

مروری بر فیزیولوژی غدد هیپوتالاموس و هیپوفیز آبزیان

محمد فروهر واجارگاه^{۱*}، سید علی اکبر هدایتی^۲

۱- دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه گیلان

۲- دانشکده شیلات و محیط زیست، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان

* Mohammad.frouhar@yahoo.com

تاریخ پذیرش: بهمن ۱۳۹۶

تاریخ دریافت: مهر ۱۳۹۶

چکیده

هیپوتالاموس و هیپوفیز جزء غدد درون ریز بدن آبزیان می باشند و اعمال مختلفی را برعهده دارند. فیزیولوژی این غدد، اعمال و چرایی اعمال فیزیولوژیکی شان را توصیف می کند. در نهایت، فیزیولوژی پیرامون کیفیت تنظیم اعمال فیزیولوژیکی بحث می نماید که چگونه اعمال مزبور با یکدیگر ارتباط برقرار می سازند و در بدن موجود منفردی به صورت دستگاه واحد عمل می کنند. هیپوتالاموس تمام سیستم هورمونی بدن را کنترل می کند. هیپوفیز نیز هورمون های متعددی ترشح می کند که کارکرد غدد داخلی و کل سیستم هورمونی را به طور موثر تحت تاثیر قرار می دهد و خود هیپوفیز نیز توسط سیستم اعصاب تنظیم می شود. عملکرد درست این دو غده باعث انجام صحیح عملکردهایی می گردد که تحت تاثیر هورمون های ترشح شده از آنها قرار می گیرند.

کلمات کلیدی: فیزیولوژی، هیپوفیز، هیپوتالاموس، آبزیان، هورمون.

مقدمه

فیزیولوژی جانوری یکی از ارکان اصلی دانش زیست‌شناسی است، عرصه این رشته بسیار وسیع است به طوری که همه جانوران را از دیدگاه‌های گوناگون مقایسه‌ای، سازشی و محیطی در بر می‌گیرد. فیزیولوژی حاوی موضوعاتی از قبیل فیزیولوژی تولیدمثل، فیزیولوژی تنفس، فیزیولوژی گردش خون، فیزیولوژی گوارش و ... می‌باشد. این اعمال فیزیولوژیکی، نه تنها تحت تأثیر عوامل محیطی (مثل: اکسیژن، غذا، انرژی، حرارت و ...) قرار دارند، بلکه بر اساس آن‌ها تنظیم می‌گردند. فیزیولوژی درباره اعمال جانداران یعنی چگونگی تغذیه، تنفس و حرکت و هم چنین از چگونگی تلاش آن‌ها برای بقای حیات بحث می‌کند. هم چنین، فیزیولوژی درباره چگونگی سازش جانداران با مسائل محیط خود سخن می‌گوید (حفظ بقای خود در برابر تغییرات محیطی). فیزیولوژی نه تنها به توصیف اعمال اکتفا نمی‌کند بلکه به چرایی اعمال فیزیولوژیکی هم می‌پردازد. بنابراین، برای رسیدن به این هدف مهم فیزیولوژی، هم مطالعات مقایسه‌ای (مقایسه اعمال جانوران مختلف در برابر مشکلات محیط زیست شان) و هم محیطی (بهره برداری جانور از منابع) برای کسب بینش فیزیولوژی ضروری است.

فیزیولوژی غدد درون ریز و رفتار:

الف) هیپوتالاموس:

از نظر رفتار شناسی یکی از مهم‌ترین جنبه‌های ساختمانی هیپوتالاموس ارتباط نزدیک آن با غده هیپوفیز است. این غده درون ریز که تمام سیستم هورمونی بدن را کنترل می‌کند. می‌توان گفت که با توجه به ارتباط هیپوتالاموس با دیگر قسمت‌های مغز، داشتن ذخیره خونی فراوان و پیوندش با غده هیپوفیز، این قسمت برای اندازه‌گیری تغییرات متابولیسم بدن و به کار انداختن فعالیت‌های تصحیح‌کننده آن‌ها بسیار سازگار است. به عبارت دیگر برای این که به عنوان بخشی از سیستم کنترل هومووستاتیک (پایداری) بدن انجام وظیفه کند بسیار مناسب است و دلایل فیزیولوژیکی فراوانی حاکی از همین انجام وظیفه است.

