

А. В. ЗАЙЦЕВ

ИЗУЧЕНИЕ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИИ ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ
У САМОК МАЛОТЫЧИНКОВОГО ЛАПЛАНДСКОГО СИГА
(*COREGONUS LAVARETUS* L.) ПРИ ЕЖЕГОДНОМ
И НЕЕЖЕГОДНОМ ИКРОМЕТАНИИ

(Представлено академиком Б. Л. Астауровым 8 VII 1970)

В ряде работ (¹⁻⁵) сообщается, что у самок различных сиговых: у муксуна (*Coregonus muksun* Pall.), у лапландского малотычинкового сига, а также и у байкальского озерного сига (*Coregonus lavaretus pidschian* n. *bargusini* Krog.) возможен пропуск нереста. У части самок малотычинкового сига — бентофага, в отличие от многотычинкового сига — планктофага, самки которого размножаются ежегодно, половые клетки развиваются в течение двух лет, т. е. пропускается один нерестовый период (⁴).

В связи с практическим использованием метода гипофизарных инъекций при разведении ладожского сига (*Coregonus lavaretus Baeri* Lov.) и сига-лудогы (*Coregonus lavaretus ludoga* Poljakov) отмечена важная роль щитовидной железы в воспроизводстве сиговых (⁶). Тесная связь функции щитовидной железы с процессом размножения выявлена также у щуки (*Esox lucius* L.) (⁷). При исследовании щитовидной железы самок сига-лудогы в период нереста и нерестной миграции активное ее состояние связывается с текучестью половых продуктов, а период накопления коллоида в фолликулах с посленерестовой стадией (⁸).

Задачей настоящей работы является выяснение связи темпа и ритма размножения самок малотычинкового сига (*Coregonus lavaretus* L.) с особенностями строения и деятельности тиреоидной железы. Как известно

Рис. 1. Срез через щитовидную железу впервые созревающей самки сига на стадии II зрелости (А) и повторно созревающей самки на стадии II_{2...n} (Б). а, б — парный (крупный и средний) фолликул, в — средний фолликул, г — мелкие фолликулы, д — кубический железистый эпителий, е — внешняя соединительнотканная оболочка фолликула (на рис. 1Б разорвана), ж — краевая резорбция коллоида, з — кровяные клетки, и — единичный фолликул, к — коллоид с редкими мелкими вакуолями, л — плоский железистый эпителий. 65 ×

Рис. 2. Срез через щитовидную железу самки сига, не пропускающей нерест, стадия II—III ежегодная (А), и самки, пропускающей нерест, стадия II—III неежегодная (Б). а — обилие кровяных клеток, б — коллоид с крупными вакуолями, в — стройный однорядный железистый эпителий, г, д — редкие фолликулы, е — соединительнотканые клетки и клетки хаотично расположенного железистого эпителия, ж — плотный коллоид. 80 ×

Рис. 3. Срез через щитовидную железу самки сига на IV стадии зрелости: а — клетки тиреоидного эпителия, выселившиеся во внутрифолликулярную полость старого фолликула, б — кровяная клетка, в — глубокие впадины в коллоидальной массе — следствие ее активной резорбции, г — островковое скопление клеточных ядер. 720 ×

Рис. 4. Срез через щитовидную железу самки сига на V стадии зрелости, активный нерест (А), и самки после нереста, VII_{2...n} стадия (вторичное созревание) (Б). а — размытый апикальный конец железистых клеток (на рис. 4Б теряется их стройное однорядное положение), б — эпителиальные клетки, в — кровяные клетки, г — вакуолизация коллоида, д — разрыв внешней фолликулярной оболочки, е — прилегающая ткань, опустошенная и рыхлая. А — 360 ×; Б — 240 ×



