

## CHƯƠNG VI. TUYẾN NỘI TIẾT

### A TUYẾN NỘI TIẾT Ở CÁ

#### 1. Khái Niệm Chung

Trong cơ thể động vật có xương sống, các tuyến thể được chia làm 2 loại:

- Tuyến ngoại tiết: là những tuyến có ống dẫn, các sản phẩm phân tiết được đưa ra ngoài đến những vị trí nhất định. Các sản phẩm ngoại tiết này có thể có những hoạt tính sinh học nào đó như dịch vị, dịch tụy và dịch ruột có tác dụng tiêu hóa thức ăn nhưng cũng có thể chỉ là chất thải như mồ hôi.

- Tuyến nội tiết: là những *tuyến không có ống dẫn, các sản phẩm phân tiết được đưa trực tiếp vào máu và thông qua hệ thống tuần hoàn đi đến các cơ quan phát sinh tác dụng hưng phấn hay ức chế.*

Sản phẩm của tuyến nội tiết gọi là *hormone* và cơ quan chịu tác động của hormone gọi là *cơ quan đích*. Đặc điểm của hormone là *với một lượng rất nhỏ nhưng gây ra một tác động rất mạnh và đưa lại hiệu quả sinh lý rõ rệt.*

Các hormone nói chung khó định lượng bằng phương pháp hóa học nên người ta thường dùng phương pháp sinh vật học để định tính và định lượng chúng.

Vai trò của hormone là *tham gia điều hòa các quá trình sinh lý. Nghĩa là nó không tạo ra một sự khởi đầu của quá trình sinh lý nhưng khi quá trình sinh lý xảy ra rồi thì hormone tham gia điều hòa vận tốc*; ví dụ: quá trình điều hòa hàm lượng đường máu.

Có những loại hormone chỉ *tác động trên một cơ quan nhất định* nhưng cũng có những loại hormone *tác động trên nhiều cơ quan khác nhau* trong cơ thể; ví dụ: não thùy có hormone TSH (hormone kích thích tuyến giáp trạng) chỉ tác động trên tuyến giáp trạng, não thùy có hormone GH (hormone sinh trưởng) có tác động trên những cơ quan khác nhau. Có những hormone có *tác động hỗ trợ lẫn nhau* nhưng cũng có những hormone có *tác động kiểm chế lẫn nhau*; ví dụ: hormone insulin của tuyến tụy có tác động làm giảm đường huyết và hormone glucagon của tuyến tụy có tác động làm tăng đường huyết.

Trong số các hormone, có những hormone của loài nào chỉ có tác động trên loài đó, tính chất này được gọi là *tính đặc hiệu theo loài*. Tính *không đặc hiệu* của hormone là hormone của loài này có thể tác động trên nhiều loài khác.

Hoạt động của các tuyến nội tiết đều chịu sự kiểm soát của hệ thần kinh trung ương nên các hormone thường được xem là chất hợp tác hóa học, cùng với các hoạt động thần kinh, điều hòa mọi quá trình sinh lý của cơ thể.

## 2. Tuyến Giáp Trạng

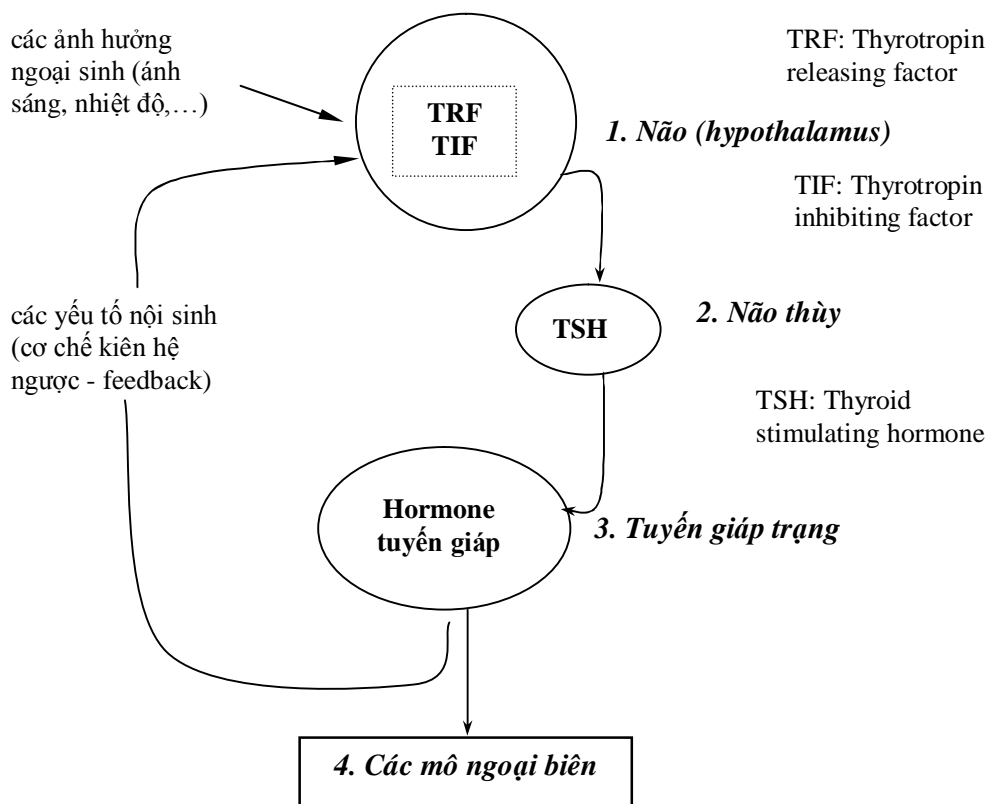
### 2.1 Giới thiệu

Hệ thống chức năng tuyến giáp trạng ở động vật xương sống bao gồm 4 thành phần, tiêu biểu được minh họa như sau:

#### 2.1.1 Sự điều hòa thuộc hypothalamus về sự tiết TSH

- Ở cá xương: những thay đổi về cấu trúc tuyến giáp trạng có tính chu kỳ liên hệ với những chu kỳ của môi trường hàng năm, trong đó nhiệt độ và thời gian chiếu sáng có ảnh hưởng đặc biệt trên cấu trúc và chức năng tuyến giáp trạng. Như vậy, khi có những thay đổi của các yếu tố môi trường; các thay đổi này được cá nhận biết thông qua các cơ quan nhận cảm ngoại biên (mắt, cơ quan đường bên,...), từ đó có những luồng thần kinh cảm giác truyền vào đi đến hypothalamus cá xương và làm biến đổi sự tiết TSH bởi phần xa của não thùy.

*Sự kiểm soát của não trung gian(hypothalamus) trên sự tiết TSH của não thùy chỉ hiện diện đối với cá xương.*



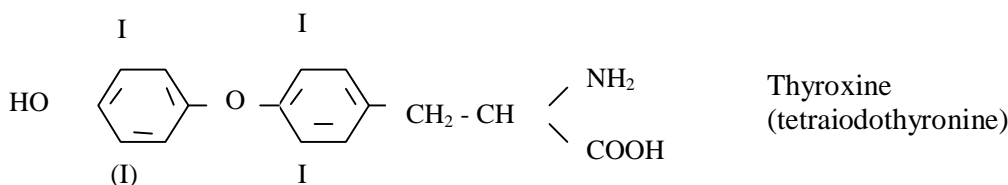
#### 2.1.2 Chức năng kích thích tuyến giáp trạng của tuyến não thùy cá

Đối với cá xương có rất nhiều bằng chứng cho thấy phần xa của não thùy chứa một hormone kích thích tuyến giáp trạng và khi loại bỏ tuyến này dẫn đến sự giảm kích thước của tuyến giáp trạng và làm giảm chức năng của nó, và những tuyến não thùy được cấy vào một vị trí xa hypothalamus hơn có thể tiết ra TSH nhiều hơn vị trí bình thường.

Ở cá xương phần xa của não thùy có chứa những tế bào kích thích tuyến giáp trạng bằng cách tiết TSH. Hoạt động của những tế bào này được kiểm soát bởi hypothalamus và cơ chế liên hệ ngược tuyến giáp trạng – não thùy tương tự ở động vật hữu nhũ.