هیپوتالاموس و تحریک

در خلال مطالعه نقش هیپوتالاموس بود که برخی از مهم‌ترین حلقه‌های ارتباط بین رفتار و مغز برقرار شد. تکنیک‌های فیزیولوژی جدید امکان می‌دهند که با کار گذاشتن الکتروود،

تزریق کنترل شده مواد شیمیایی و یا تخریب قسمت‌های بسیار کوچکی از نواحی انتخابی مغز به مطالعه بخش‌های مختلف آن پرداخته شود. غده هیپوفیز در مهره‌داران از به هم پیوستن بافت‌های عصبی و پوششی به وجود آمده و به طور نزدیک با هیپوتالاموس مرتبط است. غده هیپوفیز از طریق ترشحات مختلف خود تمام غدد داخلی دیگر را تنظیم می‌کند و خود توسط سیستم اعصاب تنظیم می‌شود. این سیستم کنترل به تغییرات محیطی که از طریق دستگاه عصبی دریافت شده، امکان می‌دهد تا با واکنش هورمونی هماهنگ شوند. وظایف دو سیستم ارتباطی اعصاب و غدد داخلی در تمام هم‌کنشی‌های خویش اساساً به صورت مکمل یکدیگر باقی می‌مانند. سیستم اعصاب فقط از طریق تکانه‌های عصبی می‌تواند اطلاعات را منتقل نماید. وضعیت این سیستم ممکن است بسیار سریع تغییر کند، اما واضح است که چنین سیستمی برای انتقال دراز مدت یک پیام ثابت و بی‌تغییر کم‌تر مناسب است، زیرا مقیاس عمل آن از هزارم ثانیه تا دقیقه است. سیستم غدد داخلی به این سرعت پاسخ نمی‌دهد، اما در صورت لزوم سلول‌هایش می‌توانند به ترشح مداوم و درازمدت هورمون‌ها و ریختن آن‌ها به گردش خون برای ماه‌ها ادامه دهند. به علاوه هورمون‌ها از طریق گردش خون به همه سلول‌های بدن می‌رسند، در حالی که اعصاب فقط ماهیچه‌ها را در کنترل خویش دارند.

ماهی آبنوس نر در اوایل فصل تولید مثل وارد مرحله‌ای می‌شود که هم با ماده بیشتر معاشقه کند و هم به نرهای رقیب بیشتر حمله می‌نماید. سونستر با اندازه‌گیری دقیقه به دقیقه نشان داده که وقتی یکی از این دو گرایش زیاد باشد دیگری کم خواهد بود. مثلاً تا چندین دقیقه پس از یک دوره حمله، با ماده معاشقه نمی‌کند. بالاخره حیوان معاشقه را آغاز می‌کند اما در پی آن در مقابل محرک تهاجم، از حمله خودداری می‌کند تا وقتی که برانگیختگی جنسی‌اش فروکش نماید. احتمال ندارد که در این گونه تغییرات سریع رفتاری هورمون‌ها دخالت داشته باشند. از سوی دیگر با پیشرفت سیکل تولید مثلی، گرایش ماهی آبنوس به نشان دادن واکنش در مقابل محرک‌های والدینی مداوماً افزایش پیدا می‌کند. تقریباً با اطمینان می‌توان گفت که این تغییر مبنای هورمونی دارد.

ب) هیپوفیز:

این غده هورمون‌های متعددی ترشح می‌کند که کارکرد غده داخلی دیگر را تحت تأثیر دارند. به این ترتیب هیپوفیز کل سیستم هورمونی را به طور مؤثر کنترل می‌نماید. در تمام مهره داران، غده هیپوفیز از دو نوع بافت مشخص تشکیل شده است که هر دو، هورمون تولید می‌کنند:

۱. هیپوفیز غده ای که از بافت پوششی خلفی نشأت گرفته است.