А



Б

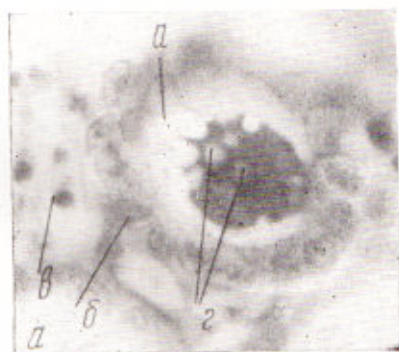


Рис. 1

Рис. 2



А



Б

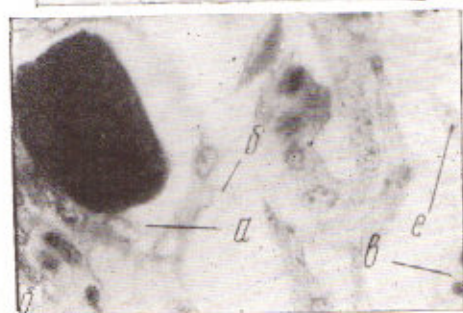


Рис. 3

Рис. 4

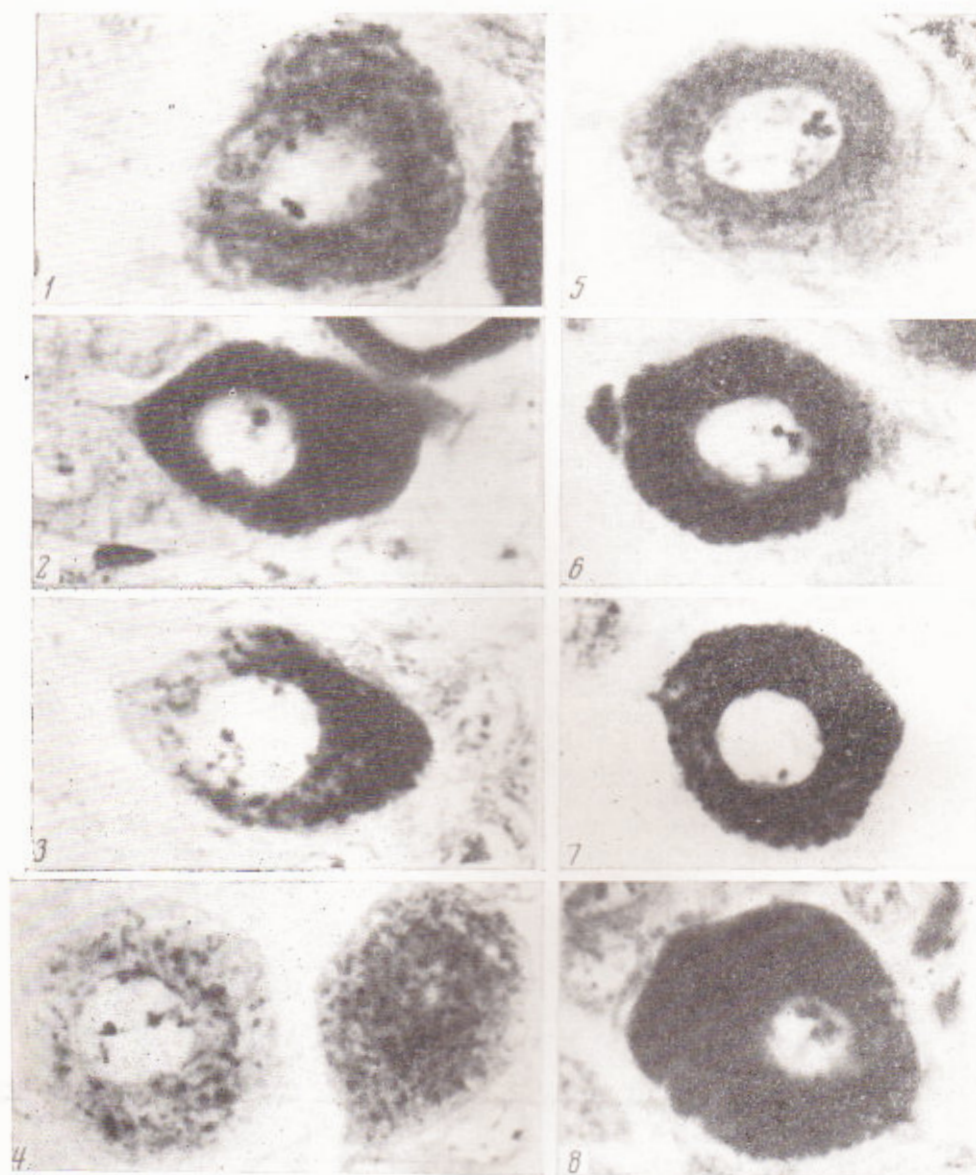


Рис. 1. В-п.с.в. подлоточного ганглия бабочек самок *Orgyia antiqua*: 1 — д. бабочки ленинградской расы, у куколок через 24 часа после окукливания был удален мозг; 2 — д. бабочки белгородской расы, у куколок через 24 часа после окукливания был удален мозг; 3 — д. бабочки ленинградской расы, у молодой куколки были двусторонне перерезаны окологлоточные коннективы; 4 — д. бабочки белгородской расы (неоперированной); 5, 6 — д. бабочки белгородской расы, у молодых куколок была перерезана одна окологлоточная коннектива; 7 — п.д. бабочки белгородской расы, у молодой куколки были двусторонне перерезаны окологлоточные коннективы; 8 — п.д. бабочки белгородской расы (неоперированной)

(⁹, ¹⁰), не существует четкого представления по вопросу об уровне секреторной деятельности тиреоиды костистых рыб во время их нереста.

Материал собран Б. В. Кошелевым в сентябре — ноябре 1964 года на Чунозере (Лапландский заповедник) и был любезно нам передан для изучения. Щитовидная железа фиксировалась жидкостью Буэна и окрашивалась азановым методом по Гейденгайну. Изучено свыше 30 особей.

