

Вр. № 1ЭК.

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
ОЗЕРНОГО И РЕЧНОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА (ГОСНИОРХ)

На правах рукописи

АЛТУФЬЕВ Юрий Владимирович

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ
ГИПОТАЛАМО-ЗАДНЕГИПОФИЗАРНОЙ
НЕИРОСЕКРЕТОРНОЙ СИСТЕМЫ И ГОНАД
ПОЛОВОЗРЕЛОЙ СТЕРЛЯДИ В ТЕЧЕНИЕ ГОДОВОГО
ЦИКЛА В ПРИРОДНЫХ И ЗАВОДСКИХ УСЛОВИЯХ

03.00.10 — ихтиология
(рыбоводство во внутренних водоемах)

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Ленинград
1977

Работа выполнена в лаборатории водохранилищ и рек Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ) и лаборатории нейроэндокринологии института физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова АН СССР (ИЭФБ).

Научные руководители:

профессор, доктор биологических наук **А. Л. Поленов**;

старший научный сотрудник, кандидат биологических наук **В. З. Трусов**.

Официальные оппоненты:

старший научный сотрудник, доктор биологических наук
Г. М. Персов:

старший научный сотрудник, доктор биологических наук
А.

Ведущий научный сотрудник по воспроизводству рыбопромышленности
Производственного объединения по воспроизводству рыбопромышленности
Линрыбхоза СССР.

Заполнено в 13 ч. 1978 г.

в 13 ч. 1978 г.
г. Советского района г. Макарово
К-117-0-26).

Сдано в библиотеке
ГосНИИ Рыболовства 1978 года.

Автор - кандидат
Ученая степень - кандидат
биологических наук

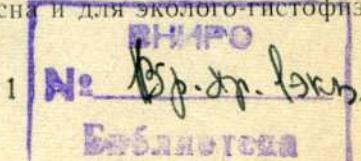
В В Е Д Е Н И Е

АКТУАЛЬНОСТЬ ТЕМЫ. В настоящее время, ввиду неуклонного роста научно-технического прогресса и связанного с этим изменения среды обитания рыб, ихтиологи нашей страны, как и всего мира, поставлены перед необходимостью принятия эффективных мер по сохранению и управлению численностью хозяйственными ценных видов рыб. Поэтому среди важнейших проблем современной биологии большое место занимают исследования интегрирующих систем, обеспечивающих целостность организма и осуществляющих его приспособительные и репродуктивные возможности.

Одним из таких направлений являются исследования гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы (ГГНС), играющей важную роль в реализации приспособительных реакций организма и регуляции процессов размножения.

К настоящему времени гистофизиологами достаточно подробно и глубоко изучена морфология пептидергической ГГНС,adenогипофиза и щитовидной железы рыб в процессах миграции и размножении при естественном ихнересте (Fontaine, 1954; Казанский, 1962; Гербильский, 1964; Баранникова, 1975; Поленов, 1975). Однако, до сих пор недостаточно выяснена роль гипоталамических центров, в частности нейросекреторных, в регуляции тропных функций гипофиза, не установлены общие закономерности функциональной активности ГГНС на протяжении годового жизненного цикла рыб.

В пределах класса рыб хрящевые ганоиды, к числу которых относится объект нашего исследования — *Asipenser ruthenus* L., наиболее близки к основному стволу эволюционного древа позвоночных и являются примитивной группой среди рыб, а по ряду признаков сходны с хвостатыми амфибиями, стоящими у истоков наземной жизни. Поэтому изучение ГГНС стерляди представляет интерес в сравнительно-эволюционном аспекте. Кроме того, стерлянь, как туводная форма среди осетровых, существенно отличается от других видов и поэтому не менее интересна и для эколого-гистофизиологических исследований.



Что же касается изучения функционального состояния ГГНС и ее регуляторной деятельности у рыб в условиях резервации и заводского воспроизводства, то до настоящего исследования такие работы не проводились. Лишь недавно появилось очень краткое сообщение, в котором характеризовалось состояние нейрогипофиза (НГ) у русского осетра при длительном выдерживании на рыбоводном заводе (Казанский и др., 1976). Имелись отдельные и весьма противоречивые работы по функциональному состоянию эндокринных желез рыб в связи с гормональной стимуляцией нереста (Казанский, 1949, 1962; Зайцев, 1959; Sandragaj a. Goswami, 1968; Молодцов, 1972; Статова, 1974).