۲. هیپوفیز عصبی که از ناحیه دی انسفال کف مغز مشتق شده است. ترشح هورمون‌ها از هیپوفیز غده ای، تحت کنترل عصبی هورمونی هیپوتالاموس قرار دارد که محور هیپوتالاموسی-هیپوفیزی را تشکیل می‌دهد.

هیپوفیز عصبی

مجموعه‌ای از آکسون‌های عصبی است که به یک شبکه مویرگی با سازمان دهی مناسب یا اندام نوروهمال ختم می‌شود. در این جا، پایانه‌های عصبی، نوروهورمون‌ها (هورمون‌های عصبی) را ذخیره می‌کنند و از آن جا برای تحریک مناسب، به داخل جریان خون آزاد می‌کنند. این آکسون‌ها به نوبه خود، از اجسام سلولی عصبی بزرگ که Proneurohormone را می‌سازند، خارج می‌گردند. این اجسام سلولی، به شکل گره‌ها یا هسته‌هایی در داخل هیپوتالاموس قرار دارند. بعضی از این سلول‌های عصبی، هیپوفیز غده ای را عصب دهی می‌کنند.

هورمون‌های هیپوفیز عصبی از نظر شیمیایی، در حداقل ۸۰ مهره دار مختلف شناسایی شده‌اند و به نظر می‌رسد که از نظر تکاملی، به یکی از دو دودمان شبه وازوپرسین vasopressin-like و شبه اکسی توسین oxytocin-like مربوط می‌شوند. در دهان گردان، یک پپتید منفرد آرژینین وازوتوسین arginine vasotocin (AVT) وجود دارد. به نظر می‌رسد که آرژینین وازوتوسین (AVT)، عضو ثابت خانواده شبه وازوپرسین باشد که در سرتاسر جهان در ماهیان یافت می‌شود. با این وجود، همه هشت پپتید شبه اوکسی توسین در یک یا چند عضو از گروه ماهیان توصیف شده‌اند. بیش‌ترین تنوع پپتیدهای شبه اوکسی توسین در ماهیان غضروفی دیده می‌شود.

وظیفه دقیق پپتیدهای نوروهیپوفیزی در ماهیان، هم چنان نامشخص است اما شواهدی وجود دارد که گیرنده‌هایی

برای ایزوتوسین، هم در آبشش و هم کبد قزل آلائی رنگین کمان دیده می‌شود. مطالعاتی با تاریخچه طولانی انجام شده است که دلالت بر نقش AVT در فیزیولوژی تنظیم اسمزی در ماهیان استخوانی دارد. مطالعات اولیه نشان داد که AVT دارای عمل دیورتیک (تولید ادرار) است. در تعدادی از گونه‌های ماهیان استخوانی، به نظر می‌رسد که غلظت AVT در خون در حال گردش، در محدوده بین 10^{-12} تا 2×10^{-11} مولکول باشد. دوزهای کم AVT تأثیر آنتی دیورتیک (ضد ترشح ادرار) دارند. تغییرات زودگذر transitory میزان AVT هیپوفیز، در خلال مرحله ابتدایی سازگاری از آب شیرین به آب دریا مشاهده می‌شود. به همراه آن، افزایش زودگذر اسمولالیت پلاسما، ممکن است عامل تحریک ترشح AVT باشد. به نظر می‌رسد که هم AVT و هم ایزوتوسین می‌توانند باعث تحریک انقباض عروقی آبششی شوند که این امر، افزایش فشار آئورت شکمی و افت اولیه فشار آئورت پشتی را به همراه دارد. ایزو توسین و AVT همچنین ترشح تستوسترون بیضه قزل آلا را در محیط آزمایشگاه inventor تحریک می‌کنند. تجویز وازوتوسین، باعث وادار کردن ماهی به تخم ریزی نیز می‌شود.

