

Summary

The sexual cycle of Polar cod is histologically analysed. The duration of same maturation stages is different in males and females. In spent females gonads are at stage VI—II in February—May, while they are at stage II in first-time maturing females. In June—November gonads of females from both groups are at stage III. The vacuolation phase of the oocyte cytoplasm of the older generation lasts from June to August, the phase of the primary deposition of yolk is observed in September, the phase of intensive trophoplasmatic growth lasts from October to November. In December—January gonads of females reach stage IV which lasts till the breeding season. Eggs are spawned in a single batch. After spawning the process of atresia in the residual eggs and empty follicle membranes is very extensive and not completed by the next spawning season. In spent males gonads are at stage VI—II from February to May, while they are at stage II in first-time maturing males. Gonads of males from both groups are at stage II in June—September, at stage III in October—November, at stage IV in December and at IV—V and V in January—February. Morphological traces of the previous spawning (gaps in ampullas, thicker membrane and interampulla streaks) can be seen in testicles till July.

УДК 597—114 : 597.442

**ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ГИСТОФИЗИОЛОГИЯ ГИПОФИЗА  
САЙКИ (BOREOGADUS SAIDA LEP.) БАРЕНЦЕВА МОРЯ  
В ГОДОВОМ ЦИКЛЕ**

**О. Л. Христофоров**

Исследование особенностей гормональной регуляции жизненных функций у сайки (*Boreogadus saida* Lep.) представляет интерес в связи с обитанием этого вида при очень низких температурах воды (от минус 1,8 до плюс 3,5°С), при которых протекают все фазы годового цикла, включая нагул (май—август), нерестовую миграцию, совпадающую по времени с наиболее интенсивным гаметогенезом (сентябрь—январь) и тотальный нерест (январь—февраль). В настоящей работе рассматриваются строение гипофиза сайки, динамика активности различных типов клеток дистальной доли гипофиза у этого вида в годовом цикле и в связи с возрастом рыб.

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

Материал собран в Баренцевом и Белом морях в течение 1970—1977 гг. Гистологически изучены гипофизы 20 неполовозрелых, 120 половозрелых (впервые и повторно созревающих), 35 старых стерильных особей сайки. Гипофиз с мозгом фиксировали в жидкостях Буэна, Буэна-Холланда с сулемой, Гелли и далее обрабатывали по обычной гистологической методике. Срезы окрашивали азаном по Гейденгайну, трихромным методом по Клевеланд—Вольфу, свинцовым гематоксилином по МакКонею, паральдегид-фуксином по Гомори—Габу с докраской азокармином; кроме того, применяли ШИК-реакцию. Основ-

ные типы железистых клеток идентифицированы на основе гистохимических, гистофизиологических и топографических критериев (Schreibman et al., 1973, Holmes, Ball, 1974). Состояние железистых клеток оценивали по цитоморфологическим показателям; известно, что функциональная активность клеточных элементов гипофиза и других эндокринных желез выражается морфологически в определенных изменениях формы, объема и положения ядра, количества цитоплазмы и секреторных гранул (Монастырская, 1974; Holmes, Ball, 1974; и др.). Гипофизы для карิโอметрического исследования фиксировали в жидкости Буэна. На препаратах гипофиза каждой рыбы измеряли большой и малый диаметры ядер 100 клеток определенного типа, объемы ядер определяли по формуле эллипсоида вращения и далее статистически рассчитывали средние для группы особей значения объемов ядер клеток и достоверность различий между группами.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Строение гипофиза сайки.** Описаны лишь отдельные стороны микроскопической анатомии гипофиза представителей семейства тресковых (Herring, 1908, 1913; Bargman, 1953; Ortman, 1961; Lederis, 1962; Lafaurie, Renee, 1972). В многочисленных исследованиях физиологическими методами доказано присутствие в аденогипофизе тресковых гонадотропного, тиреотропного, пролактиноподобного, соматотропного, кортикотропного и меланотропного гормонов, однако ни в одной из работ, кроме кратких данных о цитологических особенностях гипофиза мерлузы — *Merluccius merluccius* L. (Lafaurie, Renee, 1972), нет четких сведений о локализации в гипофизе тресковых рыб клеток, ответственных за секрецию каждого из гормонов. Это затрудняет изучение у них динамики тропных функций гипофиза.

Нами установлено, что по строению и локализации клеток гипофиз сайки очень похож на гипофиз пикши, трески, мерланга, наваги и налима. На значительном протяжении он прилегает дистальной частью к основанию промежуточного мозга и может быть отнесен к платибазальному типу (рис. 1). Гипофиз вытянут в назо-каудальном направлении, так что про-, мезо- и метааденогипофиз расположены последовательно, как и у других примитивных филогенетически древних рыб. Дно воронки несколько вдается в нейрогипофиз, корни которого наиболее развиты в области метааденогипофиза.

Проаденогипофиз содержит три типа клеток. Пролактиновые клетки (эритрозинофильные) составляют основную массу этого отдела; они собраны в извилистые тяжи. Кортикотропные клетки (избирательно воспринимающие свинцовый гематоксилин) располагаются группами по росто-дорзальному краю проаденогипофиза и на границе между про- и мезоаденогипофизом, причем клетки, расположенные росто-дорзально, содержат в цитоплазме паральдегид-фуксин- и ШИК-положительные гранулы, а клетки между про- и мезоаденогипофизом лишены таких гранул. Диморфизм кортикотропов у сайки представляет интерес в связи с предположением (Follenius, Dubois, 1975) о наличии у некоторых видов рыб двух типов кортикотропных клеток.

Мезоаденогипофиз содержит три типа клеток. Соматотропные клетки (азокарминофильные) лежат группами в центральной и дорзальной зонах мезоаденогипофиза. Тиреотропные клетки (базофилы, избирательно реагирующие в эксперименте на воздействие тиомочевинной и тироксином (Христофоров, 1977), функционально активные уже у ювенальных рыб) расположены группами полисадно вдоль корней нейрогипофиза в периферических зонах мезоаденогипофиза и наибо-

лее многочисленны в дорзо-каудальной части этого отдела. Гонадотропные клетки (базофилы, выявляющиеся лишь у созревающих и половозрелых рыб и резко изменяющиеся при нарушении функции гонад) лежат разбросанно преимущественно в вентральной зоне мезоаденогипофиза.

