ближе к нижнему полюсу или к середине доли. *A. thyreoidea inferior*, вступающая в орган с нижнего полюса, выражена менее отчетливо. У *Passeriformes* *a. thyreoidea superior* выходит из *a. carotis* около верхнего полюса железы, затем по боковой или вентральной поверхности органа идет в каудальном направлении и ближе к нижнему полюсу вступает в паренхиму. Наиболее от-

четливо этот сосуд представлен у снегирей. *A. thyreoidea inferior* связывает *a. carotis* с дорзальной областью органа.

Количество отходящих от железы сосудов подвержено видовым вариациям. У голубей и кур имеются две-три крупные вены, связывающие орган с *v. jugularis*. У всех исследованных птиц вены отходят от дорзальной поверхности железы, хотя у голубей и кур создается впечатление, что сосуды отходят от боковой поверхности железы. Подобное явление объясняется как давлением на орган окружающих тканей, так и тесной связью железы с *a. thyreoidea superior*.

Из нервов, подходящих к железе, отчетливо выражен *ramus thyreoidea et n. vagus*, подходящий к нижнему полюсу иногда с вентральной, но чаще с дорзальной поверхности. Топография *n. vagus* в этой области у птиц мало отличается от других позвоночных. Он спускается между *v. jugularis* et *a. carotis*, непосредственно прилегая к капсуле щитовидной железы. Его хорошо видно, если приподнять освобожденный от капсулы верхний полюс железы.

В связи с возрастом птицы меняются форма железы, ее связь с подлежащими тканями и положение относительно соседних частей. У молодых птиц *glandula* эластична и оттянута каудально. Щитовидные железы у них расположены несколько выше по отношению к грудной кости, чем у взрослых. У взрослых уток и грачей щитовидные железы оказываются расположенными глупо в грудной полости.

С щитовидными железами анатомически тесно связаны маленькие околотщитовидные железы, каждая из долей которой представляет собой шаровидное тело, более твердой консистенции, чем щитовидная железа. У молодых птиц паратиреоиды обнаруживаются по желтоватому оттенку, хорошо контрастирующем с темно-розовым цветом щитовидной железы. У взрослых птиц паратиреоид более тесно связан с тканью щитовидной железы и нередко включается в последнюю. Из обследованных нами птиц паратиреоиды обнаруживаются хорошо у кур, жаворонков и хищных птиц.

Микроскопическое строение щитовидных желез разных птиц весьма сходно, хотя и имеются некоторые незначительные видовые вариации. В отличие от млекопитающих, у которых соединительно-тканый остов органа представляет одно целое с *capsula interna*, у птиц межфолликулярная соединительная ткань выражена очень слабо, она располагается в железе по ходу кровеносных сосудов. Секреторная часть органа представлена фолликулами, образованными однослойным эпителием. Размеры фолликулов изменяются в зависимости от функции железы. Эпителиальные клетки в разные фазы секреторного процесса значительно изменяют свою форму и величину. Полости фолликулов выполнены однородной коллоидной субстанцией, представляющей собой депо

биологически активного гормонального начала. В зависимости от функционального состояния железы изменяется количество и свойства такого резервного коллоида.

При повышении функции железы эпителиальные клетки увеличиваются, васкуляризация усиливается, межфолликулярная соединительная ткань набухает. Железа при этом увеличивается, иногда в несколько раз против нормы. Изменения в размерах щитовидных желез в связи с усилением функции у птенцовых птиц более значительны, чем у выводковых.

Попытки изучить биологическую активность щитовидных желез птиц сводились часто к кормлению личинок амблистом или лягушек свежей или сушеной тиреоидной тканью. Установление таким способом активности щитовидной железы, взятой от птицы в случайно выбранную фазу ее развития или функционального цикла, далеко не достаточно для выяснения физиологии железы в период роста птицы или перообразования. В свое время нами (Войткевич, 1935, б, 1945, д) была разработана методика объективной оценки активности щитовидной железы разных животных.

Надежной методикой определения гистофункциональных свойств щитовидной железы явилась бы такая, которая на основе объективно учитываемых изменений в микроструктуре щитовидной железы позволила бы судить о ее функции. Метаморфотическая реакция личинок бесхвостых амфибий (лягушек и жаб) дает возможность установить количество и свойства гормонального начала, образуемого щитовидной железой определенной микроскопической картины. Известно, что колебания в функции железы сочетаются с изменениями в высоте клеток эпителия фолликулов, в количестве и свойствах коллоида. В результате ряда наших исследований была установлена закономерная зависимость между строением и функцией органа: биологическая активность щитовидной железы взрослого животного прямо пропорциональна количеству содержащегося в ней коллоида и обратно пропорциональна высоте эпителия фолликулов. Понятие нормы для щитовидной железы птиц весьма относительно, поскольку часто наблюдаются различные промежуточные состояния между фазами пониженной и повышенной функции. Состояния гипофункции характеризуются низким эпителием и высоким содержанием однородного коллоида; в прямой зависимости от количества коллоида находится эффект, получаемый при тестировании. Для фазы гиперфункции типичен высокий эпителий и небольшое количество разжиженного коллоида. Низкая биологическая активность функционирующей железы объясняется тем, что ее гормональное начало интенсивно выводится из железы. Следовательно, понятие функционального уровня железы в организме не следует отождествлять с представлением о «биологической активности», тестируемой на личинках амфибий ткани щитовидной железы. Чем интенсивнее функционирует железа в организме птицы, чем больше она образует и вы-

деляет гормональных веществ, тем ниже эффективность действия такой железистой ткани в тесте на головастиках.

Опыты тестирования щитовидных желез на головастиках проводились по следующей стандартной методике. Для пересадки использовались всегда одинаковые кусочки свежей щитовидной железы весом 1 или 0,5 мг каждый. Такие кусочки вводились через маленький разрез в брюшную полость головастиков. В каждом опыте тщательно обеспечивается однородность головастиков. Для контроля оставляется серия без пересадки железистой ткани. В подоопытных сериях явные признаки метаморфоза в условиях лабораторной температуры обнаруживаются через 4—5 дней после имплантации кусочков щитовидных желез. В это время головастики умерщвляются для установления длины тела и кишечника, претерпевающих закономерное укорочение в процессе метаморфоза. В таблицах мы обычно приводим цифры, представляющие разницу (в процентах) между контрольными и опытными метаморфозирующими головастиками по обоим показателям (Войткевич, 1935б, 1945д, 1957).

Одновременно с определением таким способом биологической активности желез производится учет их микроскопического строения. На срезах через каждую долю железы делается по 25 промеров высоты эпителия и внутреннего поперечника фолликулов. Основываясь на средних размерах фолликулов и высоты эпителия, можно объективно сравнивать состояние желез разных птиц, отличающихся функциональной фазой. Таким образом, наши суждения о состоянии щитовидных желез основывались на согласующихся цифровых данных, отражающих структурные признаки железы и активность тиреоидной ткани в биологическом тесте.

Такова в кратких чертах суть нашей методики, не утратившей своего значения до последнего времени. Широкое применение радиоактивного йода с диагностической целью в оценке функции щитовидной железы имеет некоторые технические преимущества, но все же не исключает необходимости привлечения данных о микроскопическом строении щитовидных желез. Использование изотопов йода позволяет судить о характере и интенсивности процессов биосинтеза в щитовидной железе. Наша же биологическая методика дает довольно точные представления о свойствах тиреоидной ткани с ее конкретной структурой в целостном организме.

ФУНКЦИЯ ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ В ПЕРИОД ПЕРООБРАЗОВАНИЯ

РАЗВИТИЕ ГНЕЗДОВОГО (ЮВЕНАЛЬНОГО) ПОКРОВА

Признаки дифференцировки щитовидной железы птиц проявляются в конце первой половины периода насиживания. Так, у цыплят обособление основных структур в щитовидной железе

начинается с 9—10-го дня и становится вполне отчетливым на 11-й день насиживания: первые мелкие фолликулы образуются в течение последующих двух дней. Как раз в этот период происходит закладка зачатков перьев гнездового покрова, которые позже развиваются одновременно на всех птерилиях. Брэдвей (Bradway, 1929) и Бенацци (Benazzi, 1929, 1932) впервые отметили существенные различия в микроструктуре щитовидных желез голубей и кур в момент вылупления. В щитовидной железе однодневного цыпленка имеется много фолликулов, выполненных коллоидом. В это же время у голубенка щитовидная железа слабо дифференцирована: среди эпителиальных тяжелей видны лишь отдельные оформляющиеся фолликулы. Такая железа приобретает типичное строение лишь в более поздний срок. В состоянии перьевого покрова у голубенка и цыпленка имеются существенная разница. Вылупившийся цыпленок не только покрыт густым пухом, но и обладает частично развившимися перьями гнездового покрова (махи). Голубенок в течение первых дней остается покрытым редким пухом; развитие же пеньков контурных перьев начинается лишь с 4—5-го дня постэмбриональной жизни. Таким образом, у цыплят и голубят отмечается четкий параллелизм между дифференцировкой щитовидных желез и состоянием ювенального перьевого покрова.

Представлялось необходимым расширить изучение этой связи, охватив наблюдениями более продолжительный период развития. Рост цыплят и развитие их перьевого покрова продолжается несколько месяцев (Котова, 1936; Лекторский и Кузьмина, 1936а). Рост голубенка продолжается 30—35 дней, также интенсивно развивается и его оперение. Такое сопоставление давало основание ожидать, что, в связи с более интенсивным формированием оперения, щитовидная железа у голубей будет претерпевать более значительные структурно-функциональные изменения активности, чем у кур.

Мы изучили рост перьевого покрова и развитие щитовидной железы одновременно у цыплят и голубей, начиная с поздних стадий эмбрионального периода. Полагая, что выводы в отношении активности щитовидной железы, основанные только на морфологических данных, нельзя будет считать исчерпывающими, мы провели параллельное изучение структуры и функции желез (Войткевич, 1935б, 1936з, 1939б).

Закладка куриных яиц в инкубатор производилась с таким расчетом, чтобы одновременно для тестирования могли быть использованы щитовидные железы эмбрионов и молодых цыплят разного возраста (белые леггорны). Голубята были получены из яиц при естественном насиживании (почтовые голуби). Щитовидные железы цыплят были исследованы с 11-го дня насиживания до 2-месячного возраста. У голубят щитовидные железы брались с момента вылупления до полного окончания роста птицы, т. е. до 35-дневного возраста.

Щитовидные железы эмбрионов цыплят подвергались микроскопическому изучению и биологическому тестированию с интервалами в 1—2 дня. В послезародышевый период интервалы между обследованиями были увеличены. В табл. 5 приведены средние данные по высоте эпителия и диаметру фолликулов щитовидной железы цыплят, а также цифры, характеризующие активность тиреоидной ткани в тесте на головастиках.

Таблица 5

Микроскопическое строение и биологическая активность щитовидных желез цыплят разного возраста

Возраст, в днях		Гистологическая структура		Показатели биологической активности	
от момента закладки яиц в инкубатор	от момента вылупления	высота эпителия, в μ	внутренний поперечник фолликулов, в μ	укорочение тела головастиков, в %	укорочение кишечника головастиков в %
11	—	3,62	4,04	1,5	3,1
12	—	3,54	4,48	0,5	30,0
13	—	3,21	5,26	1,5	30,8
14	—	3,16	6,84	7,6	41,2
16	—	3,04	8,94	12,8	51,6
18	—	3,07	11,24	22,8	58,2
19	—	3,44	13,62	15,4	66,4
21	0	3,88	20,25	15,9	67,4
26	5	5,66	17,90	20,0	69,4
31	10	4,30	14,91	6,8	65,7
51	30	5,64	8,65	9,9	58,6
66	45	4,75	8,64	17,9	68,0
81	60	4,26	26,60	22,6	69,8

Щитовидная железа 11-дневного куриного эмбриона еще слабо дифференцирована. Эпителиальные клетки группируются в тяжи, преобразующиеся в небольшие фолликулы. Тестирование такой железистой ткани показало крайне слабую ее активность. Через сутки в небольших фолликулах начинает появляться коллоид, слабо окрашивающийся эозином (рис. 33). Имплантация таких желез головастикам вызывает уже, хотя и слабую, но отчетливую стимуляцию метаморфоза. Близкий результат получен при имплантации железы эмбриона, взятого через следующие сутки. На 14—15-й день насиживания фолликулярная структура становится вполне отчетливой; коллоид хорошо окрашивается эозином (рис. 34); активность железы значительно возрастает. До вылупления щитовидная железа приобретает типичную структуру с фолликулами, богатыми коллоидом и высоким показателем метаморфогенной активности. В послезародышевый период щитовидная железа цыпленка переходит в фазу повышенной секреции: высота

эпителия увеличивается, гормональная субстанция интенсивно выводится из железы, коллоид в фолликулах обнаруживает признаки частичной резорбции (рис. 35 и 36).

Следовательно, щитовидная железа зародыша цыпленка очень рано начинает секретировать, и между 11 и 12-м днями инкубации уже начинает накапливать биологически активное вещество. К этому времени под первичным пухом уже заканчивается закладка зачатков многих гнездовых перьев основных птерилий. В дальнейший период, когда начинается рост перьев, в железе постепенно накапливается коллоид, в связи с чем показатель биологической активности повышается, достигая максимальной величины к моменту вылупления. В послезародышевый период развития железа уже не испытывает значительных изменений в своей активности. Не исключено, что в этом следует видеть отражение медленного развития перьевого покрова. Снижение биологической активности железы в месячном возрасте и позже отражает усиление фазы выведения гормонального начала, что совпадает во времени с периодом массового роста перьев на большинстве птерилий (см. также Greenwood a. Blyth, 1927; Лекторский и Кузьмина, 19366).

Сравним данные, полученные для цыплят, с аналогичными данными для голубят (табл. 6).

Таблица 6

Микроскопическое строение и биологическая активность щитовидной железы голубят различного возраста

Возраст в днях		Гистологическая структура		Показатели биологической активности	
от начала насиживания	от момента вылупления	высота эпителия, в μ	внутренний поперечник фолликулов, в μ	укорочение тела головастика, в %	укорочение кишечника головастика, в %
18	0	3,7	4,7	0,4	40,7
23	5	6,2	9,1	2,3	53,2
28	10	7,4	17,7	16,2	65,1
33	15	8,0	14,4	5,2	58,2
38	20	6,5	19,9	14,6	62,7
43	25	5,6	26,7	26,0	70,1
53	35	5,7	26,5	26,9	71,3

Щитовидная железа вылупившегося голубенка дифференцирована слабо (рис. 37). Биологическая активность железы минимальна (хотя величина резорбции кишечника головастика достигает 40,7%). По этому показателю и микроструктуре щитовидная железа вылупившегося голубенка соответствует примерно железе 14-дневного эмбриона курицы. В ряде последующих наблюдений

нами детально (с суточными интервалами) были изучены щитовидные железы голубят в период от последнего дня насиживания до 3-го дня послезародышевой жизни. Типичное микроскопическое строение железа приобретает только к 5-му дню послезародышевой жизни.

Молодые голубята в течение первых 3-х дней после вылупления покрыты редким зародышевым пухом. На 4 и 5-й день можно видеть просвечивающие через кожу пеньки контурных перьев. Отсюда следует, что закладка контурных перьев происходит при сравнительно низкой активности щитовидной железы. Начинающийся через некоторое время после вылупления рост молодых пеньков сочетается с начальными фазами секреции щитовидной железы, дифференцировка которой затем протекает очень интенсивно. Характерной особенностью развития голубей, как и других представителей птенцово́й группы, является почти одновременная закладка и близкое по времени начало развития перьевых зачатков на большинстве птерилий.

На 5 и 6-й день верхушки молодых пеньков появляются на поверхности кожи. К этому времени щитовидная железа приобретает типичное фолликулярное строение, приближающееся к структуре железы взрослой птицы. Секреция в железе усиливается, и в фолликулах накапливается коллоид. В этой связи показатель биологической активности железы повышается.

К 10-му дню жизни голубенка у перьевых пеньков начинают разворачиваться опахала. К этому времени функция щитовидной железы отчетливо усиливается. Об этом можно судить по увеличению высоты клеток эпителия, интенсивному рассасыванию коллоида. Такого рода изменения в щитовидной железе особенно усиливаются, когда интенсивность развития перьев достигает своего максимума. Высота эпителия повышена, фолликулы в значительной степени опорожнены, оставшийся коллоид разжижен (рис. 38). В это время, в связи с высокой отдачей активного начала в организм, показатель активности железистой ткани снижается по сравнению с более поздним периодом, когда рост перьев заканчивается (30—35-й день) и признаки гиперфункции щитовидной железы ослабевают — высота клеток секреторного эпителия уменьшается, в фолликулах вновь накапливается коллоид, показатели биологической активности увеличиваются.

Для иллюстрации параллелизма в интенсивности роста оперения и изменений функции щитовидной железы в период развития голубенка приводим соответствующие данные в графическом изображении (рис. 39). Кривая I этого графика построена на основании средних данных, полученных от промеров живых растущих участков маховых перьев в последовательные фазы роста. До разворачивания опахала измерялся весь пеньк, позже — участок от основания опахала до основания перьевого фолликула. Из сопоставления кривой изменений размеров растущей части пера

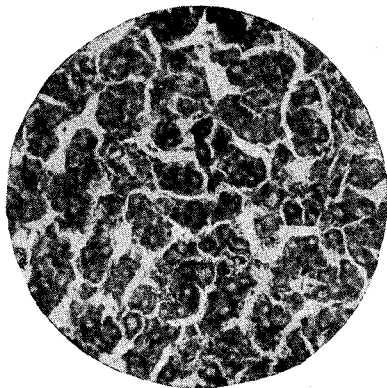


Рис. 33. Щитовидная железа зародыша курицы на 12-й день инкубации ($\times 360$)

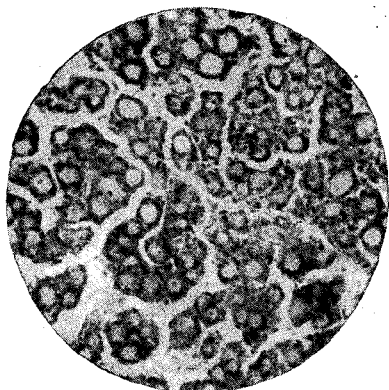


Рис. 34. Щитовидная железа зародыша курицы на 16-й день инкубации ($\times 360$)

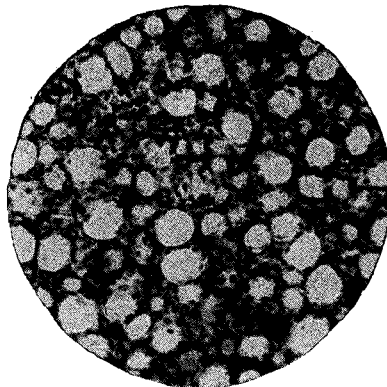


Рис. 35. Щитовидная железа суточного цыпленка ($\times 360$)

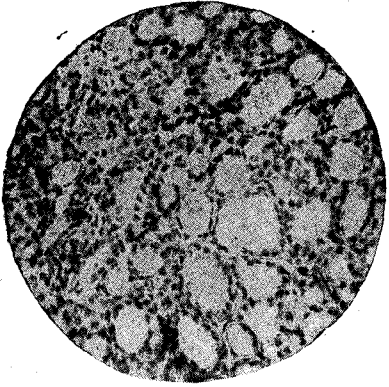


Рис. 36. Щитовидная железа цыпленка через 10 дней после вылупления ($\times 360$)

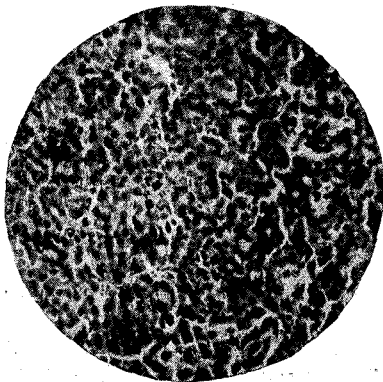


Рис. 37. Щитовидная железа вылупившегося голубенка ($\times 360$)



Рис. 38. Щитовидная железа 15-дневного голубенка ($\times 360$)

с кривыми изменений веса щитовидной железы и высоты ее эпителия следует вывод об их параллелизме. Железа увеличивается в соответствии с нарастанием общей массы растущих пеньков перьев. С ослаблением интенсивности роста оперения и усилившейся дифференцировкой размеры щитовидной железы и высота клеток эпителия уменьшаются. Период максимальной интенсивности пролиферации перьевых пеньков совпадает во времени с кульминационной фазой в функции щитовидной железы.

Факт такого параллелизма делает вероятным допущение связи между формообразовательным процессом и функцией щитовидной железы. Аналогичный вывод позволяет сделать и анализ соответствующих данных для цыплят. Развитие перьевого покрова у цыплят начинается еще в период эмбриогенеза, но протекает сравнительно медленно. Рано дифференцируется и накапливает коллоид щитовидная железа. На рис. 40 представлены кривые изменения метаморфогенной активности щитовидных желез цыплят и голубят. Сплошная линия представляет изменение биологических свойств щитовидной железы цыплят, пунктирная — аналогичные данные для голубей. У цыплят, как и у голубей, период дифференцировки щитовидной железы сопровождается постепенным увеличением показателя биологической активности. Позже железы у тех и других усиливают свою функцию, что отражается в выведении коллоида из фолликулов и уменьшении метаморфогенной активности. И у цыплят, и у голубят эта фаза как раз совпадает с периодом наиболее интенсивного развития оперения. У развивающихся в более короткий срок голубят такие изменения отчетливо выражены, тогда как у относительно медленно развивающихся цыплят кривая биологической активности тиреоидной ткани претерпевает плавные изменения.

А. Н. Студитский (1947) в обстоятельной работе повторил наши ранние исследования по сравнительному изучению развития щитовидных желез у птенцовых и выводковых птиц (Войткевич, 1935б, 1936е, з). Автор не устанавливает существенной разницы в сроках активной функции между выводковыми и птенцовыми птицами, отмечая признаки функционирования щитовидных желез

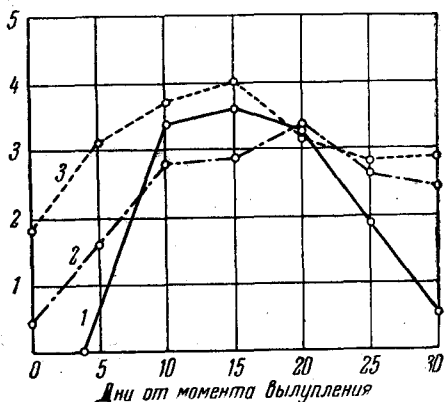


Рис. 39. Изменение функции щитовидной железы голубя в период развития ювенального перьевого покрова

1 — кривая развития живой растущей части пера (одно деление — 7 мм); 2 — изменение веса щитовидной железы (одно деление — 10 мг); 3 — высота эпителия (одно деление — 2 м)

у голубя уже в середине периода зародышевой жизни. Далее он отмечает, что реакция эмбриональных щитовидных желез к тиреотрофному гормону гипофиза появляется примерно в те же сроки. Однако Студитский не проводил испытания тиреоидной ткани на содержание биологически активных веществ и основывает свое заключение только на данных микроскопических наблюдений. Учитывая неоднородность структуры формирующейся железы, трудно видеть признаки секреторного возбуждения у отдельных

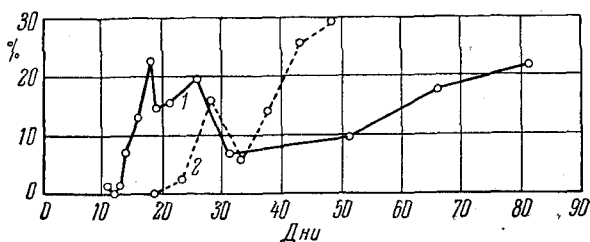


Рис. 40. Изменение биологической активности щитовидных желез цыплят (1) и голубят (2) в период роста птицы

групп клеток под влиянием гормона гипофиза. Из этого все же не следует, что слабо дифференцированная железа обладает способностью образовывать гормональные начала в таком же количестве, как и вполне дифференцированная. В этом отношении близкими к нашим данным оказались наблюдения Т. И. Энтина (1936, 1948) над развитием щитовидной железы кур.

Аналогичные данные приводит в своей монографии Мицкевич (1957). Используя изотоп йода, автор показывает, что ассимиляция радиоактивного элемента у зародышей голубей и кур начинается примерно в одни и те же сроки — на 6—7-й день инкубации. Это не противоречит нашим данным, поскольку специфическая функция секреторных клеток проявляется очень рано. Отмеченные нами различия имеют количественный характер. Разница в микроструктуре щитовидных желез в день вылупления цыплят и голубят значительна, что отражено на микрофотографиях в наших работах (Войткевич, 1935, б, 1936, з), а равно в рисунках, упомянутых работ Студитского и Мицкевича. Характерно, что для выявления морфогенной активности эмбриональных щитовидных желез Мицкевичу пришлось увеличить продолжительность теста до 7 дней (против 4 дней при нашей методике). Кроме того, он не проводил тестирования желез от птиц более позднего возраста, что позволило бы путем сравнения выявить значительную разницу в активности желез в эмбриональный период и после вылупления.

Мы не ограничили свой сравнительный анализ для щитовидных желез данными только для представителей двух контрастных по

характеру своего развития видов. В дальнейшем изучению в процессе развития были подвергнуты щитовидные железы ряда выводковых (утки, индейки) и птенцовых (грачи, серые вороны, сороки, воробьи) птиц. Результаты были получены аналогичные тем, какие были описаны для кур и голубей. Естественно, что при анализе явлений параллелизма между интенсивностью перообразовательного процесса и функциональными изменениями в щитовидной железе не должно быть игнорировано и общее развитие птицы. Сопоставление ряда полученных нами данных позволяет заключить, что высокая интенсивность общего роста птицы обычно относится к периоду, предшествующему окончательной дифференцировке щитовидной железы и фазе ее гиперфункции. Конечно, из этого наблюдения не следует, что гормон щитовидной железы не является существенным для тех обменных реакций, которые характеризуют растущий организм. Мы лишь указываем на своеобразную роль тиреоидного гормона, его значительный удельный вес в процессах перообразования. К такому же выводу нас привели и данные, полученные при изучении щитовидной железы большого баклана (*Phalacrocorax carbo*).

В нашем распоряжении было 188 разновозрастных птенцов обоего пола. Вскрытие птенцов, бравшихся непосредственно из гнезда, приурочивалось, как правило, к возрасту в днях, кратному пяти. В отдельных случаях брались птенцы промежуточных стадий. Исходное состояние представляли зародыши за 5 дней до вылупления. Материал собирался до полного окончания роста птиц. Для сравнения были использованы железы взрослых, половозрелых особей. На гистологических препаратах при помощи окулярного микрометра измерялись высота эпителия и внутренний диаметр фолликулов (по 50 измерений для каждой доли железы). Полученные данные представлены в табл. 7.

Птенцы баклана вылупляются из яиц совершенно голыми. Кожа птенцов через некоторое время принимает синевато-черный цвет в связи с развитием перьевых фолликулов. На четвертый день жизни на спинной стороне тела появляется черный пух. Через день или два пух начинает пробиваться на брюшной поверхности и лишь затем на шее и голове. Пеньки контурных гнездовых перьев показываются из перьевых сумок на 10-й день после вылупления. Параллельно с ростом контурных перьев продолжается развитие первого пухового покрова, который позже на большинстве птерилий замещается пухом серого цвета. Развитие ювенального оперения на основных птерилиях происходит почти одновременно. Шейя и голова покрываются мелкими контурными перьями значительно позже.

В развитии перьев разных партий существует определенная коррелятивная зависимость (Новиков, 1934). Поэтому для упрощения учета скорости развития перьевого покрова мы ограничились периодическими измерениями десятого первостепенного

Таблица 7

Вес и микроструктура щитовидной железы большого баклана
в процессе его развития

Возраст, в днях	Вес тела птицы, в г	Щитовидная железа			
		вес (обе доли)		высота эпите- лия, в μ	диаметр фолликулов, в μ
		мг	в % к весу тела		
—5	5	0,6	0,0111	5,22	0
Вылупление	41	6,6	0,0110	5,46	7,39
5	234	21,5	0,0092	6,02	16,90
10	551	73,5	0,0115	6,80	23,85
15	10003	124,2	0,0123	8,94	33,74
20	1463	149,4	0,0102	8,30	33,43
25	1702	180,3	0,0106	7,96	34,80
30	1880	217,8	0,0116	7,58	40,39
35	1945	202,1	0,0104	7,51	39,79
40	2040	192,3	0,0094	7,75	39,18
45	2133	153,6	0,0072	7,21	41,11
2 года	♀♀	2147	0,0061	8,26	41,00
	♂♂	2263	149,5	0,0066	7,38

махового пера. Рост гнездовых перьев происходит синхронно с ростом птицы. К окончанию общего роста развитие контурных перьев полностью заканчивается. Типичная скорость роста крупных перьев (маховые и рулевые) сохраняется даже у тех птенцов, которые сильно отстали в общем развитии или некоторое время голодали. Размеры молодого пера, особенно его дифференцированной части (опахало), для каждого возраста закономерно сохраняют свою величину. Это позволило нам в дальнейшем пользоваться данными измерений десятого махового пера в качестве показателя возраста развивающейся птицы.

Вес щитовидной железы, как видно из табл. 7, в течение первых 30 дней жизни птицы постепенно увеличивается, затем несколько уменьшается. Вес железы птиц, закончивших рост, значительно отличается от веса одноименного органа двухгодовалых взрослых птиц. Максимального относительного веса щитовидная железа достигает у 10—15-дневных птиц, т. е. в период, после которого снижается скорость общего роста и усиливаются процессы дифференцировки организма, проявляющиеся, в частности, в интенсивном формировании перьевого покрова.

Зародышевая щитовидная железа большого баклана образована эпителиальными тяжами; в отдельных клетках обнаруживаются признаки секреции. К моменту вылупления в тиреоидной ткани можно видеть небольшие единичные фолликулы, в полостях которых отлагается коллоид. В последующие 10 дней дифференцировка фолликулярной структуры интенсивно прогрессирует. К оконча-

нию этого периода щитовидная железа имеет наибольшее число фолликулов, но небольшого размера (Войткевич, 19446).

Позже развитие микроструктуры железы связано главным образом с увеличением высоты эпителия и размеров фолликулов, а также накоплением коллоида. Разжижение коллоида (признак гиперсекреции железы) начинается после 10-го дня. Щитовидная железа 15-дневного птенца, в сравнении с предыдущим периодом, имеет признаки высокой функциональной активности, которые сохраняются примерно на одном уровне в течение следующих 10 дней. Через месяц после вылупления наблюдается снижение функции железы. Из сопоставления данных по весу и микроструктуре мы делаем заключение, что в развитии щитовидной железы следует отметить три фазы: первая — охватывает период в 10 дней после вылупления, когда завершается дифференцировка структуры железы и усиливается секреторная функция органа; вторая — последующие дни до 30-дневного возраста — это период относительно высокой функции железы с типичными признаками гиперсекреции; третья — более поздний период, до окончания роста птицы, характеризующийся снижением функции железы. Относительный вес щитовидной железы взрослых половозрелых бакланов примерно в два раза меньше, чем молодых птиц в период интенсивного роста перьевого покрова.

Рассмотренные данные позволяют сделать вывод о параллелизме изменений в развитии щитовидной железы и развитии перьевого покрова баклана. Процесс интенсивного роста птицы в конце зародышевой жизни и в первый период после вылупления не сопровождается высокой функцией щитовидной железы. Именно в это время, в связи с продолжающейся дифференцировкой железы, уровень ее функции еще не высок. Снижение скорости общего роста совпадает во времени с началом гиперфункции щитовидной железы. Фаза высокой активности щитовидной железы относится ко времени интенсивного развития перьевого покрова. Во втором месяце жизни рост птицы завершается, дифференцировка организма заканчивается. В это время щитовидная железа имеет микроструктуру, характерную для пониженной функции. Железы молодых полуторамесячных птиц и взрослых половозрелых двухгодовалых особей по основным признакам очень близки.

Рассмотренные выше данные могут служить основанием для вывода о неравнозначности гормона щитовидной железы в процессах роста и дифференцировки. Птица растет с наибольшей скоростью в тот период, когда уровень гормональной функции железы еще не достиг своего максимума. Наличие тиреоидного гормона в некоторой концентрации, очевидно, необходимо для обеспечения общего роста молодой птицы. Процессы интенсивной дифференцировки организма, частным случаем которых является развитие перьевого покрова, происходят в условиях более высокой функции щитовидной железы.

РАЗВИТИЕ ОКОНЧАТЕЛЬНОГО (ДЕФИНИТИВНОГО) ПОКРОВА

Выше было высказано предположение, что наблюдаемые в щитовидной железе молодых птиц изменения могут быть поставлены в связь не только с развитием оперения, но, в известной мере, и с общим ростом молодой птицы. Для дальнейшего анализа представляло интерес проследить соотношение между перообразованием и функцией щитовидной железы в условиях, когда рост организма был бы исключен, т. е. желательным было вызвать массовое развитие перьев у закончившей свой рост птицы. С этой целью мы производили ощипывание крупных перьев крыльев, хвоста и мелких перьев туловища (за исключением верхней части шеи и головы) у взрослых почтовых голубей и кур (белые леггорны). В таких условиях массовый рост новых перьев начинался одновременно на всех птерилиях, пеньки появлялись на поверхности кожи: у голубей — на 7-й, у кур — на 10-й день.

В первом опыте ощипыванию были подвергнуты 54 голубя. Щитовидные железы были исследованы через разный срок после удаления перьевого покрова. Рост перьев, как и ранее, учитывался путем измерения общей длины молодого пера и его «живой части». Кривая роста новых контурных перьев имела много общего с кривой роста ювенальных перьев у молодых голубей (см. рис. 39).

Ряд дополнительных опытов убедил нас в том, что описываемые ниже изменения в щитовидной железе подопытных птиц должны быть поставлены в связь, в первую очередь, с массовым перообразовательным процессом и в меньшей мере с побочными явлениями: травмой при ощипывании, усилением теплоотдачи у обнаженной птицы и т. п. (Войткевич, 1936 в).

Изменения в функции щитовидной железы наблюдаются уже в первые дни после ощипывания, однако они значительно усиливаются в период развития новых перьев. Эти изменения сводятся, как и у молодых голубят, к быстрому переходу щитовидной железы в состояние гиперфункции (рис. 41). Усиление функции железы, судя по увеличению высоты ее клеток, идет параллельно с увеличением общей массы живой части молодых перьев. Наибольший

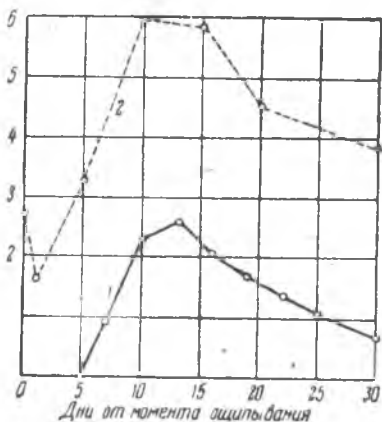


Рис. 41. Усиление функции щитовидной железы голубя в период развития дефинитивного перьевого покрова

1 — кривая развития живой растущей части пера (одно деление — 10 мм);
2 — высота эпителия щитовидной железы (одно деление — 2 μ)

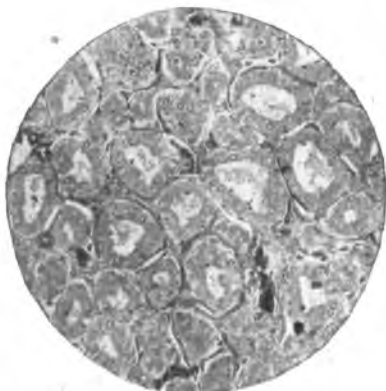
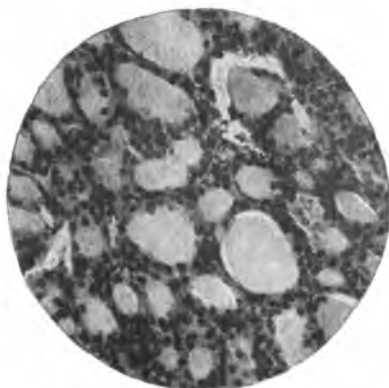


Рис. 42. Щитовидная железа контрольного взрослого голубя ($\times 360$)

Рис. 43. Щитовидная железа голубя через 10 дней от начала массового роста перьев ($\times 280$)

«объем» перообразовательного процесса относится к периоду высокой функции щитовидной железы — максимальное увеличение эпителия, почти полная эвакуация коллоида из фолликулов (рис. 42, 43 и 44). Эти данные были подтверждены в другом опыте, в котором у каждой птицы одновременно с наблюдениями за микроструктурой желез учитывалась их активность в биологическом тесте (табл. 8).

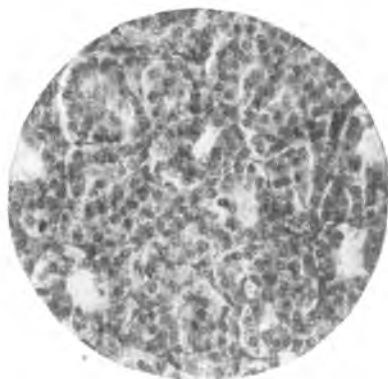


Рис. 44. Щитовидная железа голубя через 15 дней от начала массового роста перьев ($\times 360$)

Рис. 45. Щитовидная железа голубя в фазе функционального истощения после трехкратного оципывания незрелых перьев ($\times 540$)

Из сопоставления данных табл. 8. следует заключить, что по мере развития перьевого покрова выведение гормона из щитовидной железы происходит с повышающейся скоростью, что отражается в уменьшении показателя ее биологической активности. Ко времени окончания роста перьев высота клеток тиреоидного эпителия начинает уменьшаться, в фолликулах накапливается коллоид, показатель биологической активности железы повышается. Цифры табл. 8 показывают довольно точное соответствие между

Таблица 8

Микроструктура и биологическая активность щитовидных желез взрослых голубей в период массового развития перьев

Время в днях от момента ошипывания	Гистологическая структура железы		Показатели биологической активности железы	
	высота эпителия, в μ	внутренний поперечник фолликулов, в μ	укорочение тела головастиков, в %	укорочение кишечника головастиков, в %
2	5,8	18,7	30,5	57,8
5	3,5	36,8	41,1	62,7
7	5,6	16,7	29,2	59,9
12	4,3	19,0	23,1	53,7
15	9,0	19,0	4,9	30,3
17	8,9	8,3	8,1	36,9
32	7,9	21,2	18,7	53,3

данными о структуре железы и показателями ее активности в биологическом тесте на головастиках. Учитывая наличие такой взаимозависимости, в дальнейшем, при описании характеристики активности железы, мы будем пользоваться преимущественно данными, характеризующими ее микроскопическое строение (Войткевич, 1934а, 1935б).

У голубей искусственно вызванный массовый рост перьев сопровождается значительными изменениями в гистофункциональных показателях щитовидной железы, отражающих состояние ее гиперфункции. Степень этих изменений находится в прямой зависимости от количества одновременно развивающихся перьев, т. е. от «объема» новообразования; регенерация нескольких же перьев практически не отражается на функции железы. При аналогично вызванном искусственном развитии перьевого покрова у кур не наблюдается таких резких изменений в функции щитовидных желез, как это было показано в опытах с голубями.

В новых экспериментах были использованы двухгодовалые белые леггорны (самки). У птиц удалялись крупные и мелкие

перья (за исключением области головы и шеи). Через определенные промежутки времени вскрывалось по 4 опытных и по 3 контрольных птицы. Сроки вскрытия были следующие: через 1 месяц после ощипывания, когда еще происходит интенсивный рост оперения (в это время разворачиваются опахала у большинства перьев); через 2 месяца, когда заканчивается рост перьев, и через 4 месяца, т. е. через значительный промежуток времени после завершения роста перьев. Данные о состоянии щитовидной железы кур приведены в табл. 9.

Т а б л и ц а 9

Вес и гистологическая характеристика щитовидных желез у кур в период массового роста перьев

Время в днях от начала опыта	Контроль			Опыт		
	вес одной доли, в мг	высота эпителия, в μ	диаметр фолликулов, в μ	вес одной доли, в мг	высота эпителия, в μ	диаметр фолликулов, в μ
0	49,8	3,9	48,0	49,8	3,9	48,0
30	48,2	4,2	47,0	47,8	3,8	31,3
60	58,2	4,0	49,4	81,0	3,8	51,9
120	63,2	4,7	37,3	61,8	4,3	60,5

У контрольных птиц в первые два месяца наблюдений в щитовидных железах отмечены признаки, типичные для нормы. Высота эпителия колеблется в среднем около 4 μ , поперечник фолликулов — несколько менее 50 μ . К концу наблюдений отмечено некоторое увеличение общего веса железы и высоты ее эпителия, что, по-видимому, было связано с начавшейся естественной линькой.

У подопытных кур в период роста перьев в щитовидной железе не наблюдается столь резко выраженных изменений, как это было отмечено в аналогичных условиях у голубей. Через 30 дней поперечник фолликулов несколько уменьшается, однако высота эпителия, как и вес железы, изменяется мало. К 60-му дню вес железы увеличивается; размеры фолликулов при той же высоте эпителия возвращаются к исходным; к концу периода наблюдений вес органа снова уменьшается.

Эти данные в известной степени находятся в соответствии с тем, что было отмечено и для молодых птиц. Щитовидная железа молодого голубенка испытывает резкие колебания в своей активности; у цыпленка изменения сравнительно невелики. Из этого, между прочим, следует, что побочные явления в результате ощипывания (изменение теплоотдачи и другие) не имеют решающего значения, так как для кур и голубей они оказались одинаковыми.

С чем можно связать значительную разницу в функции щитовидных желез при искусственно вызванном перообразовании

у голубей и кур? Известно, что рост перьевого покрова у голубей протекает с более значительной скоростью, чем у кур. В. Ф. Ларионов и Н. Ф. Позигун (1935) установили, что скорость роста оперения у голубей по крайней мере в два раза превышает аналогичный показатель для кур. Можно поэтому предполагать, что различие в реакции щитовидных желез кур и голубей связано с неодинаковой интенсивностью перообразовательного процесса (Войткевич, 1938б, г). Это объяснение, однако, не является единственно вероятным. Не исключено, что участие гормона щитовидной железы в обменных процессах в период перообразования у кур и голубей имеет свои видовые отличия. Кроме того, следует особо отметить исключительно большой резерв коллоидной субстанции в фолликулах щитовидных желез взрослых кур, что отличает их от голубей (Затворницкая и Зимницкий, 1932).

Данные сравнительного исследования не только отражают связь между перообразовательным процессом и функцией щитовидной железы, но и указывают на некоторые отличия в степени выраженности этой связи у разных форм птиц.

СМЕНА ОПЕРЕНИЯ (ЛИНЬКА)

Материалы, характеризующие соотношения между функцией щитовидной железы и перообразованием в период роста молодой птицы, а также в условиях искусственно вызванного массового развития перьев у взрослых птиц, хорошо согласуются с данными о функции железы в период естественной линьки. Выше отмечалось, что между развитием отдельных перьев вне периода линьки и обновлением покрова во время линьки нет существенной разницы: и в том и в другом случае имеет место активизация покоившихся ранее перьевых зачатков. Различия относятся лишь к количеству одновременно развивающихся перьев.

Одна из первых попыток изучить состояние щитовидной железы в период линьки принадлежит Крукшенк (Cruickshank, 1929). В его работе приведены данные по весу и строению щитовидных желез молодых кур с различной яйценоскостью. Линька специально не учитывалась, поскольку в группу линяющих были отнесены птицы, которые были убиты в период июль — сентябрь. В размерах и строении щитовидных желез этих птиц не было выявлено существенных изменений. Подградский (Podhradsky, 1935) собрал данные относительно изменений щитовидной железы у кур в период линьки, отметив при этом увеличение ее веса. Упомянутые авторы еще не ставили перед собой задачу сопоставления изменений в железе с перообразовательным процессом при линьке.

В. Ф. Ларионов с сотрудниками впервые специально изучили состояние щитовидной железы во время гнездовой (ювенальной) и годовой (дефинитивной) линьки. Ларионов, Кузьмина и Лектор-

ский (1933) и Ларионов (1936а) показали, что в период смены ювенальных перьев у цыплят от 40—50 до 140 дня послезародышевого развития функция щитовидной железы усиливается. Об этом можно судить по высоте эпителия, которая у всех линяющих птиц превышала величину в 4 μ , у нелиняющих соответствующие цифры были меньше. Ранее были приведены наши данные, характеризующие микроструктуру и биологическую активность щитовидных желез в период развития цыплят. Установлено, что функция щитовидной железы повышается с началом ювенальной линьки. Признаки резорбции коллоида в фолликулах железы наблюдаются в начальный период линьки (45-й день), в дальнейшем, наряду с интенсивным выведением гормонального начала, наблюдается постепенное накопление коллоида в фолликулах железы.

В другой работе Ларионова (1934) было проведено гистологическое исследование щитовидных желез у взрослых кур (порода род-айланд) до, во время и после линьки. Оказалось, что высота эпителия щитовидной железы в период линьки составляет 7,4, в предшествующий период — 4,7 и после линьки — 5,2 μ . Таким образом, естественная смена перьев сопровождается повышением функции щитовидной железы. Обстоятельные данные получены в последнее время Танабе, Химено и Нозаки (Tanabe, Himeno a. Nozaki, 1957) на материале линяющих кур. Они наблюдали активизацию функции щитовидной железы, но при этом не было отмечено повышения ассимиляции радиоактивного йода тиреоидной тканью. Изучение щитовидной железы у 40 экземпляров дикой утки, проведенное Хёном (Höhn, 1949), показало наличие двух периодов повышения функции: первый предшествует и совпадает с началом осенней линьки, второй относится к менее интенсивной частичной весенней линьке.

Сезонные изменения в размерах щитовидной железы голубей впервые описали Ридл и Фишер (Riddle a. Fischer, 1925). Несколько позже аналогичные данные для ряда диких форм птиц собрал Геккер (Haesker, 1926).

Мы неоднократно наблюдали у линяющих голубей повышение функции щитовидной железы: в фолликулах железы рассасывается резервный коллоид, увеличивается высота клеток тиреоидного эпителия — 8—9 против 4 μ в период вне линьки (Войткевич, 1934а, 1936ж). Аналогичные результаты позднее получил Эльтерих (Elterich, 1936), выявивший изменения в щитовидных железах голубей во время полового цикла и следующего затем периода линьки.

Интересны наблюдения в отношении диких форм, у которых периодические морфогенные процессы, и в числе их линька, четко ограничены во времени и менее сглаживаются индивидуальными вариациями, характерными для domestцированных форм.

Кюхлер (Küchler, 1935) проследил годовой цикл изменений в щитовидной железе зорянки (*Erithacus rubecula*), овсянки обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и воробьев (домового — *Passer domesticus* и полевого — *P. montanus*). Автор отмечает три фазы в деятельности щитовидной железы названных птиц: секреция коллоида, его накопление в фолликулах и выведение видоизмененного коллоида из железы. Для естественной линьки характерны изменения третьей фазы. Близкие данные относительно годовой цикличности щитовидной железы у певчих птиц получил позже Бигальке (Bigalke, 1956).

В 1932—1934 гг. под Москвой нами были собраны эндокринные железы от *Passer domesticus* (150 особей) и *Passer montanus* (100 особей) в течение года и, в частности, в период линьки, оценка которой производилась на основании числа выпавших крупных перьев. У этих видов наименьшая высота эпителия щитовидной железы относится к весне и первой половине лета; с июля по январь этот показатель увеличивается. Увеличение высоты клеток тиреоидного эпителия совпадает с началом естественной линьки, и такое состояние сохраняется в течение всего периода обновления покрова. В это время наблюдается резорбция коллоида фолликулов, частичная вакуолизация цитоплазмы тиреоидных клеток, а также усиление кровоснабжения железы (см. также Войткевич и Новиков, 1936б).

Щитовидные железы мелких птиц, особенно различных рас воробья, до последнего времени являются объектом гистологических исследований, в связи с четко выраженной цикличностью функции эндокринных органов (Miller, 1939; Blanchard a. Erickson, 1949; Davis a. Davis, 1954; Wilson a. Farner, 1960). Авторы отмечают, в связи с линькой, изменения в весе птиц, жировом депо и щитовидной железе. При сопоставлении функции щитовидных желез воробьев (382 экземпляра) Оксон и Лиллей (Oakeson a. Lilley, 1960), отметили, что индивидуальные вариации более значительны у мигрирующих, тогда как индекс активности тиреоидной ткани выше у оседлых, особенно при линьке и в зимний период.

Резюмируя сказанное выше, следует сказать, что перообразовательный процесс сочетается, как правило, с гиперфункцией щитовидной железы. Развитие ювенального покрова, его смена на дефинитивный, сезонная линька взрослых птиц, искусственное вызывание массового роста перьев (вне периода естественной линьки) — для всех этих процессов характерным является повышение функции щитовидной железы (см. также обзор Хёна, 1950). Наблюдается прямая зависимость между функцией щитовидной железы и интенсивностью перообразования. Чем больше перьев растёт одновременно и чем интенсивнее их рост, тем более значительными оказываются изменения щитовидной железы, тем больше она образует и отдает в кровь гормональных веществ. Однако прямые доказательства зависимости перообразования от гормона

щитовидной железы могли быть получены только экспериментальным путем. Поэтому нами и были поставлены новые опыты с целью установить: адекватны ли изменения в перообразовательном процессе сдвигам в функции щитовидной железы, т. е. условиям разной обогащенности организма птицы тиреоидным гормоном.

ЯВЛЕНИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО ИСТОЩЕНИЯ ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ ПТИЦ

При обновлении перьевого покрова во время естественной линьки щитовидная железа птицы переходит в фазу повышенной функции. Высокий функциональный уровень железы сохраняется в период развития новой генерации перьев. Обновление перьевого покрова может быть вызвано искусственно путем ощипывания имеющихся перьев. Такая активизация перьевых фолликулов может быть многократно повторена. Развитие нескольких перьев практически не отражается на функции щитовидной железы. Таким образом, зависимость между перообразованием и функцией щитовидной железы могла получить новое подтверждение в условиях опыта, обеспечивающего большой «объем» перообразовательного процесса, т. е. при массовом развитии перьев.

Способность перообразующей ткани к развитию новой генерации не одинакова в разное время года. Линьке предшествуют значительные физиологические изменения в организме, без которых процесс смены оперения не наступает. Допустимо предположение, что при искусственном увеличении продолжительности периода перообразования функция щитовидной железы сохранится на высоком уровне. Каковы секреторные потенции щитовидной железы к гормонообразованию: достаточны ли они только для однократного обновления покрова или они значительно шире?

Процесс массового роста перьев может быть продлен путем повторного ощипывания зрелых или незрелых перьев. Таким путем представлялось возможным продлить фазу высокой функции щитовидной железы. Не исключено, что в таких условиях продолжительной активизации щитовидная железа обнаружит признаки функционального истощения, а перообразующая ткань не в состоянии будет реализовать свою потенцию к новообразованию.

52 почтовых голубя были подвергнуты многократному ощипыванию перьевого покрова. Половина подопытных птиц ежедневно получала препарат сушеной щитовидной железы. Через 12 дней после ощипывания пеньки новых перьев развернули опахала. В это время часть птиц была убита для исследования щитовидной железы, а оставшиеся птицы были подвергнуты повторному ощипыванию. Развитие новых перьев несколько запоздало, так как потребовалось некоторое время на регенерацию перьевых зачатков на месте удаленных молодых пеньков. Через 16 дней после

повторного ощипывания перья следующей генерации вступили в фазу дифференцировки. В это время следующая партия птиц была убита, а у оставшихся в третий раз был удален незрелый перьевой покров. Птицы, подвергнутые трехкратному ощипыванию, отличались по состоянию перьевого покрова от тех, которые при таких же манипуляциях продолжали получать тиреоидин. У последних развитие перьев на всех птерилиях протекало нормально, через месяц эти птицы обладали хорошо сформированным перьевым покровом. У птиц, не получавших тиреоидина, состояние было иным. У некоторых голубей после второго, а у большинства птиц после третьего ощипывания птерилии мелких перьев туловища и конечностей оставались лишенными перьев — новые пеньки не появлялись. Развились только крупные перья (маховые и рулевые), которые у нескольких птиц были ощипаны в четвертый раз. Вновь регенерировали крупные перья (темп их роста был ниже, чем в норме), мелкие перья, как и ранее, не развились — туловище и конечности остались голыми.

Щитовидные железы птиц, утративших способность к регенерации оперения, имели своеобразную микроструктуру, отражающую состояние функционального истощения. После однократного ощипывания молодых пеньков щитовидные железы голубей имели признаки повышенной функции: увеличение высоты клеток эпителия, вакуолизация и разжижение коллоида. В результате многократного удаления незрелого покрова железы полностью утратили запас коллоида при явлениях сильной гипертрофии эпителия (рис. 45). Введение таким птицам тиреоидина восстанавливало способность перьевых фолликулов к новообразованию в сочетании с нормализацией структуры щитовидных желез. Эти данные позволяют заключить, что непрерывная активизация ряда генераций перьев повлекла истощение щитовидной железы и резкий дефицит в организме тиреоидного гормона.

Вывод о функциональном истощении железы должен пока рассматриваться как предварительный, поскольку требовалась проверка биологической активности железы и обогащенности организма гормоном в такого рода экспериментальных условиях.

В новой группе опытов были использованы 24 голубя декоративных рас. Из них 18 были подвергнуты ощипыванию перьевого покрова, 6 голубей являлись контрольными. Подопытные птицы составили 3 серии. Число следующих друг за другом ощипываний соответствовало порядковому номеру серии. Удаление перьевого покрова производилось в разное время с таким расчетом, чтобы к определенному моменту иметь птиц, испытавших один, два и три цикла регенерации перьевого покрова.

Все подопытные и контрольные птицы были убиты одновременно в кульминационный период развития очередной генерации перьев. Щитовидные железы и кровь птиц были подвергнуты биологическому тестированию на головастиках лягушки. Небольшие

кусочки желез от птиц каждой серии подвергались позже обычной гистологической обработке. Все данные представлены в табл. 10.

Т а б л и ц а 10

Вес, микроструктура и биологическая активность щитовидных желез голубей

Показатели	Контроль	Серия опытов		
		I	II	III
Вес обеих долей, в мг	34,0	58,8	76,5	80,3
Структура				
высота эпителия, в μ	3,76	7,55	10,34	11,86
внутренний диаметр фолликулов, в μ	26,4	12,1	5,9	0,8
Активность в тесте на головастиках				
% резорбции хвоста	42,0	12,2	5,7	3,4
% укорочения кишечника	65,6	17,7	6,8	1,2

У птиц, подвергшихся однократному оципыванию, вес щитовидных желез увеличивался почти в два раза в сравнении с контролем. Тиреоидная ткань стала более плотной, в связи с сильной васкуляризацией и гиперплазией. Высота клеток эпителия увеличивалась вдвое, количество коллоида в фолликулах уменьшалось; коллоид сильно вакуолизирован. После второго оципывания признаки гиперфункции в щитовидной железе еще более усилились. Увеличившиеся и надвинувшиеся друг на друга клетки нарушили типичную однослойность стенок фолликулов, полость в большинстве фолликулов утратилась. Межфолликулярная соединительная ткань гипертрофирована и гиперемирована. Такие признаки гиперфункции почти не усиливались в период развития третьей генерации крупных перьев. Железы состояли из тяжелой разбухших эпителиальных клеток без признаков фолликулярного строения. Громадные призматические клетки с разжиженной цитоплазмой в результате взаимного давления приобрели неправильную форму.

Данные биологического испытания показали, что щитовидные железы контрольных птиц с невысоким эпителием, содержащие в фолликулах много коллоида, обладают сильным метаморфогенным действием (см. данные табл. 10).

Щитовидные железы подошкитных голубей обладали уменьшенным запасом активных веществ и слабым метаморфогенным действием. Это уменьшение активности щитовидных желез было тем значительнее, чем больше был период непрерывной регенерации в перообразующей ткани (рис. 46, 47). После вторичного оципывания обеднение щитовидной железы гормоном еще более прогрес-

сировало. После третьего оципывания железистая ткань оказалась практически инактивной. Под влиянием имплантированных кусочков такой железистой ткани кишечник головастиков, обладающий, как известно, высокой чувствительностью к тиреоидному гормону, не обнаружил признаков рассасывания, равно как и у контрольных головастиков, развивавшихся без какого-либо экспериментального воздействия (рис. 47, к).

Данные о микроскопическом строении щитовидных желез и результаты их тестирования позволяют заключить, что многократно активизируемое развитие перьев приводит в течение сравнительно короткого срока к функциональному истощению щитовидных желез. Гормональное начало в железе не обнаруживается, его нет и в гуморальной среде организма, поскольку перьевые зачатки на большинстве птерилий утратили способность к развитию. Рассмотрим результаты тестирования крови подошпытных птиц (табл. 11).

Т а б л и ц а 11

Данные о биологической активности крови голубей при тестировании на головастиках

Показатели	Контроль	Серия опытов		
		I	II	III
Процент резорбции хвоста	—4,5	10,2	3,4	—8,0
Процент укорочения кишечника	—7,7	21,5	9,8	—8,6

Кровь контрольных голубей не оказала заметного влияния на развитие головастиков — не наблюдалось ускорения метаморфоза. Отрицательный знак перед некоторыми цифрами таблицы показывает, что кровь как пищевой фактор способствовала росту головастиков, что обычно не благоприятствует рассасыванию личиночных органов. У голубей первой подошпытной серии в момент, когда развитие большой массы перьев достигло своего максимума, кровь обнаружила стимулирующее влияние на развитие головастиков. Укорочение кишечника у головастиков в этой серии составило в среднем 21,5%. Эта цифра хотя и не велика, но является вполне достоверной, учитывая массовость материала при нашей методике тестирования. Позже, после повторных оципываний молодых пеньков, биологическое действие крови оказалось значительно сниженным или вовсе отсутствовало. Как оценить наличие стимулирующего действия крови голубей после однократного оципывания перьев? Поскольку гистологическая картина собственных щитовидных желез головастиков показала, что ускорение метаморфо-

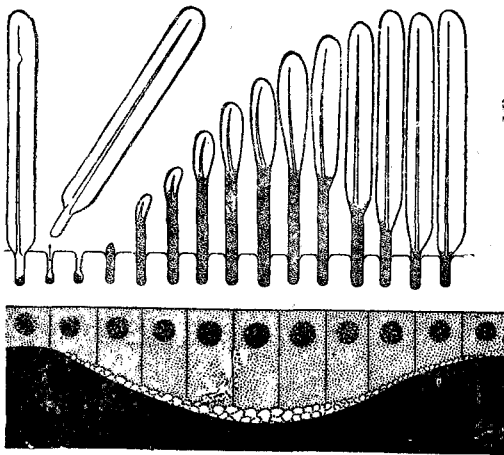


Рис. 46. Схема взаимозависимости фаз перообразовательного процесса и активности щитовидной железы. Параллельно с увеличением массы живой части растущих перьев усиливается функция клеток эпителия щитовидной железы (серый цвет); количество коллоида (черный цвет) в фолликулах железы уменьшается

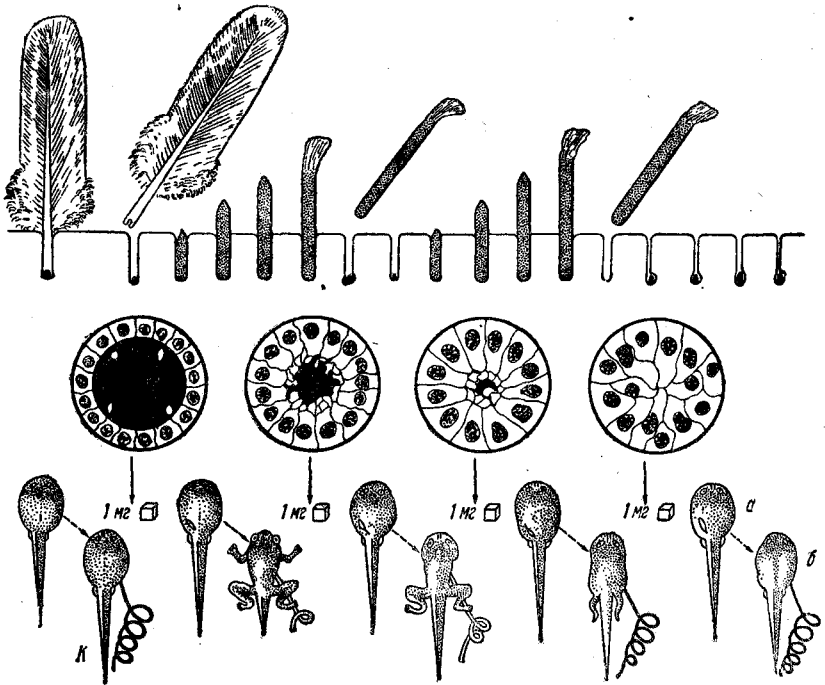


Рис. 47. Схема изменений в структуре и биологической активности щитовидной железы в условиях многократной активизации перообразующей ткани

Верхний ряд — трехкратная активизация перьевых фолликулов; средний ряд — соответствующие этому изменению в микроскопической структуре щитовидных желез; нижний ряд: а — одинаковые головастики в момент имплантации кусочков железистой ткани; б — измененные головастики через 5 дней после имплантации; к — контрольные (интактные) головастики; черные спирали обозначают кишечник укорачивающийся в процессе метаморфоза

за не может быть отнесено за счет их незначительной активизации, становится очевидным стимулирующее влияние гормона, находившегося в тестируемой крови. Щитовидные железы голубей, подвергнутых однократному оципыванию, имели признаки усиленного выведения гормонального начала из органа в кровь. Осуществление роста перьевых зачатков с нормальной скоростью (после первого оципывания) указывало на наличие в крови гормона в концентрации, обеспечивающей большой объем формообразовательного процесса. После же трехкратного оципывания в крови не обнаруживается активного начала и в этой связи объясняется отсутствие роста имевшихся в коже перьевых зачатков (Войткевич, 1948, б).

Следовательно, отсутствие развития большей части перьев, после многократного оципывания, объясняется функциональным истощением щитовидных желез. Для нормального течения процесса перообразования наличие в организме гормона щитовидной железы является необходимым условием. Перьевые фолликулы разных птерилий неодинаково чувствительны к отсутствию гормона щитовидной железы в организме: крупные перья медленно развиваются и в отсутствие гормона. Кожа птиц, испытавших многократное оципывание, была подвергнута гистологическому изучению. Напомним, что при нормальном обновлении пера в основании формирующегося очина закладывается новый зачаток. В условиях же многократного оципывания незрелых перьев развитию следующей генерации предшествует регенерация перьевых зачатков. Изучение участков кожи туловища, на которых развитие перьев не происходило, установило присутствие в сумках вполне сформированных перьевых зачатков (см. также Войткевич, 1938а). Размеры таких зачатков были больше нормальных, обычно покоящихся под очинами, и более соответствовали таковым второго дня развития. Эти зачатки, или, вернее, молодые пеньки, беднее васкуляризированы, их эпителиальный слой несколько утолщен, наружный слой ороговевших клеток более значителен, в сосочке отмечается присутствие большого количества меланоцитов. Задержка в развитии таких новых перьев обусловлена недостатком в организме гормона щитовидной железы. Действительно, введение таким птицам тиреоидина всегда сопровождалось развитием перьевых зачатков, независимо от того, как долго перед этим они находились в покоящемся состоянии.

При достаточно продолжительном сроке последующих наблюдений над птицами, утратившими способность к восстановлению перьевого покрова, наблюдаются признаки постепенной нормализации щитовидной железы и активизации перьевых фолликулов без дополнительного введения тиреоидина. У нормально питающихся многократно оципанных птиц примерно через месяц восстанавливается рост покоившихся до этого пеньков. В щитовидных железах в это же время наблюдаются признаки нормализации

функции. Такого рода явления восстановления наступают быстрее при помещении птиц в условия высокой температуры.

В качестве общего вывода из изложенного следует, что закладка зачатков перьев может происходить в условиях недостаточности или отсутствия гормона щитовидной железы. Гормон щитовидной железы необходим для развития перьев.

Явления, аналогичные описанным, наблюдались и у некоторых птиц, не подвергавшихся многократному ощипыванию. Мы производили ощипывание голубей в осенний период после окончания естественной линьки. У большинства таких птиц новое оперение развивалось нормально. Однако у некоторых птиц выросли только крупные перья, а туловище осталось голым. Гистологическое исследование кожи (спустя 18 дней после ощипывания) показало, как и в предыдущем случае, наличие вполне сформированных зачатков перьев, несколько увеличенных по сравнению с обычными покоящимися зачатками. Гипертрофированные щитовидные железы этих птиц были лишены коллоида и обладали признаками, свойственными железам голубей после многократного ощипывания. Описанный нами феномен представляет частный случай явления истощения железистой ткани в условиях продолжительной напряженной деятельности. Еще И. П. Павлов указывал на важность изучения железистых тканей в условиях их истощения и восстановления. Изученное нами явление функционального истощения щитовидной железы должно быть учтено при объяснении сезонной периодичности в деятельности эндокринных органов.