هیپوفیز غده‌ای

ایمونوشیمی سلولی یا ایمنی شناسی شیمیایی سلولی، (Immunohistochemistry) وجود فعالیت پرولاکتین، سوماتوتروپین، تیروتروپین، گونادوتروپین و ملانوتروپین را هم در ماهیان غضروفی و هم استخوانی نشان داده است. الگوی مربوطه در دهان گردان، متفاوت است. به نظر می‌رسد که آزاد سازی هورمون‌هایی که در سایر ماهیان از هیپوفیز غده ای آزاد می‌شوند، در این ماهیان از هیپوفیز عصبی (نوروهیپوفیز) صورت می‌گیرد. ماهیان استخوانی، یک نوع سلول اضافی به نام سلول‌های PAS مثبت یا سوماتولاکتین somatolactin در ناحیه پارس اینترمدیا دارند.

سه خانواده عمده از هورمون‌ها در هیپوفیز غده ای وجود دارد:

۱- خانواده هورمون‌های پرولاکتین که در ماهیان شامل پرولاکتین و هورمون رشد است.

۲- سوماتولاکتین، (Melanosit Stimulating Hormone) MSH, (Adrenocorticotropic

است که در کنترل تنظیم اسمزی، حداقل در ماهیان آزاد دخالت دارد. GH اگزوزن (با منشأ خارجی) باعث افزایش تحمل در مقابل شوری در بین گونه‌های آزاد ماهیان می‌شود. یون های سدیم (Na)، پتاسیم (K) و فعالیت ATP از در سلول های کلراید آبشش ها افزایش می یابد. غلظت های پلاسمایی GH و میزان تصفیه (clearance) متابولیک در هنگام ورود ماهی به آب دریا بالا می رود.

گیرنده‌های GH در کبد، آبشش، روده و کلیه خلفی ماهی قزل‌آلا مشاهده شده است. با این وجود، تصور می شود که بسیاری از اثرات GH، همانند آنچه که در مهره‌داران رده‌های بالاتر روی می‌دهد، توسط واسطه‌ای به نام عوامل رشد شبه انسولینی (IGF=Insulin Growth Factor) و خصوصاً IGF-I اعمال می‌شود. اثرات GH بر روی عضله اسکلتی، عمدتاً با واسطه IGF-I تولید شده در کبد عمل می‌شود. استفاده از GH، هم IGF-I و هم RNA را در کبد، آبشش و کلیه تنظیم می‌کند و نشان داده شده است که با تجویز GH، IGF-I تحمل در مقابل شوری را در عرض ۴۸ ساعت افزایش می‌دهد. GH همچنین با هورمون کورتیزول و شاید هورمون تیروئید، کنش متقابل نشان دهد. کورتیزول هورمون مهم تنظیم اسمزی در ماهیان استخوانی است. GH غده بین کلیوی را تحریک، یا حساسیت غده بین کلیوی به ACTH را افزایش می‌دهد و این امر منجر به افزایش تولید کورتیزول می‌شود.

خانواده دو

الف) سوماتولاکتین

شباهت ساختاری بسیار زیادی با پرولاکتین و هورمون رشد دارد. اما وظیفه کلی آن نامشخص مانده است. سلول‌های سوماتولاکتین بخش پارس اینترمدیا، به انواعی از تغییرات در وضعیت آب، از جمله کلسیم، شوری، pH یا رنگ زمینه پاسخ می‌دهند. غلظت های سوماتولاکتین پلازما افزایش می‌یابد. هم چنین افزایش غلظت آن را در هنگام بروز استرس در ماهی آزاد چینیوک و قزل آلا ی رنگین کمان گزارش کرده‌اند. علاوه بر این، گزارش شده است که سوماتولاکتین باعث افزایش نقل و انتقال فسفات در کشت های اولیه سلول های کلیه ماهی کفشک می شود.

ب- هورمون محرک غده فوق کلیه (ACTH=Adrenocorticotropic Hormone) و

(Hormone ACTH) که از یک دودمان مشترک نشأت گرفته‌اند.

۳-هورمون گونادوتروپین ها که به همراه هورمون محرک تیروئید، گلیکوپروتئین با عناصر ساختاری مشترک هستند.