Фолликулы щитовидной железы самок малотычинкового сига расположены, как и у щуки, на I жаберной артерии (⁷).

На гистологических препаратах видно, что у впервые созревающих самок малотычинкового сига, на стадии, обозначенной нами II₁ (сентябрь), обычно встречаются двоянные фолликулы, различающиеся по наибольшему диаметру: крупные 100 м, средние 50 м и мелкие 20 м. Это указывает на дифференцировку и регенерацию тиреоидной ткани. Общее число фолликулов доходит до 18—20 на одном срезе. Тиреоидный железистый эпителий всегда имеет стройный однорядный вид, что типично для впервые созревающей самки. Кубическая, немного уплощенная форма клеток, округлые ядра при богатой васкуляризации ткани, краевая резорбция слабо красящегося коллоида позволяют предполагать, что исследуемая железа даже на стадии II₁ выделяет небольшое количество гормона. По-видимому, он обеспечивает последующее развитие впервые созревающих ооцитов (рис. 1 А).

Щитовидная железа самок сига, яичники которых созревают уже не в первый раз, при очередной повторности полового цикла на стадии, обозначенной нами II_{2...n}, имеет плоский железистый эпителий с уплощенными ядрами. Заметно нарушено однорядное положение этих клеток, внешняя соединительнотканная фолликулярная оболочка тонкая и разорванная — это следы прошедшего нереста. Коллоид имеет лишь мелкие единичные краевые вакуоли и красится неоднородно (рис. 1 Б). На срезах встречаются лишь одиночные фолликулы.

При выяснении особенностей структуры и функции щитовидной железы наибольший интерес представляют изменения в железе лапландского сига с однолетним (ежегодным) и двухлетним (неежегодным) циклами размножения на переходной стадии II—III. В это время обнаруживается значительная вариабельность как в размере, форме и числе фолликулов, так и в их функциональном состоянии. Увеличиваются высота и объем железистых клеток, объем ядер и вакуолей, и, что главное, в отдельных фолликулах проходит краевая или центральная резорбция коллоида при **повышенной** васкуляризации тиреоидной ткани, в то же время железистый эпителий сохраняет стройный однорядный вид как на стадии II₁. Эти признаки были особенно четко выражены у самок с ежегодным икрометанием. Число фолликулов на срезах достаточно велико (около 20). Мы обозначаем такую стадию II—III ежегодной (рис. 2 А).

У самок сига, пропускающих в текущем году нерест, встречались лишь **одиночные фолликулы**. Их эпителиальные клетки и ядра плоские, хаотично распределяются вместе с обрывками наружной соединительнотканной оболочки вокруг плотного коллоида с редкими вакуолями. Это показывает, что процессы регенерации и секреции в щитовидной железе заторможены (рис. 2 Б). Общая гистологическая картина тиреоиды очень напоминает посленерестовое состояние. Поэтому можно предположить, что после стадии IV, когда в гонадах наблюдаются отложение жира и желтка и резорбция пустых фолликулов и остаточной икры, яичники лапландского малотычинкового сига, так же как и сига-лудог (¹¹), переходят в стадию II—III, которую мы обозначаем стадией II—III неежегодной.

Учитывая, что стадия II—III при ее большой морфофункциональной разнокачественности встречалась в нашем материале чаще других стадий, следует говорить о важном ее значении в процессе созревания самок лапландского сига и о постепенности ее перехода к следующей, III стадии зрелости.

При интенсификации процесса вителлогенеза в короткое осеннее время (октябрь — ноябрь) большой интерес представляло исследование стадии IV. В это время в щитовидной железе самок наблюдается своеобразное выселение тиреоидных клеток в полость старого фолликула, подобное встречается и у сига-лудог, у которого это явление связывается с коллоидообразованием ⁽⁸⁾. Впервые такое явление было описано у высших позвоночных (утка, овца, обезьяна) ⁽¹²⁾. Предполагается, что у этих животных дочерние микрофолликулы могут образовываться внутри материнских фолликулов. У малотычинкового сига, когда внутренняя полость фолликула заполняется сплошной массой клеток ⁽¹³⁾, мы, очевидно, наблюдали лишь начало регенерации тиреоида, так как на срезах были только разрозненные, часто округлые крупные и мелкие эпителиальные клетки.

Присутствие железистых эпителиальных клеток внутри коллоида, по-видимому, способствует ускоренной его резорбции с образованием впадин (рис. 3). Эта картина, по нашему мнению, служит прямым доказательством необходимого участия тиреоидных гормонов самок малотычинкового сига в процессе созревания ооцитов на IV стадии зрелости, после чего сиги переходят в следующую стадию V. На стадии V щитовидная железа показывает наиболее активную деятельность секреторных клеток. Их апикальный конец размыт, а крупные округлые ядра занимают почти всю полость, цитоплазма становится зернистой, коллоид иногда полностью вакуолизируется. Железистые эпителиальные клетки высоки (до 15—18 μ) и узки, но иногда имеют кубическую форму (рис. 4 А).