Итак, недостаток гормона щитовидной железы, сопровождающийся снижением окислительных процессов в тканях и уровнем основного обмена в организме птицы, приводит к утрате способности перьевых зачатков к пролиферации. В этих условиях формирование зачатка пера имеет место, но теряется его способность к дальнейшему развитию. Такое заключение о неравнозначности тиреоидного гормона для разных фаз развития пера подтверждается и другими фактами. У молодых птиц закладка зачатков гнездовых перьев происходит до завершения дифференцировки щитовидной железы. Развитие же молодых перьев сопровождается повышением функции щитовидной железы. Шварц (Schwarz, 1930) описал несколько цыплят плимутроков, у которых щитовидные железы находились в «атрофическом» состоянии (полное отсутствие фолликулов). Такие птицы развивались голыми, имея лишь маховые и рулевые перья крыла.

Таким образом, резюмируем, что недостаток или отсутствие гормона щитовидной железы не исключает нормального развития крупных перьев (крыло, хвост) и закладку зачатков мелкого оперения туловища. Возможно, что то незначительное количество гормонального начала, которое сохраняется в тканях или поступает из истощенной щитовидной железы (не улавливаемое обычной биологической методикой), оказывается достаточным для осуще-

ствления развития перьев, играющих самую ответственную роль в жизни птицы. Наличие гормона является необходимым условием для развития перьев на большинстве птерилий. Этот вывод уже аргументирован данными приведенных выше экспериментов, однако прямые доказательства, полученные в результате тиреоидэктомии, усилили бы их убедительность.

ТИРЕОИДЭКТОМИЯ

Первую попытку тиреоидэктомировать птиц сделали Эвальд и Рокуэлл (Ewald a. Rockwell, 1890). Объектом служили взрослые голуби. В работе описан ход операции, но из приведенных авторами данных нельзя установить, располагали ли они полностью тиреоидэктомированными птицами. Пархон и Пархон (Parhon et Parhon, 1924) произвели удаление щитовидных желез у гусят (методика не описана). Операция производилась в два приема: сначала удалялась одна доля, через несколько дней — другая. Из 8 оперированных гусят выжили 5, из которых только у одного можно было предполагать полное удаление щитовидных желез. Кру (Crew, 1927) описал одного тиреоидэктомированного петуха-кампина, у которого в течение года после операции отсутствовала линька. Гринвуд и Блит (Greenwood a. Blyth, 1929) приводят данные о тиреоидэктомии цыплят бурых леггорнов разного возраста. Из 15 оперированных удаление железы было достигнуто у одного-двух экземпляров. Методику удаления щитовидных желез у голубей описали З. А. Затворницкая и В. С. Зимницкий (1932). Методика названных авторов не гарантирует полноты удаления, да они и не ставили перед собой такой задачи, ограничиваясь частичной тиреоидэктомией.

Первые попытки ряда авторов овладеть техникой удаления щитовидных желез у кур были безуспешными. Бенуа и Арон (Benoit et Aron, 1934) описали состояние тиреоидэктомированных взрослых петухов и селезней. Полное удаление было достигнуто лишь в единичных случаях; у 11 из 12 оперированных селезней имела место регенерация тиреоидной ткани. Аналогичными данными располагали Паркс и Сели (Parkes a. Selye, 1937).

И. Н. Лекторский и Н. А. Кузьмина (1936б), И. Н. Лекторский (1938) располагали значительным числом полно тиреоидэктомированных птиц. Они описывали изменения в росте птиц и развитии перьевого покрова у 27 тиреоидэктомированных цыплят белых леггорнов. В работе Шули (Schooley, 1937), касающейся изменений гипофиза в период полового цикла у голубей, упоминаются и тиреоидэктомированные голуби. В более поздней работе Лекторский (1940) описал изменения в окраске оперения у 9 селезней и 3 уток руанской породы после удаления щитовидных желез. Аналогичные данные для нескольких оперированных кур (золотистые леггорны) опубликовал Каридруа (Caridroit, 1943).

В приведенных выше работах (за исключением работы Лекторского) авторы располагали единичными экземплярами тиреоидэктомированных птиц, что ограничивало возможности проведения необходимых наблюдений за развитием покрова и линькой. Ставя перед собой задачу широкого изучения связи между перообразовательным процессом и щитовидной железой, мы провели в течение 12 лет наблюдения над тиреоидэктомированными дикими и домашними птицами разного возраста, отличающимися систематическим положением. Основные эксперименты были проведены в Институте эволюционной морфологии им. А. Н. Северцова АН СССР. Часть операций была осуществлена на базе орнитологической лаборатории Института физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. акад. И. П. Павлова (в Колтушах) и в Астраханском государственном заповеднике. В различное время была произведена тиреоидэктомия представителей следующих 30 видов птиц:

голубь сизый — *Columba livia* var. *domestica*
 курица — *Gallus gallus* var. *domestica* (породы: белые леггорны, род-айланд, дунганская, или вуджи, куропатчатая итальянская);
 утка — *Anas platyrhynchos* var. *domestica* (породы: пекинская, русская, хаки-кемпбелл, дюкле);
 большой баклан — *Phalacrocorax carbo*;
 розовый пеликан — *Pelecanus onocrotalus*;
 кудрявый пеликан — *Pelecanus crispus*;
 серая цапля — *Ardea cinerea*,
 большая белая цапля — *Egretta alba*;
 кваква — *Nycticorax nycticorax*;
 цесарка — *Numida meleagris*;
 индейка — *Meleagris gallopavo*;
 перепел — *Coturnix coturnix*;
 сова ушастая — *Asio otus*;
 сова болотная — *Asio flammeus*;
 пустельга — *Falco tinnunculus*;
 серая ворона — *Corvus corone*;
 сорока — *Pica pica*;
 галка — *Coloeus monedula*;
 грач — *Corvus frugilegus*;
 воробей домовый — *Passer domesticus*;
 овсянка обыкновенная — *Emberiza citrinella*;
 снегирь — *Pyrrhula pyrrhula*;
 зеленушка — *Chloris chloris*;
 вьюрок — *Fringilla montifringilla*;
 зяблик — *Fringilla coelebs*;
 чечетка обыкновенная — *Corduelis flammea*;
 жаворонок полевой — *Alauda arvensis*;
 скворец — *Sturnus vulgaris*,
 певчий дрозд — *Turdus ericetorum*;
 клест еловик — *Loxia curvirostra*

Всего было оперировано более 850 птиц. Операции были неудачны на чечетках и снегирях. В среднем у половины оперированных птиц было достигнуто полное удаление тиреоидной ткани

Укажем на основные методические моменты, от которых зависит успешный исход операции (подробности см. Войткевич, 1939в, 1943, 1944а, 1945а; Кабак, 1945). Важными условиями являются правильное и надежное укрепление оперируемой птицы, а также равномерное освещение операционного поля. Подготовленная к операции птица закрепляется на специальном столике (рис. 48).



Рис. 48. Обстановка при операции тиреоидэктомии

Операции часто проводились без наркоза. У закрепленной птицы ощипываются перья, покрывающие область шеи и часть груди. Кожа разрезается по средней линии вверх от дужки. Зоб (в случаях, когда он имеется) отпrenaрывается до освобождения доступа к воздушным мешкам. Воздушные мешки разрезаются, или отжимаются шпателью.

После вскрытия таким путем верхнего отдела грудной области можно приступить к поочередному удалению долей железы. При операции на правой стороне необходимо максимально оттягивать правую часть дужки вверх и направо. Затем изогнутый конец шпателью устанавливается несколько ближе к середине от верхнего полюса щитовидной железы и оттягивается наискось вверх (отодвигая при этом зоб). Кровотечение, хотя и небольшое, неизбежно, поэтому перед операцией между сосудами прокладывают небольшие твердые ватные тампоны с целью воспрепятствовать затеканию крови в грудную полость и через вскрытые воздушные мешки в легкие. В дальнейшем каждая доля железы постепенно выщипывается тупым путем из внешней капсулы. В процессе этой работы небольшие неосторожности могут привести к гибели оперируемой птицы.

Экстирпация долей железы начинается с удаления мембраны воздушного мешка и вскрытия капсулы каждой доли. У голубей, а также у мелких птиц, для этой цели достаточно пользоваться двумя сильно отточенными глазными анатомическими пинцетами, прибегая в редких случаях и к тонкому хирургическому. Стенка капсулы на вентральной стороне железы осторожно захватывается пинцетом и оттягивается вверх, затем она подхватывается вторым пинцетом и осторожно разрывается. Одновременно капсула отделяется тупым путем от подлежащей паренхимы. При операциях на взрослых цесарках, утках, бакланах, совах, грачах, в связи с большой плотностью этой капсулы, приходится прибегать к помощи тонких ножниц. Все участки капсулы затем удаляются. Отделение капсулы в сторону яремной вены может продолжаться лишь до места прикрепления органа к этому сосуду. В противоположном же направлении отделение капсулы может производиться свободно. При достаточной осторожности питающие железу артерии на этом этапе операции могут оставаться совершенно неповрежденными. Операция облегчается при наличии прилегающей к органу жировой прокладки, что относится как к крупным, так и к мелким взрослым птицам. У последних вылушивание железы из капсулы идет легче, за исключением дорсальной поверхности. После удаления капсулы железа, удерживаемая только сосудами, сжимается и становится более округлой. У взрослых птиц могут быть наложены лигатуры на обе тиреоидные артерии как у правой, так и у левой долей железы. Мы убедились, что накладывание лигатур на сосуды, тем более у мелких птиц, не является необходимым. Тем самым операция значительно ускоряется, что очень важно, так как этим уменьшается опасность гибели.

При отделении капсулы, а в дальнейшем и при отделении железы от сосудов не следует захватывать пинцетами паренхиму органа. Это правило необходимо соблюдать по двум причинам: во-первых, во избежание излишнего кровотечения и, во-вторых, и это самое главное, в связи с весьма вероятным оставлением микроскопических кусочков тиреоидной ткани, которые затем могут регенерировать. Поэтому, используя во время операции два пинцета, необходимо одним захватывать подлежащие ткани, а второй подводить под железу. Участки ткани или сосуда между двумя сжатыми пинцетами осторожно разрываются путем разведения пинцетов. При разрыве сосудов не следует сразу разжимать пинцеты, чтобы не препятствовать тромбированию. Особую осторожность следует соблюдать и при отделении железы от *p. vagus*.

Таким путем производится отделение каждой доли железы от окружающих тканей и сосудов. Вначале отделяется верхний полюс железы, а затем постепенным оттягиванием и весь орган (куры, утки, голуби). Иногда целесообразно начинать отделение органа сразу с обоих полюсов. У хищных и воробьиных вылушивание обеих долей идет последовательно в латеральном направлении.

Если лигатуры не накладываются, следует вначале разрывать более крупные сосуды, связанные с органом, например *thyroidea superior*. Перед разрыванием сосуда стенки его следует несколько деформировать браншами пинцетов. При кровотечении накладывается тампон на железу или около нее, чтобы, отсасывая вытекающую кровь, можно было бы продолжать операцию. При сильном кровотечении накладываются большие твердые тампоны, при помощи которых можно остановить даже фонтанирующий поток крови из *a. carotis*. В последнем случае следует на некоторое время прекратить операцию на данной стороне и начать удаление другой доли. Прерванная операция может быть через 10—30 минут возобновлена. Делать более длительные перерывы не рекомендуется, так как между тромбом, образовавшимся на месте поранения, и тампоном образуется тесный контакт и при удалении тампона кровотечение может возобновиться с прежней силой.

После того как обе доли железы удалены и кровотечение прекратилось, все тампоны и сгустки крови осторожно удаляются. В случае, если по каким-либо причинам железу извлечь целиком не удалось и она удалялась по частям, оставшиеся мелкие кусочки тиреоидной ткани осторожно удаляются, и участки подлежащих тканей прижигаются тонкой иглой гальванокаутера. Прижиганию подвергается также и верхний полюс паратиреоида, соприкасавшийся ранее с нижним полюсом щитовидной железы. При прижигании следует соблюдать осторожность, особенно вблизи прохождения *n. vagus*. Затем область операции и края разреза освежаются физиологическим раствором. Шов (частый) накладывается только на кожу, необходимо следить, чтобы не были захвачены разорванные стенки воздушного мешка. Поверхность кожи протирается эфиром и заливается коллодием.

Применявшиеся другими авторами способы удаления щитовидной железы нельзя считать достаточно удовлетворительными по той причине, что они не гарантируют полноты удаления органа. Так, например, Гринвуд и Блит (*Greenwood a. Blyth, 1929*) указывают на два способа удаления щитовидных желез. При первом способе после вскрытия капсулы ткань щитовидной железы постепенно выщипывается. Сами авторы приходят к заключению, что подобный метод не обеспечивает успеха операции, так как при первом же повреждении паренхимы железы начинается трудно останавливаемое кровотечение, чрезвычайно затрудняющее операцию. Очевидно, что при таком способе полное удаление железы может быть достигнуто в весьма ограниченном количестве случаев. При втором способе щитовидная железа оттягивалась загнутым пинцетом и затем ножницами быстро отрезалась от подлежащих сосудов. Такой рискованный способ удаления приводит к тому, что остаются участки тиреоидной ткани, или же чаще всего имеется значительное повреждение крупных сосудов. Аналогичную методику применяли также З. А. Затворницкая и В. С. Зимницкий

(1932): загнутый пинцет накладывался между железой и сосудом, и затем железа отдиралась от подлежащих тканей. Авторы столкнулись с наличием большого числа случаев регенерации тиреоидной ткани. Из 10 оперированных голубей только у двух железы были удалены полностью. Заключение о полноте удаления железы должно основываться на результатах тщательного гистологического обследования области, где находилась щитовидная железа. Простое же вскрытие с визуальным обследованием, как это было сделано Крю (Grew, 1927) на тиреоидэктомированном петухе, нельзя считать достаточным.

Названные авторы рекомендуют удалять обе доли щитовидной железы не сразу, а с интервалом в несколько дней. Наши наблюдения показали, что удаление обеих долей щитовидных желез в разное время нельзя рекомендовать по следующим причинам: 1) вторичное вскрытие кожи по старому шву приводит нередко к некрозу значительных ее участков; 2) вторичное нарушение восстанавливающихся воздушных мешков приводит позже к возникновению эмфизем; 3) оставленная доля железы испытывает компенсаторную гипертрофию, что особенно затрудняет вторичную операцию, поскольку гипертрофия органа связана с состоянием его гиперфункции, при которой усиливаются васкуляризация и гиперемия. Мы рекомендуем удалять обе доли органа одновременно. При сильных кровотечениях следует прервать операцию на 10—30 минут, но желательно удалять полностью обе доли до наложения шва.

Как сказано выше, удаление железы в состоянии гиперфункции встречает значительные затруднения. Поэтому если допускается условиями опыта, то за несколько дней до операции можно произвести искусственную тиреоидизацию. При введении тиреоидина железа в короткий срок уменьшается в размерах и утрачивает состояние гиперемии.

Снятая с операционного стола птица помещается в отдельную клетку. При значительной потере крови и продолжительном пребывании птицы в станке имеются случаи, когда после наложения шва птица погибает. Наилучший критерий успешного завершения операции — быстрота, с которой птица в состоянии встать на ноги. Послеоперационная слабость проходит обычно через несколько часов. На следующий день птицы хорошо принимают пищу и мало отличаются от нормальных.

Необходимо отметить побочные послеоперационные явления двойного рода. Часто возникает эмфизема, являющаяся следствием нарушения целостности воздушных мешков, особенно часто это бывает при неправильном наложении шва и при повторных вскрытиях. В редких случаях эмфизема не ограничивается только областью операции, а распространяется на шею, грудь или туловище. В этих случаях необходимо делать небольшие разрезы кожи для выхода воздуха.

Более опасны явления, связанные с травмированием блуждающего нерва, что у голубей и кур приводит к параличу зоба. При этом птица сначала охотно поедает корм, но зоб скоро переполняется пищей, которая не проходит в желудок. Птица погибает при явлениях сильного истощения. Повреждение п. vagus вызывает также нарушение ритма дыхания, что приводит к асфиксии. При достаточном навыке повреждение блуждающего нерва может быть избегнуто; во время первых операций такие нарушения довольно часты.

Следствием неудачных операций является также регенерация тиреоидной ткани. Если только у 50% птиц имеется регенерация, эффективность операций следует признать высокой. В большинстве случаев регенераты обнаруживаются при внимательном осмотре области операции. Это не исключает, однако, последующего тщательного микроскопического обследования области, где были расположены щитовидные железы, так как в ряде случаев регенерат удается обнаружить только на гистологических срезах. Размер образовавшихся регенератов превосходит величину удаленной доли железы. При наличии регенерации тиреоидной ткани изменения в организме, характерные для полной тиреоидэктомии не наступают, или, проявившись через некоторое время после операции, позже исчезают. Для физиологического влияния на организм, имеют значение как размеры оставшегося участка железистой ткани, так и скорость его регенерации.

ФОРМИРОВАНИЕ ЮВЕНАЛЬНОГО ПОКРОВА В СВЯЗИ С ОБЩИМ РАЗВИТИЕМ ПТИЦЫ

Из перечисленных выше работ только в двух были приведены данные об эффекте тиреоидэктомии на молодых птицах. Лекторский и Кузьмина (1936, б) оперировали цыплят в возрасте не моложе 17—50 дней. Хотя у цыплят закладка и рост маховых и рулевых ювенальных перьев начинается в зародышевый период, авторы отметили, что после удаления щитовидных желез развитие перьевого покрова испытывало торможение. Пархон и Пархон (1924) тиреоидэктомировали молодых гусят (старше 10 дней), обладающих поздней закладкой и развитием контурных перьев. У одного полностью оперированного гусенка, находившегося под наблюдением в течение одного месяца, сохранялся инфантильный пуховой покров.

Наиболее демонстративное доказательство зависимости развития оперения от щитовидной железы могло быть получено только в случае, если тиреоидэктомия предшествовала бы во времени росту зачатков перьев. Это могло быть достигнуто в результате тиреоидэктомии цыплят в зародышевый период, или других птиц после вылупления, у которых развитие гнездового покрова начинается поздно. К последним относятся многие формы птенцовой

группы, а из выводковых — водоплавающие птицы. В течение ряда лет нами проводилась тиреоидэктомия цыплят разных пород, в том числе кур дунганской породы. Полученные результаты близки к тем, какие были описаны Лекторским и Кузьминой, и на разборе этих данных мы подробно не останавливаемся. Отметим, что куры как рано оперяющаяся форма не являлись подходящим объектом для решения интересовавшей нас задачи.

Основная часть наших опытов была проведена на молодых птицах тех видов, у которых развитие перьевого покрова происходит относительно поздно. Таким объектом, в частности, являются утки — форма, хорошо изученная в отношении закономерностей общего роста и развития перьевого покрова (Штрайх и Светозаров, 1935б; Котова, 1936). У уток развитие контурных перьев происходит довольно поздно. Большая часть наших опытов была проведена на утках пекинской породы; одновременно использовались и утята породы хаки-кемпбелл. Замена пуха на ювенальное перо у уток начинается только с 30-дневного возраста и растягивается на продолжительный период времени.

Имея целью максимально увеличить срок между моментом выключения щитовидной железы и началом роста перьев, мы оперировали утят преимущественно в 5-дневном возрасте. В дальнейшем тиреоидэктомия производилась на утятах и более позднего возраста с 5-дневными интервалами. Из оперированных 35 пекинских 5-дневных утят, как показали дальнейшие наблюдения и вскрытия, были полностью тиреоидэктомированы 16 птиц. Продолжительность наблюдений над отдельными птицами составляла от 3-х до 5 месяцев.

Вскоре после тиреоидэктомии у утят было отмечено торможение общего роста, усилившееся в дальнейший период наблюдений (рис. 49 и 50). Тиреоидэктомированные утята через 3—5 месяцев оставались карликовыми и по своим внешним признакам и поведению мало отличались от утят раннего возраста. Они, однако, были достаточно упитаны, о чем можно судить по наличию жира под кожей и в полости тела. Печень, почки и надпочечники были сильно гипертрофированы. Относительный вес печени и надпочечников у тиреоидэктомированных утят был в 4 раза больше, чем у контрольных. Окостенение скелета задерживалось, грудина у 4—5-месячной птицы столь же эластична, как у 5-дневного утенка в контроле.

Торможение общего роста находится в обратной зависимости от возраста к моменту операции: чем раньше оперирована птица, тем больше задержка роста. Утки, оперированные в 70-дневном возрасте, мало отличались от неоперированных контрольных того же возраста (Войткевич 1938е).

При неполном удалении, даже при сохранении микроскопически малых кусочков, наступает регенерация тиреоидной ткани. В таких случаях рост тормозится только в первое время и затем

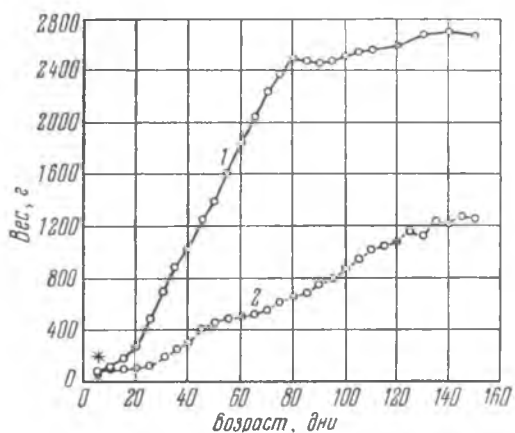


Рис. 49. Рост утят

1 — контроль; 2 — тиреоидэктомизированные в пятидневном возрасте. Звездочкой обозначен день операции

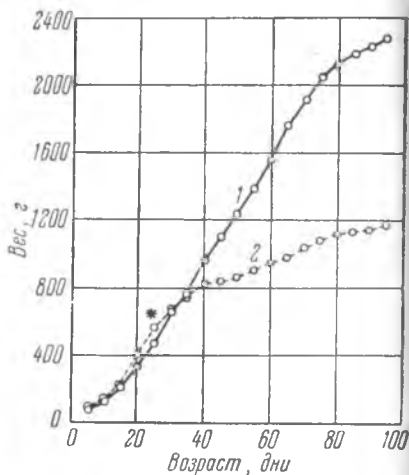


Рис. 50. Рост утят

1 — контроль; 2 — тиреоидэктомизированные в 25-дневном возрасте

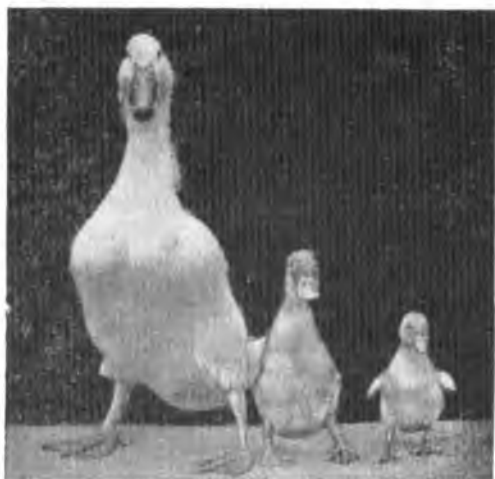


Рис. 51. Эффект тиреоидэктомии

Слева — контрольный утенок в возрасте пятидесяти двух дней, в середине утенок того же возраста, который был тиреоидэктомизирован через 5 дней после вылупления, справа для сравнения — нормальный пятидневный утенок



Рис. 52. Утята в возрасте 70 дней

Слева — две контрольные птицы; справа — две птицы тиреоидэктомизированные в пятидневном возрасте

начинает восстанавливаться, однако такая птица не всегда достигает позже нормальных размеров. Величины регенератов щитовидных желез были всегда меньше нормальных. При продолжительном введении препарата щитовидной железы, начавшемся после операции, существенных отклонений от нормального развития впоследствии не наблюдалось.

Развитие перьевого покрова у тиреоидэктомированных утят сильно задерживается в тех случаях, когда удаление щитовидных желез было произведено до начала развития ювенальных перьев. Как и в отношении общего роста, здесь имеется такая же зависимость между эффективностью тиреоидэктомии и возрастом птицы к моменту операции: чем раньше оперирована птица, тем сильнее была задержка развития перьев. Так, утята, оперированные в возрасте 5 дней, сохраняют пуховой покров очень долго, тогда как контрольные такого же возраста приобретают контурное оперение (рис. 51 и 52). При сравнении тиреоидэктомированного и контрольного утенка в этом возрасте между собой, а также с нормальным 5-дневным утенком (возраст, когда была произведена операция) видно, что тиреоидэктомированный утенок, хотя и отличается по размерам тела от своего исходного состояния, но по оперению имеет большое сходство с 5-дневной птицей (рис. 51). У подопытных утят контурное оперение развивается в двухмесячном возрасте. Плечевые птерилии и брюшная сторона тела покрываются короткими дефектными перышками, появляющимися над поверхностью кожи не в виде пенька, а сразу развернувшейся верхушкой онахала в виде кисточки, представляющей группу несцепленных бородок. Эти перья в дальнейшем медленно растут, оставаясь дефектными (рис. 53). На голове и шее первичный пух сохраняется еще дольше. У трехмесячных утят голова покрыта одновременно пухом и кисточками ювенальных перьев. Рулевые развиваются также дефектными, а маховые у утят, оперированных в возрасте от 5 до 35 дней, совсем не развиваются. Утята, оперированные позже, наряду с дефектными контурными перьями, частично покрывались ювенальным пухом белого цвета. У утят, оперированных позже, в возрасте 25—35 дней, плечевые и боковые птерилии оперялись, мало отличаясь от тех же областей у контрольных птиц, такие птицы показаны на переднем плане рис. 54.

Аналогичные данные получены на утках породы хаки-кемпбелл. В возрасте, когда у контрольных утят развитие перьевого покрова заканчивается, тиреоидэктомированные утята были покрыты еще первичным пухом и редкими дефектными перьями (рис. 55, рис. 56). В более позднем возрасте (рис. 57) утята остаются лишенными контурных перьев.

При неполной тиреоидэктомии образуется нормальное оперение, но развивается оно с некоторым запозданием в сравнении с контролем. Развиваются и маховые перья, но рост их задержива-

ется больше, чем рост мелких перьев (зачатки которых у этих птиц закладываются раньше). В общем, недостаток гормона щитовидной железы сильно отражается на формировании оперения, но все же эти нарушения относительно менее выражены, чем торможение общего роста птицы.

При введении тиреоидэктомированным утятам гормона щитовидной железы перьевой покров развивается нормально. В некоторых случаях рост оперения протекает быстрее, чем у контроля, в известной зависимости от дозировки препарата. Например, при дозировках 400 мг тиреоидина (на голову в день) перья у подопытных птиц заканчивают рост раньше, чем у нормальных.

В связи с рассмотренными выше данными своего внимания заслуживают результаты опытов Я. М. Кабака и И. Н. Тальской (1956) на утятах белой пекинской породы. Авторы вводили однократным утятам радиоактивный йод в разных дозах. Гистологическими исследованиями установлено, что при дозировках в 250 и 500 мк кюри J^{131} вызывается полное разрушение тиреоидной паренхимы. В результате у таких птиц сильно тормозится рост и оказывается угнетенным процесс замены пухового покрова на контурное оперение. Обращает на себя внимание факт полного совпадения кривых роста, представленных на рис. 2 работы названных авторов, с полученными нами кривыми для роста тиреоидэктомированных утят той же породы (см. рис. 49). Не менее интересным является совпадение фотографий тех и других птиц в исследованиях, проведенных разными методиками и в разное время (см. рис. 3 и 5 в цитируемой работе и рис. 51, 52 и 54 данного исследования).

Результаты опытов на тиреоидэктомированных утятах могут быть резюмированы следующим образом. Гормон щитовидной железы необходим для развития контурного оперения: в его отсутствие перья вовсе не растут или развиваются дефектными. Перья разных птерилий, закладывающиеся раньше, испытывают влияние тиреоидэктомии в меньшей степени, чем перья, закладывающиеся позже. Задержка в развитии перьев проявляется тем сильнее, чем более значительным был срок от момента операции до начала роста перьев на данной птерилии.

Эти выводы получили дальнейшее подтверждение и уточнение в последующих опытах на ряде форм птенцовых птиц, отличающихся степенью общей дифференцировки к моменту вылупления и темпами послезародышевого развития. У птенцовых птиц развитие зачатков контурных ювенальных перьев начинается после вылупления.

Рассмотрим материалы опытов, проводившихся на диких формах. Ниже представлены результаты тиреоидэктомии большого баклана, розового пеликана и трех видов цапель.

Методика удаления щитовидных желез была описана выше. Часть оперированных птенцов большого баклана воспитывалась



Рис. 53. Перья плечевой птерилии

Слева — от контрольной утки; справа — от тиреоидэктомированной утки



Рис. 54. Состояние перьевого покрова у тиреоидэктомированных пекинских уток (возраст всех птиц 80 дней).

В середине — контрольная утка, вокруг нее птицы, оперированные в разные сроки после вылупления



Рис. 55. Утята породы хаки-кембелл в возрасте 65 дней

Справа — контрольный утенок; слева — утенок, тиреоидэктомированный в возрасте 35 дней; в середине — утенок, тиреоидэктомированный в возрасте 17



Рис. 56. Контрольный утенок породы хаки-кемпбелл в возрасте 70 дней



Рис. 57. Тиреоидэктомированный утенок породы хаки-кемпбелл в возрасте 70 дней (операция через 5 дней после вылупления)

в лаборатории, другая часть — тотчас после операции возвращалась в гнездо. Оперированные птенцы вместе с одновозрастными контрольными помещались в большие корзины. Для выживания оперированных птенцов необходимыми условиями были высокая температура лаборатории и взаимное обогревание птенцов, находившихся в одной корзине. Все птенцы кормились свежей измельченной рыбой через каждые два часа в течение дня. Птенцы позднего возраста получали пищу 3—4 раза в день. Контрольные и подопытные птенцы сами пищу не брали, она искусственно вводилась через рот в пищевод. Количество пищи увеличивалось в соответствии с возрастом птиц.

Параллельно с лабораторными мы вели наблюдения в природе над птенцами, которые после операции были помещены в гнезда. Подсадкой в гнезда обеспечивалось воспитание тиреоидэктомированных птиц в оптимальных естественных условиях. Первое время мы возвращали птенцов в те же самые гнезда, из которых они были взяты до операции. В дальнейшем, когда мы убедились, что при вскармливании бакланы не делают различия между собственными и чужими птенцами, подсадка тиреоидэктомированных птенцов производилась в гнезда, расположение которых представляло наибольшие удобства для наблюдений. В каждом гнезде с двумя оперированными птенцами находился контрольный птенец такого же возраста. Все птенцы были окольцованы. Птицы, воспитывавшиеся в гнездах, как и находившиеся в лаборатории, периодически (через каждые 2 дня на третий) взвешивались. Одно-

временно протоколировались особенности в поведении, общий габитус и состояние перьевого покрова. Несмотря на ряд трудностей, которые имелись при посадке молодых оперированных птенцов в гнезда и в проведении длительных наблюдений в природе, удалось воспитать в гнездах 11 полностью тиреоидэктомированных птенцов, которые позже были снова взяты в лабораторию.

Всего в нашем распоряжении было 56 оперированных птиц, живших продолжительный срок после операции. Из них у 33 при вскрытии были найдены регенераты разных размеров; 23 были тиреоидэктомированы полностью. Тиреоидэктомии были подвергнуты птицы разного возраста, но основную массу подопытного материала представляли птенцы, оперированные через 5—10 дней после вылупления. Предполагалось, что результаты тиреоидэктомии выявятся в большей мере в условиях, когда удаление щитовидных желез будет произведено до наступления ее гиперфункции, т. е. до 10-дневного возраста.

В развитии тиреоидэктомированных птенцов в лаборатории и птенцов, воспитывавшихся в гнездах, имелись примерно одинаковые отклонения от нормы. Развитие контрольных птенцов в лаборатории и в природе почти не отличалось. Это позволяло нам в дальнейшем изложении не делать ссылок на условия воспитания. Влияние тиреоидэктомии было более выражено у птиц, оперированных через пять дней после вылупления. С увеличением возраста птенцов, подвергающихся операции, уменьшалась степень отклонения от нормы в послеоперационный период. У молодых птиц, оперированных незадолго до окончания роста, вообще не удавалось отметить каких бы то ни было отличий от контроля.

В табл. 12 представлены данные по росту птенцов большого баклана, тиреоидэктомированных в 5-дневном возрасте. Наряду с абсолютными средними данными для подопытной и контрольной групп в таблице представлены цифры, характеризующие скорость (Cv), константу роста (K) и среднее за период ($\frac{\Sigma K}{n}$) по известной формуле И. И. Шмальгаузена (1935).

В росте контрольных птиц, находившихся в лаборатории, наблюдалась та же периодичность, как и в развитии птенцов в естественных условиях. Величины, характеризующие энергию роста, в тех и других условиях примерно одинаковы. Иначе протекал рост в отсутствие гормона щитовидной железы. В первый же период после операции скорость роста снижалась и сглаживалась видовая периодичность роста. Разница в весе между контрольными и птицами, оперированными в 5-дневном возрасте, была наиболее значительной в конце периода наблюдений. Средний вес подопытных птенцов составил к этому времени примерно половину веса контрольных. Отклонение от нормы у подопытных птиц, тиреоидэктомированных в 10-дневном возрасте, было уже мень-

Таблица 12

Вес тела, скорость и константа роста тиреоидэктомированных и контрольных птиц

Возраст, в днях от момента вылупления	Контроль				Опыт			
	вес, в г	Сv	К	$\frac{\Sigma K}{n}$	вес, в г	Сv	К	$\frac{\Sigma K}{n}$
0	41	1,074	5,906		42	1,114	6,128	
3	120	0,781	5,075	4,749	128	0,530	3,431	
6	262	0,634	4,756		217	0,058	0,436	
9	494	0,383	3,257		230	0,314	2,673	
12	723	0,208	1,974		315	0,357	3,388	
15	890	0,323	3,397		450	0,269	2,827	
18	1230	0,144	1,651		589	0,158	1,819	
21	1420	0,141	1,661		690	0,220	2,752	2,374
24	1635	0,120	1,624	1,909	860	0,182	2,461	
27	1844	0,086	1,250		1032	0,167	2,426	
30	2010	0,060	0,935		1220	0,118	1,830	
33	2135	0,002	0,031	0,570	1373	0,078	1,294	
36	2139	0,027	0,476		1485	0,023	0,408	
39	2200	0,045	0,838		1520	0,035	0,657	0,532
42	2210				1575			

ше, чем у оперированных на предыдущей стадии. У птенцов, оперированных через 20 дней после вылупления, отклонения в росте от нормы были незначительны. Тиреоидэктомия молодых птиц в позднем возрасте перед окончанием роста, как и следовало ожидать, не отразилась на энергии общего роста.

При вскрытиях тиреоидэктомированных птиц было обнаружено большое количество жира в полости тела и под кожей. Вес печени у подопытных птиц, в связи с жировой инфильтрацией, нередко в два раза превышал норму. Такие нарушения были более выражены у птиц, оперированных в раннем возрасте. Для характеристики развития организма в отсутствие тиреоидного гормона эти данные имеют свое значение, так как они показывают, что отклонения в росте не сводились только к количественным изменениям, но имели и качественный характер.

Тиреоидэктомированные в молодом возрасте птенцы большого баклана позже, в конце периода наблюдений, по своим внешним признакам сохраняли сходство с молодыми птенцами. Смена фаз птенцового поведения, столь отчетливо выраженная в норме, заметно нарушалась в результате тиреоидэктомии. Подопытные птицы продолжительное время вели себя, как молодые птенцы. Такие птицы, достигшие 30—35-дневного возраста, продолжали издавать характерный крик, производили движение головой и брали пищу так же, как очень молодые нормальные птенцы. Признаки агрессии, типичные в норме для баклана, завершающего рост, не про-

являлись у тиреоидэктомированных птиц того же возраста. Из этого можно было заключить, что дифференцировка элементов центральной нервной системы, обеспечивающих рефлекторную деятельность птицы, испытывала торможение в отсутствие гормона щитовидной железы.

У таких птиц отмечены значительные нарушения в развитии перьевого покрова. Оперированные в пуховом наряде птенцы оставались голыми в течение всего остального периода наблюдений.

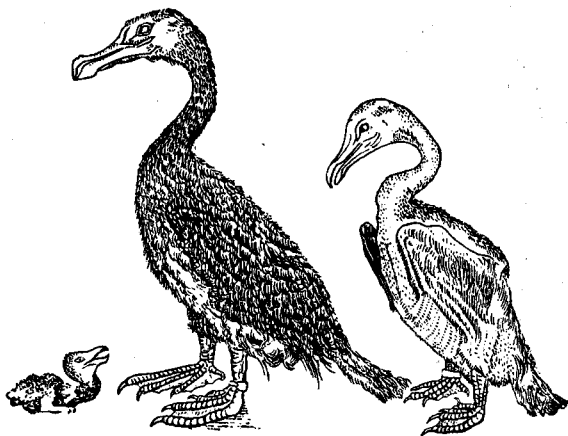


Рис. 58. Тиреоидэктомия большого баклана

В середине — 35-дневный контрольный баклан; справа — баклан того же возраста, тиреоидэктомированный на 5-й день после вылупления; слева — для сравнения представлен 5-дневный нормальный птенец

У них с большим запозданием обнаружили признаки роста только маховые, рулевые и перья плечевых птерилий. Перья развивались дефектными: они были короче, опахала сильно сужены, росли медленно. Пуховый покров со временем обносился и не был обновлен (рис. 58). У птиц, оперированных позже, нарушения в развитии контурных перьев были менее выражены, причем на птерилиях спинной стороны тела они проявились сильнее, чем на брюшной. Степень дефектности развивающихся перьев находилась в обратной зависимости от возраста, когда производилась операция. Если удаление щитовидных желез предшествовало пролиферации перьевых зачатков на данной птерилии, то перья, как правило, не развивались вовсе. Если развитие и происходило, отклонения от нормы в размерах, форме и структуре были сильно выражены. Если же момент тиреоидэктомии совпадал с началом развития перьев, или более того, их рост начинался ранее, нарушения в дальнейшем росте и формировании структуры проявлялись слабо. У птенцов большого баклана поздно оперируются голова и шея. Эти области у тиреоидэктомированных птенцов остава-

лись лишенными перьев, если операция проводилась сравнительно поздно (10—12 дней после вылупления).

Поскольку после ранней тиреоидэктомии развития перьев на птерилиях вовсе не происходило, возникла необходимость уточнить, какая из фаз морфогенного процесса нарушается: закладка зачатков или же дальнейшее развитие? Гистологическое исследование кожи на серийных срезах показало присутствие в перьевых фолликулах сформированных зачатков перьев, а также молодых пеньков с начавшими дифференцироваться бородами в верхушечной части. Из этого следует, что отсутствие гормона щитовидной железы не препятствует первой фазе перообразовательного процесса—закладке зачатков и началу пролиферации последних. Для дальнейшего же развития и всего комплекса роста и дифференцировки необходим гормон щитовидной железы.

Для выяснения того, в какой мере такие изменения в росте и дифференцировке действительно являлись следствием экспериментального атиреоза, мы подвергли четырех тиреоидэктомированных в 5-дневном возрасте птенцов тиреоидизации. Каждая птица получала с пищей препарат сушеной щитовидной железы. Ежедневная дозировка тиреоидина: до 10-дневного возраста — 200, в более позднем возрасте — 300 мг. Параллельно были проведены наблюдения за развитием птенцов, у которых регенерировала щитовидная железа. В первом случае в организме птицы искусственно создавалась заведомо высокая концентрация гормона щитовидной железы. Во втором случае количество гормона, поступающего из регенерирующей железы, было меньше нормы. Микроскопическая картина регенератов, как правило, характеризовалась признаками гиперфункции.

В условиях хронической тиреоидизации рост птенцов, лишенных щитовидных желез, восстанавливался в короткий срок. Вес птенцов этой группы был несколько меньше веса контроля того же возраста. Усиление обмена веществ при тиреоидизации было столь значительным, что, несмотря на прожорливость, птенцы до конца периода наблюдений не имели жировых отложений под кожей и в полости тела (Войткевич, 1945 в).

У неполно тиреоидэктомированных птенцов в первое время после операции, когда регенерация оставшихся фрагментов только началась, отставание в росте было значительно. Позже, по мере усиления гормонообразования в регенератах, скорость роста птиц усилилась. К концу периода наблюдений вес и общий габитус неполно тиреоидэктомированных птиц практически не отличались от нормы (рис. 59).

Разница в концентрации гормона у птенцов этих дополнительных серий нашла отражение также в скорости перообразовательного процесса. При избытке тиреоидного гормона перья нормальной формы и структуры развивались с более высокой скоростью, чем в норме. У неполно тиреоидэктомированных птенцов рост

зачатков перьев начинался с запозданием. Причиной являлось, очевидно, отсутствие или низкая концентрация гормона в начальный период роста. В дальнейшем рост и дифференцировка структуры перьев происходили с нормальной скоростью. Эти данные показывают, что при минимальных концентрациях гормона, недостаточных еще для обеспечения нормальной скорости общего

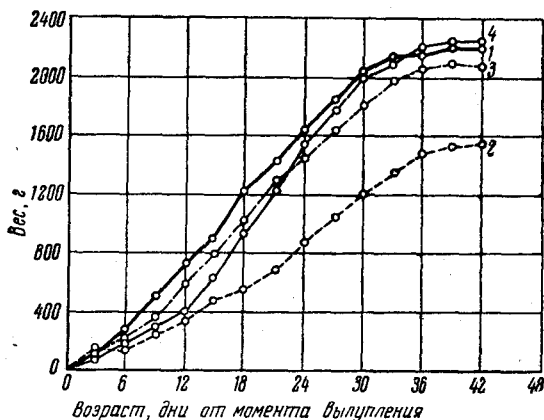


Рис. 59. Изменения веса тела большого баклана в процессе развития

1 — контроль; 2 — птицы, тиреоидэктомированные в пятидневном возрасте; 3 — птицы, подвергавшиеся после тиреоидэктомии хронической тиреоидизации; 4 — птицы, у которых тиреоидэктомия была неполной и имела место регенерация тиреоидной ткани

роста организма, формирование перьевого покрова восстанавливается полностью (рис. 60). Материалы двух последних дополнительных серий опытов показали, что отклонения от нормы в росте и дифференцировке молодой птицы после тиреоидэктомии должны рассматриваться как результат общего атиреоза, а не каких-либо побочных нарушений после операции.

Наши наблюдения над тиреоидэктомированными птенцами розового пеликана не охватывали всего периода их развития. Было установлено, что у этой формы торможение роста птицы было меньше, чем у птенцов большого баклана. В отсутствие гормона щитовидной железы сильно задерживается замена черного первичного пуха на светлое контурное оперение. Ювенальные перья развиваются медленно с признаками дефектности опахала (Войткевич, 1943).

Высказанные выше положения побудили нас провести тиреоидэктомии птенцов разных видов цапель в возможно раннем, но доступном для операции возрасте. Возраст птенцов разных серий ко времени операции варьировал от 2 до 8 дней. Всего было

оперировано 18 птенцов серой цапли, 7 птенцов большой белой цапли и 14 птенцов кваквы. Птенцы, взятые из гнезд, тиреоидэктомировались или сразу же при доставке в лабораторию, или через 12—15 часов после этого. Особенности топографии щитовидных желез у цапель благоприятствовали тому, что потеря крови при операциях оказалась минимальной (Войткевич, 1944 а).

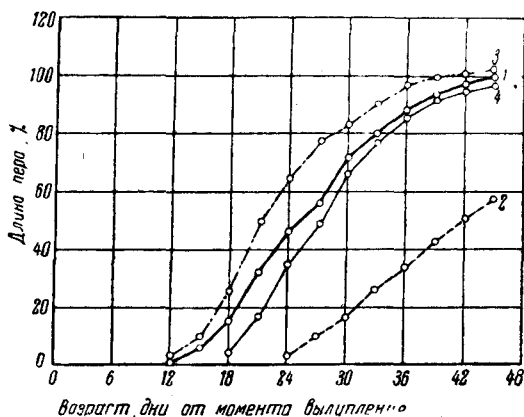


Рис. 60. Рост маховых перьев в послезародышевом развитии большого баклана

1 — контроль; 2 — птицы, тиреоидэктомированные в 5-дневном возрасте; 3 — птицы, получившие после тиреоидэктомии тиреоидин; 4 — птицы, у которых тиреоидэктомия была неполной и имела место регенерация щитовидных желез.

Попытки подсаживать оперированных птенцов в гнезда, как это мы с успехом практиковали ранее в отношении птенцов большого баклана, дали отрицательный результат. Через несколько дней после подсадки мы находили оперированных птенцов выброшенными из гнезд. Погибали ли птенцы в гнезде и затем были выброшены или же они не были приняты родителями, установить не удалось. По этой причине основное внимание было обращено на воспитание птенцов цапель в лаборатории. Птенцы кормились в течение всего дня свежей рыбой и лягушками, размельченными в кашеобразную массу. Для наиболее молодых птенцов в такой корм подмешивалось содержимое желудка взрослых птиц. Периодически через два дня на третий птиц взвешивали и при описании внешних признаков производились измерения ряда перьев.

Наши наблюдения над тиреоидэктомированными птенцами большой белой и серой цапель были ограничены 12—15 днями, так как к этому сроку или ранее птенцы погибали. Этому предшествовали явления выбрасывания вкладываемой в рот пищи, прогрессирующая общая вялость и судорожные вытягивания тела и шеи. Не представлялось возможным выяснить, связаны ли эти

явления с возможной травмой блуждающего нерва при операции, или некоторые нарушения целостности паратиреоидов оказались существенными именно для этих птиц. Та же техника тиреоидэктомии у птиц других видов в подавляющем большинстве случаев не вызывала заметных побочных явлений. За короткий срок наблюдений у подоштных птенцов можно было все же отметить отставание в росте в сравнении с контролем. Развитие перьевого покрова тормозилось. Особенно сильно это проявлялось на птерилиях, зачатки перьев на которых закладываются поздно.

Более успешными оказались операции на кваквах. Из 14 оперированных 3 вскоре погибли, у 7 была регенерация щитовидных желез. Четыре чисто тиреоидэктомированных птенца находились под нашим наблюдением в течение месяца. Птенцы к моменту операции несколько отличались друг от друга по своему возрасту. Это обстоятельство не позволило пользоваться средними данными учитываемых показателей как в опыте, так и в контроле. Сравнивались индивидуальные данные для птенцов разных групп. В табл. 13 приведен цифровой материал по росту перьев трех птиц и общему росту: контрольной, полностью тиреоидэктомированной и птицы, у которой выявлена регенерация щитовидной железы.

Из табл. 13 видно, что в момент операции птенцы разного возраста отличались по весу. Разница в возрасте между ними равнялась одним суткам. Оба тиреоидэктомированных птенца были больше контрольного.

Т а б л и ц а 13

Вес тела и размеры перьев в период развития нормальных и тиреоидэктомированных птенцов кваквы

Возраст, в днях	Вес, в г			Десятое маховое, мм		
	контроль	полная тиреоидэк- томия	неполная тиреоидэк- томия	контроль	полная тиреоидэк- томия	неполная тиреоидэк- томия ₁
0	33	56	45	0	0	0
3	92	138	124	0	0	0
6	176	106	112	2	0	0
9	328	142	195	17	0	0
12	431	229	308	35	3	10
15	516	267	384	52	7	29
18	594	305	452	73	12	51
21	608	332	488	95	20	75
24	704	402	610	113	31	97
27	745	430	667	131	45	116
30	810	486	743	150	58	132
33	817	506	769	158	72	147

После операции рост обоих птенцов был заметно заторможен, затем он частично восстановился, но продолжался с меньшей скоростью, чем рост контрольного птенца. Разница в росте птиц в опыте и контроле сохранилась в течение всего периода. Развитие птенцов, у которых при вскрытии были найдены регенераты щитовидных желез (данные об одном из них представлены в табл. 13), протекало иначе. В течение 6—7 дней не наблюдалось разницы между ними и полностью тиреоидэктомированными, поскольку в обоих случаях рост был сильно заторможен, но затем

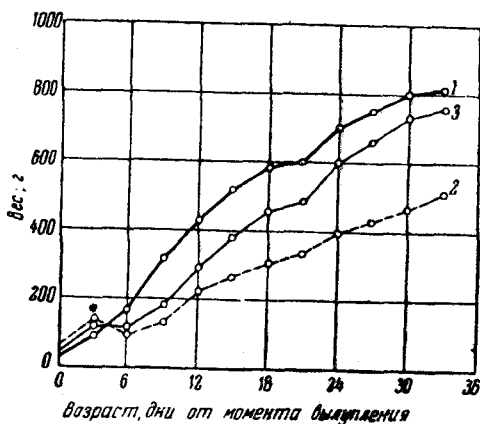


Рис. 61. Рост птенцов квяквы

1 — контроль; 2 — полностью тиреоидэктомированные птицы; 2 — неполностью тиреоидэктомированные. Звездочкой отмечен момент операции

вес неполно тиреоидэктомированного птенца стал увеличиваться более быстрым темпом. В результате вес неполно тиреоидэктомированных птенцов в месячном возрасте незначительно отставал от веса одновозрастного контроля (рис. 61). Отставание в росте неполно тиреоидэктомированных птенцов в первый период должно быть поставлено в связь с отсутствием или сильным дефицитом тиреоидного гормона. В дальнейшем, по мере регенерации щитовидной железы и начавшегося поступления гормона в ток крови, происходило увеличение скорости роста птиц. Микроскопическая картина регенерировавших щитовидных желез имела признаки гиперфункции. Неполно тиреоидэктомированные птицы являлись, таким образом, дополнительным контролем, демонстрирующим связь между скоростью общего роста и концентрацией тиреоидного гормона в организме молодой птицы.

Показательно состояние первого покрова тиреоидэктомированных птиц. Разница между опытом и контролем по этому признаку была более значительна в конце периода исследования.

Контрольные птицы оперялись нормально, тиреоидэктомированные имели недоразвитые перья на всех птерилиях. Величина таких дефектных перьев на брюшной стороне тела была очень незначительна, и по существу эта область осталась не оперенной. Перья спинной стороны были несколько больше, но их размеры были все же недостаточны для того, чтобы прикрыть соседние артерии. Лучше развились крупные перья крыльев и хвоста, закладывающиеся рано, но и они по своим размерам и форме сильно отличались от нормы. По внешнему виду подопытные 30-дневные птенцы имели большое сходство с контрольными птенцами более молодого возраста.

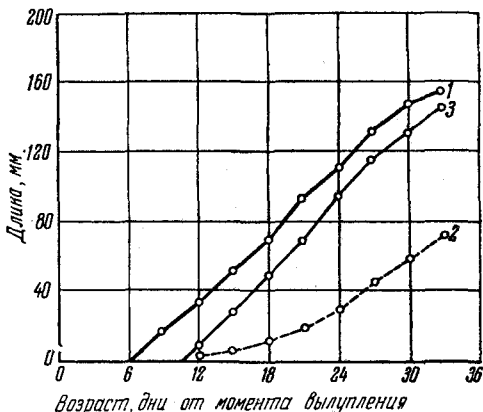


Рис. 62. Рост маховых перьев у птенцов кваквы

1 — контроль; 2 — полная тиреоидэктомия; 3 — неполная тиреоидэктомия

У всех птиц производились измерения десятого первостепенного махового пера на обоих крыльях. Устанавливалась общая длина пера от вершины до края перьевой сумки и длина развивающегося опахала. Кривые роста перьев у птиц показывают, что после тиреоидэктомии скорость роста перьев в длину уменьшается (рис. 62). При неполной тиреоидэктомии наблюдается только временная задержка, сдвиг начала развития на более поздний срок. Затем, по мере регенерации щитовидных желез, происходит восстановление нормальной скорости роста перьев. Из этого следует, что минимальное количество тиреоидного гормона, образуемого регенератом, в состоянии обеспечить нормализацию в скорости роста и развитии оперения. Для восстановления же нормальной скорости общего роста птицы такого количества гормона было явно недостаточно. Дополнительно следует отметить, что в те периоды, когда под влиянием неблагоприятных внешних условий временно снижалась интенсивность общего роста подопытных и контрольных птиц (21-й день), скорость развития перьев

не нарушалась. Дифференцировка структуры перьев начиналась закономерно по истечении определенного срока от начала роста, хотя размеры перьевых пеньков у тиреоидэктомированных птиц были значительно меньше таковых в контроле. Отмечено, что при совпадении общей длины перьев у подопытных и контрольных птиц разного возраста размеры опахала сильно отличались. Например, на 18-й день развития у контрольного птенца длина десятого махового пера равнялась 73 мм, размеры опахала — 28 мм; у тиреоидэктомированного птенца такая же длина пера была достигнута на 33-й день при длине опахала в 49 мм. На 33-й день перья у контроля достигли окончательной величины и прекратили рост, длина одноименных перьев в опыте к этому времени составляла только половину нормальной длины, а длина опахала — только одну треть опахала нормального пера.

Из изложенного следует, что нормальный рост птенцов кваквы в послезародышевый период возможен только при наличии в организме тиреоидного гормона в достаточной концентрации. При снижении уровня насыщенности организма гормоном за предел некоторого минимума рост птицы тормозится. В тех же условиях развитие оперения протекает нормально. Полное же отсутствие гормона щитовидной железы находит более значительное отражение в развитии перьевого покрова, чем в общем росте птицы.

Дальнейшие наши попытки добиться полной тиреоидэктомии у таких представителей птенцовой группы, как голуби, оказались неудачными в отношении молодых растущих птиц. Затруднения возникли в связи с большими размерами зоба, сильной васкуляризацией щитовидных желез и гибелью птиц после незначительного кровотечения. При этом отметим, что аналогичные операции на взрослых голубях, несмотря на ряд технических трудностей при проведении операций, были успешными.

В опытах на ряде крупных форм отряда воробьиных (грачи, сороки, галки, скворцы) были получены данные, подтверждающие отмеченную выше связь между перообразованием и щитовидной железой и уточнены некоторые стороны этой связи. Опыты на грачах и сороках проводились совместно с Ю. А. Васильевым в орнитологической лаборатории в Колтушах (Войткевич и Васильев, 1939 и Васильев и Войткевич, 1939).

В течение ряда лет в названной лаборатории была выработана методика выращивания молодых грачей, обеспечивающая развитие птиц, взятых из гнезда в возрасте 5—7 дней после вылупления. Каждый птенец получал пищу 7—8 раз в день. Кормились птенцы до полного насыщения, т. е. до прекращения открываний рта на повторно произносившийся над ними низкий звук «кар», безусловный раздражитель пищевого птенцового рефлекса в раннем возрасте. Состав пищи был подобран с учетом данных вскрытия желудков молодых и старых грачей в период кормления, с добавлением витаминных и минеральных компонентов. После

операции, если потеря крови была невелика, птенцы вначале мало отличались в своем поведении от нормальных и охотно брали пищу. Всего было тиреоидэктомировано 36 грачей. Контролем служили нормальные птенцы соответствующего возраста или птенцы, подвергавшиеся вскрытию и контрольному травмированию паренхимы железы. При ряде сопоставлений использовались

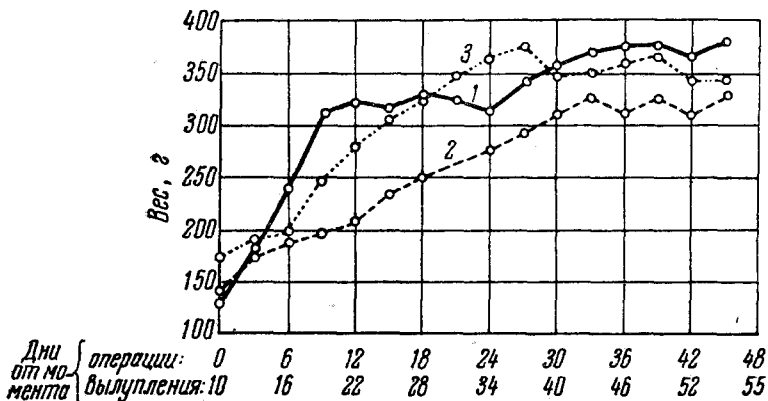


Рис. 63. Рост молодых грачей

1 — контроль; 2 — полная тиреоидэктомия в возрасте 10 дней; 3 — неполная тиреоидэктомия

и тиреоидэктомированные птицы, у которых произошла регенерация тиреоидной ткани, а также кастрированные и тимоектомированные для других целей грачата, у которых общая травма при операции была даже значительно больше, чем у тиреоидэктомированных.

Тиреоидэктомированные птенцы оказались менее жизнеспособными по сравнению с контрольными. Понижение температуры воздуха в лаборатории приводило к гибели менее оперенных тиреоидэктомированных птиц. Контрольные птицы в тех же условиях чувствовали себя хорошо. В результате через 100 дней после операции из 36 тиреоидэктомированных птиц остались в живых 2 птицы, из 20 контрольных — 16 птиц.

У подопытных птиц непосредственно после операции выявилось отставание в росте по сравнению с нормальными и контрольными птицами. На рис. 63 представлены данные по росту грачат, тиреоидэктомированных в возрасте 10 дней. Как показывает соответствующая кривая, рост контрольного грачонка протекает в течение первых 20 дней. В последующий период (до 35-го дня) вес птицы меняется мало, некоторое увеличение веса происходит за счет увеличения размеров функционирующих органов в связи с активным поведением птицы. У тиреоидэктомированного птенца скорость роста снижается сразу же после операции. Период

роста оказывается более растянутым. К окончанию роста тиреоидэктомированные птицы остаются меньше контрольных. Результаты тиреоидэктомии проявляются в диспропорциональном развитии отдельных частей тела. Особенно обращает на себя внимание широкий и несколько вздутый в передней части череп, выпуклые «лягушачьи глаза», широкий птенцовый рот, большой непропорционально выпяченный живот, складчатая кожа.

Удаление щитовидной железы до известной степени фиксирует птенцовое поведение того периода развития, когда была произведена операция. В случае, если операция была произведена неполно и через некоторое время щитовидная железа начинала регенерировать, рост птиц тормозился только в первый период после операции. Позже, в связи с восстановлением функции щитовидной железы, птица достигает нормальных размеров, не отличаясь своим поведением от контрольных птиц. Операции в возрасте 70 дней не влекли за собой изменений в размерах и общем габитусе птицы.

Отмеченное выше торможение роста подошвитных грачей является результатом тиреоидэктомии, так как птицы контрольных групп развились совершенно нормально. Другое подтверждение правильности этого вывода мы находим в результатах опыта, поставленного в естественных условиях. Из гнезда, где обычно находятся 3—4 птенца, вынимался один птенец, он подвергался тиреоидэктомии и после этого помещался опять в гнездо. В течение двух весенних сезонов такие операции были проделаны на птенцах из 11 гнезд. Оказалось, что и в условиях воспитания в гнезде тиреоидэктомия вызывает такое же торможение роста, как и при содержании в лаборатории. Наиболее эффективными в этом отношении оказались последние опыты второго сезона, когда удалось путем подсадки в гнезда грачат, оперированных в возрасте 3—4 дней, получить кретиноидных птиц, которые в 25—30-дневном возрасте имели вес в три раза меньше, чем контрольные птицы.

Параллельно с задержкой роста тиреоидэктомированных птиц у них наблюдалось торможение развития перьевого покрова. Следует отметить, что по указанным выше причинам в опытах использовались птенцы, перьевого покрова которых на разных птерилиях начал развиваться. К моменту операции на основных птерилиях имелись пеньки перьев в стадии перед разворачиванием опахала или с развернувшимся частично опахалом. Следовательно, влияние тиреоидэктомии могло выявиться или на поздних фазах роста одних перьев или на развитии тех перьев, закладка которых происходит наиболее поздно.

Действительно, у тиреоидэктомированных птиц (рис. 64 и 65) птерилии шеи, нижней поверхности крыла, ног и спины остаются голыми. Развиваются те перья, пеньки которых имелись уже перед операцией. Рулевые и маховые перья, а также их кроющие продолжают свое развитие после тиреоидэктомии. Однако интен-

сивность их роста снижается, и в результате рост крупных перьев в опыте заканчивается на 15—25 дней позже, чем в контроле. Такие перья по величине, форме и строению отличаются от нормальных; опахала их значительно уже и короче. Бородки опахала



Рис. 64. Контрольный грач в возрасте 40 дней

крупных перьев скреплены друг с другом слабо, у мелких перьев скрепление бородок отсутствует и контурная часть вместо эластичной пластинки опахала представляет подобие кисточки. Осно-

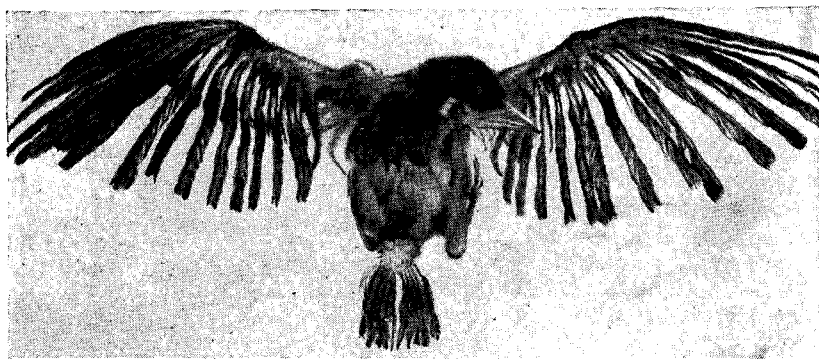


Рис. 65. 40-дневный тиреоидэктомированный грач (операция в возрасте 10 дней)

вание опахал таких перьев лишено пуховой части или представлено сильно редуцированными бородками. Аналогичные результаты были получены на тиреоидэктомированных сороках и галках. В отношении последних применялась подсадка оперированных птенцов в гнезда.

Рассмотрим теперь данные, касающиеся значительной группы опытов тиреоидэктомии молодых скворцов. Небольшие размеры птенца скворца, рыхлость паренхимы щитовидной железы и окружающих тканей часто являлись причиной летального исхода, а при удачном завершении операции далеко не во всех случаях исключалась регенерация тиреоидной ткани.

Опыты на скворцах представляли интерес потому, что скорость развития этой формы еще более высока, чем у использовавшихся в предыдущих опытах других воробьиных птиц. Период развития скворца от момента вылупления до окончания роста составляет в среднем 18 дней. Птенцы появляются на свет слепыми, голыми, слабо дифференцированными. В первые же дни вес птенца увеличивается в несколько раз. На четвертый день после вылупления под кожей спинной птерилии видны темные пеньки контурных перьев, развитие которых затем происходит очень быстро.

Учитывая высокую интенсивность развития скворца, необходимо было для лучшего выявления эффективности тиреоидэктомии оперировать птенцов по возможности в наиболее раннем возрасте, т. е. не позже, чем через 2—3 дня после вылупления. Какие трудности встречали операции на молодых птенцах — очевидно из вышеизложенного. Этим и объясняются неоднократные повторения наших опытов в течение ряда лет. Всего за 5-летний период нами было оперировано 113 птенцов (преимущественно в возрасте 2—3 дней), из которых выжили 64. Часто удаление щитовидных желез не было полным, и происходила регенерация. Только у 14 птенцов, как установлено при окончании наблюдений, удалось достигнуть полной тиреоидэктомии. В первых опытах оперированные птицы воспитывались в лаборатории. При искусственном вскармливании учитывались пищевые компоненты, получаемые птенцами в природных условиях. В дальнейшем птенцы после операции, а также контрольные возвращались в те же гнезда, из которых они были взяты. Через равные промежутки времени устанавливался вес подопытных и контрольных птенцов и измерялись растущие перья. К концу периода развития маховые перья у всех птиц подрезались и дополнительно, для ограничения подвижности птицы, привязывались за лапку шелковыми нитками. Этим обеспечивалась возможность продолжительных наблюдений за молодыми птицами.

Операционная травма уже через сутки не сказывалась на состоянии птенца и вскоре полностью заканчивалось заживление поврежденных тканей. У 5 тиреоидэктомированных птенцов (из 14) вес в период развития немного отставал, но позже сравнивался с контролем. В опытах на птенцах скворца мы установили парадоксальное явление, которое не укладывалось в рамки создавшихся ранее представлений, что и побудило нас осторожно отнестись к результатам наших наблюдений и многократно повторить

эксперименты в различных условиях. Оказалось, что удаление щитовидных желез у птенцов скворца не приводило к торможению общего роста в такой степени, как это наблюдалось у тиреоидэктомированных цыплят и утят, а также у птенцов баклана и грача. Если у отдельных птенцов скворца скорость роста после тиреоидэктомии и уменьшалась, то на такую незначительную величину, которая не давала основания говорить о торможении роста. Вскрытие закончивших развитие молодых птиц показало, что у тиреоидэктомированных особей количество жира под кожей и в полости тела было больше, чем у контрольных. Даже, если учесть и это обстоятельство, то все же величина, отражающая отклонение от нормальной скорости, будет у тиреоидэктомированных скворцов меньше той, которая выявилась в опытах на других птенцовых птицах (бакланы, цапли, грачи, сороки). В отношении же последних было установлено, что торможение роста, наступающее в отсутствие тиреоидного гормона, проявляется у них слабее, чем у выводковых птиц.

В развитии признаков поведения у подопытных скворчат наблюдалось отклонение от нормы. Известно, что молодые птенцы скворца легко реагируют на ряд внешних раздражителей, в частности на высокие звуки. При действии таких раздражителей птенцы быстро выбрасывают голову вверх, открывают рот и издают громкий крик. У тиреоидэктомированных птиц эта типичная для ранних стадий реакция сохранилась и в более поздний период жизни, когда контрольные птицы ее утратили и реагировали на те же раздражители отрицательно (пугливость). Отставание в развитии рефлекторных функций сохранилось и у молодых, закончивших развитие птиц.