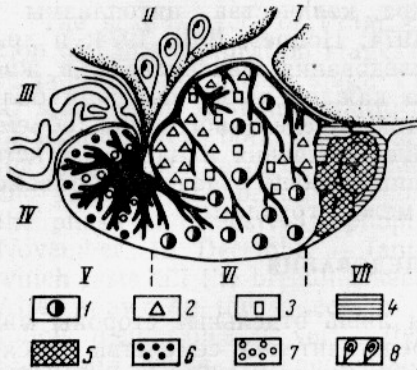


Рис. 1. Схема расположения различных типов клеток в гипофизе сайки:

I — воронка; II — гипоталамус, III — сосудистый мешок; IV — нейрогипофиз; V — метааденогипофиз; VI — мезоаденогипофиз; VII — проаденогипофиз. Клетки: 1 — гонадотропные; 2 — тиреотропные; 3 — соматотропные; 4 — кортикотропные; 5 — пролактиновые; 6 — меланотропные; 7 — участвующие в осморегуляции; 8 — область лагерального ядра, связанная с регулирующей гонадотропной функцией гипофиза.

Метааденогипофиз содержит два типа клеток. Меланотропные клетки (избирательно окрашивающиеся свинцовым гематоксилином) лежат чаще в стороне от корней нейрогипофиза, тогда как клетки, участвующие у костистых в осморегуляции (ШИК-положительные), лежат поляризованно вдоль корней нейрогипофиза. Предполагается, что крупные нейросекреторные клетки, расположенные в каудо-латеральной области латерального ядра гипоталамуса (см. рис. 1), у сайки, также как у других видов костистых (Peter, 1970 и др.), участвуют в регуляции гонадотропной функции гипофиза. Функциональное состояние этих клеток латерального ядра у сайки значительно изменяется на протяжении полового цикла; в преднерестовый период в их цитоплазме появляются вакуоли, а у стерильных рыб они представлены гигантскими полиморфноядерными клетками.

**Гистофизиология гипофиза сайки.** Неполовозрелые особи. У неполовозрелых особей сайки (годовиков) размеры всех типов железистых клеток и их ядер мельче, чем у половозрелых. Гонадотропные клетки хромобобны. Тиреотропные клетки, напротив, круглоглазочно содержат в цитоплазме паральдегид-фуксин-положительные гранулы и являются единственным типом базофильных клеток в гипофизе. С июня по август тиреотропы вытянутые, имеют небольшое количество цитоплазмы и секреторных гранул. Ядро обычно овальной формы, расположено в апикальной или центральной зонах клетки. В ноябре высота клеток уменьшается, они становятся шире, чем летом, возрастает количество секреторных гранул в цитоплазме. Ядро становится округлым и располагается в центре клетки. В декабре — январе форма клеток не изменяется, но наблюдается незначительная дегрануляция цитоплазмы. Средние значения объема ядер тиреотропных клеток максимальны в июне — июле и постепенно снижаются с августа по ноябрь (рис. 2). По-видимому, у неполовозрелых особей сайки, как и у неполовозрелых особей трески (Woodhead, Fontaine, 1959), в осенне-зимний период преобладает депонирование секрета в цитоплазме тиреотропов.

Соматотропные клетки в июне — июле имеют овальную или каплевидную форму, ядро чаще округлое, расположено в центральной или апикальной зонах клетки. Цитоплазма содержит небольшое количество ацидофильного секрета. По этим признакам клетки определяются как сравнительно активныс. В августе — декабре активность сомато-

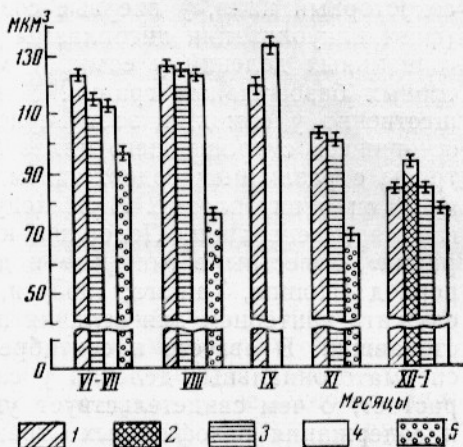


тропных клеток постепенно снижается, что проявляется в уменьшении размеров клеток и их ядер. Ядро приобретает овальную форму. Цитоплазма в это время интенсивнее воспринимает азокармин.

Кортикотропные клетки являются наиболее крупными клетками гипофиза неполовозрелых особей. В отличие от клеток половозрелых рыб они лишены паральдегид-фуксин- и ШИК-положительных гранул.

Рис. 2. Динамика средних величин объема ядер тиреотропных клеток на протяжении годового цикла:

1 — половозрелые самки III и IV стадий зрелости; 2 — половозрелые самки IV—V и V стадий зрелости; 3 — половозрелые самцы; 4 — старые стерильные особи; 5 — ювенальные особи.



Клетки округлой, овальной или неправильной формы с крупным, овальным или полиморфным ядром и амфифильной цитоплазмой. В июне — июле кортикотропы имеют небольшое количество цитоплазмы, но с августа по ноябрь несколько гиперплазированы. Средние значения объема ядер кортикотропных клеток максимальны в августе — сентябре, а в осенне-зимний период постепенно снижаются (рис. 3).

Прولاктиновые клетки с июня по ноябрь мелкие, с округлым ядром и малым количеством почти хромофобной вакуолизированной

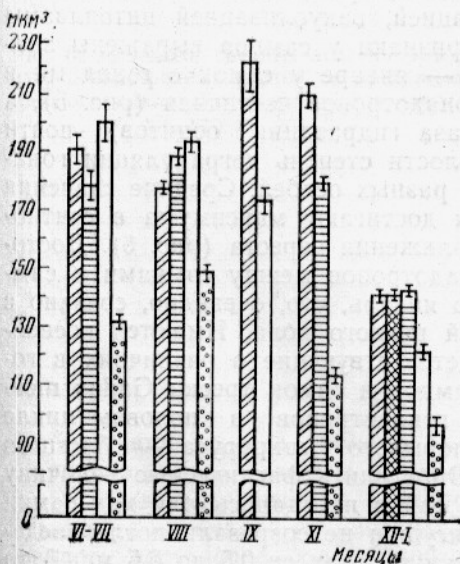


Рис. 3. Динамика средних величин объема ядер кортикотропных клеток на протяжении годового цикла. Условные обозначения те же, что на рис. 2.

