

УДК 598.2:591.166

МЕХАНИЗМЫ СЕЗОННОЙ ЦИКЛИЧНОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ПТИЦ

Сообщение III. Гипоталамический контроль возрастных изменений продолжительности репродуктивного цикла и конечных размеров гонад

Б. Г. Новиков, А. Н. Птица, О. В. Данилова

(Киевский государственный университет)

В предыдущих сообщениях (Новиков, 1974; Новиков, Руднева, 1974а и 1974б) были рассмотрены особенности гипоталамического контроля репродуктивного цикла у птиц. Методами гистофизиологии, локального повреждения гипоталамуса и имплантации в различные его зоны половых стероидов было установлено, что регуляция генеративной и гормональной функции гонад у птиц осуществляется системой аркуатного и супраоптического ядер подбугорья. Конечные же звенья размножения, связанные с формированием яйца в половых проводящих путях, и акт откладывания яйца осуществляются непосредственно под воздействием нейросекрета, уровень синтеза и выделения которого подвержены суточной ритмичности. Исследования показали также, что у птиц сезонная цикличность размножения определяется проявляющейся автоматически годичной ритмичностью продукции гипоталамусом гонадотропин — рилизинг гормонов. Переход гонад в осенне-зимний период в рефрактерную фазу носит приспособительный к изменению условий внешней среды характер, и он связан с угнетением функции гипоталамо-гипофизарной системы.

Значительный интерес представляет вопрос о механизмах, определяющих видовые и породные различия конечных размеров гонад и возрастные изменения продолжительности их функции в течение года. Известно, что у мелких воробьиных — воробья домового (*Passer domesticus* L.), зяблика (*Fringilla coelebs* L.) в период размножения масса семенников по отношению к весу тела составляет 2,1, а у диких и домашних гусей 0,3 и 0,4% соответственно (Войткевич, Новиков, 1936). Кроме того, продолжительность и интенсивность размножения у птиц различных видов разные. Так, у мелких воробьиных (Passeriformes) половая зрелость наступает в возрасте года, крупные же дневные хищники (Falconiformes), кивиобразные (Apterygiformes) и гусиные (Anseriformes) начинают размножаться на третьем году жизни, а пингвинообразные (Sphenisciformes) и фламинговые (Phoenicopteriformes) в возрасте 4—5 и 5—6 лет соответственно (Дементьев, 1940; Карташов, 1974). Продолжительность и интенсивность цикла размножения у птиц изменяется также с возрастом.

Если репродуктивная функция у птиц контролируется гипоталамо-гипофизарным комплексом, то можно допустить, что видовые и возрастные изменения размеров и функции гонад могут быть связаны с особенностями секреторной деятельности указанной системы.

Исследования были проведены на домашних и диких птицах. Гипоталамические механизмы возрастных изменений продолжительности и

интенсивности функции половых желез мы изучали на гусях крупной серой породы с применением методов световой и электронной микроскопии гипоталамуса и гипофиза. По данным М. Г. Курдюкова (1964), яйценоскость домашних гусей достигает максимума на третьем году жизни, т. е. в возрасте, когда у их диких предков только наступает половое созревание. У домашних гусей в первый и второй циклы размножения яйценоскость достигает 70 и 85%.

Таблица 1

Сезонные изменения веса гонад (г) у гусей

Время года	Вес гонад			
	самцов		самок	
	Первый год жизни	Второй год жизни	Первый год жизни	Второй год жизни
Июль	0,04	1,50	0,15	2,90
Август	0,08	1,09	0,33	2,70
Сентябрь	0,13	1,08	0,43	2,50
Октябрь	0,18	0,90	0,62	1,89
Ноябрь	0,49	2,60	0,67	1,90
Декабрь	0,50	2,70	0,80	2,01
Январь	2,65	3,45	1,07	3,50
Февраль	13,75	19,50	21,83	80,70
Март	13,90	18,07	153,97	181,80
Апрель	11,40	15,30	110,40	171,11
Май	5,30	7,60	36,70	34,10
Июнь	1,97	2,40	5,80	6,50

Наши исследования функционального состояния гонад, гипоталамуса и гипофиза проводились систематически на самцах и самках с однодневного до двухлетнего возраста. Приведенные в табл. 1 данные показывают, что у двухлетних самцов и самок в период размножения гонады достигают относительно более высокого веса и в течение продолжительного времени находятся в состоянии повышенной функциональной активности. Молодые гуси начинают откладывать яйца в марте и заканчивают в середине мая. Во второй же цикл размножения самки откладывают яйца с конца февраля по вторую половину мая.