### 2.1.3 Chức năng của tuyến giáp trạng và sự tổng hợp hormone tuyến giáp

Chức năng tuyến giáp trạng là sản xuất hormone tuyến giáp. Một cách tiêu biểu, các hormone tuyến giáp trạng của cá là những phân tử tương đối nhỏ và tên gọi của chúng giống như ở tất cả động vật xương sống: *triiodothyronine* ( $T_3$ ) và *tetraiodothyronine* ( $T_4$ ) hay *thyroxine*.



## 2.2 Những tác động của hormone tuyến giáp ở cá

Hormone của tuyến giáp trạng trước hết tác động lên những hoạt động trao đổi chất, thứ hai là ảnh hưởng cấu trúc và thứ ba là ảnh hưởng trên hệ thần kinh trung ương và tập tính.

### 2.2.1 Trao đổi chất cơ bản

Ở phần lớn cá, *thyroxine* kích thích hô hấp làm gia tăng tiêu hao oxygen và những chất kháng tuyến giáp trạng (*antithyroid*) như *thiouracil* và *thiourea* làm hạ thấp tiêu hao oxygen. Tuy nhiên ở một số loài cá, *thyroxine* cũng như *antithyroid* không ảnh hưởng đến tiêu hao oxygen của cá.

*Thyroxine* tác dụng đến quá trình trao đổi chất đường. Ở cá, *thyroxine* hay  $T_3$  có thể kích thích sự biến đổi glucose thành  $\text{CO}_2$  tới 125%.

Điều hòa trao đổi chất protein: ở cá lớn hormone tuyến giáp tăng cường phân giải protein đưa đến gia tăng bài tiết ammonia ( $\text{NH}_3$ ) và ở cá nhỏ kích thích sự tổng hợp protein.

*Thyroxine* có liên quan đến sự vận chuyển của muối và nước ở các mô cá xương và như vậy có thể tác động đến quá trình điều hòa thẩm thấu.

### 2.2.2 Sinh trưởng

Các hormone tuyến giáp kích thích sinh trưởng ở nhiều cá xương nhưng ở một số cá việc xử lý với hormone tuyến giáp làm đình trệ tốc độ sinh trưởng: các hormone tuyến giáp có thể giữ vai trò điều hòa sinh trưởng ở cá.

Các hormone tuyến giáp cũng cần thiết cho sự biến thái ở một số loài cá như cá chình (eel), cá két (parrotfish).

### 2.2.3 *Thần kinh và tập tính*

*Các hormone tuyến giáp có một vai trò trong chức năng của hệ thần kinh trung ương và tập tính của cá xương.*

Việc xử lý với thyroxine và goitrogens (những chất ức chế hấp thu iod của tuyến giáp trạng) làm biến đổi “tính ưa thích độ mặn” ở cá hồi chưa thành thực. Ví dụ: cá hồi con xử lý với thyroxine, nếu được cho lựa chọn giữa nước ngọt và nước mặn, chúng thích nước mặn với một mức độ lớn hơn đối chứng. Trong khi cá xử lý với goitrogen ưa thích nước ngọt hơn. Tuy nhiên, điều này cũng không thể giải thích chính xác xu hướng di lưu vì cá hồi không bắt đầu sự di lưu xuôi dòng của chúng ở một độ lệch về nồng độ muối.

*Ở cá, các năng lực của não giữa liên hệ đến thị giác được nhạy cảm trước hết bởi việc xử lý với thyroxine và thời gian hồi phục giữa các kích thích ánh sáng được làm ngắn đi.*

## 3. **Tuyến Tụy Nội Tiết**

### 3.1 **Giới thiệu**

#### 3.1.1 *Chức năng và trao đổi chất của các tế bào đảo tụy ở cá*

##### ***Sự tổng hợp, dự trữ và giải phóng insulin***

*Các mô đảo tụy của cá xương có vai trò quan trọng trong sự tổng hợp protein và đặc biệt, trên sự sinh tổng hợp insulin.*

*Tất cả các insulin có chứa 51 amino acid (MW: 12.000) bao gồm 2 chuỗi polypeptide (chuỗi A có 21 aa và chuỗi B có 30 aa) được liên kết bởi hai cầu nối disulfide (S-S). Glucagon là một chuỗi polypeptide thẳng gồm 29 amino acid.*

##### ***Các phương thức trao đổi chất của các mô đảo tụy***

Như ở gan, đường glucose khuếch tán một cách tự do vào trong các mô đảo tụy của cá xương và hữu nhũ. Điều này chứng tỏ sự giải phóng insulin bị ảnh hưởng trực tiếp bởi đường huyết và sự tập trung của những sản phẩm trung gian của quá trình trao đổi chất glucose.

#### 3.1.2 *Vai trò sinh lý của các mô đảo tụy ở cá*

##### ***+ Thay đổi của mô đảo tụy theo tuổi***

*Hoạt động của mô đảo tụy gia tăng theo tuổi.*

##### ***+ Sự thay đổi mô đảo tụy theo mùa***

Ở cá chép (*Cyprinus carpio*), có sự thay đổi từ một hoạt động tế bào B hay  $\beta$  (tiết insulin) thịnh hành trong mùa hè sang một hoạt động tế bào A hay  $\alpha$  (tiết glucagon) trong mùa đông.

### + Sự thay đổi của mô đảo tụy và sự di lưu

Có sự sinh sản quá mức mô đảo tụy xảy ra ở cá trước khi di lưu.

## 3.2 Ảnh hưởng của các hormone của mô đảo tụy ngoại sinh trên cá

### 3.2.1 Insulin

#### **Đường máu**

Phần lớn các tác giả đã quan sát rằng insulin ngoại sinh có một tác động giảm đường huyết ở cá và những liều thấp của insulin dẫn tới những cơ giât và gây chết.

#### **Glycogen**

Ở cá xương, các ảnh hưởng của insulin ngoại sinh trên hàm lượng glycogen của gan có thay đổi lớn lao. *Tổng quát, insulin làm gia tăng hàm lượng glycogen gan và cơ một cách nhất thời. Ở những liều cao có thể gây nên tình trạng lắng đọng glycogen cơ và gan.*

#### **Lipid**

Ở cá xương, việc cắt bỏ mô đảo tụy, việc phá hủy tế bào B hay xử lý đối với một môi trường chứa glucose làm gia tăng lipid gan. Điều này có thể được khắc phục bởi việc xử lý với insulin.

#### **Protein**

Ở cá lóc (*Channa striatus*), việc tiêm insulin làm giảm amino acid tự do cơ và một sự gia tăng các amino acid liên kết protein (protein-bound amino acids) (Seshadri, 1959).

### 3.2.2 Glucagon

Ở cá xương, đáp ứng với glucagon là *tình trạng cao đường huyết*. Ở gan nó (1) giảm biến đổi glucose thành lipid tổng cộng và  $\text{CO}_2$ , (2) giảm biến đổi glucose thành glycogen, (3) kích thích sự phân giải glycogen gan ở cùng một thời điểm, và (4) từ acetate hay alanine, nó kích thích sự thành lập glucose mới qua quá trình tân sinh đường (gluconeogenesis) (Tashima và Cahill, 1964).

## 4. Các Hormone Tuyến Vô Thận

### 4.1 Giới thiệu

Ở động vật hữu nhũ, các hormone của tuyến vô thận có bản chất steroid (adrenocorticosteroids), chứa một chuỗi hơn 2 carbon được nối với carbon ở vị trí 17. Các đặc trưng của các phân tử steroid tuyến vô thận là: (1) một nối hóa trị đôi giữa carbon 4 và 5, (2) một nhóm ketone ở C3 và C20, và (3) một nhóm hydroxyl ở C21.

Ở thận của cá có các tế bào sản xuất các hormone tương tự như của tuyến vô thận ở động vật hữu nhũ nhưng nằm tập trung ở trong thận nên được gọi là *các mô*

hay tuyến gian thận (interrenal tissues/gland). Các hormone của tuyến gian thận chính được xác định ở huyết tương cá xương là cortisol, cortisone và corticosterone. Một hợp chất tương tự aldosterone và 11-deoxycortisol hiện diện ở huyết tương của nhiều loài cá.

Sự tổng hợp và tiết các hormone tuyến vỏ thượng thận là dưới sự kiểm soát của một hormone của tuyến não thùy, adrenocorticotrophic hormone (ACTH).

## 4.2 Tác động của các adrenocorticosteroid

### 4.2.1 Điều hòa thẩm thấu

Ở tất cả động vật có xương sống cho thấy các adrenocorticosteroid diễn tả một vai trò quan trọng trong việc duy trì nội cân bằng nước và các chất điện phân. Cơ chế điều hòa thẩm thấu thay đổi giữa các loài cá tùy theo tập tính sống.