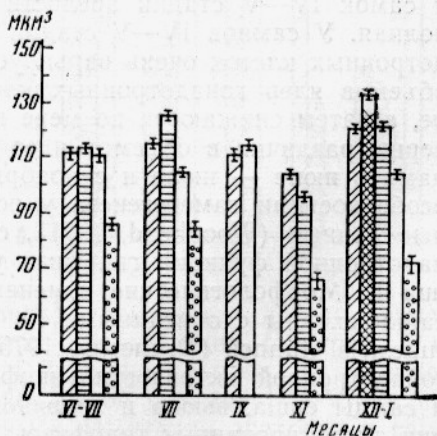


Рис. 4. Динамика средних величин объема ядер пролактиновых клеток на протяжении годового цикла. Условные обозначения те же, что на рис. 2.

цитоплазмы. Они образуют рыхлые тяжи и, по-видимому, мало активны. В осенний период происходит снижение средних значений объема ядер пролактиновых клеток (рис. 4). В декабре — январе у рыб, пойманных в воде пониженной солености (10—16‰), наблюдалось небольшое увеличение размеров клеток и средних значений объема их ядер. Тяжи клеток становились более плотными.

Половозрелые особи. Гонадотропные клетки, вступающие в секреторный цикл, у впервые созревающих особей в июне — июле (фаза вакуолизации цитоплазмы ооцитов у самок и начало сперматогониальных делений у самцов) малоактивны и почти лишены секреторных базофильных гранул. У повторно созревающих рыб, преимущественно у самок, в этот период встречаются отдельные, очевидно, оставшиеся с прошедшего цикла крупные полиморфноядерные гонадотропы с различным содержанием базофильных гранул и иногда с вакуолями в цитоплазме. В последующие месяцы такие клетки подвергаются дегенерации. Подобные клетки, напоминающие «клетки кастрации», известны в гипофизе и других видов рыб в посленерестовый период (Нопта, Тамуга, 1965) и, по-видимому, их присутствие может служить критерием для отличия впервые созревающих особей от нерестовавших. В августе и сентябре (начало вителлогенеза у самок и сперматогониальные деления у самцов) активность гонадотропов возрастает, о чем свидетельствует увеличение размеров клеток, их ядер и содержания базофильных гранул в цитоплазме (см. рис. 7, б). В этот период присутствуют гонадотропные клетки на разных стадиях секреторного цикла. Такая асинхронность секреции гонадотропов сайки, более свойственная видам с порционным икрометанием, представляет интерес в связи с предположением (Дрягин, 1949) о вторичности и относительно недавнем возникновении единовременного типа икрометания у рыб северных широт.

На IV и V стадии зрелости изменения состояния гонадотропных клеток происходят относительно синхронно. В ноябре (интенсивный вителлогенез у самок и деления сперматозитов у самцов) базофильные гранулы становятся более крупными, преобладает выведение секрета, что сопровождается дегрануляцией, вакуолизацией цитоплазмы и уменьшением объема ядер. Эти признаки у самцов выражены значительно, чем у самок. В декабре — январе у самок с гонадами в IV стадии зрелости дегрануляция гонадотропов частичная (рис. 5), а у самок IV—V стадии зрелости (фаза гидратации ооцитов) почти полная. У самцов IV—V стадии зрелости степень дегрануляции гонадотропных клеток очень варьирует у разных особей. Средние значения объемов ядер гонадотропных клеток достигают максимума в сентябре, а затем снижаются по мере приближения нереста (рис. 6). Достоверны различия в объемах ядер гонадотропов между самками и самцами в июне — июле и с ноября по январь, что, очевидно, связано с особенностями гаметогенеза у особей разного пола. Имеются косвенные данные (Woodhead, 1971), свидетельствующие о различиях в гонадотропной функции гипофиза у самцов и самок трески *Gadus morhua* L. Морфологические изменения гонадотропов в половом цикле сайки сходны с описанными у тупорылого макруруса — *Macrurus girestris* Gunner (Оганесян, 1975). Определить фактическую величину гонадотропной активности гипофиза сайки не удалось, так как самки и самцы ерша, вьюна и травяной лягушки не созревали после введения ацетонированных гипофизов сайки в дозах от 0,5 до 5,5 мг. В то же время самки сайки IV стадии зрелости созревают при температуре воды минус 1,5°С после инъекции ацетонированных гипофизов от самок сайки того же состояния (1 мг на 50 г массы) и после двух инъекций хорионического гонадотропина (100+50 ед. на 50 г массы).

Тиреотропные клетки в период нагула в июне — июле имеют удлиненную столбчатую форму, овальное ядро лежит чаще в апикальной области, цитоплазма содержит секреторные базофильные гранулы



Рис. 5. Гонадотропные клетки гипофиза самки сайки с гонадами в IV стадии зрелости (январь): полиморфизм ядер, частичная дегрануляция цитоплазмы (окраска паральдегид—фуксин + азокармин; ув. 800).

(рис. 7, а). По-видимому, в этот период тиреотропы умеренно активны. Увеличение функциональной активности тиреотропов наблюдается в августе — сентябре, когда начинаются преднерестовая миграция и интенсивное развитие гонад. Клетки становятся более низкими, ядро приобретает округлую форму и смещается к центру клетки, возрастает содержание базофильных гранул в цитоплазме (рис. 7, б). По мере

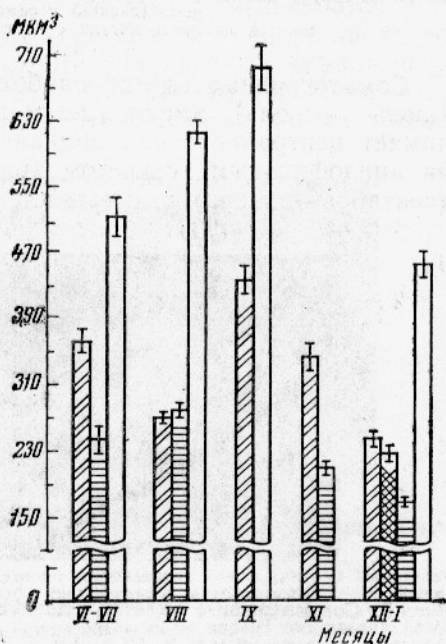


Рис. 6. Динамика средних величин объема ядер гонадотропных клеток на протяжении годового цикла. Условные обозначения те же, что на рис. 2.