خانواده یک

الف) پرولاکتین

در ماهیان، نقش مهمی در تنظیم هیپراسمزی در ماهیان استخوانی آب شیرین دارد. سلول های پرولاکتین در غده هیپوفیز همه ماهیان، به استثنای ماهیان دهان گرد شناسایی شده‌اند. برداشتن هیپوفیز ماهیان استخوانی آب شیرین، منجر به اتلاف یون‌ها می‌شود که نهایتاً کشنده خواهد بود، مگر اینکه پرولاکتین را مجدداً به حیوانات فاقد هیپوفیز تزریق کنند. در ماهیان یوری هالین، مقادیر پرولاکتین پلازما پس از انتقال ماهی از آب دریا به آب شیرین به سرعت کاهش می‌یابد اما اگر آزمایش به صورت معکوس انجام شود، افزایش خواهد یافت. به نظر می‌رسد که وظیفه کلی پرولاکتین، حفظ نفوذ پذیری یون ها و آب در بافت های پوششی اندام های تنظیم اسمزی (آبشش، روده، کلیه و کیسه صفر) در آب شیرین است و این اثرات در ماهیان یوری هالین اهمیت حیاتی دارند. در بعضی از ماهیان استخوانی، پرولاکتین اثرات هیپرکالسمیک Hyperkalemia (افزایش کلسیم خون) دارد اما وظیفه اختصاصی آن، نامشخص باقی مانده است. دیده شده است که بسیاری از عوامل استرس زا که سبب عدم تعادل یون‌ها و آب می‌شوند، ترشح پرولاکتین را فعال می‌کنند. در بین گزارش‌های متعددی که در خصوص اثرات پرولاکتین ارائه شده است، به نقش این هورمون در کنترل تولید استروئیدهای غدد جنسی، سوخت و ساز چربی‌ها و ایجاد تهویه fanning برای تخم‌ها (جنین‌ها) توسط والدین اشاره شده است. دو شکل مولکولی متفاوت از پرولاکتین شناسایی شده است اما تا کنون یک نوع گیرنده توصیف شده است و ارتباط فیزیولوژیک آن نامشخص باقی مانده است.

ب) هورمون رشد (GH)

این هورمون، در هیپوفیز همه ماهیان، به استثنای ماهیان دهان گرد وجود دارد. دو مولکولی مختلف (variants) از GH در ماهیان استخوانی توصیف شده است. هورمون رشد باعث افزایش میزان رشد بدن می‌شود. اخیراً نیز مشخص شده

هورمون محرک ملانوسیتها (MSH=Melanosit Stimulating Hormone):

در پستانداران، MSH و ACTH از یک مولکول دودمانی مشترک به نام پرواوپیوملانوکورتین (POMC) proopiomelanocortin نشأت گرفته اند. سلولهای MSH, ACTH غده هیپوفیز همه گروههای ماهیان شناسایی شده است و به طور کلی، ماهیان واجد مکانیسم عمل آوری POMC، همانند آنچه که در مهره داران رده های بالاتر توصیف شده است، هستند.

ACTH به عنوان یک تنظیم کننده مهم تولید کورتیکو استروئیدها، همانند مهره داران رده های بالاتر عمل می کند. وظیفه MSH کم تر مشخص شده است به طوری که تنها در تعدادی از گونه های ماهیان استخوانی نشان داده شده است که در امر کنترل تولید ملانین و سازگاری پوست با رنگ زمینه محیط دخیل است. اخیراً گزارش شده است که آلفا MSH- دارای فعالیت کورتیکوتروفیک، همانند مهره داران رده های بالاتر است.