Таким образом, отсутствуют детальные исследования гистофизиологии эндокринной и воспроизводительной систем стерляди, что тормозит рыбоводное освоение этого ценного вида, биотехники разведения которого еще весьма несовершенна. Совершенствование этой биотехники крайне необходимо для решения важнейшей проблемы — организации осетрового хозяйства в водоемах нашей страны, возникшей в связи с гидростроительством. Большие трудности возникают также при заготовке и отборе зрелых производителей стерляди и оценке их качества при рыбоводном использовании. В частности, низкое созревание производителей после гипофизарных инъекций часто связано с атрезией зрелых ооцитов и потерей воспроизводительной способности самок, причины которых до сих пор еще не выяснены.

ЦЕЛЬ РАБОТЫ. В связи с вышеизложенным в настоящем исследовании были поставлены три основные задачи:

1. Изучение морфофункционального состояния ГГНС и гонад половозрелой стерляди в различные сезоны года в реке.
2. Исследование морфо-функционального состояния ГГНС и гонад стерляди в различные сезоны года в условиях резервации на рыбоводном заводе и после гипофизарных инъекций.
3. Изучение функционального состояния ГГНС и осmolлярности сыворотки крови стерляди при моделировании стрессорных ситуаций путем воздействия на организм гипертонических растворов морской воды.

Во всех перечисленных направлениях исследования пре-валирующее место занимало изучение функционального состо-

яния НГ, как отдела ГГНС, из которого при малейшем напряжении организма висцеротропные нейрогормоны выводятся в общий кровоток. Следовательно, именно этот отдел ГГНС является наиболее показательным для характеристики участия нейросекреторных элементов в осуществлении защитно-приспособительных реакций организма. Мы полагаем, что на основе сопоставления полученных результатов по состоянию ГГНС и гонад во всех изученных ситуациях можно также подойти к пониманию участия ГГНС в регуляции функций гонад и, в частности, роли висцеротропных нейрогормонов в механизме резорбции ооцитов у стерляди. Последнее представляет особый интерес в связи с разработкой общих рыбоводно-биологических задач.

НАУЧНАЯ НОВИЗНА РАБОТЫ. Впервые изучено строение пептидергической ГГНС стерляди — ранее не исследовавшегося в этом плане представителя осетровых. Впервые среди осетровых прослежены морфо-функциональные изменения в состоянии НГ и гонад различных возрастных групп половозрелой стерляди на протяжении полного годового цикла в природных условиях и выявлены определенные закономерности в этих изменениях, связанные, как с сезонами года, так и со степенью зрелости гонад самцов и самок. Установлено, что крупные расширения нейросекреторных волокон (НС-волокон) — тела Герринга, являются показателями возрастных изменений ГГНС.

Впервые изучено функциональное состояние пептидергической ГГНС у рыб в условиях длительной резервации на заводе и созревания после гипофизарных инъекций.

Установлено среднегодовое процентное соотношение рыб половозрелой части популяции нижневолжской стерляди различных стадий зрелости гонад. Это позволило разработать схему полового цикла производителей в течение года, имеющую рыбоводно-биологическую направленность.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ. Проведено сопоставление функционального состояния ГГНС и гонад производителей стерляди различных сроков заготовки (весенней и осенней), а также анализ возможного количества отлавливаемых зрелых самцов и самок в эти периоды года. На основании это-

го предложено перенести основные работы по заготовке производителей на весенние сроки с III декады марта по III декаду апреля.

Для снижения производственных потерь в результате резорбции гонад самок при длительном их содержании в условиях рыбоводного завода предложено сократить сроки прединъекционного выдерживания производителей при нерестовых температурах до минимума. В то же время данные о состоянии ГГНС у производителей в этих условиях позволяют рекомендовать резервацию части производителей осенней заготовки в бассейнах цеха Б. Н. Казанского (с обязательным наличием искусственно регулируемого температурного режима).