Развитие оперения у скворцов, лишенных щитовидных желез, протекало не одинаково в разных частях тела. На тех перьях, где зачатки перьев заложены еще до операции, развитие перьев происходило, но его скорость была меньше, чем в контроле. Опахала таких перьев, в частности маховых и рулевых, были узкими. Перья других партий, закладывающихся позже, развивались дефектными, они имели очень узкое опахало с плохо сцепленными бороздками в контурной части или же вовсе не развивались, и соответствующие области оставались оголенными. Такими областями оказались нижняя поверхность крыльев, частично грудь, задние конечности, шея и голова. В теменной области последней развивалась небольшая группа дефектных перьев в виде хохолка (рис. 66).

Резюмируя наши наблюдения, следует сказать, что степень участия гормона щитовидной железы в развитии птенцов скворца иная, чем в развитии ранее изучавшихся птиц. Высокая энергия роста у птиц этого вида не определяется гормоном щитовидной железы. В то же время дифференцировка организма и поведение, а также развитие покрова у этой формы обусловлены

уровнем насыщенности организма гормоном щитовидной железы.

Результаты опытов на молодых тиреоидэктомированных птицах показывают, что для развития ювенального покрова необходим гормон щитовидной железы. При отсутствии гормона в развитии перьев происходят нарушения, которые тем значительнее,



Рис. 66. Молодые скворцы в возрасте 45 дней
Слева — контрольная птица; справа — тиреоидэктомированная

чем больше срок от момента удаления щитовидной железы до начала роста перьев. Перья, зачатки которых формируются поздно, испытывают более значительные нарушения в развитии, чем закладывающиеся рано. Если тиреоидэктомия предшествовала пролиферации зачатков перьев, рост их запаздывает и значительно растягивается во времени или же может вовсе отсутствовать. Если удаление щитовидной железы производится после того, как перья данной партии начали развиваться, то в дальнейшем их рост продолжается с менее значительными отклонениями от нормы. По мере увеличения срока между началом роста перьев и моментом удаления щитовидной железы уменьшается соответственно степень нарушений их развития и морфологических признаков.

Закладка перьевых зачатков в онтогенезе предшествует функциональному периоду щитовидной железы и может иметь место в условиях полного атиреоза. Для дальнейшего развития таких зачатков и перьевых пеньков необходимо присутствие в организме гормона щитовидной железы. В условиях экспериментально вызванного функционального истощения щитовидной железы новые перьевые зачатки птерилий туловища могут закладываться, но далее они не пролиферируют. Отмеченная в условиях функционального истощения щитовидной железы у взрослых птиц способность крупных перьев к развитию отсутствует у молодых птиц в условиях тиреоидэктомии. Маховые перья у ряда птиц и после

тиреоидэктомии продолжали развиваться, но это имеет место только в тех случаях, когда закладка соответствующих зачатков происходила задолго до операции. У уток, у которых маховые перья закладываются поздно, влияние тиреоидэктомии сказалось и на них и на мелких перьях. Влияние тиреоидэктомии в отношении запаздывания начала роста перьев, уменьшения его скорости, дефектов строения опахала и т. п. обнаруживается больше на тех птерилиях, где зачатки перьев закладываются поздно.

Между общим ростом птицы и развитием контурного оперения имеется прямая зависимость, поскольку у быстро растущих птиц ювенальный перьевого покров формируется весьма интенсивно. В отношении метаболизма, связанного с общим ростом и перообразованием, установлено неодинаковое значение для них гормона щитовидной железы. Для роста разных птиц тиреоидный гормон необходим в разной степени: у птенцовых птиц в меньшей степени, чем у выводковых. Рост выводковых птиц осуществляется в условиях относительно высокой общей дифференцированности и активных связей с окружающей средой. Для птенцовых выявилась менее выраженная роль гормона в обменных процессах, обуславливающих общий рост птицы. Но и в пределах этой группы имеются значительные вариации в степени гормональной обусловленности роста, крайней из которых является отсутствие заметной зависимости физиологических процессов, связанных с ростом, от гормона щитовидной железы.

Одновременно не установлено существенной видовой разницы в характере нарушений перообразования в условиях атиреоза. У тиреоидэктомированных птиц разных видов наблюдаются близкие но своему характеру отклонения в формировании покрова. Наряду с этим показана неравнозначность тиреоидного гормона для разных фаз перообразовательного процесса. По мере развития пера потребность в тиреоидном гормоне возрастает. Если рассчитать энергетические затраты и потребность в пластическом материале при образовании новых перьев, то, вероятно, оказалось бы, что они далеко не одинаковы в период закладки перьевого зачатка, в начальный период роста пенька и во время формирования большой массы структурных элементов. Закладка перьевых зачатков, как и начало их роста, могут происходить в отсутствие гормона щитовидной железы, но дальнейшее их развитие не происходит или нарушается, если не обеспечивается необходимый уровень обмена. Отсутствие гормона щитовидной железы менее отражается на частях пера, формирующихся в первый период развития (вершина опахала), чем на частях развивающихся позже (пуховая часть опахала).

Региональные различия в перообразовании на разных птерилиях, отмеченные у взрослых птиц в условиях функционального истощения щитовидной железы, не наблюдаются у молодых ра-

стущих птиц, по-видимому, потому, что местные свойства птерилий и физиологические связи с регулируемыми системами организма не возникают сразу, а претерпевают постепенный процесс своего становления в онтогенезе птицы и ее перообразующей ткани. Образование первых зачатков контурных перьев является, очевидно, важным этапом в становлении региональных свойств перообразующей ткани, обнаруживающихся позже у взрослых птиц известную физиологическую устойчивость.

РАЗВИТИЕ ОКОНЧАТЕЛЬНОГО (ДЕФИНИТИВНОГО) ПОКРОВА

Развитие дефинитивных перьев взрослых птиц при атиреозе требует специального рассмотрения. Наблюдения были проведены на взрослых птицах ряда домашних и диких форм. При обследовании нами разных птиц были получены близкие результаты. Поэтому начнем с рассмотрения данных для тиреоидэктомированных голубей. В результате улучшений операционной техники нам удалось получить полную тиреоидэктомию у 14 голубей, живших продолжительное время. Через разные сроки после операции у голубей ощипывались старые перья на небольших участках разных птерилий. Оказалось, что на голове, шее, туловище и нижних конечностях перья не развиваются даже в том случае, когда ощипывание производилось тотчас после удаления щитовидных желез. На рис. 67 приведены фотографии голубей, у которых перья на спине были ощипаны сразу же после тиреоидэктомии. За период, когда спина контрольного голубя полностью оперилась, спина тиреоидэктомированной птицы осталась оголенной. Через несколько месяцев зачатки мелких перьев могут начинать медленно развиваться. У нескольких голубей в области зоба перья развились только через 10 месяцев после тиреоидэктомии, несмотря на то, что предыдущая генерация была удалена при операции (рис. 68).

Такие развивающиеся с большим запозданием перья у тиреоидэктомированных птиц по величине и структуре сильно отличаются от нормальных (рис. 69). В условиях неполного удаления щитовидной железы и ее регенерации развитие перьев не отличается от нормы.

Покоящиеся продолжительное время зачатки перьев могут быть в любое время активизированы введением птице препарата щитовидной железы. Размеры, форма и строение перьев, развивающихся в таких условиях искусственной тиреоидизации, не отличаются от нормальных. Таким образом, мы видим, что отсутствие роста мелких перьев является надежным показателем полноты удаления тиреоидной ткани.

В противоположность мелкому оперению крупные перья (маховые и рулевые) как у голубей, так и у тиреоидэктомированных



Рис. 67. Состояние спинной птерилии у голубей после оципывания перьевого покрова

Наверху — через 12 дней после оципывания внизу — через 35 дней; слева — контрольный голубь; справа — тиреоидэктомированный голубь



Рис. 68. Тиреоидэктомированные голуби

Слева — через 2 месяца после операции; справа — через 10 месяцев после операции (на грудной птерилии развились единичные дефектные перья)

птиц других видов развиваются с отклонениями в форме и структуре. Следовательно, и при удалении щитовидных желез получается тот же результат, что и в опытах по функциональному истощению щитовидной железы. Если при анализе результатов опытов по функциональному истощению щитовидных желез можно было сомневаться в достоверности полного отсутствия гормона в организме, то данные для тиреоидэктомированных птиц делают вполне убедительным вывод о разнокачественности свойств птерилий в отношении гормона щитовидной железы.

Для всех ли фаз перообразовательного процесса у взрослых птиц в одинаковой мере необходим гормон щитовидной железы? Было последовательно рассмотрено влияние тиреоидэктомии: на закладку зачатков перьев и остальные фазы развития пера до и во время морфологической дифференцировки. В контрольных опытах изучалось развитие оперения у тиреоидэктомированных птиц, получавших дополнительно препарат щитовидной железы.

На вопрос, происходит ли закладка зачатков новых перьев в отсутствие гормона щитовидной железы, наши экспериментальные данные позволяют ответить утвердительно. В то же время свойства формирующихся в этих условиях зачатков изменяются. Так, у нормальных контрольных голубей пеньки крупных перьев (маховых и рулевых) появляются из сумок, в среднем, через 7—8 дней после удаления зрелых предшественников. У тиреоидэктомированных птиц после выдергивания перьев одновременно с операцией пеньки появляются через 9—10 дней. При более позднем удалении перьев они появляются уже через 14 дней. Дальнейшее увеличение продолжительности между временем операции и опциванием старых перьев приводило к запаздыванию роста на 18—20 дней и более. Тот же результат получен и при активизации перьевых зачатков через 3—14 месяцев после операции. Зачатки мелких кроющих перьев оказались более чувствительными к отсутствию гормона щитовидной железы. После тиреоидэктомии развитие этих перьев запаздывало на 50—60 дней.

В условиях атиреоза не только увеличивается период покоя перьевых зачатков, но и изменяется в дальнейшем скорость роста молодых перьев. Рис. 70 иллюстрирует скорость развития крупных перьев (первостепенных маховых) у тиреоидэктомированных и контрольных птиц. Как видно из сопоставления кривых, скорость роста перьев при атиреозе (кривые 2 и 3) значительно ниже чем в контроле (кривая 1); рост перьев у подопытных птиц заканчивался позже. В случаях неудачной операции и последующей регенерации тиреоидной ткани (что позже подтверждено при вскрытии) отставание в росте перьев от нормы было незначительно. Данные по росту верхних кроющих второстепенные маховые крыла у тех же птиц представлены на рис. 71. Результаты близки к данным рис. 70.



Рис. 69. Перья грудной птерилии голубя
 Слева — от контрольной птицы; справа — от тиреоидэктомированной

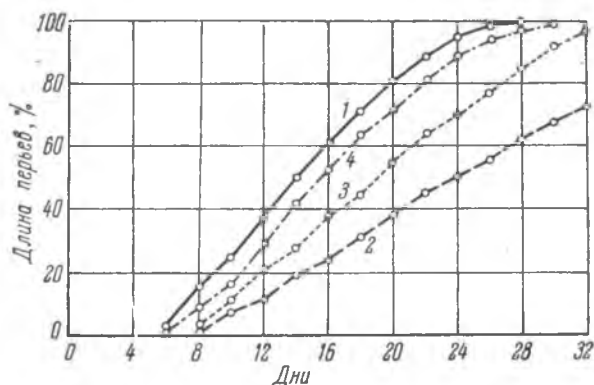


Рис. 70. Рост первостепенных маховых перьев у голубей
 1 — контроль; 2 и 3 — полная тиреоидэктомия; 4 — неполная тиреоидэктомия

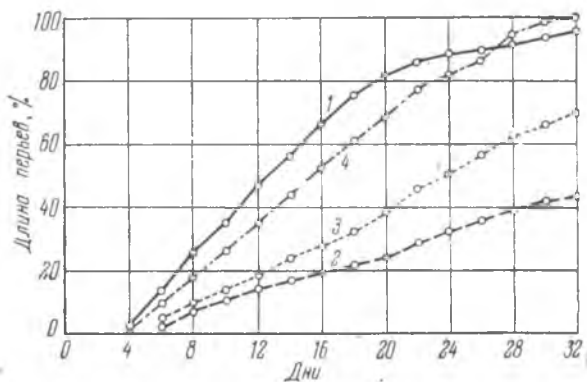


Рис. 71. Рост кроющих второстепенных маховых перьев голубей
 1 — контроль; 2 и 3 — полная тиреоидэктомия; 4 — неполная тиреоидэктомия

Среди полно тиреоидэктомированных птиц перья одноименных птерилий растут не с одинаковой скоростью, хотя до оперения разницы в росте перьев у тех же птиц не наблюдалось. Причины разницы в индивидуальной реакции на удаление щитовидной железы нуждаются в дополнительном изучении. Возможно, что имеют значение общие физиологические изменения в состоянии птиц, связанные с изменениями в нервной системе и других эндокринных органах. Не могут при этом не учитываться физиологические изменения в самой перообразующей ткани (период до и после линьки). Так или иначе, но свойства птерилий претерпевают изменения. Это, в частности, нашло подтверждение в данных опытов, проведенных на скворцах. Скворцы одной группы были тиреоидэктомированы сразу после прилета ранней весной, скворцы другой группы были взяты также из природы и оперированы через два месяца после первых (период размножения). Из кривых на рис. 72 видно, что у птиц первой группы торможение роста перьев было более значительно. Отсюда мы заключаем, что состояние перообразующей ткани в разные, избранные нами, периоды было далеко не одинаково.

Каково же соотношение между ростом и дифференцировкой у развивающихся перьев тиреоидэктомированных птиц? Как было сказано выше, у лишенных щитовидной железы птиц наблюдается угнетение роста перьев. Испытывает ли соответствующее торможение дифференцировка структуры? Как в опытах, описанных ранее, где рост пера задерживался искусственно, так и после тиреоидэктомии, дифференцировка структуры пера оказывается обусловленной временем, а не размерами (массой) молодого пенька. Например, на 14-й день молодое маховое перо нормального голубя достигает длины в 42 мм, при длине опахала 18 мм. У тиреоидэктомированного голубя опахала в 18 мм несут перья, общая длина которых составляет только 27 мм. Другое сопоставление: контроль — общая длина пера 45 мм, опахало 20 мм, опыт — опахало таких же размеров, общая длина пера — 24,5 мм. После тиреоидэктомии наблюдается диспропорция в соотношении роста и дифференцировки развивающихся перьев. Окончательная же длина перьев у нормальных и тиреоидэктомированных птиц отличается мало.

Как влияет выключение щитовидной железы на начавшееся развитие перьев, показывают следующие опыты. Маховые и кроющие перья удалялись у голубей за 10 дней до тиреоидэктомии. К моменту операции перья достигали стадии развертывания опахала. Данные измерений перьев до и после операции у контрольных и тиреоидэктомированных птиц приведены на рис. 73 и 74. Рост перьев значительно изменялся уже через 3—4 дня после операции. Скорость роста уменьшалась, опахала сужались. На рис. 75 представлены маховые перья от одного контрольного голубя и от трех тиреоидэктомированных птиц. Нижние части

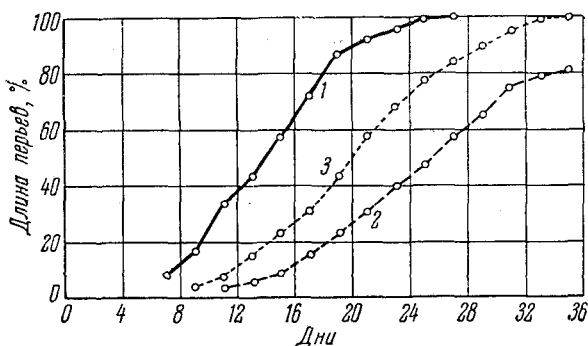


Рис. 72. Рост первостепенных маховых перьев у скворцов

1 — контроль; 2 — тиреоидэктомия произведена перед линькой до наступления «критического периода»; 3 — тиреоидэктомия произведена во время «критического периода»

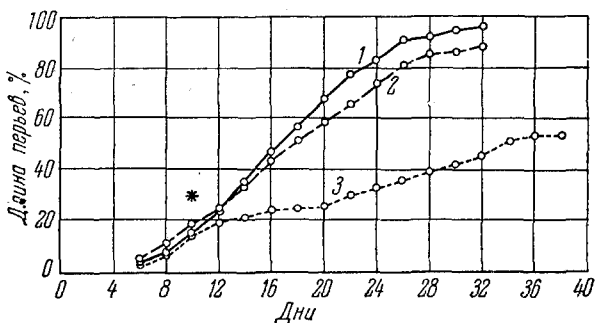


Рис. 73. Рост первостепенных маховых перьев у голубей после полной тиреоидэктомии

1 — контроль; 2 и 3 — опыт. Звездочкой отмечен момент операции

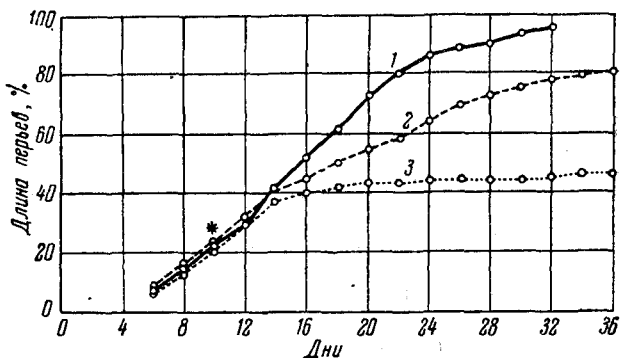


Рис. 74. Различия в скорости роста кроющих второстепенных маховых перьев у голубей после полной тиреоидэктомии

1 — контроль; 2 и 3 — опыт

опахал, развившиеся после операции, постепенно сужаются. Иногда между частями, образовавшимися до и после операции, имеется пережатка, а общая длина пера при этом увеличивается (два пера направо). Отсутствие гормона щитовидной железы также отражается на развивающихся кроющих перьях.

Опахало суживается больше, если развитие пера протекает в отсутствие тиреоидного гормона. На рис. 76 представлены маховые № 9 и 10 с обоих крыльев одной птицы. Направо — до операции (норма), в середине — перья, развивавшиеся 10 дней до операции и 20 дней после, налево — перья, начавшие расти через 10 дней после полной тиреоидэктомии.

Возникающие после тиреоидэктомии нарушения в скорости роста перьев и характере дифференцировки структуры могут быть полностью предотвращены введением гормона щитовидной железы. При даче тиреоидина тиреоидэктомизированным птицам птерилии, оставшиеся до того времени обнаженными, покрываются нормальными перьями. Отсюда следует, что нарушение перообразования у атиреоидных птиц действительно обусловлено отсутствием гормона щитовидной железы.

Каково значение времени для нормализации свойств перьевых зачатков или развивающегося пера? Сошлемся на результаты дополнительных опытов. У тиреоидэктомизированных голубей через 40 дней после операции удалялись в разные сроки кроющие перья крыла. После этого всем птицам вводился тиреоидин (100 мг ежедневно, в течение 8 дней). До тиреоидизации зачатки перьев не развивались. Из сопоставления кривых роста перьев на рис. 77 следует, что в условиях тиреоидизации в первую очередь развитие начинается в тех фолликулах, где перья предыдущей генерации были удалены незадолго до введения препарата. Зачатки перьев развиваются с большим запозданием, если удаление перьев и тиреоидизация были отделены друг от друга большим сроком (20 дней).

Значение стадии развития пера к моменту тиреоидизации было определено в опытах с предшествующим удалением перьев в разное время. Введение тиреоидина продолжалось только 8 дней (ежедневно по 100 мг), но рост перьев учитывался и после окончания тиреоидизации. Результаты приведены графически на рис. 78 и 79. При построении кривых разница в сроках начала роста не принималась во внимание. В период тиреоидизации и в первое время после ее прекращения рост перьев протекал с нормальной скоростью, независимо от того, когда тиреоидизация начиналась. Во всех случаях, приблизительно через 7 дней после прекращения дачи тиреоидина, наклон кривых роста уменьшался. Снижение интенсивности роста до минимума явилось отражением возврата организма к состоянию полного атиреоза. По форме опахала перьев можно судить о времени, когда началась тиреоидизация. До введения тиреоидина перья росли медленно и их



Рис. 75. Первостепенные маховые перья голубей

Два левых пера — от нормального контрольного голубя, остальные от трех тиреоидэктомированных голубей (удаление щитовидной железы произведено через 10 дней после начала роста перьевых пеньков)

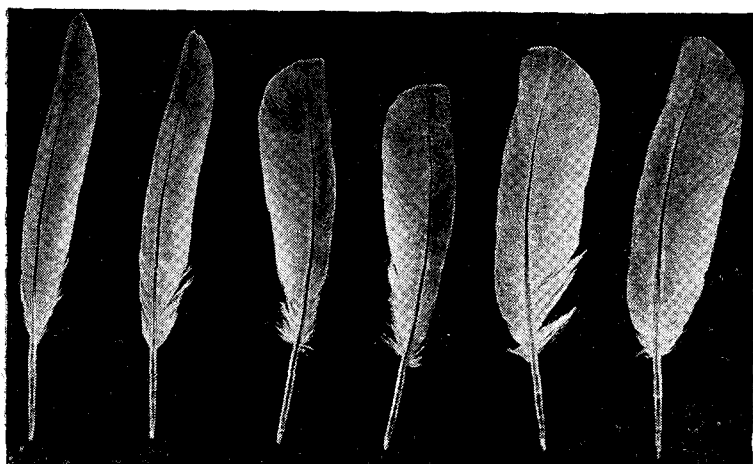


Рис. 76. Эффект тиреоидэктомии в зависимости от времени операции

Первостепенные маховые перья голубей: справа — пара перьев контрольной птицы; в середине — пара перьев, начавших развиваться за 10 дней до тиреоидэктомии; слева — пара перьев, рост которых протекал полностью после тиреоидэктомии

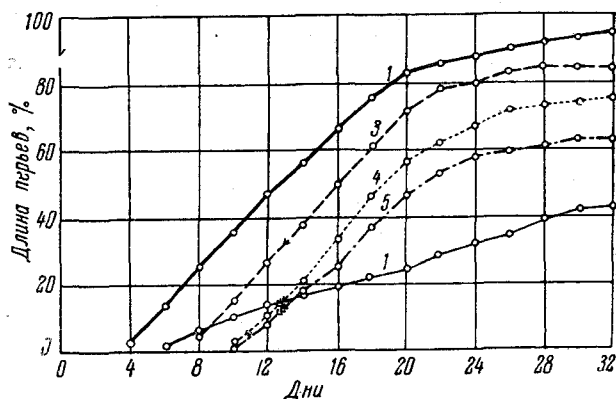


Рис. 77. Рост кроющих второстепенных маховых перьев у тиреоидэктомированных голубей в условиях тиреоидизации 1 — у контрольной птицы; 2 — у тиреоидэктомированной; 3, 4, 5 — у тиреоидэктомированных птиц, перьевые зачатки которых до тиреоидизации находились в покоем состоянии соответственно в течение 3, 15, 20 дней (значками отмечен момент прекращения дачи тиреоидина)

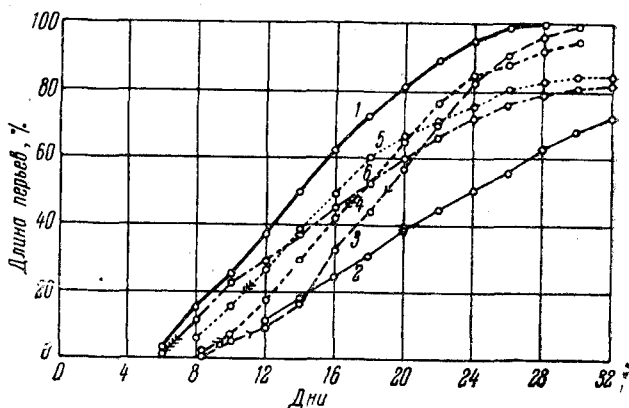


Рис. 78. Рост первостепенных маховых перьев у тиреоидэктомированных голубей, получавших тиреоидин в течение 8 дней 1 — в контроле; 2 — при полной тиреоидэктомии; 3 — при полной тиреоидэктомии и тиреоидизации с 11 до 19-го дня развития перьев; 4 — при даче тиреоидина с 9-го по 17-й день; 5 — при даче тиреоидина с 3-го по 11-й день; 5 — при даче тиреоидина за один день до начала роста перьев

опахала были узкими; после введения гормона нормальная скорость роста восстанавливалась, опахала достигли нормальной ширины (рис. 80).

Для выяснения возможного влияния гормона щитовидной железы на завершающую фазу развития пера тиреоидин давался

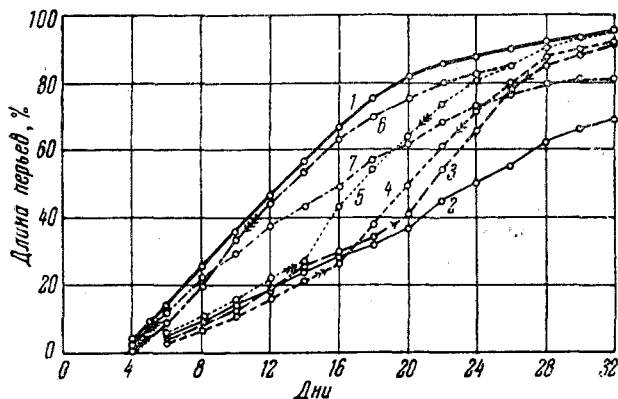


Рис. 79. Рост второстепенных маховых перьев у тиреоидэктомизированных голубей, получавших 8 дней препарат щитовидной железы

1 — в контроле; 2 — при полной тиреоидэктомии без дачи тиреоидина; 3—7 — при тиреоидизации в сроки, отмеченные значками

тиреоидэктомизированным голубям в тот период, когда специально активизированные перья заканчивали свой рост. В условиях, когда начало тиреоидизации совпало во времени с формированием нижних частей пера, в частности пухового участка опахала, структура этого отдела развивалась нормально (рис. 81). В результате сформированная ранее часть опахала оказалась отделенной перетяжкой от части, развившейся в период введения тиреоидина. На рис. 81, 5 представлено одно из таких перьев. Верхняя часть пера дефектная, в нижней части опахала не развиты пуховые бородки, далее стержень пера переходит в очин. Основание последнего формировалось до введения тиреоидина, но не было еще завершено. В условиях тиреоидизации развился дополнительный участок стержня с нормальными для нижней части опахала бородками и новым очинком. Градиент зависимости структуры пера от гормона проявился в том, что формирование верхних частей менее зависимо от тиреоидного гормона, чем нижних. Этот вывод позже будет подкреплён дополнительными данными.

Общее заключение, которое можно сделать на основе материалов, касающихся условий развития дефинитивных перьев, сводится к следующему. Закладка дефинитивных перьев на всех атерилиях может происходить при отсутствии гормона щитовид-

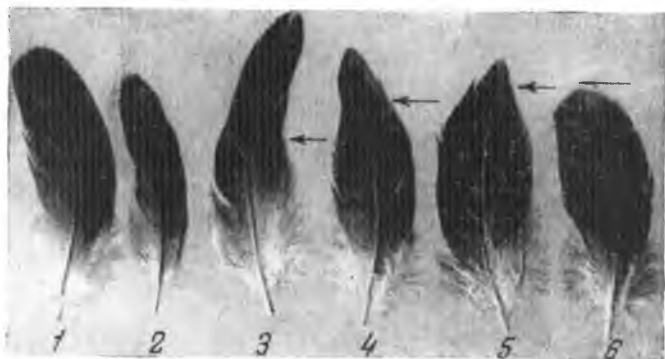


Рис. 80. Кроющие второстепенных маховых тех же голубей, махи которых были представлены на рис. 78. Условия опыта те же

1 — контроль; 2 — рост после тиреоидэктомии; 3—6 — после тиреоидэктомии, при введении тиреоидина в разные сроки (начало тиреоидизации отмечено стрелками)

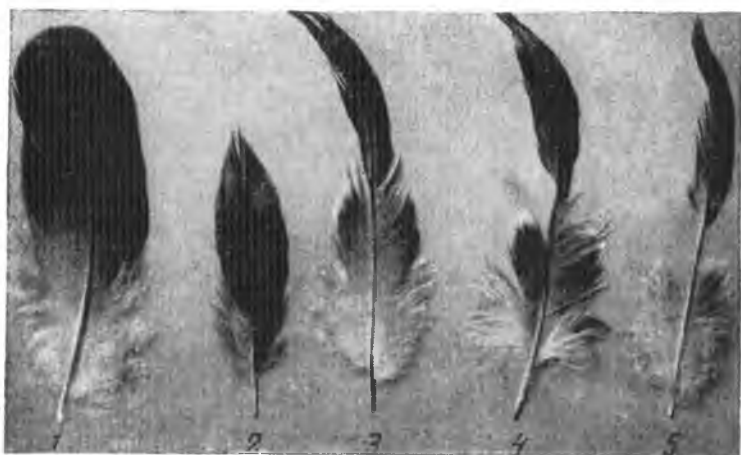


Рис. 81. Влияние тиреоидина на позднюю фазу развития перьев у тиреоидэктомированных голубей

1 — контроль; 2 — полная тиреоидэктомия; 3, 4 и 5 — полная тиреоидэктомия с введением тиреоидина во время завершения роста дефектных перьев

ной железы, но для этого требуется более продолжительное время. После тиреоидэктомии развиваются перья измененной структуры. Степень дефектности таких перьев находится в обратной зависимости от стадии их развития к моменту удаления щитовидной железы. Влияние атиреоза сказывается только на клеточном материале, входящем в данный момент в генеративную зону

перьевого пенька. Зависимость формирующихся структур пера от гормона изменяется в апикально-базальном направлении. Развитие перьев, фолликулы которых расположены в разных участках кожи, не в одинаковой степени зависит от физиологических изменений в организме, связанных с влиянием гормона щитовидной железы. Так, в развитии крупных перьев отмечается относительно менее выраженная зависимость от гормона. С течением времени перообразующая ткань тиреоидэктомированных птиц подвергается физиологическим изменениям, в результате которых зачатки перьев восстанавливают (но в сильно ослабленной степени) способность к развитию. Основным условием нормального развития перьев является относительная непрерывность гормонального влияния. В результате удаления щитовидных желез организм птицы лишается тиреоидного гормона и создаются условия, при которых исключено нормальное развитие новых перьев.

Лишение организма тиреоидного гормона может быть достигнуто в результате введения некоторых серосодержащих лекарственных веществ (сульфаниламиды и тиоуреаты). Мы не касаемся различных трактовок природы действия этих веществ (об этом см. Войткевич, 1949, 1957). Известно, что при введении названных антитиреоидных веществ наблюдается прогрессирующий дефицит тиреоидного гормона в организме; при этом микроскопическая картина щитовидной железы подобна наблюдаемой при функциональном истощении. При достаточной продолжительности введения препарата организм лишается тиреоидного гормона и наступает состояние общего атиреоза.

Приведенные выше данные относительно изменений перообразовательного процесса после удаления щитовидных желез в какой-то степени могли быть поставлены под сомнение в связи с возможным присутствием дополнительных участков тиреоидной ткани. Воздействие химическими антитиреоидными веществами исключает возможность такого рода сомнений. В этой связи становилась очевидной целесообразность изучения процесса перообразования при введении птицам более активных в антитиреоидном отношении препаратов: тиоурацила и метилтиоурацила.

В ряде работ Мицкевич (1947, 1949, 1957) испытал действие метилтиоурацила на зародышах разных птиц (куры, голуби, дрозды, чайки). Автор установил, что сравнительно непродолжительное введение названных препаратов достаточно для того, чтобы вызвать гипертрофию и гиперплазию щитовидных желез. В такого рода условиях экспериментального атиреоза отмечена задержка роста и дифференцировки птенцов, а также вылупления из яйца. Зародышевый пух был недоразвит. Торможение испытывает и рост маховых перьев, которые, как известно, у цыплят развиваются в зародышевый период жизни. Основываясь на этих данных, Мицкевич не склонен принять наше более раннее заключение (Войткевич, 1936) о неравнозначности тиреоидного гормона

в процессах развития птиц, отличающихся характером своего индивидуального развития (птенцовые и выводковые). В свое время мы установили, что щитовидные железы у представителей группы птенцовых птиц дифференцируются относительно поздно: в период, когда энергия общего роста уже в некоторой степени снижается. Кроме того, нами было показано (Войткевич, 1943, 1944б, 1945в), что полная тиреоидэктомия некоторых быстро развивающихся птиц не сопровождается значительной задержкой роста (бакланы) или рост вовсе не тормозится (скворцы). Напротив, торможение роста у молодых тиреоидэктомированных выводковых птиц оказывается колоссальным. Вместе с тем развитие покрыва у птиц обеих биологических групп в условиях атиреоза испытывает однотипные нарушения. Отсюда нами было сделано заключение о неодинаковом участии гормона щитовидной железы в росте птиц разных видов.

Эксперименты с применением антитиреоидных веществ были нами проведены на взрослых курах белых леггорнах и голубях декоративной расы. Под наблюдением было 11 петухов (7 в опыте и 4 в контроле), 4 курицы (2 в опыте и 2 в контроле) и 6 голубей (4 в опыте и 2 в контроле). Подоштные птицы в течение первых 15 дней получали два раза в день тироурацил: петухи по 300, куры по 200, голуби по 50 мг. В следующие 25 дней ежедневная дозировка тироурацила была удвоена. При каждом введении половина ежедневной дозы препарата заключалась в желатиновую капсулу и вводилась через пищевод в зоб (Войткевич и Костин, 1947).

К концу опыта щитовидные железы голубей увеличились в два раза по сравнению с контролем (вес обеих долей — 88,2 против 42,6 мг в контроле). Микроструктура желез оказалась сильно измененной (рис. 82 и 83). Стенки фолликулов в щитовидных железах кур и петухов, как правило, не спадались; полости фолликулов имели неправильную, часто звездчатую форму, коллоид отсутствовал (Войткевич, 1948а). Запустевание фолликулов в щитовидных железах голубей сопровождалось спадением фолликулярных стенок, что приводило к значительному уменьшению внутреннего диаметра. Реакция клеток эпителия в железах голубей была довольно однородной: высота эпителия составляла в среднем 8,19 против 3,83 μ в контроле. В противоположность этому у кур и, особенно, у петухов реакция в разных частях фолликула была неоднотипной: часть клеток резко изменялась, приобретая призматическую форму (до 18 μ), другие клетки оставались кубическими, или несколько уплощенными (3—4 μ). Средняя высота эпителия для каждой доли железы у подоштных петухов составила 11,81, у контрольных — 3,04, у подоштных кур — 7,93, у контрольных — 3,25 μ . Из сравнения микроструктуры щитовидных желез кур и голубей следует, что у тех и других щитовидные железы были сильно гиперплазированы и полностью

лишены коллоида, т. е. наблюдались признаки, аналогичные картине функционального истощения.

Достигнутое таким путем состояние общего атиреоза нашло адекватное отражение в скорости роста и характере развития



Рис. 82. Микроскопическая картина щитовидной железы контрольного голубя ($\times 360$)



Рис. 83. Микроскопическая картина щитовидной железы голубя, получавшего тиюрацил (фаза функционального истощения) ($\times 360$)

перьев у подопытных птиц. Рост зачатков перьев активизировался путем удаления сформированных перьев предыдущей генерации. За 10 дней до дачи препарата, а затем одновременно с его введением на разных птерилиях каждой птицы было выдернуто по два пера следующих партий: маховые первого порядка, кроющие маховых второго порядка, перья области зоба и седла. Через 10 дней было выдернуто еще по два пера каждой партии; то же самое было повторено через 20 и 30 дней. Наблюдения таким образом велись над перьями, развитие которых началось в различных условиях. Измерение растущих перьев производилось через день.

Влияние атиреоза сказалось неодинаково на перьях разных птерилий и на перьях одной птерилии, начавших рост через разные сроки после введения тиюрацила; отмечены и видовые различия. Нормальная скорость роста перьев на одноименных птерилиях у голубей и кур, как известно, не одинакова. Величина абсолютного и относительного прироста молодого пера в единицу времени у голубей значительно больше, чем у кур. В соответствии с этим рост одноименных перьев у голубей осуществляется в более короткий срок.

Нарушения в развитии перьев были более значительными у голубей, чем кур. Скорость роста перьев в опыте была ниже, чем

в контроле. При совпадении во времени начала роста зачатков и введения тиюрацила нарушения в формировании перьев выявились только во второй период развития. Если же началу роста перьевых зачатков предшествовал 10-дневный период введения тиюрацила, наблюдалось уже значительное торможение развития перьев. При дальнейшем увеличении продолжительности периода между введением тиюрацила и активизацией перьевых зачатков степень угнетения развития маховых и кроющих перьев не изменялась. В тех же условиях мелкие перья (область зоба и спины) не появлялись вовсе или сильно запаздывали в своем развитии. После прекращения дачи тиюрацила восстанавливалась нормальная скорость развития оставшейся части каждого пера. Если это делалось в момент, когда у подошвной птицы развивался большой участок пера, то происходил дополнительный рост, в результате чего окончательная длина пера оказывалась на 20—30% больше нормальной. Покоившиеся до этого зачатки мелких перьев начинали развиваться с нормальной скоростью.

У подошвных птиц новые перья имели суженные опахала: вершина опахала была заострена. Сцепление бородок в контурной части опахал мелких перьев отсутствовало в связи с редукцией крючочков, соединяющих бородки второго порядка. Муховой отдел у таких перьев был сильно редуцирован (рис. 84 и 85).

Влияние тиюрацила на развитие оперения у бурых леггорнов изучили Домм и Бливэсс (Domm a. Blivaiss, 1944, 1946) и Джуи (Juhn, 1944, 1946). Авторы отметили нарушения в регенерации новых перьев, аналогичные влиянию тиреоидэктомии. Так, скорость роста перьев области груди и седла у петухов бурых леггорнов снижается в 2—3 раза в сравнении с контролем. Округлые в норме перья заменяются на узкие ланцетовидные; сцепление бородок нарушилось. Характерный черный и пятнисто-коричневый рисунок покрова тела под влиянием тиюрацила заменился однотонной красно-бурой окраской. Я. М. Кабак и И. Н. Тальская (1956) в опытах на утках показали, что тиюреат ослабляет накопление в щитовидной железе радиоактивного йода, разрушающего ее паренхиму, и тем самым предотвращает дефицит в тиреоидном гормоне, что, в свою очередь, приводит к ослаблению нарушений в общем росте птиц и формировании их покрова.

Нарушения в скорости развития, в форме и структуре перьев при введении в организм анти тиреоидного вещества оказались тождественны тем, какие наблюдались ранее после полной тиреоидэктомии, вызываемой оперативным путем или под влиянием радиоактивного йода, а также в условиях функционального истощения щитовидных желез. Во всех случаях выявились однозначные топографические различия в реакции перообразующей ткани; зачатки крупных перьев сохраняли способность к развитию



Рис. 84. Мелкие перья птерилии туловища голубя

1 и 2 — область нижнего отдела спины; 3, 4, 5 — область зоба (1 и 3 — перья контрольных голубей; 2, 4 и 5 — перья голубей, получавших тиоурацил)

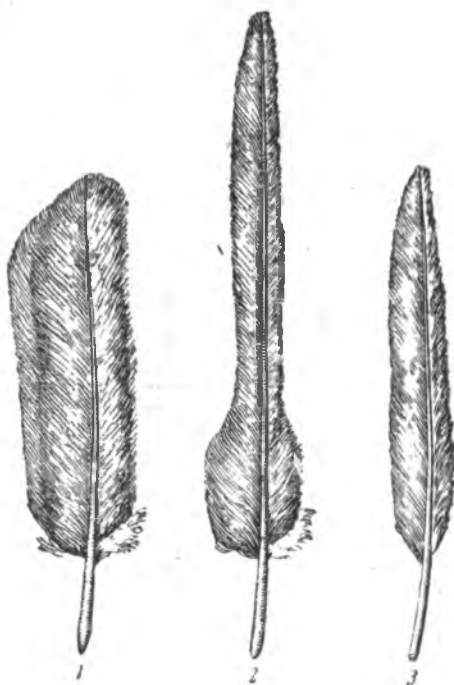


Рис. 85. Одноименные первостепенные маховые перья голубей

1 — перо, контрольной птицы; 2 — перо, верхняя часть которого развилась при введении тиоурацила, после же прекращения дачи препарата нижняя часть пера образовалась нормальной (общая длина пера превысила норму); 3 — перо, развившееся полностью при введении тиоурацила

в отсутствие гормона щитовидной железы. Мелкие перья, как правило, не развивались. Следовательно, независимо от способа, каким достигается состояние общего атиреоза организма, изменения в перообразовательном процессе имеют одинаковый характер.

СТРУКТУРА И РИСУНОК КОНТУРНЫХ ПЕРЬЕВ

Изменения в характере формирования и структуры перьев после тиреоидэктомии отражаются косвенно и на их рисунке. Отмечено и непосредственное влияние тиреоидэктомии на процессы, связанные с измененным меланогенезом и осаждением пигмента в структурных элементах перьев. После тиреоидэктомии, как и после кастрации, у некоторых птиц изменяется окраска перьев. Гринвуд и Блит (Greenwood a. Blyth, 1929) отметили в развивающихся перьях тиреоидэктомированных кур бурых леггорнов замену черного пигмента красным (в распоряжении авторов была одна тиреоидэктомированная курица). Подобные же изменения в пигментации покрова той же породы кур наступают при атиреозе, вызванном тиреоидэктомией (Domm a. Blivaiss, 1946; Juhn, 1944, 1946). Ослабление региональных различий в окраске перьев у уток после тиреоидэктомии описано Парксом и Сели (Parkes a. Selye, 1937) и Лекторским (1940).

Нами изучены изменения в форме, структуре и окраске перьев как у птиц с половыми различиями в оперении, так и у мономорфных. Об изменении размеров перьев после тиреоидэктомии можно судить на основании данных, представленных в табл. 14.

Т а б л и ц а 14

Размеры опахал первостепенных маховых, развившихся после тиреоидэктомии

Вид	Длина пера, мм		Ширина пера, мм	
	контроль	опыт	контроль	опыт
Куры	147,0	107,4	32,5	17,3
Утки	112,6	116,0	24,0	20,0
Голуби	98,3	89,0	28,3	14,5
Клесты	49,0	46,5	9,7	4,8
Зяблики	51,5	48,0	9,5	5,5
Воробьи	50,5	48,4	11,2	6,0
Галки	108,0	97,0	27,0	19,0
Жаворонки	56,0	46,5	14,5	6,3

Из табл. 14 видно, что длина опахала перьев, развившихся в условиях атиреоза, мало отличается от нормальной; ширина, напротив, уменьшается почти вдвое (рис. 86 и 76). Сужение опаха-

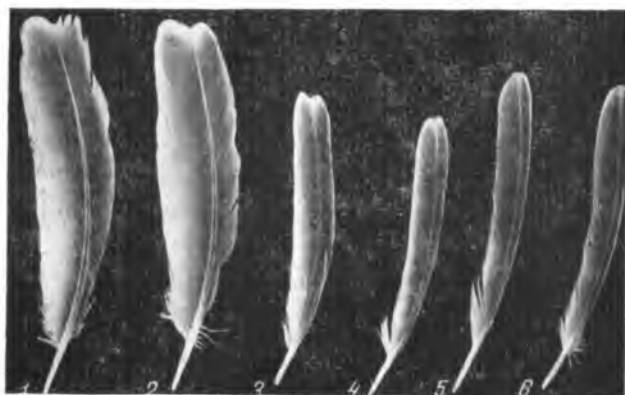


Рис. 86. Первостепенные маховые перья жаворонка
 Слева — два пера контрольной птицы; справа — четыре пера тиреоидэктомированной птицы

ла и часто его сильное заострение являются признаками, характерными для тиреоидэктомии. Такой же эффект отмечается и на перьях других птерилий (рис. 87 и 69). Сцепление бородок



Рис. 87. Перья кашюшона сороки
 Слева — перо контрольной птицы; справа — перо тиреоидэктомированной (сильное упрощение структуры)

в контурной части опахала крупных перьев слабее, чем в норме; в перьях туловища многих тиреоидэктомированных птиц сцепление бородок вовсе отсутствует, пуховая часть опахала сильно редуцирована. Аналогичные изменения формы и структуры перьев отмечены у подопытных кур и уток.



Рис. 88. Перья спинной птерилии кур

Слева — перо петуха; в середине — перо курицы; справа — перо тиреоидэктомированной курицы



Рис. 89. Перья грудной птерилии кур

Слева — контроль; справа — после тиреоидэктомии

У кур и петухов изменения в структуре перьев туловища проявляются в частичной редукции бородок второго порядка в контурной и особенно пуховой области опахала (рис. 88 и 89). Типичная в норме для верхней части перьев некоторых птерилий периферическая кайма (лишенная вторичных бородок) становится после тиреоидэктомии основным структурным образованием у таких перьев. Иногда кайма образуется на перьях тех птерилий, где в норме она отсутствует (рис. 90).

Изменение величины перьев является результатом недоразвития структурных элементов. Изучение микроструктуры перьев разных партий дало одинаковый результат. Для иллюстрации приводим микрофото одинаковых участков из контурной части опахала перьев верхнего отдела брюшной птерилии. Вторичные бородки более узкие, располагаются они на бородках первого порядка реже, чем в норме. Крючочки, являющиеся характерным образованием для вторичных бородок нормальных перьев, у подоштых птиц не развиваются (рис. 91, а, б, 92, а, б). Разница в структуре становится еще более отчетливой при сравнении между собой отдельных бородок (рис. 93, а, б). Данные об изменениях в микроструктуре перьев после тиреоидэктомии показывают, что бородки контурной части приближаются по своей архитектонике к пуховым. При тиреоидизации или при регенерации тиреоидной ткани развивающиеся перья приобретают нормальное строение, форму и окраску. Изменения в скорости роста, а также и структурные нарушения у крупных перьев, в отличие от мелких, выражены слабее. Редукция крючочков не так значительна, опахало менее плотно, чем в норме; стержень тоньше и легко ломается.

Рисунок и цвет крупных перьев мало изменяется после тиреоидэктомии. Металлический блеск на маховых перьях (грачи) сохраняется. Различные пигментные окраски обнаруживают разную реакцию. Так, перья птиц, имеющие постоянную однотонную



Рис. 90. Перья, взятые из области крестца петуха

Слева — контроль; справа — перо, с хорошо выраженной каймой, развившееся после тиреоидэктомии (отсутствует плотная часть и пуховой отдел опахала, бородки не сцеплены)

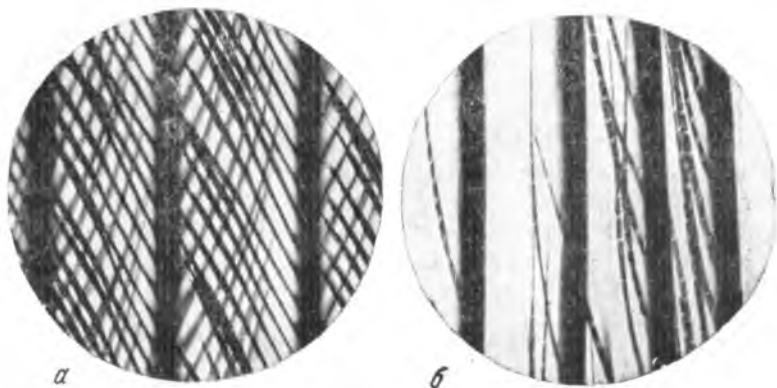


Рис. 91. Микрофотографии контурной части опахала пера брюшной птерилии петуха

a — контрольная птица; *b* — тиреоидэктомированная птица ($\times 70$)

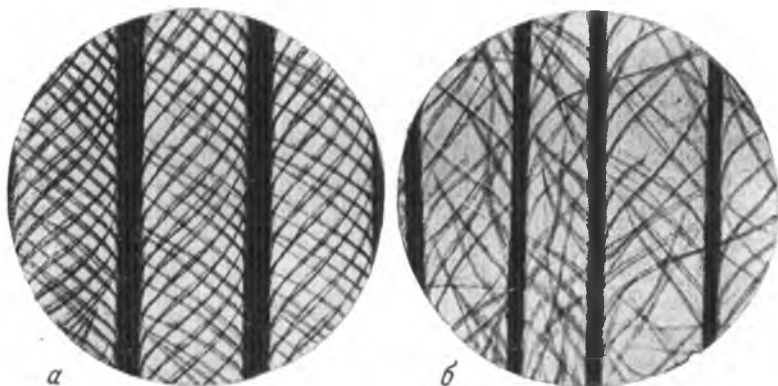


Рис. 92. Микрофотографии опахала пера с брюшной птерилии курицы

a — контрольная птица; *b* — тиреоидэктомированная птица ($\times 70$)

меланиновую окраску, не изменялись после тиреоидэктомии. Если в покрове паряду с черным имеются и другие цвета, изменения в окраске обнаруживаются. Это мы видим на примере окрашенных в серый цвет пуховых частей ряда перьев сороки; серая окраска исчезает и у тиреоидэктомированных сов. Отсутствие пигмента в нижнем участке опахал различных перьев не является следствием недоразвития структурных элементов. Это установлено, в частности, для оперения скворцов, у которых на брюшной стороне туловища перья имеют непигментированные белые кончики; после тиреоидэктомии непигментированная зона на каждом перье увеличивается, образуя белую кайму по периферии опахала.

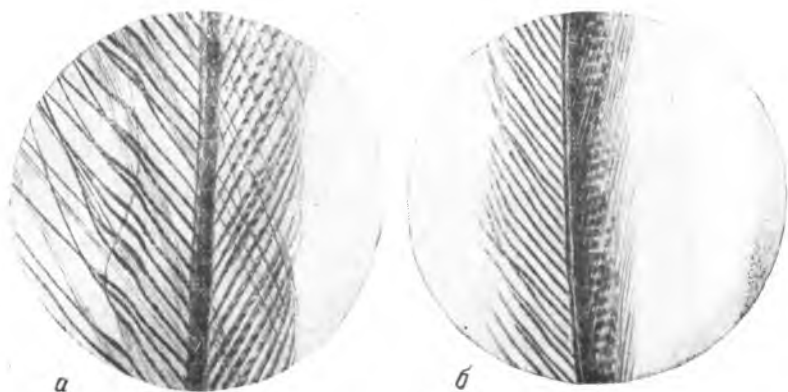


Рис. 93. Строение отдельной бородки первого порядка пера брюшной птерилии голубя

а — контрольная птица; *б* — тиреоидэктомированная птица (× 70)

Значительные изменения наблюдаются в оперении птиц, имеющих возрастные, сезонные и половые различия в окраске. Одним из таких примеров служит оперение ярких по окраске пород кур (например, куропатчатая итальянская). У таких птиц после тиреоидэктомии вместо черных перьев, пигментированных эумеланином, развиваются бурые перья, окрашенные феомеланином. Части разных перьев, окрашенные в норме в бурый цвет, после тиреоидэктомии приобретают более светлую окраску. В частности, это показано для перьев спины кур, имеющих на буром фоне опахала струйчатую коричневую окраску. Если путем оципывания вызвать рост новых перьев на брюшной птерилии или в другой области у петухов, а затем, через некоторое время, таких петухов тиреоидэктомировать, то верхние, развившиеся первыми части перьев будут иметь нормальную черную окраску, нижние части приобретут красновато-бурый цвет. При неполной тиреоидэктомии первыми изменяются структурные признаки. Изменения в окраске наступают при более значительном снижении концентрации гормона в организме. Это четко выявляется при изучении строения и окраски перьев переходного типа.

У птиц, обладающих перьями, окрашенными липохромами, после тиреоидэктомии наблюдается значительное посветление. Например, у самцов клестов в отсутствие гормона щитовидной железы красные перья груди заменяются на светло-желтые охристые. Известно, что липохромовая окраска отличается большой нестойкостью и может изменяться под влиянием других факторов (питание, освещение и т. п.).

Остается немного добавить к сказанному, чтобы описать изменения в окраске и общем рисунке покрова птицы при полном

атиреозе. Так, у кур (куропатчатые итальянцы) овальные перья спины самки имеют в норме частичный струйчатый рисунок на темно-буrom фоне. После тиреоидэктомии образуются ланцетовид-



Рис. 94. Первостепенные маховые перья курицы

Слева — контрольное перо; справа — перо, развившееся после тиреоидэктомии

ные перья, у которых на общем золотистом фоне контурной части опахала имеется лишь стержневой рисунок бурого цвета. Даже на маховых перьях струйчатый рисунок исчезает, заменяясь размытым коричневым (рис. 94). У петухов черный ромбовидный рисунок контурной части перьев спины и седла после тиреоидэктомии заменяется на узкий стержневой.

Есть основание считать подобное изменение рисунка специфическим результатом снижения окислительных процессов в организме при атиреозе. Возможно допущение, что такого рода изменения в рисунке находятся в зависимости от половых гормонов, влияющих, как известно, на формирование перьев у кур, обладающих половыми различиями в покрове. В этой связи следовало проверить наши выводы в опытах на птицах, лишенных половых различий в покрове, но обладающих перьями с отчетливым рисунком. С этой целью была произведена тиреоидэктомия сов двух видов (болотной и ушастой). Рисунок перьев сов варьирует на разных птерилиях от настольной полосы (нижняя сторона тела) до отчетливого поперечнополосатого рисунка (верхняя сторона).

Была произведена тиреоидэктомия годовалых и молодых заканчивающих рост птиц.

По весу и по внешнему виду тиреоидэктомированные совы мало отличались от нормальных. Удаление щитовидных желез не повлияло на формирование начавших развиваться до операции перьев, так как в тканях организма в течение некоторого времени тиреоидный гормон сохраняется. Перья более поздней закладки,

или искусственно вызванные к росту, после операции отличались от одноименных перьев тех же партий нормальных птиц.

Рассмотрим рисунки перьев только двух птерилий, наиболее отличающихся в норме. На рис. 95 представлены перья нижнего ряда кроющих второстепенные маховые болотной совы. В норме они имеют желтую окраску с оранжевым оттенком. Пуховая область окрашена темнее основного фона; верхняя часть опахала бурого цвета. На опахале располагаются две поперечные полосы и верхнее ромбовидное пятно. Перья тиреоидэктомированных сов короче и имеют ланцетовидную форму, пуховая область сильно редуцирована, распределение пигмента изменено. Основной фон пера становится светлее: лимонная окраска постепенно переходит в белую к основанию пера. Рисунок упрощается: бурый пигмент располагается только вдоль стержня пера и сходит на нет в основании опахала. В данном случае рисунок перьев спинной стороны тела (поперечнополосатый) становится подобным стержневому рисунку перьев брюшной стороны.

На рис. 96 представлены перья грудной области от нормальной ушастой совы и перья, регенерировавшие после тиреоидэктомии. Вместо тонких поперечных полос появляются незакономерно располагающиеся крапинки. Бурая наствольная полоса становится уже. Развитие рисунка перьев было прослежено и у двух сов, у которых из оставшегося случайно при операции кусочка тиреоидной ткани регенерировала щитовидная железа. Вначале, когда гормона было очень мало, структура и рисунок в вершинной части перьев развились такими же, как и у перьев при полном атиреозе. В нижележащих областях отмечается постепенный переход к нормальной структуре и окраске. Результаты наблюдений на совах позволяют заключить, что после тиреоидэктомии происходят посветление основного фона перьев, потеря окраски в пуховой части и упрощение рисунка. Такие изменения в распределении пигмента в перьях устраняются при наличии тиреоидного гормона в организме. Аналогичные результаты были получены и в ряде опытов на молодых и половозрелых скворцах (Войткевич, 1940 г, 3).

В ювенальном наряде скворец имеет однотонную серую окраску с бурым оттенком. В definitivoном покрове преобладает черный цвет. Кончики (3—4 мм) перьев слюны и головы имеют светло-бурюю окраску; на брюшной стороне вершины перьев (3—5 мм) белого цвета. Границы между различно окрашенными областями таких перьев ориентируются перпендикулярно к стержню пера. Непигментированные концы перьев хорошо видны на свежем пере после линьки. В дальнейшем кончики перьев постепенно обнаживаются, и к брачному периоду скворцы обычно имеют сплошь черные перья на нижней поверхности тела. Если щитовидные железы удалялись перед наступлением естественной линьки, подопытные птицы линяли, хотя и с некоторым запозданием. Наблюдения велись за покровом именно таких птиц.



Рис. 95. Перья нижнего ряда кроющие второстепенных маховых болотной совы
 Слева — пара контрольных перьев; справа — пара перьев, развившихся после тиреоидэктомии



Рис. 96. Перья грудной птерилии ушастой совы
 Слева — пара контрольных перьев; справа — пара перьев, развившихся после тиреоидэктомии

Наряд тиреоидэктомированных птиц отличался от нормального. Изменения отмечены как в структуре, так и в пигментации перьев. У перьев всех партий происходило недоразвитие бородок. Контурная часть пера становилась более рыхлой. Длина бородок первого порядка уменьшалась, в результате опахала в контурной и пуховой области сужались в полтора раза в сравнении с нормой.

Частичное недоразвитие структурных элементов приводило к уменьшению толщины пластинки опахала, особенно в пуховой части. Микроскопическое исследование показало, что размеры клеток, составляющих бородку, и их количество уменьшались. У мелких перьев брюшной стороны тела в периферической зоне контурной области произошла полная утрата бородок второго порядка. В результате в периферической части пера образовалась своеобразная кайма, похожая на кайму перьев области шеи и седла кур. Узкие ланцетовидные удлиненные перья свисали на теле птицы, отличая такой покров от обычного гладкого наряда нормального скворца. Подсчет бородок первого порядка показал, что изменение длины пера связано с увеличением их числа. В результате тиреоидэктомии происходит перераспределение «строительного» материала.

Тиреоидэктомия молодых птиц не предотвращает все же смелую ювенальную окраску перьев на дефинитивную. Изменения в окраске новых перьев имели примерно такой же характер, как и у взрослых птиц. Уклонения в распределении пигмента относятся главным образом к перьям туловища и шеи атиреоидных птиц. На перьях спины светло-бурая окраска распространялась на основания контурной части опахал в виде узкой полосы по краю пера. Это еще более выявилось на перьях брюшной поверхности. Непигментированная область охватывала в виде белой периферической каймы почти всю контурную часть опахала. Отношение площади непигментированной зоны к площади всего пера остается у тиреоидэктомированных птиц почти таким же, что и в норме; происходит лишь изменение в локализации белой окраски. Узкая кайма распространяется по обе стороны опахала на 11—12 мм вниз от кончика пера.

В результате таких изменений в структуре и окраске перьев наряд тиреоидэктомированных скворцов резко отличался от обычного. Просмотр коллекций Зоологического музея МГУ показал нам, что такого рода рисунок или близкие к нему уклонения в природе не встречаются. Мы полагаем, что рисунок покрова у скворца эволюционировал от продольного распределения различных окрашенных зон к поперечному. Выше были приведены данные, полученные на совах, в оперении которых после тиреоидэктомии происходила замена поперечнополосатого рисунка на более примитивный — продольный.

Общее заключение относительно данных, касающихся изменений структуры и рисунка перьев в условиях атиреоза, может быть резюмировано следующим образом. В отсутствие гормона недоразвиваются все структурные элементы пера. Уменьшается толщина бородок, стержня и очина. Крючочки на бородках второго порядка, обеспечивающие сцепление контурной части перьев, значительно редуцируются. Плотная часть опахала перьев тиреоидэктомированных птиц приближается по своей структуре к пуховой.

В большинстве случаев изменяется и рисунок пера. Слабо изменяются так называемые «структурные окраски». Эумеланиновая окраска у птиц, обладающих сезонными или половыми различиями в оперении, часто заменяется на феомеланиновую. Нарушения в распределении пигмента приводят к изменению рисунка пера. Разнообразные типы рисунка заменяются на более примитивный — узкий стержневой. Изменения структуры, окраски и рисунка, возникающие при недостатке или отсутствии в организме тиреоидного гормона, могут иметь место на любой стадии развития отдельных перьев. Обнаруживается неоднородность в «чувствительности» разных отделов формирующегося пера: дистальные части оказываются более устойчивыми, чем проксимальные. Принцип разнокачественности распространяется и на перьевые фолликулы разных участков тела: фолликулы крупных перьев устойчивее, чем фолликулы мелких. Рисунок пера не детерминируется в зачатке пера, а развивается в процессе формирования молодого пера (Войткевич, 1940в, 1947).

Наши данные относительно замены сложного рисунка перьев на более примитивный стержневой рисунок в условиях отсутствия тиреоидного гормона находятся в соответствии с наблюдениями за рисунками покрова у некоторых форм, обитающих в разных широтах. Имеется прямая зависимость в упрощении рисунка пера от ослабления интенсивности окраски. Так, у филинов и сычей при постепенном переходе от теплого климата к холодному темные наствольные поперечные полосы на перьях заменяются паствольной полосой или каплевидным пятном, т. е. рисунок становится более примитивным. Изменения в рисунке перьев нет оснований связывать только с систематическими особенностями разных видов птиц. Связь с видовыми особенностями оказывается тем более затруднительной, поскольку показано, что даже в пределах одного вида (у разных пород кур) имеются все варианты зависимости окраски оперения от гормона щитовидной железы. Нет пока достаточных данных для проведения соответствующих аналогий между результатами экспериментов и изменениями в рисунке перьев в процессе исторического приспособления разных видов к условиям среды. Вместе с тем очевидно, что выяснение причин возникновения рисунков разных типов возможно при учете роли гормона щитовидной железы. В частности, понятие о так называемом «независимом рисунке» должно быть пересмотрено, поскольку нет рисунков оперения, в которых бы не проявилось влияние гормона щитовидной железы.

СМЕНА ОПЕРЕНИЯ

Рассмотрим, как изменяются свойства перообразующей ткани к периодическому самообновлению в отсутствие гормона щитовидной железы. Шварц (Schwarz, 1930) отметил торможение юве-

нальной линьки у одной имевшейся в его распоряжении курочки, тиреоидэктомированной в возрасте 75 дней. Задержку первой линьки цыплят после удаления щитовидных желез наблюдали Лекторский и Кузьмина (1936б). При совпадении времени тиреоидэктомии с началом естественной линьки последняя в дальнейшем мало тормозилась. Если тиреоидэктомия была произведена до линьки, обновление оперения запаздывало.

В наших опытах у молодых скворцов, тиреоидэктомированных вскоре после вылупления, ювенальная линька началась с 10-дневным запазданием. У оперированных скворцов внутреннее маховое перо выпало, когда у контрольных на каждом крыле сменилось по 4 пера. Задерживалась и линька мелких перьев. У молодых голубей, тиреоидэктомированных в 25-дневном возрасте, также запаздывало наступление ювенальной линьки.

У оперированных утят ювенальная линька отсутствовала в течение 5-месячного периода наблюдений. Если же удаление щитовидных желез производилось значительно позже, например за 10—15 дней до начала линьки, смена оперения хотя и начиналась, но в дальнейшем протекала медленно. Присутствие гормона щитовидной железы необходимо для осуществления ювенальной линьки молодых птиц. Рассмотрим данные по линьке взрослых птиц.

В заметке, посвященной описанию эмфиземы у тиреоидэктомированного взрослого петуха кампина, Кру (Crew, 1927) отметил у последнего отсутствие линьки в течение года после операции. Наши опыты были проведены на курах в возрасте от 8 месяцев и старше (род-айланды и белые леггорны). Было оперировано 14 петухов и 11 кур, из которых у 6 петухов и у 6 кур щитовидные железы были удалены полностью. Если операция производилась за 5—6 месяцев до начала естественной линьки, смена перьев не происходила. Так, например, у двух кур линька не была отмечена в течение 13 месяцев после удаления щитовидных желез. Если же оперировались птицы, начавшие линять, то смена перьев при этом не прекращалась, но испытывала задержку. Очередное маховое перо выпадало через значительный промежуток времени, и за ним еще одно, затем линька прекратилась. Смена перьев возобновлялась после введения препарата щитовидной железы.

Е. Светозаров и Г. Штрайх (1940б) производили тиреоидэктомию домашних уток за два месяца до наступления летней линьки. Наблюдения, продолжавшиеся около года, показали отсутствие линьки у подопытных птиц. Птицы сохраняли старый, сильно обношенный перьевой покров. Случайно выпавшие под влиянием механических воздействий перья заменялись очень медленно новыми дефектными перьями. Хён (Höhn, 1949) тиреоидэктомировал трех диких уток за два месяца перед первой брачной линькой и не отметил заметных отклонений в ее дальнейшем течении. Автор не проверил позже полную удаленность тиреоидной ткани.

Тиреоидэктомированные взрослые почтовые голуби находились под нашим наблюдением в течение 11—18 месяцев (Войткевич, 1940 д). Часть операций была проведена после окончания очередной линьки и примерно за 8 месяцев до начала следующей линьки. 3 подопытных голубя совсем не линяли в течение 16 месяцев. Смена маховых перьев у 11 тиреоидэктомированных голубей началась почти одновременно с линькой 12 контрольных птиц

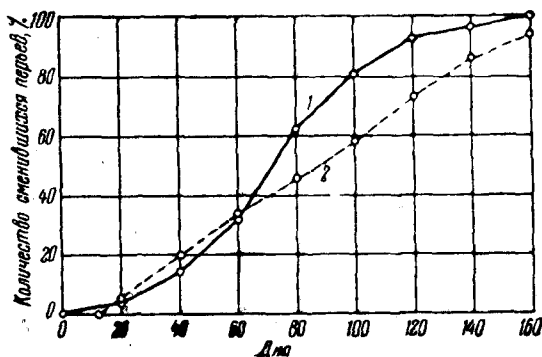


Рис. 97. Линька пер востепенных маховых перьев у почтовых голубей
1 — контрольные птицы; 2 — тиреоидэктомированные

(рис. 97). В дальнейшем разница касалась интенсивности процесса и количества сменявшихся перьев. В первые два месяца линька первостепенных маховых протекала с такой же скоростью, как и в контроле. Затем у тиреоидэктомированных птиц смена перьев замедлилась. Особенно заметным отставание линьки было на птерилиях туловища и шей, где, наряду с новыми узкими дефектными перьями, продолжительное время сохранялись старые перья. Второстепенные маховые, начинающие линять поздно, обновились только наполовину. Следовательно, у птиц, лишенных щитовидной железы, линька полностью не заканчивалась. Введение тиреоидина восстанавливало способность к продолжению линьки.

