

УДК 597-152.4/-152.5-11+597-114.7

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ

Е. В. Ивлева

Институт биологии южных морей АН УССР, Севастополь

Резюме

В работе прослежена сезонная динамика функциональной активности щитовидной железы у черноморских шпрота *Sprattus sprattus phalericus* Risso, хамсы *Engraulis encrasicolus* L., ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev и мерланга *Odontogadus merlangus euxinus* (Nordman), определенная по морфологическим и морфометрическим критериям. Показано отсутствие связи активности тиреоидной системы со стадиями зрелости гонад, не подтверждена положительная корреляция с температурой и фотопериодом. Предполагается, что сезонные колебания в тиреоидной функции подчинены динамике двигательной активности, сопровождающей размножение и нагул. Выявлены значительные различия в морфологических показателях активности щитовидной железы у рыб с различным способом питания.

Введение

Интерес к изучению функциональной активности щитовидной железы рыб определен участием тиреоидных гормонов во многих важнейших физиологических и поведенческих реакциях. Наиболее полно и всесторонне изучена тиреоидная система проходных рыб, поскольку именно гормоны щитовидной железы индуцируют миграционное поведение, адаптацию к изменению солености и метаморфоз [1, 2].

Экологически контрастными по отношению к проходным являются многие чисто морские рыбы, которые не совершают дальних миграций, живут в относительно постоянных условиях среды и имеют растянутый во времени порционный нерест. Особенности функционирования щитовидной железы у таких форм до настоящего времени изучены недостаточно [3, 4].

Поскольку изменения тиреоидной активности сопровождают многие циклические процессы, как физиологические, так и поведенческие, функциональная роль щитовидной железы наиболее полно может быть отражена при оценке ее на протяжении всего годового цикла [5, 6].

Данная работа посвящена исследованию сезонной динамики функциональной активности щитовидной железы морских рыб на примере ряда черноморских видов и сопоставлению тиреоидной функции с присущими им экологическими особенностями.

Материалы и методика

Объектами исследования были четыре вида широко распространенных черноморских рыб: шпрот *Sprattus sprattus phalericus* Risso, хамса *Engraulis encrasicolus* L., ставрида *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev и мерланг *Odontogadus merlangus euxinus* Nordmann. Все эти виды

сходны по отсутствию ярко выраженных единовременных миграций и порционному икрометанию и различаются уровнем предпочитаемых температур и характером питания: хамса и ставрида — теплолюбивые формы с летним нерестом; шпрот и мерланг — холодолюбивые, живущие при постоянно низких температурах; шпрот и хамса — планктофаги; ставрида и мерланг — хищники [7].

Рыбу отлавливали ежесезонно в различных промысловых районах северо-западной части Черного моря, у побережья Крыма и Кавказа как с борта научно-исследовательских и рыбопоисковых судов, так и ставными неводами. Каждый экземпляр измеряли, взвешивали, определяли пол, стадию зрелости и вес гонад. Фрагменты нижней челюсти с участком брюшной аорты и окружающими тканями фиксировали в смеси Буэна немедленно после лова. Стандартная гистологическая обработка материала включала заливку в парафин и окраску срезов азаном по Гейденгайну [8].

О функциональном состоянии щитовидной железы судили по высоте фолликулярного эпителия и форме тироцитов, по интенсивности вакуолизации коллоида и степени гиперемии железы. Эпителий измеряли в четырех взаимноперпендикулярных положениях в 30—50 фолликулах каждой рыбы. Всего обработано 253 экземпляра.

Уже предварительный анализ состояния щитовидной железы наших объектов показал значительную вариабельность всех морфологических показателей, используемых для характеристики уровня ее гормональной активности. Поэтому для объективной оценки состояния тиреоидной системы популяции приходилось ранжировать ряд морфологических характеристик по степени выраженности и усреднять, представляя в процентах относительно всей пробы. Такая обработка позволила более наглядно выявить межвидовые и сезонные различия важнейших морфологических критериев функциональной активности щитовидной железы.

Результаты

В таблице представлены значения высоты тиреоидного эпителия в зимний, весенний, летний и осенний сезоны. Рисунок демонстрирует процентное содержание в пробах фолликулов с эпителием различной формы и различной степенью вакуолизации интрафолликулярного коллоида.