Эти возрастные изменения в продолжительности цикла размножения связаны с соответствующими сдвигами функциональной активности гипоталамо-гипофизарной системы. Кариометрические данные и визуальные микроскопические исследования процессов синтеза и выведения нейросекрета показывают, что у молодых самцов клетки супраоптических ядер находятся в состоянии повышенной функциональной активности с февраля по май. Количественное содержание нейроцитов, интенсивно синтезирующих и выводящих нейросекрет, у самцов и самок особенно резко увеличивается в феврале и марте. Характерно, что в период размножения процентное содержание клеток супраоптического ядра, из которых интенсивно выводится нейросекрет, у самок заметно выше, чем у самцов. У самцов объем ядер нейроцитов супраоптических ядер с февраля по апрель составляет от 109,15 до 121,34, а у самок — от 173,3 до 242,2 $\mu\text{м}^3$. Сходные изменения в функциональном состоянии наблюдаются и в ар-

куатном ядре. Объем ядер составляющих его клеток у самцов и самок остается наибольшим с февраля по апрель. По данным электронной микроскопии, клетки аркуатного ядра наиболее интенсивно синтезируют и выводят секрет также в период размножения.

Функциональные сдвиги гонадотропоцитов аденогипофиза протекают синхронно с изменениями активности клеток супраоптического и аркуатного ядер. У молодых самцов и самок клетки аденогипофиза, продуцирующие фолликулостимулирующий гормон, находятся в состоянии повышенной функциональной активности с января по май. Электронномикроскопические исследования показывают, что в период размножения в этих клетках хорошо развита гранулярная эндоплазматическая сеть, гипертрофирован комплекс Гольджи, увеличено количество митохондрий и значительно усиливается выведение секрета путем экзоцитоза.

Лютеинизирующие гонадотропоциты переходят в состояние повышенной гормональной активности примерно на месяц позже. В период размножения они увеличиваются в объеме, тесно контактируются со стенками капилляров и усиленно выводят в кровь секрет. В этих клетках наступают такие же субмикроскопические изменения, как и в гонадотропоцитах, секретирующих фолликулостимулирующий гормон.

Кариометрические данные и визуальные микроскопические наблюдения показали, что у двухлетних самцов и самок нейроциты супраоптических ядер находятся в состоянии повышенной функциональной активности с октября по май. Объем ядер этих клеток достигает максимальной величины с декабря по апрель включительно. В это время наиболее высоко и процентное содержание клеток, интенсивно выводящих секрет.

Аркуатное ядро у самцов и самок с мая по октябрь находится в состоянии относительно низкой функциональной активности. В ноябре у самцов и в декабре у самок объем клеточных ядер аркуатного ядра быстро увеличивается и становится наибольшим в период с января до конца апреля. Электронномикроскопические исследования показали, что в это время в клетках аркуатного ядра хорошо развита гранулярная эндоплазматическая сеть и комплекс Гольджи, в котором наблюдается формирование многочисленных гранул секрета.

У двухлетних птиц функциональное состояние гонадотропоцитов также подвержено значительным сезонным изменениям. Клетки аденогипофиза, продуцирующие фолликулостимулирующий гормон, с января до конца апреля находятся в состоянии высокой функциональной активности. В это время они тесно соприкасаются со стенками кровеносных капилляров, содержат более крупные ядра и интенсивно выводят из цитоплазмы гликопротеидные гранулы. В цитоплазме содержатся хорошо развитая гранулярная эндоплазматическая сеть и комплекс Гольджи. У самок рассматриваемые клетки аденогипофиза находятся в состоянии высокой функциональной активности с февраля по май включительно. Клетки аденогипофиза, продуцирующие лютеинизирующий гормон, у двухлетних самцов находятся в гиперфункциональном состоянии с февраля по апрель, а у самок — с марта по апрель включительно. В это время значительно увеличивается размер их ядер и усиливаются процессы синтеза и выведения секрета из цитоплазмы.

Сопоставление изложенных выше данных световой и электронной микроскопии показывает, что увеличение у двухлетних гусей продолжительности цикла размножения и повышение в этом возрасте общей продуктивности птиц связаны с увеличением периода повышенной секреторной активности системы аркуатного и супраоптического ядер гипоталамуса и обоих типов гонадотропоцитов аденогипофиза.