АПРОБАЦИЯ. Результаты диссертации докладывались и обсуждались на конференциях молодых ученых морфологов г. Ленинграда (Ленинград, 1975, 1976), на производственных совещаниях лабораторий физиологии и биохимии рыб и заводского воспроизводства осетровых ЦНИОРХ (Астрахань, 1976), центральной лаборатории воспроизводства рыбных запасов Главрыбвода (Ленинград, 1976), лаборатории водохранилищ и рек ГосНИОРХ (Ленинград, 1974—1976), на отчетной сессии ЦНИОРХ (Гурьев, 1976), на торжественном совещании биологического факультета ЛГУ, посвященном памяти профессора Н. Л. Гербильского (Ленинград, 1976) на общегородском семинаре ИЭФБ им. И. М. Сеченова АН СССР по нейроэндокринологии (Ленинград, 1975, 1976), на VII Международном симпозиуме по нейросекреции (Ленинград, 1976), на III Всесоюзной конференции по экологической физиологии рыб (Киев, 1976).

ПУБЛИКАЦИЯ. По теме диссертации опубликовано 9 работ.

ОБЪЕМ. Работа изложена на 165 страницах машинописного текста, иллюстрирована 60 рисунками (из них 47 микрофото и 13 гистограмм и графиков), 5 схемами и 2 таблицами. Список литературы включает 225 названий, из них 95 иностранных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в экспедиционных рейсах Центрального научно-исследовательского института осетрового рыбного хозяйства (ЦНИОРХ) из траловых уловов на Нижней Волге от с. Каменный Яр до района тонн «9 Огневка», а также из неводных уловов экспериментальных тонн «Мужичья» и «Балчуг».

Для эколого-гистофизиологических исследований ГГНС было использовано 58 особей половозрелой стерляди. Фиксацию органов и тканей от рыб из природных условий производили почти всегда 2 раза в месяц, начиная с марта по июль, а также в октябре и ноябре. Для определения стадий зрелости половых желез и процентного соотношения особей различных стадий зрелости гонад в течение года изучено 153 особи.

Всех использовавшихся в работе рыб измеряли и взвешивали. Возраст определяли методом интерполяции исходя из размеров по эмпирической кривой, построенной на основе определения возраста по спилам маргинального луча грудного плавника большой выборки стерляди (Шилов, 1972). Стадии зрелости гонад определяли на основе шкалы, предложенной для осетра В. З. Трусовым (1964).

Для экспериментов, моделирующих стресс было использовано 72 особи стерляди обоих полов со стадией зрелости гонад II, реже VI—II. Гипертонические растворы приготавливали из каспийской морской соли. Были проведены два острых опыта с помещением стерляди в растворы воды общей соленостью в 32 и 22 промилле и один хронический — в 15 промильном растворе. Опыты проводили в ваннах с объемом воды 200 литров при постоянной аэрации. Содержание кислорода при этом поддерживалось в пределах 6,3—7,2 мг/л, а температура — 8—10°C. На каждый временный отрезок эксперимента приходилось по 3 подопытных и 2, реже 1 контрольные рыбы. Хронический опыт продолжался в течение 4 суток при удовлетворительном состоянии рыб.

Фиксации органов и тканей в опыте с 32 промилле проводили через 15, 20, 45, 80 минут, в опыте с 22 промилле — через 15, 30 минут, 1, 3, 5 часов 30 минут, а в опыте с 15 промилле — через 1, 3, 6, 12, 24, 48, 72, 96 часов от начала опытов.

Выдерживание рыб в течение 2-х и 8 месяцев в бассейнах цеха Б. Н. Казанского (без регуляции температуры), а также последующие инъекции суспензии ацетонированного гипофиза в дозе самкам по 7 мг, а самцам по 5 мг проводили на Икрянинском осетровом экспериментальном рыбоводном заводе ЦНИОРХ. Для этой работы использовано 33 особи стерляди обоих полов. Фиксации материала от интактных особей из этой партии рыб проводили раз в месяц, в феврале, мае и ноябре, а от инъецированных суспензией гипофиза — в мае по созреванию производителей (от 24 до 31 часа).

В целом в работе использовано 163 особи стерляди.

Мозг с гипофизом и гонады фиксировали в жидкости Буэна. Материал проводили через спирты с последующей заливкой в парафин. Изготавливали серийные фронтальные, реже сагиттальные срезы мозга с гипофизом и гонад толщиной 5—7 мкм. Срезы мозга с гипофизом окрашивали паральдегид-фуксином по Гомори-Габу с докраской азан по Гейденгайну. Срезы гонад окрашивали железным гематоксилином по Эрлиху.