приближения нереста (ноябрь — январь) происходят дегрануляция, вакуолизация цитоплазмы и уменьшение объема ядер (см. рис. 2 и 7, в), свидетельствующие о состоянии функционального истощения. В декабре — январе объемы ядер тиреотропов у самок IV—V стадии зрелости достоверно больше, чем у самок IV стадии зрелости и самцов; в другие месяцы различия между самками и самцами недостоверны. Данные о динамике активности тиреотропных клеток хорошо согласуются с результатами изучения щитовидной железы. Щитовидная железа сайки малоактивна в период летнего нагула и высоко активна



во время преднерестовой миграции. Цикл активности тиреотропных клеток сайки, очевидно, похож на цикл активности этих клеток у других тресковых: у трески также наблюдается активное выведение секрета осенью и зимой в связи с миграцией и нерестом (Woodhead, Fontaine, 1959), а у белого хека — *Urophycis tenuis* (Mitchill) низкая тиреотропная активность отмечена в посленерестовый период (Pickford, Atz, 1957).

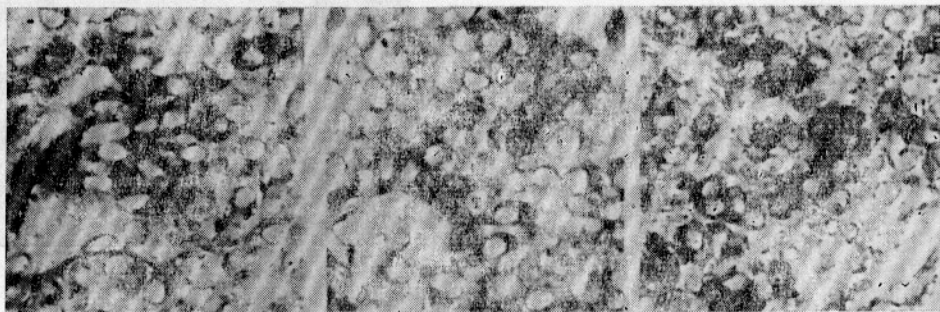


Рис. 7. Тиреотропные клетки гипофиза сайки на разных этапах годового цикла (окраска pararозанидин—фуксин+азокармин; ув. 800):

*a* — состояние в период летнего нагула у повторно созревающих самок (начало III стадии зрелости): столбчатые клетки с овальными ядрами; *б* — состояние в период начала миграции и вителлогенеза (сентябрь) у самок III стадии зрелости: клетки более низкие, чем летом, ядро смещается к центру клетки (*T* — тиреотропы; *G* — гонадотропы); *в* — состояние в преднерестовый период (январь) у самок IV—V стадии зрелости: мелкие овальные клетки с частично дегранулированной цитоплазмой.

Соматотропные клетки наиболее активны в период летнего нагула (июнь — июль), имеют слегка вытянутую форму; округлое ядро занимает центральное или апикальное положение; цитоплазма заполнена ацидофильным секретом (рис. 8, *a*). В осенне-зимний период (сентябрь—январь) размеры клеток и их ядер уменьшаются (рис. 8, *б*

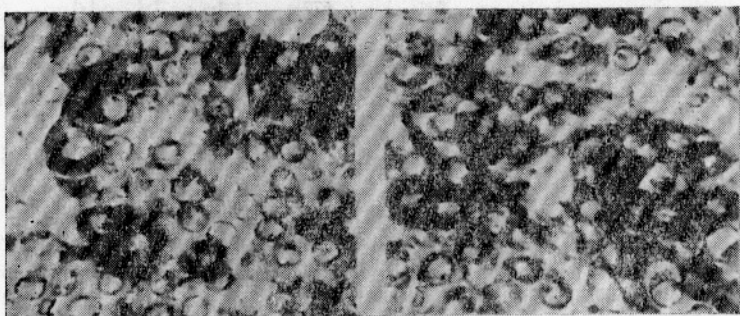


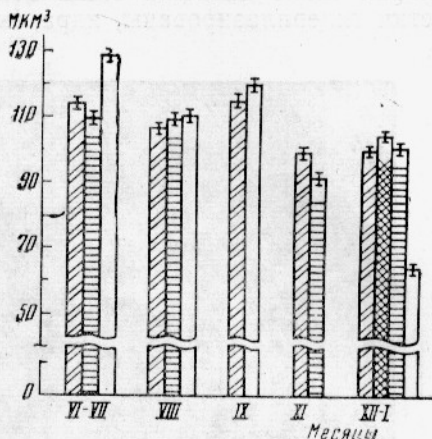
Рис. 8. Соматотропные клетки гипофиза сайки на разных этапах годового цикла (окраска азан); ув. 800):

*a* — состояние в период летнего нагула у повторно созревающих самок (начало III стадии зрелости): столбчатые клетки с интенсивно ацидофильной цитоплазмой; *б* — состояние перед нерестом (январь) у самок в IV—V стадии зрелости: клетки с мелкими ядрами и небольшим количеством цитоплазмы.

и 9), снижается содержание ацидофильных гранул в цитоплазме, что связано, по-видимому, с альтернативными отношениями (Woodhead, 1975) между соматическим ростом и гаметогенезом. Нет достоверных различий в объемах ядер соматотропных клеток между самками и самцами во все сезоны года.

Кортикотропные клетки в период нагула в июне — июле умеренно активны, имеют слегка вытянутую форму, округлое, овальное или изредка неправильной формы ядро и почти хромофобную цитоплазму

Рис. 9. Динамика средних величин объема ядер соматотропных клеток на протяжении годового цикла. Условные обозначения те же, что на рис. 2.



