

УДК 597.585.1 : 597—114 : 597—154.343

**ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГИПОФИЗА САМОК
БЫЧКА-КРУГЛЯКА (*Gobius melanostomus* Pallas)
В СВЯЗИ С ТИПОМ НЕРЕСТА**

Е. Б. Моисеева

При исследованиях гипофиза бычка-кругляка, представителя морских порционнно нерестящихся рыб, проводившихся ранее, были выявлены клетки гипофиза, выполняющие гонадотропную функцию, и прослежены их изменения в период роста и созревания половых желез (Моисеева, 1969).

Поскольку в течение длительного нерестового сезона (апрель — август — сентябрь) самки многократно участвуют в нересте, выметывая до 5—6 порций икры (Куликова, Фандеева, 1975), интересно было выяснить особенности функционирования гонадотропных элементов у самок в течение всего периода нереста — после вымета первой, последующих и последней порции, — а также попытаться количественно оценить уровень активности железы в этот период.

Для того чтобы глубже и разностороннее охарактеризовать функциональное состояние самок в течение нерестового периода, были использованы не только гистологические методы, но и методы весового и иммунологического анализов (Моисеева, 1972; Апекин и Моисеева, 1971, 1973).

Материал собирали в апреле — июле и сентябре 1970 г. в Казантипской бухте Азовского моря в районе пос. Новоотрадное. Рыб, предназначенных для гистологического и иммунологического исследования, подвергали полному ихтиологическому анализу (Правдин, 1966). Кроме того, для рыб каждой анализируемой стадии зрелости определяли средний гоносоматический индекс (процентное отношение массы половых желез к массе тушки).

Гипофизы с мозгом и половые железы бычков фиксировали в жидкости Буэна. Срезы толщиной 4—5 мкм окрашивали по ранее описанным методикам (Моисеева, 1969).

Антигенный состав гипофиза исследовали на ацетонированных железах, взятых от рыб длиной 90—95 мм, в опытах иммунодиффузии по Оухтерлони¹. Использовали иммунную сыворотку, полученную от кроликов на гипофизы самок IV, IV—V стадий зрелости и истощенную железами неполовозрелых бычков. Методики получения и истощения антисыворотки, постановки опытов и оценки их результатов описаны ранее (Апекин и Моисеева, 1971, 1973). Для гистологического и имму-

¹ Иммунологическое исследование гипофиза самок кругляка в течение нерестового сезона проведено при непосредственном участии и под руководством В. С. Апекина, за что я приношу ему искреннюю благодарность.

нологического исследования использован материал от 58 самок бычка-кругляка.

Весовой анализ гипофиза выполнен на 757 ацетонированных желез, взятых от самок размером 80—85 и 90—95 мм в мае и июле 1970 г. Исследовали изменения средней массы гипофиза и степени развития в нем зоны гонадотропных элементов (показатель A) у бычков $VI-III_n$, $VI-IV_n$, $VI-IV-V_n$ и $VI-V_n$ стадий зрелости. Методики взятия и обработки гипофизов для весового анализа изложены ранее (Моисеева, 1972).

Проведенное ранее исследование гипофизов неполовозрелых и половозрелых бычков показало, что гонадотропную функцию выполняют базофильные клетки мезоаденогипофиза I типа. В преднерестовый период по мере роста и развития половых желез признаки функциональной активности гонадотропных элементов нарастают. В цитоплазме клеток появляются и накапливаются ШИК- и гомориположительные гранулы. Параллельно этому наблюдаются картины выведения гранул в цитоплазматические отростки клеток и голокриновой секреции ряда элементов (Моисеева, 1969).