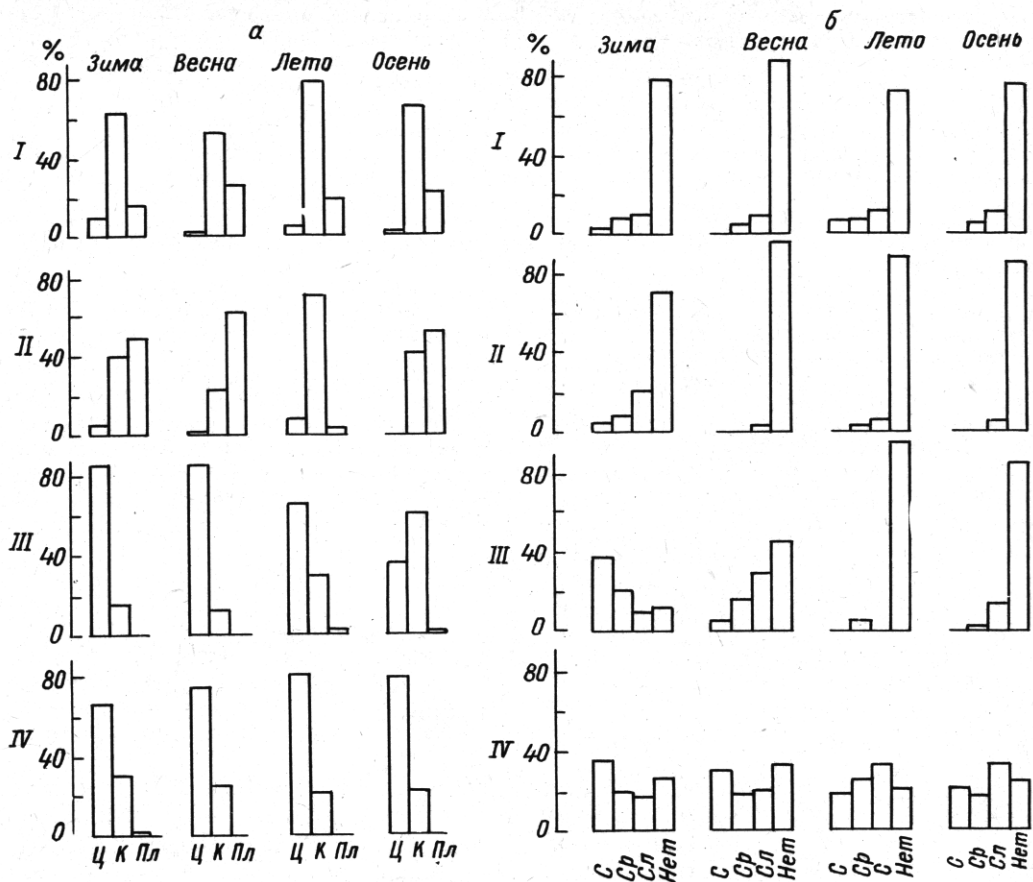
Если объединить все морфологические и морфометрические данные, то сезонная динамика функциональной активности тиреоидной системы выглядит следующим образом.

Шпрот. Общая активность щитовидной железы во все сезоны невелика. Колебания в секреторной функции выражены относительно слабо. Улавливается заметный максимум зимой, когда выше тиреоидный эпителий и выше процент цилиндрических клеток. Достоверна и летняя стимуляция секреторной активности, определяемая не только по форме тиреоидного эпителия, но и по относительному увеличению количества фолликулов с вакуолизированным коллоидом. В осенний сезон активность щитовидной железы минимальна.

Хамса. В целом показатели активности железы самые низкие среди изученных нами видов. Сезонные колебания проявляются более отчетливо, чем у шпрота. Выраженный максимум выявляется в летний сезон, когда наиболее высок тиреоидный эпителий, максимален процент кубических клеток и минимален — плоских, в апикальной части тироцитов некоторых фолликулов видны гранулы интрацеллюлярного коллоида. Менее заметен зимний подъем активности щитовидной железы. В этот сезон наблюдается небольшой процент

Сезонная динамика высоты тиреоидного эпителия (мкм) у шпрота, хамсы, ставриды и мерланга

Времена года	Шпрот		Хамса		Ставрида		Мерланг	
	$\bar{x} \pm S_x$	p	$\bar{x} \pm S_x$	p	$\bar{x} \pm S_x$	p	$\bar{x} \pm S_x$	p
Зима	5.1 ± 0.5	<0.01	4.1 ± 0.8	<0.01	11.5 ± 1.0	>0.05	10.4 ± 1.1	>0.05
Весна	4.1 ± 0.6	<0.01	2.8 ± 0.8	<0.01	12.0 ± 0.6	<0.01	9.6 ± 0.9	>0.05
Лето	5.6 ± 0.9	<0.01	5.1 ± 0.4	<0.01	10.7 ± 0.6	<0.01	9.6 ± 0.9	>0.05
Осень	4.1 ± 0.5	<0.01	3.1 ± 0.7	<0.01	6.2 ± 0.6		9.4 ± 0.9	



Процентное содержание фолликулов с разной степенью вакуолизации и различным эпителием.