(рис. 10, а). В сентябре с началом активного гаметогенеза и миграции наблюдаются гиперплазия и увеличение объемов ядер кортикотропных клеток, что свидетельствует о возрастании их функциональной активности. Цитоплазма становится слабобазофильной (рис. 10, б). По мере приближения нереста размеры клеток и их ядер уменьшаются (см. рис. 3 и 10, в), но в клетках, лежащих в ростральной части проаденогипофиза, происходит накопление относительно крупных паральдегидфуксин- и ШИК-положительных гранул. Достоверны различия между самцами и самками в объемах ядер кортикотропных клеток с июня

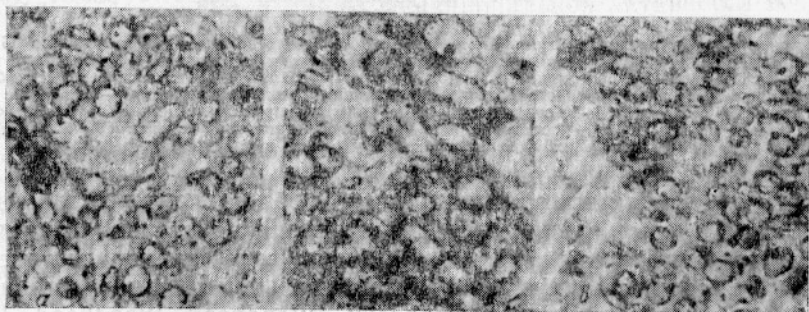


Рис. 10. Кортикотропные клетки гипофиза сайки на разных этапах годового цикла (окраска азан; ув. 800):

а — состояние в период летнего нагула (июнь) у повторно созревающих самок (начало III стадии зрелости): слегка гиперплазированные клетки со слабо хромофильной цитоплазмой; б — состояние в период начала преднерестовой миграции и вителлогенеза (сентябрь) у самок III стадии зрелости: очень крупные гиперплазированные клетки с гипертрофированным ядром; цитоплазма слабо базофильна; в — состояние перед нерестом (январь) у самок IV—V стадии зрелости: клетки с мелкими ядрами и небольшим количеством цитоплазмы.

по ноябрь. Интерренальная ткань, являющаяся органом — мишенью для кортикотропного гормона, очень активна у повторно созревающих самок в начальный период летнего нагула (июнь — июль). Тяжи тесно прилегают друг к другу, состоят из нескольких рядов клеток. Наблюдаются увеличение размеров клеток и гипертрофия ядер и ядрышек. Ядра клеток округлые, размеры их очень варьируют (рис. 11, а). К началу миграции и ускоренного развития половых желез (август — сентябрь) интерренальная ткань у самок и самцов находится в спо-



койном состоянии. Тяжи лежат рыхло. Ядра клеток небольшие, чаще овальные, чем округлые (рис. 11, б). В конце миграции (декабрь — январь), когда рыбы находятся в преднерестовом состоянии, интерренальная ткань активна. Тяжи более плотно прилегают друг к другу, клетки гиперплазированы, ядра округлые, ядрышки гипертрофированы

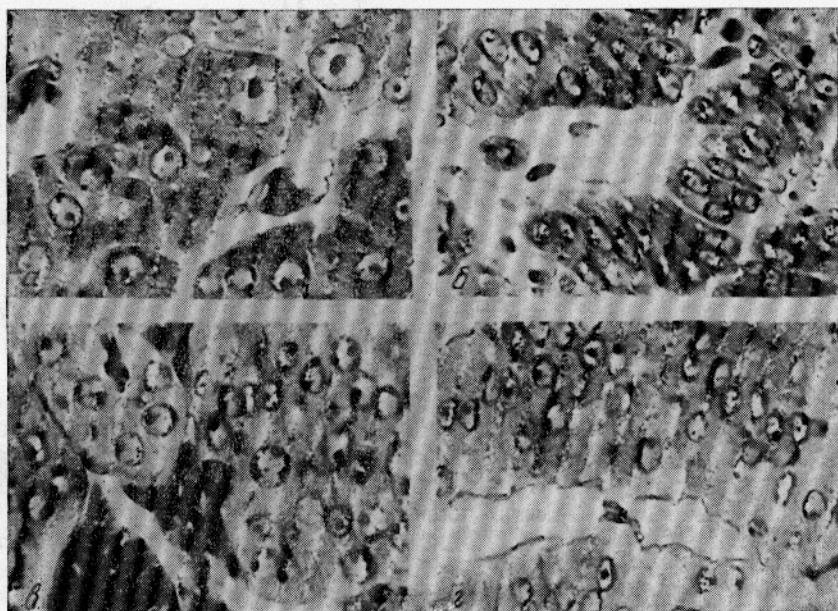


Рис. 11. Интерренальная ткань сайки на разных этапах годового цикла (окраска азан; ув. 800):

*а* — состояние в период летнего нагула (июнь) у повторно созревающих самок (начало III стадии зрелости): крупные клетки с гипертрофированным ядром и ядрышком; тяжи состоят из нескольких рядов клеток; *б* — состояние в период начала миграции и вителлогенеза (сентябрь) у самок III стадии зрелости: клетки столбчатые с небольшим овальным ядром; *в* — состояние перед нерестом (январь) у самок IV—V стадии зрелости: гиперплазированные клетки с гипертрофированным ядром и ядрышком; *г* — состояние перед нерестом (январь) у самцов IV—V стадии зрелости: клетки и их ядра мельче, чем у самок в тот же период

(рис. 11, в, г). Динамика средних значений объемов ядер интерренальных клеток в разные сезоны года представлена на рис. 12. Различия в объемах ядер между самцами и самками во всех случаях достоверны. Сезонные изменения морфологии интерренальной ткани у сайки похожи на изменения, описанные у трески (Woodhead, Woodhead, 1964) и налима (Межнин, 1975).

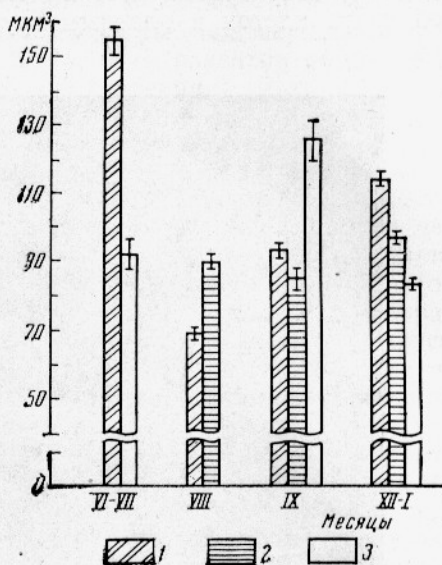
Нами получены также предварительные данные о том, что общее содержание кортикостероидов в плазме крови самцов сайки перед нерестом значительно выше, чем у самок.