*Những cơ chế bình thường qua đó cá chình (eel) rộng muối duy trì nội cân bằng nước và điện phân đã bị làm suy yếu ở sự vắng mặt của tuyến gian thận. Ở cá xương, mang, thận và ruột là những vị trí chính của sự trao đổi muối và nước giữa dịch cơ thể và môi trường bên ngoài. Vai trò của các chất tiết tuyến vỏ thượng thận trong sự kiểm soát chức năng của mỗi vị trí là khác nhau.*

#### a. Mang

*Ở mang cá xương, steroid của tuyến gian thận, đặc biệt là cortisol có tác dụng kích thích việc hấp thu sodium trong môi trường nước ngọt và tăng cường thải sodium trong môi trường nước biển.*

#### b. Thận

*Hormone tuyến gian thận có tác dụng duy trì chức năng bình thường ở thận cá. Ở nước ngọt, nó làm giảm tính thấm nước ống và tăng cường tái hấp thu các chất điện phân của ống thận và ở cá biển thì ngược lại.*

#### c. Dạ dày, ruột

Ở cá xương biển, do độ lệch thẩm thấu giữa dịch cơ thể và môi trường nên nước thoát ra ngoài thụ động thông qua bề mặt cơ thể có thể thấm. Số lượng nước bị mất qua bề mặt cơ thể được bù đắp bằng sự hấp thu nước biển uống vào từ môi trường bởi sự hấp thu đẳng trương và sau đó các ion được hấp thu một cách bắt buộc được bài tiết qua thận hoặc ngoại thận.

*Quá trình hấp thu nước biển uống vào xoang ruột cho thấy bắt đầu với sự pha loãng ở dạ dày và ruột trước bởi một dòng thụ động của nước và sự bổ sung của các dịch ruột và bởi một sự hấp thu tích cực của sodium. Sau đó có sự hấp thu tích cực các muối kèm theo sự di chuyển của nước ở đoạn ruột sau.*

*Hormone tuyến gian thận có tác dụng kích thích việc hấp thu nước biển uống vào qua vách ruột.*

#### 4.2.2 Trao đổi chất protein và carbohydrate

Trong mùa sinh sản, tình trạng *hyperadrenocorticosteroid* được liên hệ đến phương thức nào đó tạo ra sự tái cấu trúc bên trong của các mô dẫn tới một sự giảm khối lượng cơ và một sự gia tăng kích thước cơ quan sinh dục. Ở các cá xương khác nhau, các hàm lượng corticosteroid huyết tương gia tăng đã kết hợp đồng thời với hoạt động vận động cực đại.

Việc xử lý các cortisol hay ACTH đối với cá xương thường tạo ra bằng chứng dị hóa hay ức chế sinh trưởng.

ACTH và cortisol có thể thúc đẩy sự thủy giải sinh lý glycogen ở các loài này.

### 5. Các Hormone Sinh Dục (Sex Hormones)

#### 5.1 Giới thiệu

Tuyến sinh dục là cơ quan sản sinh ra tế bào sinh dục nhưng đồng thời cũng là cơ quan nội tiết. Các hormone được tổng hợp bởi tinh sào là thuộc androgen (hormone sinh dục đực) và các hormone được tổng hợp từ buồng trứng là thuộc estrogen (hormone sinh dục cái). Bản chất của các hormone sinh dục là *steroid*. Các steroid của tuyến sinh dục có tác động sinh lý trên động vật xương sống cao đẳng là testosterone từ tinh sào và estradiol-17 $\beta$  với những chất dẫn xuất của nó từ buồng trứng và progesterone từ thể vàng ở con cái.

##### 5.1.1 Hormone sinh dục đực (androgen)

Các androgen có tác dụng sinh lý ở cá là testosterone và 11-ketotestosterone. Testosterone ở cá cũng được vận chuyển nhờ sự liên kết với các protein của huyết thanh và glucuronic acid tương tự như ở động vật xương sống cao đẳng và sự sản xuất các androgen thay đổi theo mùa.

Ngoài ra, ở các tuyến sinh dục của cá đực cũng sản xuất các estrogen như estradiol-17 $\beta$  và progesterone.

##### 5.1.2 Hormone sinh dục cái (estrogen và progesterone)

Estradiol-17 $\beta$  được phát hiện trong buồng trứng của nhiều loài cá; ngoài ra, thường gặp nhất là estrone (sản phẩm ôxi-hoá của estradiol-17 $\beta$ ) và estriol (dẫn xuất từ estrone).

Progesterone cũng được tìm thấy ở cá. Tuy nhiên vẫn chưa có những dẫn chứng chắc chắn rằng progesterone hoạt động về sinh lý với những chức phận nội tiết phân biệt như ở các động vật hữu nhũ.

Ở tuyến sinh dục của cá cái cũng tìm thấy các androgen như testosterone và 11-ketotestosterone.

### 5.2 Tác dụng của các hormone sinh dục

#### 5.2.1 Điều hòa tập tính sinh sản

Từ ngữ “tập tính sinh sản” được dùng ở đây bao gồm một giới hạn không giống nhau của các hoạt động liên quan đến chức năng sinh sản. Nó bao gồm những tập tính bắt cặp, xây tổ và chăm sóc; tập tính chiến đấu và di lưu cũng được xem là tập tính sinh sản theo nghĩa rộng khi chúng là những chuẩn bị cần thiết để sinh sản hay được liên quan trong sinh sản.

#### **a. Tác dụng ở cá đực**

\* Clemens và ctv. (1966) xử lý cá guppy với testosterone từ khi nở đến 60 ngày. Sau khi xử lý các tác giả tìm thấy một sự gia tăng rõ rệt tỉ lệ của các con đực. Trong vài trường hợp tỉ lệ những con đực vượt quá tỉ lệ 9:1.

Trái lại những con đực giới tính được xử lý với estradiol benzoate được ghi nhận có tập tính giống những con cái và bị rượt đuổi bởi những con đực.

\* Sử dụng liệu pháp thay thế đã thừa nhận vai trò của androgen trong việc tạo ra những đặc tính sinh dục thứ cấp và tập tính sinh sản ở cá stickleback (*Gasterosteus aculeatus aculeatus*). Việc xử lý với methyltestosterone kích thích ống thận phát triển và sắc hóa giao phối đực trong những cá đực và cái đã loại bỏ cơ quan sinh dục cũng như cá giống nguyên vẹn của cả hai phái tính. Trong trường hợp những con đực thiếu được xử lý với methyltestosterone, Hoar (1962a) đã tìm thấy rằng trong những cá đực giữ dưới thời gian chiếu sáng dài (16 giờ sáng:8 giờ tối) có 87,5% xây tổ trong khi chỉ 58% cá đực được giữ dưới thời gian chiếu sáng ngắn (8 giờ sáng:16 giờ tối) xây tổ, và hơn nữa xây ra dài hơn 2 lần khi việc xây tổ bắt đầu. Từ những kết quả này tác giả đề nghị rằng: mặc dầu tập tính sinh sản đòi hỏi hormone sinh dục nhưng sự biểu thị đầy đủ của nó chỉ xảy ra khi hoạt động kích dục tố của não thùy được giữ ở hàm lượng cao bởi thời gian chiếu sáng dài.

\* Van Iersel (1953) và Baggerman (1957) nghiên cứu trên cá stickleback (*G. aculeatus aculeatus*) hình thức *trachurus*, đẻ ở nước ngọt vào mùa xuân và hè nhưng di lưu ra biển vào mùa thu mãi cho tới một sự di lưu trở về nước ngọt vào mùa xuân.

Trong mùa xuân những con đực sẽ rời bỏ những đàn lưỡng tính, phân chia và chiếm giữ những lãnh địa, và từ đó chống lại những con đực khác. Ở thời điểm này những con đực đã chiếm giữ lãnh địa xuất hiện một số dấu hiệu: đỏ ở họng và bụng, đen ở lưng và móng mắt có màu xanh. Ở bên trong cơ thể, các ống thận bắt đầu tiết chất nhầy được dùng như những chất keo để xây tổ. Từ giai đoạn này, con đực có thể đi vào một hay nhiều chu kỳ sinh sản kéo dài 20-30 ngày. Mỗi chu kỳ gồm một loạt các phase nối tiếp nhau: xây tổ, bắt cặp và chăm sóc. Baggerman (1966) cũng ghi nhận những chu kỳ thay đổi trong hoạt động quạt nước và hoạt động bơi của cá.