Гипофизы, взятые у самок в начале, середине и конце нерестового сезона, по своей морфологии мало отличаются друг от друга и от гипофизов рыб, выловленных в преднерестовый период. В гипофизах нерестящихся самок присутствует большое количество активных (судя по морфологическим признакам) гонадотропных элементов. Их зона в аденогипофизе по-прежнему велика и не уменьшается, как у рыб в преднерестовом состоянии. В цитоплазматических отростках многих срединных и периферических элементов и в самих клетках наблюдаются различные количества секреторных гомори-, ШИКположительных гранул (рис. 1, а), а также и некоторые признаки истощения базофильных клеток I типа. По периферии мезоаденогипофиза и на границе мезо- и метааденогипофиза можно видеть небольшое число пустот, образовавшихся в результате голокринии клеток. Ядра отдельных гонадотропных элементов приобретают неправильные очертания, становятся бороздчатыми, сморщенными. В таком состоянии гипофиз остается практически в течение всего нерестового сезона.

В яичниках рыб, взятых в начале и середине нерестового сезона и находящихся на одинаковых стадиях зрелости, визуальный и гистологический анализы также не обнаруживают заметных различий. Исключение составляет лишь гоносоматический индекс, величина которого от начала к концу нерестового сезона у проанализированных рыб снижалась. Так, ГСИ бычков, пойманных в апреле, был равен 4,65% (стадия зрелости половых желез $VI-III_1$), в мае—3,97% (стадия зрелости $VI-III_2$), июне—1,24% (стадия $VI-III_n$), июле—1,71% (стадия $VI-III...n$).

Гистологическая картина яичников рыб, выметавших порцию икры в течение нерестового сезона, практически не изменяется. На срезах половых желез бычков $VI-III_n$, $VI-IV_n$ стадий зрелости можно видеть лопнувшие фолликулы, ооциты фазы вакуолизации и начала накопления желтка, а также яйцеклетки с большим количеством желтка (рис. 1, б). После вымета второй и последующих порций яиц гонады имеют такой же состав половых клеток, как и после первого икрометания (по данным Г. Соловьевой).

После вымета последней порции икры признаки истощения базофилов мезоаденогипофиза I типа усиливаются. Это проявляется в возрастании рыхлости железистой паренхимы аденогипофиза в увеличении количества пустот и в появлении базофильного секрета на границе

мезо- и метааденогипофиза. Гонадотропные элементы слабо окрашиваются паральдегидфуксином и реактивом Шиффа, в их цитоплазме остается мало секреторных гранул. Ядра многих базофильных клеток становятся бороздчатыми. Ядерные структуры в них плохо выражены (рис. 2, а).

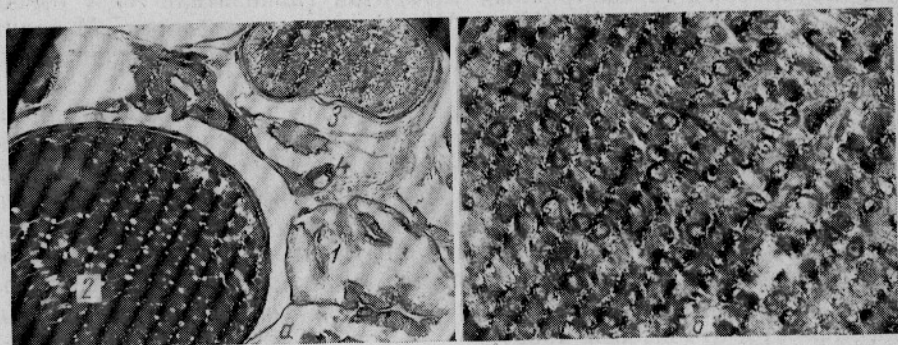


Рис. 1. Участки мезоаденогипофиза и яичника самки, выметавшей первую порцию яиц:

а — в цитоплазме гонадотропных элементов наблюдаются различные количества секреторных гранул (паральдегидфуксин, азокармин; об. $\times 90$, ок. $\times 6$); 1 — фолликулярные оболочки выведенных яйцеклеток; 2 — ооцит с большим количеством желтка; 3 — ооцит фазы первичного накопления желтка; 4 — ооцит периода протоплазматического роста (смесь Маллори, об. $\times 9$, ок. $\times 6$; б — ооцит.