Пролактиновые клетки малоактивны с июня по ноябрь. В это время они лежат рыхло, имеют очень удлиненную форму и небольшое количество цитоплазмы. Овальное ядро находится, как правило, в апикальной зоне (рис. 13, а, б). Возрастание активности пролактиновых клеток наблюдается в преднерестовый период (декабрь — январь), когда рыбы заходят в солоноватую воду (10—16‰). Активизация проявляется в гиперплазии, округлении клеток и увеличении объемов ядер (см. рис. 4 и 13, в). Тяжи клеток уплотняются, заметно возрастает объем проаденогипофиза. Эти изменения особенно выражены у самок в период гидратации ооцитов (IV—V стадия зрелости). У таких самок ядра многих пролактиновых клеток становятся поли-

морфными и имеют объем достоверно больший, чем у самок в IV стадии зрелости и самцов IV и IV—V, стадии зрелости. В посленерестовый период часть пролактиновых клеток подвергается дегенерации. Дегенерирующие клетки обычны у повторно созревающих рыб летом, но почти исчезают к ноябрю.

Рис. 12. Динамика средних величин объема ядер клеток интерренальной ткани на протяжении годового цикла:

1 — половозрелые самки; 2 — половозрелые самцы, 3 — старые стерильные особи.



Старые стерильные особи. В дополнение к опубликованным ранее данным (Христофоров, 1975) установлено, что в процессе старения у сайки сухая масса гипофиза возрастает с 0,5—0,6 мг до 1,6—3,0 мг. Изменяются циклы функциональной активности всех типов железистых клеток про- и мезоаденогипофиза.

Гонадотропные клетки превращаются в очень крупные неправильной формы полиморфноядерные дегранулированные клетки, похожие на гонадотропы старых особей других видов рыб (Ноппа, Тамуга, 1965; Моисеева, Золотницкий, настоящий сборник; Мурза, настоящий сборник). Такие клетки, по-видимому, на протяжении всего года гиперактивны (Гацко, 1969; Holmes, Ball, 1974). Количество их в гипофизе резко возрастает, возможно, за счет активизации так называемых главных клеток (Монастырская, 1974 и др.). Отмечены проявления сезонной динамики состояния таких гонадотропных клеток, выражающиеся в изменении средних значений объема ядер, степени базофилии и вакуолизации цитоплазмы. Объем ядер возрастает в тот же период, что и у половозрелых рыб, достигая максимума в сентябре, а затем снижается по мере приближения нерестового периода (см. рис. 6). Средние значения объема ядер гонадотропов у стерильных рыб во все сезоны года достоверно выше, чем у половозрелых. Цитоплазма гонадотропных клеток в июне — июле очень слабо базофильна и иногда вакуолизирована, в августе — сентябре чаще хромофобна или даже слабо ацидофильна, возрастает число вакуолизированных и гиалинизированных клеток. В декабре — январе в цитоплазме гонадотропов у части рыб содержится небольшое количество базофильных гранул и обычно не имеется вакуолей.

Тиреотропные клетки у относительно менее старых рыб с нарушением функции половых желез напоминают клетки половозрелых рыб. Они имеют сходную динамику, но менее активны в те же сезоны, чем клетки половозрелых, и не подвергаются столь значительной деграну-

ляции осенью и зимой, что сближает их с тиреотропными клетками неполовозрелых особей. У наиболее старых рыб тиреотропы малочисленны и круглогодично дегранулированы. Щитовидная железа у старых стерильных особей сайки менее активна, чем у половозрелых в те же сезоны и как у старых особей других видов рыб (Woodhead, Ellet, 1966) характеризуется плоским фолликулярным эпителием, дегенерацией части клеток и плотным грубозернистым коллоидом. Средние



Рис. 13. Пролактиновые клетки гипофиза сайки на разных этапах годового цикла (окраска азан; ув. 800):

*а* — состояние в период летнего нагула (июнь) у повторно созревающих самок (начало III стадии зрелости): тяжи рыхлые, обычно дегенерирующие клетки; *б* — состояние в период миграции (ноябрь) у самок с гонадами в III—IV стадии зрелости: тяжи плотные, клетки столбчатые с небольшим количеством питоплазмы; *в* — состояние перед нерестом (январь) у самок с гонадами IV—V стадии зрелости: гиперплазия клеток, увеличение ядер.

значения объема ядер тиреотропов у стерильных особей в июне — июле достоверно ниже, в сентябре достоверно выше, чем у половозрелых самок и в декабре — январе достоверно ниже, чем у самок IV—V стадии зрелости (см. рис. 2). Различия между стерильными рыбами и половозрелыми самцами в те же периоды недостоверны.

Параллельно с дегрануляцией тиреотропов у многих стерильных особей наблюдается снижение количества и частичная дегрануляция соматотропных клеток, что объясняется, очевидно, нарушением или даже прекращением секреции соматотропина при тиреоидной недостаточности (Herlant, 1964). Средние значения объема ядер соматотропных клеток у стерильных особей сайки в июне — июле достоверно выше, а в декабре — январе достоверно ниже, чем у половозрелых рыб (см. рис. 9). Кортикотропные клетки и их ядра у старых стерильных рыб отличаются большим разнообразием размеров на протяжении всего года. Не наблюдаются характерные для половозрелых рыб гиперплазия и увеличение размеров ядер кортикотропов в августе — ноябре (см. рис. 3). Средние значения объема ядер у старых особей сайки в июне — июле достоверно выше, а с сентября по январь достоверно ниже, чем у половозрелых рыб.

Тяжи пролактиновых клеток у стерильных рыб, особенно наиболее старых, отличаются более плотной компактной структурой. Ядра этих клеток у стерильных особей с июня по сентябрь сравнительно однообразны, чаще имеют более правильную округлую форму, чем у половозрелых, а зимой в декабре — январе, напротив, отличаются значи-



тельным разнообразием размеров, причем имеется много мелких ядер. В зимнее время, когда сайка заходит в солоноватую воду, у стерильных рыб не происходит заметного увеличения размеров пролактинных клеток и средних значений объема их ядер (см. рис. 4).