У лапландского малотычинкового сига, как и у осетровых рыб, не наблюдается ⁽¹⁴⁾ активизации процесса регенерации тиреоидной ткани во время нереста.

После нереста яичник сига переходит из стадии VI в стадию VI—II, которая для самок лапландского сига нами обозначается стадией VI—II_{2...n} (рис. 4Б). Это означает, что самки нерестятся повторно, и позволяет сравнить рис. 1Б с рис. 4 и говорить о большом морфофункциональном сходстве стадии VI—II_{2...n} со стадией II—III неежегодной, на которых щитовидная железа обязательно содержит следы прошедшего нереста в виде обрывков внешней соединительнотканной фолликулярной оболочки, разрозненных клеток эпителия и остатков кровяных элементов. Вполне понятно, что ликвидация следов нереста особенно четко выявляется у самок с ежегодным икрометанием, а у самок впервые созревающих не наблюдается.

Ежегодный синхронный и единовременный нерест самок малотычинкового сига, проходящий в октябре — ноябре при низкой температуре воды (+4, +6°) ⁽¹⁵⁾, согласно ⁽⁶⁾ должен сопровождаться активизацией секреторной деятельности щитовидной железы. Рис. 2 А подтверждает это предположение.

Исходя из ⁽¹⁷⁾ и полученных нами данных, можно ожидать, что весь многообразный комплекс факторов окружающей среды по-разному определяет и общую реакцию поведения исследованных нами сегов. Известно ⁽¹⁸⁾, что только часть сегов Чуозера приходит на нерест ежегодно. У самки малотычинкового сига, не пропускавшей в 1964 г. очередной нерест, наблюдалась активизация секреторной деятельности щитовидной железы. В отличие от этого у самок, пропускавших в 1964 г. очередной нерест, щитовидная железа была малоактивной (рис. 2 Б). Это могло быть одной из причин, задержавших подход рыб к месту нереста.

Изучение структуры и функции щитовидной железы самок лапландского малотычинкового сига и сопоставление этих данных с явлениями ежегодного и неежегодного икрометания позволило установить чередование акцелерации и ретардации ее секреторной деятельности в соответствии с состоянием половозрелости организма и циклическими изменениями яичников.

Поэтому изменения в щитовидной железе малотычинкового сига могут быть использованы как показатель периодичности нереста, темпа и ритма размножения и реакции поведения. Своевременный учет этих особенностей безусловно даст возможность лучше использовать в хозяйстве запасы этого сига.

На примере лапландского малотычинкового сига (*Coregonus lavaretus* L.) мы видим морфофункциональную адаптацию репродуктивного процесса пойкилотермных животных к условиям северных водоемов, проходящую в настоящее время.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР
Москва

Поступило
9 VI 1970.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. П. Вотинов, Тр. Обь-Тазовск. отдел. Всесоюз. н.-и. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., 3 (1963). ² Б. В. Кошелев, Сборн. Теоретич. основы рыбоводства, 1965. ³ Б. В. Кошелев, Сборн. Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна, 1966. ⁴ Ю. С. Решетников, Сборн. Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна, 1966. ⁵ А. Г. Скрябин, Биология байкальских сегов, 1969. ⁶ Н. И. Лапицкий, Рыбное хоз., 21 (1) (1941). ⁷ А. В. Зайцев, ДАН, 104, № 2 (1955). ⁸ В. М. Кузнецова, Тр. Лаб. основ рыбоводства, № 1 (1947). ⁹ G. E. Pickford, J. W. Atz, The Physiology of the Pituitary Gland of Fishes, 1957. ¹⁰ W. A. Burr, Ann. Rev., 3 (1965). ¹¹ Н. И. Лапицкий, Тр. Лаб. основ рыбоводства, № 2 (1949). ¹² Б. В. Аleshin, Развитие зоба и патогенез зобной болезни, 1954. ¹³ A. Severinghaus, Zs. Zellforsch., 19, 653 (1933). ¹⁴ А. В. Зайцев, Материалы совещания по проблеме: Условия регенерации органов и тканей у животных, 1966. ¹⁵ Ю. С. Решетников, Вопр. ихтиол., 7, в. 6 (1967). ¹⁶ Н. Л. Гербицкий, Тр. Лаб. основ рыбоводства, № 1 (1947). ¹⁷ Б. П. Мантейфель, Поведение и реценции рыб, 1967. ¹⁸ Ю. С. Решетников, Вопр. ихтиол., 4 (33) (1964).