Фолликулы: а — с сильной (С), средней (Ср) и слабой (Сл) степенью вакуолизации коллоида (нет — невакуолизированный гомогенный коллоид); б — с цилиндрическим (Ц), кубическим (К) и плоским (Пл) эпителием. I — шпрот, II — хамса, III — ставрида, IV — мерланг.

фолликулов с базофильным и вакуолизированным коллоидом. Минимальная активность щитовидной железы по всем показателям выявляется осенью.

Ставрида. Общая активность железы очень высока (средняя высота тиреоидного эпителия ставриды больше, чем у шпрота и хамсы, в 2—2 1/2 раза). Ярко выражен зимний максимум; ставрида — единственный из изученных видов, щитовидная железа которого демонстрирует в этот сезон классическую картину гиперфункции: 85 % фолликулов — с цилиндрическим эпителием, почти 40 % — с сильной степенью вакуолизации коллоида, встречаются фолликулы неправильной формы, почти лишенные просвета, крупные ядра в тироцитах смещены в базальную часть, апикальный край изрезанный, с выростами внутрь фолликулов; доминирует голубая окраска коллоида. Весной активность железы остается высокой, но заметны признаки некоторого ее снижения (затухает вакуолизация коллоида, реже встречается его базофильная окраска). Летом процесс снижения активности продолжается и достигает минимума осенью: железа спокойная, коллоид невакуолизированный, около половины фолликулов с плоским эпителием, доминирует оксифильная окраска. По сравнению с другими видами у ставриды самая яркая сезонная динамика изученных характеристик.

Мерланг. По всем показателям активность тиреоидной системы высока, в среднем соизмерима со ставридой. Сезонная динамика практически не выражена. Едва заметна тенденция к осеннему снижению активности.

Ни у одного вида не было выявлено отличий в состоянии щитовидной железы у рыб разного пола, разных размерных групп и разных стадий зрелости гонад.

Обсуждение

Литературные данные по годовым циклам активности щитовидной железы морских рыб свидетельствуют о том, что, несмотря на отдельные индивидуальные вариации, сезонные изменения в тиреоидной системе имеют одно- или двухвершинный характер. Как правило, у видов с летним икротетанием уровень активности железы возрастает один раз в течение годового цикла и именно в преднерестовый или нерестовый сезон [4, 6]. Поскольку весенне-летняя активизация тиреоидной системы происходит на фоне повышения температуры, увеличения фотопериода и роста гонадосоматического индекса, предполагают их причинно-следственную связь, хотя результаты экспериментальных воздействий фотопериода и температуры на щитовидную железу крайне противоречивы [2]. У рыб с осенне-зимним нерестом гормональная активность щитовидной железы имеет двухвершинный характер, при этом один пик связан с размножением, второй — опять же с летним подъемом температуры и увеличением фотопериода [5]. К сожалению, все авторы работали, как правило, с одним видом, и в обширной в целом литературе, посвященной щитовидной железе рыб, редко встречаются сравнительно-экологические исследования и межвидовые сопоставления.

В нашей работе совпадение у шпрота и хамсы с нерестовым сезоном максимума активности щитовидной железы, ее постоянную высокую активность у нерестящегося круглый год мерланга можно было бы по аналогии с упомянутыми выше исследованиями объяснить воздействием тиреоидных гормонов на процессы размножения. Однако полученные нами данные об отсутствии корреляции между активностью щитовидной железы и стадиями зрелости гонад, так же как и сходные результаты, установленные для камбалы [5, 6], свидетельствуют об отсутствии прямой функциональной связи этих процессов.

Помимо размножения важнейшим стимулом гормональной активности считается фотопериод [9]. Однако в литературе уже высказывались сомнения в регулирующем значении фотопериода в сезонной динамике активности щитовидной железы [10].

Результаты наших исследований говорят о том, что ни один вид не реагирует подъемом гормональной активности на весеннее увеличение фотопериода. Более того, секреция щитовидной железы у мерланга стабильна при любом фотопериоде, а у шпрота и ставриды максимумы активности железы зафиксированы в зимний, самый темный сезон.