Наблюдаемые значительные различия в циклах секреторной активности всех типов железистых клеток про- и мезоаденогипофиза у старых стерильных особей сайки и половозрелых рыб подтверждают предположение (Wiles, 1969; Woodhead, 1974a, б) о развитии общей эндокринной дисфункции в организме рыб при старении.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные свидетельствуют о тесной связи между пиками функциональной активности различных тропных клеток гипофиза сайки и определенными фазами жизненного цикла, что рассматривается с точки зрения участия эндокринной системы в приспособлении этого вида к условиям арктических морей. В период летнего нагула, характеризующийся быстрым линейным ростом, у сайки, как и у других видов рыб в морях высоких широт (Федоров, 1971), наиболее активны соматотропные клетки, но умеренно или слабо активны другие типы клеток гипофиза. В августе — сентябре, когда относительная масса печени достигает максимума, снижается интенсивность питания, начинается миграция, ускоряется гаметогенез и, по-видимому, как и у других тресковых (Gokhale, 1957; Кривобок, Токарева, 1972 и др.), прекращается линейный рост, активность соматотропных клеток у сайки снижается, но возрастает активность тиреотропных, гонадотропных и кортикотропных клеток, что свидетельствует об активизации в этот период различных метаболических процессов.

Увеличение функциональной активности тиреотропных клеток и щитовидной железы в период миграции и интенсивного гаметогенеза, аналогичное описанному у трески (Woodhead, Fontaine, 1959; Woodhead, Woodhead, 1964), мы наблюдали не только у половозрелых особей сайки, но также у неполовозрелых и стерильных рыб, хотя и в меньшей степени выраженное. Это дает основание связывать активизацию данной системы желез у сайки преимущественно с миграционной активностью и в меньшей мере с репродуктивным циклом. Обнаруженные различия между самками и самцами сайки в активности тиреотропных клеток позволяют ожидать половых различий в функции щитовидной железы у этого вида, что действительно известно, например у пикши (Burwash, 1929). Активность кортикотропных клеток возрастает у половозрелых особей сайки к началу миграции и ускорению гаметогенеза. У стерильных рыб пика активности кортикотропных клеток в это время не наблюдается и изменяется цикл активности клеток интерренальной ткани. Изменения в интерренальной ткани при старении описаны и у других видов рыб (Woodhead, Ellett, 1974). Мы полагаем, что повышение кортикотропной активности у половозрелых особей сайки связано с высоким уровнем метаболизма и процессами глюконеогенеза в период гаметогенеза. Выявленные различия в уровнях активности кортикотропных клеток и клеток интерренальной ткани между самцами и самками сайки, вероятно, отражают различия в интенсивности обмена у особей разного пола, известные в период полового созревания у тресковых рыб (Шатуновский, Денисова, 1968; Богоявленская, Вельтищева, 1972; Love, 1970; Woodhead, 1975; и др.). Пролактинные клетки, которые секретируют гормон, участвующий у костистых в осморегуляции, регуляции вторичных половых признаков, нерестового поведения, пигментных реакций, у сайки становятся высокоактивными во время зимних заходов ее в воду пониженной солоно-

сти (10—16‰). Вместе с тем изменение активности нельзя объяснить одним лишь снижением осмолярности среды, поскольку пролактиновые клетки зимой у половозрелых рыб и в особенности у самок в период гидратации ооцитов значительно более активны, чем у ювенальных и стерильных особей. Возможно, что у сайки, как и у других костистых (de Vlaming et al., 1975), пролактиноподобный гормон вовлечен в регуляцию липидного обмена. Введение самкам сайки IV стадии зрелости пролактина млекопитающих (0,5 мг на 50 г массы рыбы) не вызывает созревания гонад, но стимулирует экспансию меланофоров.

Проведенное гистофизиологическое исследование гипофиза сайки показало, что в дистальной доле гипофиза происходят закономерные изменения функциональной активности всех типов железистых клеток и эта динамика активности гипофиза наряду с функцией других эндокринных желез обеспечивает осуществление важнейших видовых адаптаций сайки к условиям жизни в морях высоких широт.

#### СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Богоявленская М. П., Вельтищева И. Ф. Некоторые данные о возрастных изменениях в жировом и углеводном обмене трески Балтийского моря. — «Труды ВНИРО», 1972, т. 85, с. 56—62.

Гацко Г. Г. Эндокринная система при старении. Минск. «Наука», 1969. 100 с.  
Дрягин П. А. Новые данные о единовременном и порционном икротетании карповых рыб. — В сб.: Природные ресурсы, история и культура Карело-Финской ССР, секция биологических, химических и физико-математических наук, 1949, вып. II, с. 122—133.

Кривобок М. Н., Токарева Г. И. Динамика веса тела и отдельных органов балтийской трески при созревании половых органов. — «Труды ВНИРО», 1972, т. 85, с. 46—55.

Межнин Ф. И. Интерренальная ткань налима *Lota lota* (L.) во время нереста. — «Вопросы ихтиологии», 1975, т. 15, вып. 2(91), с. 311—315.

Моисеева Е. Б., Золотницкий А. П. Характеристика типов клеток аденогипофиза и анализ состояния гонадотропных элементов в течение репродуктивного цикла у черноморской камбалы-калкана (*Scophthalmus maeoticus* Pall). В настоящем сборнике, с. 25—32.

Мурза И. Г. Особенности гормональной регуляции созревания карликовых самцов атлантического лосося (*Salmo salar* L.). В настоящем сборнике, с. 60—70.

Монастырская Б. И. Аденогипофиз, 1974. Л., «Наука». 107 с.

Оганесян С. А. Роль гипоталамической нейросекреции и гонадотропной активности гипофиза в осуществлении процессов воспроизводства у тупорылого макруруса. — Тезисы докладов научно-технической конференции молодых специалистов. Калининград, 1975, с. 35—36.

Федоров Е. К. 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.

Христофоров О. Л. Изменения в состоянии гонад и гипофиза сайки, (*Coreogadus saida* Lep.), связанные со старением. — «Труды ВНИРО», 1975, с. СХI, с. 160—171.

Христофоров О. Л. Локализация тиреотропных клеток в гипофизе сайки (*Coreogadus saida* Lep.). — В сб. «Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов», 1977, № 21.

Шатуновский М. И., Денисова Л. И. Изменения содержания липидов и глюкозы в сыворотке крови и гликогена в печени наваги и трески Белого моря. — «Научные доклады высшей школы. Биологические науки», 1968, т. 11, с. 46—51.

Ball J. N., Baker B. I. The pituitary gland anatomy and histophysiology. In: "Fish physiology", ed. W. S. Hoar and D. J. Randall. Academic Press N.Y. and London, 1969, v. 11, p. 1—110.

Bargmann W. Über das zwischenhirn-hipophysensystem von fischen. Z. Zellforsch., 1953, Bd 38, p. 275—298.

Burwash, 1929 (цит. по Pickford, Atz, 1957).