Если возрастные изменения продолжительности репродуктивного цикла связаны с описанными выше особенностями секреторной функции гипоталамо-гипофизарной системы, то возникает вопрос о видовых различиях в сроках наступления полового созревания у птиц. Действительно, почему одни виды птиц начинают размножаться на первом году жизни, а у других половое созревание наступает только в пяти-шести-

летнем возрасте? В специальной литературе уже давно обсуждается вопрос о механизмах полового созревания и роли в этих процессах гипоталамуса.

Отдельные авторы считают, что переход гонад в активное состояние определяется скоростью созревания т. н. «гипофизотропной зоны» гипоталамуса, но это предположение не согласуется с результатами исследований на млекопитающих других авторов и нашими наблюдениями на гусях. Методами электронной микроскопии Е. Х. Приймак (1974), например, установила, что у крыс дифференцировка аркуатного ядра завершается еще в пренатальный период. По данным наших

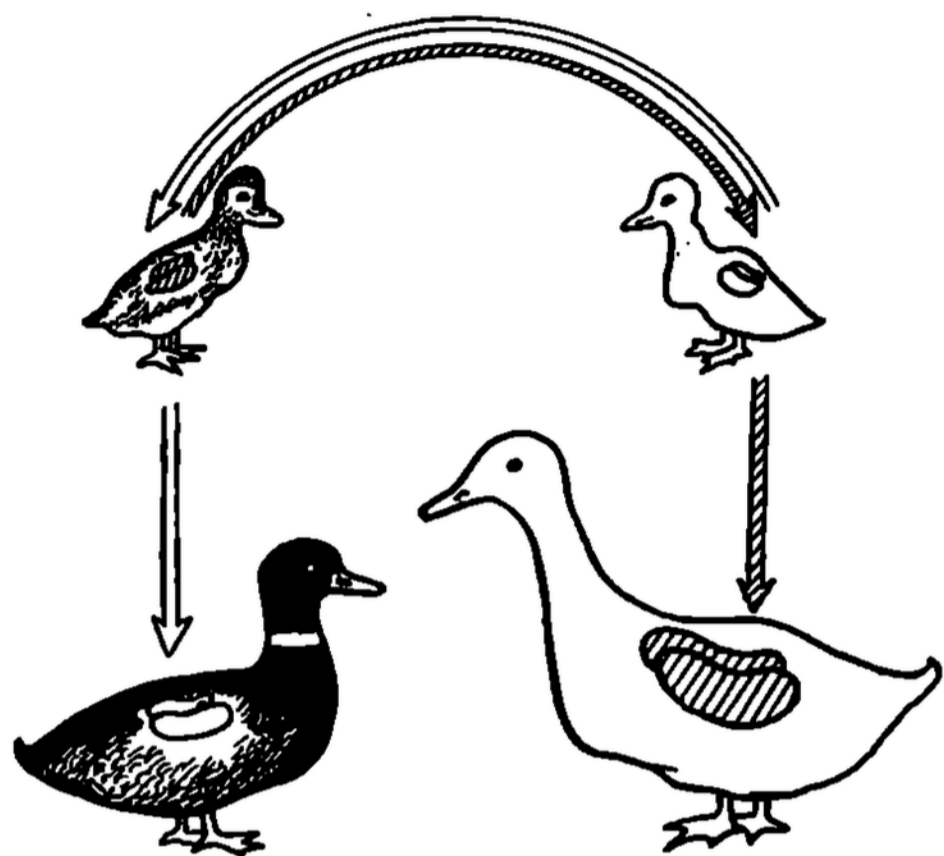


Схема перекрестной трансплантации семенников у уток.

наблюдений, у гусей уже в первый день после вылупления не только крупноклеточные, но и аркуатные ядра гипоталамуса вполне дифференцированы. Следовательно, морфологическая дифференцировка системы гипоталамус — гипофиз — гонады заканчивается задолго до начала полового созревания и переход ее в фазу функциональной активности ингибируется каким-то надгипоталамическим фактором. Природа последнего остается еще окончательно невыясненной. Попытки отдельных авторов связать половое созревание с возрастными особенностями инволюции тимуса или функциональной деятельности эпифиза нуждаются в дальнейших доказательствах (Новиков, Руднева, 1974; Чазов, Исаченко, 1974).

Предыдущими исследованиями авторов (Новиков, Руднева, Птица, 1967) было показано, что ткани гонад у птиц обладают широкими потенциями к наращиванию их массы и в норме предел их роста определяется уровнем функциональной активности гипоталамуса. Эти данные позволяют допустить, что породные и видовые различия конечных размеров гонад связаны с генетически фиксированными различиями уровня функциональной активности гипоталамуса.

Вопрос о роли гипоталамуса в системе механизмов, определяющих конечные размеры гонад, в наших исследованиях решался методом перекрестной трансплантации двух семенников у контрастных по размерам гонад пород кур и уток. Сущность этих экспериментов сводилась к тому, что ранней весной предварительно кастрированным семидневным цыплятам белых леггорнов пересаживали два семенника от бентамок, кастрированным же цыплятам бентамок трансплантировали семенники леггорнов. В экспериментах на утках обменные пересадки семенников производились (рисунок) на птенцах пекинских и диких уток (*Anas platyrhynchos* L.). В качестве контроля использовали интактных самцов и птиц, которым в раннем возрасте трансплантировали семенники жи-

вотных той же породы. Для исследования пересаженных семенников птиц всех серий забивали через год после операции во время максимальной половой активности. Результаты взвешивания семенников у птиц различных серий опыта сведены в табл. 2. В ней приведены данные только для птиц, у которых прижились оба трансплантированных семенника. Сопоставление данных показывает, что при трансплантации в

Т а б л и ц а 2

Вес двух семенников у контрольных и подопытных птиц

№ серий	Порода		Количество птиц	Вес двух семенников, г
	реципиента	донора		
1	Леггорн	Бентамка	4	22,2
2	Бентамка	Леггорн	6	11,5
3	Леггорн	Леггорн	9	21,2
4	Бентамка	Бентамка	2	10,4
5	Контрольные петухи			
	Леггорн	—	10	22,6
6	Контрольные петухи			
	Бентамки	—	4	11,6
7	Пекинские утки	Кряква	16	60,5
8	Кряква	Пекинские утки	19	27,0
9	Пекинские утки	Пекинские утки	6	62,5
10	Кряква	Кряква	7	29,6
11	Контрольные самцы пекинских уток	—	10	91,7
12	Контрольные самцы кряквы	—	7	27,4

пределах одной и той же породы птиц средний вес семенников практически не отклонялся от нормы. Иной результат был получен в экспериментах межпородных трансплантаций гонад. В этом случае пересаженные семенники достигали веса, характерного для реципиента. По данным других авторов, у домашних птиц в период размножения используется только 1/4 часть «функционального резерва» аденогипофиза. В связи с этим результаты, полученные в экспериментах межпородных пересадок, подтверждают высказанное выше допущение, что породные различия конечных размеров гонад у птиц связаны с генетически фиксированными отличиями уровня функциональной активности гипоталамуса.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Дементьев Г. П. 1940. Руководство по зоологии. т. VI. М.—Л.
 Войткевич А. А., Новиков Б. Г. 1936. Сезонные изменения некоторых эндокринных органов и линька у *Passer domesticus*. Тр. Ин-та эксперим. морфогенеза, т. V.
 Карташов Н. Н. 1974. Систематика птиц. К.
 Курдюков М. Г. 1964. Підвищення продуктивності гусівництва. К.
 Новиков Б. Г. 1974. Особенности гипоталамического контроля развития и функции гонад у птиц. В сб.: «Гормональные факторы индивидуального развития». М.
 Новиков Б. Г., Руднева Л. М. 1974. Механизмы сезонной цикличности размножения птиц. Сообщение I. Гипоталамический контроль развития и функции гонад. Вестн. зоол., № 2.
 Их же. 1974а. Механизмы сезонной цикличности размножения птиц. Сообщение II. Анализ рефрактерного периода гонад у птиц. Там же, № 4.
 Новиков Б. Г., Руднева Л. М., Птица А. Н. 1967. Значение гипоталамуса в развитии и функции гонад птиц. В сб.: «Проблемы физиологии гипоталамуса», в. I. К.

- Приймак Е. Х. 1974. Субмикроскопическая структура медио-базального гипоталамуса и срединного возвышения в период половой дифференцировки гипоталамуса. Мат-лы I Всесоюз. конф. по нейроэндокр. 21—25 янв. 1974.
- Чазов Е. Н., Исаченков В. А. 1974. Элифиз: место и роль в системе нейроэндокринной регуляции. М.

Поступила 11.XI 1974 г.

MECHANISMS OF THE SEASONAL PERIODICITY OF BIRDS' REPRODUCTION

Communication III. Hypothalamic Control of Age Changes in Duration of Reproductive Cycle and Finite Dimensions of Gonads

B. G. Novikov, A. N. Ptitsa, O. V. Danilova

(State University, Kiev)

Summary

The article deals with the results of study in the hypothalamus role in the system of mechanisms regulating age changes in the duration of the sexual cycle and in determining breed differences in the finite dimensions of the gonads.