Опубликованные исследования по влиянию температуры на щитовидную железу рыб содержат крайне противоречивые результаты, показывающие как положительную корреляцию между температурой среды и гормональной активностью тиреоида, так и отрицательную [2]. В нашей работе роста активности щитовидной железы, обусловленного подъемом температуры, мы не наблюдали. Гораздо убедительнее выглядит предположение о стимулирующем действии низких температур. В холодный сезон активность щитовидной железы высока не только у холодолюбивых, но и у теплолюбивых видов (хамса, ставрида). Зимнее, «низкотемпературное» повышение тиреоидной активности у рыб с летним нерестом отмечено только в работе Моисеевой [3] также на черноморской ставриде.

Обсуждая особенности функциональной деятельности тиреоидной системы, Илс [2] предположил, что щитовидная железа активна, когда рыба находится в условиях, благоприятных для выживания, и неактивна, когда условия неблагоприятны. Сходную точку зрения высказали Дикхоф и Дарлинг [11]: щитовидная железа неактивна тогда, когда рыба голодает или стрессирована неблагоприятными условиями окружающей среды. Однако, по нашим данным, в самый неблагоприятный для теплолюбивой ставриды сезон, зимой, все морфологические и морфометрические показатели свидетельствуют о максимальной функции щитовидной железы. Можно предположить, что если преодоление неблагоприятных условий внешней среды происходит пассивно (снижение обмена, двигательной активности и т. п.), то уровень функционирования щитовидной железы снижается. Если же это преодоление идет активно (ставрида зимой не прекращает питаться, мигрирует, обладает выраженной фотореакцией), щитовидная железа при ингибирующем действии низких температур именно повышением секреции обеспечивает высокий обмен.

Таким образом, полученные данные не подтверждают зависимость тиреоидной функции от процессов полового созревания и фотопериода и положительную корреляцию с температурой. По всей видимости, доминирующим фактором в регуляции тиреоидного статуса является уровень двигательной активности.

Повышенная подвижность, сопровождающая размножение и активное питание, определяет высокие летние значения функции щитовидной железы у хамсы и ставриды. Особенно отчетливо возрастание тиреоидной активности у хамсы, поскольку, помимо нереста, лето — время максимальной численности планктонных ракообразных, ее основной кормовой базы.

Достоверное увеличение высоты тиреоидного эпителия в летний сезон у шпрота также можно объяснить его активным нагулом и образованием больших промысловых скоплений. У сельди Балтийского и Северного морей [12] летний максимум в функции щитовидной железы прямо связывается с образованием косяков и повышением при этом двигательной активности. Осборн и Симпсон [5] показали отрицательную корреляцию между выловом камбалы на единицу промысловых усилий и концентрацией тироксина в плазме крови. Авторы предполагают, что обусловленная высоким содержанием тиреоидных гормонов повышенная двигательная активность камбал в зимний и летний сезоны делает их менее уязвимыми для лова.

Поведение мерланга не связано с какими-либо изменениями двигательной активности. И круглогодичный нерест, и постоянно разреженное существование не требуют изменений в тиреоидной функции.

В морфологических и морфометрических параметрах, определяющих величину секреторной деятельности щитовидной железы, прослеживается отчетливое парное сходство между шпротом и хамсой, с одной стороны, и ставридой и мерлангом — с другой. Высота тиреоидного эпителия у этих пар отличается во все сезоны в 2—2 ¹/₂ раза. Степень вакуолизации коллоида, форма эпителия, наличие интрацеллюлярного коллоида в тироцитах, форма фолликулов и их размерные соотношения свидетельствуют, что активность щитовидной железы у пары ставрида—мерланг значительно выше.

Обнаруженные межвидовые различия в состоянии тиреоидной системы трудно поддаются объяснению. При сравнении биологических особенностей данных видов оказалось, что единственным разделяющим их признаком является характер питания: ставрида и мерланг — хищники, шпрот и хамса — планктофаги. Возможно, хищничество связано не только с готовностью к бросковым движениям, но и с повышенной чувствительностью анализаторов и общей более высокой реактивностью центральной нервной системы к внешним стимулам, которые, как известно, находятся под контролем тиреоидных гормонов [13]. Фабри [14], изучавший количество общего и гормонального иода

у пресноводных рыб разной экологии, максимальный уровень иода зафиксировал у щуки (самая малоподвижная, но хищник!), более низкий — у голавля (подвижная рыба со смешанным питанием) и минимальный — у всеядного карпа.

Таким образом, если сезонные колебания функции щитовидной железы определяются в первую очередь динамикой двигательной активности, то присущий данному виду уровень секреции обусловлен не степенью подвижности, а какими-то другими биологическими особенностями, пока еще в достаточной степени не понятыми.