Результаты опытов тиреоидэктомии на домашних птицах (куры и голуби) позволяют заключить, что в отсутствие щитовидной железы линька не происходит или задерживается. Сроки тиреоидэктомии в отношении начала естественной линьки имеют значение для такого результата. Не исключены видовые различия в реактивности перообразующей ткани к тиреоидному гормону. Индивидуальные различия в реакции на тиреоидэктомии могут быть поставлены в связь с одомашниванием. Известно, что сроки и интенсивность естественной линьки контрольных домашних птиц подвержены значительным вариациям. Этим аргументировалась целесообразность проведения аналогичных опытов на диких формах. Обновление покрова у диких видов более четко

ограничено во времени, менее подвержено индивидуальным вариациям и характеризуется типичной для вида интенсивностью.

Эти соображения побудили нас провести опыты тиреоидэктомии на скворцах. Всего было оперировано 59 скворцов, из них 18 погибли, у 17 позже были обнаружены регенераты тиреоидной ткани и 24 скворца были тиреоидэктомированы полностью. 8 неоперированных птиц и 17 скворцов, у которых щитовидные железы регенерировали, служили контролем. С целью максимального увеличения срока между временем операции и началом естественной линьки 1-я группа скворцов была тиреоидэктомирована сразу по прилете с зимовки (начало апреля). Скворцы 2-й группы были оперированы в начале мая, 3-й в июне. 24 тиреоидэктомированных скворца распределялись по этим группам следующим образом: в 1-й — 12 птиц, во 2-й — 5 и в 3-й — 7. Продолжительность наблюдений за подопытными птицами составила 16 месяцев. На рис. 98 в виде кривых показано течение линьки у скворцов 2-й, 3-й и контрольной групп. Данные относительно линьки птиц 1-й группы на рисунке не представлены, так как птицы этой группы совсем не линяли: ни в период линьки контроля, ни впоследствии (рис. 99). У птиц, тиреоидэктомированных позже (2-я группа), линька имела место, но началась она с запозданием. Закономерность в смене маховых у некоторых птиц была нарушена: иногда на одном крыле одновременно выпадали по 2 или по 3 маховых пера. Смена перьев у скворцов 3-й группы началась почти одновременно с линькой контрольных птиц, протекала в дальнейшем с более высокой скоростью, чем в контроле.

Таким образом, у птиц одного вида следствия тиреоидэктомии оказываются разными в зависимости от срока операции, особенно в связи с сезонной линькой. Линька отсутствует, если удаление щитовидных желез производится задолго до ее начала (отметим при этом, что обновление покрова не происходило у имевшихся в нашем распоряжении 3 перепелов, тиреоидэктомированных задолго до линьки). Линька наступает, но с запозданием, если время между ее началом и операцией составляет не менее половины продолжительности периода линьки. При операциях, производимых перед началом сезонной линьки, последняя имеет небольшие отклонения от нормы — смена отдельных перьев запаздывает. Отсутствие или торможение линьки у тиреоидэктомированных птиц объясняется изменениями свойств перьевых зачатков в условиях атиреоза. Свойства перьевых фолликулов, в частности крупных партий, не изменяются в такой степени, что они полностью теряют способность к росту. Например, у тиреоидэктомированных скворцов 1-й группы, у которых линька отсутствовала, оказалось, что удаление крупных перьев как во время естественной линьки, так и в иное время не исключает развития новых перьев. При этом начало развития перьев и рост новых перьев испытывает сильное угнетение. В то же время этим фактом подтверждается

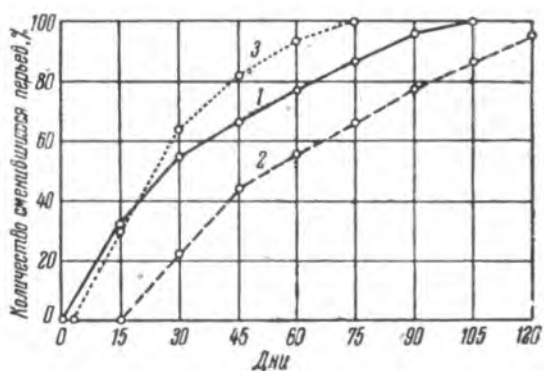


Рис. 98. Линька первостепенных махов скворцов

1 — контрольные птицы; 2 — тиреоидэктомированные во время «критического периода»; 3 — тиреоидэктомированные непосредственно перед началом естественной линьки (птицы, тиреоидэктомированные задолго до естественной линьки на рисунке не представлены, так как они не линяли)



Рис. 99. Крылья скворцов

Слева — контроль; справа — тиреоидэктомированная птица через 10 месяцев после несостоявшейся линьки

способность к пролиферации перьевых зачатков у нелиняющих скворцов. Следовательно, причина отсутствия линьки заключается не только в изменении локальных свойств перообразующей ткани, но и в общих физиологических сдвигах в организме, наступающих в результате тиреоидэктомии.

Добавим далее, что тиреоидэктомия, произведенная во время начавшейся линьки, вызывает только временное торможение смены перьев. Подтверждают это дополнительные опыты, проводившиеся на линяющих скворцах и сороках, давшие однозначные результаты. Под опытом были взрослые сороки в возрасте одного года, воспитывавшиеся до этого в лаборатории (Войткевич и Васильев, 1939). Удаление щитовидных желез было произведено после начала линьки, когда на каждом крыле сменялось по одному маховому перу. Подсчет вышедших и обновленных перьев позволил установить, что линька у подопытных птиц задержалась на три недели. Позже она возобновилась, но протекала медленнее и закончилась с запозданием (рис. 100).

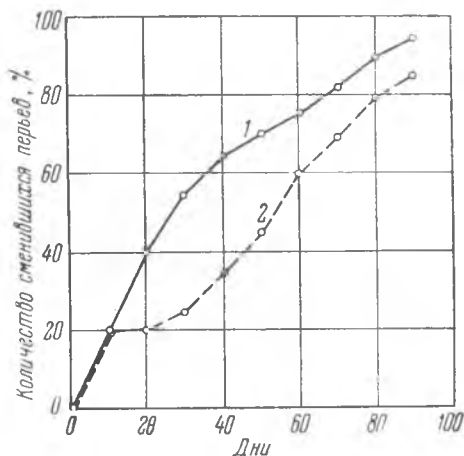


Рис. 100. Линька первостепенных маховых перьев сорок

1 — контроль; 2 — тиреоидэктомизированные птицы (удаление щитовидных желез было произведено после того, как сменялись два маховых пера)

100). Новые перья отрастали измененными и поэтому внешний вид перелинявших птиц отличался от контрольных (рис. 101).

Заслуживает особо быть отмеченным тот факт, что те скворцы и сороки, которые были тиреоидэктомизированы год назад в период линьки, теперь вовсе не линяли. Только введение тиреоидина восстанавливало полностью способность к смене перьев.

Демонстративность наших данных не снижается, как мы полагаем, в свете полученных позже несколько противоречивых результатов экспериментов по влиянию антитиреоидных веществ на течение экспериментальной линьки. В свое время наши попытки задержать линьку линяющих голубей и кур путем дачи тиоурацила оказались безуспешными (Войткевич и Костин, 1947). Рассмотренные выше данные дают основание для объяснения, почему дача линяющим птицам тиоурацила оказалась не эффективной в отношении к уже протекавшему процессу естественного обновления покрова. По существу такой же результат

дает и оперативное удаление щитовидных желез у птиц, вступивших в период линьки. Аналогичный эффект при использовании тиоуреатов наблюдали в экспериментах на курах Глазнер и Джулл (Glazener a. Jull, 1946), Перек и Салмен (Perek a. Sulman 1947) и на голубях Кобаяши (Kobayashi, 1952). Более того, у отдельных птиц под влиянием тиоуреата наблюдалось некоторое ускорение линьки. В этих работах отмечается снижение уровня



Рис. 101. Перелинявшие сороки
Справа — контроль; слева — тиреоидэктомированная птица

основного обмена у подопытных птиц. Однако при этом не наблюдалось торможения линьки. Вывод авторов о возможности линьки и при депрессии щитовидной железы суждается, конечно, в дополнительном объяснении, поскольку картина возбужденной тиоуреатом железы не укладывается в представление об ее угнетенном состоянии (Войткевич, 1957).

Результаты наблюдений над тиреоидэктомированными птицами позволяют говорить о связи между сезонными явлениями в перообразующей ткани и функцией щитовидной железы. Присутствие тиреоидного гормона в организме является необходимым условием для осуществления физиологических процессов, обуславливающих периодическое обновление покрова у птиц. Значение гормона щитовидной железы в этих процессах не тождественно в период до линьки и во время линьки (Войткевич, 1940б). Чем раньше произведено удаление щитовидной железы, т. е. чем более продолжительным был период времени между операцией и началом естественной линьки, тем значительнее оказывается в дальнейшем

торможение смены перьев. Тиреоидэктомия, произведенная перед началом линьки, совсем не оказывает влияния на ее дальнейшее течение. Отсюда мы делаем заключение о неравнозначности отдельных периодов во время линьки в отношении участия в ней гормона щитовидной железы. В предшествующий линьке период в перообразующей ткани создаются условия для реализации потенций перьевых зачатков к развитию. Наступившая линька может в дальнейшем протекать и в отсутствие тиреоидного гормона. Во время линьки гормон необходим для поддержания тех обменных процессов, которые обеспечивают формирование новых перьев. Тиреоидный гормон, включаясь в качестве одного из звеньев в цепь процессов, подготавливающих перьевые фолликулы к развитию, вместе с тем не является необходимым условием для реализации всего процесса линьки.

Следовательно, уже на данном этапе нашего экспериментального анализа можно заключить, что щитовидная железа не является основным и тем более единственным фактором, определяющим процесс сезонной линьки. Полученные нами данные показывают, что отсутствие линьки у тиреоидэктомированных птиц не является результатом изменений только местных свойств перообразующей ткани (так как перьевые зачатки всегда сохраняют способность к пролиферации), а связано главным образом с более общими изменениями, наступающими в организме при недостатке или отсутствии гормона щитовидной железы.

ВВЕДЕНИЕ ГОРМОНА ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ (ТИРЕОИДИЗАЦИЯ)

Опыты по искусственной тиреоидизации с целью компенсации экспериментальной недостаточности в тиреоидном гормоне частично уже были описаны в предшествующем разделе. Представляло интерес в качестве следующего шага в изучении гормональной обусловленности морфогенного процесса проследить влияние избыточной обогащенности организма гормоном на перообразование.

В этой постановке не являлось существенным, каким способом будет вызван гипертиреоз: путем ли стимуляции функции собственной щитовидной железы или в результате введения одноименного гормона в организм извне. Первый путь был более физиологичен, но в свете поставленной задачи он представлял известные неудобства, так как при этом исключается возможность широких вариаций в изменении количества гормона, что обуславливается функциональными свойствами щитовидной железы, неодинаковыми и у птиц разных видов. Поэтому было целесообразнее прибегнуть к введению гормонального препарата, что позволяло в широких пределах произвольно изменять уровень

насыщенности организма гормоном. Применение экспериментального гипертиреоза в качестве самостоятельной методики исследования не дает достаточных оснований для экстраполяции экспериментальных данных на действительные отношения между перообразованием и гормоном щитовидной железы в организме. Использование этой методики допустимо лишь в качестве одного из этапов исследования, отнюдь не имеющего самостоятельной роли и следующего логически после опытов гипо- и атиреоза. В этой связи опыты по экспериментальному гипертиреозу должны были способствовать дальнейшей детализации физиологических отношений между перообразованием и функцией щитовидной железы.

Для вызывания искусственного гипертиреоза использовался порошкообразный препарат сушеной щитовидной железы (тиреоидин), вводимый птицам через рот в различных дозировках. Следует обратить внимание на состояние собственной щитовидной железы птиц в условиях такого рода гипертиреоза. Микроскопические исследования и биологическое тестирование щитовидных желез, неоднократно проводившееся на массовом материале птиц разных видов, согласованно показали переход железы в состояние гипофункции (Войткевич, 1935б; 1936в, г, е; 1938в; 1945д). В фолликулах накапливается много коллоида; эпителий уплощается, в его клетках отсутствуют признаки секреции; выведение гормональных начал из железы в кровь тормозится. Тиреоидная ткань в таком состоянии обладает сильным биологическим действием в известном тесте на личинках амфибий. Данные гистологического изучения и биологического тестирования щитовидных желез тиреоидизированных птиц согласованно показывают, что возможные изменения в перообразовательном процессе в условиях искусственного гипертиреоза должны быть отнесены не за счет сдвигов в функции собственной щитовидной железы птиц, а поставлены в связь с влиянием одноименного гормона, введенного извне. Эта особенность должна учитываться при объяснении описываемых ниже явлений (см. также сводку Мицкевича, 1935).

РАЗВИТИЕ ЮВЕНАЛЬНОГО И ДЕФИНИТИВНОГО ОПЕРЕНИЯ

Развитие сформировавшихся зачатков ювенальных перьев стимулируется гормоном щитовидной железы. Криженецкий (Krizenecsky, 1926, 1927, 1929а, б) в опытах на цыплятах разных пород показал, что рост зачатков может быть стимулирован в условиях гипертиреоза только у поздно оперяющихся птиц (виандоты, плимутроки), у рано оперяющихся (леггорны) стимуляция отсутствует или проявляется слабо. Различия в сроках развития оперения у разных форм птиц зависят от свойств перообразующей ткани, изменяющейся в онтогенезе.

Наши опыты показали, что перьевые зачатки, закладывающиеся в разное время, неодинаково реагируют на изменения концентрации гормона щитовидной железы. Разнокачественность перьевых фолликулов показана для птиц разных пород или видов, но также и в отношении разных птерилий одной птицы (Войткевич, 1934б, 1938а, 1939б). В опытах использовались молодые голубята, тиреоидизация которых была начата с 3-дневного возраста и продолжалась 12 дней. Известно, что у голубят первыми появляются пеньки на спинной и плечевой птерилиях, на наружной стороне крыльев и в области хвоста; развитие оперения на птерилиях бедра, боков и внутренней стороне крыла запаздывает на несколько дней. Такой ссылкой мы отмечаем, что к началу опыта на одних птерилиях началось развитие перьев, на других — нет.

У подопытных птиц крупные перья, начавшие рост до тиреоидизации, развивались так же, как и в контроле. При сравнении птерилий бедра, боков, туловища и нижней поверхности крыльев, на которых пеньки развиваются сравнительно поздно, тиреоидизация ускоряет рост перьев. Пеньки молодых перьев в опыте были на 5—7 мм длиннее, чем у контрольных птиц. В то время как у контрольных голубей опахала еще не развернулись, в опыте они имели длину 3—5 мм. Такая разница в эффекте тиреоидизации в отношении разных птерилий должна быть отнесена на счет изменений свойств перьевых фолликулов в процессе развития перьев. Поздние фазы развития перьев в оптимальных условиях протекают с высокой интенсивностью, и избыток тиреоидного гормона существенно не отражается на их росте (Войткевич, 1936е).

Стимулирующее действие гормона собственной щитовидной железы птицы на развитие ювенальных перьев было показано в опытах Б. Г. Новикова (1936а). Он производил обменные пересадки участков кожи у цыплят плимутроков разного возраста, которые, как известно, оперяются поздно. При трансплантации кожи от молодого цыпленка на более взрослого отмечается влияние нового хозяина. Начало развития перьев на трансплантате сдвигается на более ранний срок, что характерно для тиреоидной стимуляции. При переносе кожи от взрослых цыплят на более молодых развитие оперения происходит так же, как и у более взрослых цыплят. Это является дополнительным подтверждением изменения свойств перообразующей ткани в связи с возрастом птицы.

Гормон щитовидной железы оказывает положительное влияние также и на развитие перьев взрослых птиц. Ларионов (1934), Ларионов и Кузьмина (1931), Ларионов, Войткевич и Бельский (1934) измерением развивающихся перьев у голубей и снегирей установили, что под влиянием гормона щитовидной железы начало развития перьев сдвигается на более ранний срок, хотя

дальнейший рост происходит с такой же скоростью, как и в норме. Аналогичную стимуляцию роста перьев под влиянием тиреоидизации наблюдали у индеек Хэрдести (Hardesty, 1934, 1935) и у кур Хоскер (Hosker, 1936а, б). Бливэсс (Blivaiss, 1946) показал, что под влиянием тироксина может быть ускорена регенерация новых перьев как у нормальных кур, так и тиреоидэктомизированных.

В отличие от этих опытов, где было изучено влияние гормона щитовидной железы на готовые перьевые зачатки, было намечено проследить влияние гормона на процесс формирования зачатков, закладка которых, как было показано выше, может происходить и в отсутствие гормона щитовидной железы. С этой целью производилась тиреоидизация голубей, у которых предварительно был вызван рост перьевых зачатков путем выдергивания незрелых перьев предшествующей генерации. У подопытных голубей на разных птерилиях удалялись молодые пеньки на 12-й день развития. Одновременно половине птиц стали вводить тиреоидин (по 100 мг ежедневно). Закладка зачатков перьев у одной группы птиц происходила в условиях избыточной концентрации гормона в организме, у другой — в обычных условиях. О скорости закладки мы судили по появлению вершин пеньков из сумок. Дальнейший рост пеньков учитывался путем периодических измерений.

В табл. 15 приведены результаты измерения перьев трех разных партий (на 16-й день от начала роста).

Т а б л и ц а 15

Размеры перьев голубей в условиях тиреоидизации.

Партия перьев	Длина пера, в мм		Длина опахала пера, в мм	
	контроль	гипертиреоз	контроль	гипертиреоз
Маховые	34,7	45,2	7,8	15,8
Кроющие маховые	21,3	32,0	6,3	13,8
Рулевые	24,2	32,7	3,2	8,5

Длина пеньков у тиреоидизированных птиц превышает на 12—15% длину пеньков в контроле, тогда как при аналогичных условиях стимуляция развития готовых зачатков составляет только 3—4%. Следовательно, в условиях обогащения организма гормоном щитовидной железы закладка зачатков перьев стимулируется, т. е. она осуществляется в более короткий срок, чем в норме. Высокую реактивность перьевых зачатков по отношению к тиреоидному гормону отметили в свое время Джун и Барнес (Juhn a. Barnes, 1931) и Дэнфорт (Danforth, 1933, 1937а, б). Позже Джун и

Хэррис (John a. Harris, 1955) показали, что специфическое влияние тироксина сказывается на свойствах перьевых зачатков и при локальных инъекциях гормона в перьевые фолликулы.

В дальнейших опытах влияние тиреоидного гормона было прослежено на поздних стадиях роста перьев. Оказалось, что развитие перьев может быть стимулировано только в тех случаях, когда искусственная тиреоидизация совпала во времени или предшествует началу роста перьевых зачатков. Введение тиреоидина после начала роста перьев не влияет на интенсивно протекающий процесс развития оперения у нормальных птиц и резко стимулирует перообразование у тиреоидэктомированных.

Следовательно, тиреоидное воздействие изменяет скорость развития перьев только на самых ранних стадиях, что приводит к сдвигу кривой роста. Позже ткани формирующегося пенька изменяются таким образом, что высокий уровень обмена веществ не вызывает соответствующего ускорения дифференцировок структуры пера. В условиях искусственного гипертиреоза реакция развивающегося ювенального покрова имеет много общего со свойствами последующих дефинитивных генераций перьев.

СТРОЕНИЕ, ОКРАСКА И РИСУНОК ПЕРА

Сведения относительно процесса дифференцировки, т. е. образования структуры, окраски и рисунка перьев в условиях гипертиреоза основываются на большом экспериментальном материале наших предшественников. Новые перья, развившиеся в условиях высокой концентрации гормона щитовидной железы, оказываются несколько короче нормы, но с более широким опахалом. Пуховая часть у опахал таких перьев развита больше по размерам, чем в норме (Завадовский, 1923, 1924а, б, в, 1925; Giacomini, 1924, 1926; Podhradsky, 1926; Křiženecký, 1927; Schwarz, 1930; Gericke, 1934; Hukes, 1934; Prawochenski a. Slizynski, 1934; Штрайх и Светозаров, 1938; Войткевич, 1938 г., 1940 в; Лекторский, 1940; Greenwood a. Blith, 1929, и др.). Подобные изменения более значительны у птиц, обладающих половым или сезонным диморфизмом. У таких птиц однократная инъекция тироксина вызывает развитие удлинённых первичных бородок, что влечет увеличение ширины опахала в участке, который формируется в данный момент. При введении очень больших доз препарата, вызывающих явную общую интоксикацию, например 20—30 г на курицу, происходит как бы извращение эффекта, и новые перья развиваются более узкими.

Изменение формы перьев было отмечено нами на голубях, не обладающих, как известно, половыми различиями в оперении. Оказалось, что в условиях продолжительного гипертиреоза многократное ощипывание незрелых перьев одних и тех же партий приводит к изменению величины и формы новых перьев (табл. 16).

Длина, ширина и площадь опахал контрольных перьев и перьев третьей генерации, развивавшихся в условиях хронического гипертиреоза (средние цифры для одного пера)

Партия перьев	Длина, в мм		Ширина, в мм		Площадь, в мм ² (измерено планиметром)	
	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
Маховые первого порядка	108,2	89,7	27,2	17,5	2275	1325
Маховые второго порядка	85,7	74,8	25,8	18,2	1695	1085
Кроющие второ- степенных махо- вых	67,5	53,0	23,2	18,0	1490	870
Нижний отдел спины	41,2	20,7	18,3	11,8	590	235
Верхний отдел спины	27,2	18,3	26,5	10,0	420	135

Одновременно с уменьшением величины перьев изменяется соотношение между основными частями опахала. Пуховый отдел увеличивается за счет контурного. Гипертрофия пуховой части перьев при тиреоидизации большими дозами была описана у кур Криженецким (Kříženecký, 1927, 1932). Наряду с увеличением пухового отдела опахала происходит как бы размягчение части боронок контурного отдела. В контурной части опахала увеличивается наклон первичных боронок по отношению к стержню пера. Нередко наблюдается уродливое дихотомическое ветвление отдельных боронок первого порядка, что никогда не отмечается в опахалах перьев в норме. В условиях гипертиреоза недоразвиваются крючочки на боронках второго порядка, что усиливает рыхлость контурной части опахала. Частичная редукция крючочков объясняется недостатком питания быстро растущих в условиях гипертиреоза частей пера. Известно, что в таких условиях процессы диссимиляции преобладают над ассимиляцией, что является причиной прогрессирующего голодания, приводящего в отдельных случаях к гибели птицы.

Под влиянием больших доз тиреоидина у подопытных птиц нарушается ряд жизненно важных отправления. Так Б. М. Завадовский (1925) отметил при этом ряд невропатологических явлений. Оказалось далее, что у децеребрированных кур реакция депигментации перьев на большие дозы тиреоидина выражена слабее, чем у нормальных (Баяндуров и Пегель, 1938). Такого рода общие изменения в организме при искусственном гипертиреозе, отражающиеся на формировании структуры перьев, имеют влияние на

меланогенез и пигментацию. При больших дозах гормона наблюдается полная или частичная депигментация развивающихся перьев (Завадовский, 1924в, 1925, 1927; Завадовский и Белкин, 1929; Войткевич 1936е, 1938ж, и др.). Б. П. Хватов (1935) и Н. А. Распопова и Б. П. Хватов (1935), изучая строение перьев кур, развивающихся при условиях гипертиреоза и некоторых других воздействиях, показали, что депигментация связана с рядом нарушений в формировании структуры (см. также Juhn, 1933, а, б; Juhn a. Fraps, 1934, а, б; Лапинер и Радзивон, 1934; Kratzig, 1937). Частичная депигментация перьев отмечена и у цыплят, выведенных из яиц кур, подвергшихся тиреоидизации большими дозами. Гистогенез окраски перьев и феномен депигментации при гипертиреозе у кур были тщательно изучены Хватовым (1935).

Хорошо известна роль нервной регуляции в функции хромофоров кожи у низших позвоночных. Есть основание допустить, что влияние гормона щитовидной железы на пигментацию перьев осуществляется с участием симпатического отдела нервной системы. Согласно данным Вильтера (Vilter, 1935), при тиреоидном воздействии у всех позвоночных животных возбуждение симпатической нервной системы тормозит меланогенез в пигментных клетках, уменьшает активность меланоцитов, что приводит к депигментации эпидермальных структур. Поэтому нет основания принять утверждение Завадовского (1924в), что депигментация является специфической реакцией молодого пера на тиреоидное воздействие. Правильнее смотреть на такое явление как на неспецифический результат общих патологических изменений в организме при высоком уровне гипертиреоза.

При умеренных дозировках тиреоидина депигментации не происходит, напротив, имеет место усиление меланиновой окраски. При тиреоидизации птиц, перья которых в норме имеют наряду с черным пигментом и коричневую окраску (бурые леггорны, фазаны), происходит увеличение размера участков, окрашенных черным пигментом за счет уменьшения бурой окраски (Завадовский и Белкин, 1929; Войткевич, 1938ж). У селезней, в условиях гипертиреоза, происходит развитие черной окраски на перьях верхнего отдела брюшной птерилии взамен обычного серого струйчатого рисунка (Штрайх и Светозаров, 1938). В последующих работах Чу (Chu, 1940), Эмменса и Паркса (Emmens a. Parkes, 1940), Джун (Juhn 1947, 1954), Гальяна и Перо (Gallien a. Pero, 1950) был более подробно изучен феномен гипермеланизации у гипертиреоидных птиц (в экспериментах на нормальных, тиреоидэктомированных или получающих тиреоид). При невысоком уровне гипертиреоза активизируется функция меланоцитов, как и многих других клеточных элементов. В более новых работах Тринкаус (Trinkaus, 1948—1953) и Тонутти (Tonutii, 1956) приводятся убедительные данные, показывающие положительное влияние на дифференцировку меланобластов в меланоциты и

функциональную активизацию последних. Мэркерт (Markert, 1948) сопоставил влияние антитиреоидных веществ и тироксина на синтез меланина и активность меланоцитов в культуре *in vitro* и показал специфичность в действии тиреоидного гормона.

Изменения в осаждении пигмента на формирующиеся структуры пера обуславливают изменения в рисунке перьев и покрова. При умеренном гипертиреозе феомеланиновая окраска замещается на эумеланиновую (черную). Изменения в рисунке перьев под влиянием тиреоидного гормона в небольших дозах можно наблюдать у диморфных пород кур через два дня от начала опыта. Порог реакции отдельных частей пера находится в прямой зависимости от скорости их роста при нормальном развитии (Stadie, 1938). При малых дозах гормона образование черного пигмента наблюдается только в виде узких полос на обеих сторонах опахала пера, ширина черной полосы увеличивается соответственно с повышением в определенных пределах концентрации гормона в организме.

Усиление эумеланиновой пигментации наблюдается также и у кур тех пород, у которых отсутствуют половые и сезонные различия в окраске перьев, например у плимутроков. У этих птиц в условиях гипертиреоза увеличиваются размеры черных поперечных полос на перьях. Границы полос делаются менее четкими и рисунок пера варьирует от сплошного черного до размытого полосатого. Достаточно одной инъекции тироксина, чтобы вызвать на перьях плимутроков увеличение ширины черной полосы на развивающемся перье (Montalenti, 1934). Большая разовая дозировка тиреоидина вызывает образование сплошной поперечной темной полосы и на развивающихся перьях брюшной птерилии селезенья (Штрайх и Светозаров, 1938). Аналогичное усиление пигментации наблюдается и в перьях с липохромовыми окрасками в условиях их развития в период экспериментальной линьки, вызванной тироксином (Drisen u. Völker, 1953).

Если в условиях атиреоза у диморфных птиц наблюдается ослабление пигментации покрова и сглаживание контрастных различий в рисунке на дорсальной и вентральной сторонах тела, то и в условиях гиперпигментации, вызванной тиреоидным гормоном, имеет место ослабление региональных различий в покрове. Здесь уместно напомнить и более старые данные первых экспериментов, отметивших изменения в рисунке перьев при гипертиреозе и склонных объяснить такой эффект омолаживанием птицы или индукцией самочьих признаков в оперении самца (Torrey a. Horing 1922, 1925 a, б; Horing a. Torrey, 1923; Cole a. Reid, 1924; Cole a. Hutt, 1929; Grew, 1925; Champy et Morita, 1928). Позже природу региональности в рисунке покрова в свете более новых данных о гормональной индукции осветили Ларионов (1938, 1939), Мюльбок (Mühlbock, 1939), Лекторский (1940), Войткевич (1940 в), Ваттерсон (Watterson, 1959) и другие авторы.

Следовательно, при введении относительно небольших доз гормона изменения в форме и структуре перьев сравнительно невелики: вершина пера оказывается более округлой, опахало становится шире и короче. При значительном повышении концентрации гормона новые перья, наряду с уменьшением их размера, обнаруживают редукцию ряда структурных элементов: пуховая часть пера гипертрофируется при некотором уменьшении контурного отдела, в котором бородки частично теряют типичную сцепленность. При этом наблюдается депигментация опахала, преимущественно верхних его участков. При более физиологических дозах тиреоидина или тироксина наблюдается гипермеланизация: черный меланин, вытесняя бурый феомеланин, распространяется на те участки опахала, которые в норме обычно не пигментированы.

При экспериментальном гипертиреозе наблюдается противоположный морфогенный эффект в сравнении с гипо- и атиреозом. В условиях атиреоза выявилась неравнозначность физиологических процессов, обеспечивающих начальную и заключительную фазы развивающегося пера. Если у тиреоидэктомированных птиц нижние части перьев недоразвиваются, то при гипертиреозе они-то и получают наибольшее развитие. Если при атиреозе у ряда пород кур происходит частичное или полное замещение черного эумеланина бурым феомеланином, то в условиях гипертиреоза наблюдается как раз обратное явление — усиление эумеланиновой окраски. Образование черного пигмента в организме птицы возможно только при определенном уровне гормона щитовидной железы.

СМЕНА ОПЕРЕНИЯ

Интересные результаты дала гипертиреоидизация в отношении изучения свойств перообразующей ткани к периодическому самообновлению. Установлено, что искусственная тиреоидизация вызывает преждевременную ускоренную линьку перьевого покрова. Первые эксперименты искусственной гипертиреоидизации были проведены К. К. Георгиевским (1896) и Карлсоном, Руксом и Мэки (Carlson, Rooks, a. Mackie, 1912), которые отметили при этом изменения в покровах млекопитающих и птиц. Б. М. Заводский (1923, 1924а, б, 1925, 1932), П. Я. Сырнев (1924), Торри и Хорнинг (Torrey a. Horning, 1925), Окчипинти (Occhipinti, 1927), Криженецкий (Kříženecký, 1929, а, б) Кун (Kuhn, 1929), Ларионов (1934, 1935, б) и многие другие на большом материале домашних птиц изучили гормонально индуцированную экспериментальную линьку. Нет необходимости перечислять все работы по этому вопросу, поскольку многие из них являлись повторением предшествующих и не внесли принципиально нового. Характерно, что в таких работах многих авторов, претендующих одновременно на объяснение причин естественной линьки, отсутствовали какие-

либо данные о закономерностях ювенальной или годовой смены перьев птицы. Только в работе Ларионова и Кузьминой (1931) впервые было проведено сравнение течения и последовательности естественной и экспериментальной линьки у голубей.

Региональные различия в реакции разных птерилий сохраняются и при гипертиреоидной линьке. У голубей разные партии и перьевые фолликулы не одинаково реагируют на повышение концентрации тиреоидного гормона. Наиболее низким порогом раздражения обладают птерилии груди, спины, плеча, предплечья; наиболее высоким — голова, шея, хвост, крылья. Аналогичные данные получены и для кур (Ларионов и Лекторский, 1931).

Гистологические исследования кожи линяющих птиц показали, что в основе экспериментальной линьки лежат те же явления, что и при естественной. Находящиеся в основании очинов старых перьев покоящиеся сформированные зачатки получают стимул к пролиферации. Одновременно усиливается ороговение внутренних стенок перьевых сумок, что влечет ослабление закрепленных в них очинов старых перьев (Пахмурин, 1934). Активизированные к развитию пеньки новой генерации перьев выталкивают своих предшественников (Войткевич, 1934 а, г; Хватов, 1935). Такого рода явления, составляющие местный механизм обновления покрова у птиц, тождественны линьке рептилий Drzewicki, 1929; Eggert, 1935).

Дальнейшее изучение экспериментальной линьки было направлено по пути выявления методик, позволяющих физиологическим путем вызывать обновление перьевого покрова (Рыловников, 1934). Параллельно изучались особенности реакции перестраивающей ткани в условиях избыточной концентрации гормона щитовидной железы в связи с сезонными, половыми и видовыми свойствами птиц.

Для активизации искусственной линьки исследователи пользовались различными методиками (Завадовский, 1925; Martin, 1929; Nutt, 1930). Ларионов, Войткевич и Новиков (1931а) провели сравнение эффективности хронического и однократного введения препарата щитовидной железы. Оказалось, что интенсивность экспериментальной линьки голубей, при одинаковом общем количестве введенного препарата, зависит от способа введения. Введение однократных разовых доз препарата сопровождается более сильной линькой, чем ежедневное введение небольших доз, равных в сумме одной разовой дозе. После введения больших разовых доз, вызывающих более интенсивную линьку, не наблюдается одновременно той значительной общей отрицательной реакции организма, которая типична для хронической тиреоидизации малыми дозами. К концу опыта вес птиц, получавших разовые дозы, практически не отличается от контроля. Другие птицы в условиях продолжительной тиреоидизации значительно снизили свой вес.

Разница в эффекте в зависимости от способа тиреоидизации нашла свое объяснение в опытах на голубях, показавших неравнозначность основных периодов экспериментальной линьки для обновления покрова в целом (Войткевич и Новиков, 1934). Свойства перообразующей ткани изменяются в разные периоды экспериментальной линьки. Скорость и последовательность в смене перьев при хронической тиреоидизации во время линьки оказываются такими же, как и при кратковременном воздействии перед началом линьки. Это указывает на значение латентного периода, в течение которого в перообразующей ткани осуществляются предварительные физиологические процессы, необходимые для развертывания типичной реакции. Отсюда следует вывод о многофазном характере изменений, происходящих в организме птицы в условиях экспериментального гипертиреоза. Опыты искусственной тиреоидизации птиц показывают, что перообразующая «ткань» представляет сложную, с изменяющимися свойствами систему организма.

СВОЙСТВА ПЕРООБРАЗУЮЩЕЙ ТКАНИ

В названных выше работах было показано, что для вызывания искусственной линьки весной требуются более значительные дозы препарата щитовидной железы, чем осенью. Эти различия определяются, очевидно, свойствами перообразующей ткани, изменяющимися в разные времена года, в частности в зависимости от времени естественной линьки. Известно значение местных свойств перьевых фолликулов, проявляющихся в закономерном чередовании периодов активности и покоя перьевых фолликулов. Если предположить, что активность зачатков индуцируется гормоном щитовидной железы, то отсутствие смены перьев должно рассматриваться как результат недостаточной обогащенности организма гормоном. Если это так, то на одинаковые, достаточно высокие концентрации гормона перообразующая ткань должна всегда обнаруживать одинаковую реакцию. В таком случае при одинаковых дозировках препарата щитовидной железы один прошедший цикл линьки не должен существенно отражаться на экспериментальной индукции следующего.

Опыты были поставлены на голубях (4 серии по 7 особей в каждой). В двух сериях птицам давались разовые дозы тиреоидина (3 и 4,5 г). Количество выпавших перьев точно учитывалось. Голуби двух других серий в первый раз не получили тиреоидина. Через два месяца, когда искусственная линька у тиреоидизированных птиц закончилась и после этого прошел известный срок, птицам всех четырех серий был одновременно дан тиреоидин в тех же дозировках, что и ранее. Данные о линьке представлены в табл. 17.

Из сопоставления цифр табл. 17 следует, что интенсивность экспериментальной линьки при повторной тиреоидизации резко

уменьшается (приблизительно в два раза). Аналогичный результат получила Распопова (1934) в экспериментах тиреоидизации гусей.

Т а б л и ц а 17

Количество вылинявших крупных перьев у голубей при однократной и повторной тиреоидизации

Партия перьев	Дозы тиреоидина			
	3 г	3 г (повторно)	4,5 г	4,5 г (повторно)
Маховые первого ряда	44	16	52	30
Маховые второго ряда	63	19	60	32
Рулевые	60	36	68	29
Сумма	167	71	180	91

Существенный интерес представляет топография смены перьев при двух последовательных линьках, поскольку на основе такого сопоставления можно сделать вывод о том, как ведут себя перьевые фолликулы, подвергавшиеся однократной стимуляции или остававшиеся в покое. Оказалось, что повторная активизация перьевых фолликулов при введении той же дозы препарата цитовидной железы, как правило, не удается. При второй даче тиреоидина линяли перья тех фолликулов, где смена перьев отсутствовала при первой линьке. У голубей одной серии из 35 крупных перьев, сменившихся во время повторной линьки, только два пера восстанавливались в тех фолликулах, в которых уже ранее имелась активизация (Войткевич, 1934б). Следовательно, способность перьевых зачатков развиваться в условиях гипертиреоза может быть изменена или отсутствовать в зависимости от свойств перьевых фолликулов в данный период времени.

Дополнением к только что описанным явился опыт, отличающийся от предыдущих тем, что первая активизация перьевых зачатков производилась не путем тиреоидизации, а в результате опципывания зрелых перьев предыдущей генерации. Постановка этого эксперимента вызывалась необходимостью устранить возражения о возможном привыкании организма к тиреоидину, что в известной степени ослабило бы сделанное ранее заключение об изменении свойств самой перообразующей ткани.

В течение 35 дней голуби, у которых все крупное оперение и большая часть мелкого было опципано, содержались в одинаковых условиях с другими голубями, не подвергшимися опципыванию. По прошествии этого срока обе группы голубей были подвергну-

ты тиреоидизации (разовая доза 3 г тиреоидина на птицу). Результаты представлены в табл. 18.

Т а б л и ц а 18

Экспериментальная линька предварительно обновленного и старого оперения у голубей

Партия перьев	Количество выпавших старых перьев	Количество выпавших перьев из числа ранее перелинявших
Маховые первого порядка	15	0
Маховые второго порядка	17	0
Рулевые	22	0
Сумма	54	0

Данные табл. 18 позволяют заключить, что наряду с общими физиологическими изменениями в организме местные изменения самой перообразующей ткани играют большую роль в осуществлении линьки (Войткевич и Новиков, 1934; Войткевич, 1934б). Установлены различия в экспериментальной линьке у птиц разного пола. В. Ф. Ларионов и Е. В. Дмитриева (1931) на курах показали, что при гипертиреозе линька у самок может быть вызвана меньшими дозами препарата, чем у самцов. То же явление показано (Ларионов, Войткевич и Новиков, 1931а) на голубях. При одинаковых дозах тиреоидина самки линяли интенсивнее. Порог, реакции перообразующей ткани на условия, создаваемые в организме при избытке тиреоидного гормона, оказывается более высоким у самцов.

В реакции перообразующей ткани имеются и видовые различия. Искусственная линька при относительно небольших дозах тиреоидина легко вызывается у голубей и различных куриных птиц (куры, фазаны, павлины, цесарки, серые куропатки, перепела и другие). Особо чувствительными к гормону щитовидной железы оказались цесарки, у которых для вызывания линьки требуется доза тиреоидина в три раза меньше, чем у кур. Чтобы вызвать экспериментальную линьку у водоплавающих птиц, необходимы более значительные дозы (Распопова, 1930, 1934). Так, согласно данным Штрайха и Светозарова (1935а, б), для вызывания линьки у гусей тиреоидина требуется в полтора раза больше (с учетом разницы в весе птиц), чем у кур. Еще более устойчивыми в отношении избытка тиреоидного гормона, согласно данным Штрайха и Светозарова (1937а, 1938), оказались утки. Ранее

Милованову (1934) не удалось вызвать экспериментальную линьку у уток. Применявшиеся автором дозы, по-видимому, были недостаточными для достижения порога реакции перообразующей ткани. Еще меньшей реактивностью к избыточным концентрациям тиреоидного гормона обладают перьевые фолликулы некоторых воробьиных и хищных птиц. Ряд форм из этих отрядов или совсем не реагирует линькой на избыток тиреоидного гормона, или обнаруживает незначительную линьку мелких перьев при воздействии высокими и даже сублетальными дозами (Завадовский и Рохлина, 1926; Janda, 1929; Bralis, 1931).

ТИРЕОИДНЫЙ ГОРМОН В ОРГАНИЗМЕ В ПЕРИОД ПЕРООБРАЗОВАНИЯ

Экспериментальный гипертиреоз приводит к преждевременной линьке, протекающей с большей интенсивностью, но с той же последовательностью, что и в норме. В определении характера искусственной линьки несомненно имеют значение местные свойства самой перообразующей ткани. Они различны у перьевых фолликулов разных партий и птерилий, они изменяются также в зависимости от сезона, пола и вида.

Возникает вопрос можно ли на основании только опытов гипертиреоидизации делать вывод, что гормон определяет наступление естественной смены оперения? Для утвердительного ответа на этот вопрос нет оснований. Позже мы вернемся к соображениям, касающимся неправильности вывода об определяющей роли тиреоидного гормона в процессе линьки. Теперь же приведем некоторые данные о физиологическом состоянии организма при искусственном гипертиреозе и в условиях естественно наступающей гиперфункции щитовидной железы.

В ряде наших опытов определялось содержание гормона как в разных тканях голубей, щитовидная железа которых усиленно функционировала, так и в тканях голубей, подвергнутых тиреоидизации. У птиц обеих групп одновременно происходил процесс перообразования. Повышение секреции щитовидной железы достигалось путем активизации массового роста новых перьев в результате ощипывания перьев предыдущей генерации. Часть таких и нормальных голубей подвергались тиреоидизации. С помощью теста на головастиках определялось содержание гормона в печени и почках. Ранее Завадовский и Перельмутер (1926) показали, что у тиреоидизированных кур в печени, в почках, в крови и других органах происходит накопление гормона щитовидной железы. Содержание гормона они определяли путем пересадок кусочков разных органов кур аксолотлям, у которых позже проявились признаки метаморфоза. В аналогичных вариантах опытов мы применили методику тестирования на головастиках (Войткевич, 1936 г, е, и, 1938 в). В печени и почках нормальных голубей

присутствие тиреоидного гормона не отмечается, во всяком случае в такой концентрации, чтобы оказать влияние на метаморфоз личинок амфибий. Напротив, у голубей, получивших тиреоидин, гормон накапливается в печени и почках в большом количестве. При имплантации кусочков этих органов головастикам наблюдался сильный метаморфоз. Кусочки печени и почек от голубей с растущим оперением, но не получавших препарата, не оказывают влияния на метаморфоз головастиков. Таким образом, содержание тиреоидного гормона в организме во время естественной и экспериментальной линьки далеко не тождественно.

Значительная разница в состоянии организма при гиперфункции щитовидной железы и при искусственном гипертиреозе указывает на то, что общий физиологический фон, на котором осуществляется в этих условиях перообразование, различен. Необходимо при этом отметить, что применявшиеся в наших опытах дозы препарата были незначительны в сравнении с обычно используемыми для стимулирования линьки.

Особенности распределения и сроки исчезновения из организма введенного извне гормонального начала были изучены нами в дальнейших опытах. Можно было предположить, что в период перообразования интенсивное потребление тиреоидного гормона повлечет более быстрое исчезновение его из организма.

Под таким углом зрения и были поставлены опыты, в которых устанавливалось содержание гормонального начала в органах голубей разного возраста. Известно, что к определенным периодам общего развития голубей приурочивается наиболее интенсивное осуществление перообразовательных процессов. В опытах были использованы голубята, составившие пять возрастных групп: от 5 до 30 дней, считая от момента вылупления (с 5-суточными интервалами). Дозировки тиреоидина для птиц каждого возраста были разными, составляя во всех случаях 0,2% веса птицы. От момента дачи препарата до момента вскрытия птиц разных серий данного возраста протекло разное время: 18, 24 и 48 часов. Для тестирования использовались одинаковые по весу кусочки печени и почек.

На основании данных биологического тестирования было установлено, что введенное извне гормональное начало быстрее исчезает из тканей и, следовательно, быстрее используется организмом в те периоды, когда происходит массовое развитие перьев. Напомним, что наиболее интенсивный рост перьев происходит в 10—20-дневном возрасте. Именно у этих птиц наблюдалось более раннее накопление гормона в органах (через 18 часов) и соответственно раннее его исчезновение (через 24, 48 часов). Для устранения возможного возражения, что быстрое выведение тироксина в определенном возрасте зависело, помимо перообразования, и от других причин (высокая интенсивность общего роста, переход к самостоятельному питанию и активному передвижению) были

проведены опыты на взрослых голубях, у которых скорость использования гормона прослеживалась в условиях массового роста перьев.

С целью ослабить усиленную теплоотдачу, имеющую место у лишенных покрова голубей, половина нормальных и ощипанных голубей содержалась при высокой температуре. Тиреоидин давался из расчета 2 г на птицу. Вскрытие птиц было произведено через 2 суток после дачи гормонального препарата. Наличие гормона в печени и почках было исследовано тем же способом, как и ранее.

Результаты тестирования показали, что содержание гормонального начала в органах нормальных голубей было больше в сравнении с теми птицами, у которых интенсивно развивалось оперение. У последних в печени и почках сохранялось меньше гормона, чем у нормальных птиц. В этом мы видим доказательство его более интенсивного расходования в условиях массового перообразовательного процесса. Эти данные являются новым подтверждением о необходимости определенного уровня обогащенности организма гормоном щитовидной железы для осуществления перообразовательного процесса. Конечно, из этого не следует, что гормон щитовидной железы не расходуется при других биологических и физиологических процессах. Очевидно также, что осуществление перообразования требует большого количества пластических веществ и энергетических факторов.

Экспериментальный гипертиреоз отличается от состояния организма при гиперфункции собственной щитовидной железы, что следует особо учитывать при экстраполяции экспериментальных данных на нормальный процесс. В виду этого данные относительно изменения насыщенности организма гормональным началом в период перообразования могут служить лишь косвенным доказательством связи между этим процессом и щитовидной железой.

Приведенные выше экспериментальные данные, а также имеющиеся литературные материалы позволяют довольно полно представить зависимость перообразования от тех обменных процессов, уровень и характер которых обусловлены гормоном щитовидной железы. Такого рода зависимость устанавливается в зародышевый период развития и сохраняется в течение всей жизни птицы. Дифференцировка щитовидной железы в эмбриогенезе и начало пролиферативных явлений в перообразующей ткани совпадают во времени. В онтогенезе птицы первая фаза перообразовательного процесса — развитие эмбрионального пуха и одновременная закладка зачатков перьев гнездового покрова — предшествует во времени периоду нормального функционирования щитовидной железы. Из этого был сделан первый вывод о том, что для закладки перьевых зачатков наличие гормона не является необходимым. Затем было показано, что формирование зачатков в экспериментальных условиях и начало их пролиферации могут быть и при отсутствии в организме тиреоидного гормона.

Изучение щитовидных желез в послезародышевой жизни птицы показало, что усиление функции железы и интенсивность перообразовательного процесса нарастают параллельно. Наиболее высокий уровень функции железы совпадает во времени с периодом массового роста молодых перьев. Это отчетливо обнаруживается при сравнении птиц, отличающихся продолжительностью и интенсивностью роста перьев.

Рост перьев, вызванный искусственно или происходящий в период естественной линьки, сопровождается повышенной функцией щитовидной железы. Наличие тиреоидного гормона в организме не в одинаковой мере необходимо для всех стадий перообразовательного процесса. Формирование зачатков перьев или их регенерация не испытывают нарушений при недостатке или отсутствии гормона. Для осуществления же других фаз в развитии перьев тиреоидный гормон необходим. Роста мелких перьев сразу же после тиреоидэктомии не происходит, они начинают развиваться позже, имея значительные отклонения от нормы. Крупные перья при этом не утрачивают способности к росту. Разница в свойствах перьев разных партий была обнаружена при экспериментальном гипертиреозе.

При изменении концентрации гормона щитовидной железы отклонения в скорости роста молодых перьев оказываются значительными в первый период их развития. В результате кривая роста перьев сдвигается на более поздний (атиреоз) или на более ранний срок (гипертиреоз). Развитие же структуры пера может быть изменено на любой стадии развития.

Формирование структуры, окраски и рисунка перьев требует определенного уровня обмена веществ, который, наряду с другими, регулируемыми обмен условиями, обеспечивается тиреоидным гормоном. Отсутствие гормона приводит к недоразвитию ряда структурных элементов, избыток гормона — к частичному переразвитию их. Как правило, при атиреозе ширина опахала пера уменьшается, бородки частично редуцируются, структура контурной части опахала приближается к пуховой. Распределение пигмента изменяется и в большей степени в перьях птиц, перьевой покров которых имеет признаки сезонных или половых различий. У таких птиц при атиреозе происходит частичная утрата или полная замена темного эумеланина на более светлый бурый феомеланин. Обследованные нами рисунки разных типов упрощаются, приближаясь к одному общему примитивному стержневому рисунку. Напротив, в условиях гипертиреоза усиливается развитие темных меланинов за счет более светлых. При избытке гормона резкое усиление процессов диссимиляции приводит к извращению эффекта гипермеланизации и развитию депигментированных перьев с дефектной структурой.

Изменения в развитии, строении и рисунке перьев проявляются в равной степени как после оперативного удаления

щитовидных желез, так и под влиянием антитиреоидных веществ. Нарушения в структуре и окраске перьев, обнаруживающиеся в условиях атиреоза, полностью устраняются при компенсирующем введении в организм тиреоидного гормона.

В отсутствии тиреоидного гормона у птиц разных видов наблюдаются тождественные по своему характеру нарушения перообразовательного процесса. При этом утрачиваются полностью видовые отличия в общем росте и развитии птиц данной систематической группы. Явления дифференцировки организма, частным случаем которой является процесс развития покровов, находятся в более тесной зависимости от функции щитовидной железы, чем процессы общего роста. В условиях общего атиреоза торможение роста относительно более велико у медленно растущих форм. Напротив, у форм с интенсивным ростом значение тиреоидного гормона уменьшается. Но и у тех и у других, примерно в одинаковой степени, сохраняется гормональная обусловленность структуры, окраски и рисунка перьев.

Региональные особенности в реакции перообразующей ткани на тиреоидный гормон выявляются в онтогенезе птицы постепенно. У взрослых особей свойства разных птерилий неодинаковы и они обнаруживают высокую устойчивость. В процессе развития каждого пера сочетается консервативность наследственных свойств перьевого фолликула с большой пластичностью к гормональному воздействию. Связь линьки с общими физиологическими процессами, стимулируемыми гормоном щитовидной железы, показана в экспериментах полного выключения щитовидной железы и избытке ее гормона в организме. В первом случае линька отсутствует, во втором — она может быть вызвана произвольно в необычное время; скорость линьки может быть усилена или, напротив, замедлена.

Во время естественного обновления покрова функция щитовидной железы усиливается. У птиц, обладающих видовыми отличиями в скорости развития перьев, повышение функции железы приурочивается к периоду массового роста перьев. Оказалось далее, что разные сезоны годового цикла, когда производится выключение щитовидной железы, имеют значение для линьки. После тиреоидэктомии, произведенной задолго до начала линьки, в дальнейшем обновления перьев не происходит. Если операция произведена позже, во время «критического периода», линька происходит, но с некоторым запозданием в смене перьев. Торможение обновления покрова находится в прямой зависимости от времени между моментом операции и наступлением естественной линьки. Введение тиреоидного гормона восстанавливает в любое время способность к смене перьев. Продолжительность так называемого критического периода не одинакова у разных птиц, что связано как со свойствами перообразующей ткани, так и с видовыми особенностями метаболизма.

Преждевременная и ускоренная линька, наступающая в условиях искусственного гипертиреоза, сама по себе не дает основания для заключения о роли собственной щитовидной железы птицы в процессе периодического обновления покрова. Экспериментальный гипертиреоз, вызываемый даже относительно небольшими дозами препарата, сопровождается комплексом таких физиологических сдвигов в организме, которые не наблюдаются при самом высоком функциональном уровне собственной щитовидной железы. Постановка опытов по искусственному гипертиреозу имела значение не для определения роли регулирующих факторов организма, а преимущественно для выяснения свойств перообразующей ткани, в частности для установления неравнозначности в реакции перообразующей ткани в разные фазы процесса смены перьев. Свойства перьевых зачатков до, во время линьки и после линьки не одинаковы. Отмечена разница в реакции перьевых фолликулов птиц разного пола и разных видов.

Изменения свойств перообразующей ткани в смысле подготовки ее к линьке происходят задолго до выпадения первых перьев. В этой связи заключение об участии щитовидной железы в реализации линьки звучит несколько парадоксально: ее роль для физиологических процессов, в совокупности определяющих наступление линьки, уменьшается по мере приближения периода естественного обновления покрова. Если логически завершить нашу мысль, то в этом отношении во время самой линьки значение тиреоидного гормона практически равно нулю. Однако не следует забывать и другую сторону проявления процесса — это формирование новой генерации перьев. Именно, для осуществления массового новообразования необходим тот уровень обмена веществ, который, наряду с другими факторами, обеспечивается гиперфункцией щитовидной железы.

Не умаляя значения рассмотренных выше экспериментальных данных, необходимо отметить, что окончательное заключение о роли гормона щитовидной железы в перообразовании может быть сделано только после анализа значения других гормональных начал в интересующем нас морфогенном процессе.

IV. УЧАСТИЕ ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ В ФОРМИРОВАНИИ ПРИЗНАКОВ ПОКРОВА

Половые железы, в отличие от других эндокринных органов, начинают функционировать в наиболее поздний период развития молодого организма. В то время как в щитовидной железе и в гипофизе признаки секреции появляются уже во время зародышевой жизни птицы (Студитский, 1947; Мицкевич и Мамуль, 1953), функция половых желез проявляется только в поздний период постзародышевого развития (подробнее о развитии половых желез у птиц см. обзор Ларионова, 1940б). Это обстоятельство указывает, что влияние половых гормонов на перообразовательные процессы не распространяется на все стадии онтогенеза, а относится к периоду формирования дефинитивного покрова.

Изучение роли гормонов половых желез в перообразовании связано с общей проблемой половых различий в покрове птиц, с проблемой полового диморфизма. Дарвин (1868, 1871; русское издание см. 1953 г.) первый в этой области систематизировал большой описательный материал и дал сравнительный анализ различных типов оперения, указав независимый характер половых различий в покрове птиц от функции половых желез. Природа половых различий в организации покровов имеет непосредственную связь с возрастными и сезонными изменениями в оперении птиц.

У многих видов птиц гнездовое оперение не отличается у особей разного пола, но после первой линьки оно сменяется на более яркий покров, различный у самок и самцов. У ряда представителей отрядов куриных и утиных изменение перьевого покрова имеет сезонный характер и происходит периодически во взрослом состоянии после линек. Возрастные, половые и сезонные признаки в строении и рисунке перьев характерны для всего перьевого покрова и особенно выражены в определенных партиях.

Связь между признаками покрова птиц и гормонами половых желез была установлена в результате многочисленных экспериментальных исследований. Среди них доминирующее положение занимают кастрация, пересадки гонад и введение половых гормонов. Вспомогательное значение имели обменные пересадки кожи отдельных перьевых фолликулов и частей перьевого зачатка у птиц разного пола. Основные экспериментальные данные были

получены на домашних птицах (куры и утки), обладающих отчетливо выраженными возрастными и половыми различиями в структуре и рисунке оперения. В ряде ранних исследований Поля (Poll, 1909), Пезара (Pezard, 1912—1928), Гудейла (Goodale, 1914, 1918), Завадовского (1922, 1923) установлено, что самцовое оперение потенциально присуще птицам обоего пола. Кастрация петуха, селезня или фазана не вызывает существенных изменений в рисунке перьевого покрова. У кастрированных же самок после линьки развивается оперение самцового типа. Под влиянием трансплантированного яичника у кастрированных петуха или курицы развивается самоцье оперение. При инъекции эстрогенов получены такие же результаты. Аналогичные наблюдения, доказывающие зависимость так называемого брачного оперения от индукции гонад, приведены в работах Бенуа (Benoit, 1924, 1934), Горовица (Horowitz, 1934), Криженецкого (1935), Ван-Орда и Юнге (Van Oordt u. Junge, 1936) и других авторов.

Оказалось, что в генезе половых отличий в покровах у куриных и утиных ведущая роль принадлежит женскому половому гормону. Формирование признаков самцового наряда происходит в отсутствие половых желез примерно также, как и при наличии в организме мужского полового гормона. Различные детали гормональной обусловленности диморфного оперения у домашних птиц были дополнительно уточнены в более поздних опытах кастрации и введения женского полового гормона (Domm, 1927, 1939; Greenwood, 1928; Greenwood a. Crew, 1926; Greenwood a. Blith, 1931, 1932; Caridroit, 1933).

Такое соотношение между диморфизмом в покровах и функцией гонад имеется не у всех птиц, обладающих половыми различиями в оперении. Так, у ряда воробьиных птиц, обладающих отчетливыми возрастными и половыми различиями в покровах, не наблюдается зависимости в развитии этих признаков от полового гормона. В. А. Хахлов (1927), Б. Г. Новиков (1936—1940) и Кек (Keck, 1934) показали, что кастрация диморфных по оперению воробьиных птиц обоего пола (воробьи, снегири, клесты, зяблики и другие виды) не вызывает изменений в структуре и окраске оперения в сравнении с нормой. Введение половых гормонов кастрированным птицам перечисленных видов также не вызывает изменений в строении и окраске новых перьев. В той же мере независимым от гормональных влияний половых желез является оперение, имеющее незначительные половые различия или вовсе лишенное их. Наши опыты на голубях, скворцах, грачах и галках показали, что кастрация у этих птиц не вызывает изменений в перьевом покрове.

Следовательно, в отношении гормональной индукции гонад имеются две группы птиц, отличающиеся физиологическими свойствами в формировании признаков перьевого покрова. Первую группу составляют птицы, у которых развитие рисунка перьевого

покрова зависит от присутствия в организме полового гормона. У птиц второй группы признаки различий в перьевом покрове развиваются независимо от половых гормонов (Некрасов, 1953; Matthews, 1960).

К птицам первой группы относятся и такие формы, у которых в норме отсутствие половых различий в оперении обусловлено своеобразной реакцией перообразующей ткани на половой гормон. Здесь имеется в виду явление так называемой куроперости петухов у некоторых пород кур (камшины и себрайты). У кастрированных петухов или кур этих пород характерное в норме самочье оперение заменяется после линьки на необычное, которое может рассматриваться как самцовое. Обменные пересадки яичников и семенников, а так же участков кожи между обычными петухоперыми и куроперыми птицами позволили связать различия в породных свойствах оперения с реактивностью перообразующей ткани (Greenwood, 1928; Greenwood a. Crew, 1926; Danforth, 1939; Watterson, 1959). У кастратов обоого пола перьевые фолликулы образуют новые перья по петушину типу, которые в норме у данного пород отсутствуют. Таким образом, у этих птиц перьевые зачатки оказываются способными реагировать в равной степени как на эстроген, так и на андроген. В норме их перья лишены красного пигмента, но после кастрации такой пигмент появляется в новых перьях. Появление последнего, как показал Никерсон (Nickerson, 1946) и Вильер (Willier, 1950), может быть подавлено введением любого полового гормона.

Наконец, среди куриных имеются формы, обладающие сезонной изменчивостью покровов (белые куропатки), которая не индуцируется половыми гормонами. Кастрация таких птиц или инъекции им полового гормона не предотвращают характерной замены рисунка покровов в разные времена года. Б. Г. Новиков (1939 в, г) показал значение гормона щитовидной железы в этом процессе.

Исследование развития перьевого покрова в условиях меняющейся обогащенности организма гормонами половых желез показало, что гормональное влияние неодинаково реализуется у разных видов птиц (Новиков, 1946). В процессе исторического развития значительным изменениям подверглись свойства перообразующей ткани, в частности ее способность реагировать на половой гормон. Из этого следует, что выяснение роли полового гормона в разных фазах перообразовательного процесса было бы более эффективным на птицах первой группы. Приводимый ниже краткий обзор экспериментальных данных основывается на результатах исследований цитируемых выше авторов и собственных наблюдений.

Начальная онтогенетическая фаза перообразования — развитие зародышевого пуха и закладка зачатков контурных перьев — происходит в тот период, когда в организме половой гормон еще не образуется. У кур, относительно рано созревающих в половом отношении, первые признаки активности половых желез, судя по развитию придатков головы у петушков, отмечаются через 30—40 дней после вылупления. Следовательно, у кур, как и у других птиц, закладка и частично развитие перьев гнездового покрова происходит без влияния половых желез. Не исключено, что в это время может быть некоторое влияние женского полового гормона, присутствующего в желтке яйца (Корес а. Greenwood, 1929). При инъекциях желтка куриного яйца кастрированным самкам бурых леггорнов наблюдается развитие самочьих перьев. Не исключается тем самым, что нерассосавшийся желток, сохраняющийся у цыпленка и после вылупления, может влиять на формирование молодых перьев. Этим можно объяснить причины некоторого сходства между мономорфным гнездовым оперением молодых птиц обоего пола и дефинитивным покровом взрослой самки того же вида. Поскольку все же количество полового гормона в желтке куриного яйца невелико, трудно представить, чтобы оно было достаточным для обеспечения всего зародышевого и частично послезародышевого развития. В отсутствие эстрогена, как известно, не развиваются самочьи признаки, и покров приобретает характер, близкий к самцовому. Таких изменений в период развития гнездовых перьев, однако, не наблюдается, хотя рост перьев продолжается и после полного рассасывания желтка у молодой птицы.

Уместно далее отметить, что гнездовой покров и дефинитивное оперение у самок имеют только отдаленное внешнее сходство. У птиц названной второй группы, у которых характер перьевого покрова не изменяется в связи с наличием или отсутствием полового гормона, также имеются отчетливые возрастные различия в оперении. Напомним так же, что закладка и развитие контурных перьев у кастрированных птиц происходит примерно в те же сроки, что и у некастрированных птиц. Чтобы наш вывод об отсутствии влияния половых гормонов на онтогенетически ранние фазы перообразовательного процесса был правильно понят, укажем, что имеются в виду процессы роста и дифференцировки основных структурных элементов пера. Отметим при этом, что у многих сравнительно рано оперяющихся птиц самки, как правило, лучше оперены, чем самцы (Siegel, Craig а. Mueller, 1957). При этом у некоторых пород цыплят отмечается коррелятивная зависимость между характером окраски покрова и скоростью постэмбрионального роста птицы (Collins а. Wentworth, 1958).

Смена гнездового покрова (у большинства форм однообразного) на окончательный, отличающийся у птиц разного пола.

происходит в период первой линьки, приближающейся во времени к наступлению активизации половых желез (Juhn, Gustavson, a. Gallagher, 1932; Kuhn, 1932). Это условие приобретает особое значение для формирования следующих генераций перьев, обновляющихся при годовых линьках. Поэтому специфическое влияние полового гормона в обычных условиях развития птицы может быть выявлено только на окончательных (дефинитивных) перьях, а не на перьях ювенального покрова. В экспериментальных условиях путем подбора дозировок полового гормона можно вызвать преждевременную индукцию новых признаков в окраске оперения (Hamilton, 1941; Willier, 1942).

У птиц первой биологической группы влияние полового гормона распространяется не только на формирование структуры и окраски, но и на процесс роста перьев (Champy et Demay, 1933; Champy, 1935; Juhn, 1937, 1938). Это установлено при сравнении данных по росту перьев на одноименных птерилиях у птиц разного пола. Согласно данным Н. В. Вельского (1936), мужской половой гормон, морфогенное значение которого при формировании признаков покрова очень невелико, оказывает тормозящее влияние на рост крупных перьев. У кастрированных белых леггорнов и род-айландов крупные перья, напротив, растут скорее, чем у некастрированных петухов и достигают большей длины. Имеются и региональные отличия в скорости роста перьев разных птерилий, реагирующих на половой гормон. У петухов самой высокой интенсивностью роста обладают перья задней части брюшной птерилии, далее идут в порядке уменьшения скорости роста перья передней части брюшной птерилии, затем седла и боков (Juhn, D'Amour a. Gustavson, 1930; Juhn, D'Amour a. Womask, 1930; Juhn, Faulkner a. Gustavson, 1934). У кастрированных петухов такого рода региональные отличия сохраняются. У некастрированных кур подобная дифференцировка в скорости роста перьев отсутствует. При введении эстрогена у кастрированных птиц развитие перьев разных партий происходит так же, как и у нормальных самок, т. е. без существенных топографических различий.

