

© Пішак В.П., 2012

УДК 612.826.33

СТРУКТУРА І ФУНКЦІЇ ШИШКОПОДІБНОЇ ЗАЛОЗИ У ПТАХІВ

В.П.Пішак

Кафедра медичної біології, генетики та фармацевтичної ботаніки (зав. – чл.-кор. АПН України В.П.Пішак) Буковинського державного медичного університету, м. Чернівці

Шишкоподібна залоза (ШЗ) у птахів, як і в інших хребетних, причетна до адаптації організму щодо незвичних умов зовнішнього середовища. Проте у птахів цей орган має свої особливості і в першу чергу вони зумовлені тим, що в ньому поєднуються функції фоторецепції, біологічного "годинника" і ендокринної залози.

Виділяють дві основні форми ШЗ у птахів: 1) у вигляді конуса, розташованого між мозковими півкулями і мозочком; верхівка (ніжка) органа спрямована донизу, а основна – доверху; 2) у формі довгастої трубочки. Перший тип форми переважає у більшості видів птахів, другий – тільки в деяких видів (*Melopsittacus undulatus*, *Urupa epos* і *Picus viridis*).

Внутрішня поверхня ШЗ вистелена епендимоцитами, у стінці органа розміщені основні клітинні елементи – пінеалоцити. Ці клітини вступають у синаптичні контакти з внутрішніми нейроцитами з утворенням нейрофільних комплексів. Крім того, у ШЗ птахів виявлено сплетення нервових волокон, які нагадують нервові сплетення у холоднокровних хребетних [1, 2]. Отже, ШЗ у птахів не втратила фоторецепторних властивостей.

Основну масу ШЗ птахів утворює залозиста тканина, паренхіматозні клітини, що радіально розташовані навколо серединного просвіту. Форма цих клітин зірчаста, ядра поліморфні з чітким ядрцем. У цитоплазмі розташована велика кількість мітохондрій, добре розвинутий ендоплазматичний ретикулум та рибосоми. Верхівки клітин утворюють вузький ("шийковий") сегмент, від нього відходять одиничні довгасті відростки, які закінчуються поблизу серединного просвіту ШЗ. У відростках розта-

шовані мітохондрії та секреторні гранули. Залозиста тканина формує фолікули, які густо обплетені кровоносними судинами. Кожний фолікул оточений сіткою тонких нервових волокон. У стебельці ШЗ містяться тонкі і товсті стовбуроподібні утворення [3]. На кінці відростків утворюються мікроворсинки і війки. У шийковому сегменті беруть початок мікроканальці, які поступово формують складну систему трубочок у вигляді розгалуженої сітки. Отже, ШЗ птахів має проміжне положення між сенсорним (фоторецепторним) типом ШЗ, властивої земноводним, і залозистим органом нейроендокринного характеру, який притаманний ссавцям.

М. Ueck [3], спираючись на результати електронномікроскопічних досліджень, припускається думки щодо прямого, хоча й обмеженого впливу на ШЗ світлових подразників. Тому роль цього органа як рецепторного апарата у птахів має другорядне значення у порівнянні з функцією щодо синтезу мелатоніну.

У ШЗ птахів повністю відсутні нервові клітини. Іннервація органа здійснюється гілочками симпатичної нервової системи. Морфологічний аналіз показує, що тканина ШЗ зазнає сенсорних, нейральних і гуморальних впливів, які надходять з просвіту органа і периваскулярного простору. ШЗ птахів реагує на ритмічне зниження освітленості шляхом підвищення синтезу мелатоніну. Ритмічність утворення цього гормону може служити своєрідним датчиком циркадіанного ритму. Ефекту зміни освітлення чітко підпорядкований ритм активності N-ацетилтрансферази – одного з ферментів, які забезпечують ритм синтезу мелатоніну. P. Voisin et al. [4] обґрунтували положення, що ключову роль

у синхронізації цього циркадіанного ритму виконує норадреналін, який виділяється симпатичними нервовими закінченнями. Причому ефект відбувається через адренергічне гальмування активності N-ацетилтрансферази.