ج- کورتیکو استروئیدها

کورتیزول، عمده ترین کورتیکو استروئیدی است که از غده بین کلیوی به داخل جریان خون ماهیان استخوانی آب شیرین و دریا آزاد می شود. غده بین کلیوی در ماهیان الاسمورانش، یک کورتیکو استروئید غیر معمول به نام یک-آلفا-هیدروکسی کورتیکوسترون تولید می کند. اما در ماهیان دهان گرد، وجود کورتیکو استروئیدها نامشخص است و فقط مقادیر بسیار کمی کورتیزول، کورتیکوسترون و دی اکسی کورتیزول نشان داده شده است. وظایف عمده کورتیزول به سوخت و ساز انرژی، تنظیم یونی، و پاسخ به استرس مربوط می شود. گزارش شده است که کورتیزول، هیپرکلسمیک (بالا برنده قند خون) است و گلیکولیز (تجربه گلیکوژن) و گلوکوژنز از پروتئین ها و چربی ها را تحریک می کند. این هورمون، هم در ماهیان الاسمورانش و هم استخوانی تلئوست، آنزیم های مهمی برای مراحل حدواسط سوخت و ساز در کبد را فعال می کند. تنظیم یونی، یکی از وظایف مهم کورتیکو استروئیدهاست زیرا بسیاری از ماهیان، با مشکلات قابل توجهی در زمینه تنظیم اسمزی روبه رو هستند که هم در مورد حضور در آب شیرین و هم دریا صادق است. این مشکلات خصوصاً برای ماهیان یوری هالین که بین این دو محیط مهاجرت می کنند، به صورت حاد

تظاهر می کنند. تزریقات کورتیکو استروئید، باعث کاهش اتلاف نمک در لامپری ها (مارماهیان دهان گرد) می شود و یک - آلفا- هیدروکسی کورتیکوسترون نیز در ایجاد تعادل یون های سدیم، کلر و اوره در ماهیان الاسمورانش دخالت دارد. شواهدی موجود است که نشان می دهد کورتیزول در کنترل تنظیم یونی، هم در ماهیان استخوانی (تلئوست) آب شیرین و هم دریایی نقش دارد اما بیش تر تحقیقات بر روی تنظیم کاهش فشار اسمزی در ماهیان دریایی متمرکز شده است. برداشتن غده بین کلیوی، اثرات مخربی بر روی مارماهیانی که به آب دریا سازگاری یافته اند، ایجاد می کند که البته با تزریق کورتیزول این اثرات برطرف می شود. انتقال ماهیان یوری هالین از جمله آزاد ماهیان و مارماهیان از آب شیرین به دریا، سبب افزایش موقتی غلظت های کورتیزول پلاسما می شود اما ممکن است تصفیه متابولیک و مقادیر تولید خون توسط کورتیزول در ماهیان دریایی بالا می رود. با این وجود ممکن است هم چنین ترشح کورتیزول در ماهیانی که از آب دریا به آب شیرین منتقل می شوند، افزایش یابد که نشان دهنده اهمیت کورتیزول در سازگاری با هر دو محیط باشد. مکان های اصلی فعالیت کورتیزول، آبشش ها و بافت پوششی روده هستند و گیرنده های خاص در این بافت ها قرار گرفته اند. کورتیزول، تزاید سلول های کلراید آبشش را تحریک می کند و سبب افزایش فعالیت آنزیم ATP از مربوط به یون های سدیم و پتاسیم می شود. این آنزیم باعث پیشرفت انتقال یون های تک ظرفیتی در سلول های کلراید می شود. در سلول های بافت پوشش مارماهیانی که به آب شیرین سازگاری یافته اند، پس از تجویز کورتیزول، افزایش فعالیت ATP از مربوط به یون های سدیم و پتاسیم، در ارتباط با انتقال یون سدیم مشاهده می شود و هم چنین جذب مایع روده ای در خلال تبدیل مرحله پاره اسمولت ماهی آزاد اقیانوس اطلس به واسطه عمل کورتیزول افزایش می یابد. کورتیزول هم چنین با سایر تشکیلات هورمونی واکنش متقابل نشان می دهد و گزارش شده است که از آزاد سازی پرولاکتین ممانعت به عمل می آورد و سطوح هورمون تیروئید را در ماهی آزاد کوهو در خلال تبدیل به مرحله اسمولت بهبود می بخشد.