Установлена разница в порогах реакции перьев разных партий: самым высоким порогом обладают перья с большей скоростью роста — задняя часть брюшной птерилии, низкий порог свойствен перьям с малой скоростью роста — седло и бок. Выявлена различная реактивность и для отдельных частей молодого пера, растущих с неодинаковой скоростью. Периферические части пера, обладающие максимальной скоростью роста, имеют более высокий порог реакции на половой гормон. Низкий порог имеют части пера, располагающиеся ближе к стержню (основания бородок первого порядка), имеющие наименьшую скорость роста. Скорость роста структурных частей борожки изменяется в направлении главной оси пера. В этой связи, понятно, находят объяснение причины, обуславливающие при незначительных дозах полового

гормона развитие примитивного стержневого рисунка. Для расширения пигментированной зоны на опахале необходимы более высокие концентрации гормона. Кратковременное воздействие большой дозой женского полового гормона вызывает в развивающихся перьях кастрата или нормального петуха породы бурый леггорн образование узкой поперечной полосы, обладающей структурой и окраской самочьего типа (Domm, Juhn a. Gustavson, 1939). Такую полосу можно обнаружить при развертывании перьевого пенька через 48 часов после однократной инъекции эстрогена (Juhn a. Gustavson, 1930).

Самцовый покров характеризуется значительными отличиями в размерах и строении перьев на спинной и брюшной поверхностях тела. Перья спинной области у петухов ланцетовидной формы. На значительном протяжении контурной части опахала имеется периферическая кайма, образованная верхними отделами боронок первого порядка, несущими недоразвитые второстепенные бороночки. Перья брюшной области имеют форму, приближающуюся к самочьему типу: опахала — овальной формы, периферическая кайма отсутствует. Под влиянием женского полового гормона происходит увеличение скорости роста перьев спинной стороны до величины скорости роста перьев брюшной стороны (Lillie, 1932; Lillie a. Juhn, 1932). В результате на спинной стороне развиваются овальные перья, близкие по форме к перьям брюшной стороны. Такого рода изменения не распространяются на перья головы и шеи.

У уток региональные отличия в размерах и форме перьев невелики. Они отмечены для второстепенных маховых и для перьев подхвостья. Половые различия в оперении у уток касаются преимущественно окраски и в меньшей степени они затрагивают структуру. Напротив, у кур гормонально индуцируемые структурные признаки относительно более выражены, чем различия в пигментации. Не у всех пород кур, обладающих половыми различиями в признаках покрова, развитие окраски и рисунка перьев зависит от полового гормона. Поперечная полосатость на перьях плимутроков не изменяется после кастрации или под воздействием женского полового гормона.

Гормональное влияние гонад не связано с определенной генерацией перьев, оно может быть обнаружено на всех этапах развития опахальной части пера. Под влиянием полового гормона в первую очередь происходят характерные изменения в окраске и лишь затем, при более высокой его концентрации, наблюдаются изменения в структуре и форме перьев. При непродолжительном действии небольших концентраций полового гормона изменяется только пигментация без адекватных изменений структуры. Практически в условиях применявшихся экспериментальных концентраций полового гормона, а также при естественной линьке, специфические изменения распространяются и на рисунок и на

структуру перьев. Вся совокупность признаков полового типа покрова не предопределяется в период закладки перьевого зачатка, а развивается в зависимости от условий в процессе формирования молодых перьев каждой генерации. Непрерывность гормонального влияния является основным фактором образования перьев полового типа.

После кастрации самца или самки перьевые зачатки и развивающиеся перья не отличаются по своей структуре от таковых у нормальных петухов. Но вместе с тем их способность к пролиферации сильно активизируется. Они могут образовать типичное перо самцового типа в любое время года, вне периода линьки, что не характерно для нормальных самцов. У диморфно окрашенных пород различия в рисунке покровов находятся в связи с реактивностью меланобластов перьевых зачатков по отношению к половому гормону. Последний влияет на дифференцировку меланобластов в пигментные клетки — меланоциты. Так, у бурых леггорнов в перьях грудной птерилии эстроген вызывает появление меланоцитов, образующих только гранулы ржаво-коричневого пигмента, в отсутствие же этого гормона новые меланоциты способны продуцировать только черный меланин (Willier, 1948, 1953). Аналогичные изменения реакции меланофоров отмечены и для других партий, где изменение пигментации сочетается с большими структурными перестройками в опахалах новых перьев (область спины и крестца).

Выше было показано локальное влияние тироксина на формирующуюся окраску и структуру перьев. Гринвуд и Блит (Greenwood а. Blyth, 1935) производили интрадермальные микроинъекции эстрогена в область грудной птерилии петухов бурых леггорнов. Дозы гормона были выбраны такими, которые при общих инъекциях являются неэффективными. Оказалось, что регенерирующие в непосредственной близости от места инъекции перья образовали красно-коричневый пигмент, более отдаленные — черный. Отдельные перья на одной стороне имели красный, а на противоположной — черный пигмент. Такого рода непосредственное действие гормона на функцию меланоцитов было затем подтверждено Хамилтоном (Hamilton, 1940a).

Совокупность многочисленных экспериментов убеждает нас в том, что у разных птиц пути дифференцировки меланобластов различны. Крайними вариантами в этом отношении являются: курооперые породы, у которых эти клетки активизируются к меланогенезу под влиянием обоих половых гормонов, тогда как они вообще не чувствительны к гормональной индукции и могут вне зависимости от нее образовывать пигмент (породы черных кур) или же гибнуть в перьевом сосочке в начальном этапе меланогенеза без образования пигмента (белые леггорны и виандотты). Пересадка такого рода категорий меланофоров с разными физиологическими свойствами в перьевые зачатки других птиц не по-

давляет присущей им реактивности (Danforth a. Foster, 1929; Danforth, 1939, 1944; Espinasse, 1939; Wang, 1948).

В процессе онтогенеза птицы меняются свойства перьевых фолликулов. Если у молодых птиц активизировать зачатки перьев к развитию путем ощипывания, то, до определенного момента, вырастают перья гнездового типа. Позже из тех же фолликулов развиваются перья только с признаками дефинитивной организации. Если время активизации перьевых зачатков подобрать соответствующим образом, то верхняя часть пера будет ювенального типа, нижняя дефинитивного (Kuhn, 1932). Такой характер развития признаков окончательного оперения, проявляющийся с определенного момента жизни птицы, не связан с конкретной генерацией перьев, что отражает роль общих физиологических изменений в организме и имеет, очевидно, нейро-гормональную природу. Вместе с тем следует отметить, что изменение свойств перьевых фолликулов, установление региональных различий чувствительности к половому гормону происходит на различных птерилиях не одновременно. Половой гормон появляется в организме на определенном этапе общего развития птицы; по мере увеличения его концентрации последовательно реагируют перьевые фолликулы разной локализации с различными порогами раздражения. Отмеченное выше изменение свойств перьевых фолликулов к образованию перьев нового типа (окончательного, взамен гнездового) предшествует во времени периоду линьки и при этом отмечается, что сдвиги в окраске у молодых перьев несколько опережают способность к изменению структуры на гормональное воздействие. Не будет преувеличением, если мы скажем, что из нескольких тысяч перьевых фолликулов в коже птицы каждый обладает индивидуальными особенностями, проявляющимися в процессе их развития, в частности в реакции на половой гормон.

Перьевые зачатки и меланоциты в последнее время рассматриваются сравнительными эндокринологами в качестве своеобразных и очень чувствительных «рецепторов» гормональных влияний (Watterson, 1959). Перьевой зачаток по своей организации напоминает эмбриональные закладки многих органов, в которых в определенных количественных и пространственных отношениях находятся мезенхимный и эпителиальный компоненты. Такие комплексные структуры с широкими формообразовательными потенциями в большом количестве и многократно закладываются в коже взрослой птицы. В процессе развития дермальный, сильно васкуляризованный сосочек охватывается утолщенным кольцом — «воротником», интенсивно размножающихся эпителиальных клеток (см. рис. 13). Локализующиеся в основании «воротника» меланобласты, а также центральный соединительнотканый стержень, обеспечивающий трофику развивающегося пенька, представляют в совокупности «рецептор», своеобразный «писчик», наносящий на формирующейся структуре пера гормональные

сдвиги организма. Струйчатая пролиферация эпителиальных клеток апикального края «воротника» формирует гребнеподобные выросты — закладки бородок. Непрерывный поток добавляющихся в основании «струи» клеток увеличивает такие закладки, в состав которых включаются и меланобласты. Отмечается строгое количественное отношение между последними и вытягивающимися клетками бородок. Не выявляемые до определенного этапа развития при обычных микроскопических исследованиях меланобласты, образуя псевдоподии, приступают к синтезу пигмента, в результате чего возникает кольцевая пигментная зона перьевого пенька.

В этой зоне в зависимости от характера гормональных влияний синтез пигмента в меланоцитах может изменяться и в результате циркулярно меняется окраска пенька (подобно тому, как циркулярно осуществляется подвязка носка).

Вэнг (Wang, 1941, 1943) микрохирургическим путем разобщал соединительнотканый и эпителиальный компоненты перьевого зачатка и производил их обменные трансплантации в перьевые фолликулы разных птеридий. Во вновь образующихся комбинированных молодых перьях реакция на половой гормон обнаруживалась в соответствии с эпителиальным компонентом и в зависимости от свойств той птеридии, откуда брались пеньки для гетерогенных трансплантаций.

Характерное влияние полового гормона на морфогенез пера проявляется в связи с гормональным началом щитовидной железы. Образование черной окраски и увеличение ширины опахала наблюдается у бурых леггорнов и некоторых фазанов под влиянием тироксина. Красно-коричневая пигментация и сужение опахала типичны для состояния атиреоза. Авторы перьвых исследований склонны были видеть в действии тироксина феминизирующий эффект в структуре и окраске перьев бурых леггорнов (Torrey a. Horning, 1922, 19256). В то же время результаты тиреоидэктомии рассматривались как признаки маскулинизации (Crew, 1927; Schwarz, 1930). Завадовский (1928) считал, что такого рода выводы основываются на признаках поверхностного сходства. Анализ влияния тиреоидэктомии на покровы птиц, имеющих различия в реакции по отношению к половому гормону, позволил нам дифференцировать морфогенную роль названных гормонов (Войткевич, 1938ж). Мы пришли к заключению, что рост пера в отношении его скорости, образования структуры и окончательных размеров зависит главным образом от гормона щитовидной железы, который создает фон для реализации мозаики признаков, индуцируемых гормонами половых желез. К аналогичному заключению пришли и другие авторы, основываясь на результатах воздействия эстрогена на тиреоидэктомированных, кастрированных, а также получивших тиоуреаты бурых леггорнов (Fraps, 1938a, б; Blivais, 1947a, б; Domm, 1948; Trinkaus, 1948, 1953).

Сопоставление сроков естественной линьки и цикличности функции половых желез в течение года показывает, что обновление перьевого покрова не совпадает во времени с периодом наиболее высокой половой активности. В период линьки или перед ее наступлением половые железы испытывают депрессию, проявляющуюся относительно больше у самцов, чем у самок. Развитие новых перьев при естественном обновлении покрова обычно происходит в условиях минимальной концентрации полового гормона в организме. Возможно допущение, что образование самцового типа оперения, близкого к покрову кастрированных птиц, находится в прямой зависимости от низкой концентрации полового гормона в организме. В этой связи интересны результаты опытов по искусственной активизации (путем частичного опципывания) к развитию зачатков перьев у петухов и селезней в период наиболее высокой половой функции. Новые перья приобрели самый вид, т. е. результат получился таким же, как и при введении женского полового гормона. Тожественные данные были получены при трансплантации петухам большого количества семенниковой ткани.

Такие результаты, в свете современных данных по биохимии гормонов, объясняются тем, что генез женского и мужского половых гормонов близок по своей природе. При высоких концентрациях часть мужского полового гормона трансформируется в женский, обуславливающий развитие перьев самочьего типа. Реакция дермообразующей ткани на половой гормон в определенной концентрации не одинакова у птиц разных видов; для образования самочьих перьев у различных форм требуется разное количество полового гормона.

Рассмотренные выше данные доказывают, что индуцирующим влиянием на развитие перьев определенной формы, окраски и рисунка обладает женский половой гормон, образующийся и в яичнике и, частично, в семеннике. Специфичность в действии половых гормонов не свойственна другим стероидным гормонам. Так, гормоны коры надпочечника не обладают таким действием, как показали Хамильтон (Hamilton, 1940в) и Веттерсон (Watterson, 1959).

СМЕНА ОПЕРЕНИЯ

Орнитологам и птицеводам хорошо известно, что годовая линька наступает вслед за периодом высокой активности половых желез (Ghadbourne, 1897; Groebels, 1928; Дементьев, 1940б; Шульпин, 1940). Периоды сезонной смены покрова и размножение не совпадают во времени. Такое соотношение закономерно сохраняется у большинства видов диких птиц, хотя, как отмечалось выше, у многих хищников линька может быть продолжительной и частично захватывать период размножения. Подобное совпадение во

времени друг на друга этих процессов наблюдается часто у птиц, подвергшихся одомашниванию.

Изучение половой цикличности у птиц, в связи с естественной линькой, позволило установить наличие двух периодов (высокой активности и покоя) в функции половых желез в течение года. Периодичность половой активности отчетливо проявляется у диких форм в несколько сглаженной форме у одомашненных птиц (Ларионов, 1938; Войткевич и Новиков, 1936б; Van der Meuhlen, 1939; Moreau, Wilk a. Rowan, 1947; Vaugien, 1948; Kobayashi, 1953б; Williamson, 1956). Вне периода размножения половые железы имеют признаки функционального угнетения, что проявляется в уменьшении величины гонад в сравнении с периодом активности. В весенний и, частично, в летний период высокого уровня достигают генеративная и секреторная функции половых желез. В этот период вес семенников у самцов многих видов диких птиц увеличивается в 150—200 раз в сравнении с периодом покоя (Войткевич и Новиков, 1936б). Микроскопическая картина гонад в это время указывает на высокую инкреторную функцию (Mogi, 1948).

Из сопоставлений данных о годовых изменениях в величине и функции половых желез с данными о времени и характере линьки можно сделать заключение, что выпадение перьев приурочивается к тому периоду, когда наступающие после размножения регрессивные изменения в половых железах зашли уже далеко. Орнитологам известны факты сдвигов начала линьки в зависимости от сроков изменений активности половых желез. Линька никогда не начинается в период интенсивной яйцекладки. Линька может наступить раньше, если регрессия половых желез происходит в короткий промежуток времени. Напротив, у птиц, у которых в естественных или экспериментальных условиях высокий уровень половой активности сохраняется дольше обычного, линька не наступает в те сроки, которые типичны для данного вида (Miyazaki, 1934; Van Oordt a. Dämste, 1939). Естественную линьку можно отсрочить или затормозить ее течение путем инъекции птицам эстрогенов или андрогенов (Kobayashi, 1954а; Onishi, Taketomi, Kato a. Miyazono, 1955; Tanabe, Himeno a. Nozaki, 1957). Связь между процессом линьки и половой функцией хорошо изучена у домашних птиц (Ларионов, Бердышев и Дмитриева, 1933).

Обстоятельные данные, касающиеся связи сезонной линьки с половой активностью (яйценоскостью) у домашних кур, приводит в своей монографии Ларионов (1945). Он показал несовпадение во времени фаз наиболее активного проявления обоих процессов. У линяющих птиц снижается яйценоскость; такое угнетение оказывается тем сильнее, чем интенсивнее протекает наступающая затем линька. Понижение яйценоскости в период линьки находится в известной степени в связи и с более общими явлениями,

связанными с неблагоприятными условиями осенне-зимнего сезона. Известно, что температурный фактор имеет значение для функции гонад у птиц (Штрайх и Светозаров, 1936; Васильев, 1948). Но вместе с тем степень депрессивных изменений в половой системе кур в этот период всегда была выражена тем сильнее, чем интенсивнее протекает линька (см. также ранние данные Крамера, Cramer, 1930).

В. Ф. Ларионов показал, что несмотря на кажущийся антагонизм между линькой и половой активностью, между обоими процессами существует взаимосвязь. Линька быстрее наступает и протекает интенсивнее после предшествующего снижения половой активности; для восстановления половой функции необходимо завершение линьки. В практике птицеводства известно, что у перелинявших кур вес яиц увеличивается в сравнении с предшествующим периодом. Период завершения линьки совпадает с новой фазой в функции яичника.

В этих данных мы видим аргументы в пользу признания общности регуляции обоих процессов и доказательство неправильности представления о независимости ритмических явлений в перообразующей ткани и половой цикличности. У наиболее продуктивных птиц линька наступает позже и протекает с большей скоростью. Согласно данным Ларионова, птицы, достигающие раньше середины периода линьки, имеют низкую годовую яйценоскость, в сравнении с теми, у которых первая половина периода линьки сдвинута на более поздний период. Браковка птиц и формирование маточного стада по характеру линьки представляют несомненное удобство и основываются на достаточных биологических данных.

Общая регуляция процессов размножения и перообразования отражается в свойствах линьки у особей разного пола. Выше были приведены некоторые факты, характеризующие половые отличия в линьке птиц разного пола в зависимости от условий гнездования. У домашних кур линька у самцов начинается раньше, чем у самок. Не исключено, что запаздывание линьки у кур объясняется высокой продукцией яичника. У пород кур (например, белые леггорны и род-айланды), отличающихся по времени оперяемости, в дальнейшем наблюдается разница и в сроках линьки, но только у самцов. У самок тех же пород, в связи с высокой продукцией яичников, не наблюдается значительной разницы в сроках наступления и в дальнейшем ходе смены оперения.

В экспериментальной линьке, вызываемой большими дозировками препарата щитовидной железы, также отмечаются половые различия. Завадовский (1927), Завадовский и Липчина (1928) на курах, Ларионов, Войткевич и Новиков (1931а) на голубях показали, что для вызывания искусственной линьки у самцов требуются более значительные дозы тиреоидина, чем для самок. Эти наблюдения были подтверждены в аналогичных работах Милецкой и Лаши-

нера (1934) и Милецкой, Лапинера и Дамрина (1934). Кроме того, теми же авторами было показано, что интенсивность искусственной тиреоидной линьки может быть ослаблена при одновременном введении с тиреоидином полового гормона. В. Ф. Ларионов (1945) в опытах на большом числе кур показал, что чувствительность перообразующей ткани к тиреоидному гормону у курочек значительно выше по сравнению с петухами. В условиях экспериментальной линьки наблюдается сначала резкое снижение яйценоскости, а затем ее увеличение, превышающее нередко яйценоскость контрольных кур. Искусственно вызванный опщипыванием массовый рост перьев у голубей, как и тиреоидная линька, вызывает угнетение гонад, более выраженное вначале (Новиков и Ларионов, 1936).

Демонстративные данные относительно общей регуляции перообразовательного процесса и функции гонад были получены в опытах кастрации. Впервые М. М. Завадовский (1922) наблюдал изменения в наступлении линьки у кастрированных петухов. На большом материале Н. В. Бельский (1936а, б, 1938) установил, что у кастрированных кур вместо одной ежегодной линьки наблюдается непрерывно протекающее обновление покрова. У нормально линяющих петухов линька начинается в мае — июне, кастрированные позднее осенью петухи начали линять в декабре. Непрерывно протекает линька и у кастрированных уток (Штрайх и Светозаров, 1937а, б, в, 1938). У кастрированных кур и уток обновление перьев на разных птерилиях происходит в такой же последовательности, как и у некастрированных птиц. У кур она начинается с выпадения крайних внутренних маховых перьев первого порядка, за ними в определенной последовательности, в строгой очередности — в направлении к наружному краю крыла — меняются остальные маховые. Коррелятивно со сменой крупных перьев протекает линька мелких. Линька у кастрированных уток, также, как и в норме, начинается со смены мелкого оперения и рулей; затем через некоторое время следует в короткий срок смена маховых при продолжающейся линьке мелкого оперения. Время и интенсивность одного цикла линьки у кастрированных птиц не отличаются от нормы. Разница между нормальными и кастрированными птицами заключается в том, что у последних, после полного окончания одной линьки, непосредственно начинается другая.

Птицы названной выше второй биологической группы, у которых в развитии структуры и окраски перьев наблюдается известная автономность от гормональной индукции гонад, отличаются и в отношении циклических процессов в перообразующей ткани. Кастрация птиц этой группы не сопровождается непрерывной линькой. После кастрации отмечается лишь некоторый сдвиг в наступлении годовой линьки на более ранний срок. Величина такого сдвига зависит от времени операции и она неодинакова у птиц разных видов. Линька у мелких воробьиных птиц

после кастрации начинается примерно на 30 дней раньше, чем у нормальных (Новиков, 1936а, д). Наши наблюдения над кастрированными самцами взрослых голубей показали, что сдвиг линьки на более ранний срок составляет около 40 дней (Войткевич, 1940д). Кастрация молодых голубей перед ювенальной линькой вызывает незначительное смещение сроков в смене перьев. Кастрированные скворцы, по нашим наблюдениям, линяют примерно в то же время, как и некастрированные птицы. Продолжительность и интенсивность линьки, а также ее сроки не изменяются у этих птиц после удаления гонад. Результаты опытов кастрации показывают, что выключение половых желез у птиц одной биологической группы приводит к непрерывной линьке, у других птиц происходит некоторое изменение в сроках наступления сезонной линьки.

В ряде названных выше работ неоднократно отмечалась определенная корреляция между изменениями в весе гонад и щитовидной железы в течение годового цикла. Риддл (Riddle, 1925) одним из первых обратил внимание на реципрокные отношения в величине этих желез у голубей в разные сезоны года. Последовательность изменений в размерах и микроструктуре щитовидных желез, а также гипофиза у петухов и каплунов белых леггорнов в течение года изучил Н. В. Бельский (1940). Он показал, что и во время высокой активности гонад наблюдается усиление функции щитовидной железы. Гонады самцов и самок кур не одинаково реагируют на удаление щитовидных желез (Войткевич, 1940е). Нами в совместном исследовании с Ларионовым было показано, что у самок голубей повышение функции щитовидной железы приурочивается ко времени яйцекладок. Половые различия в функции щитовидной железы находятся в соответствии с отличиями в общей реактивности самцов и самок голубей в условиях тиреоидной линьки (Войткевич и Ларионов, 1938). Солидный материал о коррелятивных изменениях эндокринных органов у птиц представлен в более новой сводке Бенуа (Benoit, 1950). Таким образом, у птиц с высокой половой продуктивностью подъем функции щитовидной железы наблюдается не только в период обновления покрова, но и во время активной генеративной деятельности гонад.

Рассмотренный выше интересный факт перманентной линьки у кастрированных кур и уток не может быть объяснен без учета функциональных изменений щитовидной железы. В свою очередь, выключение щитовидной железы может менять характер годичной цикличности гонад. Так, у тиреоидэктомированных скворцов, находившихся под нашими наблюдениями более полутора лет, перманентно сохранялся высокий уровень половой активности, о чем можно было судить по весу и микроструктуре семенников и желтой окраске клюва (Войткевич, 1940ж). Другие приведенные выше факты согласованно показывают, что заблаговременное

удаление щитовидных желез исключает возможность наступления линьки, что рост перьевого покрова сопровождается усилением функции щитовидной железы и что наступлению линьки предшествует депрессия гонад. Не касаясь пока роли координирующего эти явления общего механизма, необходимо указать на стойкую закономерность их взаимных отношений.

Очевидным является факт депрессии генеративной и инкреторной функции гонад в период линьки. Это, очевидно, благоприятствует реализации пролиферативных потенций перообразующей ткани. Мы не видим необходимости искать в этом проявление физиологического антагонизма между половыми и тироидными гормонами тем более, что последний необходим для осуществления генеративных процессов и в коже и в гонадах. Антагонистический фактор продуцируется, как известно, в самой половой железе. На примере половой циклики млекопитающих показана тормозящая роль гормона желтого тела прожестерона в отношении генеративной и эстрогенной функции яичника. В период гиперфункции желтого тела гормональный баланс в организме и состояние других желез могут быть сравнимы с явлениями, вызываемыми кастрацией. Наличие прожестерона в плазме крови кур, у которых отсутствовала яйцекладка, отметил в свое время Фрэпс (Fraps, 1949). Такого рода факты и соображения явились предпосылкой для испытания эффективности прожестерона в отношении линьки птиц. Ряд исследований в этом направлении был проведен в последнее время.

Шефнер (Shaffner, 1954, а, б, 1955) впервые показал, что инъекции прожестерона курам вызывают прекращение яйцекладки и преждевременную линьку. Такое действие оказывается более сильным на молодых курах. Яйцекладка прекращается полностью через две недели после начала инъекции, примерно с этого же времени провоцируется ускоренная линька, интенсивность которой лишь несколько слабее экспериментальной линьки, вызываемой тироксином. В последующих работах Адамса (Adams, 1955, 1956), Джун и Хэрриса (Juhn a. Harris, 1955, 1956), Хэрриса и Шефнера (Harris a. Shaffner, 1957) был вновь подтвержден такой феномен и детализированы его некоторые особенности (Kobayashi, 1958). Интрадермальные инъекции разных гормонов показали, что только тироксин в состоянии вызвать и стимулировать пролиферацию покоящихся или активизированных предварительным опиливанием перьевых зачатков. Прожестерон таким действием не обладает. Преждевременная линька под влиянием прожестерона провоцируется и у петухов, но выражена она слабее, чем у самок. Предшествующие эксперименту физиологические отношения (и яйцекладка) восстанавливаются через 25—30 дней после последней инъекции прожестерона. Согласно наблюдениям Пино (Pino, 1955), искусственную линьку у кур провоцируют так же инъекции энкепалтина.

Совокупность рассмотренных в этом разделе данных позволяет сделать вывод о наличии определенного физиологического отношения между процессом размножения и сменой покрова. Линька наступает в период снижения половой активности; она может быть подавлена половыми гормонами или спровоцирована наново прожестероном. Интенсивность линьки тем больше, чем сильнее проявляется угнетение половых желез. Такой факт может быть истолкован и в противоположном смысле, т. е. угнетение половой функции сильнее при интенсивной линьке. Из этого следует, что нет оснований видеть причину изменений одного процесса непосредственно в другом процессе. Очевидно, эти причины имеют более общий характер и обуславливаются факторами общей физиологической регуляции организма. Известно, что трофное начало железистой доли гипофиза обладает стимулирующим влиянием и на функцию щитовидной и на функцию половых желез. Хотя гипофиз не является единственным регулятором интересующих нас формообразовательных процессов, он в то же время представляет собой основное звено в передаче опосредуемых через нервную систему влияний внешней среды на гонады и щитовидную железу. К рассмотрению этих явлений мы переходим в следующих разделах. Здесь же отметим, что закономерное соотношение между процессом размножения и сменой покрова отрегулировалось в историческом развитии. Оно, несомненно, имеет приспособительный характер, поскольку организм не в состоянии энергетически и материально обеспечить одновременно два мощных формообразовательных процесса. Это обстоятельство и обусловило наличие координирующей централизованной регуляции.

V. ГИПОФИЗ (ПЕРЕДНЯЯ ДОЛЯ) И ПЕРООБРАЗОВАНИЕ

Особое положение гипофиза в системе эндокринных органов определяется, во-первых, его тесными анатомическими и физиологическими связями с центральной нервной системой — с промежуточным мозгом. Аденогипофиз непосредственно контактирует с выростом мозга, образующим обильно васкуляризованный нейрогипофиз. Наиболее массивная часть аденогипофиза — передняя доля — представляет железистый комплекс, обладающий рядом гормональных функций. Представление о функциях гипофиза ассоциируется главным образом с его трофным влиянием на секреторный уровень других желез внутренней секреции.

Тиреотрофное действие (влияние на щитовидную железу) активного начала передней доли гипофиза экспериментально было установлено для представителей всех классов позвоночных. Тиреотрофный эффект на птицах (голуби) был получен впервые В. Ф. Ларионовым, А. А. Войткевичем и Б. Г. Новиковым (1931б), которые наблюдали характерные реакции гипертрофии, гиперплазии и гиперемии щитовидных желез у подопытных голубей. Такой эффект затем был показан и на других птицах.

Вопрос о месте образования тиреотрофного начала в железистой доле гипофиза и до последнего времени является предметом дискуссий. Объективные морфологические критерии гормональной активности гипофиза, тем более в связи с фазами перообразовательного процесса, могли быть найдены на основе достаточно четких гистофункциональных признаков. Напомним, насколько было облегчено изучение роли щитовидной железы в перообразовательном процессе после того, как были найдены показатели, объективно оценивающие функцию этой железы в зависимости от изменения ее тонкой микроскопической структуры.

Передняя доля гипофиза являлась объектом чрезвычайно большого количества микроскопических, физиологических и гистохимических исследований. Многообразие функций этого эндокринного органа обуславливается двумя основными типами секреторных клеток: базофилами и оксифилами. Исследование роли гипофиза в процессах морфогенеза не может быть осуществлено вне представлений о локализации основных гормональных начал в кон-

кретном цитологическом субстрате. В свое время проведение предварительных опытов было облегчено наблюдениями над микроскопическим строением гипофиза у разных животных, которые позволили выявить неравномерность в распределении разных секреторных клеток в этой железе (Войткевич, 1939г).

Так, например, у всех обследованных нами птиц в передней доле гипофиза отчетливо различаются два участка: в переднем преобладают базофильные клетки, в заднем оксифильные. До нас на эту особенность в микроструктуре гипофиза голубей обратили внимание З. А. Затворницкая и В. С. Зимницкий (1932). Зональные различия в железистой доле гипофиза кур описаны Лекторским (1938). Раздельное тестирование таких частей передней доли гипофиза птиц на содержание гормональных начал встречало трудности из-за незначительных размеров органа. Поэтому потребовалось предварительное изучение гипофизов крупных млекопитающих, у которых зональность в распределении двух типов секреторных клеток выражена хорошо. Такое исследование было важно потому, что впоследствии для приготовления тиреотрофного гормона использовали в качестве сырья гипофизы крупного рогатого скота.

В ряде работ (Войткевич, 1937—1939) нами было показано, что ткань базофильной зоны, располагающаяся в центральной и передней областях железистой доли гипофиза (хорошо отличима и может быть выделена микроскопически), содержит активное начало, обладающее иным биологическим действием, чем остальная ее часть. Гормональное начало, образующееся в оксифильных клетках, обладает свойством стимулировать рост молодого животного, не оказывая при этом заметного влияния на функцию периферических желез внутренней секреции. Напротив, активное начало базофильных клеток не влияет на процессы роста, но стимулирующе действует на функцию других эндокринных органов, в частности щитовидной железы. Вывод о тиреотрофном действии базофилов гипофиза был подтвержден И. Н. Лекторским (1938) и для птиц. Он же показал, что тиреотрофные свойства присущи только базофильным клеткам и не связаны с топографическими особенностями разных частей передней доли гипофиза. Колоссальный экспериментальный материал многочисленных исследований по гистофизиологии гипофиза позволил позже более детально дифференцировать тонкие цитологические отличия в пределах группы базофильных и оксифильных клеток. Одновременно были получены дополнительные данные, подтвердившие факт образования тиреотрофного гормона в определенной группе базофильных клеток. Мы не ссылаемся на соответствующие литературные источники, поскольку эти данные с исчерпывающей полнотой представлены в известных руководствах по эндокринологии.

СТРУКТУРА И ОКРАСКА ПЕРЬЕВ

Переходя теперь к изложению результатов, касающихся отношения трофного начала гипофиза к развитию перьев, следует привести данные относительно состояния этой железы у птиц в период обновления покрова. Передняя доля гипофиза, ее цитологические изменения в онтогенезе и в различные фазы годового цикла у голубей описаны в работах Шули (Schooley, 1937), Шули и Риддла (Schooley a. Riddle, 1938). Аналогичные данные для кур представлены в работах Лекторского (1940) и Бельского (1940). Дифференцировка единичных секреторных клеток намечается к концу первой половины эмбриогенеза. А. Н. Студитский (1947) показал, что в середине эмбрионального периода гипофиз зародыша кур на 8—11-й день развития обладает способностью при пересадке на хорио-аллангоис активизировать щитовидную железу. В гипофизе голубей дифференцировка секреторных клеток начинается относительно позже. Количество базофилов заметно увеличивается в течение первого месяца после вылупления (Schooley, 1937), т. е. во время интенсивного роста ювенального покрова; оксифилы дифференцируются довольно рано и в относительно большом количестве они представлены в гипофизах зародышей второй половины насиживания.

Мы изучили микроскопическую картину гипофиза голубей в период искусственно вызванного многократного массового роста перьев, т. е. в условиях активизированной гиперфункции собственной щитовидной железы птиц. Одновременно производилось тестирование на головастиках фрагментов гипофизарной ткани от подопытных и контрольных голубей (методику см. Войткевич, 1945д, 1948б). Материалы табл. 19 могут быть точнее интерпретированы при их сопоставлении с данными о состоянии щитовидных желез тех же птиц, рассмотренных ранее в табл. 10. Там же были детализированы условия опыта.

После однократного удаления перьевого покрова не наблюда-

Таблица 19

Вес, микроскопическое строение и биологическая активность гипофизов голубей (средние данные)

Показатели	Контроль	Серия опытов		
		I	II	III
Вес, в мг	4,6	3,2	6,3	4,8
Число базофилов в одном поле зрения микроскопа	4,4	3,5	7,5	8,1
Ускорение метаморфоза головастиков при имплантации гипофизов голубей				
% резорбции хвоста	24,3	118,1	22,4	9,3
% укорочения кишечника	27,6	9,4	27,9	12,5

лось значительных изменений в структуре и функции железистой доли гипофиза голубей (I серия). Увеличение размеров гипофиза отмечено после повторного удаления незрелых перьев (II серия).

В начальный период массового роста перьев в передней доле гипофиза уменьшается число базофильных клеток. По-видимому, усиленная отдача гормональной субстанции из гипофиза происходит и за счет разрушения базофильных клеток. В дальнейшем, при новой активизации перообразующей ткани количество базофилов в гипофизе становится больше, чем в норме. Изменения в микроструктуре базофильных клеток находятся в определенной зависимости от суммарной продолжительности непрерывного роста перьевого покрова. После однократного ощипывания перьев структура базофильных клеток в гипофизах голубей мало отличалась от нормальной. Цитоплазма большинства базофилов была обильно гранулирована. Повторное ощипывание усилило утрату гранул базофилами и частичную вакуолизацию их цитоплазмы; число таких клеток увеличилось и превысило норму примерно в два раза. После третьего ощипывания количество базофилов с вакуолизированной цитоплазмой еще более увеличилось, в отдельных клетках отмечены признаки дегенерации с пикнозом ядер; для остальных базофилов характерным признаком являлась утрата зернистости.

Результаты теста на личинках амфибий показали, что гипофизы нормальных птиц имели относительно большое содержание тиреотрофного гормона и при тестировании вызывали значительное ускорение метаморфоза. Имплантированный гипофиз стимулировал функцию щитовидных желез головастиков, что было установлено при гистологическом изучении соответствующей области головастиков. Процент резорбции личиночных органов у головастиков этой серии составил 24,3 и 27,6 по отношению к тем же показателям у нормально развивавшихся контрольных головастиков. После однократного ощипывания гипофизы голубей оказали менее сильное влияние на метаморфоз головастиков — процент резорбции 19,4 и 18,1. В этом отразилось обеднение гипофиза тиреотрофным гормоном. При добавлении еще одного периода массового роста перьев активность гипофиза в биологическом тесте несколько повысилась. Подобный эффект близок к таковому для гипофиза тиреоидэктомированных птиц (Лекторский, 1940; Войткевич, 1946; Войткевич и Архангельская, 1947). В обоих случаях отсутствие гормона щитовидной железы сочетается с увеличением содержания тиреотрофного гормона в гипофизе. После трехкратного ощипывания отмечено уже значительное обеднение ткани гипофиза тиреотрофным гормоном. В этот период в гипофизах голубей не наблюдается дальнейших сдвигов в числе базофилов, но отмеченные выше цитологические изменения вполне согласуются с утратой активного начала гипофизарной ткани. Из такого рода сопоставлений следует, что при продолжительном

искусственно вызванном массовом росте перьев влияние гипофиза на щитовидные железы, усиливаясь вначале, позже снижается.

Функциональные отношения между гипофизом и щитовидной железой в период массового перообразования получили дополнительную интерпретацию при сопоставлении с результатами тестирования крови подопытных птиц (методику см. Войткевич, 1948б). У голубей I серии в период развития большой массы перьев кровь оказала влияние на метаморфоз головастика. После повторной активизации массового роста перьев влияние крови на личинок оказалось очень слабым или практически отсутствовало (см. табл. 11). Как объяснить увеличение гормональной активности крови голубей после однократного ощипывания перьев? Несомненно, что это результат некоторого повышения концентрации тиреоидного гормона, поскольку активизация собственных щитовидных желез головастика была невелика. Щитовидные железы голубей, подвергнутых однократному ощипыванию, имели характерные признаки усиленного выведения гормонального начала; наблюдающееся при этом нормальное развитие перьевых пеньков указывало на наличие в крови тиреоидного гормона в концентрации, обеспечивающей необходимый для роста уровень обмена. После же трехкратного ощипывания в крови не выявлялось присутствия активных начал. Щитовидные железы в это время находились в состоянии функционального истощения; дополнительным подтверждением этого являлось отсутствие роста перьевых зачатков.

Характер отношений между гипофизом и перообразовательным процессом и роль при этом щитовидной железы были уточнены в следующих опытах. Голубям, у которых путем многократного удаления незрелого покрова было вызвано функциональное истощение щитовидных желез (отсутствовала пролиферация перьевых зачатков на большинстве птерилий), производилась имплантация кусочков из базофильной зоны железистой доли гипофиза крупных животных. В течение месяца у таких подопытных птиц оперение все же не развивалось, так как щитовидные железы сохраняли состояние функционального истощения. В этих условиях дополнительная стимуляция тиреотрофным гормоном гипофиза не была эффективной. В параллельных опытах, где вещество гипофиза вводилось в таком же количестве нормальным птицам, всегда наблюдалось характерное тиреотрофное действие — усиление функции щитовидных желез и стимуляция роста активизированных к развитию перьевых зачатков (Войткевич, 1937 а, б). Результаты этого опыта подтверждают, что гормональное начало гипофиза влияет на щитовидную железу только в направлении усиления секреции и оттока ее гормона. Дополнительная же стимуляция истощенной в период гиперфункции щитовидной железы оказывается уже не эффективной (Войткевич, 1937б).

Перек, Экштейн и Собель (Perek, Eckstein a. Sobel, 1957) провели гистохимическое исследование гипофизов от линяющих и

несущихся кур. Они обнаружили контрастные отличия в цитологической картине передней доли. В период линьки увеличивается количество базофилов с признаками высокой функции. Напротив, оксифилы активизируются во время яйцекладки. Применение в дополнительных опытах на молодых птицах инъекций диэтилстилбестрола позволило выявить среди базофилов два типа клеток: тиреотрофы и гонадотрофы. Рассмотренные выше изменения в цитологической картине гипофизов подопытных голубей в период обновления покровов касались главным образом тиреотрофов.

Удаление закладки гипофиза у зародышей кур через 33—38 часов от начала инкубации, как показал Фьюго (Fugo, 1940), приводит к задержке развития щитовидной железы. Отсутствие гипофиза не препятствует формированию щитовидной железы из соответствующей закладки и накоплению коллоида в ее мелких фолликулах. У таких зародышей первичный пуховой покров развивался нормально, по-видимому, и закладка зачатков контурных перьев также прошла нормально, поскольку она синхронизирована с развитием зародышевого пуха.

Как влияет гипофизэктомия на следующие этапы перообразовательного процесса, показали опыты Митчелла (Mitchell, 1929), Хилла и Паркса (Hill a. Parkes, 1934, 1935a, б) и Лекторского (1940). В этом отношении результаты гипофизэктомии оказались тождественными с результатами при тиреоидэктомии. После удаления гипофиза перья регенерировали медленнее, чем в норме, и имели ланцетовидную форму. Кайма контурной части опахала, лишенная вторичных боронок, была развита так же, как и у тиреоидэктомированных кур. Эти явления объясняются тем, что щитовидные железы гипофизэктомированных птиц находились в угнетенном состоянии: растянутые фолликулы выполнены однородным коллоидом, секреторный эпителий фолликулов сильно уплощен. При введении гормона щитовидной железы гипофизэктомированным птицам происходит развитие перьев нормальной структуры и окраски. Неотчетливые результаты в отношении линьки гипофизэктомированных птиц объясняются тем, что наблюдения не были достаточно продолжительны. Рассмотренные выше данные показывают, что гормональное начало гипофиза должно иметь отношение к перообразовательному процессу, оказывая свое влияние через щитовидные железы.

Физиологическая связь между перообразованием и гипофизом подтверждается также при экспериментальном увеличении содержания тиреотрофного гормона в организме. Наши первые опыты в этом направлении, имеющие уже тридцатилетнюю давность, оказались неудачными. У голубей, которым вводился экстракт, приготовленный из целой свежей железистой доли гипофиза, не удалось вызвать существенных сдвигов в перообразовательном процессе, даже если введение препарата приурочивалось к определенному периоду развития перьев.

Полученные нами позже данные, касающиеся локализации основных гормонов в железистой доле гипофиза, убедили нас в целесообразности применения суммарного экстракта (Войткевич, 1939 г). Поскольку гормон, стимулирующий функцию щитовидной железы, образуется в базофильных клетках гипофиза (по последним данным — в тиреотрофах), то естественно предположить, что в суммарном экстракте действие трофного начала ослабляется действием веществ, образующихся в оксифилах (это было нами подтверждено экспериментально). Отсюда следовало, что предполагаемое влияние в отношении перестроительного процесса могло быть выявлено только при раздельном испытании на птицах гормональных веществ из разных, отличающихся по цитологической картине зон передней доли гипофиза.

Опыты были поставлены на линяющих 15 почтовых голубях, составивших три серии, по 5 птиц в каждой. В I серии путем ощипывания старых перьев на левом крыле каждой птицы вызывалось развитие двух новых кроющих второстепенных маховых перьев. Одновременно с этим голубям двух других серий производилась пересадка кусочков передней доли гипофиза раздельно с преобладанием оксифильных или базофильных клеток. Через три дня одноименные перья были удалены на другом крыле и была произведена посадка новых кусочков гипофиза (одной птице каждый раз имплантировались кусочки гипофиза по 200 мг). Периодические измерения развивающихся перьев показали, что под влиянием вещества базофильной зоны развитие испытало стимуляцию подобно тому, как это было показано при воздействиях тиреоидными препаратами. Объяснение таких совпадающих результатов мы находим в данных, характеризующих состояние щитовидных желез тех же голубей (табл. 20).

Т а б л и ц а 20

Щитовидные железы голубей после пересадки кусочков гипофиза, отличающихся цитологической картиной

Серия	Вес обеих долей железы, в мг	Высота эпигляя, в р.	Внутренний поперечник фолликулов, в р.
Контроль	29,2	8,4	24,8
Эозинофильная зона	30,2	9,9	23,8
Базофильная зона	96,0	14,0	19,4

Действительно, как видно из табл. 20, гормон, образующийся в базофильных клетках гипофиза, стимулирует функцию щитовидной железы, что, в свою очередь, влияет на рост перьев. В дальнейших опытах с имплантациями кусочков из разных зон гипофиза, проведенных на птицах нескольких видов, не наблюдалось существенных отклонений от нормы в форме, строении,

окраске и рисунке перьев, т. е. был отмечен по существу тот же эффект, что и при введении небольших доз гормона щитовидной железы (Войткевич, 1938д, 1939г). Широко проводившиеся испытания экстрактов и гормонов гипофиза в связи с их влиянием на структуру и рисунок перьев кур и голубей показали, что при этом периферический эффект определяется активизацией гонад подопытных птиц (Pomren, Dingemans a. Kober, 1933). Эксперименты на молодых птицах выявили возможность их преждевременного полового созревания, которому сопутствовало проявление признаков полового диморфизма в покрове (Domm, 1931; Domm, a. Van Dyke, 1932). Плацентарные гормоны оказывают феминизирующий, аналогичный эстрогену эффект на развивающиеся перья диморфных пород кур (Juhn a. Gustavson, 1930).

Экспериментальные исследования, охватывающие большое число разнообразных форм птиц, выявили совершенно новые типы зависимости перообразовательного процесса от гормональных влияний. Наши обычные представления о морфогенном действии гипофиза ассоциируются с его контролем функционального уровня щитовидной железы или гонад, гормоны которых, в свою очередь, оказывают влияние на те или иные генеративные структуры. Эксперименты на некоторых видах тропических птиц показали дополнительные аспекты гормональных влияний. Африканские ткачики в период покоя гонад обладают мономорфным покровом, причем у самок он сохраняется и в период размножения, хотя последнему предшествует линька. Самец одевает яркий черно-желтый наряд, клюв его становится черным. Кастрация самца не оказывает влияния на окраску покрова до и после линьки, но клюв теряет черную окраску и становится белым, как обычно это бывает в период полового покоя. Инъекции полового гормона кастратам и нормальным самцам оказывают влияние только на окраску клюва, не изменяя рисунок покрова. Следовательно, у названной формы периодические изменения в окраске покрова не зависят от гормонов гонад. Оказалось далее, что эти изменения находятся под контролем лютеинизирующего гормона передней доли гипофиза (Witschi, 1936). Это гормональное начало, а равно и хорионический гонадотрофин, индуцирует рисунок брачного оперения. Такое влияние проявляется непосредственно на меланофоры, помимо гонад, поскольку действие оказывается равнозначным и на кастратах. У другой тропической формы, райской вайды, обладающей также индифферентным по отношению к половому гормону рисунком, установлена аналогичная физиологическая зависимость окраски оперения от лютеинизирующего гормона гипофиза, причем последний влияет не только на меланофоры перьевых фолликулов, но и клюва (Watterson, 1959).

Меланофоры клюва разных птиц обладают неодинаковой чувствительностью по отношению к половым гормонам: от полной независимости до положительной реакции у обоих полов. При

этом зависимость от андрогена выражена более часто, чем от эстрогена, т. е. наблюдается отношение, обратное тому, какое было показано для пигментных клеток пера. Вместе с тем те и другие у некоторых видов птиц способны реагировать на гормоны щитовидной железы и гипофиза (Witschi a. Woods, 1936; Новиков, 1936—1940; Tucker, 1949).

Рассмотренные выше данные представляют и общебиологический интерес, поскольку демонстрируют возможность непосредственного влияния гормона гипофиза на морфогенный процесс, каким является перообразование.

СМЕНА ОПЕРЕНИЯ

Параллельно мы вели исследования по влиянию тиреотрофного гормона гипофиза на смену перьев. Предполагалось, что гормональная активизация щитовидной железы окажет стимулирующее влияние на начавшуюся линьку или вызовет ее в необычное время. Наши предшествующие попытки получить такой эффект при введении экстрактов из целой железистой доли, по объясненным выше причинам, оказались безуспешными. В этой связи было применено раздельное введение вещества из различных участков передней доли гипофиза и чистого тиреотрофного гормона.

При периодически повторяющихся имплантациях молодым цыплятам кусочков из базофильной зоны гипофиза ювенальная линька заканчивалась на 12 дней раньше, чем у цыплят, получавших вещество из оксифильной зоны или у контрольных птиц (Войткевич, 1939а). Ускорение линьки наблюдалось в наших опытах и у взрослых голубей, и у птиц, которым имплантировалось вещество базофильной зоны. Общее количество вылинявших перьев (по весу) за 30-дневный период, было в три раза больше, в сравнении с голубями, получавшими вещество оксифильной зоны или в контроле.

Тиреотрофный гормон, выделявшийся или из целой железистой доли, или только из базофильной зоны, приготавлился нами по методике, описанной Роуландом и Парксом (Rowland a. Parkes, 1934) и Я. М. Кабаком (1945). Использовались свежие или замороженные гипофизы крупного рогатого скота, бравшиеся с бойни не позже, чем через сутки после смерти животного. При использовании целой железистой доли количество получавшегося тиреотрофного гормона составляло около 12% исходного веса сухого вещества, тогда как при использовании вещества из базофильной зоны — 24%. Для инъекции употреблялась взвесь тиреотрофного гормона в 1/50 н. NaOH, нейтрализованная 1/10 н. HCl.

В табл. 24 приведены результаты предварительного испытания гормона на морских свинках (1 мл в день), молодых утках (1 мл в день) и на взрослых скворцах (0,5 мл в день). Каждый раз 7,5 мг порошка эмульгировалась в 1 мл жидкости.

Из сопоставления данных табл. 21 видно, что наряду с морскими свинками птицы являются надежным объектом для тестирования тиреотрофного гормона (см. также Я. Кабак, 1945).

Т а б л и ц а 21

Средний вес щитовидных желез (в мг) после пяти инъекций тиреотрофного гормона

Исходный материал при приготовлении гормона	Морские свинки	Утята	Скворцы
Контроль	16,3	22,3	10,1
Целая передняя доля	38,7	30,3	20,6
Оксифильная зона	31,2	28,2	17,6
Базофильная зона	52,2	51,1	42,7

Первые наши опыты с введением чистого тиреотрофного гормона были поставлены на взрослых птицах (голубях и скворцах) в период их естественной линьки. Доза ежедневно вводимого препарата была увеличена (30 мг сухого порошка эмульгировалась в 1 мл жидкости). Голуби были разделены на две серии: у одних птиц до опыта сменилось по 1—2, у других — по 3—4 первостепенных маховых пера. Инъекции тиреотрофного гормона продолжались в течение 14 дней. Через 5 дней после начала инъекций скорость линьки увеличилась, но позже было отмечено торможение процесса смены перьев. В результате контрольные птицы закончили линьку раньше, чем опытные. Аналогичные данные были получены в опытах на скворцах (рис. 102).

Объяснение своеобразной двухфазности в действии гормона гипофиза было получено после микроскопического исследования щитовидных желез подопытных птиц. Оказалось, что гипертрофированные под влиянием тиреотрофного гормона щитовидные железы у голубей (средний вес желез 162 мг против 42 мг в контроле) испытали изменения, типичные для состояния функционального истощения. Таким образом, усиленно функционирующие в период естественной линьки щитовидные железы при дополнительном влиянии тиреотрофного гормона переходили в фазу истощения. В результате в короткий срок создавалось состояние относительного атиреоза, препятствовавшее нормальному течению перообразования.

Дальнейшие эксперименты были проведены на взрослых перепелах. Поскольку ранее была мотивирована необходимость экспериментирования на диких формах, мы не возвращаемся к аргументам, а переходим непосредственно к описанию результатов. Опыты были проведены на 24 птицах, составивших три группы.

Первая группа включала 8 перепелов. Тиреотрофный гормон вводился четырем птицам по 0,5 мл в течение 20 дней, остальные птицы этой группы служили контролем.

Вторая группа состояла из 7 птиц, три из которых были тиреоидэктомированы. Всем птицам этой группы вводился тиреотрофный гормон в т

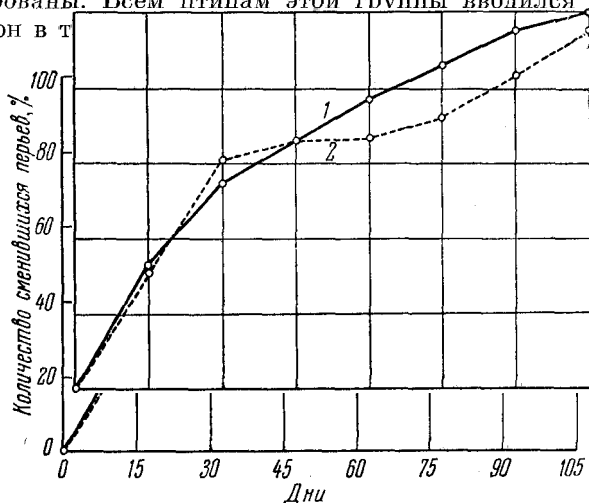


Рис. 102. Линька первостепенных маховых перьев скворцов
1 — контроль; 2 — под влиянием тиреотрофного гормона гипофиза

Третья группа включала 9 нормальных птиц, на которых мы варьировали продолжительность введения гормона и сравнивали результаты действия препаратов, приготовленных из вещества разных зон гипофиза. Инъекции во всех случаях начинались за месяц до начала естественной линьки.

У подопытных птиц первой группы на 5—8-й день после первой инъекции были отмечены признаки начавшейся линьки. В течение последующих 20 дней у тех же птиц выпало по 5—7 маховых. Не менее интенсивно протекала смена перьев на других птерилиях. У контрольных птиц этой группы линька начиналась позже, примерно в то же время, когда у подопытных сменилось в среднем 6—7 маховых перьев (рис. 103). Важно отметить, что во второй группе преждевременная линька имела место только у нормальных птиц, получавших тиреотрофный гормон. Тиреоидэктомированные перепела не линяли ни во время инъекций, ни позже, когда началась линька контрольных птиц.

Третья группа птиц показала, что для вызывания преждевременной линьки достаточно трех инъекций препарата, выделенного из базофильной зоны. Такой же результат под влиянием препарата, приготовленного из целой железистой доли гипофиза, удастся

получить только после шести инъекций (Войткевич, 1940а). Следовательно, под влиянием тиреотрофного начала, образующегося в базофильных клетках гипофиза, может быть спровоцирована преждевременная линька, которая при этом наступает в результате активизации функции щитовидной железы.

Своеобразный физиологический антагонизм между гормональными началами, образующимися в базофильных и оксифильных клетках, был показан нами в условиях совместного и раздельного тестирования участков гипофизарной ткани, отличающихся микроскопической картиной (Войткевич, 1939 г). Морфогенное действие, свойственное тиреотрофному гормону базофилов, значительно подавлялось при дополнительном введении животным субстанции оксифильных клеток. Фазы высокой функции оксифилов и базофилов в гипофизе кур, как было отмечено выше, приурочиваются к разным, обычно исключаящим друг друга морфогенным процессам: яйцекладке и линьке. Тиреотрофный гормон, образуемый базофилами, может вызвать и преждевременную ускоренную линьку. Лактогенный гормон, или пролактин, продукцию которого чаще связывают с оксифильными клетками, подавляет линьку. Последний феномен был показан в экспериментах Кобаяши (Kobayashi, 1953в) на линяющих голубях. Автор полагает, что лактоген понижает чувствительность перьевых зачатков по отношению к тироксину. Еще более демонстративный результат был получен Джун и Хэррис (John a. Harris, 1958) на перманентно линяющих каплунах, получавших пролактин. С этими данными согласуются и наблюдения Лоуса и Фэрнера (Laws a. Farner, 1960) над воробьями, подвергшимся продолжительному освещению. Под влиянием пролактина гонады не испытывали угнетения. Более того, характерная реакция их гипертрофии на продолжительное освещение отчетливо проявилась.

Физиологические связи между новообразующимся покровом и эндокринными органами у птиц имеют общий характер с таковыми у рептилий, у которых гипофизарное воздействие, активизирующее щитовидную железу, и тем самым пролиферацию эпителия, выявляется в весьма четкой форме (Noble a. Bradley, 1933; Eggert, 1935).

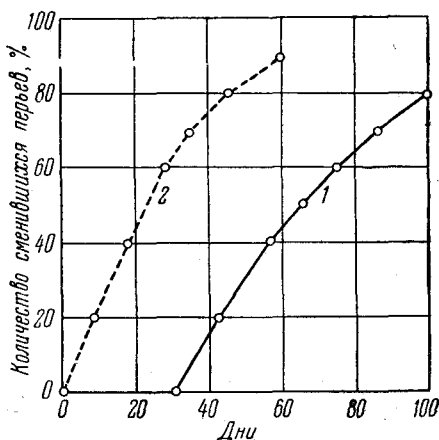


Рис. 103. Линька первостепенных маховых перьев перепелов

1 — контроль; 2 — под влиянием инъекций тиреотрофного гормона гипофиза

VI. ЗНАЧЕНИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ В РАЗВИТИИ И СМЕНЕ ПЕРЬЕВ

Линька является исторически сложившейся адаптацией к условиям среды. Связь с внешней средой осуществляется через нервную систему и посредством ее регулируются внутренние физиологические процессы.

Опосредующая роль нервной системы между условиями среды и функциональными отправлениями многочисленных систем организма составила содержание фундаментальных исследований павловской физиологической школы. И. П. Павлов пришел к заключению, что каждый орган находится, как бы под тройным контролем. Функция органа зависит от нервов функциональных, вызывающих или прекращающих его деятельность, от нервов сосудистых, регулирующих приток и отток различных веществ, и, наконец, от нервной трофики (присущей, согласно современным данным, и соматической и вегетативной нервной системам), определяющей, в связи с требованиями целостного организма, степень использования веществ в каждом органе.

Многочисленные исследования были посвящены изучению роли нервных связей в процессах репаративной регенерации (см. сводки Воронцовой, 1949; Полежаева, 1950). В итоге этих работ было доказано трофическое влияние нервов на новообразование различных тканей и органов. Кожа птиц с ее высоко дифференцированными дериватами не находится вне сферы влияния нервной системы. Несомненно, павловский принцип нервного контроля физиологических процессов распространяется и на систему перообразующей ткани. Ознакомление с литературой, касающейся иннервации кожи птиц и роли нервной регуляции в явлениях перообразования, указывает на относительно немногочисленность экспериментальных исследований в этой области.

Периодическое обновление покрова у птиц сопровождается значительными структурными и физиологическими изменениями кожи. Обильная иннервация отчетливо выявляется по ходу крупных сосудов, проходящих в глубоких слоях кориума. Интенсивно ветвящаяся кровеносная сеть располагается непосредственно под эпителием, обеспечивая васкуляризацию соединительнотканых сосочков многочисленных перьевых зачатков. Колоссальное

усиление кровоснабжения в период массового роста перьев приводит к тому, что вес кожи с развивающимися перьями увеличивается в несколько раз по сравнению с ее обычным состоянием.

А. В. Рахманов и В. Н. Возная (1932), Г. П. Дементьев (1940б), И. А. Троицкий (1948) и Е. М. Лещинская (1952) приводят данные, касающиеся иннервации кожи разных птиц. Основные крупные нервные стволы входят в последовательно располагающиеся участки кожи, соответственно числу спинномозговых пар нервов. Нервы пронизывают нижние слои кориума, давая массу ответвлений под эпидермис. Непосредственно в нем простых или сложных нервных окончаний не найдено. Хорошо иннервируются мышцы кожи, особенно те мышечные пучки, которые прикрепляются к основанию и стенкам перьевых сумок. Группы нервных волокон, давая тонкие ответвления, пронизывают соединительнотканную часть (пульпу) перьевого зачатка. Часть нервных волокон, подходящих к перьевому фолликулу, дает ряд ответвлений, охватывающих основание перьевого сумки. Иннервация разных перьевых сумок не одинакова; она более значительна в фолликулах крупных перьев. В период развития молодых перьев, наряду с усиливающимся кровоснабжением, происходит интенсивное вращение новых нервных волокон в пульпу быстро увеличивающегося перьевого пенька. Высокая динамичность в организации системы кровоснабжения и иннервации перьевых фолликулов представляют не только признаки высокого трофического обеспечения морфогенного процесса, но и отражают одновременно возможность влияния продуктов местного метаболизма на общепфизиологические процессы организма.

Накопившиеся к настоящему времени некоторые экспериментальные данные показывают в общей форме влияние нервной системы на развитие и обновление перьев. Многие же стороны в нервной регуляции перообразовательного процесса остаются еще невыясненными. В целях удобства анализа следует различать нервную регуляцию общих физиологических процессов, с которыми связан обмен веществ в периоды линьки, и нервные влияния на отдельные перьевые фолликулы, обладающие индивидуальными свойствами.

Рассмотрим вначале косвенные доказательства зависимости перообразования от нервной системы. Первое, что привлекает к себе внимание, — это параллелизм между сезонностью изменений условий внешней среды и ежегодно повторяющейся в одно и то же время сменой оперения. Далее следует указать на строгую закономерность в линьке перьев различных птерилий. В период естественной линьки, как правило, отмечается полная симметрия в смене и регенерации крупных перьев на обеих сторонах тела. У большинства птиц первыми из первостепенных маховых выпадают крайние внутренние перья ряда — по одному перу одновременно на обоих крыльях. Через определенный срок выпадет следующая

пара перьев. Так в строгой последовательности происходит выпадение и обновление всех перьев на обеих сторонах тела. Строгая синхронизация обновления покрова на обеих сторонах тела и на разных перерывах, характерная для линяющих в естественных условиях птиц, сохраняется и при гормональной активизации внеурочной линьки. Эти явления нельзя отнести только за счет общих изменений в гуморальной среде, т. е. за счет появления в жидкостях организма тех или иных гормональных веществ. Значение общих сдвигов в гуморальной среде организма, конечно, должно быть принято во внимание при рациональном объяснении природы линьки; но такого рода изменения не определяют этапности, определенного градиента в смене перьев и тем самым закономерного, стойко повторяющегося ритма линьки на каждой партии. Можно представить, что разнокачественность перьевых фолликулов, их так называемые местные свойства, проявляется не только в способности образовывать перья с индивидуальными признаками структуры, окраски и рисунка, но и в разной локальной реактивности к влияниям со стороны регулирующих влияний организма. Физиологическая мозаичность в реакциях перообразующей ткани, т. е. способность последней к обновлению в перьевых фолликулах, реализуется во время линьки в определенной последовательности в небольших, хорошо иннервируемых участках кожи.

На изменение свойств перьевых фолликулов в период линьки указывают и такие явления, как ослабление укрепленности очина пера в сумке. Укрепленность пера в сумке зависит, в частности, от тонуса контактирующих с ее стенкой мышечных пучков кожи. Из практики птицебоен известно, что способ убоя птицы отражается на укрепленности перьев в коже и скорости последующего опщипывания тушек. Если убой птиц (Хватов, 1935) осуществляется путем введения лезвия через ротовую полость и черепную коробку к стволу части головного мозга, то последующее удаление перьев с тушки производится довольно легко. Повреждение продолговатого мозга и вышележащих отделов головного мозга приводит к ослаблению тонуса мышц кожи и, по-видимому, к другим явлениям, в результате которых закрепление перьев в сумках уменьшается. Изменение укрепленности старых перьев в сумках является важным моментом и в местном механизме сбрасывания перьев в период естественной линьки. Известно, что покоящийся перьевой зачаток обладает способностью к пролиферации в любое время, как только находящееся над ним старое перо будет удалено. Если под влиянием нервного импульса в какой-то степени ослабляется укрепление в сумке старого пера, то этим создаются условия для развития покоявшегося ранее зачатка и тем самым для дальнейшего выталкивания ослабленного старого пера.

Известно далее, что различные сильные воздействия на нервную систему вызывают ряд периферических расстройств и, в частности, приводят к функциональным нарушениям в эпидермисе.

Не менее известно значение нервных и психических травм в генезе патологий щитовидной железы, главным образом типа гипертиреозов. Птицы в этом отношении не являются исключением. Испуг может явиться причиной внезапной линьки. В подобных случаях трудно решить, обусловлен ли феномен внезапной линьки непосредственно нервными импульсами, помимо щитовидной железы или через нее, так как развитие новых перьев, вне зависимости от обусловившей его причины, сопровождается усилением функции щитовидной железы. Вместе с тем очевидно, что нервные импульсы явились первичной причиной внезапного обновления покрова. Из ряда работ, касающихся «линьки испуга», укажем на три более поздних сообщения Миченеров (Michener, a. Michener, 1946), Датэ (Dathe, 1955), Местера и Прюнте (Mester a. Prünste, 1959).

Экспериментальное изучение зависимости перообразования от нервной системы производилось или в условиях нарушения местных нервных связей, или после удаления участков головного мозга. В работе А. П. Бердышева (1934) изучено влияние денервации на развитие перьев у голубей. Объектом оперативного воздействия являлись нервные стволы, проходящие по верхней и нижней сторонам крыла (n. radialis et n. medianus), иннервирующие фолликулы первостепенных маховых перьев. В области плеча производился надрез кожи и выделялся соответствующий нерв, из которого затем иссекался участок в 3 мм. После такой операции через разный срок на обоих крыльях удалялись старые перья. В последующий период учитывался рост пяти новых маховых перьев как на денервированном, так и на контрольном крыльях каждой птицы. Установлено отставание в росте новых перьев на денервированном крыле. Такое торможение перьев было более значительным в первый период развития перьев; позже оно было менее заметным. В опытах Самуэля (Samuel, 1870), а затем и в наших экспериментах на голубях производилась перерезка всех нервов плечевого сплетения на одном крыле путем рассечения plexus axillaris. Сравнивалось развитие перьев (кроющие второстепенных маховых) на обоих крыльях каждой птицы. Наряду с отставанием в росте перьев денервированного крыла отмечена задержка в сращивании наружных роговых чехликов у молодых пеньков, сопровождавшаяся торможением разворачивания опахал. Приведенные опыты по нарушению местных нервных связей указывают на участие нервной регуляции в развитии перьев. Поскольку в условиях денервации изменяется скорость развития, очевидно, что нервные импульсы оказывают свое влияние на трофику молодых пеньков.

Значение центральной системы для перообразования показано в работах Б. И. Баяндурова и В. А. Пегель (1935, 1938), Н. Г. Беленького (1941б, 1943), Н. Г. Беленького, М. Е. Тамарченко и М. И. Котова (1943). Этими исследователями производилось

частичное или полное удаление больших полушарий головного мозга. Известно, что у птиц наиболее сложные формы нервной деятельности связаны не с корой, развитой относительно слабо, а с полосатыми телами больших полушарий. В первой из названных работ варьировались размер и топография удалявшихся участков больших полушарий головного мозга. Влияние таких операций на перообразование наблюдалось только в результате полного удаления обоих полушарий. Конечно, такого рода операции сопровождаются весьма значительными изменениями в трофике всего организма, что следует учитывать при изучении нарушений тех или иных местных процессов. Удаление больших полушарий рассматривается физиологами как очень сильное вмешательство, вызывающее в организме далеко не адекватные реакции, но вместе с тем еще И. П. Павлов отмечал, что ни один физиолог, изучавший головной мозг, не может обойтись без этого грубого, но вместе с тем давшего много ценных результатов метода.