Функциональное состояние НГ оценивалось по структуре и содержанию НС-вещества в его корнях, расположению клеток эпендимы гипофизарных бухт и по степени гиперемии органа. Содержание НС-вещества определяли визуально в дистальных и проксимимальных отделах корней НГ по 5 балльной шкале (Поленов, Яковleva, Garlov, 1969; Jasinski a. Skraba, 1975) с точностью до 0,5 балла. В каждом НГ оценивали содержание НС-вещества не менее чем на 30 срезах ступенчатой серии (Корякина, 1974). Находили среднюю арифметическую, ошибки средних оценок по различным группам, разницу между средними значениями содержания НС-вещества попарно рассматривавшихся групп и критерий достоверности этой разницы.

Оsmолярность сыворотки крови в экспериментах по солевому воздействию определяли криоскопическим методом (Гинецинский и др., 1962). Конечный результат выражали в миллиосмолях — мосМ. Все количественные показатели обрабатывали статистически. (Рокицкий, 1967).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

I. Функциональное состояние половых желез стерляди в течение годового цикла.

1.1. Анализ частоты встречаемости нижневолжской стерляди различных стадий зрелости в течение года выявил ряд закономерностей. Так, самцы IV стадии зрелости встречаются в условиях Нижней Волги на протяжении всего года за исключением июля и августа. В конце апреля, на протяжении мая и июня отмечено наличие самцов V стадии зрелости. От начала мая до середины августа в уловах встречаются самцы VI стадии зрелости. Самцы стадии зрелости VI-II встречаются практически на протяжении всего года с подъемом численности в июле-сентябре. Самцы переходных стадий II-III и III в наших сборах также встречались на протяжении всего года, хотя весной несколько реже, чем в летне-осенне время. И, наконец, в любое время года в уловах были самцы II стадии зрелости. Можно предположить, что основная масса самцов стерляди участвует в нересте через год, а часть «истощенных» самцов, возможно и через два года.

Что же касается самок, то особи, зимовавшие в IV стадии зрелости приступают к нересту в конце апреля — первых числах мая; нерест длится до конца июня, таким образом, самки V стадии зрелости встречаются на протяжении более чем двух месяцев. Отнерестившиеся самки в течение одного ряда двух месяцев, находились в VI стадии зрелости с последующим переходом в стадию VI-II. Самки незрелые и переходных стадий зрелости встречались на протяжении всего года в любой сезон. Причем, самки VI-II и переходных от II-III к IV стадии присутствуют в уловах наиболее длительное время. Таким образом, процесс повторного созревания самок гораздо более длителен, чем самцов, и их участие в повторном нересте возможно в оптимальном варианте только лишь через год, либо через два года на третий.

1.2. Среднегодовое процентное соотношение рыб половозрелой части популяции нижневолжской стерляди, подсчитанное на основе их количественного распределения по стадиям зрелости гонад от общего числа подвергнутых макро- и микроскопическому анализу, составило: II стадия — 46,5 процента; II-III и III — 20,7 процента; IV — 10,4 процента; V — 5,2

процента; VI — 5,2 процента и V-II — 12,2 процента. Это соотношение, естественно, не постоянно и изменяется в течение года. Максимальное количество особей IV стадии зрелости приходится на апрель-май — до 22 процентов от общего числа рыб из траловых и неводных уловов. Рыбы V стадии зрелости встречаются в уловах с третьей декады апреля до конца июня с максимумом численности в конце мая—начале июня также до 22 процентов. Рыбы VI стадии зрелости присутствуют в уловах с первых чисел мая до III декады августа, с подъемом численности в середине июля до 18 процентов. Незначительный подъем числа особей VI-II стадии зрелости наблюдается в уловах в июле-августе до 16 процентов.

Таким образом, нижневолжская стерлядь относится к рыбам с растянутым весенне-летним нерестом и характеризуется большим разнообразием функционального состояния половых желез на протяжении года. Это особенно заметно в весенне-летний период (май—июнь), когда в реке можно встретить самцов и самок любой стадии зрелости. Этот фактор затрудняет рыбохозяйственное освоение стерляди, как объекта заводского воспроизводства, в связи с большим числом незрелых особей в уловах при заготовке производителей, что было отмечено ранее Л. Ф. Львовым (1974).