Объяснению причин индивидуальных и видовых различий в активности щитовидной железы, возможно, будет способствовать концепция Эппла [15], считающего основной функцией щитовидной железы снабжение организма гормоном—тонином, а не хорошо известные, но специфические ее роли (метаморфоз, например, или гомеотермия млекопитающих).

Несмотря на сомнения Илса [2] в целесообразности обобщения данных по сезонной динамике тиреоидной функции, может оказаться, что именно сравнительно-экологический подход к выявлению закономерностей изменения тиреоидного статуса рыб и межвидовые сопоставления откроют дополнительные возможности для установления причинно-следственных связей во взаимодействии организма со средой и раскрытия в конечном счете гормональных аспектов адаптаций.

Список литературы

- [1] Баранникова И. А. Функциональные основы миграции рыб. Л.: Наука, 1975. 210 с. — [2] Eales J. C. Thyroid functions in cyclostomes and fishes // *Hormones and Evolution*. New York: Acad. Press, 1979. Vol. 1. P. 341—436. — [3] Мусеева Е. Б. Функциональное состояние щитовидной железы мелкой черноморской ставриды в различные периоды годового цикла // Тр. Азово-Черноморского НИРО. М.: Пищевая пром-сть, 1969. Вып. 26. С. 152—162. — [4] Зензеров В. С. Сравнительная морфология щитовидной железы некоторых рыб Баренцева моря // Особенности биологии рыб северных морей. Л.: Наука, 1983. С. 108—117. — [5] Osborn R. H., Simpson T. H. Seasonal changes in thyroidal status in the plaice, *Pleuronectes platessa* L. // *J. Fish Biol.*, 1978. Vol. 12. P. 519—526. — [6] Eales J. G., Fletcher G. L. Circannual cycles of thyroid hormones in plasma of winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus* Walbaum) // *Can. J. Zool.* 1982. Vol. 60. P. 304—309. — [7] Световидов А. Н. Рыбы Черного моря. М.; Л.: Наука, 1964. 550 с. — [8] Помейс Б. Микроскопическая техника. М.: Изд-во иностр. лит., 1953. 718 с. — [9] Grau E. G., Specker J. L., Nishioka R. S., Bern H. A. Factors determining the occurrence of the surge in thyroid activity in salmon during smoltification // *Aquaculture*. 1982. Vol. 28. P. 49—57. — [10] Lindahl K., Lundqvist H., Rydevik M. Plasma thyroxine levels and thyroid gland histology in Baltic salmon (*Salmo salar* L.) during smoltification // *Can. J. Zool.* 1983. Vol. 61, N 9. P. 1954—1958. — [11] Dickhoff W. W., Darling D. S. Evolution of thyroid function and its control in lower vertebrates // *Amer. Zool.* 1983. Vol. 23, N 3. P. 697—707. — [12] Spannhof L., Jährgig A., Hinrichs R. Untersuchungen zur Jahresrhythmik der Schilddrüse beim Hering (*Clupea harengus*) // *Wiss. Z. Univ. Rostock Math.-naturwiss. R.* 1973. Bd 22, H. 6—7 (Teil 2). S. 731—739. — [13] Liley N. R. Hormones and reproductive behavior in fishes // *Fish Physiology*. Vol. 3. New York; London, 1969. P. 73—110. — [14] Фабри З. Н. Особенности функциональной активности щитовидной железы и тканевого распределения ее гормонов у рыб с различной экологией // *Вопр. ихтиологии*. 1984. Т. 24, № 2. С. 340—343. — [15] Eppl A. Functional principles of vertebrate endocrine systems // *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 75. Jahres Versamml. (Hannover, 31. Mai—5. Juni 1982): Stuttgart; New York, 1982. P. 117—126.

Поступила 23 VI 1988

SEASONAL CHANGES IN FUNCTIONAL ACTIVITY OF THE THYROID IN BLACK SEA FISHES

E. V. Ivleva

Institute of Biology of the Southern Seas,
Ukrainian SSR Academy of Sciences, Sevastopol

SUMMARY

Studies have been made on seasonal dynamics of the activity of the thyroid in *Sprattus sprattus phalericus*, *Engraulis encrasicolus*, *Trachurus mediterraneus ponticus*, *Odontogadus merlangus euxinus* as revealed from morphological and morphometric criteria. No relationship was found between the activity of the thyroid and the degree of gonadal maturity; no positive correlation was confirmed with temperature and photoperiod. It is suggested that seasonal changes in the thyroid function are subjected to the dynamics of locomotor activity, which is associated with breeding and feeding. Significant differences were found in morphological indices of the activity of the thyroid in fishes with different feeding patterns.