В названных работах Баяндурова и Пегель (1935, 1938) и Баяндурова (1949) прослежены изменения в перообразовании у кур и голубей после полного или частичного удаления больших полушарий головного мозга. В разные сроки после децеребрации производилось опципывание нескольких маховых и кроющих перьев. Скорость их роста учитывалась путем периодических измерений. Торможение роста перьев отмечено у взрослых голубей после разрушения передних или височных участков больших полушарий. Более отчетливыми были нарушения в развитии структурных элементов опахал после полного удаления обоих полушарий. При этом наблюдалось увеличение веса подопытных птиц (в условиях искусственного кормления). При удалении одного полушария перообразование угнеталось только на одном крыле, противоположном удаленному полушарию. Аналогичные данные авторы получили и в опытах на взрослых курах.

Другого характера результаты были получены в опытах на молодых птицах. Децеребрация цыплят вызывала торможение общего развития и прекращение роста тел. Рост перьев у децереброванных цыплят не только не испытывал угнетения, но, более того, имел некоторое ускорение в сравнении с интактным контролем. Баяндуров (1949) объясняет разницу в результатах опытов на птицах разного возраста в отношении перообразования различиями в характере обмена веществ у молодых и взрослых децереброванных птиц. Согласно его данным, удаление больших полушарий у молодых и взрослых животных вызывает противоположные по своему характеру сдвиги в общей трофике организма. Разница в основном сводится к тому, что у взрослых животных снижается интенсивность окислительных процессов, тогда как у молодых, напротив, она повышается.

Т. М. Иванова (1955) в нашей лаборатории провела серию экспериментов по частичной децеребрации молодых голубят. Основ-

ное внимание при изучении методики было обращено на выяснение возможностей наиболее раннего удаления полушарий большого мозга, т. е. задолго до функциональной дифференцировки головного мозга и образования первых условных связей. В результате было установлено, что удаление обоих больших полушарий в день вылупления из яйца у совершенно еще беспомощного голубенка не вызывает в дальнейший период развития таких резких расстройств общей трофики, как это было отмечено Баяндуровым в опытах на цыплятах. Молодой бесполушарный голубь развивался до нормальных размеров.

Влияние операций сказалось в неодинаковой степени в разные периоды птенцового развития. Согласно данным Н. В. Бельского (1945), птенцовый период у голубей складывается из трех этапов. На первом этапе, как показала Иванова (1955), все жизненные функции птенца осуществляются за счет регулирующих влияний нижележащих отделов мозга. У бесполушарных птенцов отмечено только некоторое несовершенство пищевой птенцовой реакции на вскармливающих родителей, тогда как рост птенцов сохраняет присущие ему закономерности. На втором этапе уже расстраивается нервная регуляция вегетативных процессов и тормозится образование условнорефлекторных связей. Рост птиц в это время несколько отстает от нормы вследствие несовершенства анимальных функций. Формирование и рост ювенального перьевого покрова протекает без заметных отклонений от нормы. Позже рост птенцов прекращается даже в тех случаях, когда они продолжают интенсивно вскармливаться родителями. Следовательно, нервная деятельность, осуществляемая полушариями большого мозга, включается в комплекс физиологических функций организма только во второй период птенцового развития, подчиняя себе дальнейшее формирование организма как через вегетативные, так и через анимальные функции.

У подопытных птенцов при искусственной активизации роста новых перьев путем предварительного удаления предшественников отдельные крупные перья формировались без особых отклонений от нормы; при удалении же большого числа перьев развитие новых явно задерживалось. Более значительное торможение в росте перьев было отмечено как раз на рано оперяющейся спинной птерилии. Аналогичный результат в отношении перообразования был получен и у молодых подопытных голубей, заканчивающих рост. В этом возрасте оба полушария удалялись не сразу, а в определенной последовательности, через большой промежуток времени. Следовательно, в условиях измененной общей трофики у бесполушарных птиц естественное развитие покрова, а равно регенерация отдельных перьев, может происходить без отклонений от нормы. В таких же условиях рост большой группы перьев, требующий значительной мобилизации пластических веществ, обнаруживает признаки угнетения.

Н. Г. Беленький (1941б, 1943) изучил влияние частичной децеребрации на развитие перьев и линьку у голубей. Он наблюдал ряд нарушений в развитии перьев у бесполушарных птиц. Автор указывает на значение нервной системы не только в регуляции физиологических процессов, связанных с регенерацией перьев, но и для более общих процессов периодической линьки. После частичной децеребрации птиц в период естественной линьки наблюдается торможение смены и отрастания перьев, такой же эффект отмечен и при экспериментальной тиреоидной линьке. Последнее обстоятельство автор объясняет повышением удерживаемости перьев в сумках. В противоположность этому Баяндуров (1949) констатировал повышение чувствительности у частично децеребрированных голубей и кур к гормону щитовидной железы, что привело к более раннему наступлению линьки и быстрому обновлению покрова у тиреоидизированных птиц. Имеющиеся противоречия в экспериментальных данных обоих авторов следует отнести за счет возможной разницы в возрасте подошпытных птиц. Вместе с тем из совокупности этих данных следует, что, наряду с непосредственным нервным влиянием на функциональные отправления кожи, полушария головного мозга регулируют гуморальную среду организма, обеспечивающую реализацию перообразовательного процесса. Известно, что полушария обладают влиянием на функциональные свойства низших отделов центральной нервной системы, имеющих непосредственное отношение к регуляции процессов роста и развития.

Действительно, у бесполушарных птиц изменяется состояние эндокринных органов и среди них, в первую очередь, заслуживают внимания изменения щитовидной железы. О. С. Строкина (1939) наблюдала угнетение тиреоидной функции у подошпытных птиц. Н. Г. Беленький (1943) считает, что удаление переднего мозга приводит к извращению нервного механизма, регулирующего обмен тиреоидного гормона. Т. М. Иванова (1955) установила, что в первый период птенцового развития у бесполушарных голубят формируются фолликулы и образуется коллоид без отклонений от нормы. Во второй период расстраивается регуляция вегетативных процессов, что приводит, в частности, к атрофическим изменениям в тиреоидном эпителии, разрушению фолликулов и нарушению кровообращения в железе. В более поздний период развития такие нарушения усиливаются.

Антитиреоидные вещества не вызывают в щитовидных железах бесполушарных молодых цыплят той степени реакции, которая наблюдается в обычных условиях (Войткевич, 1957). При использовании небольших доз тироурацила на цыплятах, лишенных одного полушария, доля щитовидной железы, расположенная на противоположной стороне, не обнаруживает зобной реакции или реагирует слабо. В этих данных мы видим подтверждение того факта, что щитовидная железа подчиняется не только гормональ-

ным влияниям, но и тесным образом связана с нервной регуляцией.

Мы не видим необходимости в обзоре литературы, освещающей различные стороны нервной регуляции щитовидной железы, поскольку эта область выходит за рамки задач настоящего исследования. Рассмотренные выше данные имели лишь ограниченную цель подчеркнуть, что выяснение комплекса условий, необходимых для осуществления перообразовательного процесса, не может быть достигнуто без учета влияния нервной системы на функцию таких эндокринных органов, как щитовидная железа, гонады и гипофиз.

Закономерная последовательность в смене периодов размножения и линьки, циклические изменения в функции гонад и щитовидной железы координируются нервной системой в соответствии с сезонными изменениями внешней среды. Открытие гипоталамической нейросекреции позволило конкретизировать пути зависимости эндокринных функций от нервной регуляции и, в частности, роль гипофиза как промежуточного звена между первым и гормональным, как звена трансформации нервного импульса в широкие гормональные влияния на ткани организма. Такая особая роль гипофиза получила дальнейшую конкретизацию в свете экспериментальных данных, вскрывших причинную связь между размножением животных и фотопериодизмом в природе.

В комплексе внешних условий, необходимых для размножения и образования покрова, важными являются питание и температура (Rowan, 1928; Bissonnette, 1930—1933; Ларионов, 1938; Кабак и Тереза, 1939; Сметнев, 1944; Поливанова, 1949). Эти условия важны для осуществления обоих биологических процессов, но они не определяют их ритмичности. Многочисленные наблюдения и экспериментальные исследования выявили определяющую роль светового режима в ритмичности процессов размножения у теплокровных животных — птиц и млекопитающих (Иванова, 1936; Rowan, 1936, 1938; Bissonnette, 1933, 1943; Marshall, 1936; Светозаров и Штрайх, 1938; Поликарпова, 1940; Войткевич, 1945б, г; Беляев, 1950). Обобщения фактических данных в этой интересной области делались неоднократно и мы отсылаем читателя к сводкам Биссоннетта (Bissonnette, 1936), Светозарова и Штрайха (1940а, г, 1941), Ларионова (1945), Войткевича (1948в), Бенуа (Benoit, 1950, 1957) и Фэрнера (Farner, 1961).

Зависимость размножения животных от естественного режима в освещении предполагалась давно на основе факта строгой сезонности этого биологического процесса. Совпадение во времени размножения многих теплокровных животных, а также изменение сроков размножения при перемещении животных в другие широты создали предпосылку для экспериментального изучения зависимости биологической ритмичности с таким космическим фактором, как естественный фотопериодизм. Было установлено, что искусственное увеличение продолжительности освещения.

имитирующее нарастание длины дня в весеннее время, вызывает преждевременную активизацию половых желез у диких и домашних птиц вне обычного периода размножения. При недостатке света наблюдается депрессия половых желез (Kirkpatrick a. Leopold, 1952). Доказано далее, что действие света реализуется следующим образом: глаз, зрительный нерв, центральный отдел оптического анализатора головного мозга, гипоталамус, гипофиз, половые железы (Benoit, 1937, 1957; Светозаров и Штрайх, 1940, 1941). Влияние света на гипофиз и тем самым на гонады опосредуется через нервную систему.

Таким образом, важнейший эндокринный орган — гипофиз, анатомически наиболее изолированный от непосредственных воздействий со стороны внешней среды, является основным центром трансформации световых раздражений в широкие гуморальные влияния на ткани организма. Известно, что гипофиз и гипоталамический отдел головного мозга представляют морфологически и функционально единое целое.

Наряду с висцеральной, симпатической иннервацией (обеспечиваемой со стороны верхнего шейного узла через каротидное сплетение), регулирующей васкулярное русло гипофиза, последний получает колоссальное количество волокон от нейронов гипоталамических ядер, главным образом от супраоптического и паравентрикулярного (Маркелов, 1948). По этим волокнам, образующим супраоптико-гипофизарный тракт, «стекает» нейросекрет, продуцируемый нейронами названных ядер. В проксимальном отделе нейрогипофиза часть такого секрета, видоизменяясь, поступает в многочисленные капилляры особой воротной системы, снабжающей кровью переднюю долю гипофиза. Остальная часть гипоталамического нейросекрета депонируется в дистальном отделе нейрогипофиза, т. е. в задней доле, участвующей в регуляции водного и минерального обмена (см. сводки А. В. Тонких, 1946; И. А. Эскин, 1946, А. А. Войткевич, 1960).

Наибольшее количество экспериментальных работ, анализирующих гипоталамо-гипофизарные связи проведено на млекопитающих и низших позвоночных. Число исследований на птицах значительно меньше в связи с особой организацией черепа и трудностями доступа к гипоталамической области. Перерезка ножки гипофиза у селезней приводит к тому, что световая стимуляция оказывается не эффективной в отношении гипофиза и гонад (Benoit, 1937). Аналогичный эффект дали перерезки ножки гипофиза, т. е. тракта транспортировки нейросекрета, у кур (Wolfson, 1941; Shirley a. Naibandov, 1956, Legait, 1956, 1958).

Асенмаше и Бенуа (Assenmacher et Benoit, 1956) обратили внимание на то, что у уток пекинской и руанской пород порталные вены, направляющиеся в переднюю долю гипофиза, анатомически не включаются в гипофизарную ножку, а располагаются обо-

собленно. Авторы производили у селезней этих пород разные варианты перерезки ножки вместе с сосудами и отдельно. У всех птиц с перерезкой сосудов стимуляция светом была неэффективной в отношении гонад. При регенерации сосудов или при перерезке одной ножки с сохранением сосудов интактными, стимулирующее действие света отчетливо проявлялось. Разрыв порталных сосудов предотвращал и компенсаторную реакцию оставшегося семенника после односторонней кастрации. Эти данные согласованно показывают, что кровь, обогащенная нейросекретом, является основным физиологическим звеном между гипоталамусом и передней долей гипофиза. Через этот мост нервный импульс, трансформированный в гуморальный фактор, опосредуется далее в гормональное влияние на гонады. В результате такой операции отмечена атрофия задней доли гипофиза и редукция секреторных клеток в передней доле. В отношении других эндокринных органов гистологическое исследование показало совпадение характера изменений с теми, какие обнаруживаются после гипофизэктомии. Щитовидные железы уменьшаются в размерах, тиреоидная паренхима имеет признаки атрофии, снижается способность к ассимиляции радиоактивного йода, но все же она не достигает уровня, типичного для гипофизэктомии. Вес птиц снижается, яйцекладка прекращается, отмечается атрофия яичника, яйцевода и придатков головы, линька естественного покрова тормозится.

Имитация светового режима в лабораторных условиях вызывает у диких и домашних птиц активизацию гонад в сопровождении ритмических сдвигов в уровне основного белкового и жирового обмена (Perek a. Sulman, 1945; Miller, 1951, 1955; Farner, Newaldt a. Irving, 1953; Farner a. Wilson, 1957; Farner, 1958). Активизация гипоталамо-гипофизарной системы, наряду с характерной реакцией гонад, подтверждается микроскопическими и гистохимическими исследованиями в области гипоталамических нейросекреторных ядер, а также нижнего придатка мозга (Kobayashi a. Farner, 1960). Различного рода сдвиги в гормональной среде организма оказывают, в свою очередь, влияние на нейросекреторную функцию гипоталамических ядер. Так, Леге (Legait, 1958) отметил, что у кур средний диаметр ядер в клетках паравентиккулярного ядра гипоталамуса уменьшается в условиях гипотиреозидизма. У гипертиреоидных кур, напротив, отмечено увеличение того же показателя. Характерно, что и линяющие куры обладают увеличенными ядрами секреторных нейронов, что является отражением их высокого функционального напряжения.

В последнее время появляются отдельные сообщения, показывающие возможность частичного радиоактивного поражения отдельных птиц, что отражается на состоянии их покрова. Так, Хэррисоны (Harrison a. Harrison, 1956) в Англии описали необычное по сезону появление брачного оперения у травника, полагая, что

такого рода феномен явился следствием действия проникающей радиации, затрагивающего регуляторные компоненты репродуктивной функции.

Активизирующее влияние света на репродукцию имеет место в условиях интактности всех звеньев рассмотренной выше цепи. Реакция на световое воздействие осуществляется не одинаково у птиц разных видов. Общими особенностями эффективности световой стимуляции для всех изученных птиц является наличие некоторой минимальной экспозиции, ниже которой активизация гонад отсутствует. Непрерывное поддержание продолжительного светового дня в течение длительного срока не обеспечивает все же сохранение высокого уровня половой активности. В константных условиях освещения яйценоскость кур обнаруживает тенденцию к постепенному снижению (Ларионов, 1941б; Byerley, 1957).

Уменьшение продолжительности освещения, или резкая смена длинного искусственного дня на короткий, приводит к снижению или прекращению половой активности в сочетании с начинающейся линькой. Такого рода многочисленные эксперименты на разных видах птиц дали одинаковые результаты, показывающие, что для пролиферации перьевых зачатков и обновления покрова требуется укороченный световой день, в условиях которого угасает половая активность. Внезапное затемнение освещавшихся продолжительный срок птиц провоцирует бурную линьку у разных птиц: кур и голубей (Ларионов, 1941, а, б, 1955), скворцов (Burger, 1941), индеек (Harger a. Parkes, 1957), уток (Ван Хэ-минь, 1959). Характерно, что птицы реагируют линькой на короткий световой день или затемнение только после того, как они находились определенное время в условиях продолжительного освещения (Kobayashi, 1953г, 1954б). Напротив, продолжительное суточное освещение удлиняет сроки начавшейся естественной линьки (Kobayashi a. Okubo, 1955). Начало ювенальной линьки у молодых птиц может быть отсрочено, а смена перьев замедлена, если птицы переводятся в условия продолжительного освещения (Plumart a. Mueller, 1954; Moultrie, Mueller a. Payne, 1955).

Следовательно, кажущиеся антагонистические отношения между гонадами и щитовидной железой, размножением и линькой определяются единым гипоталамо-гипофизарным комплексом трансформирующим нервные импульсы в гормональные влияния. В нервной регуляции двух морфогенных процессов опосредуется ритмичность условий среды, среди которых главенствующая роль принадлежит солнечной световой радиации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя общий итог рассмотренным экспериментальным данным, мы имеем достаточные основания отнести перообразовательный процесс к группе явлений, реализация которых осуществляется под гормональным контролем. Соотношение между наследственными свойствами частей перообразующей ткани и гормональной индукцией весьма сложно, подвержено очень широким вариациям, изменяясь в разные фазы перообразовательного процесса, в разном возрасте и у птиц разных видов. Поэтому попытки схематизировать отношения между факторами общей регуляции организма и перообразовательным процессом могут приводить к искажению сущности интересующего нас морфогенного процесса. Тем не менее представленные выше материалы о роли гормональных начал в развитии перьев и обновления покрова позволяют сделать некоторые обобщения.

Первое — это комплексное участие гормонов в процессах обмена, обеспечивающих перообразовательный процесс. В этот физиологический комплекс входит по меньшей мере три взаимодействующих между собой гормональных начала. Из трех основных эндокринных органов — щитовидная железа, гонады и передняя доля гипофиза — первые два у подавляющего большинства птиц имеют более интимное отношение к поддержанию уровня обмена веществ, необходимого для перообразования. При сравнительном изучении морфогенного значения каждой железы на первый план следует поставить щитовидную железу, затем гонады. Роль гипофиза иная — его трофные начала влияют на функцию других желез внутренней секреции, опосредуя через них свое влияние на метаболизм. При анализе данных о формировании оперения в разные периоды онтогенеза птиц выявляется постепенное усиление роли гормонального влияния. Для большинства птиц характерна последовательная смена, отличающихся по своей организации покровов: первичного (эмбрионального), гнездового (ювенального) и окончательного (дефинитивного). В развитии каждого покрова имеются три основные, следующие одна за другой фазы: закладка зачатков, их пролиферация, развитие и обновление перьев.

Формирование первичного эмбрионального пуха происходит в ранний период зародышевой жизни, что совпадает во времени с начальной дифференцировкой щитовидной железы. В период

развития ювенального покрова становится отчетливым гормональное влияние; закладка зачатков этой генерации контурных перьев происходит одновременно с развитием зародышевого пуха. Сопоставление сроков формирования зачатков ювенального покрова и развития щитовидной железы у разных птиц приводит к убеждению, что возможное влияние ее гормонов в этот период сводится к минимуму. Однако процесс развития молодых перьев требует повышенной функции щитовидной железы.

На каждой птерилии образуются характерные для нее перья, например маховые и кроющие крыла, признаки которых отражают свойства разных перьевых фолликулов. Осуществление развития в каждом перьевом фолликуле возможно при достаточном уровне насыщенности организма птицы гормоном щитовидной железы. В отсутствие тиреоидного гормона нарушается типичный ход развития как в отношении роста, так и дифференцировки. Соотношение между местными свойствами перообразующей ткани и гормональной индукцией далеко не тождественно при развитии производных разных участков перообразующей ткани одной и той же птицы. Так, физиологическая устойчивость фолликулов крупных перьев более высока, чем мелких. Гнездовой покров молодой птицы развивается до наступления половой зрелости, т. е. вне гормональных влияний гонад. Структура и окраска ювенального оперения формируются под гормональным влиянием щитовидной железы.

Другие отношения складываются в период развития дефинитивного покрова. В это время организм птиц в высокой степени обогащен тиреоидным и половым гормонами. Значение гормона щитовидной железы для перообразования в общем одинаково и у молодых и у взрослых птиц. Закладка перьевых зачатков дефинитивного покрова, как и ювенального, может происходить в условиях гипо- и атиреоза. Для процессов роста, дифференцировки структуры и образования рисунка перьев необходимо присутствие гормона щитовидной железы. Свойства перьевых фолликулов не являются постоянными, они изменяются в онтогенезе птицы. Перьевые фолликулы, формировавшие ранее ювенальные перья, образуют позже дефинитивные перья.

Всех обследованных к данному времени птиц разделяют на две группы в отношении зависимости основных признаков их дефинитивного оперения от полового гормона. Первую группу составляют птицы (например, куры, фазаны, утки), у которых возрастные, половые и сезонные признаки перьевого покрова обусловлены гормональными влияниями гонад. У этих птиц дефинитивное оперение, в отличие от ювенального, развивается в условиях комплексного влияния по меньшей мере двух желез внутренней секреции.

Птицы второй группы обладают оперением, отличающимся у особей разного пола, или не имеют половых различий; у таких птиц покров не изменяется при вариациях в содержании полового гормона в организме.

Попытки объяснить связь между развитием признаков оперения и гормонами делались ранее Гринвудом и Блитом (Greenwood a. Blyth, 1929), Криженецким (Kříženecký, 1935) и другими авторами на основе опытов искусственной тиреоидизации. Авторы пришли к нелогичному заключению о зависимости признаков пола в оперении от функционального уровня щитовидной железы якобы неодинаковой у самцов и самок. На этом обстоятельстве позже настаивал и Тринкаус (Trinkaus, 1953). Однако наличие половых различий в активности щитовидных желез у птиц разного пола не было подтверждено специальными наблюдениями (Войткевич и Ларионов, 1938). Слабость теории названных авторов объясняется неправильной трактовкой первых опытов тиреоидизации и тиреоидэктомии, поскольку считалось, что в условиях искусственной тиреоидизации развиваются перья самочьего типа, а после тиреоидэктомии — самцового. Наши исследования не подтвердили такого заключения и показали, что у тиреоидэктомированных птиц развиваются перья совершенно нового типа. Мы сравнили результаты тиреоидэктомии у птиц, значительно отличающихся признаками перьевого покрова, а именно: у птиц, обладающих диморфизмом покрова, который зависит от полового гормона, у птиц, имеющих диморфизм покрова, но который не зависит от полового гормона, а также у птиц, лишенных половых отличий в оперении. У всех птиц этих трех групп в условиях атиреоза развивались перья, одинаковые по своей структуре и близкие по типу окраски. Отсюда становится очевидной несостоятельность представлений названных выше авторов. Наши данные позволяют считать, что влияние полового гормона в каждом перообразовательном процессе реализуется только в условиях определенного уровня метаболизма, который обеспечивается гормональным влиянием щитовидной железы. Развитие самочьего перьевого покрова не происходит все же у тиреоидэктомированных птиц под влиянием эстрогена. Большие дозировки последнего лишь несколько модифицируют окраску пера (Blivaiss, 1947a, б). После тиреоидэктомии, гипофизэктомии и перерезки ножки гипофиза, т. е. в условиях гипо- и атиреоза, развиваются перья однотипные по своей структуре, которые следовало бы называть перьями атиреоидного типа.

Развитие перьев в отношении скорости роста, дифференцировки структуры, окраски и рисунка в значительной мере зависит от гормонов щитовидной железы. Тиреоидный гормон, являясь мощным фактором стимуляции окислительных процессов, обуславливает тот уровень обмена веществ, при наличии которого, в свою очередь, становится возможным специфическое влияние полового гормона. Реакция меланобластов на эстроген меняется в зависимости от содержания тиреоидного гормона в организме (Trinkaus, 1953). Таким образом, мы видим, что диапазон влияния гормона щитовидной железы на перообразование значительно шире, чем полового гормона. Подобное соотношение между гормонами обнаружи-

вается и во влиянии тиреоидного гормона на формирование региональных особенностей покрова многих птиц.

Условия, влияющие на характер отложения пигмента и свойства разных перьевых фолликулов, должны учитываться при объяснении природы процессов, определяющих в совокупности рисунок покрова у птиц данного вида. Окраска, рисунок и строение перьев не одинаковы на разных частях тела птицы. Для большинства видов птиц является характерной адаптивная разница в окраске и рисунке спинной и брюшной сторон тела. Каково соотношение местных свойств перообразующей ткани и гормональных влияний в возникновении такого рода региональности перьевого покрова?

Работы Ларионова (1939), Лекторского (1940), Новикова (1946, 1949) и Войткевича (1940в, 1947) дают основание для ответа на этот вопрос. Ларионов и Лекторский показали, что у селезней руанской породы, обладающей ярким половым диморфизмом в окраске покрова, после тиреоидэктомии на спинной стороне развиваются перья с рисунком, типичным в норме для брюшной стороны. Если обычно перья брюшной стороны имеют светлую струйчатую окраску, а на спинной стороне — темно-коричневую, то после тиреоидэктомии перья на обеих сторонах становятся одинаковыми — светло-серыми. Противоположная картина вызывается искусственной тиреоидизацией (Штрайх и Светозаров, 1937а). Перья на обеих сторонах тела становятся темно-коричневыми, т. е. такими, какими в норме покрыта только спинная сторона. Аналогичные по контрастности изменения покрова получены в условиях гипертиреоза у диморфной породы кур (Войткевич, 1938ж). Следовательно, в крайних условиях: при отсутствии в организме тиреоидного гормона или, напротив, при избытке его различия в окраске разных частей тела сглаживаются или же вовсе устраняются. В зависимости от резких сдвигов в уровне обмена преобладает тот или другой тип окраски. Из этого следует, что региональные различия в рисунке покрова не определяются только местными свойствами перообразующей ткани (пороги чувствительности) или только общими изменениями метаболизма, а являются результатом взаимодействия тех и других. В обычных условиях определенный уровень метаболизма оказывается достаточным для активности меланоцитов в перьевых фолликулах одной партии, но недостаточен для другой.

Также региональные свойства разных частей перообразующей ткани не определяются сразу с формированием фолликулов, а развиваются постепенно, в процессе онтогенеза птицы. Они выражены крайне слабо у птенцов и молодых птиц и проявляются наиболее ярко с наступлением половой зрелости.

Уместно далее остановиться и на рассмотрении данных, касающихся природы процессов, лежащих в основе географических вариаций окраски, связанных с климатическими условиями среды. Во многих работах, касающихся этого явления, не было дано рационального объяснения сущности процессов, лежащих в основе та-

кой изменчивости в основном потому, что вопрос об ее историческом возникновении рассматривался вне связи с развитием окраски в индивидуальном развитии птиц. Г. П. Дементьев и В. Ф. Ларионов (1944) предложили гипотезу, имеющую достаточно солидное фактическое основание. Известно, что вариации окраски являются результатом неодинакового отложения основного пигмента — меланина. Разнообразие меланиновых окрасок связано с различным окислением исходного пигмента и неодинаковой густотой отложения его гранул в структурных элементах пера. Оказалось, что разные фазы окисления основного пигмента соответствуют степени обогащенности организма гормоном щитовидной железы. Концентрация тиреоидного гормона является одним из важнейших условий в определении уровня окислительных процессов, что имеет отношение к перообразовательному процессу. Для большинства видов птиц показано соответствие между уровнем обмена и интенсивностью окраски покрова; последняя у самок ярче, чем у самцов. Не случайно, что в географических признаках окраски имеется параллелизм с изменениями температуры среды. Интенсивность основных физиологических процессов тесно связана с температурными условиями. Характер меланогенеза представляет как бы внешнее проявление приспособления обмена веществ и тем самым жизнедеятельности организма к определенным климатическим условиям. В свете этих данных находит объяснение сходство в окраске, обусловленное определенным уровнем окислительных процессов.

Отмечая комплексный характер гормональных влияний на перообразование, мы говорили, преимущественно, о двух железах внутренней секреции — о щитовидной железе и гонадах. Влияние гипофиза имеет иной характер, поскольку его гормоны оказывают регулирующее влияние на функцию щитовидной и половых желез. Вместе с тем уместно вернуться к единичным случаям, указывающим на непосредственное влияние гипофизарного гормона на активность меланоцитов. Мы имеем в виду эксперименты по изменению брачного оперения у огненного ткачика под влиянием лютеинизирующего гормона гипофиза (Witschi, 1936). Однако и в этом случае действие гормона гипофиза возможно при определенном уровне основного обмена, обеспечиваемого гормоном щитовидной железы.

Подводя итог представленным материалам, отметим следующую характерную особенность: у разных видов птиц в разные фазы их онтогенеза связь физиологических процессов, обеспечивающих основу перообразования, с функцией щитовидной железы подвержена менее значительным вариациям, чем связь с функцией гонад. Зависимость перообразования от уровня обмена веществ, контролируемого гормоном щитовидной железы, установлена для всех обследованных до настоящего времени птиц. У одних птиц эта зависимость касается скорости роста перьев и формирования структуры опахал, у других — окраски и рисунка перьев. Этого нельзя сказать о связи перообразования с половыми железами, которая

имеет более частный характер. Здесь обнаружены все варианты: от отсутствия влияния половых гормонов на признаки оперения до проявления этого влияния на покров у птиц обоего пола.

Изучение процесса образования перьев в разные периоды индивидуального развития позволило выявить характер меняющегося отношения между местными физиологическими свойствами перообразующей ткани и общими для организма гормональными влияниями. Иными словами, в процессе онтогенеза птицы возрастает значение централизованных влияний, идущих со стороны нервной системы через железы внутренней секреции.

Возрастание роли гормонального влияния отмечено и для основных этапов развития каждого пера. Первый этап — закладка перьевых зачатков может происходить без заметной зависимости от влияния гормонов. Развитие от зачатка до зрелого пера требует определенных качественных отношений в обмене, обусловленном гормонами эндокринных органов. Заключительный этап для каждой генерации перьев — линька (она же является начальной фазой развития новой генерации) — возможен только в результате комплексного гормонального влияния. Усиление централизованного влияния в развитии последовательно меняющихся покровов и в онтогенезе отдельного пера мы пытаемся отразить на схеме (см. рис. 104).

В процессе развития каждого пера своеобразно сочетаются консерватизм локальных наследственных свойств перьевого фолликула с большой лабильностью к влияниям со стороны динамичной внутренней среды организма. При разнообразных условиях развиваются перья, сохраняющие признаки, типичные для данной птерилии. При достаточной насыщенности организма гормонами щитовидной и половой желез развиваются перья, которые следовало бы назвать перьями тиреосексуального типа. При отсутствии тиреоидного гормона возможно развитие перьев только атиреоидного (следовательно и асексуального) типа.

В физиологической основе линьки также лежит взаимодействие перообразующей ткани и более общих для организма влияний. Это обнаруживается в последовательности смены перьев на каждой птерилии, во взаимодействии между соседними перьевыми фолликулами, в изменении свойств перьевых фолликулов после прошедшей линьки и т. п. Существенным для обновления покрова является не только гормональное влияние в период смены перьев, но и физиологические отношения, складывающиеся в организме в предшествовавший линьке период. Ювенальная и дефинитивная линьки не наступают в отсутствие тиреоидного гормона, но происходят только тогда, когда удаление щитовидных желез производилось задолго до периода естественного линяния. Наличие предшествующих линьке нейро-гормональных влияний необходимо для процессов, обуславливающих физиологическую готовность перообразующей ткани к пролиферации перьевых зачатков. Позднее же удаление щитовидных желез не предотвращает наступления очередной

линьки, но и при этом тиреоидэктомия все же не проходит бесследно: линька запаздывает и протекает медленнее. При этом последовательность в обновлении оперения остается такой же, как и в норме.

Гормональное влияние половых желез как бы накладывается на тот общий физиологический фон метаболизма, который обуславливается тиреоидным гормоном. В период до первой ювенальной

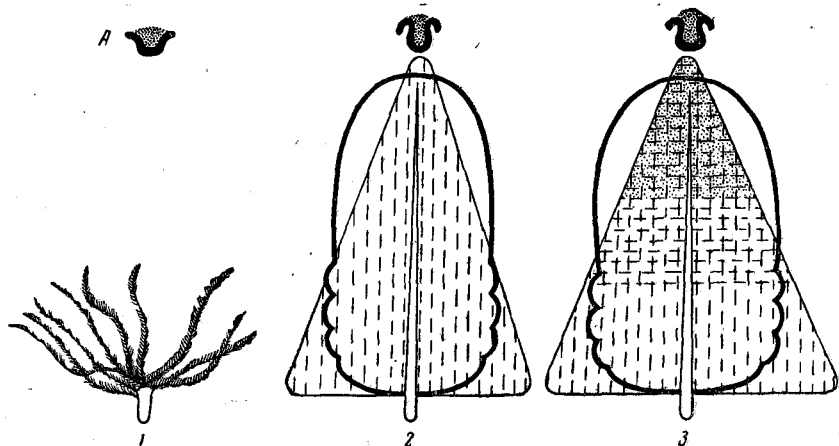


Рис. 104. Схема, отражающая изменение роли гормонального влияния в развитии разных перьевых покровов и в формировании частей отдельного пера А — зачатки эмбриональной (1), ювенальной (2) и дефинитивной (3) генерации перьев. Развитие зародышевого пера происходит без гормонального влияния, развитие ювенального пера происходит в условиях обогащенности организма тиреоидным гормоном. вертикальная штриховка); развитие дефинитивного пера происходит в условиях, когда на тиреоидном фоне проявляется действие гормонов половых желез и гипофиза (горизонтальная штриховка и точки). Значение тиреоидного гормона относительно больше для развития нижней части опахала контурных перьев /

линьки влияние половых желез исключено, поскольку они еще не функционируют. В противоположность этому дефинитивной линьке предшествует фаза высокой функции гонад. Линька начинается после снижения высокой активности половых желез и протекает, как правило, в период депрессии последних. Является ли это отражением антагонистических отношений между размножением и процессом линьки? Экспериментальный материал не дает основания рассматривать размножение и линьку как явления антагонистические. Для реализации обоих процессов необходим гормон щитовидной железы. Уровень секреторной активности щитовидной железы, как и гонад, зависит от влияний, идущих через гипофиз со стороны гипоталамуса и других отделов центральной нервной системы.

Результаты кастрации оказались неодинаковыми у птиц разных биологических групп. У многих диких птиц после кастрации не изменяется срок и скорость линьки. Введение половых гормонов, как показал в свое время Б. Г. Новиков (1947), также не изменяет вре-

мени наступления и темпа линьки. У других форм птиц кастрация обуславливает незначительный сдвиг линьки на более ранний срок. У хорошо изученных в этом отношении домашних птиц (куры и утки) периодичность обновления покрова заменяется после кастрации непрерывным следованием одного цикла линьки за другим.

Существенное отличие домашних птиц от диких — удлинение у них полового цикла и увеличение объема половой продукции, что связано с соответствующим физиологическим напряжением со стороны систем, регулирующих метаболизм. Кастрация, как известно, сопровождается понижением тонуса нервной системы. Разумеется, что такое изменение будет более значительным у птиц с большим объемом половой продукции. Изменения в гипофизе, наступающие после кастрации, у таких птиц весьма значительны. Это, в свою очередь, находит отражение в функции других желез внутренней секреции, что не может не найти отражения в гормонально обусловленных процессах. Этим, по-видимому, объясняется разница в реакции перообразующей ткани после кастрации у разных птиц.

Экспериментальное выключение половой железы вызывает изменения в гипофизе, близкие по своему характеру к таковым после тиреоидэктомии. После кастрации в передней доле гипофиза увеличивается число базофилов измененной структуры. Количество трофного начала в самом гипофизе и в туморальной среде организма резко увеличивается. Это отражается, в частности, в активизации щитовидных желез (Бельский, 1940). Тиреоидэктомия, в свою очередь, сопровождается аналогичными изменениями в строении и функции гипофиза. В крови тиреоидэктомированных птиц содержится больше трофного гормона гипофиза, что выявляется в непрерывной стимуляции их половых желез (Войткевич, 1940ж). Такого рода данные и факт локализации именно в базофильных клетках гипофиза гормональных начал, стимулирующих щитовидные и половые железы, явились для нас, в частности, поводом заключить, что в базофилах образуется не ряд гормонов, а одно общее трофное начало (Войткевич, 1939г, 1957).

Исторически обусловленное распределение в гипофизе секреторной функции между клетками двух типов находится в соответствии с двумя взаимосвязанными сторонами процесса развития — ростом и дифференцировкой. Гормональное начало, образующееся в оксифилах, включается в комплекс физиологических условий, необходимых для осуществления процессов роста, тогда как гормональное начало, секретируемое базофилами, включаясь в гормональную функцию других желез, влияет тем самым на процессы дифференцировки молодого организма. В железистой доле гипофиза, обладающей секреторными клетками двух типов, образуется, как мы полагаем, не множество гормонов, а лишь два основных гормональных начала, производные каждого из которых обнаруживают по отношению друг к другу известный физиологический антагонизм, как это уже выше неоднократно отмечалось.

Необходимо в этой связи напомнить, что учение о трофической функции нервной системы не требует признания для каждого иннервируемого органа своих специфических «детерминаторов», приносимых отростками нервных клеток. В той же мере нет оснований приписывать каждому типу секреторных клеток гипофиза образование множества специфических гормонов. Конечно, отдельные фазы секреторного цикла в развитии каждого типа секреторных клеток не являются тождественными, что может иметь отражение и в этапности синтеза гормонального начала. Состояние среды организма, в которую поступает секрет гипофиза, и его дальнейшие модификации не могут быть исключены из цепи условий, необходимых для осуществления физиологического процесса.

Реакция каждого эндокринного органа на стимулятор находится в прямой зависимости от концентрации одноименного гормона в гуморальной среде организма. Если говорить, в порядке противопоставления, об условиях, определяющих уровень функции железы, то следует признать, что первичным действующим фактором является не трофное начало гипофиза, а уровень обогащенности организма гормоном данной железы. Такой уровень определяется потребностями метаболизма, интенсивностью использования гормона в тканях организма и соответствующей компенсаторной стимуляцией со стороны гипофиза (Войткевич, 1948б).

В период массового перообразования резко усиливается потребление гормона щитовидной железы. Возможное снижение концентрации тиреоидного гормона компенсируется усилением функции щитовидной железы, что обычно происходит при наличии гипофизарного стимулятора. Из этого следует, что функция щитовидной железы в период обновления покрова не является причиной линьки, а отражает повышенную потребность организма в тиреоидном гормоне в связи с развитием новых перьев. Непрерывная и продолжительная активизация щитовидной железы и гипофиза приводит к физиологическому перенапряжению и функциональному истощению обеих желез, что имеет свое адекватное отражение в угнетении пролиферативных процессов в перообразующей ткани.

Функциональное истощение эндокринного органа в различных градациях своего проявления представляет, очевидно, феномен, значение которого не может быть не учтено при анализе периодичности в активности желез внутренней секреции и связанных с ними морфогенных процессов. Активизирующее влияние света на эндокринную систему животного организма имеет закономерный характер, для конкретного проявления которого количество и продолжительность стимулирующего воздействия имеют решающее значение. В природе имеется определенный ритм суточной и сезонной периодичности в смене фаз освещения и темноты. Весь длительный исторический путь адаптационной изменчивости животного мира осуществляется в тесной связи с космическим фактором — закономерным световым режимом. Экспериментальные вариации

светового режима в лабораторных условиях, как указывалось выше, сопровождаются соответствующими функциональными сдвигами в системе: гипоталамус — гипофиз — гонады. Влияние света опосредуется и через другие железы внутренней секреции. Гистологическое изучение гипофизов животных, подвергавшихся освещению, выявило стимуляцию секреции в базофильных клетках. В этих условиях наблюдается не только активизация гонад, но и щитовидных желез (Войткевич, 1944в, 1945а, 1950). Б. Г. Новиков и Л. Фаворова (1947) подтвердили в экспериментах на птицах феномен стимуляции светом тиреотрофной функции гипофиза. Оказалось, что при небольших сроках непрерывного круглосуточного освещения количество трофного начала в гипофизе увеличивается. Гормона оказывается много и в гуморальной среде организма, о чем можно судить по признакам стимуляции щитовидных желез. При большой продолжительности непрерывного освещения хотя и увеличивается число базофильных клеток, но изменение в их структуре и низкая обогащенность гипофиза тиреотрофным началом демонстрируют наличие фазы функционального истощения. Такое явление подтверждается, в свою очередь, и гипофункциональной фазой в секреции щитовидной железы. Функциональное истощение базофильных клеток, возможно, может быть устранено путем прекращения непрерывной стимуляции тиреотрофной функции. Функция гипофиза нормализуется в условиях режима, при котором чередуются периоды освещения и темноты. В условиях темноты выведение гормона из гипофиза ослабевает и имеет место его некоторое резервирование в базофильных клетках. Чередование периодов освещения и темноты является необходимым для поддержания в гипофизе определенного отношения между фазами секреции и выведения гормона в кровь. На фоне закономерного чередования периодов дня и ночи происходила историческая адаптация секреторной функции.

В разные сезоны года изменяется отношение между продолжительностью дня и ночи, оно не одинаково для разных широт. Меняющееся по сезонам отношение в продолжительности освещения днем и ночью находит свое отражение в функции гипоталамо-гипофизарной системы. Секреторная активность гипофиза повышается в соответствии с увеличением продолжительности светового дня в весенний период. Не исключено, что в период максимального светового дня в естественных условиях в гипофизе животного, в его базофильных клетках, проявляется фаза функционального истощения. В короткий период темноты летней ночи, в средних широтах, исключается возможность полного истощения базофильных клеток. В летне-осенний период соотношения между продолжительностью дня и ночи как бы повторяют соотношения весенне-летнего периода, но в обратном порядке. Следовательно, в разные сезоны года в гипофизе могут повторяться одинаковые функциональные фазы. У многих животных период размножения

предшествует максимальному дню в природе. Смена покровов приурочивается ко времени, наступающему через определенный срок после максимума освещения в природе.

В опытах по имитации весеннего светового режима показано, что активизация половых желез все же сменяется позже фазой их депрессии даже в условиях продолжающегося интенсивного светового воздействия. Это явление не может быть не поставлено в связь с обеднением организма трофным началом, что является показателем некоторого функционального истощения гипофиза. Гонады могут сохранять продолжительное время уровень высокой активности, если имеется гипофизарный стимулятор. Выше мы отметили, что при наличии высокой тиреотрофной функции гипофиза фаза половой активности у моноциклических птиц сохраняется и в тот период, когда в норме обычно наступает период депрессии (Войткевич, 1940ж).

Многие виды птиц испытывают две линьки в течение года, из которых одна (весенняя) предшествует периоду размножения, другая (осенняя) наступает после него. В. Ф. Ларионов (1945) и Б. Г. Новиков (1947) объясняют определенную последовательность этих морфогенных процессов чередованием тиреотрофной и гонадотрофной функций гипофиза. Не приводя необходимых доказательств, Новиков допускает наличие двух циклов в тиреотрофной активности гипофиза (весна и осень), между которыми возрастает продукция гонадотрофного гормона. Основываясь на принципе моногормональной функции базофильных клеток гипофиза, у нас нет оснований согласиться с таким допущением. Мы полагаем, что усиление функции щитовидной железы, имеющее место весной, является дополнительным фактором стимуляции реактивности половых желез по отношению к увеличивающейся концентрации гормона гипофиза. Функциональное истощение гипофиза в период максимального светового дня также должно быть принято во внимание при объяснении цикличности биологических процессов. При уменьшении продолжительности светового дня в природе в какой-то период восстанавливается функция базофильных клеток гипофиза, и количество трофного начала оказывается достаточным для новой стимуляции функции щитовидной железы. Восстановление функции базофильных клеток требует известного времени в условиях постепенного уменьшения освещения в летне-осенний сезон. В этот период концентрация в организме трофного гормона гипофиза уже не достигает той высоты, которая имела место в период нарастания продолжительности светового дня весной и обеспечила стимуляцию половых желез. Среди условий, которые обуславливают активизацию щитовидной железы, особое значение имеют температура среды и интенсивность потребления тиреоидного гормона тканями.

Суточный режим в освещении является основным условием нормальной функции базофилов гипофиза, т. е. условием, обеспе-

чивающим функцию щитовидной железы в течение года. В активности щитовидной железы не наблюдается резких сезонных изменений, как это характерно для половых желез моноциклических птиц. Нет оснований считать, что периодичность в процессе обновления покровов находится в зависимости от сезонных изменений в функции гонад.

Очевидно, приспособление птиц разных групп к условиям существования имело неодинаковый характер и это нашло свое отражение в вариациях характера, сроков, интенсивности размножения и линьки. У разных видов птиц выработался общий физиологический механизм, благодаря которому и осуществляется согласованность в проявлении размножения и смены покровов. В этом механизме ведущая роль принадлежит центральной нервной системе, воспринимающей, интегрирующей и опосредующей раздражения внешней среды, которые в виде нервных импульсов трансформируются в нижнем придатке мозга — гипофизе — в широкие гуморальные влияния, передающиеся далее через другие железы внутренней секреции на ткани организма.

Накопившийся экспериментальный материал позволяет заключить, что явления функционального истощения гипофиза дают объяснение физиологическим адаптациям организма к последовательной смене периодов освещения и темноты в течение суток. Наряду со многими широко варьирующими внешними условиями, суточный режим освещения сохраняет строгую закономерность для каждого сезона года. У позвоночных животных адаптация к этому важнейшему фактору среды оказалась в связи с самым ответственным звеном регуляции физиологических процессов, каким является диэнцефало-гипофизарная система.

Космический фактор — солнечная радиация — основной источник энергии для разных форм жизнедеятельности и одновременно является причиной цикличности в проявлении биологических функций организма. Вскрытие причинных связей между сезонным ритмом световой радиации и цикличностью в функции эндокринных органов и установление путей реализации этих связей объясняет становление защитной окраски покрова, сезонных и брачных нарядов, линьки и половой цикличности, размножения и сезонной миграции птиц. Последняя является одной из форм исторической адаптации, физиологическая основа которой представляет своеобразный «фокус» двух циклично осуществляющихся генеративных процессов в гонадах и коже. Характерные адаптивные изменения в функции гонад и характере линьки у мигрирующих на большие расстояния птиц получили новую трактовку в свете экспериментальных исследований морфогенных процессов в связи с периодизмом в природе (Groebels, 1928; Marshall, 1942; Rowan, 1946; Broekhuysen, 1956; Козлова, 1957; Wolfson, 1952, 1954, 1959).

Направленное управление перообразовательным процессом в целях практики предусматривает необходимым условием предва-

рительное изучение физиологической основы этого явления. Линька у птиц сопряжена с рядом физиологических изменений в организме, отражением которых, в частности, является ослабление фазы высокой половой активности. Большая продолжительность линьки у домашних птиц (у кур — 6—7 месяцев) является, несомненно, отрицательным моментом в их продуктивности (яйценоскости). В этой связи проблема регулирования сроков и темпа линьки имеет большое значение для повышения яйценоскости домашних птиц. Коррелятивная связь между характером линьки и яйценоскостью позволили уже давно наметить ряд зоотехнических индексов для браковки птиц и комплектования маточного стада (Kempster, 1925; Vernon, 1926; Marble, 1930; Тихомиров, 1932; Ларионов, 1935а, б; Квитко, 1935; Милоченко, Трембелев и Байтман, 1935). Предпринимавшиеся попытки регулировать линьку при помощи гормональных препаратов оказались безрезультатными, так как при этом игнорировались закономерности нормального осуществления линьки и не учитывались условия, необходимые при этом организму. Разумеется, что отдельное звено сложной физиологической цепи, например, тиреоидный гормон, рассматриваемое изолированно, не может само по себе обусловить всю гамму процессов, лежащих в основе естественного обновления покрова.

В первых работах, посвященных активизации размножения животных под влиянием света, неоднократно отмечался сдвиг в частуствии линьки в соответствии с изменением сроков размножения. Свет стимулирует развитие и половое созревание молодых птиц, модифицируя в зависимости от условий сроки и скорость линьки (Светозаров и Штрайх, 1940а, б; Новиков, Благодатская и Манжелей, 1957). В природе весенняя линька происходит в период нарастающего, но еще короткого светового дня; осенняя (основная) линька совпадает с периодом уменьшения продолжительности суточного освещения. Рано линяющие птицы дают более полноценную яйценоскость; искусственно укороченный день провоцирует более раннюю линьку у поздно линяющих птиц, способствуя тем самым улучшению продуктивности таких птиц (Мошков, 1957). В лабораторных условиях создание постоянного однообразного светового режима приводит к сглаживанию характерной цикличности обоих морфогенных процессов. Постоянный световой режим (ежедневно 12—14-часовое освещение) приводит у домашних кур, как показал Ларионов (1941а, б), к растягиванию периода линьки и слабой интенсивности ее течения; в таких условиях резко снижается яйценоскость. Для подъема яйценоскости практикуется значительное увеличение продолжительности освещения до 22 и даже до 24 часов в сутки; затем требуется период затемнения. Для удобства регулирования полового цикла домашних птиц вне зависимости от сезона года нашли свое применение безоконные птичники (Пигарев, Костриков и Чавчанидзе, 1956; Пигарев и Покорная, 1959).

Дифференцированное освещение кур, как показал Ларионов (1945), является наиболее эффективным для показателей годовой яйценоскости. Так, постепенное увеличение продолжительности светового дня до 17—18 часов, а затем внезапное укорочение суточного освещения до 6 часов, приводит к очень интенсивной линьке, завершающейся в 1—1,5 месяца. В результате у подопытных кур за полугодовой срок были получены два периода с высокой яйценоскостью, разделенные коротким периодом интенсивной линьки. Общая яйценоскость стада при этом оказывается выше, чем в контроле. В настоящее время представляется возможным для каждого стада сельскохозяйственных птиц планировать на определенный срок количество периодов яйцекладки и линек с реальной перспективой повышения общего показателя яйценоскости. Для каждого периода яйцекладки предусматривается постепенное увеличение продолжительности освещения от 12 часов и выше; для периода линьки 6—8 часов. Так, за двухлетний период у 100 молодых леггорнов Ларионов (1957) вызвал три периода яйцекладки и три линьки в заранее планируемые сроки. Сокращение общей продолжительности времени для обновления первого покрова привело к значительному увеличению суммарной яйценоскости подопытного стада. Подобные воздействия успешны как в условиях клеточного, так и выгульного содержания птиц (Lehrman, 1959; Nixon, 1960). Рентабельность таких мероприятий очевидна, если учесть, что удлинение светового дня достигается дополнительным включением электроламп; укорочение — путем затемнения помещения. Эффективность соответствующих мероприятий подтверждена в условиях птицефабрик. Аналогичные результаты получаются при регулировании светового режима в условиях звероводства. Так, укорочение светового дня после периода продолжительного освещения вызывает преждевременную ускоренную линьку и более быстрое обновление мехового покрова у пушных зверей (Беляев, 1950). Свет, таким образом, не является просто одним из многих стимуляторов физиологических процессов, а представляет основное условие внешней среды, обеспечивающее наступление и реализацию морфогенного процесса.

Среди множества условий, необходимых организму для осуществления размножения и линьки, ведущим является режим освещения. При благоприятном сочетании других факторов среды, вариации светового ритма обуславливают изменения в характере и скорости обновления покровов у теплокровных животных. Для таких же биологических процессов у холоднокровных, наряду со световым режимом, большую роль играет температура среды. Накопившийся к настоящему времени экспериментальный материал доказывает принципиальное тождество нейрогормонального механизма для всех наземных позвоночных животных, лежащего в основе периодического обновления покрова и обуславливающего его закономерную ритмичность в связи с факторами внешней среды.

ЛИТЕРАТУРА

- Баяндуров Б. И. 1949. Трофическая функция головного мозга. Медгиз.
- Баяндуров Б. И. и Пегель В. А. 1935. К вопросу о трофической функции головного мозга.—Труды Томск. мед. ин-та, вып. 2, стр. 185—190.
- Баяндуров Б. И. и Пегель В. А. 1938. Влияние гипертиреозидизации на линьку и денигментацию пера децеребрированных кур.— Там же, т. 10, стр. 66—73.
- Беленький Н. Г. 1941а. Роль витамина В₁ в регенерации кожных образований птиц.— Тезисы докл. I сессии Моск. о-ва физиол., биохим. и фармакол. Медгиз, стр. 21—22.
- Беленький Н. Г. 1941б. Роль центральной нервной системы в процессе линьки птиц.— Там же, стр. 22—23.
- Беленький Н. Г. 1943. Роль центральной нервной системы в процессе линьки птиц.— Сообщ. 1 и 3.— Зап. Пушк. зоотехн. лабор., № 24, стр. 17.
- Беленький Н. Г., М. Е. Тамарченко и М. И. Котов. 1943. Роль центральной нервной системы в процессе линьки птиц. Сообщ. 2.— Там же, стр. 28—32.
- Бельский Н. В. 1936а. Влияние кастрации на процесс роста и смены оперения у птиц.— Труды Ин-та эксперим. морфогенеза, т. 4, стр. 349—368.
- Бельский Н. В. 1936б. Анализ явления гипертрофии гонад при односторонней кастрации птиц.— Там же, стр. 369—394.
- Бельский Н. В. 1938. Половая железа как фактор сезонных изменений гипофиза и щитовидной железы.— Бюлл. эксперим. биол. и мед., т. 6, вып. 6, стр. 710—713.
- Бельский Н. В. 1940. Сезонные изменения в активности эндокринного аппарата у нормальных и кастрированных птиц.— Уч. зап. МГУ, т. 43, стр. 261—290.
- Бельский Н. В. 1945. Соотношение роста и дифференцировки в постэмбриональном развитии голубей.— Докл. АН СССР, т. 49, № 9, стр. 712—714.
- Бельский Н. В. 1949. Питание у птиц на разных стадиях их развития.— Там же, т. 68, № 3, стр. 621—624.
- Беляев Д. К. 1950. Роль света в управлении биологическими ритмами млекопитающих.— Журн. общ. биол., т. 9, № 1, стр. 39—51.
- Бердышев А. П. 1934. Исследования по механике перообразования.— Труды Ин-та птицевод., т. 2, вып. 1, стр. 62—88.
- Бессарабов В. А. 1937. Классная бонитировка маточного стада кур по внешним признакам.— Усп. зоотехн. наук, т. 5, стр. 51—70.
- Бианки В. Л. 1911. Птицы. *Columbiformes* и *Procellariiformes*. Полутом первый. СПб.
- (Богданов А.). Bogdanow A. 1856. Note sur le pigment des plumes d'oiseaux. Bull. Soc. Nat. Moscou, t. 29, p. 429—462.

- (Богданов А.) Bogdanow A. 1858a. Etudes sur les causes de la coloration des oiseaux.— Rev. mag. Zool., ser. 2, t. 10, p. 180—181.
- ✓ Богданов А. 1858б. Цветность пера птиц (биологический очерк). М. Богданов А. 1888—1892. Материалы для истории научной и прикладной деятельности в России по зоологии и сопредельным с ней отраслям знания (1850—1888).— Труды зоол. отд. об-ва любит. естествозн., антропол. и этногр. т. 1—IV.
- ✓ Бородулина Т. Л. 1960. Морфологические особенности прикрепления перьев в крыле птиц.— Зоол. журн., т. 39, вып. 1, стр. 124—135.
- Бутулин С. А. и Дементьев Г. П. 1934. Птицы СССР. М.
- Ван Хэ-минь. 1959. Метод принудительной линьки пекинских уток.— Птицеводство, № 4, стр. 25—27.
- Васильев Г. А. 1948. Новое в теории терморегуляторного значения брачного поведения самцов птиц.— Охрана природы № 5, стр. 40—47.
- Васильев Ю. А. и Войткевич А. А. 1939. Развитие и поведение тиреоидэктомированных птенцов грачей.— Докл. АН СССР, т. 22, № 6, стр. 377—382.
- Войткевич А. А. 1934а. Состояние эндокринного аппарата в процессе развития оперения.— Труды Ин-та эксперим. морфогенеза, т. 2, стр. 169—188.
- Войткевич А. А. 1934б. Внутренняя секреция щитовидной железы и динамика развития оперения у голубей. VI. Об изменении свойств перья после линьки.— Там же, стр. 195—200.
- Войткевич А. А. 1934в. К вопросу о взаимодействии частей при регенерации оперения.— Биол. журн. т. 11, вып. 1, стр. 30—40.
- ✓ Войткевич А. А. 1934г. К вопросу о значении перьевой сумки для развивающегося пера.— Зоол. журн., т. 13, вып. 2, стр. 250—257.
- Войткевич А. А. 1935а. Об активизации перьевых зачатков в период их формирования.— Докл. АН СССР, т. 3, № 9, стр. 425—428.
- Войткевич А. А. 1935б. О некоторых закономерностях развития тиреоидного аппарата у высших позвоночных.— Труды Ин-та эксперим. морфогенеза, т. 3, стр. 169—214.
- Войткевич А. А. 1936а. О влиянии регенерационного процесса в коже на скорость развития пера.— Там же, т. 4, стр. 239—244.
- ✓ Войткевич А. А. 1936б. Соотношение роста и дифференцировки в процессе развития пера.— Там же, стр. 245—257.
- Войткевич А. А. 1936в. Строение и биологическая активность щитовидной железы млекопитающих и птиц при различной температуре.— Там же, стр. 279—290.
- Войткевич А. А. 1936г. О доказательстве наличия тироксина в тканях гипертиреоидизированных голубей с помощью метода головастиков.— Там же, стр. 311—315.
- ✓ Войткевич А. А. 1936д. Об источнике материала при образовании перьевых зачатков.— Там же, т. 5, стр. 265—284.
- Войткевич А. А. 1936е. Опыты гипертиреоидизации на молодых голубях.— Там же, стр. 303—313.
- Войткевич А. А. 1936ж. К анализу значения щитовидной железы в процессе развития оперения. Там же, стр. 315—329.
- Войткевич А. А. 1936з. Исследования по развитию щитовидной железы птиц.— Там же, стр. 343—357.
- Войткевич А. А. 1936и. О наличии тироксина в органах голубей при искусственном гипертиреозе и гиперфункции собственной щитовидной железы.— Физиол. журн. СССР, т. 21, № 4, стр. 605—611.
- Войткевич А. А. 1937а. Влияние передней доли гипофиза на щитовидную железу и преобразование у голубей.— Докл. АН СССР, т. 17, № 3, стр. 157—160.
- Войткевич А. А. 1937б. К вопросу о механизме действия базофильных элементов передней доли на оперение птиц.— Там же, № 7, стр. 439—440.

- Войткевич А. А. 1937в. Значение гуморальной среды и проницаемости тканей в явлениях физиологической регенерации.— Зоол. журн., т. 26, вып. 1, стр. 47—54.
- Войткевич А. А. 1938а. О связи закладки и роста пера с функцией щитовидной железы.— Труды Ин-та эксперим. морфогенеза, т. 6, стр. 426—434.
- Войткевич А. А. 1938б. Состояние щитовидной железы в период перообразования у взрослых кур.— Там же, стр. 435—440.
- Войткевич А. А. 1938в. Наличие тироксина в органах голубей, подвергнутых тиреоидизации в различном возрасте.— Там же, стр. 457—464.
- Войткевич А. А. 1938г. О роли гормона щитовидной железы в перообразовании у кур и голубей.— Докл. АН СССР, т. 19, № 6—7, стр. 553—556.
- Войткевич А. А. 1938д. Эффект действия веществ различных зон передней доли гипофиза на цыплят.— Там же, т. 20, № 7—8, стр. 637—640.
- Войткевич А. А. 1938е. Влияние тиреоидэктомии на развитие утят.— Там же, т. 21, № 4, стр. 402—404.
- Войткевич А. А. 1938ж. Является ли изменение структуры и формы пера при тиреоидэктомии показателем его маскулинизации?— Там же, № 7, стр. 357—360.
- Войткевич А. А. 1939а. Влияние веществ различных зон передней доли гипофиза на развитие цыплят.— Физиол. журн., СССР, т. 26, № 6, стр. 340—349.
- Войткевич А. А. 1939б. Биологическая активность щитовидных желез голубей, подвергнутых тиреоидизации в различном возрасте.— Там же, т. 27, № 1, стр. 101—107.
- Войткевич А. А. 1939в. О методе тиреоидэктомии птиц.— Изв. АН СССР, (биол. серия), № 3, стр. 469—483.
- Войткевич А. А. 1939г. Исследование морфогенной роли гипофиза в связи с вопросом о локализации основных гормонов в передней доле.— Там же, № 5, стр. 720—740.
- Войткевич А. А. 1940а. Влияние гипофиза на процесс смены оперения у птиц.— Докл. АН СССР, т. 26, № 4, стр. 414—416.
- Войткевич А. А. 1940б. О неравнозначности щитовидной железы в различные периоды линьки птиц.— Там же, № 5, стр. 519—521.
- Войткевич А. А. 1940в. Особенности гормональной детерминации в процессе развития пера.— Там же, № 7, стр. 721—724.
- Войткевич А. А. 1940г. О гормональной детерминации рисунка пера *Asio flammeus* L. и *Asio otus* L.— Там же, т. 27, № 2, стр. 134—137.
- Войткевич А. А. 1940д. Линька оперения у тиреоидэктомированных и кастрированных голубей.— Там же, № 3, стр. 287—290.
- Войткевич А. А. 1940е. Половые различия в активности гонад тиреоидэктомированных кур.— Там же, № 7, стр. 737—739.
- Войткевич А. А. 1940ж. Зависимость сезонной периодичности в изменениях гонад от щитовидной железы у *Sturnus vulgaris*.— Там же, стр. 740—744.
- Войткевич А. А. 1940з. О гормональной обусловленности признаков оперения у *Sturnus vulgaris*.— Там же, т. 29, № 1, стр. 68—71.
- Войткевич А. А. 1943. Рост и дифференцировка тиреоидэктомированных птенцов *Phalacrocorax carbo* L. и *Pelecanus onocrotalus* L.— Бюлл. эксперим. биол. и мед., т. 16, № 2, стр. 21—24.
- Войткевич А. А. 1944а. Опыт тиреоидэктомии цаплевых птиц.— Там же, т. 17, № 7—8, вып. 1—2, стр. 73—76.
- Войткевич А. А. 1944б. Развитие щитовидной железы большого баклана.— Докл. АН СССР, т. 44, № 2, стр. 69—92.
- Войткевич А. А. 1944в. Влияние света на тиреотрофную активность передней доли гипофиза.— Там же, т. 45, № 8, стр. 377—380.
- Войткевич А. А. 1944г. Зависимость функции щитовидной железы от гипофиза в условиях активации последнего светом.— Там же, № 9, стр. 416—420.

- Войткевич А. А. 1945а. Влияние тиреоидэктомии на рост и дифференцировку *Sturnus vulgaris*. Там же, т. 46, № 8, стр. 368—372.
- Войткевич А. А. 1945б. Стимуляция светом полового цикла *Sciurus vulgaris*.— Там же, т. 47, № 1, стр. 75—76.
- Войткевич А. А. 1945в. Роль гормона щитовидной железы в процессах роста и дифференцировки *Phalaescorax carbo* L.— Изв. АН СССР (серия биол.), т. 1, стр. 23—54.
- Войткевич А. А. 1945г. Значение светового режима для тиреотропной активности гипофиза.— Там же, т. 4, стр. 385—395.
- Войткевич А. А. 1945д. Виологическая активность щитовидной железы и передней доли гипофиза.— Физиол. журн., СССР, т. 31, № 5—6, стр. 332—347.
- Войткевич А. А. 1946. Изменение обогащаемости гипофиза тиреотропным гормоном после тиреоидэктомии.— Изв. АН СССР (серия биол.), т. 1, стр. 117—134.
- Войткевич А. А. 1947. О факторах детерминации процесса перообразования у птиц.— Усп. соврем. биол., т. 23, № 2, стр. 253—264.
- Войткевич А. А. 1948а. Особенности реакции щитовидной железы и гипофиза птиц на тиоуреат.— Вестник АН Каз. ССР, № 8(41), стр. 46—53.
- Войткевич А. А. 1948б. О принципах гуморальной регуляции постэмбрионального морфогенеза. 1. Зависимость функции щитовидной железы и гипофиза от процесса новообразования в организме.— Журн. общ. биол., т. 7, № 1, стр. 13—30.
- Войткевич А. А. 1948в. Свет и эндокринная система.— Природа, № 2, стр. 34—39.
- Войткевич А. А. 1950. Роль светового фактора в трофной функции базофильного аппарата передней доли гипофиза.— Науч. изв. Казах. мед. ин-та, № 9, стр. 77—96.
- Войткевич А. А. 1957. Антитиреоидное действие сульфаниламидов и тиоуреатов. Медгиз.
- Войткевич А. А. 1960. Нейросекретия и эндокринные органы. Сб. Современные вопросы эндокринологии. Медгиз.
- Войткевич А. А. и Архангельская Н. 1947. Изменения тиреотрофной активности гипофиза птиц после кастрации и тиреоидэктомии.— Докл. АН СССР, т. 57, № 9, стр. 971—975.
- Войткевич А. А. и Васильев Ю. А. 1939. Дальнейшие данные об эффекте тиреоидэктомии на птицах птенцово-группы.— Там же, т. 25, № 4, стр. 338—344.
- Войткевич А. А. и Костин И. А. 1947. Реакция перообразующей ткани на изменение функции щитовидной железы при введении тиоурацила.— Бюлл. эксперим. биол. и мед., т. 24, № 9, стр. 161—164.
- Войткевич А. А. и Ларионов В. Ф. 1938. О половом диморфизме в строении и биологической активности щитовидной железы у голубей.— Труды Ин-та эксперим. морфогенеза, т. 6, стр. 451—456.
- Войткевич А. А. и Новиков Б. Г. 1934. Внутренняя секреция щитовидной железы и динамика развития оперения у голубей. V. О значении различных периодов в экспериментальной линьке.— Там же, т. 2, стр. 189—194.
- Войткевич А. А. и Новиков Б. Г. 1936а. Аутопластические пересадки кожи у голубей.— Там же, т. 4, стр. 209—218.
- Войткевич А. А. и Новиков Б. Г. 1936б. Сезонные изменения некоторых эндокринных органов и линька у *Passer domesticus* L.— Там же, т. 5, стр. 331—341.
- Войткевич А. А. и Эрштейн А. С. 1936. О морфогенетическом действии птериолизата.— Пробл. эндокринологии, № 5, стр. 26—33.
- Волчанецкий И. В. 1948. Превращение окраски и рисунка оперения дятлов.— Охрана природы, № 5, стр. 54—65.
- Воронцова М. А. 1949. Регенерация органов у животных. Сов. наука. М.