مهم ترین ویژگی پاسخ به استرس در ماهیان فعال شدن محور HPI است که منجر به افزایش ترشح کورتیزول می شود. این امر، بخش پاسخ سازشی سراسری است که طی آن،

خانواده سه

الف) گونادوتروپین ها (هورمون های فعال کننده غدد جنسی)

این هورمون ها، گلیکوپروتئینی هستند و از واحدهای آلفا و بتا تشکیل شده اند. برای یک گونه خاص، تحت واحد آلفای هر دو هورمون یکسان هستند در حالی که تحت واحد بتا برای هر یک از هورمون ها، اختصاصی عمل می کند.

روی غدد جنسی عمل کرده و هم تولید سلول های جنسی و هم تولید بافت غدد جنسی، که خود تولید کننده هورمون های جنسی است را پیش می برند. دو نوع گونادوتروفین عمده وجود دارد. یکی هورمون تحریک کننده هورمون فولیکول یا (FSH Follicle Stimulating Hormone) و یکی هورمون تولید کننده جسم زرد یا (LH Luteinizing Hormone) نام هر دو از تأثیر آنها بر تخمدان ها گرفته شده، اما در نرها نیز تولید می شوند و کارکرد مشابه دارند. هر دو هورمون برای رشد تخمک و رها شدن آن در مجرای تخمک و آمادگی اش برای تلقیح ضروری هستند. سومین هورمون هیپوفیز که از نظر رفتاری اهمیت دارد هورمون پرولاکتین (prolactin) است که هورمون لاکتوژنیک (Lactogenic Hormone) یا هورمون لوتوتروفیک (Lute trophic Hormone) نیز نامیده می شود. این هورمون تأثیرات فیزیولوژیکی متعددی دارد.

ب) تیروتروپین ها (هورمون های تیروئیدی):

این هورمون ها در آب غیرمحلول هستند و انتقال آن ها در داخل جریان خون، از طریق اتصال به پروتئین ها صورت می گیرد، اما این پروتئین ها در بعضی از گونه های ماهیان وجود ندارند. تعداد اندام ها، دستگاه های بدن و روندهای سوخت و سازی که تحت تأثیر هورمون های تیروئیدی قرار می گیرند، بیش از هر هورمون دیگری است. هورمون های تیروئیدی در ماهیان، در کنترل رشد و نمو، سوخت و ساز و تنظیم اسمزی، غالباً در ارتباط و هماهنگی با هورمون رشد و کورتیزول مشارکت دارند. یکی از جالب ترین اعمال T4 در ماهی فلاندر، تحریک متامورفوز (دگردیسی) در این ماهی است که می توان آن را با اثرات این هورمون بر دگردیسی دوزیستان مقایسه کرد. همچنین به نظر می رسد که هورمون های تیروئیدی در بروز رفتارهای مربوط به مهاجرت و قسمتی از تغییرات سازشی مربوط به تنظیم اسمزی آزاد

کورتیزول ذخایر انرژی را به حرکت در می آورد و به حفظ تعادل یونی کمک می کند. اگر مقادیر کورتیزول در پلاسما به صورت مزمن بالا رود، به جای نقش سازشی، اثرات مخربی بر روی ماهیان ایجاد خواهد کرد. ترشح کورتیزول در اثر انواعی از محرک های استرس آور از جمله کیفیت نامناسب آب، دست کاری، شرایط محصور، مواد آلوده کننده و اسیدی شدن آب افزایش می یابد. این اثرات هم در آب شیرین و هم دریا بروز می کند و منجر به ایجاد این تصور شده است کورتیزول در ماهی نیز همانند مهره داران رده های بالاتر، هورمون استرس است. نشان داده شده که درمان تجربی با کورتیزول به صورت مزمن (مداوم) باعث افزایش تلفات در اثر افزایش حساسیت به بیماری ها، کاهش میزان رشد، سرکوب دستگاه ایمنی و ممانعت از تولید مثل می شود.