В умовах постійної темряви знижується амплітуда активності N-ацетилтрансферази, а зі зміною добового режиму освітлення настає зміщення і за фазою активності N-ацетилтрансферази [5]. Цікаво, що добова ритміка активності фермента швидко знижується з призупиненням впливу темряви і переходом до світла. Такого характеру зміни не залежать від зорового аналізатора, оскільки зберігаються при осліпленні експериментальних тварин [6]. Таке припущення підтверджено в дослідях на осліплених птахів з тривалим освітленням ділянки ШЗ. За таких умов суттєво зростає активність 3β -ол-стероїдегідрогенази- Δ^5 -ізомерази, 6β -гідроксилази, 17α -гідроксилази, 17β -редуктази і 20α -редуктази у тканині сім'яників. Зазначені ферменти необхідні для синтезу тестостерону, активність їх зростає при позасітківковій фоторецепції за участі ШЗ [7]. Отже, у птахів ШЗ функціонує і як сенсорний орган.

A.Oksche [8] спростовує твердження, що пінеалоцити птахів абсолютно позбавлені сенсорної функції і мають тільки секреторні властивості. У голубів ритм вмісту мелатоніну в крові повністю зникає при видаленні ШЗ і енукеації очей [9]. У наших дослідях [10] показано, що епіфізектомія у голубів призводить до гіпокаліємії, вірогідного збільшення градієнта калій еритроцитів / калій плазми крові і високого калійурезу. Після водного навантаження у птахів знижується екскреція натрію. За звичайного світлового режиму (12С:12Т) спостерігається чіткий ритм концентрації мелатоніну – вночі його рівень у залозі в 18,9 раза перевищує денні величини і в 5 разів переважає рівень у сироватці крові. Амплітуда ритму зменшується вдвічі при епіфізектомії і повністю зникає при двобічному видаленні очей [11].

У самців і самок перепілки (*Coturnix coturnix japonica*) у ШЗ активність N-ацетилтрансферази вночі приблизно вдвічі вища, ніж у світловий період доби [12]. Тому 70% нічного рівня мелатоніну крові – пінеального походження, 17% гормону синтезується сітківкою, 13% – мелатонін невідомого походження.

Досліди з вивчення фоторецепторних еле-

ментів у ШЗ та сітківці ока японської перепілки показали, що впродовж перших 30 діб після вилуплення вміст опсину становив $0,84 \pm 0,02$ нмоль в очах і $2,20 \pm 0,1$ нмоль у ШЗ. Рівень ретинальдегіду становив $4,6 \pm 0,5$ нмоль в епіфізі і $1,7 \pm 0,2$ нмоль у сітківці ока [13]. Вважається, що ШЗ містить два класи фоторецепторів – фоторецептори за типом палички і фоторецептори іншого характеру, тому цей орган є важливою структурою у здійсненні позасітківкової фоторецепції [7].

Тканина ШЗ здатна реагувати на зміну ритму освітлення не тільки *in vivo*, але й *in vitro*. Так, при культивуванні тканини ШЗ поза організмом у перфузійне середовище виділяється мелатонін відповідно до зміни режиму освітлення впродовж 16 діб [14], хоча поступово його концентрація зменшується. Це свідчення ендогенного характеру циркадіанного ритму.

Підтверджено, що не тільки освітленість, а і надходження до клітин іонів Ca^{2+} регулює синтез мелатоніну, а вплив зазначених чинників відбувається через цАМФ. Сенсорні властивості ШЗ птахів характеризуються не тільки певною реакцією на світлові подразнення. Цей орган функціонує як самостійний магнітний датчик, оскільки електрична активність пінеалоцитів зазнає модифікаційного впливу інверсією магнітного поля [15]. Отже, після усунення нервальної зв'язки (хімічним чи хірургічним шляхом) у ШЗ зберігається автономність процесів з магнітної чутливості.

Цікаво, що ШЗ у птахів, на відміну від ссавців, не має суттєвого впливу на функцію щитоподібної залози. У дорослих голубів Т4 плазми крові, які концентрують Т3 та вільний Т4, не зазнає змін ні після епіфізектомії, ні в умовах перебування птахів у різних світлових режимах [16]. Очевидно, що у птахів циркадіанна функція щитоподібної залози має інший характер або інші шляхи регуляції і меншою мірою залежить від прямих ефектів ШЗ.

Іншою відмінною рисою циркадіанної організації у птахів є більше ніж у ссавців розташування у структурах головного мозку мелатонінових рецепторів, зокрема вони поширені в ділянках, що сприймають зорові і слухові сигнали, у структурах лімбічної системи. Отже, мелатонін у птахів здійснює вплив на сенсорні системи мозку [17].

У птахів, як і в ссавців, зберігається антиго-

надотропний ефект ШЗ. Так, молоді птахи під впливом стимулювального чинника (18С:6Т) на пінеалоцити досягають статевої зрілості швидше на один рік [18].

Література

1. Пішак В.П. Шишкоподібне тіло у нижчих хребетних / Пішак В.П. – Чернівці, 2002. – 126 с.
2. Korf H.W. Sensory and central nervous elements in the avian pineal organ / H.W.Korf, I.Vigh-Teichmann // *Ophthalm. Res.* – 1984. – Vol. 16, № 1-2. – P. 96-101.
3. Ueck M. Zur ultrastruktur der Epiphysis cerebri der Vogel / M.Ueck // *Zool. Auz.* – 1970. – Supp. 33. – S. 509-518.
4. Voisin P. α_2 -adrenergic regulation of arylalkylamine N-acetyltransferase in organocultured chick modulation of experimentally stimulated enzyme activity / P.Voisin, Ch.Martin, J.P.Collin // *J. Neurochem.* – 1987. – Vol. 49, № 5. – P. 1421-1426.
5. Regulation of pineal rhythms in chickens: photoperiod and dark-time sensitivity / S.Binkley, J.L.Stephens, J.B.Riebman, K.B.Reilly // *Gen. and Comp. Endocrinol.* – 1977. – Vol. 32, № 4. – P. 411-416.
6. Regulation of pineal rhythms in chickens: refractory period and nonxusal light perception / S.Binkley, S.E.Macbrids, D.C.Klein, Ch.L.Charlies // *Endocrinology.* – 1975. – Vol. 96, № 4. – P. 848-853.
7. Pineal role in the duck extraretinol photoreception / N.Hisano, D.P.Cardinali, J.M.Rosner [et al.] // *Endocrinol.* – 1972. – Vol. 91, № 5. – P. 1318-1322.
8. Oksche A. Photoneuroendocrine aspects of the pineal organ. Phylogeny and ontogeny / A.Oksche // *Neuroendocrinol. Lett.* – 1985. – Vol. 7, № 3. – P. 125.
9. Foa A. Contribution of the pineal gland and retinae to the circadian rhythms of circulating melatonin in pigeons / A.Foa, M.Menaker // *Monij. Zool. Ital.* – 1988. – Vol. 22, № 4. – P. 536-537.
10. Пішак В.П. Функциональные связи эпифиза и почек у позвоночных: автореф. дисс. на соискание науч. степени д. мед. н.: спец. 14.00.17 "Нормальная физиология" / В.П.Пішак. – К., 1985. – 33 с.
11. Пішак В.П. Шишкоподібне тіло і біохімічні основи адаптації / Пішак В.П. – Чернівці, 2003. – 152 с.
12. Preslock J.P. Photoperiodic and gonadal steroid regulation of pineal hydroxyindole-O-methyl transferase and N-acetyl transferase in *Coturnix guail* / J.P.Preslock // *Life Sci.* – 1975. – Vol. 17, № 8. – P. 1227-1232.
13. A comparision of some photoreceptor characteristics in the pineal and retina. I. The Japanese quail (*Coturnix coturnix*) / R.G. Foster, J.I.Schalken, A.M.Timmers, W.J.De Grip // *J. Comp. Physiol. A.* – 1989. – Vol. 165, № 4. – P. 553-563.
14. Cockrem J.F. Circadian rhythms of melatonin secretion from the pineal gland of the Japanese quail / J.F.Cockrem, B.K.Follett // *End. Soc. Austral. Proc.* – 1984. – Vol. 27. – P. 23.
15. Demaine C. The avian pineal gland as an independent magnetic sensor / C.Demaine, P.Semm // *Neurosci. Lett.* – 1985. – Vol. 62, № 1. – P. 119-122.
16. Rintamaki H. The effect of pinealectomy on plasma levels of thyroid hormones in pigeons reared under different photoperiods / H.Rintamaki, H.Reijonen, R.Hissa // *Comp. Biochem. and physiol.* – 1985. – Vol. 82, № 1. – P. 97-100.
17. Melatonin receptors in chick brain: Characterization and localization / S.A.Rivkees, V.M.Cassone, D.R.Weaver, S.M.Reppert // *Endocrinology.* – 1989. – Vol. 125, № 1. – P. 363-368.
18. Balasubramanian K.S. Effect of pinealectomy and photoperiodism in the reproduction of indian weaver birds. *Ploceus philippinus* / K.S.Balasubramanian, R.N.Saxena // *J. Exp. Zool.* – 1973. – Vol. 185, № 3. – P. 333-340.

Bukovinian State Medical University (Chernivtsi)

Надійшла 26.01.2012 р.