- Гайсинович А. Е. 1961. К. Ф. Вольф и учение о развитии организмов. Изд-во АН СССР.
- ✓ Генке К. 1937. Физиология развития рисунка на покровах животных. Биомедгиз. М.—Л.
- Георгиевский К. К. 1896. К вопросу о действии препаратов щитовидной железы на животный организм. Дисс., СПб.
- ✓ Гладков Н. А. и Рустамов А. К. 1949. К морфо-функциональному изучению оперения крыла птицы (о значении внутренних маховых перьев).— Зоол. журн., т. 28, № 6, стр. 553—560.
- Дарвин Ч. 1868. Прирученные животные и возделанные растения (под ред. И. М. Сеченова), т. I и II. СПб.
- Дарвин Ч. 1953. Происхождение человека и половой подбор. М., Изд-во АН СССР, стр. 119—680.
- ✓ Дементьев Г. П. 1940а. Линька ястребов.— Зоол. журн., т. 19, № 4, стр. 479—488.
- ✓ Дементьев Г. П. 1940б. Руководство по зоологии, т. 6, Птицы. М., стр. 21—92.
- ✓ Дементьев Г. П. и Ларионов В. Ф. 1944. Исследования по окраске позвоночных животных. 1. О возникновении географических вариаций окраски.— Зоол. журн., т. 23, № 5, стр. 189—197.
- ✓ Денисова М. Н. 1958. О значении опушения у птенцовых птиц.— Уч. зап. Мос. обл. пед. ин-та, вып. 65, стр. 191—207.
- Денфорт С. 1935. Генетическая мозаика в перьях домашней курицы.— Труды лабор. динам. развития, т. 10, стр. 339—344.
- ✓ Дубинин Б. В. 1947. Особенности линьки оперения крыльев у некоторых воробьиных.— Природа, № 12, стр. 60—62.
- Завадовский Б. М. 1923. О влиянии кормления щитовидной железой на кур.— Зап. ун-та им. Свердлова, т. 1, стр. 1—20.
- Завадовский Б. М. 1924а. Гипертиреозидизм у кур.— Там же, т. 2, стр. 175—185.
- Завадовский Б. М. 1924б. О влиянии разовых доз щитовидной железы на кур.— Рус. физиол. журн., т. 7, стр. 256—265.
- Завадовский Б. М. 1924в. О влиянии тироксина на линьку и пигментацию пера у кур.— Там же, стр. 266—270.
- Завадовский Б. М. 1925. Новая группа формообразовательных функций щитовидной железы.— Вест. эндокринолог., т. 1, № 2, стр. 91—113.
- Завадовский Б. М. 1927. К вопросу о взаимоотношениях щитовидной и половых желез у кур.— Журн. эксперим. биол. и мед., т. 5, стр. 344—371.
- Завадовский Б. М. 1932. Внутренняя секреция на службе птицеводства. М.
- Завадовский Б. М. и Липчина П. А. 1928. Дальнейшие данные к вопросу о взаимоотношениях половых и щитовидных желез.— Журн. эксперим. биол. и мед., т. 9, стр. 477—491.
- Завадовский Б. М. и Рохлина М. Л. 1926. О влиянии экспериментальной гипертиреозидизации на разные виды птиц.— Там же, т. 4, стр. 28—34.
- Завадовский Б. М. и Перельмутер Ц. М. 1926. К вопросу о судьбе тироксина в крови и тканях гипертиреозидизированных кур.— Там же, стр. 35—48.
- Завадовский М. М. 1922. Пол и развитие его признаков. М.
- Завадовский М. М. 1928. Зависит ли возрастной диморфизм у птиц от половой железы.— Труды лабор. эксперим. биол. моск. зоопарка, т. 4, стр. 74—82.
- Завадовский М. М. 1929. К вопросу о роли щитовидной железы в определении полового диморфизма птиц.— Там же, т. 5, стр. 143—152.
- Завадовский М. М. 1933. Некоторые закономерности в гуморальном взаимодействии органов и тканей развивающегося организма.— Усп. соврем. биол., т. 2, стр. 86—103.

- Завадовский М. М. и Р. И. Белкин. 1929. Влияние препаратов щитовидной железы на окраску и форму оперения нормальных и кастрированных фазанов.— Труды лабор. эксперим. биол. моск. зоопарка, т. 5, стр. 121—140.
- Заторницкая З. А. и Зимницкий В. С. 1932. Щитовидная железа в условиях эксперимента.— Архив анат., гистол., эмбриол., т. 11, стр. 114—126.
- Заторницкая З. А. и Зимницкий В. С. 1932. Мозговой придаток птиц в свете экспериментальных данных.— Там же, стр. 127—134.
- Иванова С. А. 1936. Сезонные изменения половых желез и факторы их вызывающие.— Усп. соврем. биол., т. 5, № 6, стр. 34—49.
- Иванова Т. М. 1955. Значение полушарий большого мозга в развитии голубей.— Журн. общ. биол., т. 16, стр. 50, 63.
- Кабак Я. М. 1945. Практикум по эндокринологии. Сов. наука. М.
- Кабак Я. М. и Тальская И. Н. 1956. Разрушение щитовидной железы внутренней ионизирующей радиацией (радиоактивным йодом) и некоторые способы защиты (опыты на птицах).— Пробл. эндокринологии и гормонотерапии, т. 2, № 2, стр. 3—22.
- Кабак Я. М. и Тереза С. И. 1939. Роль температуры и света в регуляции сезонных изменений половой системы.— Труды лабор. динам. развития, т. 11, стр. 227—242.
- Квитко Н. Я. 1935. Исследования по вопросам роста, кормления и выращивания птицы.— Труды Ин-та птицепром. Воронеж, т. 1, вып. 1, стр. 1—59.
- Козлова Е. В. 1957. Соотношение периодов сезонных миграций с периодами линек у палеарктических ржанок.— Труды 2-й прибалт. орнитол. конф. Изд-во АН СССР, стр. 153—158.
- ✓ Котова О. Д. 1936. Развитие оперения и рост цыплят и утят.— Усп. зоотехн. наук, т. 2, стр. 475—486.
- ✓ Котт Х. 1950. Приспособительная окраска животных. М. Изд. ИЛ.
- Криженецкий Н. 1935. Принципы анализа связи гонад с половыми различиями в оперении птиц.— Труды лабор. динам. развития, т. 10, стр. 117—136.
- Кюхлер В. 1935. Гистологические изменения при секреции и резорбции коллоида щитовидной железы и их значение в годичном цикле птиц.— Там же, стр. 151—160.
- Лапинер М. Н. и Радзивон Е. Н. 1934. О сравнительном действии тироксина и сушеной щитовидной железы на линьку и депигментацию пера у кур.— Пробл. зоотех. эндокринолог., т. 1, стр. 348—358.
- Ларионов В. Ф. 1928. О влиянии питания на окраску у *Pouterhula pouterhula*.— Труды лабор. эксперим. биол. зоопарка, т. 4, стр. 124—126.
- Ларионов В. Ф. 1934. К вопросу о значении щитовидной железы в процессе смены перьев.— Труды Ин-та птицепром. т. 2, № 1, стр. 40—61.
- Ларионов В. Ф. 1935а. Экспериментальный анализ взаимосвязи линьки и яйценоскости у кур.— Усп. зоотехн. наук, т. 1, вып. 3, стр. 469—476.
- Ларионов В. Ф. 1935б. Значение линьки при откорме кур.— Там же, стр. 477—487.
- (Ларионов В. Ф. 1935в). Lariouov W. Th. 1935. Über die Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeit der Feder während der Mauser.— Zool. Anzeig., Bd. 111, H. 7—8, S. 212—219.
- Ларионов В. Ф. 1936а. О двухфазном действии щитовидной железы на развитие цыплят.— Труды Ин-та эксперим. морфогенеза, т. 5, стр. 285—301.
- (Ларионов В. Ф. 1936б). Lariouov W. Th. 1936. Zur Frage der Bedeutung des Schilddrüsenhormons beim Federwechselprozess.— Biol. General., Bd. 12, H. 1, S. 153—162.
- Ларионов В. Ф. 1938. Явления гормональной индукции в индивидуальном развитии.— Труды Ин-та эксперим. морфогенеза, т. 6, стр. 281—398.

- Ларионов В. Ф. 1939. Региональность окраски и факторы ее определяющие. Докл. АН СССР, т. 23, № 2, стр. 203—205.
- Ларионов В. Ф. 1940а. Температурный фактор и постэмбриональное развитие птиц.— Труды ин-та эксперим. морфогенеза, т. 7, стр. 291—305.
- Ларионов В. Ф. 1940б. Руководство по зоологии. Птицы (под ред. Деметьева Г. П.), т. 6. М.
- Ларионов В. Ф. 1941а. Смена оперения и яйцекладка у птиц при постоянном световом режиме.— Докл. АН СССР, т. 30, № 4, стр. 371—373.
- Ларионов В. Ф. 1941б. Сокращение периода линьки птиц путем резкого изменения длительности дня.— Там же, т. 33, № 3, стр. 227—229.
- Ларионов В. Ф. 1945. Смена покровов и ее связь с размножением птиц.— Уч. зап. МГУ, вып. 88, стр. 1—95.
- Ларионов В. Ф. 1949. Сравнение линьки диких и домашних голубей.— Охрана природы, № 6, стр. 58—65.
- Ларионов В. Ф. 1955. Влияние света на линьку птиц.— Бюлл. эксперим. биол. и мед., т. 40, № 10, стр. 63—65.
- Ларионов В. Ф. 1957. О специфичности действия света на размножение птиц.— Докл. АН СССР, т. 112, № 4, стр. 779—781.
- Ларионов В. Ф., Бердышев А. П. и Дмитриева Е. В. 1933. Естественная линька и ее связь с яйценоскостью у кур.— Труды Ин-та птицепром., т. 1, № 3, стр. 1—45.
- (Ларионов В. Ф., Войткевич А. А. и Новиков Б. Г.) Lariouov W. Th., Woitkewitsch A. A. u. Nowikow B. G. 1931a. Die innere Sekretion der Schilddrüse und die Dynamik der Gefiederentwicklung bei Tauben. IV. Die experimentelle Mauser bei verschiedener Fütterung der Schilddrüse.— Ztschr. vergl. Physiol., Bd. 15, H. 3, S. 420—430.
- (Ларионов В. Ф., Войткевич А. А. и Новиков Б. Г.) Lariouov W. Th., Woitkewitsch A. u. Nowikow B. 1931b. Der Einfluss der Hypophyse auf die Schilddrüse bei Tauben.— Ztschr. vergl. Physiol., Bd. 14, H. 3, S. 546—556.
- Ларионов В. Ф., Войткевич А. А. и Новиков Б. Г. 1934. Взаимодействие частей при регенерации оперения.— Труды Ин-та эксперим. морфогенеза, т. 2, стр. 151—159.
- Ларионов В. Ф., Войткевич А. А. и Бельский Н. В. 1934. Регенерация оперения у голубей при различных гуморальных воздействиях.— Там же, стр. 161—167.
- (Ларионов В. Ф. и Дмитриева Е. В.) Lariouov W. Th. u. Dmitriewa E. W. 1931. Über den Geschlechtsdimorphismus der Hühnermauser bei Schilddrüsenfütterung.— Arch. Geflügelkunde, Bd. 5, S. 102—105.
- Ларионов В. Ф., Котова О. Д. и Штрайх Г. Г. 1933. Ювенальная линька цыплят и внутренняя секреция. III сообщение.— Труды Ин-та птицепром., т. 1, вып. 3, стр. 55—62.
- (Ларионов В. Ф. и Кузьмина Н.) Lariouov W. Th. u. Kusmina N. 1931. Die innere Sekretion der Schilddrüse und die Dynamik der Gefiederentwicklung bei Tauben. I. Federregeneration und Mauser bei der Hyperthyreose.— Biol. Ztbl., Bd. 51, H. 3, S. 81—104.
- Ларионов В. Ф., Кузьмина Н. А. и Лекторский И. Н. 1933. Ювенальная линька цыплят и внутренняя секреция. I.— Труды Ин-та эксперим. морфогенеза, т. 1, стр. 46—54.
- Ларионов В. Ф., Кузьмина Н. А. и Лекторский И. Н. 1938. Передача кожи у цыплят леггорнов и род-айландов.— Там же, т. 6, стр. 413—425.
- (Ларионов В. Ф. и Лекторский И. Н. 1931.) Lariouov W. Th. u. Lektorsky I. N. 1931. Die Flügelmauser der Hühner bei Schilddrüsenfütterung.— Arch. Geflügelkunde, Bd. 5, S. 388—393.
- Ларионов В. Ф. и Позигун Н. Ф. 1935. Об изменении скорости роста во время линьки.— Труды Ин-та эксперим. морфогенеза, т. 3, стр. 215—222.

- Лекторский И. Н. 1938. Состояние эндокринной системы у тиреоидэктомированных цыплят. I. Передняя доля гипофиза.— Труды Ин-та эксперим. морфогенеза МГУ, т. 6, стр. 465—483.
- ✓ Лекторский И. Н. 1940. Природа региональных различий в окраске оперения птиц.— Уч. зап. МГУ, вып. 43, стр. 243—260.
- Лекторский И. Н. и Кузьмина Н. А. 1936а. Развитие оперения и его связь с ростом у леггорнов, род-айландов и плимутроков.— Труды Ин-та эксперим. морфогенеза, т. 4, стр. 181—188.
- Лекторский И. Н. и Кузьмина Н. А. 1936б. Роль щитовидной железы в процессе развития оперения у цыплят.— Там же, стр. 259—278.
- Лещинская Е. М. 1952. Сезонные изменения кожного покрова млекопитающих.— Зоол. журн., т. 31, вып. 3, стр. 434—442.
- ✓ Лопашов Г. В. 1945. Основной механизм образования рисунка перьев.— Усп. соврем. биол., т. 20, вып. 1, стр. 121—122.
- ✓ Львов В. 1887. Сравнительное исследование и описание волоса, щетины и иглы у млекопитающих и пера у птиц.— Уч. зап. МГУ, т. 4, стр. 1—86.
- Маркелев Г. И. 1948. Эволюционная вегетология и ее задачи.— Журн. общ. биол., т. 9, № 5, стр. 385—409.
- ✓ Машталлер Г. А. 1940. Рудиментарные окраски у птиц.— Докл. АН СССР, т. 29, № 1, стр. 75—78.
- ✓ Машталлер Г. А. 1940. Явления рекапитуляции в развитии окраски птиц.— Там же, т. 29, № 2, стр. 153—156.
- Мензбир М. А. 1909. Птицы. СПб.
- Милецкая С. А. и Лапинер М. Н. 1934. К вопросу о взаимоотношении мужского полового и тиреоидного гормонов. I сообщение.— Пробл. зоотехн. эксперим. эндокрин., т. 1, вып. 3, стр. 265—277.
- Милецкая С. А., Лапинер М. Н. и Дамрин А. 1934. К вопросу о взаимоотношении мужского полового и тиреоидного гормонов. II сообщение.— Там же, т. I, вып. 1, стр. 278—282.
- Милованов Ф. Н. 1934. К вопросу о тиреоидизации уток.— Там же, вып. 3, стр. 217—227.
- Милоченко В. И., Требелев А. М. и Байтман Г. Г. 1935. Яйценоскость кур-перьярок при искусственном освещении. Сб. опытных работ. (Томилино). Пищепром. М.
- Михеев З. М. 1939. Линька и изменчивость белой куропатки (*Lagopus lagopus L.*) восточной палеарктики.— Сб. трудов зоол. музея МГУ, т. 5, стр. 65—108.
- Мицкевич М. С. 1935. Роль гормонов в процессах роста организма.— Сб. «Рост животных». Биомедгиз, стр. 209—280.
- Мицкевич М. С. 1947. Нарушение в развитии куриного зародыша в результате подавления эмбриональной щитовидной железы метилтиоурацилом.— Докл. АН СССР, т. 58, № 4, стр. 693—696.
- Мицкевич М. С. 1949. Блокада функции щитовидной железы метилтиоурацилом у эмбрионов некоторых птиц.— Докл. АН СССР, т. 69, № 2, стр. 277—280.
- Мицкевич М. С. 1957. Железы внутренней секреции в зародышевом развитии птиц и млекопитающих. Изд-во АН СССР.
- Мицкевич М. С. и Я. В. Мамуль. 1953. Определение начала функции щитовидной железы у зародышей птиц и млекопитающих при помощи радиоактивного йода.— Докл. АН СССР, т. 88, № 4, стр. 733—736.
- Мошков Е. А. 1957. Зависимость яйценоскости от сроков линьки перьярых индеек при дополнительном освещении.— Птицеводство, № 9, стр. 42—43.
- Некрасов А. Д. 1953. Очерк истории проблемы полового отбора от Дарвина до наших дней. В кн.: Ч. Дарвин. Соч., т. 5. Происхождение человека и половой подбор. М., Изд-во АН СССР, стр. 77—118.
- Никитина Р. В. 1955. Адаптивные особенности птенцового пухового покрова некоторых насекомоядных птиц. Автореф. дисс. М.
- ✓ Новиков Б. Г. 1934. Закономерности развития оперения у голубей.— Зоол. журн. т. 13, № 2, стр. 235—249.

- Новиков Б. Г. 1936а. Разновозрастные пересадки кожи у цыплят или-мгурок.— Труды Ин-та эксперим. морфогенеза, т. 4, стр. 219—227.
- Новиков Б. Г. 1936б. Анализ полового диморфизма у воробьиных птиц. I сообщение.— Там же, стр. 349—367.
- Новиков Б. Г. 1936в. Анализ полового диморфизма у воробьиных птиц. II сообщение.— Там же, т. 5, стр. 359—372.
- Новиков Б. Г. 1936г. Анализ полового диморфизма у воробьиных птиц. III сообщение.— Там же, стр. 373—380.
- Новиков Б. Г. 1936д. Анализ полового диморфизма у воробьиных птиц. IV сообщение.— Там же, стр. 381—397.
- Новиков Б. Г. 1938. Анализ полового диморфизма у Passeres. V сообщение.— Там же, т. 6, стр. 485—493.
- Новиков Б. Г. 1939а. Развитие признаков диморфизма у *Dryobates major*.— Докл. АН СССР, т. 25, № 6, стр. 548—549.
- Новиков Б. Г. 1939б. Контроль гонад в развитии признаков пола.— Там же, стр. 550—553.
- Новиков Б. Г. 1939в. К анализу механизма сезонной изменчивости.— Там же, стр. 554—556.
- Новиков Б. Г. 1939г. Половой гормон и признаки пола у *Perdix perdix* L.— Изв. АН СССР (серия биол.), № 3, стр. 422—444.
- Новиков Б. Г. 1940. Механика развития признаков пола у птиц в связи с эволюцией полового диморфизма. Автореф. дисс. М.
- Новиков Б. Г. 1946. Интрацеллюлярная детерминация диморфизма в окраске покровов у *Passer domesticus* L.— Докл. АН СССР, т. 52, № 5, стр. 457—460.
- Новиков Б. Г. 1947. Періодичність зміни покривів у птахів та експериментальний аналіз. Наук. зап. Київ. держ. унів. ім. Т. Г. Шевченка, т. 6, вып. 1, стр. 229—254.
- Новиков Б. Г. 1949. Региональная чувствительность оперения к гормону и ее экспериментальный анализ.— Труды Ин-та зоол. АН СССР, т. 2, стр. 3—11.
- Новиков Б. Г. и Благодатская Г. И. 1948. Механизм развития сезонных покровительственных окрасок.— Докл. АН СССР, т. 41, № 3, стр. 577—580.
- Новиков Б. Г. и Благодатская Г. И. 1950. Развитие сезонных нарядов у полярных животных.— Труды Биол.-грунт. фак. Київ. держ. унів. ім. Т. Г. Шевченка, № 5, стр. 147—168.
- Новиков Б. Г., Благодатская Г. И. и Манжелей В. У. 1957. Выращивание водоолавающей птицы в различные сезоны года.— Птицеводство, № 4, стр. 9—11.
- Новиков Б. Г. и Ларионов В. Ф. 1936. Изменения половой железы при экспериментальной линьке у голубей.— Труды Ин-та эксперим. морфогенеза, т. 4, стр. 317—329.
- Новиков Б. Г. и Фаворова Л. 1947. Влияние света на тиреотропную активность гипофиза у птиц.— Докл. АН СССР, т. 58, № 4, стр. 693—696.
- Огнев И. Ф. и С. И. Огнев. 1925. Случай гигандроморфизма у обыкновенного снегиря.— Рус. зоол. журн., т. 4, стр. 17—19.
- Павлов И. П. 1949. О трофической иннервации. Избр. произв. Госиздат. М., стр. 67—72.
- Пахмурин К. К. 1934. Динамика ослабления пера и наступление линьки у гипертиреодизированных кур.— Пробл. зоотехн. эксперим. эндокринолог., т. 1, вып. 2, стр. 209—216.
- Передельский А. А. 1941. О механизмах развития дериватов кожи у позвоночных.— Докл. АН СССР, т. 32, № 3, стр. 224—226.
- Петров С. Г. 1940. Параллельная изменчивость по окраске пера у различных пород домашних кур.— Там же, т. 29, № 7, стр. 487—490.
- Пигарев Н. А., Кострикова Л. А. и Чавчанидзе В. И. 1956. Особенности линьки кур — клеточных несушек.— Труды Всесоюз. ин-та птицевод., т. 6, стр. 132—137.

- Пигарев Н. В. и Покорная О. А. 1959. Новый метод освещения кур, стимулирующий яйценоскость.— Птицеводство, № 7, стр. 17—19.
- Полежаев Л. В. 1950. О способе регенерации органов у животных.— Усп. соврем. биол., т. 30, вып. 2(5), стр. 258—270.
- Поливанова Т. М. 1949. Белковое питание кур-несушек при линьке.— Труды ин-та птицеводства, т. 20, стр. 120—241.
- Поликарпова Е. Ф. 1940. Влияние внешних факторов на развитие половой железы воробья.— Докл. АН СССР, т. 26, № 1, стр. 112—115.
- Попов А. В. 1954. Об особенностях линьки птиц в высокогорье.— Труды филиала Тадж. АН СССР, т. 21, стр. 135—138.
- Попов А. В. 1956. Материалы по линьке птиц в высокогорье.— Докл. Тадж. филиала АН СССР, № 16, стр. 89—92.
- Приклонский С. Г. 1958. О цуховых нарядах птенцов большого подорлика по наблюдениям в Окском заповеднике.— Труды Окского гос. заповед., вып. 2, стр. 177—178.
- Разумова Л. Л., Лемажихин Б. К., Лебедев Л. А. и Пенькина В. С. 1959. О различных, наблюдаемых при рентгенографическом изучении кератина, входящего в состав перьев птиц.— Докл. АН СССР, т. 128, № 1, стр. 186—189.
- Распопова Н. А. 1930. Влияние щитовидной железы и тороксина на выпадение и структуру пера у гусей.— Медико-биол. журн., т. 7, стр. 47—52.
- Распопова Н. А. 1934. Влияние гипертиреоза на повторную линьку у гусей.— Пробл. зоотехн. эндокринол., т. 1, стр. 158—170.
- Распопова Н. А. и Хватов Б. П. 1935. Влияние различных температурных факторов на пигментацию пера у кур.— Там же, стр. 328—334.
- Рахманов А. В. и Возная В. Н. 1932. Паталого-анатомическое исследование цыплят, подвергнутых ультрафиолетовому облучению. О нормальной коже цыпленка.— Журн. электр. с.-х., № 7, стр. 23—30.
- Рустамов А. К. 1956. О линьке турача.— Зоол. журн., т. 35, № 8, стр. 1262—1264.
- Рыловников М. П. 1934. Влияние щитовидной железы на оперение птиц и его теоретическое и практическое значение.— Природа, № 5, стр. 632—634.
- Светозаров Е. и Штрайх Г. 1938. Свет и периодичность формообразовательных процессов у птиц.— Докл. АН СССР, т. 20, № 4, стр. 327—331.
- Светозаров Е. и Штрайх Г. 1939. Сравнительная морфология пера сельскохозяйственных птиц.— Изв. АН СССР (серия биол.), № 5, стр. 800—822.
- Светозаров Е. и Штрайх Г. 1940а. Значение света в общем росте и половом развитии птиц.— Уч. зап. МГУ, т. 43, стр. 261—290.
- Светозаров Е. и Штрайх Г. 1940б. Гормональный механизм линьки птиц.— Там же, т. 27, стр. 392—396.
- Светозаров Е. и Штрайх Г. 1940в. Значение света в половом развитии птиц.— Там же, стр. 397—400.
- Светозаров Е. и Штрайх Г. 1940г. Свет и половая периодичность животных.— Усп. соврем. биол., т. 12, № 1, стр. 25—51.
- Светозаров Е. и Штрайх Г. 1941. Внешние и внутренние факторы половой периодичности.— Там же, т. 14, № 1, стр. 1—29.
- Северцов Н. А. 1856. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гадов Воронежской губернии. М.
- Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.
- Серебровский П. В. 1925. Роль климата в эволюции птиц.— Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, т. 34, стр. 375—415.
- Сметнев С. И. 1944. Управление продуктивностью кур методом круглогодичного комплектования стада.— Труды с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, вып. 26, стр. 5—54.
- Снигиревский С. И. 1950. Линька тетеревиных (сем. Tetraonidae, отр.

Galliformes). Сб. посв. памяти акад. Сушкина. Изд-во АН СССР, стр. 215—236.

Строкина О. С. 1939. Гистоструктурные изменения щитовидной железы у животных с удаленными большими полушариями головного мозга.— Труды Томск. мед. ин-та, т. 11, стр. 151—157.

Студитский А. Н. 1947. Эндокринные корреляции зародышевого развития высших позвоночных. Изд-во АН СССР.

Сырнев П. Я. 1924. Влияние скармливания щитовидной железы курам.— Казанск. мед. журн., № 6, стр. 17—28.

Тихомиров Б. М. 1932. Новый принцип определения сильных и слабых дышлат.— Сов. птицеводство, № 7, стр. 37—39.

Тонких А. В. 1946. Новые данные к физиологии гипофиза.— Усп. соврем. биол., т. 21, № 3, стр. 305—322.

Трицкий И. А. 1948. Физиология и гигиена кожи сельскохозяйственных животных. Сельхозгиз, М.

Тугаринов А. Я. 1932. Птицы СССР. Утки, гуси, лебеди и крохали. Изд-во АН СССР. Л.

Тугаринов А. Я. 1941. Фауна СССР. Птицы, т. I. Пластинчатоклювые. Л. Филатов Д. П. 1939. Сравнительно-морфологическое направление в механике развития, его объект, цели и пути. Изд-во АН СССР, М.

(Хахлов В. А.) Nachlow V. A. 1927. Kastrationsversuche an Dompfaffen (Pyrrhula).— Arch. Entw.-mech. Bd. 110, N. 2, S. 279—300.

Хватов Б. П. 1935а. О механизме смены пера при экспериментальном гипертиреозе.— Пробл. зоотехн. эндокринолог., т. 1, стр. 307—317.

Хватов Б. П. 1935б. Процесс пигментации пера и его депигментация при гипертиреозе.— Там же, стр. 318—327.

Хватова В. П. 1948. Роль меланофоров в процессе пигментации эпидермальных образований.— Труды Крым. мед. ин-та, т. 12, стр. 79—82.

Хейнрот О. 1947. Из жизни птиц. Изд-во ИЛ.

Холодковский Н. А. и Силантьев А. А. 1901. Птицы Европы. СПб.

Храновский П. А. 1959. Морфологические особенности строения хвоста и новые предположения об эволюции половой асимметрии у птиц.— Зоол. журн., т. 38, вып. 12, стр. 1897—1899.

Шестакова Г. С. 1953. Анализ различий структуры поверхностей крыльев у чайковых птиц.— Там же, т. 32, вып. 4, стр. 672—676.

Шестакова Г. С. 1956. К вопросу о механике полета птиц.— Там же, т. 35, вып. 7, стр. 1043—1050.

Шмальгаузен И. И. 1935. Определение основных понятий и методика исследования роста. Сб. «Рост животных». Биомедгиз, стр. 8—60.

Штегман Б. К. 1952. О функциональном значении удлиненных внутренних маховых в крыле некоторых птиц.— Труды Ленингр. об-ва естествоиспыт. т. 71, № 1, стр. 30—311.

(Штегман Б.) Stegman B. 1956. Über die Herkunft des flüchtigen roten Federpigments.— J. Ornithol., Bd. 97, N 2, S. 204—205.

Штрайх Г. и Светозаров Е. 1935а. Естественная линька водоплавающей птицы. I. Линька гусей.— Труды Ин-та птицеводства, т. 2, № 3—4, стр. 3—33.

Штрайх Г. и Светозаров Е. 1935б. Естественная линька водоплавающей птицы. II. Линька уток.— Там же, стр. 34—61.

Штрайх Г. и Светозаров Е. 1935в. Метод сбора пера и пуха на основе естественной линьки.— Там же, стр. 62—96.

Штрайх Г. и Светозаров Е. 1936. Значение температуры и полового гормона в процессе линьки птиц.— Докл. АН СССР, т. 13, № 2, стр. 153—156.

Штрайх Г. и Светозаров Е. 1937а. Морфогенная роль щитовидной железы в перообразовательном процессе.— Там же, т. 14, № 5, стр. 411—416.

Штрайх Г. и Светозаров Е. 1937б. Факторы, определяющие процесс смены оперения.— Изв. АН СССР (серия биол.), т. 3, стр. 533—558.

- (Штрайх Г. и Светозаров Е.) Streich G. u. Swetosarov E. 1937a. Über die Schnelligkeit des Federwachstums.—Zool. Jahrb., Bd. 57, H. 3, S. 235—374.
- Штрайх Г. и Светозаров Е. 1938. Морфогенная роль щитовидной железы в перообразовательном процессе.—Труды Ин-та эксперим. морфогенеза, т. 6, стр. 441—449.
- Шульпин Л. М. 1940. Орнитология. Изд. ЛГУ.
- Энтин Т. И. 1936. К вопросу о морфогенезе щитовидной железы птиц.—Арх. анат., гистол. и эмбриол., т. 15, вып. 1, стр. 104—113.
- Энтин Т. И. 1948. Щитовидная железа кур в нормальных и экспериментальных условиях.—Там же, т. 28, № 1, стр. 37—65.
- Эскин И.А. 1946. Факторы, определяющие ритм полового цикла.—Усп. соврем. биол., т. 22, вып. 3, стр. 319—330.
- Askerson C. W., Blish M. J. a. Mussehe F. E. 1926. The endogenous nitrogen of hens as effect by molting.—Poultry Sci., v. 5, № 1, p. 153—155.
- Askerson C. W., Blish M. J. a. Mussehe F. E. 1928. The rate of wing molt of hens.—Poultry Sci., v. 7, № 4, p. 177—180.
- Adamesteanu I. a. Suteanu E. 1960. Feather-picking inducts.—Monatsh. vet. Med., № 15, p. 56—57.
- Adams J. L. 1955. Progesterone-induced unseasonable molt in single comb White Leghorn pullets.—Poultry Sci., v. 34, № 3, p. 702—707.
- Adams J. L. 1956. A comparison of different methods of progesterone administration to the fowl in affecting egg production and molt.—Poultry Sci., v. 35, № 2, p. 323—326.
- Adlersparre A. 1938. Einiges über Pigmentstoffwechsel und andere Farbenmodifikationen bei Gefangenschaftsmilieu.—Ornithol. Monatsber., Bd. 46, S. 1—5.
- Adlersparre A. 1939. Über das Verhalten zweier Pyromelana-Arten bei karotinoidreicher und karotinoidarmer Kost.—J. Ornithol., Bd. 87, S. 24—27.
- Aerby C. 1885. Die Herkunft des Pigments im Epithelium.—Zbl. med. Wiss., Bd. 23, H. 2, S. 273—275.
- Agar W. E. 1924. Experiments with certain plumage colour and pattern factors in poultry.—J. Genetics, v. 14, № 2, p. 265—272.
- Aldrich E. C. 1956. Pterylography and molt of the Allen hummingbird.—Condor, v. 58, № 2, p. 121—133.
- Allen J. A. 1896. Alleged changes of colour in the feathers of birds without molting.—Bull. Amer. Museum Natur. History, v. 8, № 3, p. 13—44.
- Anon A. 1948. Change of colour in plumage without a molt.—Avicult. Mag., № 54, p. 80—89.
- Assenmacher J. et Benoit J. 1956. Nouvelles recherches sur les relations entre la neurosécrétion hypothalamique, le système portail hypophysaire et l'activité gonadotrope de la préhypophyse.—C. R. Acad. Sci. Paris, t. 242, p. 2986—2988.
- Auber L. 1955. Cortex and medulla of bird-feathers.—Nature, v. 176, № 4495, p. 1218—1219.
- Auber L. 1957. The structure producing «non-iridescent» blue colour in bird feathers.—Proc. Zool. Soc., London, v. 129, № 4, p. 455—486.
- Auber L. 1958. Magenta colour in feathers: A parallelism.—Ibis, v. 100, № 4, p. 571—581.
- Auber L. a. Appleyard H. M. 1951. Surface cells of feather barbs.—Nature, v. 168, № 4278, p. 736—737.
- Auber L. a. Appleyard H. M. 1955. The structure of the feathers in Chlorophanes and Iridiphanes (Coeredidae).—Ibis, v. 97, № 2, p. 252—258.
- Auber L. a. Mason M. V. 1955. Structurally coloured pattern marks on the inner webs of flight feathers.—Ibis, v. 97, № 2, p. 259—265.
- Bährmann U. 1958. Zur Mauser einiger Rabenvögel.—Vogelwelt, Bd. 79, № 5, S. 129—135.

- Baird J. 1958. The postjuvénal molt of the male brown-headed cowbird (*Molothrus ater*).—*Bird-Band.*, v. 29, № 4, p. 224—228.
- Becker R. 1959. Die Strukturanalyse der Gefiederfolgen von *Meganodius freycinet* und ihre Beziehung zu der Nestlingsdune der Hühnervogel.—*Rev. suisse zool.*, t. 66, № 3, p. 411—527.
- Beebe C. W. 1908. Preliminary report on an investigation of the seasonal changes of colour in birds.—*Amer. Naturalist*, № 43, p. 17—20.
- Benazzi M. 1929. Contributo alla istofisiologia della ghiandola tiroide.—*Arch. ital. anat. e embriol.*, t. 27, p. 296—322.
- Benazzi M. 1932. Appunti sulla istofisiologia della ghiandola tiroide embrionale.—*Arch. ital. anat. e embriol.*, t. 30, p. 452—468.
- Bendell F. 1955. Age, molt and weight characteristics of blue grouse.—*Condor*, v. 57, № 6, p. 354—361.
- Benoit J. 1924. Action de la castration sur le plumage chez le coq domestique.—*C. Rend. Soc. biol.*, t. 90, p. 450—453.
- Benoit J. 1934. Activation sexuelle obtenue chez le Canard par l'éclaircissement artificiel pendant la période du repos génital.—*C. R. Acad. Sci.*, t. 199, p. 1671—1673.
- Benoit J. 1937. Facteurs externes et de l'activité sexuelle. II. Étude du mécanisme de la stimulation par la lumière de l'activité testiculaire chez le Canard domestique. Role de l'hypophyse.—*Bull. biol. France et Belgique*, t. 71, p. 393—437.
- Benoit J. 1950. Les glandes endocrines. In: *Traité de Zoologie*, t. 15. Paris, p. 290—334.
- Benoit J. 1957. Radiation lumineuse et activité sexuelle du Canard.—*Rev. suisse zool.*, t. 64, p. 577—587.
- Benoit J. et Aron M. 1934. Sur le conditionnement hormonal du développement testiculaire chez les oiseaux. Resultat de la thyroïectomie chez le coq et le canard.—*C. Rend. Soc. biol.*, v. 116, p. 221—223.
- Biedermann W. 1926—1928. Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. I—IV.—*Ergebn. Biol.*, Bd. 1—4, S. 1—342, 388—525, 360—680.
- Bigalke R. C. 1956. Über die zyklischen Veränderungen der Schilddrüse und des Körpergewichtes bei einigen Singvögel im Jahresablauf. *Doct. Dissert.*, Goethe Univ., Frankfurt am Main, H. 70.
- Bissonnette T. H. 1930. Studies on the sexual cycle in birds.—*Amer. J. Anat.*, v. 45, № 2, p. 289—302.
- Bissonnette T. H. 1931a. Studies on the sexual cycle in birds. IV. *J. Exptl. Zool.*, v. 58, № 2, p. 281—313.
- Bissonnette T. H. 1931b. Studies on the sexual cycle in birds. V.—*Physiol. Zool.*, v. 4, № 4, p. 542—574.
- Bissonnette T. H. 1933. Light and sexual cycles in starlings and ferrets.—*Quart. Rev. Biol.*, v. 8, p. 201—208.
- Bissonnette T. H. 1936. Sexual photoperiodicity.—*Quart. Rev. Biol.*, v. 11, № 2, p. 371—386.
- Bissonnette T. H. 1937. Photoperiodicity in Birds.—*Wilson Bull.*, v. 49, p. 241—270.
- Bissonnette T. H. 1943. Some studies on photoperiodicity in animals.—*Trans. N. Y. Acad. Sci.*, v. 5, № 2, p. 43—57.
- Bissonnette T. H. a. Chaphack M. H. 1930. Studies on sexual cycle in birds. II.—*Amer. J. Anat.*, v. 45, № 2, p. 307—331.
- Blanchard B. D. a. Erickson M. 1949. The cycle in the Gambel Sparrow.—*Univ. Calif. Publ. Zool.*, v. 47, p. 255—318.
- Blivaiss B. B. 1946. Feather growth rates in thyroidectomized hens following administration of thyroxin.—*Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med.*, v. 63, № 1, p. 98—100.
- Blivaiss B. B. 1947a. Interrelations of thyroid and gonad in the development of plumage and other sex characters in Brown. Leghorn rooster.—*Physiol. Zool.*, v. 20, № 1, p. 67—107.
- Blivaiss B. B. 1947b. Development of secondary sexual characters in thyro-

- idectomized Brown Leghorn hens.—*J. Exptl. Zool.*, v. 104, № 2, p. 267—309.
- Boase H. Notes on the display nesting and moult of the mute swan.—*Brit. Birds*, v. 52, № 4, p. 114—123.
- Boetticher H. 1950. Etwas über die Gefiederfärbung und Zeichnung der Spechte.—*Zool. Anz.*, Bd. 145, H. 2, S. 280—297.
- Bolliger A. a. Varga D. 1960. Cholestanol in avian plumage.—*Austral. J. Exptl. Biol. a. Med. Sci.*, v. 38, p. 265—269.
- Bong C. J. 1913. On a case of unilateral development of secondary male characters in a pheasant.—*J. Genetics*, v. 3, № 2, p. 205—216.
- Bowers D. E. 1959. A study of variation in feather pigments of the wren.—*Condor*, v. 61, № 1, p. 38—45.
- Bradway W. 1929. The morphogenesis of the thyroid follicles of the chick.—*Anat. Rec.*, v. 42, № 1, p. 157—167.
- Bralis A. 1931. L'influence de l'hyperthyroïdisation expérimentale sur le plumage des oiseaux carnivores.—*Acta biol. (Stockholm)*, v. 2, № 1, p. 23—25.
- Brodkorb P. 1951. The number of feathers in some birds.—*Quart. J. Flandria Acad. Sci.*, v. 12, № 4, p. 241—245.
- Brockhuysen G. J. 1956. Moults adaptation in relation to long-distance migration.—*Nature*, v. 178, № 4531, p. 489—490.
- Brugè H. 1956. Le plumage des oiseaux. *Naturalistes belges*, t. 37, № 5—6, p. 89—104.
- Buchtala H. 1910. Über den Schwefel und Cystingehalt der Keratine von Geflügelarten.—*Z. phys. Chem.*, Bd. 69, S. 310—313.
- Burger J. W. 1941. Experimental modification of the plumage cycle of the male European starling (*Sturnus vulgaris*).—*Bird-Band.*, N 12, p. 27—29.
- Byerly Th. 1957. Light and egg production.—*Poultry Sci.*, v. 36, N 3, p. 465—469.
- Caridroit F. 1933. Dimorphisme sexuel des remiges secondaires dans la race de canards «Kaki Campbell».—*C. Rend. Soc. biol.*, t. 113, p. 236—238.
- Caridroit F. 1943. Effect of total thyroidectomy on crest and plumage of golden Leghorn rooster.—*C. Rend. Soc. biol.*, t. 137, p. 163—164.
- Caridroit F. et Regnier V. 1934. Conditionnement de la forme et de la pigmentation des remiges secondaires de la cane de Rouen.—*C. Rend. Soc. biol.*, t. 115, p. 371—372.
- Carins I. M. 1951. Induction of regional specificity in feather structure.—*Anat. Rec.*, v. 111, p. 36—37.
- Charles D. R. a. Rawles M. E. 1940. Tyrosinase in feather germs. *Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med.*, v. 43, N 1, p. 55—58.
- Carlisle G. 1925. Some observations on the base: pennulum ratio and angular ratio of barbules of the primaries in various groups of birds.—*Ibis*, v. 12, N 1, p. 1—4.
- Carlson A. I., Rooks J. R. a. Mackie J. F. 1912. Attempt to produce experimental hyperthyroidism in mammals and birds., *Amer. J. Physiol.*, v. 30, N 1, p. 129—159.
- Chadbourne A. P. 1897. The spring plumage of the bobolink with remarks on color change and molting.—*Auk*, v. 14, N 2, p. 16—19.
- Champy Ch. 1935. Recherches sur l'action des glandes génitales sur le plumage des oiseaux.—*Arch. anat. microsc. et morphol. exptl.*, t. 31, p. 146—270.
- Champy Ch. et Demay M. 1933. Étude du mécanisme de l'influence de la chalone ovarienne sur les plumes.—*C. Rend. Soc. biol.*, t. 112, p. 865—870.
- Champy Ch. et Morita J. 1928. Détermination thyroïdienne de la poussée du plumage adulte chez les poulets.—*C. Rend. Soc. biol.*, t. 99, p. 1116—1118.
- Chandler A. 1916. A study of the structure of feathers with reference to their taxonomic significance.—*Univ. Calif. Publ. Zool.*, v. 13, N 11, p. 238—249.

- Chu J. P. 1940. The endocrine system and plumage types. III. Further experiments on the relation between the thyroid gland and plumage patterns in domestic fowls and ducts.—*J. Genetics*, v. 39, N 4, p. 493—501.
- Church A. H. 1869. Turacin: a remarkable animal pigment containing copper.—*Nature*, v. 48, p. 209—211.
- Clement C. 1876. Note sur la structure microscopique des plumes.—*Bull. Soc. zool. France*, t. 1, p. 63—65.
- Cock A. G. a. Cohen J. 1958. The melanoblast reservoir available to feather papillae.—*J. Embriol. a. Exptl. Morphol.*, v. 6, N 4, p. 530—545.
- Cohen J. 1959. The pigment cell system in the Light Sussex fowl. *J. Embriol. a. Exptl. Morphol.*, v. 7, N 3, p. 361—374.
- Cole L. J. a. Hutt F. B. 1929. Further experiments on feeding thyroid to fowls.—*Poultry Sci.*, v. 7, N 1, p. 60—66.
- Cole L. J. a. Reid D. H. 1924. The effect of feeding thyroid on the plumage of the fowl.—*J. Agricult. Res.*, v. 29, p. 285—287.
- Collins W. M. a. Wentworth H. 1958. Influence of plumage color on hatching ratio and growth rate in chickens.—*Poultry Sci.*, v. 37, N 1, p. 69—77.
- Cott H. B. 1940. Adaptive coloration in animals. London.
- Cramer A. 1930. Wie man die Legetätigkeit während der Vollmauser erhält.—*Dtsch. landwirtsch. Geflügel*, Bd. 9, S. 1099—1102.
- Crawford G., Brandt W. a. Friel D. D. 1960. Iridescent colors of hummingbird feathers.—*J. Opt. Soc. America*, v. 50, N 10, p. 1005—1016.
- Grew F. A. E. 1925. Rejuvenation of the aged fowl through thyroid medication.—*Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, v. 45, pt. 3, N 21, p. 252—260.
- Crew F. A. 1927. Die Wirkung der Schilddrüsenektomie am hennengefiederten Hahn.—*Arch. Geflügelkunde*, Bd. 1, S. 237—239.
- Crew F. A. a. Munro S. 1939. Lateral asymmetry in the fowl.—*Proc. Seventh World's Poultry Congr.*, p. 66—69.
- Cruickshank E. M. 1929. Observations on the iodine content of the thyroid and ovary of the fowl during the growth, laying and moulting period.—*Biochem. Journ.*, v. 23, p. 1044—1049.
- Danforth C. H. 1929a. The effect of foreign skin on feather pattern in the common fowl (*Gallus domesticus*).—*Arch. Entwickl.-Mech.*, Bd. 115, H. 2 S. 242—252.
- Danforth C. H. 1929b. Genetic and metabolic sex-differences. The manifestation of a sex-linked trait following skin transplantation.—*J. Heredity* v. 20, N 7, p. 319—322.
- Danforth C. H. 1931. Persistence of contrasex skin grafts in the fowl.—*Verhandl. 2 internat. Kongr. Sexforsch.*, S. 171—172.
- Danforth C. H. 1933. Genetic factors in the response of feather follicles to thyroxin and theelin.—*J. Exptl. Zool.*, v. 65, p. 183—198.
- Danforth C. H. 1937a. An experimental study of plumage in Reeves pheasants.—*J. Exptl. Zool.*, v. 77, N 1, p. 1—12.
- Danforth C. H. 1937b. Pigment cells in heterogenous feathers.—*Anat. Rec.*, v. 68, N 4, p. 461—468.
- Danforth C. H. 1939a. Direct control of avian color pattern by the pigmentoblasts.—*J. Heredity*, v. 30, N 2, p. 133—176.
- Danforth C. H. 1939b. The interrelation of genic and endocrine factors in sex. In: «Sex internal secretions», Baltimore, p. 328—350.
- Danforth C. H. 1944. Relation of the follicular hormone to feather form and pattern in the fowl.—*Yale J. Biol. a. Med.*, v. 17, p. 13—18.
- Danforth C. H. a. Foster F. 1927. Skin transplantation as means of analyzing factors in production and growth of feather.—*Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med.*, v. 25, N 2, p. 75—77.
- Danforth C. H. a. Foster F. 1929. Skin transplantation as a means of studying genetic and endocrine factors in the fowl.—*J. Exptl. Zool.*, v. 52, N 3, p. 443—470.
- Dathe H. 1955. Über die Schreckmauser.—*J. Ornithol.*, Bd. 96, H. 1, S. 5—14.

- Davis H. B. 1889. Die Entwicklung der Feder und Beziehungen zu anderen Integumentgebilden.—Morphol. Jahrb., Bd. 15, H. 5, S. 560—645.
- Davis J. a. Davis B. S. 1954. The annual gonad and thyroid cycle of the English Sparrow in southern California.—Condor, v. 56, N 5, p. 328—345.
- Desselberger H. 1929. Über die Bildung des Lipochroms der Vogelfeder.—Ornithol. Monatsber., Bd 37, S. 97—101.
- Desselberger H. 1930. Über das Lipochrom der Vogelfeder.—J. Ornithol., Bd., 78, S. 328—376.
- Dom m L. V. 1927. New experiments on ovariectomy and the problem of sex inversion in the fowl.—J. Exptl Zool., v. 48, N 1, p. 31—173.
- Dom m L. V. 1931. Precocious development of sexual characters in the fowl by homeoplastic hypophyseal implants. I. The male. II. The female.—Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med., v. 29, p. 308—312.
- Dom m L. V. 1939. Modification on sex and secondary sexual characters in birds. In: «Sex and internal secretion», Baltimore, p. 227—327.
- Dom m L. V. 1948. Plumage and other sex characters in thiouracil treated Brown Leghorn fowl.—Amer. J. Anat., v. 82, N 2, p. 167—201.
- Dom m L. V. a. Blivaiss B. B. 1944. Modifications in feather pattern and growth rate following administration of thiouracil in Brown Leghorn fowl.—Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med., v. 57, N 3, p. 367—368.
- Dom m L. V. a. Blivaiss B. B. 1946. Modification in feather pattern and growth rate following thiouracil medication in the domestic fowl.—Anat. Rec., v. 94, N 1, p. 68—69.
- Dom m L. V., Juhn M. a. Gustavson R. G. 1939. Plumage test in birds. In: «Sex and internal secretions», Baltimore, p. 328—356.
- Dom m L. V. a. Van Dyke H. B. 1932. Precocious development of sexual characters in the fowl by daily injection of hehin. I. The male. II. The female.—Proc. Soc. Exptl. Biol., a. Med., v. 30, N 1, p. 349—353.
- Dorris F. 1936. Differentiation of pigment cells in tissue cultures of chick neural crest.—Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med., v. 34, p. 448—449.
- Dorris F. 1938. The production of pigment in vitro by chick neural crest.—Arch. Entwickl.-Mech., Bd. 138, H. 3, p. 323—334.
- Dorris F. 1939. The production of pigment by chick neural crest in grafts to the 3-day limb bud.—J. Exptl. Zool., v. 80, N 3, p. 315—345.
- Dorst J 1950. La coloration du plumage chez les oiseaux.—Sci. Bologna, t. 85, p. 311—315.
- Dorst J. 1951. Contribution à l'étude du plumage des Trigonides.—Bull. Museum. hist. nat., v. 22, N 2, p. 639—699.
- Driesen H. H. 1953. Über die Einwanderung diffuser Pigmente in die Federanlage.—Z. Zellforsch., Bd. 39, H. 2, S. 121—151.
- Driesen H. H. 1955. Vogelfedern unter dem Mikroskop.—Mikrokosmos, Bd. 44, H. 9, S. 196—202.
- Driesen H. H. a. Völker O. 1953. Die diffusen Federpigmente des Wellensittichs (*Melopsittacus undulatus*) bei Thyroxin-Mauser.—Naturwiss., Bd. 40, H. 2, S. 61—62.
- Drzewicki I. 1929. Über den Einfluß der Schilddrüsen extirpation auf die Zauneidechse.—Arch. Entwickl.-Mech., Bd. 114, H. 2, S. 155—176.
- Dunn L. C. a. Landauer W. 1930. Studies on the plumage of silver spangled fowl. I. The expression of the spangled pattern during growth.—Bull. Storrs. Agr. Exptl. Stat., N 163, p. 12—16.
- Dwight J. 1900a. The plumages and moults of the indigo bunting (*Passerina cyanea*).—Science, v. 11, p. 627—630.
- Dwight J. 1900b. The sequence of plumages and moult of the Passerine birds of New York.—Ann. N. Y. Acad. Sci., v. 13, N 1, p. 73—360.
- Dwight J. 1925. The gulls (*Laridae*) of the world; their plumages, moults, variations, relationships and distribution.—Bull. Amer. Museum Natur. History, v. 52, p. 28—32.
- Eastlik H. L. 1938. A study of pigmentation in the chick embryo by means of limb bud transplantation.—Genetics, v. 24, N 1, p. 98—99.

- Eastlick H. L. 1939a. The pigment-forming capacity of the blastoderm of Barred Plymouth Rock embryos as shown by transplants to White Leghorn hosts.— *Anat. Rec.*, v. 73, N 2 (Suppl.), p. 64—65.
- Eastlick H. L. 1939b. The point of origin of the melanophores in chick embryos as shown by means of limb bud transplants.— *J. Exptl. Zool.*, v. 82, N 2, p. 131—158.
- Eggert B. 1935. Zur Morphologie und Physiologie der Eidechsen-Schilddrüse.— *Zt. Wiss. Zool.*, Bd. 147, H. 2, S. 205—262.
- Eldern G. 1936. Über die Zeichnung der Vogelfedern (auf Grund von Melaninfärbung) und die Phylogenie der Fesermuster.— *Jena Z. Naturwiss.*, Bd. 70, H. 5, S. 399—428.
- Elterich C. F. 1936. Über zyklische Veränderungen der Schilddrüse in den einzelnen Geschlechtsphasen der Tauben.— *Endokrine*, Bd. 18, S. 31—37.
- Emmens C. W. a. Parkes A. S. 1940. The endocrine system and plumage types. II. The effects of thyroxin injections to normal, caponized and thyroidectomized caponized birds.— *J. Genetics*, v. 39, N 4, p. 485—492.
- Engelmann C. 1959. Über die Befiederung des Flügels beim Hühnerküken.— *Arch. Geflügel u. Kleintierkunde*, Bd. 8, N 8, S. 243—252.
- Espinasse P. G. 1936. Bilateral gynadromorphism in feathers.— *Nature*, v. 138, p. 645—646.
- Espinasse P. G. 1939. The developmental anatomy of the Brown Leghorn breast feather and its reactions to oestrone.— *Proc. Zool. Soc. London*, v. 109, p. 247—288.
- Ewald I. u. Rockwell D. 1890. Extirpation der Thyroidea an Tauben.— *Pflüger Arch.*, Bd. 47, H. 4—5, S. 160—170.
- Farner D. S. 1958. Photoperiodism in animals with special reference to avian testicular cycles.— *Photobiol. Proc. 19th Ann. Biol. Colloquim, Oregon*, p. 17—29.
- Farner D. S. 1961. Comparative physiology: photoperiodicity.— *Annual Rev. Physiol.*, v. 23, p. 71—96.
- Farner D. S., Newaldt L. R. a. Irving S. D. 1953. The role of darkness and light in the photoperiodic response of the testes of white-crowned sparrows.— *Biol. Bull.*, v. 105, N 5, p. 434—441.
- Farner D. S. a. Wilson A. C. 1957. A quantitative examination of testicular growth in the white-crowned sparrow.— *Biol. Bull.*, v. 113, N 3, p. 254—267.
- Fatio V. 1866. Des diverses modification dans les formes la coloration des plumes. *Mem. Soc. phys. et hist. natur. Genève*, t. 18, N 2, p. 249—308.
- Faulkner G. H. 1932. Observations on physiological factors influencing the genetic coloration of fowl plumage.— *Arch. Entwickl.-Mech.*, Bd. 26, H. 6, S. 663—673.
- Fehring O. 1912. Untersuchungen über die Anordnungsverhältnisse der Vogelfedern, insbesondere der Fadenfedern.— *Zool. Jahrb. Abt. System.*, Bd. 133, S. 32—38.
- Fischer H. u. Hilger J. 1924. Zur Kenntnis der natürlichen Porphurine. VIII. Über das Vorkommen von Uroporphurin (als Cu-Salz: Turacin) bei Turacos.— *Z. physiol. Chem.*, Bd. 138, S. 54—60.
- Fouls J. G. 1943. An analysis of the source of melanophores in regenerating feathers.— *Physiol. Zool.*, v. 16, N 3, p. 352—380.
- Frank F. 1939. Die Färbung der Vogelfeder durch Pigment und Struktur. *J. Ornithol.*, Bd. 87, H. 6, S. 426—523.
- Franck D. u. Epprecht W. 1959. Zur Kopfgefiedermauser der Lachmöwe (*Larus ridibundus* L.) im Frühljahr.— *Ornithol. Beobacht.* Bd. 56, H. 4, S. 101—109.
- Fraps R. M. 1938a. Effects of thyroxin and female hormone on one phase of saddle feather development.— *Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med.*, v. 38, N 2, p. 201—205.
- Fraps R. M. 1938b. Differential gradient functions in the feather germ.— *Physiol. Zool.*, v. 11, N 2, p. 187—201.

- Frapps B. M.** 1949. Progesterone in blood plasma of cock and nonovulating hens.— *Science*, v. 109, N 2837, p. 493—494.
- Frapps R. a. Juhn M.** 1936. Developmental analysis in plumage II. Plumage configuration and the mechanism of feather development.— *Physiol. Zool.*, v. 9, N 3, p. 319—375.
- Friant M.** 1947. Le développement de la ptérylose, au cours de l'ontogenie, chez les Passeriformes.— *Bull. Soc. zool. France*, v. 72, p. 114—117.
- Frieling H.** 1936a. Die Federn. In: *Kleintier u. Pelztier. Leipzig*, Bd. 12, H. 2, S. 1—6.
- Frieling H.** 1936b. Das Federkleid. In: *Kleintier u. Pelztier. Leipzig*, Bd. 12, H. 4, p. 1—74.
- Fugo N. M.** 1940. Effects of hypophysectomy in the chick embryo.— *J. Exptl. Zool.*, v. 85, N 3, p. 271—291.
- Gadow H.** 1882. On the colour of feathers as affected by their structure.— *Proc. Zool. Soc. London*, v. 11, p. 409—421.
- Gadow H.** Vögel. In: *Brinn's Klassen u. Ordnungen*, Bd. 6.
- Gallien L. u. Pero R.** 1950. Effects du thiouracil sur le plumages des poussins de la race Faverolles saumonée. *C. R. Acad. sci. t. 228*, p. 866—867.
- Gerbe Z.** 1877. Sur les plumes du vol et leur mue.— *Bull. Soc. zool. France*, t. 2, p. 44—49.
- Gericke A. M.** 1934. The thyroid and other endocrine glands in relation with plumage colour in fowls.— *S.-Afric. J. Sci.*, v. 31, N 4, p. 415—424.
- Gericke A. M.** 1958. Lateral asymmetry in plumage colour and crest in geese.— *World's Poultry Sci. J.*, v. 14, N 1, p. 16—20.
- Gericke A. M. a. Platt C. S.** 1932. Feather development in Barred Plymouth Rock chick.— *Bull. New Jersey Agr. Exper. Stat.* N 543, p. 29—34.
- Giacomini E.** 1924. Colour changes in plumage of poultry after thyroid administration.— *Rept. 2nd World's Poultry Congr.*, p. 45—47.
- Giacomini E.** 1926. Lt recenti ricerche sperimentali intorno all'influenza della tiroide sullo sviluppo sulla muta, sul colorito é sulla struttura del piumaggio degli uccelli.— *Boll. Soc. ital. biol. sperim.*, v. 1, N 5, p. 449—456.
- Giersberg H.** 1923. Zur Entstehung der Vogeleifärbung.— *Biol. Zbl.*, Bd. 43, H. 2, S. 167—168.
- Giersberg H. u. Stadie R.** 1933. Zur Entstehung der gelben und roten Gefiederfarben der Vögel.— *Z. vergl. Physiol.*, Bd. 18, H. 6, S. 696—708.
- Gillham E. H.** 1959. Variations of plumage colorations in the pochard *Aythya ferina* (Linnaeus) and the tufted duck *Aythya fuligula* (Linnaeus).— *Bull. Brit. Ornithol. Club*, v. 79, N 5, p. 87—88.
- Glasewald F. K.** 1926. Zur Frage der Übergänge zwischen dunklen und hellen Melaninen.— *J. Ornithol.*, Bd. 64, H. 3, S. 241—254.
- Glazener F. W. a. Jull M. A.** 1946. Effect of thiouracil on naturally occurring moult in the hen.— *Poultry Sci.*, v. 25, N 3, p. 533—535.
- Goessler E.** 1938. Untersuchungen über die Entwicklung und Entstehung von Gefiederaberrationen.— *Arch. Klaus-Stift.* Bd. 13, H. 6, S. 495—666.
- Goff R. A.** 1949. Development of the mesodermal constituents of feather germs in chick embryos.— *J. Morphol.*, v. 85, N 3, p. 443—474.
- Göhringer R.** 1951. Vergleichende Untersuchungen über das Juvenil- und Adultkleid bei der Amsel (*Turdus merula*) und beim Star (*Sturnus vulgaris*).— *Rev. suisse zool.*, t. 58, N 3, p. 279—358.
- Goodale H. D.** 1914. A feminized Cockerel.— *J. Exptl. Zool.*, v. 20, N 5, p. 421—430.
- Goodale H. D.** 1918. Feminized male birds.— *J. Genetics*, 3, p. 17—26.
- Goodwin D.** 1956. Note on the plumages of the firethroat *Luscinia pectorans* (David).— *Bull. Brit. Ornithol. Club*, v. 76, N 5, p. 74—75.
- Goodwin D.** 1957. Note on the immature plumages of *Oenanthe monacha* (Temminck).— *Bull. Brit. Ornithol. Club*, v. 77, N 2, p. 17—18.
- Görnitz K.** 1923. Versuch einer Klassifikation der häufigsten Federfärbungen.— *J. Ornithol.*, Bd. 71, H. 4, S. 342—354.

- Götz W. H. 1925. Über die Pigmentfarben der Vogelfedern.— *Verhandl. ornithol. Ges. Bayerns*, Bd. 16, H. 3—4, S. 193—225.
- Grager R. 1925. Die Eigentümlichkeiten des Federkleides bei dem Haushuhn, Truthuhn, Rebhuhn, Fasan und der Taube.— *Inang. Diss. Berlin*.
- Greenwood A. W. 1928. Studies on the relation of gonadic structure to plumage characterisation in the domestic fowl. 4. Gonad cross-transplantation in Leghorn and Campine.— *Proc. Roy. Soc. London, Sect. B*, v. 103, p. 73—85.
- Greenwood A. W. a. Blyth J. S. 1927. Thyroid gland and plumage in chickens.— *Nature*, v. 20, N 3022, p. 174—175.
- Greenwood A. W. a. Blyth J. S. 1929. An experimental analysis of the plumage of the Leghorn fowl.— *Proc. Roy. Soc.*, v. 49, p. IV, N 25, p. 313—355.
- Greenwood A. W. a. Blyth J. S. 1931. An significant modification of feather type induced by injections of female sex hormone (oestrin) to Gapons.— *Vet. J.*, v. 87, p. 42—47.
- Greenwood A. W. a. Blyth J. S. 1932. Reversal of the secondary sexual characters in the fowl. A castrated Brown Leghorn male which assumed female characters.— *J. Genetics*, v. 26, N 2, p. 199—213.
- Greenwood A. W. a. Blyth J. S. 1935. Variation in plumage responses of Brown Leghorn capons to oestrone. II. Intradermal injection.— *Proc. Roy. Soc. London, Sect. B*, v. 118, N 1, p. 122—132.
- Greenwood A. W. a. Crew F. A. E. 1926. Studies on the relation of gonadic structure to plumage characterisation in domestic fowl. 1. Hennyfeathering in an ovarietomized hen with active testis grafts.— *Proc. Roy. Soc. London, Sect. B*, v. 99, p. 232—236.
- Greite W. 1931. Über Bildung und Lagerung der Melanine in der Vogelfeder.— *Zool. Anz.*, Bd. 96, H. 1—2, S. 41—49.
- Greite W. 1934. Die Strukturbildung der Vogelfeder und ihre Pigmentierung durch Melanine.— *Z. wiss. Zool.*, Bd. 145, H. 3, S. 283—336.
- Groebels F. 1928. Zur Physiologie des Vogelzuges. *Verhandl. ornithol. Ges. Bayerns*, Bd. 18, H. 1, S. 44—74.
- Groebels F. 1932—1936. *Der Vogel*. Bd. I—II. Bau und Funktion. Lebenserschöpfung. Einpassung. Berlin.
- Groody T. C. a. Groody M. E. 1942. Feather depigmentation and pantothenic acid deficiency in chick.— *Science*, v. 95, p. 655—656.
- Gross R. 1956. Water soluble compounds (non-Keratins) associated with the plumage of the pigeon (*Columba livia*).— *Austral. J. Exptl. Biol. a. Med. Sci.*, v. 34, N 1, p. 65—69.
- Haecker V. 1890. Über die Farbe der Vogelfedern.— *Arch. mikroskop. Anat.*, Bd. 35, H. 1, S. 68—87.
- Haecker V. 1926. Über pahaszeitliche Veränderungen und klimatisch bedingte Verschiedenheiten der Vogelschilddrüse.— *Schweiz. med. Wochenschr.*, Bd. 15, S. 337—341.
- Hamilton H. L. 1940a. Direct influence of hormones on melanophore differentiation in birds.— *Anat. Rec.*, v. 78, p. 120—122.
- Hamilton H. L. 1940b. A study of the physiological properties of melanophores with special reference to their role in feather coloration.— *Anat. Rec.*, v. 78, N 2, p. 525—547.
- Hamilton H. L. 1940b. Influence of sex hormones and desoxycorticosterone on melanophore differentiation in birds.— *Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med.*; v. 45, p. 571—573.
- Hamilton H. L. 1941. Influence of adrenal and sex hormones of the differentiation of melanophores in the chick.— *J. Exptl. Zool.*, v. 88, p. 275—305.
- Hanson H. C. 1949. Notes on white spotting and other plumage variation in geese.— *Auk*, v. 66, p. 164—171.
- Hardesty M. 1933. The feather of the Guinea fowl and a mathematical theory of individual feather patterns.— *J. Exptl. Zool.*, v. 60, N 1, p. 53—86.