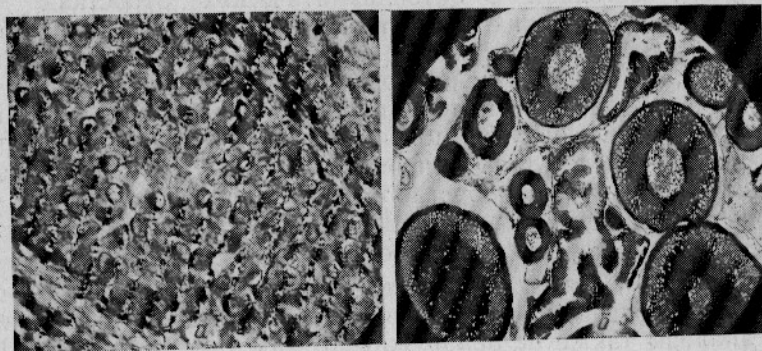


Рис. 2. Участки мезоаденогипофиза и яичника самки, выметавшей последнюю порцию яиц:

а — в цитоплазме гонадотропных элементов содержится мало секреторных гранул, ядра многих клеток имеют неправильную форму с продольной бороздой вдоль длинной оси ядра (паральдегидфуксин, азокармин; об. $90\times$, ок. $6\times$); б — ооциты периода протоплазматического и начала трофоплазматического роста (фаза вакуолизации) (железный гематоксилин, об. $x9$, ок. $x6$).

Гоносоматический индекс у окончательно отнерестившихся рыб еще более снижается. У рыб, выловленных в сентябре с гонадами в VI—II и VI—II—III стадиях зрелости, он достигает 0,87 и 0,91% соответственно. Состав половых клеток в яичниках бычков, выметавших последнюю порцию икры, представлен ооцитами периода протоплазматического роста и начала трофоплазматического роста (фаза вакуолизации) (рис. 2, б).

Через небольшой промежуток времени яичники переходят в III стадию зрелости. В цитоплазме яйцеклеток появляются и начинают накапливаться желточные гранулы. Зимуют самки с гонадами в III, III—IV стадиях зрелости.

В гипофизах рыб, выловленных осенью (конец сентября—октябрь), признаки истощения гонадотропных элементов почти полностью исчезают. Базофильные клетки мезоаденогипофиза I типа напоминают аналогичные клетки гипофиза бычков, выметавших порцию яиц, а также рыб в преднерестовом состоянии.

Таким образом, истощение гонадотропных элементов у длительно и порционно нерестящихся самок бычка-кругляка наблюдается лишь у окончательно отнерестившихся бычков и продолжается недолго.

Данные, полученные в опытах иммунодиффузии, подтверждаются результатами гистофизиологического исследования. Из рис. 3, иллюстрирующего результаты опыта, в котором сравнивали реакции гипофизов бычков, пойманных в начале (май, стадия зрелости VI—III₂), середине

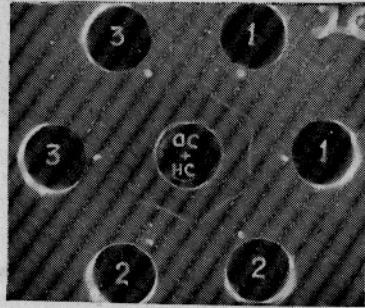


Рис. 3. Сравнение реакции гипофизов бычков с гонадами в VI—III_n стадии зрелости, взятых в начале (1), середине (2) и в конце (3) нерестового сезона с истощенной антисывороткой, ас+ис — антисыворотка против гипофизов рыб IV, IV—V стадий зрелости, истощенная гипофизами неполовозрелых бычков (150 желез на 1 мл ас).

(июль, стадия — VI—III_n) и конце (сентябрь, стадия — VI—II) нерестового сезона, видно, что железы рыб, взятые в начале и середине нерестового сезона, реагируя с истощенной антисывороткой, образуют отчетливую подосу, тогда как гипофизы окончательно отнерестившихся бычков не дают видимой преципитации.

О значительном уровне гонадотропных веществ в гипофизах самок кругляка, сохраняющемся в течение длительного времени, говорят также и результаты количественной оценки состояния желез. Анализ реакции преципитации показал, что доля преципитатов, связанных с гонадотропной активностью, в гипофизе самок с гонадами в VI—III стадии зрелости в отличие от гипофиза текущих рыб уменьшается недостоверно ($16,3 \pm 1,9$ по сравнению с $17,8 \pm 1,2$) и значительно выше чем у рыб на III стадии зрелости ($10,7 \pm 1,4$).

Значения массы гипофиза и степени развития в нем зоны гонадотропных элементов (показатель А) у одноразмерных самок, взятых в мае и июле, несколько снижаются от начала к середине нерестового сезона у рыб во всех проанализированных стадиях зрелости. По-видимому, это снижение связано с определенным истощением гипофиза в процессе активного функционирования на протяжении нерестового сезона, хотя, как уже отмечалось выше, гистологическим анализом не обнаружено заметных признаков истощения гонадотропных элементов в это время. Несмотря на снижение весовых показателей гипофиза, в целом степень развития гонадотропной зоны в гипофизах рыб на всех рассмотренных стадиях зрелости составляет примерно 50—60% от массы гипофиза на данной стадии половой зрелости (рис. 4).

Таким образом, данные количественной оценки состояния гипофиза самок кругляка подтверждают результаты гистофизиологического исследования и свидетельствуют о высокой функциональной активности железы в течение нерестового периода.

Из приведенных выше данных видно, что в гипофизах самок бычка-кругляка как после вымета первой, так и после выведения последующих порций яиц, т. е. практически в течение всего нерестового сезона, наблюдаются большие количества функционально активных гонадотропных элементов. Аналогичное явление было отмечено для желез раз-

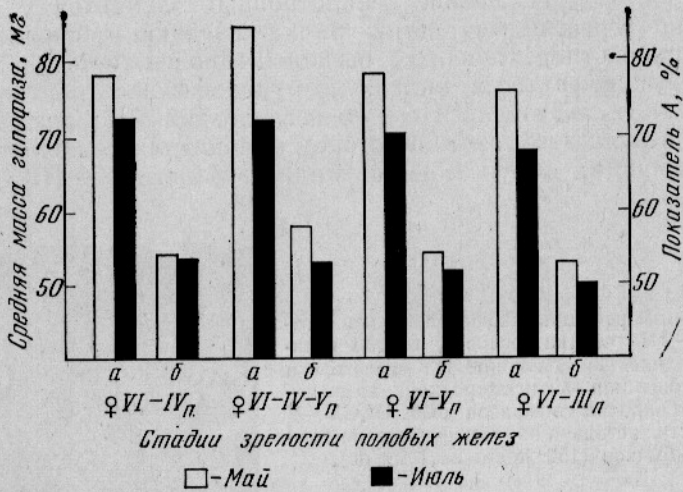


Рис. 4. Сравнение значений средней массы гипофиза (а) и степени развития в нем гонадотропной зоны (показатель А) (б) у самок длиной 90—95 мм, взятых в начале и середине нерестового сезона.

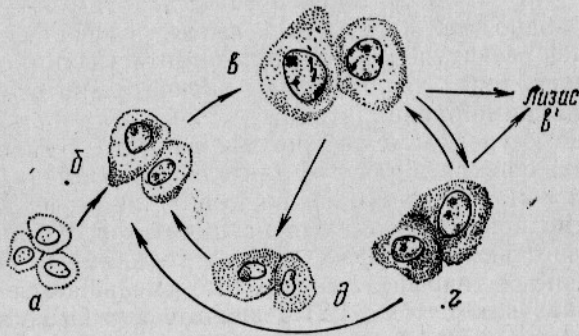


Рис. 5. Схема секреторного цикла гонадотропных элементов бычка-кругляка (об. $\times 90$, ок. $\times 10,5$).

ных видов порционно нерестящихся рыб: карпа, сазана, вьюна, аральского леща, мешкожаберного сома (Гербильский, 1947; Казанский, 1949; Sundararaj; 1959). Многие авторы, кроме того, указывают, что отмеченная морфофункциональная особенность гипофиза присуща также рыбам, потенциально способным к порционному нересту, но в силу исторически сложившихся условий обитания нерестующих только раз в течение сезона размножения (Казанский, 1949; Батальянц, 1969; Федоров, 1971). Таким образом, по-видимому, отмеченная особенность гипофиза самок кругляка характерна для порционно нерестящихся рыб и связана, вероятно, с регулированием роста и созревания многих последовательно развивающихся порций яиц.

Способность гипофиза бычка-кругляка в течение длительного периода секретировать гонадотропные факторы обусловлена особен-

ностями секреторного цикла базофильных клеток мезоаденогипофиза I типа. На основании анализа гипофиза самок в течение нерестового сезона, а также ранее полученных данных об особенностях его функционирования в преднерестовый период (Моисеева, 1969) можно представить вероятную схему секреторного цикла гонадотропных элементов (рис. 5).

Базофильные клетки мезоаденогипофиза I типа развиваются из малодифференцированных элементов гипофиза неполовозрелых бычков (а). В процессе дифференцировки и развития (III, IV, V стадии зрелости гонад перед первым нерестом и в течение нерестового сезона) они проходят фазы б, в, г секреторного цикла, которые характеризуют определенные уровни активности клеток и различаются главным образом по степени грануляции и дегрануляции цитоплазмы, а также по форме и размерам ядер. Часть клеток по мере формирования и вымета последовательных порций икры подвергается голокриновому перерождению (в), а после окончательного нереста (стадии зрелости VI—II, VI—II—III) — кратковременному истощению (д). Нередко из состояния г клетки переходят в состояние б, минуя фазу истощения д.

Характерно, что гонадотропные элементы гипофиза проходят через указанные фазы асинхронно. В результате этого в гипофизе рыб в течение всего нерестового сезона никогда не наблюдается дружного запасаения секреторных гранул в цитоплазме базофилов I типа или массовой дегрануляции и бурной голокринии, как в гипофизе одновременно нерестящегося бычка-мартовика (Моисеева, 1970).

Голокриния как способ секреции железистых клеток, по-видимому, в значительно меньшей степени свойственна гипофизу кругляка, чем гипофизу мартовика (Моисеева, 1970) и других одновременно нерестящихся видов рыб (Гербильский, 1947; Pickford & Atz, 1957). По-видимому, здесь преобладают апокриновый и мерокриновый типы секреции. Эту особенность гипофиза кругляка, вероятно, можно объяснить экономным расходом и продуцентов гормонов, что связано с необходимостью их длительного функционирования. Об этом свидетельствуют и результаты количественной оценки состояния гипофиза самок в течение нерестового сезона. Как было показано выше, все проанализированные показатели (масса гипофиза, степень развития в нем зоны гонадотропных элементов, уровень преципитатов, связанных с гонадотропной функцией) у самок, выметавших первую и последующие порции яиц, имеют высокие значения.

Выводы

Таким образом, на основании выявленных гистофизиологических особенностей гипофиза бычка-кругляка и данных количественной оценки его функционального состояния в течение нерестового периода можно предположить, что процессы синтеза и секреции гонадотропинов у данного вида рыб протекают параллельно, что обуславливает развитие и выведение многих последовательно развивающихся порций яиц.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Апекин В. С. и Моисеева Е. Б. Исследование антигенного состава гипофиза бычка-кругляка (*Gobius melanostomus*) в связи с половым циклом. — «Журнал эволюции, биохимии и физиологии», 1971, т. 7, № 6, с. 580—584.
- Апекин В. С. и Моисеева Е. Б. Изменения антигенного состава гипофиза бычка-кругляка (*Gobius melanostomus*) в связи с половым циклом. — «Журнал эволюции, биохимии и физиологии», 1973, т. 9, № 1, с. 56—64.

- Баранникова И. А. Гистология и гонадотропная функция у осетровых различных внутривидовых биологических групп. Автореферат диссертации на соискание ученой степени канд. биол. наук. Л., 1955.
- Батальянц К. Я. Анализ функции гипофиза сельди (*Clupea harengus* L.) в связи с явлением сезонных нерестовых сообществ.— В кн.: «Биологические исследования морей Северо-Восточной Атлантики».— «Труды АтлантНИРО», 1969, вып. 29, с. 130—147.
- Гербильский Н. Л. Гонадотропная функция гипофиза у костистых и осетровых.— «Труды лаборатории основ рыбоводства», 1947, т. 1, с. 25—95.
- Казанский Б. Н. Особенности функции яичников и гипофизов у рыб с порционным икротетанием.— «Труды лаборатории основ рыбоводства», 1949, т. 2, с. 64—121.
- Куликова Н. И., Фандеева В. Н. О порционности икротетания азовского бычка-кругляка (*Gobius melanostomus* Pall.). Статья опубликована в настоящем сборнике.
- Моисеева Е. Б. Морфофизиологическая характеристика гипофиза бычка-кругляка (*Gobius melanostomus* Pall), в связи с репродуктивным циклом.— «Архив анатомии, гистологии и эмбриологии», 1969, т. 56, № 3, с. 89—96.
- Моисеева Е. Б. Морфофизиологическое исследование гипофиза бычка-мартовика (*Gobius batrachosephalus* Pallas) в связи с репродуктивным циклом.— «Вопросы ихтиологии», 1970, т. 10, № 3, (62), с. 420—433.
- Моисеева Е. Б. Изменения веса гипофиза как показателя его функционального состояния на разных этапах полового цикла бычка-кругляка (*Gobius melanostomus* Pall.)— «Вопросы ихтиологии», 1972, т. 12, вып. 5 (76), с. 875—879.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М., «Пищевая промышленность», 1966. 376 с.
- Федоров К. Е. Типы секреторных клеток гипофиза и анализ состояния гонадотропов в связи с уточнением характера икротетания у черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum).— «Архив анатомии, гистологии и эмбриологии», 1971, т. 61, № 10, с. 98—107.
- Pickford & Atz J. W. The Physiology of the Pituitary Gland of Fishes. New York Zoological Society, N. Y., 1957, 680 p.
- Sundararaj, B. I. A study on the correlation between the structure of the pituitary gland of the Indian catfish *Heteropneustes* and the seasonal changes in the ovary. *Acta Anat.*, 1959, 37, 47—80.

Functional peculiarities of the hypophyses of females of the round goby (*Gobius melanostomus* Pall.) with regard to types of spawning

E. B. Moiseeva

SUMMARY

The functional condition of the hypophyses (pituitary gland) of females of the round goby was investigated within the spawning season (4—6 months) using the methods of histophysiological, immunological and weight analyses.

It was ascertained that the peculiar characteristics of the hypophyses of fish caught after the first, second and subsequent batches of eggs were spawned was the presence of a great amount of gonadotropic elements which, judging from their morphological signs, were highly active. A lack of gonadotropic elements was observed only at the end of the spawning season when the last batch of eggs was released.

The data obtained in the immunodiffusional experiments support the finding of the histophysiological investigation. The experiments conducted with exhausted immune sera show that hypophyseal antigens associated with the gonadotropic function are not available in spent females whereas they are distinctly exposed in the hypophyses of specimens which released a regular batch of eggs.

The weight analysis of the functional condition of the hypophysis indicates a high level of gonadotropic elements in the gland within the entire spawning season (50—60% from the mean weight of the hypophysis).

The functional peculiarities revealed are associated with the development of females of the round goby and spawning by many stages which is characteristic for the species.