Gokhale S. V. Seasonal histological changes in the gonads of the whiting (*Gadus merlangus* L.) and the norway pout (*G. esmarkii* Nilsson). *Ind. J. Fisheries.*, 1957, 4, p. 92—111.

Follenius E. and Dubois M. P. Immunocytologic detection of the pituitary of five species of teleost fishes. The abstracts of VIII th Conference of European comparative Endocrinologists. Bangor, 1975, p. 57.

Herring P. T. A contribution to comparative physiology of the pituitary body. *Quart. Journ. Exper. Physiol.*, 1908, vol. I, p. 261—280.

Herring P. T. Further observations upon the comparative anatomy and physiology of the pituitary body. *Exper. Quart. Journ. Physiol.*, 1913, vol. VI, p. 73—108.

Herlant M. The Cells of the Adenohypophysis and Their Functional Significance. In: "International Review of Cytology". Ed. J. F. Danielli, 1964, v. 17, p. 299—382.

Holmes R. L., Ball J. N. The pituitary gland. A comparative account, Cambridge; At the University Press, 1974, 397 p.

Honma Y., Tamura E. Studies on the japanese chars, the iwana (genus *Salvelinus*). I. Seasonal changes in the endocrine glands of the nikko-iwana, *Salvelinus leucomaenis pluvius* (Hilgendorf). *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1965, v. 31, N 11, p. 867—877.

Lafaurie M., Renee P. Histologie de l'hypophyse de quelque teleosteens. "Bull. Inst. Oceanogr.", 1972, v. 70, N 1414, p. 1—31.

Lederis K. Ultrastructure of the hypothalamo-neurohypophysial system in teleost fishes and isolation of hormone-containing granules from the neurohypophysis of the cod (*Gadus morhua* L.) *Z. Zellforsch.*, 1962, Bd. 58, p. 192—213.

Love R. M. The chemical biology of fishes. Acad. Press, London-New-York, 1970.

Ortman R. A note on the cytology of the pituitary of *Gadus morhua*. *Amer. Zool.*, 1961, I, p. 465—466.

Peter R. E. Hypotalamic control of thyroid gland activity and gonadal activity in the goldfish, *Carassius auratus*. *Gen. Comp. Endocrin.*, 1970, v. 14, p. 334—356.

Pickford G. E., Atz J. W. The physiology of the pituitary gland of fishes. N.Y., Zool. Soc., N.Y., 1957, 613 p.

Schreibman M. P., Leatherland J. F., Mc Keown B. A. Functional Morphology of the Teleost pituitary gland. *Amer. Zool.*, 1973, 13, p. 719—742.

De Vlaming V. L., Sage M., Tiegs R. A diurnal rhythm of pituitary prolactin activity with diurnal effects of mammalian and teleostean prolactin on total body lipid deposition and liver lipid metabolism in teleost fishes. *J. Fish. Biol.*, 1975, 7, p. 717—726.

Wiles M. Fibrous and Cystic Lesions in the Ovaries of Aged Atlantic Cod (*Gadus morhua*): a Preliminary Report. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 1969, 26, N 12, p. 3242—3246.

Woodhead A. D. Ageing changes in the siamese fighting fish, *Betta splendens*. I. The testis. *Experimental Gerontology*, 1974a, v. 9, N 2, pp. 75—81. II. The ovary. *Experimental Gerontology*, 1974 b, v. 9, p. 131—139.

Woodhead A. D. Endocrine physiology of fish migration. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 1975, v. 13, p. 287—382.

Woodhead A. D., Ellett S. Endocrine aspects of ageing in the guppy, *Lebistes reticulatus* (Peters) — I. The thyroid gland. *Exp. Gerontol.* 1966, v. I, pp. 315—330. II-The interrenal gland. *Exp. Gerontol.* 1967, v. 2, pp. 159—171.



Woodhead A. D., Fontaine Y. A. Quelques donnees sur les pouvoir thyreotrope de l'hypophyse de la Morue (*Gadus morhua* L.). Bull. Inst. Oceanogr. Monaco., 1959, 56 : (1137), p. 1—6.

Woodhead A. D., Woodhead P. M. J. Seasonal changes in the physiology of the Barents Sea Cod, *Gadus morhua* L., in relation to its environment. I. Endocrine changes particularly affecting migration and maturation. ICNAF, Environmental Symposium Rome, 1964, Contributions No F—6A, p. 691—715.

Woodhead P. M. J. Relationship of pituitary size to body weight in cod, *Gadus morhua*. Gen. Comp. Endocrinol., 1971, v. 16, N 1, p. 160—162.

PECULIARITIES OF THE STRUCTURE AND HISTOPHYSIOLOGY OF THE PITUITARY OF POLAR COD (*BOREOGADUS SAIDA* LEP.) FROM THE BARENTS SEA IN THE ANNUAL CYCLE

O. L. Christoforov

Summary

The general organization and the cell types in different lobes of the pituitary gland of polar cod as well as changes in the functional activity of five types of gland cells of pars distalis of the pituitary in immature, mature and old sterile specimens during the annual and life cycles were studied with application of histophysiological methods. It is assumed that somatotropic cells of the pituitary are most active during the feeding season in summer; thyreotropic, gonadotropic and corticotropic cells are most active during the pre-spawning migrations in autumn when gametogenesis is activated; the activity of prolactin cells is the highest in the pre-spawning period in winter. In old sterile specimens the functional state of all types of gland cells of the pars distalis of the pituitary differs greatly from the state of the cells in mature specimens, which seems to indicate certain endocrine disturbances in the polar cod with age.

УДК 597-114 : 597-442

ОСОБЕННОСТИ ГОРМОНАЛЬНОЙ РЕГУЛЯЦИИ СОЗРЕВАНИЯ  
КАРЛИКОВЫХ САМЦОВ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ  
(*SALMO SALAR* L.)

И. Г. Мурза

В популяциях лосося значительно выражена внутривидовая дифференциация: развиваются разные экологические формы, сезонные расы, различающиеся степенью мигрантности, условиями среды обитания на различных этапах жизненного цикла, скоростью созревания — все это способствует наиболее совершенному приспособлению популяции к условиям ареала (Берг, 1935, 1948; Шмидт, 1947; Баранникова, 1975). Особый интерес представляет способность лососей к образованию карликовых самцов, достигающих половой зрелости в реке, без миграции в море в более раннем возрасте и при очень небольших размерах по сравнению с самцами, ведущими проходной образ жизни.