- Hardesty M. 1934. The effect of thyroxin injections upon the feather of the guinea fowl.— *Anat. Rec.*, v. 60, p. 55—56.
- Hardesty M. 1935. The effect of thyroxin injections upon the feather of the guinea fowl.— *J. Exptl. Zool.*, v. 74, N 4, p. 389—419.
- Harms R. M. a. Goff O. E. 1957. Feather meal in hen nutrition.— *Poultry Sci.*, v. 36, N 2, p. 358—364.
- Harper J. A. a. Parkes J. E. 1957. Changes in seasonal egg production of turkeys induced through controlled light exposure and force moulting.— *Poultry Sci.*, v. 36, p. 967—973.
- Harris P. C. a. Shaffner C. S. 1957. Effect of season and thyroidal activity on the moult response to progesterone in chickens.— *Poultry Sci.*, v. 36, N 6, p. 1186—1193.
- Harrison C. J. O. 1960. Signal plumage and phylogenetic relationship in some doves.— *Bull. Brit. Ornithol. Club.*, v. 80, N 8, p. 134—140.
- Harrison J. G. 1948. The breeding plumage of some western Palaearctic wading birds.— *Ibis*, v. 90, p. 72—76.
- Harrison J. G. 1952. Further as to color change without a molt, Subtractive change in the feather as a physiological process and some remarks on its mechanism.— *Bull. Brit. Ornithol. Club.*, v. 72, N 1, p. 6—18.
- Harrison J. M. a. Harrison J. G. 1956. Abnormal seasonal assumption of spring plumage in the redshank (*Tringa totanus* Linnaeus) in association with possible radioactive contamination.— *Bull. brit. Ornithol. Club*, v. 76, N 4, p. 60—61.
- Harrison J. M. a. Harrison J. G. 1959a. Plumage variants in drake gadwall.— *Bull. Brit. Ornithol. Club.*, v. 79, N 5, p. 78—79.
- Harrison J. M. a. Harrison J. G. 1959b. Evolutionary significance of certain plumage sequences in Northern Shoveler.— *Bull. Brit. Ornithol. Club*, v. 79, N 8, p. 135—142.
- Hausman L. A. 1924. Bird migration and plumage succession.— *Amer. Naturalist*, v. 58, N 654, p. 87—91.
- Hays F. A. 1957. Egg production and reproduction in yearling hens that lacked the normal rest period associated with the first annual molt.— *Poultry Sci.*, v. 36, N 3, p. 510—512.
- Hays F. A., White C. H. a. Sanborn R. 1948. Density of feather pigment in Rhode Island Reds.— *Amer. Naturalist*, v. 82, p. 107—117.
- Hazelwood A. a. Gorton E. 1954. Subtractive moult or differential abrasion in *Turdus ericetorum*.— *Bull. Brit. Ornithol. Club*, v. 74, p. 8—9.
- Heinroth O. 1889. Verlauf der Schwingen- und Schwanzmauser der Vögel.— *Sitzber. Ges. Nat. Freunde, Berlin*, Bd. 1, S. 95—118.
- Heinroth O. 1906. Beobachtungen über die Schnelligkeit des Federwachstum.— *Ornithol. Monatsber.*, Bd. 14, S. 114—115.
- Heinroth O. 1910. Beiträge zur Biologie namentlich Ecologie und Psychologie der Anatiden.— *Ber. V th intern. ornithol. Congr.*, Berlin, S. 582—702.
- Heinroth O. 1931. Die Mauser.— *Proc. VII th intern. ornithol. Congr.*, Amsterdam, p. 173—185.
- Henke K. 1935. Entwicklung und Bau tierischer Zeichnungsmuster. Leipzig.
- Henke K. 1939. Die rhythmischen Musterbildungen und die Bedingungen des Saisondimorphismus bei der Flankenfeder der männlichen Stockente.— *Biol. Zbl.*, Bd. 59, H. 5, S. 459—489.
- Hill R. T. a. Parkes A. S. 1934. Hypophysectomy of birds. III. Effect on gonads, accessory organs and head furnishings.— *Proc. Roy. Soc. London, Ser. B*, v. 116, p. 221—226.
- Hill R. T. a. Parkes A. S. 1935a. Hypophysectomy of birds. IV. Plumage changes in hypophysectomized fowls.— *Proc. Roy. Soc. London, Ser. B.*, v. 117, p. 202—209.
- Hill R. T. a. Parkes A. S. 1935b. Hypophysectomy of birds. V. Effect of replacement therapy on the gonads, accessory organs and secondary se-

- xual characters of hypophysectomized fowls.—*Proc. Roy. Soc. London*, Ser. B, v. 117, p. 210—215.
- Himeno K. a. Tanabe Y. 1957. Mechanism of molting in the hen.—*Poultry Sci.*, v. 36, N 4, p. 835—842.
- Hinsch G. W. 1960. Alkaline phosphatase of the developing down feather.—*Developm. Biol.*, v. 2, N 1, p. 21—41.
- Hixon F. M. 1960. A study of molt and egg production in *Gallus domesticus* as affected by light, heat and different methods of breeding.—*Diss. Abstr.*, v. 21, N 3, p. 433.
- Höhn E. O. 1949. Seasonal changes in the thyroid gland and effects of thyroidectomy in the mallard in relation to moult.—*Amer. J. Physiol.*, v. 158, N 3, p. 337—339.
- Höhn E. O. 1950. Physiology of the thyroid gland in birds: a review.—*Ibis*, v. 92, p. 464—473.
- Höhn E. O. 1955. Evidence for iron staining as the cause of rusty discoloration of normally white feathers in anserine birds.—*Auk*, v. 72, N 4, p. 414.
- Holmes A. 1935. The pattern and symmetry of adult plumage units in relation to the order and locus of origin of the embryonic feather papillae.—*Amer. J. Anat.*, v. 56, N 3, p. 513—536.
- Horning B. a. Torrey H. B. 1923. Effect of thyroid feeding on the color and form of the feathers of fowls.—*Anat. Rec.*, v. 24, p. 395—399.
- Horowitz R. 1934. Über morphologische Folgen der Kastration bei Hähnen.—*Biol. Generalis (Wien)*, Bd. 10, H. 4, S. 569—592.
- Hosker A. 1935. Molting and replacement of feathers.—*Nature*, v. 135, p. 150—151.
- Hosker A. 1936a. Regeneration of feathers after thyroid feeding.—*J. Exptl. Biol.*, v. 13, p. 344—351.
- Hosker A. 1936b. Studies on the epidermal structures of birds.—*Philos. Trans. Roy. Soc. London*, Ser. B, v. 226, N 1, p. 143—188.
- Hurry H. a. Nordskog A. W. 1953. A genetic analysis of chick feathering and its influence on growth rate.—*Poultry Sci.*, v. 32, N 1, p. 18—25.
- Huntsman C. M., Jerome F. N. a. Snyder E. S. 1959. The relationship between plumage color phenotypes and the presence of black melanin in the abdomen of broiler chickens.—*Poultry Sci.*, v. 38, N 5, p. 878—881.
- Hutt F. B. 1930. A note on the effects of different doses of thyroid on the fowl.—*J. Exptl. Biol.*, v. 7, N 1, p. 1—6.
- Hutt F. B. 1937. Gynandromorphism in the fowl.—*Poultry Sci.*, v. 16, N 2, p. 354—355.
- Hutt F. B. 1953. Genetic control of pigmentation in the fowl. In: *Pigment cell growth*, Acad. Press, N. Y., p. 29—40.
- Hutt F. B. a. Long J. 1950. Sunsuit a mutation reducing plumage in the fowl.—*J. Heredity*, v. 41, N 5, p. 145—150.
- Hykes O. V. 1934. Influence du produit perfusion de la glande thyroïde sur le plumage.—*C. Rend. Soc. biol. Paris*, t. 117, p. 160—163.
- Ingram C. 1953. How a bird moults.—*Country Life*, v. 14, p. 284—285.
- Jaap R. G. 1955. Shank color and barred plumage in columbian colored chickens.—*Poultry Sci.*, v. 34, N 2, p. 389—395.
- Jaap R. G. a. Grimes J. F. 1956. Growth rate and plumage color in chickens.—*Poultry Sci.*, v. 36, N 6, p. 1264—1269.
- Jacobs W. 1935. Über die Mauser bei den Vögeln.—*Sitzber. Ges. Morphol. u. Physiol.*, Bd. 44, H. 1—6, S. 33—38.
- Janda V. 1929. Recherches sur l'influence de l'hyperthyroïdisme artificiel sur le plumage chez certains Corvidés.—*Biol. Listy*, t. 14, p. 1—11.
- Jerome F. N. a. Huntsman C. M. 1952. Gynandromorphism and mosaicism in the domestic fowl.—*Poultry Sci.*, v. 31, N 5, p. 921—922.
- Jollie M. 1947. Plumage changes in the Golden Eagle.—*Auk*, v. 64, p. 549—576.

- Juhn M. 1933a. A case of spontaneous pigment loss in the Brown Leghorn capon and the plumage reaction to thyroxine.—*Endocrinology*, v. 17, N 1, p. 88—92.
- Juhn M. 1933b. Individual feather succession in the hybrid capon.—*Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med.*, v. 30, N 6, p. 1264—1266.
- Juhn M. 1937. Growth rates of successive feathers from single follicles in the juvenile Brown Leghorn.—*Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med.*, v. 36, p. 777—780.
- Juhn M. 1938. Emergence orders and growth rates in the juvenile plumages of the Brown Leghorn.—*J. Exptl. Zool.*, v. 77, p. 467—469.
- Juhn M. 1944. Effect of thiouracil on the plumage of the Brown Leghorn Capon.—*Endocrinology*, v. 35, N 3, p. 277—279.
- Juhn M. 1946. Effect of thiouracil on the juvenile plumages of Brown Leghorn fowl.—*Endocrinology*, v. 39, N 1, p. 14—22.
- Juhn M. 1947. The effect of thiouracil on feather pigment determination in hybrid fowl.—*J. Heredity*, v. 38, N 2, p. 113—116.
- Juhn M. 1954. On the two-fold source of pattern in plumage in the fowl, with examples from the hybrid.—*J. Exptl. Zool.*, v. 126, N 4, p. 473—495.
- Juhn M. a. Barnes B. O. 1931. The feather germ as indicator for thyroid preparations.—*Amer. J. Physiol.*, v. 98, N 4, p. 463—466.
- Juhn M., D'Amour F. E. a. Gustavson R. G. 1930. The plumage and oviduct response to the female hormone in fowls.—*Endocrinology*, v. 14, N 4, p. 349—354.
- Juhn M., D'Amour F. E. a. Womack E. B. 1930. The effect of simultaneous injections of the female and male hormones in capons.—*Amer. Physiol.*, v. 95, p. 641—649.
- Juhn M., Faulkner G. H. a. Gustavson R. G. 1930. Feathers as indicators of concentration of female hormone in the blood.—*Proc. Soc. Exptl. Biol. Med.*, v. 27, p. 1078—1080.
- Juhn M., Faulkner H. D. a. Gustavson R. G. 1931. The correlation of rates of growth and hormone treshold in the feathers of fowls.—*J. Exptl. Zool.*, v. 58, N 1, p. 69—111.
- Juhn M. a. Fraps R. M. 1934a. Pattern analysis in plumage. I. Curve of barb growth.—*Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med.*, v. 31, N 6, p. 1181—1183.
- Juhn M. a. Fraps R. M. 1934b. Pattern analysis in plumage. II. Methods of definitive feather analysis.—*Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med.*, v. 31, N 6, p. 1183—1185.
- Juhn M. a. Fraps R. M. 1934c. Pattern analysis in plumage. III. Action of thyroxin in high concentration.—*Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med.*, v. 31, N 6, p. 1185—1187.
- Juhn M. a. Fraps R. M. 1934d. Pattern analysis in plumage. IV. Order of asymmetry in the breast tracts.—*Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med.*, v. 31, N 6, p. 1187—1190.
- Juhn M. a. Fraps R. M. 1936. Developmental analysis in plumage. I. The individual feather.—*Physiol. Zool.*, v. 9, N 3, p. 293—317.
- Juhn M. a. Gustavson R. D. 1930. A forty-eight hour test for the female hormone with capon feathers as indicator.—*Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med.*, v. 27, N 4, p. 747—748.
- Juhn M. a. Gustavson R. G. 1930. The production of female genital subsidiary characters and plumage sex characters by injection of human placental hormone in fowls.—*J. Exptl. Zool.*, v. 56, N 1, p. 31—50.
- Juhn M., Gustavson R. G. a. Gallagher T. F. 1932. The factor of age with reference to reactivity to sex hormones in fowl.—*Journ. Exptl. Zool.*, v. 64, N 2, p. 133—185.
- Juhn M. a. Harris P. 1955. Local effects on the feather papilla of thyroxine and of progesterone.—*Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med.*, v. 90, N 1, p. 202—204.
- Juhn M. a. Harris P. C. 1956. Responses in molt and lay of fowl to progesterins and gonadotrophins.—*Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med.*, v. 92, N 4, p. 709—711.

- Juhn M. a. Harris P. C. 1958. Molt of capon feathering with prolactin.—
Proc. Soc. Exptl Biol. a. Med., v. 98, N 3, p. 669—672.
- Juhre F. 1959. Das Rassengeflügel. Tauben I—IV. Berlin.
- Kagelmann G. 1951. Studien über Farbfelderung, Zeichnung und Färbung
der Wild- und Hausenten.—Zool. Jahrb. (Zool.). Bd. 62, H. 5, S. 513—630.
- Kaufmann L. 1936. Rate of feathering in chickens, its inheritance and
correlation with certain characters of fullgrown greenleg fowl.—Mém.
Inst. Nat. Polon. Econom. Rurale à Pulawy, v. 16, N 1, p. 205—222.
- Kawamura T. 1933. Über die Pigmentbildung in der Erstlingsfeder von
Coturnix coturnix japonica Temminck et Schlegel.—J. Sci. Hiroshima
Univ., Ser. B, div. 1, v. 2, p. 171—191.
- Keck W. N. 1934. The control of the secondary sex characters in the English
sparrow *Passer domesticus*.—J. Exptl Zool., v. 67, N 3, p. 315—347.
- Kelso L. 1952. Some fundamentals of the feather. IV. Biol. Leaflet, v. 63,
p. 1—5.
- Kempster H. L. 1925. Time of molt as an index to productivity of hens.—
Missouri Agr. Exptl Stat. Bull., v. 2, p. 228—230.
- Kimball E. 1952. Wild type plumage pattern in the fowl.—J. Heredity,
v. 43, N 1, p. 129—132.
- Kimball E. 1958. Eclipse plumage in *Gallus*.—Poultry Sci., v. 37, N 3,
p. 733—734.
- Kipp F. A. 1956. Progressive Merkmale des Jugendkleides bei den Spechten.—
J. Ornithol., Bd. 97, H. 4, S. 403—410.
- Kirkpatrick C. M. a. Leopold A. C. 1952. The role of darkness in sexual
activity of quail.—Science, v. 116, p. 280—281.
- Klain G. J., Hill D. C., Gray J. A. a. Olsen E. M. 1960. Observations on
the influence of dietary protein level and amino acid balance on pigmen-
tation in the feathers of chick.—Poultry Sci., v. 39, N 1, p. 25—29.
- Klatt B. 1917. Transplantation der Haube beim Haubenhuhn.—Sitzber.
Ges. Nat. Freunde, Berlin, H. 5—6, S. 412—415.
- Klee R. 1886. Bau und Entwicklung der Federn.—Halle'sche Z. Natur., Bd. 59,
H. 2, S. 110—156.
- Klein B. M. 1949. Eine Pfauenfeder unter dem Mikroskop.—Mikrokosmos,
Bd. 39, S. 66—69.
- Kniesche G. 1914. Über die Farben der Vogelfedern. I. Die Grünfärbung
auf Grundlage der Blaustruktur.—Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 38, H. 3,
S. 329—356.
- Kobayashi H. 1952. Studies on molting in the pigeon. V. Oxygen consump-
tion of the brooding pigeon and of the thiourea treated pigeon.—Annot.
Zool. Japan, v. 25, N 6, p. 371—376.
- Kobayashi H. 1953a. Studies on molting in the pigeon. III. Observations
on normal process of molting.—Japan J. Zool., v. 11, N 1, p. 1—9.
- Kobayashi H. 1953b. Studies on molting in the pigeon. IV. Molting in
relation to reproductive activity.—Japan. J. Zool., v. 11, N 1, p. 11—20.
- Kobayashi H. 1953b. Studies on molting in the pigeon. VII. Inhibitory
effect of lactogen on molting.—Japan. J. Zool., v. 11, N 1, p. 21—26.
- Kobayashi H. 1953c. Acceleration of molting in the canary by reducing
the daily light period.—Annot. Zool. Japan, v. 26, N 2, p. 156—161.
- Kobayashi H. 1954a. Studies on molting in the pigeon. VIII. Effects of
sex steroids on molting and thyroid gland.—Annot. Zool. Japan. v. 27,
N 1, p. 22—26.
- Kobayashi H. 1954b. Failure of reduction of daily light period to induce
molting in the canary during the period between the end of September
and the middle of May.—Annot. Zool. Japan, v. 27, N 2, p. 63—70.
- Kobayashi H. 1958. On the induction of molt in birds by 17-oxyproge-
sterone-17-carbonate.—Endocrinology, v. 63, N 4, p. 420—430.
- Kobayashi H. a. Farner D. S. 1960. The effect of photoperiodic stimu-
lation on phosphatase activity in the hypothalamo-hypophyseal system of
the White-crowned sparrow.—Z. Zellforsch., Bd. 53, H. 1, S. 1—24.

- Kobayashi H. a. Okubo K. 1955. Prolongation of molting period in canary by long days.— *Science*, v. 121, N 3140, p. 338—339.
- Koch E. L. 1939. Zur Frage der Beeinflussbarkeit der Gefiederfarben der Vögel.— *Z. wiss. Zool.*, Bd. 152, H. 1, S. 27—82.
- Kölliker A. 1887. Über die Entstehung des Pigments in den Oberhautgebilden.— *Z. wiss. Zool.*, Bd. 45, H. 4, S. 713—720.
- Kopec S. a. Greenwood A. W. 1929. The effect of yolk injections on plumage in ovariectomized fowl.— *Arch. Entwickl.-Mech.*, Bd. 121, H. 1, S. 87—94.
- Korelus J. 1947. Study of bird's plumage with special consideration of number and weight of their feathers.— *Vest. Cespol. Zool. Spalner. Praz.*, N 11, p. 218—234.
- Kozelka A. W. 1929. Integumental grafting in the domestic fowl. Transplants of combs, spurs and feathers in the study of sex-dimorphism.— *J. Heredity*, v. 20, N 1, p. 2—14.
- Krätzig H. 1937a. Untersuchungen zur Frage der Struktur und Farbveränderungen bei künstlicher (Thyroxin) Mauser.— *Zool. Anz.*, Bd. 118, H. 1, S. 65—78.
- Krätzig H. 1937b. Histologische Untersuchungen zur Frage der Struktur und Farbveränderungen an Federn nach künstlicher (Thyroxin) Mauser.— *Arch. Entwickl.-Mech.*, Bd. 131, H. 1, S. 86—150.
- Kritzler H. 1943. Carotenoids in the display and eclipse plumage of bishop birds.— *Physiol. Zool.*, v. 16, N 3, p. 241—255.
- Křiženecký J. 1926. Über den Einfluß der Schilddrüse und der Thymus auf Entwicklung des Gefieder bei den Hühnerkücken.— *Arch. Entwickl.-Mech.*, Bd. 107, H. 6, S. 583—604.
- Křiženecký J. 1927. Importance du thymus et du corpsthyroïde pour la régénération du plumage.— *C. Rend. Soc. biol.*, t. 96, p. 1427—1429.
- Křiženecký J. 1929a. Importance of the thyroid in the feathering in pigeons.— *Vest. Ceskosl. acad. zemed.*, Bd. 5, N 6.
- Křiženecký J. 1929b. Die Bedeutung der Schilddrüse bei der Befiederung der Tauben.— *Mitt. landw. Acad. Brno*, Bd. 5, H. 1, S. 34—46.
- Křiženecký J. 1932. Einfluß der inneren Secretion bei landwirtschaftlichen Nutztieren. E. Mangold's Handb. d. Ernähr. Stoffwechs. landw. Nutztieren. IV.
- Krukenberg C. Fr. W. 1882. Die Federfarbstoffe der Psittaciden.— *Vergl.-physiol. Studien*, Heidelberg, 2. Reihe, 2. Abt., Bd. 29, S. 36—42.
- Küchler W. 1935. Jahreszyklische Veränderungen im histologischen Bau der Vogelschilddrüse. *J. Ornithol.*, Bd. 83, H. 5, S. 414—461.
- Kuhn O. 1928. Zur Entwicklungsphysiologie der Feder.— *Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-Physik.*, H. 4, S. 233—240.
- Kuhn O. 1929. Über die Mauserreaktion der Vögel nach Schilddrüsenfütterung.— *Züchtungskunde*, Bd. 4, S. 521—528.
- Kuhn O. 1932. Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Vögelfeder.— *Arch. Entwickl.-Mech.*, Bd. 127, H. 3, p. 456—541.
- Kuhn O. 1953. Zwillingsfedern bei Haustauben.— *Zool. Anz.*, Bd. 151, H. 2, S. 147—156.
- Laws D. F. a. Farner D. S. 1960. Prolactin and the photoperiodic testicular response to white-crowned sparrows.— *Endocrinology*, v. 67, N 2, p. 279—281.
- Le Febre E. a. Warner D. W. 1959. Molts, plumages and age groups in *Piranga bidentata* in Mexico.— *Auk*, v. 76, N 2, p. 208—217.
- Legait H. 1956. Les voies efferentes des noyaux neurosecretories hypothalamiques chez les oiseaux.— *C. Rend. Soc. biol.*, t. 150, N 6, p. 996—908.
- Legait H. 1958. Étude carométrique des éléments cellulaires du système hypothalamo-neurohypophysaire au cours d'états d'hyper- et hypothyroïdie chez la poule Rhode Island.— *C. Soc. biol.*, t. 152, N 5, p. 825—827.
- Lehrman D. S. 1959. Breeding biology and physiology. Hormonal responses to sexual stimuli in birds.— *Ibis*, v. 101, N 3—4, p. 478—498.

- Lillie F. R. 1931. Bilateral gynandromorphism and lateral hemihypertrophy in birds.— *Science*, v. 74, p. 387—390.
- Lillie F. R. 1932. The physiology of feather pattern.— *Wilson Bull.*, v. 44 N 3, p. 193—211.
- Lillie F. R. 1940. Physiology of development of the feather. III. Growth of the mesodermal constituents and blood circulation in the pulp.— *Physiol. Zool.*, v. 13, N 2, p. 143—175.
- Lillie F. R. 1942. On the development of feathers.— *Biol. Rev.*, v. 17, N 3, p. 247—266.
- Lillie F. R. a. Juhn M. 1932. The physiology of development of feathers. I. Growth-rate and pattern in the individual feather.— *Physiol. Zool.*, v. 5, N 2, p. 124—184.
- Lillie F. R. a. Juhn M. 1938. Physiology of development of the feather. II. General principles of development with special reference to the after-feather.— *Physiol. Zool.*, v. 11, N 5, p. 434—448.
- Lillie F. R., Sizemore J. R. a. Denton C. A. 1956. Feather meal in chick nutrition.— *Poultry Sci.*, v. 35, N 2, p. 316—318.
- Lillie F. R. a. Wang H. 1940a. Physiology of development of the feathers. IV. The diurnal curve of growth in Brown Leghorn fowl.— *Proc. Nat. Acad. Sci. Wasn.*, v. 26, N 1, p. 67—85.
- Lillie F. R. a. Wang H. 1940b. Experiments on the morphogenesis of the feather.— *Anat. Rec.*, v. 78, N 4, p. 129—130.
- Lillie F. R. a. Wang H. 1941. Physiology of development of the feather. V. Experimental morphogenesis.— *Physiol. Zool.*, v. 14, N 1, p. 103—135.
- Lillie F. R. a. Wang H. 1942. The production and analysis of feather-chimaerae in fowl.— *Anat. Rec., Suppl.*, v. 84, N 1, p. 77—82.
- Lillie F. R. a. Wang H. 1943. Physiology of development of the feather. VI. The production and analysis of feather-chimaerae in the fowl.— *Physiol. Zool.*, v. 16, N 1, p. 1—21.
- Lillie F. R. a. Wang H. 1944. Physiology of development of the feather. VII. An experimental study of injection.— *Physiol. Zool.*, v. 17, N 2, p. 1—30.
- Lintzel W., Mangold E. u. Stotz H. 1929. Über den Stickstoff und Schwefelumsatz mausernder Hühner.— *Arch. Geflügelkunde*, Bd. 3, H. 3, S. 193—207.
- Lloyd-Jones O. 1907. The development of nesting feathers.— *Lab. Bull. Oberlin coll.*, N 13, p. 3—18.
- Lloyd-Jones O. 1915. Studies on inheritance in pigeons. II. A microscopical and chemical study of the feather pigments.— *J. Exptl. Zool.*, v. 18, N 3, p. 453—495.
- Marble D. R. 1930. The molting factor in junging fowls for egg production.— *Bull. Cornell Univ. Agr. Exper. Stat.*, N 503, p. 22—27.
- Marble D. R. 1934. Relation of juvenile plumage to growth and sexual maturity.— *Poultry Sci.*, v. 13, N 1, p. 195—201.
- Markert C. L. 1948. The effect of thyroxine and antithyroid compounds on the synthesis of pigment granules in chick melanoblasts cultured in vitro.— *Physiol. Zool.*, v. 21, N 4, p. 309—327.
- Marshall F. H. 1936. Sexual periodicity and the causes which determine it.— *Cron. Lect. Philos. Trans. Ser. B*, N 226.
- Marshall F. H. A. 1942. Exteroceptive factors in sexual periodicity.— *Biol. Rev.*, v. 17, N 1, p. 68—90.
- Marshall A. J. a. Serventy D. L. 1956. Molt adaptation in relation to long-distance migration in pterels.— *Nature*, v. 177, N 4516, p. 943.
- Martin J. H. 1929. Effect of excessive dosage of thyroid on the domestic fowl.— *Biol. Bull. Marine Biol. Labor. Wood. Hole*, v. 56, p. 357—370.
- Martin J. H. 1930. Rate of feather growth in Barred Plymouth-Rock chicks.— *Poultry Sci.*, v. 8, N 1, p. 161—183.
- Mason H. S. 1948. The chemistry of melanin. III. Mechanism of the oxida-

- tion of dehydroxyphenylalanine by tyrosine.—*J. Biol. Chem.*, v. 172, N 2, p. 183—199.
- Mattern I. 1956. Zur Histologie und Histochemie der lipochromatischen Federn einiger Gotingiden (Schmuskvögel).—*Z. Zellforsch. u. mikroskop. Anatomie*, Bd. 45, H. 1, S. 96—136.
- Matthews L. H. 1960. Integumentary sex characters in vertebrates.—*Mem. Soc. Endocrinol.*, N 7, p. 134—143.
- Mayand N. 1944. Etudes sur les plumages et les mues. II. Les mues anormales.—*Bull. Soc. Zool.*, France, t. 69, N 2, p. 141—144.
- Mayand N. 1950. Nouvelles precisions sur la mue des Procellariens.—*Alauda*, t. 18, p. 222—233.
- Mayr E. a. Mayr M. 1954. The tail molt of small owls.—*Auk*, v. 71, N 3, p. 172—178.
- Mebis T. 1960. Untersuchungen über den Rhythmus der Schwingen- und Schwanzmauser bei groben Falken.—*J. Ornithol.*, Bd. 101, H. 1—2, p. 175—194.
- Meier G. 1957. Über experimentelle Rotfärbung des Gefieders beim Fichtenkreussenabel (*Loxia curvirostra*). *Gefied. Welt*, Bd. 81, II. 7, S. 122—124.
- Mester H. u. Prünke W. 1959. Bemerkungen über die Schreckmauser.—*Vogelwelt*, Bd. 80, N 6, S. 179—180.
- Mewaldt L. R. 1958. Pterylography and natural and experimentally induced molt in Clark's nutcracker.—*Condor*, v. 60, N 3, p. 165—187.
- Michener H. a. Michener J. R. 1946. Loss of feathers at times other than the normal molt.—*Condor*, v. 48, N 3, p. 283—284.
- Michener J. R. 1953. Molt and variations in plumage pattern of Mockingbirds at Pasadena, California.—*Condor*, v. 55, N 4, p. 75—89.
- Miller A. H. 1951. Further evidence on the refractory period in the reproductive cycle of the golden-crowned sparrow, *Zonotrichia coronata*.—*Auk*, v. 68, p. 380—383.
- Miller A. M. 1941. The significance of molt canters among the secondary remiges in the Falconiformes.—*Condor*, v. 43, N 2, p. 113—115.
- Miller A. M. 1955. The expression of innate reproductive rhythm under conditions of winter lighting.—*Auk*, v. 82, N 4, p. 260—264.
- Miller D. S. 1939. A study of the physiology of the sparrow thyroid.—*J. Exptl. Zool.*, v. 80, N 3, p. 259—281.
- Miller L. 1937. Further studies of the tropical hawk *Harpagus*.—*Condor*, v. 39, N 3, p. 219—221.
- Mitchell J. B. 1929. Experimental studies of the bird's hypophysis. Effects of hypophysectomy in the Brown Leghorn fowl.—*Physiol. Zool.*, v. 2, N 3, p. 411—437.
- Miyazaki H. 1934. On the relation of the daily period to the sexual maturity and to the molting of *Losterops palpebrosa japonica*.—*Sci. Rept. Tonoku Imp. Univ. 4th Ser. biol.*, v. 9, p. 183—203.
- Montalenti G. 1934. A physiological analysis of the barred pattern in Plymouth Rock feathers.—*J. Exptl. Zool.*, v. 69, N 2, p. 269—345.
- Montalenti G. 1947. Physiology of pattern formation in male and female feathers of barred Plymouth Rock fowls.—*Nature*, London, v. 159, N 4052, p. 886—887.
- Moreau R. E., Wilk A. L. a. Rowan W. 1947. The moult and gonad cycles of three species of birds at five degrees of the equator.—*Proc. Zool. Soc. London*, v. 117, N 3, p. 345—364.
- Mori H. 1948. Molting of pigeon in relation to reproductive cycle.—*Zool. Mag. Tokyo*, v. 58, N 1, p. 36—37.
- Moultrie F., Mueller C. D. a. Payne L. F. 1955. Molting and growth of individual feathers in turkeys exposed to 10 or 24 hours of daily light.—*Poultry Sci.*, v. 34, N 2, p. 383—388.
- Mühlböck O. 1939. Versuche über die hormonale Beeinflussung der Federfarbe bei rebhuhnfarbigen Leghorn-Hähnen.—*Acta brev. neerl.*, Bd. 9, H. 2, S. 264—266.

- Nachtsheim H. 1957. Pigmentierte Federn beim weißen Leghorn. Gutachten.— Züchtungskunde, Bd. 29, N 7, S. 285—288.
- Nickerson M. 1944. An experimental analysis of barred pattern formation in feathers.— J. Exptl. Zool., v. 95, N 3, p. 361—397.
- Nickerson M. 1946. Conditions modifying the expression of silver in the Silver Campine fowl.— Physiol. Zool., v. 19, N 1, p. 77—83.
- Noble G. K. a. Bradley H. T. 1933. The relation of the thyroid and the hypophysis to the molting process in the lizard, *Hemidactylus brookii*.— Biol. Bull., v. 64, N 3, p. 289—298.
- Oakeson B. B. a. Lilley B. R. 1960. Annual cycle of thyroid histology in two races of white-crowned sparrow.— Anat. Rec., Suppl., v. 136, N 1, p. 41—57.
- Oehme H. 1959. Untersuchungen über Flug und Flügelbau von Kleinvögeln.— J. Ornithol., Bd. 100, H. 4, S. 363—396.
- Occhipinhti P. 1927. Effetti della somministrazione di triotide e di timo in fringillidi e in fasanidi. Arch. ital. anat. e embriol., t. 24, N 2, p. 122—129.
- Onishi N., Taketomi M., Kato G. a. Miyazono Y. 1955. Studies on the feathering in the fowl. III. Effect of injection of estrogen and thyroxine on the molt of primary feathers.— Japan J. Zootechn. Sci., v. 26, p. 1—28.
- Parhon G. I. et Parhon C. 1924. Contribution à l'étude des suites de la thyroïdectomie chez les jeunes oiseaux. Ses effets sur la croissance et le développement du plumage. Infantilisme thyroïdien expérimental.— C. Rend. Soc. biol., t. 91, p. 765—766.
- Parkes K. C. 1952. Post-juvenile wing molt in the bobolink.— Wilson Bull., v. 64, N 2, p. 161—162.
- Parkes K. S. 1957. The juvenile plumages of the finch genera *Atlapetes* and *Pipilo*.— Auk, v. 74, N 4, p. 499—502.
- Parkes A. S. a. Selye H. 1937. The endocrine system and plumage types. 1. Some effects of hypothyroidism. J. Genetics, v. 34, N 3, p. 297—306.
- Payne L. F. 1947. Frequency of the tail wing molt in turkeys.— Poultry Sci., v. 26, N 1, p. 52—60.
- Perek M., Eckstein B. a. Sobel H. 1957. Histological observations on the anterior lobe of the pituitary gland in molting and laying hens.— Poultry Sci., v. 36, N 5, p. 954—958.
- Perek M. a. Sulman F. 1945. The basal metabolic rate in molting and laying hens.— Endocrinology, v. 36, N 3, p. 240—244.
- Peska W. 1927. Über die Blutgefäßentwicklung in den Federkeimen der Vögel.— Bull. internat. Acad. polon. sci. et lettres.— Cl. sci. math. et natur., Ser. B, N 1, p. 827—833.
- Pezard A. 1912. Sur la détermination des caractères sexuels chez les Gallinacées. Greffe de testicule et castration postpubérale.— C. R. Acad. sci., t. 154, p. 1183—1186.
- Pezard A. 1915. Transformation expérimentale des caractères sexuels secondaires chez les Gallinacées.— C. R. Acad. sci., t. 160, p. 260—263.
- Pezard A. 1918. Le conditionnement physiologique des caractères sexuels secondaires chez les oiseaux.— Bull. biol. France et Belgique, t. 55, p. 1—176.
- Pezard A. 1922a. Laloi du tout ou rien et le gynandromorphisme chez les oiseaux.— Physiol. path. gen., v. 20, p. 495—508.
- Pezard A. 1922b. Notion du seuil différentiel et explication humorale du gynandromorphisme des oiseaux bipartis.— C. R. Acad. sci., t. 174, p. 1573—1574.
- Pezard A. 1925. Le déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les Gallinacées.— Rev. gen. sci., t. 36, N 1, p. 23—31.
- Pezard A. 1927. La déterminisme endocrinien du comportement psycho-sexuel chez les Gallinacées.— Année psychol., t. 27, N 1, p. 42—49.

- Pezard A. 1928. Die Bestimmung der Geschlechtsfunktion bei den Hühnern.—
Ergebn. Physiol., Bd. 27, N 4, S. 552—656.
- Pezard A., Sand K. et Caridroit F. 1926. La bipartition longitudinale de
la plume. Faits nouveaux concernant le gynandromorphisme élémentaire.—
C. Rend. Soc. biol., v. 94, N 6, p. 1074—1077.
- Pfeffer R. V. 1952. Untersuchungen zur Morphologie und Entwicklung
der Fadenfedern.—Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog., Bd. 72, H. 1,
S. 67—100.
- Philip D., Langermalen G. a. Gralen N. 1950. Surface structure of
feathers from the white domestic fowl.—Nature, v. 166, p. 1070—1074.
- Piechocki R. 1955. Über Verhalten, Mauser und Umfärbung einer gekä-
figten Steppenweih (*Circus macrourus*).—J. Ornithol. Bd. 96, H. 3,
S. 327—336.
- Piechocki R. 1956. Über die Mauser eines gekäfigten Turmfalken (*Falco
tinnunculus*).—J. Ornithol., Bd. 97, H. 3, S. 301—309.
- Pino J. A. 1955. Force molting interruption of egg laying in White Leghorn
hens by the use of euheptin (2-amino-5-nitrothiasole).—Poultry Sci.,
v. 34, N 3, p. 540—543.
- Pitt-Rivers R. a. Tata J. R. 1959. The thyroid hormones. Pergamon
Press, London—N. Y.
- Plumart P. E. a. Mueller C. D. 1954. Effect of sex-linked early feather-
ing on the plumage from 6 to 12 weeks of age.—Poultry Sci., v. 33, N 4,
p. 715—724.
- Podhradský J. 1926. Der Einfluß des Hyperthyreoidismus auf Wachstum
und Pigmentierung des Gefieders bei ausgewachsenen Hühnern.—Arch.
Entwickl.-Mech., Bd. 107, H. 3, S. 407—422.
- Podhradský J. 1935. Die Veränderung der inkretorischen Drüsen und
einiger innerer Organe bei der Legeleistung.—Z. Tierzüchtung, Bd. 33,
H. 1, S. 77—103.
- Podhradský J. 1953. Der Einfluß des Milieus auf Entwicklung der In-
tegmentfarben der Taube.—Biologia, Bratislava, Bd. 8, S. 109—132.
- Poll H. 1909. Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharacteren.—Sitz-
ber. Ges. Nat. Freunde, Berlin, H. 6, S. 36—42.
- Pompen A. Wk, Dingemanse M. E. u. Kober S. 1933. Gonadotrope
Wirkung bei jungen Vögeln.—Acta Neerl. physiol., Bd. 2, S. 159—160.
- Post H. 1894. Über normale und pathologische Pigmentierung der Oberhaut-
bilde.—Arch. pathol. Anat. u. Physiol., Bd. 135, H. 4, S. 479—513.
- Prawochenski R. a. Slizynski B. 1933. Influence of thallium salts
and thyroid preparations upon the plumage of ducts.—Nature, v. 132,
p. 482—483.
- Prawochenski T. a. Slizynski B. 1934. Influence of thyroid prepara-
tion on the plumage of birds.—Nature, v. 133, p. 950—951.
- Rabl H. 1894. Über die Entwicklung des Pigmentes in der Dunenfeder des
Hühnchens.—Cbl. Physiol., Bd. 8, S. 256—258.
- Rand A. L. 1954a. Immature females with adult male plumage characters.—
Auk, v. 71, p. 474—475.
- Rand A. L. 1954b. Notes of downy plumages of Loons (*Gaviidae*). Canad. Fi-
eld-Naturalist, v. 68, N 1, p. 13—15.
- Rawles M. E. 1939. The production of Robin pigment in White Leghorn fea-
thers by grafts of embryonic Robin tissue.—J. Genetics, v. 38, N 6,
p. 517—532.
- Rawles M. E. 1940a. The pigment-forming potency of early chick blasto-
derms.—Proc. Nat. Acad. Sci. Wash., v. 26, N 2, p. 86—94.
- Rawles M. E. 1940b. The development of melanophores from embryonic
mouse tissues grown in the coelom of chick embryos.—Proc. Nat. Acad.
Sci. Wash., v. 26, N 5, p. 673—680.
- Rawles M. E. 1944. The migration of melanoblasts after hatching into pig-
ment-free skin grafts of the common fowl.—Physiol. Zool., v. 17, N 2,
p. 167—183.

- Rawles M. E. 1945. Behavior of melanoblasts derived from the coelomic lining in interbreed grafts of wing skin.— *Physiol. Zool.*, v. 18, N 1, p. 1—16.
- Rawles M. E. 1948. Origin of melanophores and their role in development of color patterns in vertebrates.— *Physiol. Rev.*, v. 28, N 3, p. 383—408.
- Rawles M. E. 1955. Skin and its derivatives. In: «Analysis of development», Philadelphia a. London, Sect. 7, p. 499—519.
- Rawles M. E. a. Willier B. H. 1939. The localization of pigment-producing potency in presomite chick blastoderms.— *Anat. Rec.*, v. 73, N 1, p. 43—44.
- Rice J. E., Nixon C. a. Rogers C. A. 1908. The molting of fowls.— *Bull. Cornell Univ. Agr. Exptl. Stat.*, N 258, p. 12—19.
- Riddle O. 1907. A study of fundamental bars in feathers.— *Biol. Bull. Wood. Hole*, v. 12, N 2, p. 165—174.
- Riddle O. 1908a. The cause of the production of «down» and other down-like structures in the plumages of birds.— *Biol. Bull.*, v. 14, N 3, p. 163—176.
- Riddle O. 1908b. The genesis of fault bars in feathers and the cause of alternations of light and dark fundamental bars.— *Biol. Bull. Wood Hole*, v. 14, N 3, p. 328—371.
- Riddle O. 1925. Studies on the physiology of reproduction in birds. XX. Reciprocal size changes of gonads and thyroids in relation to season in pigeon.— *Amer. J. Physiol.*, v. 73, N 1, p. 5—16.
- Riddle O. 1931. Season of origin as a determiner of age at which birds become sexually mature.— *Amer. J. Physiol.*, v. 97, N 5, p. 581—587.
- Riddle O. a. Fischer W. S. 1925. Seasonal variations of thyroïd size in pigeons.— *Amer. J. Physiol.*, v. 72, N 5, p. 464—487.
- Ris H. 1941. An experimental study on the origin of melanophores in birds.— *Physiol. Zool.*, v. 14, N 1, p. 48—66.
- Rowan W. 1928. Reproductive rhythm in birds.— *Nature*, v. 122, p. 11—12.
- Rowan W. 1936. On photoperiodism, reproductive periodicity and the annual migration of birds and certain fishes.— *Proc. Soc. Natur. History, Boston*, v. 38, N 1, p. 147—189.
- Rowan W. 1938. Light and seasonal reproduction in animals.— *Biol. Rev.*, v. 13, N 4, p. 374—402.
- Rowan W. 1946. Experiments in bird migration.— *Trans. Roy. Soc. Canada, Ser. 3*, v. 40, p. 123—135.
- Rowland I. W. a. Parkes A. S. 1934. Quantitative study of the thyrotrophic activity of anterior pituitary extracts.— *Biochem. J.*, v. 28, N 6, p. 1829—1843.
- Sager E. 1955. Morphologische Analyse der Musterbildung beim Pfauenrad.— *Rev. suisse zool.*, Geneve, Bd. 62, N 1, S. 25—127.
- Salomonsen F. 1939. Molts and sequence of plumages in the Rock ptarmigan (*Lagopus mutus* Mont.). Copenhagen.
- Salomonsen F. 1949. Some notes on the moult of the long-tailed duck.— *Avicult. Mag. London*, v. 55, p. 59—62.
- Samuel S. 1870. Die Regeneration.— *Virchow's Arch.*, Bd. 50, N 3, p. 323—354.
- Sarasin F. 1934. Über Färbungsgesetze des Vögelgefieders.— *Rev. suisse zool.*, Geneve, t. 41, N 2, p. 177—196.
- Sauermann C. 1889. Über die Wirkung organischer Farbstoffe auf das Gefieder der Vögel bei stomachaler Darreichung.— *Arch. Anat. u. Physiol.*, *Physiol. Abt.*, S. 543—549.
- Saunders I. W. 1950. An analysis of the spatial distribution, tract specificity and orientation of feather germs in the humoral tract of the chick wing.— *Anat. Rec.*, v. 108, N 1, p. 32—33.
- Saunders I. W. a. Weiss P. 1950. Effects of removal on the origin and distribution of feather germs in the wing of the chick embryo.— *Anat. Rec.*, v. 108, N 1, p. 93—94.
- Schereschewsky H. 1929. Einige Beiträge zum Problem der Verfärbung

- des Gefieders beim Gimpel.— Arch. Entwickl.-Mech., Bd. 115, H. 2, S. 110—153.
- Schiemenz H. 1958. Zur Mauser des Kleingefieders beim Hühnerhabicht (*Accipiter gentilis* L.).— J. Ornithol., Bd. 99, H. 1, p. 59—66.
- Schmidt W. J. 1952. Wie entstehen die Schillerfarben der Federn? Naturwiss., Bd. 39, H. 14, S. 313—348.
- Schmidt W. a. Ruska H. 1961. Elektronenmikroskopische Untersuchung der Pigmentgranula in den Schillernden Federstrahlen der Taube *Columba trocaz* H.— Z. Zellforsch., Bd. 55, H. 3, S. 379—388.
- Schooley J. P. 1937. Pituitary cytology in pigeons.— Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol., v. 5, p. 115—119.
- Schooley J. P. a. Riddle O. 1938. The morphological basis of pituitary function in pigeons.— Amer. J. Anat., v. 62, N 3, p. 313—351.
- Schroeder W. A. a. Lois M. K. 1955. The amino acid composition of certain morphologically distinct parts of white feathers and of goose feather bards and goose down.— J. Amer. Chem. Soc., v. 77, p. 1901—3906.
- Schultz W. 1916. Schwarzfärbung weißer Haare durch Rasur und die Entwicklungsmechanik der Farben von Haaren und Federn. II und III.— Arch. Entwickl.-Mech., Bd. 42, H. 2—3, S. 141—167; 222—242.
- Schwarz E. 1930. Pigmentierung, Form und Wachstum der Feder des Haushuhns in Abhängigkeit von der Thyreoideafunktion.— Arch. Entwickl.-Mech., Bd. 123, H. 1, S. 1—38.
- Selander R. K. 1958. Age determination and molt in the boattailed grackle.— Condor, v. 60, N 6, p. 355—376.
- Shaffner C. S. 1954a. Feather palilla stimulation by progesterone.— Science, v. 120, N 3113, p. 345—346.
- Shaffner C. S. 1954b. Progesterone induced molt.— Poultry Sci., v. 33, N 5, p. 1079—1080.
- Shaffner C. S. 1955. Progesterone induced molt.— Poultry Sci., v. 34, N 4, p. 840—842.
- Shirley H. V., Jr. a. Nalbandov A. V. 1956. Effects of transecting hypophyseal stalks in laying hens.— Endocrinology, v. 58, N 6, p. 694—700.
- Sick H. 1937. Morphologisch-funktionelle Untersuchungen über die Feinstruktur der Vögelfeder.— J. Ornithol., Bd. 85, H. 2—3, S. 206—372.
- Siegel P. B., Craig J. V., a. Mueller C. D. 1957. Heritabilities, sex differences and phenotypic correlations for sex feathering characteristics.— Poultry Sci., v. 36, N 3, p. 621—628.
- Smyth J. R., Porter J. W. a. Bohren B. B. 1951. A study of pigment from red, brown and buff feathers and hair.— Physiol. Zool., v. 24, N 3, p. 205—216.
- Spöttel W. 1914. Die Färbung der Vögelfedern. II. Die Färbung der *Columba livia* nebst Beobachtungen über die mechanischen Bauverhältnisse der Vögelfeder.— Zool. Jahrb., Abt. Anat. Ontog., Bd. 38, N 4, S. 357—426.
- Stadie R. 1938. Ein Beitrag zur hormonalen Beeinflussung der Gefiederfarben.— Z. wiss. Zool., Bd. 151, H. 4, S. 445—466.
- Staples C. P. 1948. Further as to colour change without a molt.— Bull. Brit. Ornithol. Club, v. 68, N 2, p. 80—88.
- Stefanescu Ch., Balasescu M. a. Severin V. 1961. Avicultura. V. II. Bucuresti.
- Steinbacher J. 1931. Eumelanin und Phäomelanin in der Vögelfeder.— Ornithol. Monatsber., Bd. 39, S. 2—10.
- Steinbacher J. 1954. Eine Zwillingfeder. Natur. u. Volk, Bd. 84, S. 301—305.
- Steinbacher J. 1955. Über die Schwanzmauser der Eulen (*Strigidae*) und Nachtschwalben (*Carnimulgidae*). Senckenbergiana biol., Bd. 36, H. 3—4, S. 235—240.
- Stresemann E. 1927. Aves. in: «Kükental — Krumbachs Handbuch der Zoologie», Bd. 7, H. 2.

- Stresemann E. 1940. Zeitpunkt und Verlauf der Mauser bei einigen Entenarten.— J. Ornithol., Bd. 88, H. 3, S. 288—333.
- Stresemann E. u. Stresemann V. 1960. Die Handschwingermauser der Tagraubvögel.— J. Ornithol., Bd. 101, H. 4, S. 373—403.
- Stresemann V. 1948. Eclipse plumage and nuptial plumage in the old squaw, or long-tailed duck.— Avicult. Mag., London, v. 54, p. 188—194.
- Stresemann V. 1958. Sind die Falconidae ihrer Mauserweise nach eine einheitliche Gruppe?— J. Ornithol., Bd. 99, H. 1, S. 81—88.
- Stresemann V. 1959. The wing molt and systematic position of the genus *Gampsonyx*.— Auk, v. 76, N 3, p. 269—280.
- Strong R. M. 1902a. The development of colour in the definitive feather.— Bull. Museum Compar. Zool., v. 40, N 3, p. 147—185.
- Strong R. M. 1902b. A case of abnormal plumage.— Biol. Bull., Wood Hole, v. 3, p. 289—294.
- Strong R. M. 1915. Further observations of the origin of melanin pigments.— Anat. Rec., v. 9, N 1, p. 52—53.
- Strong R. M. 1917. Some observations on the origin of melanin pigment in the feather germ from the Plymouth-Rock and Brown Leghorn fowl.— Anat. Rec., v. 13, N 2, p. 97—108.
- Studer Th. 1873. Die Entwicklung der Federn. Inang. Diss. Philos. Fakult. Bern, N 29.
- Studer Th. 1878. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Feder. Z. wiss. Zool., Bd. 30, H. 4, S. 421—436.
- Sulman F. a. Perek M. 1947. Influence of thiouracil on the basal metabolic rate and on moulting in hens.— Endocrinology, v. 41, N 6, S. 514—517.
- Supplee W. C., Combs G. F. a. Blamberg D. L. 1958. Zinc and potassium effects on bone formation, feathering and growth of poults.— Poultry Sci., v. 37, N 1, p. 63—67.
- Sutter E. 1956. Zur Flügel- und Schwanzmauser des Turmfalken (*Falco tinnunculus*).— Ornithol. Beobacht., Bd. 53, H. 3, S. 172—183.
- Sutton G. M. 1948. The juvenal plumage of the Eastern Warbling Vireo (*Vireo gilvus gilvus*).— Occasion. Pap. Museum Zool. Univ. Michigan, N 511, p. 1—5.
- Swank W. G. 1955. Feather molt as an ageing technique for mourning doves.— J. Wildlife Manag., v. 19, N 3, p. 412—414.
- Takewaki K. a. Mori H. 1944. Mechanism of molting in the canary.— J. Fac. Sci. Imper. Univ. Tokyo, Sect. IV, v. 6, p. 547—575.
- Tallent V. K. 1931. Eclipse plumage in the mallard.— Nature, v. 128, p. 672—673.
- Tanabe Y., Himeno K. a. Nozaki H. 1957. Thyroid and ovarian function in relation to molting in the hen.— Endocrinology, v. 61, N 6, p. 661—666.
- Tonutti E. 1956. Hormone und örtliche Reizbeantwortung.— Verhandl. dtsh. Ges. inn. Med., 62, Kongress. S. 177—192.
- Torrey H. B. u. Horning B. 1922. Hen-feathering induced in the male fowl by feeding thyroid.— Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med., v. 19, p. 275—279.
- Torrey H. B. a. Horning B. 1925a. The effect of thyroid feeding on the molting process and feather structure of the domestic fowl.— Biol. Bull., v. 49, N 3, p. 275—287.
- Torrey H. B. a. Horning B. 1925b. Thyroid feeding and secondary sex characters in Rhode Island Red chicks.— Biol. Bull., Wood Hole, v. 49, N 4, p. 365—374.
- Trinkaus J. P. 1948. Factors concerned in the response of melanoblasts to estrogen in the Brown Leghorn.— J. Exptl. Zool., v. 109, N 2, p. 135—170.
- Trinkaus J. P. 1950. The role of thyroid hormone in melanoblast differentiation in the Brown Leghorn.— J. Exptl. Zool., v. 113, N 2, p. 149—177.
- Trinkaus J. P. 1952. The embryonic character of the melanoblast.— Anat. Rec., v. 112, N 2, Suppl., p. 398—399.
- Trinkaus J. P. 1953. Estrogen, thyroid hormone and the differentiation of

- pigment cells in the Brown Leghorn. In: «Pigment cell growth». Acad. Press, N. Y., p. 73—89.
- E u c k e r B. W. 1949. Remarks on a seasonal color change in the bill and legs of herons.—Brit. birds, London, v. 42, N 1, p. 46—50.
- V a n d e r M e u h l e n J. B. 1939. Hormonal regulation of molt and ovulation.—Proc. VII th World's Poultry Congr., p. 109—112.
- V a n O o r d t G. J. a. D ä m s t e Ph. 1939. Experimental modification of the sexual cycle and molt of the greenfinch.—Acta brevia neerl., Bd. 9, N 5, S. 140—143.
- V a n O o r d t G. J. u. J u n g e G. C. A. 1936. Die hormonale Wirkung der Gonaden auf Sommer-und Frachtkleid.—Arch. Entwickl.-Mech., Bd. 131, H. 1, S. 112—121.
- V a u g i e n L. 1948. Sur le cycle saisonnier des gonades chez les oiseaux Passeriformes.—C. Rend. Acad. sci., t. 226, p. 353—354.
- V e l l k y I. 1960. Acid hydrolysate prepared from feathers in the nitrition of ducts.—Vet. Cäs., Bd. 9, S. 560—566.
- V e r h e y e n R. 1956a. Note sur la mue alaire et caudale chez les engoulevants (Caprimulgidae).—Gerfaut, v. 46, N 1, p. 35—40.
- V e r h e y e n R. 1956b. La mue de la queue chez les hiboux et les chouettes (Striges).—Gerfaut, v. 46, N 2, p. 121—125.
- V e r h e y e n R. 1958. A propos de la mue des remiges primaires.—Gerfaut, v. 48, N 2, p. 101—114.
- V e r n o n W. M. 1926. Effect of moult on egg production. Ann. Rep., Agr. Exptl Stat. Iowa, v. 10, p. 25—26.
- V e r v e r s H. G. 1954. The experimental analysis of feather pattern in the Amherst Pheasant, *Chrysolophus anherstiae*.—Trans. Zool. Soc. London, v. 28, p. 304—348.
- V i l t e r V. 1935. La formation de la plume et son mécanisme histologique.—Bull. assoc. anat., Nancy, N 36—37, p. 1—93.
- V o h r a P. a. K r a t z e r F. H. 1959. The effect of phenylalanine deficiency on the growth and feather pigmentation of turkey poults.—Poultry Sci., v. 38, N 4, p. 902—906.
- V ö l k e r O. 1937. Über fluoreszierende, gelbe Federpigmente bei Papageien, eine Klasse von Federfarbstoffen.—J. Ornithol., Bd. 85, H. 2, S. 136—146.
- V ö l k e r O. 1938. Porphyrin in Vögelfedern.—J. Ornithol., Bd. 86, H. 4, S. 436—456.
- V ö l k e r O. 1940. Zur Frage der gelben Feder-Fluoreszenzen.—Ornithol. Monatsber., Bd. 48, H. 2, S. 182—185.
- V ö l k e r O. 1944. Die Abhängigkeit der Lipochrombildung bei Vögeln von pflanzlichen Carotinoiden.—J. Ornithol., Bd. 83, H. 5, S. 439—450.
- V ö l k e r O. 1951a. Die Isolierung eines gelben und eines roten Lipochroms aus Vogelfedern.—J. Ornithol., Bd. 93, N 1, S. 20—26.
- V ö l k e r O. 1951b. Die Identifizierung eines roten Lipochroms aus Vogelfedern.—Verhandl. Dtsch. Zool. Ges., Bd. 50, S. 142—145.
- V ö l k e r O. 1957. Die experimentelle Rotfärbung des Gefieders beim Fichtenkreuzschnabel (*Loxia curvirostra*).—J. Ornithol., Bd. 98, N 2, S. 210—214.
- W a g n e r H. O. 1955. The molt of hummingbirds.—Auk, v. 72, N 4, S. 286—291.
- W a g n e r H. O. 1957. The molting periods of Mexican hummingbirds.—Auk, v. 74, N 2, p. 251—257.
- W a n g H. 1941. The role of ectoderm and mesoderm in the determination of the characters of regenerating feathers in fowl. Anat. Rec., v. 81, N 4, p. 40—41.
- W a n g H. 1943. The morphogenetic functions of the epidermal and dermal components of the papilla in feather regeneration.—Physiol. Zool., v. 16, N 3, p. 325—350.
- W a n g H. 1948. Modulation of tract specificity by estrogenic hormone in experimentally produced feather-chimaere of Brown Leghorn capons.—J. Exper. Zool., v. 109, N 4, p. 451—501.

- Watterson R. L. 1938. On the production of feather color pattern by mesodermal grafts between Barred Plymouth Rock and White Leghorn chick embryos.—*Anat. Rec.*, suppl. 2, v. 70, N 4, p. 100—101.
- Watterson R. L. 1941. The developmental history of melanophores in wing skin and feather germs of the Barred Plymouth Rock embryo.—*Anat.* v. 79, suppl. 2, p. 61—62.
- Watterson R. L. 1942. The morphogenesis of down feathers with special reference to the developmental history of melanophores.—*Physiol. Zool.*, v. 15, N 3, p. 234—259.
- Watterson R. L. 1959. Endocrines in development ontogeny of selected hormone-dependent receptors of feather papillae and pigment cells. In: «Endocrines in development», Univ. Chicago Press, p. 84—91.
- Webbe R. 1958. Brent geese *Branta bernicla* L. in Denmark and the colour problem.—*Dansk. Ornithol. foren. tudsskr.*, v. 52, N 1, p. 41—47.
- Welter W. A. 1936. Feather arrangement, development and molt of the long-billed marsh wren.—*Wilson Bull.*, v. 48, N 3, p. 256—269.
- Weidenreich F. 1912. Die Lokaliztion des Pigmentes und ihre Bedeutung in Ontogenie und Phylogenie der Wirbeltiere. *Z. Morphol. u. Anthropol.*, Sonderheft, Bd. 2, N 1, S. 59—140.
- Werth I. 1954. The moulting of primaries by the common curlew (*Numenius a. arquata*).—*Naturalist*, N 851, p. 151—152.
- Westerskov K. 1955. Notes on the post-juvenile moult and first winter plumage in the pheasant.—*Brit. Birds*, v. 48, N 7, p. 308—311.
- Wetherbee O. P. 1951. Molt of remiges and rectrices in immature Song sparrows. *Bird-Band.*, v. 22, N 1, p. 82—83.
- Wetherbee O. P. 1957. Natal plumages and downy pteryloses of passerine birds of North America.—*Bull. Amer. Museum Natur. History*, v. 113, N 5, p. 345—436.
- Wetmore A. 1936. The number of contour feathers in Passeriform and related birds.—*Auk*, v. 53, N 3, p. 159—169.
- Williamson F. S. L. 1956. The molt and testis cycles of the anna hummingbird.—*Condor*, v. 58, N 5, p. 342—366.
- Williamson K. 1957a. Post breeding moult of crossbills.—*Scott. naturalist*, v. 69, N 3, p. 190—192.
- Williamson K. 1957b. The annual post-nuptial molt in the wheatear (*Oenanthe oenanthe*).—*Bird-Band*, v. 28, N 3, p. 129—135.
- Willier B. H. 1941. An analysis of feather color pattern produced by grafting melanophores during embryonic development. *Amer. Naturalist*, v. 75, N 2, p. 136—146.
- Willier B. H. 1942. Hormonal control of embryonic differentiation in birds. Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol., v. 10, p. 135—144.
- Willier B. H. 1948. Hormonal regulation of feather pigmentation in the fowl.—*Spec. Publ. N. Y. Acad. Sci.*, v. 4, p. 321—340.
- Willier B. H. 1950. Specialization in the response of pigment cells to sex hormones as exemplified in the fowl.—*Arch. Anat. Microsc. et Morphol. Exptl.*, v. 39, N 3, p. 451—466.
- Willier B. H. 1952. Cells, feathers and colors.—*Bios*, v. 23, N 2, p. 109—125.
- Willier B. H. 1953. Basic mechanismus in the differentiation of pigment cells.—*J. Embryol. a. Exptl. Morphol.*, v. 1, N 2, p. 297—299.
- Willier B. H. a. Rawles M. E. 1938a. Factors controlling feather development of skin grafts made between chick embryos of different breeds.—*Anat. Rec.*, v. 70, N 3, p. 81—82.
- Willier B. H. a. Rawles M. E. 1938b. Skin transplants between embryos of different breeds of fowl.—*Biol. Bull. Wood Hole*, v. 75, p. 340—341.
- Willier B. H. a. Rawles M. E. 1938b. Feather characterization as studied in host-graft combinations between chick embryos of different breeds.—*Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.*, v. 24, N 4, p. 446—452.
- Willier B. H. a. Rawles M. E. 1940. The control of feather color pattern

- by melanophores grafted from one embryo to another of a different breed of fowl.—*Physiol. Zool.*, v. 13, N 2, p. 177—201.
- Willier B. H. a. Rawles M. E. 1944. Melanophore control of the sexual dimorphism of feather pigmentation pattern in the Barred Plymouth Rock fowl.—*Yale J. Biol. Med.*, v. 17, N 2, p. 319—340.
- Willier B. H., Rawles M. E. a. Hadorn E. 1937. Skin transplants between embryos of different breeds of fowl.—*Proc. Nat. Acad. Sci., Wash.*, v. 23, N 4, p. 542—546.
- Wilson A. C. a. Farner D. S. 1960. The annual cycle of thyroid activity in white-crowned sparrows of eastern Washington.—*Condor*, v. 62, N 6, p. 414—425.
- Wing L. W. 1952. Number of contour feathers on a cowbird, *Molothrus ater*.—*Auk*, v. 69, N 1, p. 90—91.
- Witschi E. 1936. Effect of gonadotropic and estrogenic hormones on regenerating feathers of weaver finches (*Pyromelana franciscana*).—*Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med.*, v. 35, N 2, p. 287—296.
- Witschi E. a. Woods R. P. 1936. The bill of the sparrow as an indicator for the male sex hormone.—*J. Exptl. Zool.*, v. 78, N 3, p. 445—455.
- Wolfson A. 1941. Light versus activity in the regulation of the sexual cycles of birds: the role of the Hypothalamus.—*Condor*, v. 43, N 2, p. 125—136.
- Wolfson A. 1952. Day length, migration and breeding cycles in birds.—*Scient. Monthly*, v. 74, p. 191—200.
- Wolfson A. 1954. Production of repeated gonadal, fat and molt cycles within one year in the junco and white-crowned sparrow by manipulation of day length.—*J. Exptl. Zool.*, v. 125, N 2, p. 353—376.
- Wolfson A. 1959. Role of light and darkness in regulation of refractory period in gonadal and fat cycles of migratory birds.—*Physiol. Zool.*, v. 32, N 3, p. 160—176.
- Woodin A. M. 1956. Structure and composition of soluble feather keratin.—*Biochem. J.*, v. 63, N 4, p. 576—581.

О Г Л А В Л Е Н И Е

Введение	3
I. Строение, окраска, развитие и смена перьев	9
Первичное перо	10
Окончательное (дефинитивное) перо	13
Строение	13
Развитие	17
Пигментные окраски	30
Меланиновые окраски	32
Липохромовые окраски	36
Структурные «окраски»	38
Рисунки пера и покрова птиц	39
Смена перьев (линька)	45
Распределение и рост перьев	45
Сроки, последовательность и скорость линьки	51
Локальные явления при смене перьев	57
II. Экспериментальный анализ некоторых условий закладки, роста и развития пера	60
Относительная устойчивость основных признаков пера	60
Источник материала для закладки перьевого зачатка	63
Роль перьевого зачатка в развитии пера	66
Соотношение роста и дифференцировки	67
Сроки дифференцировки структуры и закладки нового зачатка	74
Взаимодействие развивающихся перьев	79
III. Роль щитовидной железы в развитии оперения и линьке	88
Функция щитовидной железы в период перообразования	93
Развитие гнездового (ювенального) покрова	93
Развитие окончательного (дефинитивного) покрова	104
Смена оперения (линька)	108
Явления функционального истощения щитовидной железы птиц	111
Тиреоидэктомия	118
Формирование ювенального покрова в связи с общим развитием птицы	124

Развитие окончательного (дефинитивного) покрова	148
Структура и рисунок контурных перьев	164
Смена оперения	174
Введение гормона щитовидной железы (тиреоидизация)	181
Развитие ювенального и дефинитивного оперения	182
Строение, окраска и рисунок пера	185
Смена оперения	189
Свойства перообразующей ткани	191
Тиреоидный гормон в организме в период перообразования	194
IV. Участие половых желез в формировании признаков покрова	200
Развитие структуры и рисунка перьев	203
Смена оперения	209
V. Гипофиз (передняя доля) и перообразование	216
Структура и окраска перьев	218
Смена оперения	224
VI. Значение нервной системы в развитии и смене перьев	228
VII. Заключение	239
Литература	253

Войткевич Анатолий Анатольевич

Перо птицы

(морфология, развитие, линька и нейро-гормональная регуляция)

Утверждено к печати

Институтом морфологии животных им. А. Н. Северцова

Редактор Издательства *М. Е. Аспиз* Технический редактор *И. Н. Дорохина*

Оформление художника *И. А. Юдина*

РИСО АН СССР 78—58В. Сдано в набор 17/III 1962 г. Подписано к печати 30/III 1962 г.

Формат 60×92¹/₄. Печ. л. 18. Уч.-издат. л. 19.

Тираж 1500 экз. Т-08057. Изд. № 805. Тип. зак. № 445.

Цена 1 руб. 43 коп.

Издательство Академии наук СССР, Москва, Б-62, Подсосенский пер., 21
2-я типография Издательства. Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

1р. 43 к.

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР