

УДК 612.43./45

С. М. Гарматина, Б. Г. Новиков, О. В. Данилова

СОСТОЯНИЕ НЕЙРОСЕКРЕТОРНЫХ ЯДЕР ГИПОТАЛАМУСА ПРИ СТРЕССОРНОЙ ЛИНЬКЕ У КУР

Для биологии моноэстральных животных характерна строгая сопряженность сезонной цикличности размножения и смены покровов. Линька по времени всегда приурочена к сезону перехода гонад в состояние относительного физиологического покоя, когда животные утрачивают чувствительность к гонадостимулирующему действию света. Чередование во времени циклов размножения и смены покровов имеет важное приспособительное значение, так как каждый из этих процессов связан с затратой большого количества энергии. Сезонная цикличность размножения реализуется на основе глубокого взаимодействия внутренних факторов и условия фотопериодизма. Из внутренних факторов ведущую роль играет гипоталамо-гипофизарная система. Тот же регуляторный механизм контролирует цикличность линьки и действие внешних факторов на этот сложный формообразовательный процесс [4]. Различия, по-видимому, сводятся только к тому, что в контроль цикличности размножения и линьки включаются различные компоненты нейроэндокринной системы.

Воздействием внешних факторов на работу этих внутренних механизмов удается смещать в определенных границах сроки и продолжительность циклов размножения и смены покровов. В последние годы в промышленном птицеводстве широкое применение получил экономически эффективный метод, т. н. принудительной линьки под воздействием стрессорных воздействий. Его применение позволяет значительно сократить сроки линьки, продолжительность фоторефрактерного периода и повысить общую яйценоскость птиц [8]. По-видимому, в основе вынужденной линьки лежит характерный для естественной смены покровов механизм, но под воздействием стрессорных раздражителей смещаются сроки и интенсивность его работы. До последнего времени, однако, остается невыясненным вопрос о функциональных изменениях при стрессорной линьке центрального компонента нейроэндокринной системы — гипоталамуса.

Мы исследовали функциональное состояние крупно- и мелкоклеточных ядер гипоталамуса у кур при стрессорной линьке.

Методика исследований

Исследования проведены на Васильковской птицефабрике на 16-месячных курах, леггорнах, которых до начала опыта содержали на постоянном 14 ч световом дне. Птицы были взяты в опыт незадолго до окончания цикла яйцекладки. Стрессорную линьку вызывали по принятой на этой фабрике методике, сущность которой сводилась к тому, что в течение трех первых дней подопытных птиц содержали в темноте, а на четвертый день свет был включен на 2 ч в сутки. В последующие 30 дней подопытные куры освещались на протяжении 6 ч. В дальнейшем световая экспозиция ежедневно увеличивалась на 1 ч и была доведена до 14 ч в сутки. В первые два дня подопытные куры совсем не получали корма и воды. С третьего дня воду давали в неограниченном количестве.

На четвертый день рацион состоял из 20 г зерна; с пятого по десятый день дополнительно давали на каждую птицу по 40 г комбикорма, 5 г ракушки, 2 г гравия, 0,5 рыбьего жира и витаминную добавку. С десятого дня птиц перевели на стандартный рацион. Контрольных кур того же возраста в течение всего срока наблюдения содержали на постоянном 14 ч световом дне и стандартном рационе.

У подопытных и контрольных птиц систематически учитывали состояние линьки и яйценоскость. Для исследования функционального состояния гипоталамических ядер кур декапитуировали через 2, 4, 6, 15, 20, 25, 35, 45, 60 дней после начала опыта. Гипоталамус вместе с гипофизом фиксировали в жидкости Буэна, и из залитых в парафин блоков изготавливали фронтальные срезы, которые окрашивали по Гомори в модификации Майоровой [3], и крезоловым фиолетовым по Нисслю. Функциональное состояние паравентрикулярного, супраоптического и аркуатного ядер определяли на основании карิโอметрических исследований, подсчета относительного количества нейроцитов, находящихся на различных стадиях функционального цикла, по методике Кнорре и др. [2] и визуальных наблюдений количества Гомори-положительного нейросекрета в срединном возвышении, задней доле гипофиза, телах и отростках нейроцитов. Одновременно исследовали состояние яичников на основании определения их гистологического строения и веса, а также состояние оперения.

Результаты исследований и их обсуждение

Наблюдения показали, что у подопытных птиц вынужденная линька под воздействием описанных изменений условий содержания началась на четвертый день опыта, и к 35 дню обновилось все оперение. На четвертый день у всех кур прекратилась яйцекладка, и гонады подверглись глубокой депрессии. На 25 день вес яичника уменьшился в 15 раз, и в нем содержались только мелкие фолликулы. Резко снизился вес яйцевода, что указывает на угнетение гормональной функции яичника. Гормональная и генеративная функция гонад у подопытных птиц активизировалась на 30—35 сутки, и через 40 дней у всех кур начался новый цикл яйцекладки. У контрольных птиц линька началась на 20 дней позже и протекала значительно медленнее.

Изменения в функциональной активности репродуктивной функции и смене покровов у подопытных птиц под воздействием экстремальных раздражителей связаны с существенными сдвигами секреторной деятельности системы крупно- и мелкоклеточных ядер гипоталамуса.

Супраоптические ядра. Как уже отмечалось, функциональное состояние СО ядер определяли на основании данных карิโอметрии и визуального определения стадии функционального цикла входящих в его состав клеток. Из приведенных в табл. 1 цифровых данных видно, что объем клеточных ядер этого гипоталамического образования уже на второй день после начала опыта уменьшился на 54,5%, и на таком низком уровне он сохранился до 20 дня. Наиболее низкий объем ядер СО ядра был установлен на 15 дней после начала опыта. Начиная с 20 дня и до конца наблюдений размеры клеточных ядер прогрессивно возрастали и на 45—60 день достигли наибольших размеров.

Значительным изменением на протяжении опыта подверглось и процентное содержание клеток СО ядра, находящихся на различных стадиях функционального цикла. Уже на шестой день более чем в два раза уменьшилось содержание нейроцитов Ia типа. С 15 дней значительно возрастает процентное содержание количества клеток Ib типа, характеризующихся усиленным ростом и дифференцировкой. Количество функционирующих клеток Ib типа резко уменьшается в первые четыре дня опыта. С 6 по 60 день они определяются в таком же количестве, как и у откладывающих яйца контрольных кур. Содержание же нейросекреторных клеток II типа сохраняется на высоком уровне до 15 дня и затем начинает значительно снижаться. Количество дегенерирующих клеток III типа у подопытных птиц значительно возрастает со второго по

Таблица 1
Изменение объема клеточных ядер супраоптического, паравентрикулярного и аркуатного ядер гипоталамуса у кур при стрессорной линьке (в $\mu\text{м}^3$)

Дни после начала опыта	СО ядро			ПВ ядро			А ядро		
	опыт $M \pm m$	контроль $M \pm m$	p	опыт $M \pm m$	контроль $M \pm m$	p	опыт $M \pm m$	контроль $M \pm m$	p
2	220,73 ± 5,89	420,94 ± 7,44	> 0,05	332,86 ± 19,6	258,03 ± 16,8	> 0,05	164,55 ± 5,9	247,87 ± 8,6	> 0,05
4	203,58 ± 11,7		> 0,05	394,36 ± 9,87		> 0,05	102,10 ± 12,3		> 0,05
6	248,35 ± 9,24		> 0,05	420,94 ± 8,11		> 0,05	82,41 ± 5,62		> 0,05
15	187,31 ± 7,01	410,95 ± 14,62	> 0,05	448,69 ± 12,15	288,55 ± 10,44	> 0,05	65,42 ± 3,71	267,96 ± 13,39	> 0,09
20	310,18 ± 12,11		> 0,05	434,67 ± 17,08		> 0,05	61,57 ± 1,92		> 0,05
25	321,39 ± 9,9		> 0,05	407,51 ± 14,46		> 0,05	69,42 ± 2,46		> 0,05
35	288,55 ± 14,14	448,69 ± 14,17	> 0,05	321,39 ± 8,93	269,96 ± 11,5	> 0,05	96,92 ± 4,6	229,73 ± 9,55	> 0,05
45	490,05 ± 19,07		> 0,05	288,55 ± 13,23		> 0,05	220,78 ± 10,0		> 0,01

Таблица 1
Изменение объема клеточных ядер супраоптического, паравентрикулярного и аркуатного ядер гипоталамуса у кур при стрессорной линьке (в $\mu\text{м}^3$)

Дни после начала опыта	СО ядро			ПВ ядро			А ядро		
	опыт $M \pm m$	контроль $M \pm m$	p	опыт $M \pm m$	контроль $M \pm m$	p	опыт $M \pm m$	контроль $M \pm m$	p
2	220,73 $\pm$ 5,89	420,94 $\pm$ 7,44	>0,05	332,86 $\pm$ 19,6	258,03 $\pm$ 16,8	>0,05	164,55 $\pm$ 5,9	247,87 $\pm$ 8,6	>0,05
4	203,58 $\pm$ 11,7		>0,05	394,36 $\pm$ 9,87		>0,05	102,10 $\pm$ 12,3		>0,05
6	248,35 $\pm$ 9,24		>0,05	420,94 $\pm$ 8,11		>0,05	82,41 $\pm$ 5,62		>0,05
15	187,31 $\pm$ 7,01	410,95 $\pm$ 14,62	>0,05	448,69 $\pm$ 12,15		>0,05	65,42 $\pm$ 3,71	267,96 $\pm$ 13,39	>0,09
20	310,18 $\pm$ 12,11		>0,05	434,67 $\pm$ 17,08		>0,05	61,57 $\pm$ 1,92		>0,05
25	321,39 $\pm$ 9,9		>0,05	407,51 $\pm$ 14,46		>0,05	69,42 $\pm$ 2,46		>0,05
35	288,55 $\pm$ 14,14	448,69 $\pm$ 14,17	>0,05	321,39 $\pm$ 8,93		>0,05	96,92 $\pm$ 4,6	229,73 $\pm$ 9,55	>0,05
45	420,95 $\pm$ 12,07		>0,05	288,55 $\pm$ 13,23		>0,05	220,78 $\pm$ 10,0		>0,01
60	440,95 $\pm$ 15,2	394,37 $\pm$ 9,6	>0,05	310,18 $\pm$ 7,37		>0,05	252,18 $\pm$ 13,7	247,1 $\pm$ 8,77	>0,05

Таблица 2

Процентное содержание в гипоталамических ядрах нейроцитов, находящихся на различных стадиях функционального цикла

Дни после начала опыта	СО ядро						ПВ ядро					
	стадии функционального состояния клеток						стадии функционального состояния клеток					
	I a	I б	I в	II	III	Контроль	I a	I б	I в	II	III	Контроль
2	19,1	27,3	33,6	9,1	10,9	11,7	11,7	25	19,6	23,7	20	20
15	18	22	32	20,8	23,1	12,2	12,2	19,6	29,4	20,9	17,7	17,7
35	14	36,6	29,4	11,3	5,7	15	15	22,9	18,6	27,7	15,8	15,8
60	20	15	15	30	20	13,2	13,2	18,9	21,4	24,2	22,3	22,3
2	25	25	6,2	32	12,6	17,8	17,8	32,8	24,3	14,3	10,8	10,8
4	18,5	24,6	6,1	27,6	23,1	17,1	17,1	22,9	25,7	17,2	17,1	17,1
6	7,7	22,1	37	18,5	14,7	12,1	12,1	21,3	33,3	18,2	15,1	15,1
15	10	35	20	30	5	12,8	12,8	22,8	17,4	26,5	20,5	20,5
20	12,7	27,7	30,9	9,9	19,3	15	15	25	30	15	15	15
25	15,5	41,4	17,2	13,7	12,2	18,7	18,7	11,8	50	12,5	—	—
35	13,8	21,1	28	28,3	8,8	18,5	18,5	16,9	30	20,6	14	14
60	14	29,8	24,5	19,3	12,4	19,1	19,1	19,5	45	10	6,4	6,4

20 день. Из табл. 2 видно, что процентное содержание этих клеток особенно резко увеличивается в течение четырех первых дней опыта.

Данные карิโอметрии и определения процентного содержания клеток, находящихся на различных стадиях функционального цикла, показывают, что начальный период вынужденной линьки связан со снижением секреторной деятельности супраоптических ядер. Однако, уже с 15 дня наступает отчетливо выраженная активация нейроцитов этого гипоталамического образования.

Паравентрикулярное ядро. Хронология изменений секреторной активности паравентрикулярных ядер при стрессорной линьке носит иной характер, чем в СО ядре. Данные табл. 1 показывают, что объем ядер нейроцитов этого гипоталамического образования начинает значительно возрастать уже со второго—четвертого дня после начала опыта и достигает максимума в период с 6 по 25 день. С 35 по 60 день объем клеточных ядер снижается до размеров, характерных для контрольных птиц.

Сходные изменения наблюдаются и в процентном содержании различных типов клеток у подопытных птиц в различные периоды стрессорной линьки. Из табл. 2 следует, что в первые дни опыта у птиц, подвергавшихся воздействию стрессорных раздражителей, резко возросло процентное содержание клеток Ia и Ib типов. Количество нейроцитов, интенсивно выводющих секрет, оставалось высоким в течение всего опыта. Содержание же в этом ядре клеток II и III типов, напротив, было низким.

Сопоставление описанных данных позволяет допустить, что в отличие от СО ядра, ПВ ядро у кур на вынужденную линьку уже с первых дней реагирует значительным повышением своей секреторной активности.

Аркуатное ядро (АЯ). У контрольных птиц на протяжении всего опыта клетки АЯ были относительно крупных размеров. У птиц же, подвергавшихся воздействию экстремальных раздражителей уже с первых дней опыта снизился объем клеточных ядер к 20 дню в четыре раза. С 25 дня размеры ядер начали увеличиваться и через 10—15 дней они достигли почти таких же размеров, как и у контрольных птиц.

Срединное возвышение (СВ). Микроскопические исследования показали, что у контрольных птиц на протяжении всего опыта в наружной зоне срединного возвышения содержалось относительно небольшое количество пылевидного нейросекрета. Небольшое количество его глыбок обнаруживалось и в гипоталамо-гипофизарном тракте. У подопытных кур на второй день в наружной зоне СВ и в гипоталамо-гипофизарном тракте встречались только единичные нейросекреторные гранулы, а на четвертые сутки здесь уже содержалось значительно больше пылевидного Гомори-положительного вещества. В последующие два дня в СВ не наблюдалось существенных изменений. Через 15 дней значительно увеличивается содержание нейросекреторного вещества в гипоталамо-гипофизарном тракте, но в СВ оно выявлено еще в незначительном количестве. На 25 и 35 день нейросекрет в значительных количествах накапливается в задней части наружной зоны СВ. В гипоталамо-гипофизарном тракте в это время заметно снижается содержание Гомори-положительной субстанции. С 45 дня и до конца наблюдений резко снижается количество нейросекрета во всех зонах срединного возвышения.

Задняя доля гипофиза. Для более полной характеристики функционального состояния гипоталамической нейросекреторной системы на различных стадиях стрессорной линьки дополнительно исследовали количественное содержание нейросекрета в основном его депо — задней доле

гипофиза. Микроскопические рольной серии на протяжении держалось относительно небольшим преимущественно в центральной зоне железы ее периферии. У птиц же под опыта в задней доле гипофиза росекрета, расположенного в тый день наблюдалось интенфиза в кровеносное русло. железзе заметно увеличивает капилляров. В последующие ри-положительного вещества в большом количестве депо 20—30 дней постепенно выв птиц в это время его знач области задней доли гипофиза:

Приведенные данные у нальной деятельности круп условий стрессорной линьки ловий светового режима, изменения в гипоталамусе п в организме гормонов гипоф за контроль процессов смен блюдений показывают, что дражителей уже на второй функция паравентрикулярной тории [6, 7], принимают у ности щитовидной железы т процессы смены и развития ванных экспериментов дей торной функции паравентри сопровождается значительн ской крови связанного с бел экстремальных раздражителей системы гипоталамус- рующей смену покровов.

У птиц в естественных : ны покровов строго череду протекает по окончании с между этими процессами с явление определяется осо контролирующих размнож под воздействием стрессор функции системы гипоталам денных нами исследований ных раздражителей быстро и супраоптических ядер, к множения [5].

Сопоставление приведе наблюдающаяся у птиц со множения и смены покров ного резкими изменениями но-солевого обмена.

гипофиза. Микроскопические исследования показали, что у птиц контрольной серии на протяжении всего опыта в задней доле гипофиза содержалось относительно небольшое количество нейросекрета, и он размещался преимущественно вокруг кровеносных капилляров. Кроме того, в центральной зоне железы его было относительно меньше, нежели по ее периферии. У птиц же подопытной серии на второй день после начала опыта в задней доле гипофиза содержалось небольшое количество нейросекрета, расположенного вокруг кровеносных капилляров. На четвертый день наблюдалось интенсивное выведение его из задней доли гипофиза в кровеносное русло. К шестому дню количество нейросекрета в железе заметно увеличивается и он располагается по ходу кровеносных капилляров. В последующие 19 дней количественное содержание Гомори-положительного вещества существенно не изменяется. На 35 день оно в большом количестве депонируется в задней доле гипофиза, но через 20—30 дней постепенно выводится из этого депо. Как и у контрольных птиц в это время его значительно меньше содержалось в центральной области задней доли гипофиза.

Приведенные данные указывают на глубокие сдвиги в функциональной деятельности крупно- и мелкоклеточных ядер гипоталамуса в условиях стрессорной линьки, индуцированной резкими изменениями условий светового режима, кормления и водно-солевого обмена. Эти изменения в гипоталамусе приводят к соответствующим сдвигам баланса в организме гормонов гипофиза и периферических желез, ответственных за контроль процессов смены покровов и размножения. Результаты наблюдений показывают, что в ответ на воздействие экстремальных раздражителей уже на второй день значительно повышается секреторная функция паравентрикулярных ядер, которые, по данным нашей лаборатории [6, 7], принимают участие в регуляции гормональной деятельности щитовидной железы птиц. Тиреоидные же гормоны контролируют процессы смены и развития покровов [1, 4]. Данные наших неопубликованных экспериментов действительно показали, что активация секреторной функции паравентрикулярных ядер при индуцированной линьке сопровождается значительным повышением содержания в периферической крови связанного с белками йода. Следовательно, под воздействием экстремальных раздражителей прежде всего резко повышается функция системы гипоталамус — гипофиз — щитовидная железа, контролирующей смену покровов.

У птиц в естественных условиях сезонные циклы размножения и смены покровов строго чередуются во времени. Полная линька обычно протекает по окончании сезона размножения. Такие же соотношения между этими процессами сохраняются и при стрессорной линьке, и это явление определяется особенностями работы гипоталамических ядер, контролирующих размножение и линьку. Стимуляция смены покровов под воздействием стрессорных раздражителей связана с угнетением функции системы гипоталамус — гипофиз — гонады. Результаты проведенных нами исследований показывают, что под воздействием стрессорных раздражителей быстро угнетается секреторная функция аркуатного и супраоптического ядер, которые у птиц контролируют процессы размножения [5].

Сопоставление приведенных нами данных позволяет заключить, что наблюдающаяся у птиц сопряженность в работе систем регуляции размножения и смены покровов сохраняется и в условиях стресса, вызванного резкими изменениями фотопериодизма, условий кормления и водно-солевого обмена.

Литература

1. Войткевич А. А. Перо птицы. М., 1962. 285 с.
2. Кнорре З. Д., Поленов А. Л., Пропп М. В. Гипоталамо-гипофизарная нейросекреторная система в различных фазах гормонального эстрального цикла: при постоянной течке и овариозктомии у крыс.— Арх. анат., гистол. и эмбр., 1969, 57, № 7, с. 17—26.
3. Майорова В. О. К методике выявления нейросекреторных гранул в нервных клетках гипоталамуса.— Арх. анат., гистол. и эмбр., 1960, 49, № 8, с. 101—108.
4. Новиков Б. Г. Періодичність зміни покривів у птахів та її експериментальний аналіз.— Наукові записки КДУ, 1974, 4, № 1, с. 229—255.
5. Новиков Б. Г., Руднева Л. М. Гипоталамические структуры, ответственные за регуляцию функции гонад.— Нейроэндокринные корреляции. Обнинск, 1968, с. 82—84.
6. Новиков Б. Г., Руднева Л. М. Функциональное состояние гипоталамо-гипофизарно-тиреоидной системы у птиц под влиянием аминазина.— Реф. инф. о законч. н.-и. работах. Киев, 1973, вып. VII, с. 16—17.
7. Новиков Б. Г., Руднева Л. М. Гипоталамические структуры, принимающие участие в регуляции тропных функций гипофиза.— Проблемы физиологии гипоталамуса, КГУ, 1973, вып. 7, с. 91—106.
8. Wakeling D. E. Induced Moulting. A Review of the Literature, Current Practice and Areas for Further Research.— World's Poultry Science Journal, 1977, 33, N 1, p. 12—20.

Кафедра цитологии, гистологии и биологии
развития Киевского университета

Поступила в редакцию
28.XI 1977 г.

S. M. Garmatina, B. G. Novikov, O. V. Danilova

STATE OF NEUROSECRETORY HYPOTHALAMIC NUCLEI AT FORCED MOULTING IN CHICKENS

Summary

Functional changes were studied in the macro- and microcellular hypothalamic nuclei system at the forced moulting in chickens induced by sharp changes in photoperiodism, conditions of feeding and water-salt exchange. It is established that the forced moulting is accompanied by the sharp oppression of hypothalamic structure controlling the reproductive function in chickens. The hypothalamus-hypophysis-thyroid gland system in the period of forced moulting and the development of coats, vice versa, transfers into the state of the high functional activity.

State University, Kiev

УДК 615.256.4:612.433.62:612.826.4:612.432

А. Г. Резников,

О ВОЗМОЖНОСТИ 4-НИТРО-3-ТРИФ ДЛЯ ОЦЕНКИ ГИПОТАЛАМО

Для оценки гормональной активности интерстициальных клеток менингеального гипоталамуса широко применяют флуоресцентный метод с использованием 4-нитро-3-трифторметил-5-гидрокситетрагидропиридина (НТФ). В то же время тестирование элементов гипоталамуса, гипофиза путем выработки гипотезы о том, что остается нерешенным, подход, применяемый до настоящего времени, в создании дефицита андрогенов гипоталамо-гипофизарная система гонадолиберина, лютеинизирующего (ФСГ) гормонов. Однако, химическая или лучевая обработка могут быть применены.

По предложению одного из авторов (А. Г. Резников), ранее был разработан метод тестирования гипоталамо-гипофизарной системы на применение нестероидных антагонистов гонадолиберина (флуоресцентный метод) с использованием тестостерона и, следовательно, оно препятствует проявлению в органах-мишенях [3, 9, 10] парата показана в клинике [11, 15]. При введении НТФ наблюдается значительное повышение содержания фармакологически активного гипоталамо-гипофизарного вещества, при непосредственном введении.

Мы изучали возможности использования резервов гипоталамуса.

М

Исследования проведены на крысах в период полового развития и практической формы патологии указаны в табл. 1. НТФ назначали внутрь 10—25 мг/кг ежедневно в течение 10 дней и на четвертый или шестой день брали первую утреннюю порцию мочи.