د- کاتکل آمین ها

بیوسنتز و تجزیه متابولیک کاتکل آمین ها در ماهیان، اساساً همانند سایر گروه های مهره داران است. کاتکل آمین ها اساساً توسط بافت کرومافین تولید می شوند اما ممکن است یک جزء کوچک از آن ها، از پایانه های عصبی آدرنژیک به خارج بریزد. بافت کرومافین ماهیان استخوانی تلوست و الاسموبرانش ها، توسط رشته های عصبی پیش گرهی preganglionic کلی نرژیک سمپاتیک تعصیب می شود. کاتکل آمین ها اثرات فیزیولوژیک زیادی بر روی ماهیان دارند اما همه آنها، منجر به افزایش یا حفظ مقدار منابع انرژی و اکسیژن در شرایطی همانند هیپوکسی (کاهش اکسیژن) می شوند. اثرات متابولیک کاتکل آمین ها، از طریق گیرنده های بتا- آدرنال اعمال می شود که شامل مقادیر گلوکز پلاسما است و از طریق فعال کردن گلیکوژنولیز (تجزیه گلیکوژن) و گلوکونئوژنز و ممانعت از گلیکولیز صورت می گیرد. کاتکل آمین ها در ماهیان استخوانی تلوست اثر مهمی بر روی تحویل اکسیژن به بافت ها و همچنین اعمالی نظیر تغییر ظرفیت انتشار آبشش ها، افزایش رها سازی گلبول های قرمز از طحال، افزایش ظرفیت اکسیژن خون از طریق بالا بردن pH داخل سلولی و تغییراتی در جریان و میزان تهویه دارند.

Zohar, Y., 1989. Fish reproduction, its physiology and artificial manipulation. In: Shilo, M.C., Sargi, S.H., Fish culture in warm water systems, problems and trends. CRC Press, pp. 65-119.

ماهیان، در هنگامی که به سمت دریا حرکت می‌کنند، دخیل هستند. افزایش موقتی T4 پلازما، در خلال تبدیل ماهیان مرحله " پار " آب شیرین به مرحله اسمولت آب شور در فصل بهار مشاهده شده است. اگر چه تیروکسین (T4) ممکن است هورمون تیروئید اصلی در گردش خون باشد، اما شواهد معتبری وجود دارد که نشان می‌دهد T3 از نظر فیزیولوژیک، هورمون مکفی است relevant و برداشتن یک اتم ید از T4، احتمالاً در بافت‌های هدف صورت می‌گیرد. با این حال، تصور می‌شود که T4 دارای عمل فیدبک (خود تنظیمی برگشتی) عمده بر روی هیپوتالاموس است. نحوه عمل هورمون‌های تیروئید بر روی سلول‌های هدف، با هورمون‌های استروئید قابل مقایسه است.

منابع

- ستاری، م.، ۱۳۸۹. ماهی شناسی (تشریح و فیزیولوژی). انتشارات حق شناس، ۸۸۴ ص.
- بون، کیو، مارشال، ان.ی. و بلاکستر، جی.اچ. اس.، ۲۰۱۱. زیست شناسی ماهی. ترجمه: کیوانی، ی.، ۱۳۸۴. انتشارات دانشگاه صنعتی اصفهان، ۴۲۲ ص.
- Ball, J.N. and Baker, B.I., 1969.** The pituitary gland: anatomy and histophysiology. In Hoar W. S. and D. J. Randall, Ads: Fish physiology, 11: 1-110.
- Honma, Y., 1960.** Studies on the morphology and the role of the important endocrine glands in some Japanese cyclostomes and fishes. Doctoral thesis, Niigata Univ., 139 P.
- Howard, A., 1967.** Hormones and Endocrine Glands of Fishes Studies of fish endocrinology reveal major physiologic and evolutionary problems Science, 158: 455-462.
- Zohar, Y., 1988.** Gonadotropin releasing hormone in spawning induction in teleost's: basic and applied considerations. In: Zohar, Y., Breton, B. Eds., Reproduction in Fish: Basic and Applied Aspects in Endocrinology and Genetics. INRA Press, Paris, pp. 47-62.