Việc thiếu những con đực ở điều kiện sinh sản đầy đủ đã mang chúng trở lại điều kiện không sinh sản: mất màu sắc giao phối, giảm các ống thận và đình chỉ tập tính bắt cặp và xây tổ.

Việc hình thành màu sắc giao phối và các hoạt động của tập tính sinh sản đã được liên hệ với bằng chứng của sự gia tăng phát sinh các steroid sinh dục.

\* Baggerman (1957, 1959) khảo sát khả năng của các hormone sinh dục có thể được liên hệ trong sự di lưu trước khi đẻ vào trong nước ngọt của hình thức *trachurus* của stickleback. Dùng việc lựa chọn độ mặn như một đo lường cho sự di lưu của cá,



Baggerman tìm thấy rằng sự thành thực sinh dục trùng với một sự thay đổi chọn lựa từ nước mặn đến nước ngọt; trái lại sự thoái hóa tuyến sinh dục liên hệ với một sự thay đổi chọn lựa từ nước ngọt đến nước mặn.

\* Tavolga (1956) đề nghị rằng ở goby đực, một hormone sinh dục ảnh hưởng đến độ nhạy cảm của các cơ quan khứu giác làm cho con đực nhạy cảm khác nhau đối với những yếu tố hóa học được giải phóng bởi những con cái thành thực. Sự thiếu có thể hạ thấp độ nhạy cảm này của các con đực.

Đặc biệt, trong các thí nghiệm sử dụng liệu pháp hormone, những đáp ứng đầy đủ chỉ thu được với những cá đã có kinh nghiệm trước về sự phát dục hay đẻ.

### ***b. Hormone sinh dục ở cá cái***

\* Việc xử lý estrogen đối với cá Poeciliid đực cho thấy sự thoái hóa tinh sào và gai sinh dục và mất màu sắc giao phối.

\* Noble và Kempf (1936) tìm thấy ở những cá cái *Hemichromis bimaculatus* cắt bỏ buồng trứng kết quả mất tất cả tập tính sinh sản, việc tiêm chất trích buồng trứng phục hồi phần lớn tập tính bắt cặp.

\* Amouriq (1964, 65ab) đã tìm thấy rằng cá guppy đực *Lebistes reticulatus* được đặt trong nước mà trước đó đã giữ cá cái cho thấy một sự gia tăng rõ rệt hoạt động vận động của chúng, nước mà trước đó đã giữ cá đực không ảnh hưởng. Amouriq thêm những chất trích của da, ruột và buồng trứng của những cá cái vào bồn kiếng trước đó đã giữ cá đực, kết quả cũng tạo ra sự gia tăng có ý nghĩa hoạt động của con đực. Một estrogen, hexestrol dipropionate, khi được thêm vào nước trước đó đã giữ cá đực cũng làm gia tăng rõ rệt hoạt động ở con đực.

Tóm lại, tác động của hormone sinh dục ở cá là:

\* *Biệt hóa giới tính;*

\* *Phát triển các đặc điểm sinh dục thứ cấp;*

\* *Kiểm soát và điều hòa các tập tính sinh sản;*

\* *Góp phần kích thích quá trình di lưu sinh sản ở cá;*

\* *Kích thích sự phát triển của các sản phẩm sinh dục (trứng và tinh trùng);*

\* *Ở cá đực: gia tăng độ nhạy cảm của khứu giác đối với chất kích thích hóa học được phóng thích từ buồng trứng cá cái;*

\* *Ở cá cái: một hormone của buồng trứng làm gia tăng sự hoạt động và duy trì sự hấp dẫn đối với cá đực, hoạt động tương tự một pheromone.*

*Hoạt động của tuyến sinh dục được kiểm soát bởi tuyến não thùy và tác động của các hormone sinh dục được hoàn thiện bởi các kích dục tố.*

## 6. Tuyến Yên hay Não Thùy (Hypophysis hay Pituitary Gland)

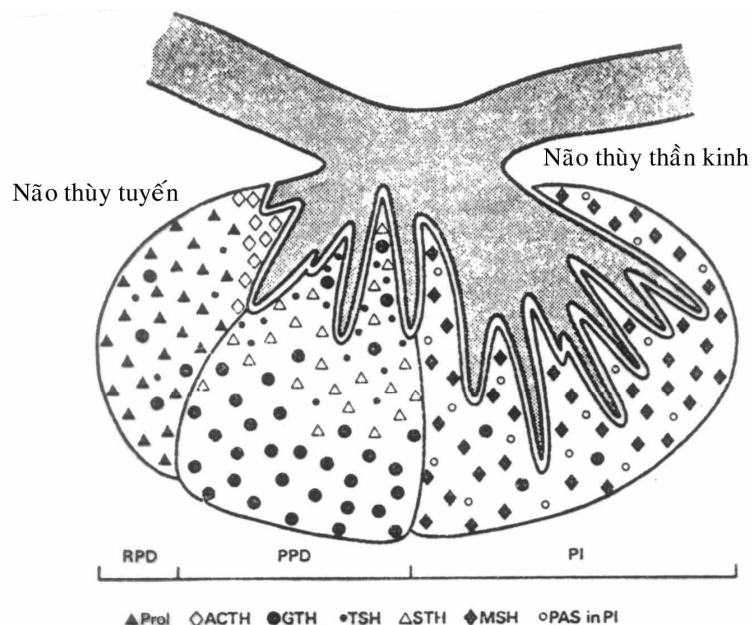
### 6.1 Giới thiệu

Ở cá, tuyến não thùy treo phía dưới vùng dưới đồi thị (hypothalamus) – một phần của não trung gian (diencephalon) - bởi một cuống hẹp gồm mô thần kinh và các mạch máu. Nó nằm ở giữa trong một cái túi trong xương màng nền sọ (parasphenoid bone).

Tương tự như động vật có xương sống cao đẳng, não thùy cá bao giờ cũng gồm 2 phần khác nhau về nguồn gốc phôi thai học, cấu trúc và chức năng. Một là não thùy thần kinh (neurohypophysis) và hai là não thùy tuyến (adenohypophysis), là nơi tổng hợp, tồn trữ và phóng thích vào trong máu các hormone peptide khác nhau.

Não thùy tuyến có thể chia thành 2 phần chính: phía trước là phần xa (pars distalis) gồm phần mỡ hay chùy (rostral) và phần gần tâm (proximal) của phần xa, và phía sau là phần trung gian (pars intermedia) (Olivereau, 1967a).

Mỗi phần có chứa các loại tế bào khác nhau tổng hợp các hormone khác nhau. Các hormone của não thùy có thể chia thành 3 nhóm:



Phân bố các tế bào chức năng trong não thùy tuyến cá xương (ACTH: tế bào corticotropic, GTH: tế bào gonadotropic, MSH: tế bào melanotropic, STH: tế bào somatotropic, TSH: tế bào thyrotropic, Prol: tế bào sản xuất prolactin, PAS in PI: tế bào bắt màu thuốc nhuộm Schiff trong PI, RPD: phần mỡ hay chùy của phần xa, PPD: phần gần tâm của phần xa, PI: phần trung gian)

H.27 Vị trí các tế bào chức năng trong não thùy cá xương

#### \* Nhóm hormone kích thích các quá trình trao đổi chất chung

+ Hormone sinh trưởng GH (growth hormone) hay STH (somatotropic hormone) được sản xuất ở phần xa bởi các tế bào somatotrops ( $\alpha$  cells, GH cells hoặc STH cells).

+ Hormone prolactin cá hay paralactin được sản xuất ở phần xa bởi các tế bào  $\eta$  (erythrosinophilic cells hoặc paralactin cells).

+ Hormone MSH (melanophore-stimulating hormone) hay intermedin và MCH (melanophore-concentrating hormone) được sản xuất ở phần trung gian (pars intermedia) bởi các tế bào PAS+ve và PbH+ve.

**\* Nhóm hormone kích thích tuyến sinh dục (kích dục tố)**

Gonadotropic hormone (GtH) hay gonadotropin (Gn) được sản xuất ở phần xa, đôi khi kéo đến phần mỡ (chủ) bởi các tế bào gonadotrops ( $\beta$  và  $\gamma$  cells).

Ở động vật có xương sống cao đẳng,  $\beta$  cell tiết FSH (follicle-stimulating hormone) và  $\gamma$  cell tiết LH (luteinizing hormone).

**\* Nhóm hormone kích thích hoạt động của các tuyến khác**

+ Hormone kích thích tuyến giáp trạng TSH (thyroid-stimulating hormone) được sản xuất ở phần xa bởi các tế bào thyrotrops ( $\sigma$  cells hoặc TSH cells).

+ Hormone kích thích tuyến vỏ thượng thận ACTH (adrenocorticotropic hormone) được sản xuất ở phần xa (giữa rostral pars distalis và neurohypophysis) bởi các tế bào corticotrops ( $\epsilon$  cells hoặc x cells).

## **6.2 Tác động của các hormone của tuyến não thùy**

### **6.2.1 Hormone sinh trưởng ở cá**

Hormone sinh trưởng GH hay STH là những protein với MW thay đổi 25.000-50.000 bao gồm những chuỗi amino acids phân nhánh-lớn hay không phân nhánh-nhỏ. Sự sinh trưởng được khái niệm như sự gia tăng toàn thể cơ thể bao gồm sự thêm vào thường xuyên các mô khác nhau nhưng loại trừ sự thêm vào đồng thời khối lượng của tuyến sinh dục phát triển theo mùa và loại trừ mỡ tích lũy từ thức ăn.

#### ***Ảnh hưởng của việc cắt não thùy trên sự sinh trưởng của cá***

Pickford (1953a) là người đầu tiên kết luận rằng cá xương bị cắt não thùy thì không sinh trưởng khi nghiên cứu trên cá killifish (*Fundulus heteroclitus*). Tác giả nhận thấy cá bị cắt não thùy không sinh trưởng chiều dài và có những thay đổi bất thường về trọng lượng.

#### ***Ảnh hưởng của GH trên sự sinh trưởng ở cá bị cắt não thùy***

GH hữu nhũ tinh khiết sẽ kích thích sự sinh trưởng chiều dài ở cá xương nguyên vẹn và GH bò tinh khiết cũng thúc đẩy sự sinh trưởng ở cá đực *F. heteroclitus* bị cắt não thùy. Một điều quan trọng nổi lên từ những thí nghiệm này là *sự cần thiết của việc cung cấp những điều kiện sống tối hảo*. Đáp ứng của cá killifish bị cắt não thùy đối với một liều tiêu chuẩn của GH bò là *tùy thuộc nhiệt độ*: một sự gia tăng chiều dài nhỏ hay không có nghĩa khi nhiệt độ dưới 15°C và với một sự gia tăng tối đa của đáp ứng sinh trưởng là ở khoảng 20-25°C.

Swift và Pickford (1965) đã tính toán hàm lượng GH của não thùy cá vược (*Perca fluviatilis*) theo chu kỳ năm. Các tác giả tìm thấy trong mùa đông, khi cá vược không sinh trưởng rõ rệt, tuyến não thùy có chứa một lượng còn lại thấp GH; hàm lượng GH của tuyến

não thùy gia tăng vào mùa xuân và đạt đến một cực đại vào tháng 6, khoảng thời gian bắt đầu của thời kỳ sinh trưởng tự nhiên và rồi giảm tới hàm lượng rất thấp vào tháng 8.

*GH của cá xương có tác động thúc đẩy sự sinh trưởng ở cá, đặc biệt trên sự sinh trưởng chiều dài. GH chỉ có ảnh hưởng khi cá được cung cấp một điều kiện sống tối hảo và được giữ trên một nhiệt độ nhất định; ở nhiệt độ cao GH thúc đẩy sinh trưởng lớn hơn là ở nhiệt độ thấp.*

GH tinh khiết của cá có hoạt lực kém hơn GH hữu nhũ do GH hữu nhũ có chứa một ít TSH tăng cường tác động thúc đẩy sinh trưởng của GH. Sự tiết GH của não thùy cá thay đổi theo mùa. Số lượng GH được tiết cao nhất tương ứng với thời gian sinh trưởng nhanh nhất của cá. *Sự tiết GH là dưới ảnh hưởng của các yếu tố môi trường thông qua tác dụng kích thích của hypothalamus tương tự như ở hữu nhũ.*

### ***Các ảnh hưởng của GH đến trao đổi chất ở cá xương***

Ở cá bị cắt não thùy, gan có một sự gia tăng kích thước và sự tích lũy glycogen và việc xử lý với GH không làm giảm kích thước và sự tích lũy glycogen gan. Matty (1962) đã thông báo việc giữ lại nitơ sau khi tiêm GH vào *Cottus* sp. nguyên vẹn gây ra các ảnh hưởng đồng hóa protein.

*Ảnh hưởng của GH đến quá trình trao đổi chất của cá chủ yếu là quá trình trao đổi chất protein: GH giúp cơ thể giữ lại nitơ và thúc đẩy sự đồng hóa protein. GH cá hầu như không có tác động đến quá trình trao đổi chất lipid và carbohydrate.*

### **6.2.2 Prolactin ở cá (Paralactin)**

#### ***Paralactin và sự điều hòa áp suất thẩm thấu ở cá xương***

Một số cá xương rộng muối nào đó, chủ yếu thuộc giống *Cyprinodon* và bộ *Atheriniformes*, sau khi bị cắt não thùy thì không thể sống ở nước ngọt vượt quá một thời gian nào đó (thường từ 1-12 ngày) nhưng chúng có thể sống lâu hơn, có lẽ không giới hạn, trong nước biển hay nước biển pha loãng (1:3) hay trong dung dịch Ringer (nước muối sinh lý) của cá. Trong vài trường hợp việc tiêm prolactin hữu nhũ có thể giúp cho cá bị cắt não thùy tồn tại một thời gian dài ở nước ngọt. Tác động ngăn chặn sự giảm nhanh chóng sodium huyết tương ở cá bị cắt não thùy ở nước ngọt là những đặc trưng chuyên biệt của prolactin.

*Ở một số loài cá, chủ yếu thuộc giống Cyprinodon và bộ Atheriniformes, não thùy tiết ra một yếu tố tương tự prolactin hữu nhũ được gọi là paralactin giúp cá có thể tồn tại ở nước ngọt. Tác động của paralactin là chuyên biệt: nó giúp cá ngăn chặn sự mất  $\text{Na}^+$  và  $\text{Cl}^-$  qua con đường mang, chủ không có tác dụng giúp cá điều hòa áp suất thẩm thấu ở môi trường nước ngọt.*

#### ***Paralactin và sự hình thành melanin ở cá xương***

*Ở cá xương, hormone MSH của não thùy có tác dụng thúc đẩy sự tăng sinh của tế bào melanin mới và hoạt động của nó được tăng cường bởi paralactin với tác dụng xúc tiến việc hình thành sắc tố melanin và phân bố sắc tố trên bề mặt tế bào.*

Ở cá xương có một yếu tố kiểm soát sự tổng hợp và tiết paralactin thuộc vùng dưới đồi thị (hypothalamus).

### 6.2.3 Hormone kiểm soát sự hình thành sắc tố ở cá

Hormone kích thích tế bào sắc tố MSH (melanophore stimulating hormone) của phần trung gian não thùy cá kiểm soát sự hình thành sắc tố ở cá thông qua tác động làm tăng sinh và khuếch tán các tế bào sắc tố. Sự tiết MSH thay đổi theo môi trường sống: cá sống ở môi trường có nền đáy đen tiết nhiều MSH hơn cá sống ở nền đáy trắng; theo hoạt động sinh lý: cá trong mùa sinh sản tiết nhiều MSH. Sự tiết MSH được kiểm soát bởi vùng dưới đồi thị (hypothalamus).

### 6.2.4 Kích dục tố ở cá

Hai kích dục tố (KDT), hormone kích thích nang FSH (follicle stimulating hormone) và hormone hoàng thể hóa LH (luteinizing hormone) được phân biệt về sinh lý ở tất cả động vật 4 chân. Trường hợp tương ứng với hỗn hợp FSH-LH ở cá vẫn còn là vấn đề tranh cãi. Những chất chiết não thùy cá được thử trên động vật xương sống cao đẳng thường tạo ra cả hai hoạt tính FSH và LH.

Những dẫn chứng cả về sinh lý và sinh hóa ngày nay đều chứng tỏ rằng trong não thùy cá nhiều xương có yếu tố kích dục là protein đơn giản. Tuy là có lúc nó giống FSH và thường là giống LH hơn khi tiêm cho bọn 4 chân, nhưng rõ ràng là nó không hoàn toàn giống một thứ nào trong các yếu tố nói trên. Thành phần FSH có thể đã xuất hiện trong sự tiến hóa của não thùy cá (như được chỉ dẫn bởi đáp ứng dương của những động vật cao đẳng) nhưng hoàn toàn không có ý nghĩa trên cá mãi cho đến sự tiến hóa của động vật sống trên cạn.

Các công trình nghiên cứu ngày nay thừa nhận trên cá có 2 kích dục tố (Gonadotropic hormone, GtH), có bản chất glucoprotein. Trên cá cái, GtH1 (MW thấp) liên hệ đến quá trình thành lập noãn hoàng trong các noãn bào và GtH2 (MW cao) liên hệ đến quá trình chín và rụng trứng.

#### Vai trò của kích dục tố não thùy

Vai trò KDT của não thùy đã thu được từ những thí nghiệm cắt bỏ não thùy trên cá. Ở cá xương: với cá cái sự phát sinh noãn hoàng ngừng lại và được theo sau bởi sự thoái hóa nếu noãn hoàng đã xuất hiện trong noãn bào; với cá đực sự phát sinh tinh bào ngừng lại với các tinh nguyên bào mặc dầu các giai đoạn sau đó có thể được hoàn thiện trong sự vắng mặt của não thùy và sự sinh tinh tử có thể xảy ra.

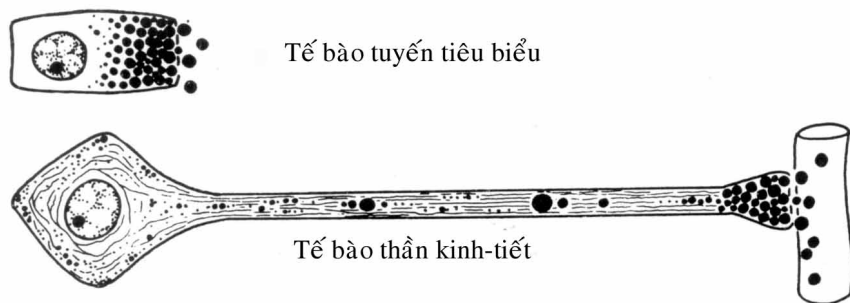
Các kích dục tố của não thùy có tác dụng hiệu quả và trực tiếp lên sự phát triển của tuyến sinh dục: chúng điều hòa hoạt động tiết của các mô nội tiết của tuyến sinh dục, kích thích quá trình tạo ra các giao tử (trứng và tinh trùng), chúng trực tiếp hoặc gián tiếp kiểm soát các tập tính sinh sản của cá.

## B. TUYẾN NỘI TIẾT Ở GIÁP XÁC

### 1. Các Tế Bào Thần Kinh Thể Dịch

Tất cả các sợi trục thần kinh đều giải phóng các chất có tác dụng kích thích hay ức chế các mô bên cạnh. Vì vậy, ở một mức độ nào đó tất cả hệ thần kinh được xem như tuyến.

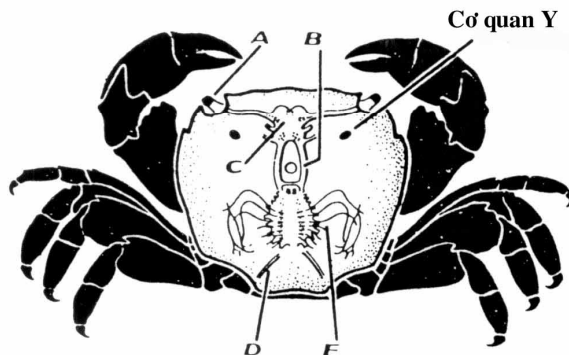
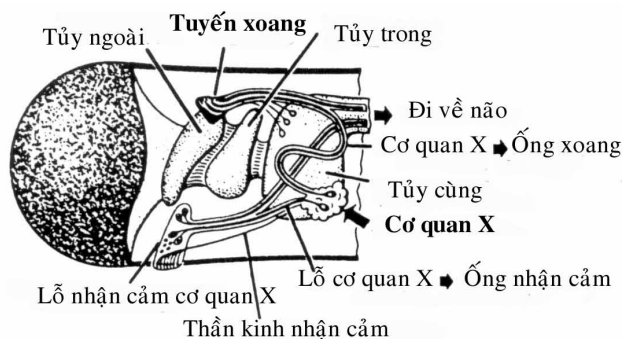
Tuy nhiên từ ngữ ‘thần kinh-thể dịch’ hay thần kinh - tiết’ dùng để chỉ những tế bào thần kinh đã được chuyên môn hóa cho việc dự trữ và giải phóng



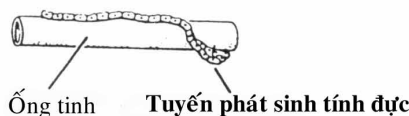
H.28 Hình thái tế bào tuyến và tế bào thần kinh-tiết

các tác nhân thể dịch (hormone). Vì các tác nhân như vậy được mang bởi máu nên các đầu tận cùng sợi trục của tế bào thần kinh thể dịch luôn luôn rất gần với các xoang máu, thay vì các tế bào chịu ảnh hưởng nào đó như của các sợi trục thần kinh thông thường.

Ở giáp xác, các thân tế bào của các tế bào thần kinh thể dịch hiện diện trong các phần khác nhau của hệ thống thần kinh trung ương (CNS), nhưng các vị trí giải phóng hormone thường được xác định hơn. Có thể nhận biết sự tập trung của các đầu tận cùng của các sợi trục trong một số miền, rõ nhất là các cơ quan thuộc bao tim, các tuyến cuống mắt và lỗ tuyến nhầy nhận cảm Hanstrom.



Vị trí các tuyến ở cua



H.29 Vị trí các tuyến nội tiết ở giáp xác

Hiện nay, người ta chỉ biết có 3 mô sản xuất ra các hormone không có nguồn gốc thần kinh ở giáp xác bậc cao. Ba mô có vai trò thể dịch đã xác định là cơ quan Y, tuyến phát sinh tính đực và buồng trứng.

Các hormone được sản xuất bởi các tuyến này có thể được xem như các yếu tố sơ cấp vì chúng tác động trực tiếp trên các mô cơ thể khác: cơ quan Y khởi đầu sự lột xác, tuyến phát sinh tính đực kiểm soát các đặc trưng sinh dục sơ cấp và thứ cấp

ở con đực và buồng trứng xác định những đặc trưng sinh dục thứ cấp ở con cái.

Ngược lại, ít nhất một số các hormone được sản xuất bởi các tuyến thần kinh-thể dịch là các *yếu tố thứ cấp*; vì sự biến đổi của bất kỳ quá trình sinh lý liên hệ tới sự tiết của các hormone này không phải là kết quả của một tác động trực tiếp của chúng trên các mô mà là liên hệ tới sự kiểm soát của chúng đối với sự tiết của 1 trong 3 tuyến được đề cập trên (tuyến phát sinh tính đực, cơ quan Y và buồng trứng).

## 2. Tuyến Phát Sinh Tính Đực (Androgenic Gland)

Tuyến phát sinh tính đực có thể đáp ứng cho việc sản xuất một hay các hormone *xác định tất cả các đặc trưng sinh dục sơ cấp và thứ cấp của con đực*. Tuyến này được tìm thấy ở hầu như tất cả trên bộ của giáp xác bậc cao.

Thường tuyến phát sinh tính đực gồm một dãy các tế bào, nằm dọc theo một ống thoát tinh (vas deferens) và gần đầu tận cùng của ống; nhưng ở một số giáp xác chân đều nó nằm gần các ống tinh hoàn. Tuyến phát sinh tính đực không bao giờ hiện diện ở con cái.

Việc cấy tuyến phát sinh tính đực vào trong một con cái còn trẻ sẽ ngăn chặn sự phát triển của các đặc tính sinh dục thứ cấp cái, chẳng hạn các tấm ôm trứng, và tạo ra sự đực hóa bao gồm một sự thay đổi trong các phụ bộ về hướng con đực. *Ảnh hưởng của hormone rõ ràng là một ảnh hưởng trực tiếp*, vì buồng trứng có thể bị loại trước khi cấy mà không thay đổi kết quả. Nếu buồng trứng không bị loại, nó ngăn chặn việc sản xuất trứng và thay bằng việc tạo ra tinh trùng có khả năng thụ tinh, và có thể được dùng để thụ tinh nhân tạo các trứng bình thường.

Các con cái được gắn tuyến phát sinh tính đực cho thấy tập tính con đực bình thường và sẽ giao phối với những con cái. Trong các trắc nghiệm đối chứng, việc tiêm chất dịch không chứa tuyến phát sinh tính đực vào trong những con cái không có ảnh hưởng đực hóa.

Việc cấy ngược lại các buồng trứng vào những con đực cho những bằng chứng xa hơn rằng sự kiểm soát các đặc trưng sinh dục đực được điều khiển duy nhất bởi tuyến phát sinh tính đực. Như vậy, khi một buồng trứng được cấy vào một con đực bình thường, nó biến đổi thành một tinh sào; khi một buồng trứng được cấy vào một con đực mà tuyến phát sinh tính đực đã bị loại bỏ, nó vẫn duy trì là một buồng trứng.

Cuối cùng, việc loại tuyến phát sinh tính đực khỏi một con đực có thể gây ra một sự mất liên tục các đặc tính sinh dục thứ cấp đực.

Ở một số giáp xác, tuyến sinh dục đực hoạt động theo mùa, trong mùa đông nhỏ hơn mùa hè và có một chỉ dẫn rằng hoạt động của nó được kiểm soát bởi một hormone ức chế từ tuyến cuống mắt.

Việc tiêm các steroid, mà ở hữu nhũ có các ảnh hưởng kích thích tính đực, không có tác động như vậy trên giáp xác và vì dạng tổ chức học của tuyến tương tự với các tế bào sản xuất protein ở động vật có xương sống nên có thể hormone của tuyến phát sinh tính đực ở giáp xác là *protein* hay *peptide*.

### **Kết luận**

Các tuyến phát sinh tính đực là nguồn duy nhất của một hay các hormone có thể đáp ứng cho sự phát triển của tất cả các đặc trưng sinh dục đực: sự biệt hóa của các tinh sào, kích thích các tế bào mầm trái qua sự phát sinh tinh trùng, sự biệt hóa của mầm ống tinh, sự phát triển các đặc trưng sinh dục thứ cấp và tập tính sinh dục đực. Sự tiết hormone sinh dục đực có thể xảy ra mà không có sự kết hợp thần kinh-thể dịch nào.

### **3. Buồng Trứng**

Buồng trứng có thể đáp ứng cho việc sản xuất các hormone xác định các đặc trưng sinh dục thứ cấp thường xuyên và nhất thời của con cái.

Con cái của Amphipod (có chân bò và chân bơi) *Orchestia gammarellus* có các tấm mang trứng như một đặc trưng sinh dục thứ cấp thường xuyên và các lông dài phát triển trên mép của tấm mang trứng ở sự lột xác trước khi đẻ trứng như một đặc trưng nhất thời. Nếu buồng trứng bị loại thì các lông này trở lại giống điều kiện ấu niên (juvenile) ở lần lột xác sau. Hơn nữa nếu buồng trứng được cấy vào một con cái bị thiếu thì các lông mang trứng một lần nữa sẽ phát triển khi sự tích lũy noãn hoàng xảy ra trong buồng trứng được cấy.

Vì vậy, không giống như tinh sào, buồng trứng có thể được xem như một cơ quan thể dịch trong chính tổ chức của nó.

Ở con cái mầm tuyến phát sinh tính đực không phát triển thành cơ quan chức năng. Trong sự vắng mặt của hormone của tuyến phát sinh tính đực, cơ quan sinh dục của con cái sẽ biệt hóa thành một buồng trứng, có lẽ qua một quá trình tự biệt hóa - có nghĩa là không có sự can thiệp nào của hormone.

Khái niệm này đã được chứng minh một cách thí nghiệm ở *Orchestia gammarellus* (Charniaux – Cofon, 1959, in press). Khi các tuyến phát sinh tính đực bị loại khỏi những con đực rất trẻ, sự phát sinh giao tử cái (trứng) xảy ra trong các tinh sào.

Sự phát triển tự phát của các tế bào mầm nguyên thủy thành noãn bào trong sự vắng mặt của hormone tuyến phát sinh tính đực, giải thích sự kiện rằng ở các Decapod và Amphipod, các noãn bào thường được tìm thấy trong các tinh sào nhưng tinh trùng không bao giờ có trong các buồng trứng. Thật ra trong con đực, tế bào mầm có thể thỉnh thoảng thoát khỏi ảnh hưởng của hormone tuyến phát sinh tính đực và vì vậy có thể có sự phát triển thành noãn bào; ở con cái không có hormone tuyến phát sinh tính đực và vì vậy có thể không có sự phát sinh tinh trùng. Sự biến đổi hoàn toàn của một tinh sào thành một buồng trứng có lẽ liên hệ với sự biến mất hoàn toàn của hormone phát sinh tính đực.

### **4. Cơ Quan Y (Tuyến Mặt Bụng)**

Các cơ quan Y, được khám phá đầu tiên bởi Gabe (1953), có thể so sánh gần gũi với các tuyến ngực và tiền ngực của các côn trùng. Trong các cua brachyuran, chúng nằm dưới vỏ mặt bụng, ở gần tâm đối với cơ khép ngoài hàm trên, và ở một vị trí có thể so sánh với nhiều loài khác.



Hormone được sản xuất bởi tuyến có thể *đáp ứng cho sự khởi đầu các giai đoạn dẫn tới sự lột xác*, và nếu cơ quan Y bị loại khỏi các cua, các con vật sẽ thất bại để trải qua bất kỳ sự lột xác nào nữa. Bằng chứng về việc hormone kiểm soát lột xác được cung cấp bởi sự kiện rằng việc cấy cơ quan Y vào trong các cua thiếu những cấu trúc này, có thể hồi phục khả năng lột xác của chúng. Trong giai đoạn gian lột xác (intermoult), các tế bào của tuyến chứa vật chất bắt màu với aldehyde fuchsin, những vật chất này vắng mặt trong những con vật vừa lột xác. Có thể thừa nhận đây là tiền chất được dự trữ của hormone.

Hoạt động tiết của các cơ quan Y thì không dưới sự kiểm soát thần kinh mà được xác định bởi sự hiện diện hay vắng mặt của một hormone do máu mang tới tuyến từ tuyến nội tiết cuống mắt (hormone ức chế lột xác, molt-inhibiting hormone, MIH). Khi tác động ức chế của MIH bị loại, như bởi việc cắt các cuống mắt, sự lột xác của giáp xác xảy ra nhanh chóng.

Tuy nhiên, sự lột xác có thể hoàn thiện, nếu các cơ quan Y bị loại sau các giai đoạn D sớm ( $D_0$  và  $D_1$ ), như vậy vai trò của chúng trong quá trình lột xác được kết hợp với sự khởi đầu của tiền lột xác và không quan trọng với các giai đoạn sau.

Sự tái sinh các chi đã chứng tỏ một ví dụ có thể có giá trị cho sự khảo sát về tác động của hormone lột xác ở mức độ mô. Khi một chân của cua tự gãy, một mầm chân phát triển sau đó. Tuy nhiên, “giai đoạn tăng trưởng cơ bản” này bị giới hạn với mức độ tái tổ chức và phát triển ban đầu của các mô mới, và khi giai đoạn này hoàn tất, sự tăng trưởng ngừng. Mầm chi không gia tăng kích thước hơn nữa sau giai đoạn này cho tới khi hoặc là các cuống mắt của con vật bị loại để kích thích cơ quan Y giải phóng hormone hoặc là biến đổi nó một cách tự nhiên đưa đến tiền lột xác. Rồi mầm chi bắt đầu gia tăng về kích thước khi con vật lột xác.

*Hormone cơ quan Y là cần thiết cho các giai đoạn khởi đầu của sự thành thực tuyến sinh dục* cũng như sự phát triển của mầm chi, ít nhất nó cũng được đòi hỏi cho sự phân chia tế bào.

Rất ít hormone được dự trữ trong cơ quan Y ở những con vật ở giai đoạn intermoult và hiện diện trong máu nhiều hơn trong tuyến ở thời điểm này.

## 5. Tuyến Nội Tiết Cuống Mắt và Cơ Quan X

Trong phần lớn giáp xác có cuống mắt, tuyến nội tiết cuống mắt (tuyến xoang) nằm ở khoảng 2/3 của đường dọc theo cuống mắt và nằm trên mặt lưng của hạch thị giác. Mặc dầu, có tên gọi như thế, nói một cách chính xác, *nó không phải là một tuyến* vì nó không được kết hợp bởi các tế bào tiết. Hơn nữa, nó chỉ là *một vị trí dự trữ và giải phóng cho vật chất hormone* được tạo thành ở nơi khác trong CNS rồi được chuyển với tốc độ vài mm mỗi ngày dọc theo các trục thần kinh tới tuyến xoang. Các thân tế bào có đầu tận cùng mở ra tạo thành tuyến xoang nằm ở các miền khác nhau, bao gồm cơ quan X, cuống mắt và các miền gần trung tâm của não hơn (hạch não trước – proto, giữa – dentero và sau – trito – cerebrum).

Tuyến xoang, do được cung cấp bởi các sợi trục từ vài nguồn, có thể là vị trí giải phóng nhiều hơn một hormone.

Người ta thừa nhận các chức năng sau đây cho các hormone được giải phóng bởi tuyến cuống mắt: (1) ức chế lột xác, (2) kiểm soát trao đổi chất đường, (3) kiểm soát cường độ trao đổi chất, (4) ức chế sự phát triển tuyến sinh dục, (5) kiểm soát sự phân bố sắc tố, (6) kiểm soát sự trao đổi chất protein, (7) kiểm soát trao đổi chất nước và (8) kiểm soát nhịp tim.

Các miền khác nhau về tổ chức học có thể được xác định trong tuyến xoang, cho tới nay, chỉ có 6 miền. Vì vậy một sự liên hệ đơn giản nào đó với các chức năng liệt kê ở trên không được giải đáp trừ khi có thể một hormone có vài ảnh hưởng sinh lý.

### 5.1 Sự ức chế lột xác

Sự kiểm soát ức chế của tuyến xoang trên hoạt động của cơ quan Y đã được đề cập trong phần thảo luận của cơ quan Y.

Rõ ràng sự khởi đầu đáp ứng của hormone đến từ cơ quan X, vì loại bỏ một mình cơ quan X gây ra sự hoạt động của cơ quan Y và đẩy nhanh sự lột xác một cách không bình thường, và không quá nhanh khi loại bỏ cả hai cơ quan X và tuyến xoang. Việc cấy lại phức hợp tuyến xoang và cơ quan X vào những con của thiếu cuống mắt làm chậm sự lột sớm trên con vật.

Hai kiểu tế bào hiện diện ở cơ quan X và những tế bào được gọi là “kiểu 2” ngừng tiết 4 hay 5 ngày trước sự lột xác bình thường ở cua và bắt đầu lại ít ngày sau lột xác. Đây là kiểu hoạt động được mong đợi mà các tế bào có thể đáp ứng cho việc sản xuất hormone ức chế hoạt động của cơ quan Y ở những thời điểm không lột xác và có lẽ chúng tiêu biểu cho nguồn MIH.

Ở ấu trùng Decapod, tuyến xoang được thành lập khá trễ trong sự phát triển (giai đoạn ấu trùng thứ 5 ở *Palaemonetes*) và nó không tập trung vật chất dự trữ có thể nhuộm màu trong suốt đời sống ấu trùng. Vì vậy, do chưa có tuyến xoang nên ấu trùng trải qua từ lần lột xác này đến lần kế một cách nhanh chóng mà không có giai đoạn intermoult kéo dài, và việc cắt cuống mắt không ảnh hưởng đến cường độ lột xác. Điều này cũng đề nghị rằng các loài thuộc hình thức diecdycis (lột xác thường xuyên) có thể cũng có các cơ quan X không hoạt động cho phép chúng trải qua nhanh chóng từ lột xác này đến lột xác kế tiếp, còn các hình thức anecdycis (lột xác theo mùa, năm) thì ngược lại (có cơ quan X hoạt động theo mùa, năm).

Như đã đề cập ở phần trước rằng một số cua nào đó ngừng hẳn lột xác và như vậy chúng trải qua một tình trạng được biết như là lột xác theo mùa lần cuối cùng. Tình trạng này có thể rơi vào một trong hai cách cả về lý thuyết lẫn thực tế. Hoặc như ở cua *Carcinus*, có sự giải phóng liên tục chất ức chế bởi tuyến xoang và vì thế cơ quan Y sẽ không còn có thể tiết hormone lột xác. Hoặc là một cách khác như ở cua *Maia*, cơ quan Y tự nó thoái hóa. *Carcinus* ở lột xác theo mùa cuối cùng, có thể được gây ra lột xác lại bằng việc cắt bỏ các cuống mắt nhưng thủ thuật này hiển nhiên không gây ra lột xác lại ở *Maia*.

### 5.2 Kiểm soát trao đổi chất đường

Đặt một số giáp xác trong tình trạng stress, chẳng hạn tiêm nước cất vào dịch huyết, gây ra một sự gia tăng hàm lượng đường máu. Tuy nhiên, hyperglycemia không xảy ra ở crayfish nếu trước đó đã loại các tuyến xoang. Như vậy các tuyến xoang có thể giải

phóng một yếu tố kiểm soát hàm lượng đường máu. Vì vậy việc loại bỏ toàn bộ cuống mắt có thể gây ra những hàm lượng đường máu bị hạ thấp.

### 5.3 Kiểm soát cường độ trao đổi chất

Việc loại bỏ các tuyến xoang ở cả hai bên của tôm sông (crayfish) *Procambarus* gây ra một sự gia tăng tiêu hao oxygen của con vật mặc dầu có sự thay đổi nhỏ nếu chỉ một tuyến bị loại. Vì việc loại bỏ cả hai cơ quan Y đã không có ảnh hưởng về tiêu hao oxygen nên ảnh hưởng của việc loại bỏ cuống mắt được xem như trực tiếp và không qua hoạt động của cơ quan Y. Ngược lại việc tiêm chất trích cuống mắt vào của *Uca* không có cuống mắt, kết quả làm giảm cường độ tiêu hao oxygen đã được nâng cao.

Ngoài việc gia tăng tiêu hao oxygen, việc loại bỏ cuống mắt cũng làm giảm hệ số hô hấp (RQ).

### 5.4 Ức chế sự phát triển của tuyến sinh dục

Việc kiểm soát ức chế của các tế bào tiết thần kinh thể dịch của cuống mắt trên tuyến sinh dục được chỉ bởi sự thành thực nhanh chóng của các tuyến sinh dục xảy ra khi các cuống mắt bị loại. Như vậy các con cái ấu niên (juvenile) bị cắt cuống mắt, kết quả là sự phát triển các buồng trứng.

Ảnh hưởng này đặc biệt rõ ở *Palaemon (Leander) serratus*, buồng trứng của các con vật bị cắt cuống mắt gia tăng nhanh chóng kích thước, khoảng 13 lần so với các đối chứng không thành thực. Sự thành thực của trứng và việc đẻ trứng có thể theo sau ở những con vật mà đang ở tuổi chưa thành thực. Các ảnh hưởng tương tự cũng xảy ra ở của *Cambarus immunis* và *Uca pugilator* sau khi loại cuống mắt.

Hormone ức chế buồng trứng rõ ràng bắt nguồn từ phần tủy cuối cùng của cơ quan X. Việc cấy tuyến xoang vào trong các ấu niên (juvenile) không cuống mắt của của *Uca* đã có ảnh hưởng làm giảm sự phát triển non của các buồng trứng, nhưng không hoàn thiện.

Việc loại các cuống mắt của các con đực chưa trưởng thành ở của *Carcinus* gây ra một sự phì đại (hypertrophy) tuyến sinh dục đực và gia tăng sự phát triển tinh sào.

Như đã biết, hormone của cơ quan Y đóng vai trò một phần trong sự thành thực của cơ quan sinh dục bằng sự kích thích phân chia tế bào. Vì hormone ức chế tuyến sinh dục cũng hiện diện trong cơ quan X, hoạt động như một hormone ức chế lột xác; tính khả năng phải được xem xét rằng chúng là một và giống nhau, và rằng sự ức chế tuyến sinh dục được hoàn thiện bởi sự ức chế hoạt động của cơ quan Y.

Tuy nhiên, một cách tổng quát, chúng là các hormone phân biệt thật sự vì hormone ức chế tuyến sinh dục dường như được kết hợp chủ yếu với những ngăn chặn tích lũy noãn hoàng hơn là phân chia tế bào.