2. Структура пептидергической гипоталамо-типофизарной нейросекреторной системы и возрастные изменения нейро-гипофиза стерляди.

2. 1. Результаты светооптических исследований строения основных отделов ГГНС стерляди показали ее сходство с та-ковой осетра, севрюги и белуги (Поленов и Баранникова, 1958; Поленов, 1968; Hansen, 1971; Баранникова, 1975). Некоторые отличия касаются структуры собственно НГ. По характеру распределения НС—вещества стерлядь наиболее близка к русскому осетру (Polenov, Garlov, 1973), так как НС-вещество концентрируется преимущественно в периферической зоне дистальных отделов корней. Кроме того, в этом нейрогемальном органе наблюдаются большие скопления крупных и гигантских расширений НС-волокон — тела Геринга, которые встречаются у стерляди не только в проксимальных отделах корней, как это характерно для осетра и севрюги (Polenov, Garlov, 1973; Polenov et al., 1976), но и в дистальных.

2. 2. Возрастные изменения структуры ГГНС осетровых и, в частности, стерляди в постювенильный период не исследованы. Лишь И. В. Яковлевой (1967) при исследовании молоди русского осетра было обращено внимание, что у данного вида в возрасте 5 лет в НГ появляются единичные тела Герринга. По представлениям А. Л. Поленова (1968, 1974) тела Герринга являются терминалями аксонов наиболее крупных, высоко-дифференцированных и «стареющих» нейросекреторных клеток, в конце концов, подвергающихся физиологической дегенерации. В связи с этим, в своем исследовании мы обратили внимание на характер распределения и количество тел Герринга в НГ-стерляди. Оказалось, что процент особей с наличием тел Герринга в корнях НГ при распределении их в возрастные группы по 5 лет увеличивается от 0 до 100. Коэффициент корреляции при этом равен 1. Некоторая связь, но незначительная, прослеживается и между возрастом и количеством тел Герринга на срезах НГ. Так, у рыб старших возрастов (от 15 до 26 лет) их число на фронтальном срезе может достигать 40—50 штук, чего никогда не бывает у молоди рыб. Эти данные косвенно свидетельствуют в пользу предположения А. Л. Поленова о природе тел Герринга.

Кроме того, было показано, что в постювенильный период онтогенеза стерляди происходит увеличение размеров самого НГ и возрастает протяженность его активной в секреторном отношении контактной зоны с синусоидными капиллярами и промежуточной долей. Эти факты позволяют предполагать повышение в процессе онтогенеза стерляди роли пептидных нейрогормонов в регуляции функций железистых клеток промежуточной доли и висцеральных органов.

3. Эколого-гистофизиологическое исследование нейрого-ги-пофиза и преоптического ядра стерляди.

В настоящем разделе прослежены изменения функционального состояния наиболее реактивного отдела ГГНС — НГ в различные сезоны года в природных условиях с учетом стадий зрелости половых желез. Однако, в наиболее ответственные периоды (преднерестовый, нерест и посленерестовый) изучалось и функциональное состояние клеток преоптического ядра.

3. В период гидрологической зимы (конец марта—начало апреля) при температуре воды до 4°C изучено 5 рыб (3 самки и 2 самца) II стадии зрелости, 2 самки II—III и 1 самец IV стадии зрелости. В целом вся группа «зимних» рыб независимо от пола и стадий зрелости гонад характеризовалась «спокойным» состоянием НГ, о чем свидетельствовало высокое содержание НС-вещества в его корнях (4,5 балла), очень суженные капилляры и плотное расположение клеток эпендими гипофизарных бухт.

Весной (апрель–май) при повышении температуры воды от 5 до 15°C было отловлено 12 особей (8 самцов и 4 самки) II, II—III и III стадии зрелости, 4 особи (2 самца и 2 самки) IV и 3 особи (2 самца и 1 самка) V стадии зрелости гонад. Функциональное состояние НГ «весенних» рыб характеризовалось большим разнообразием — от умеренной активности его у особей II, II—III и III стадий зрелости (некоторая гиперемия органа и рыхлое расположение глыбок НС-вещества при интенсивной, однако, его окраске) до повышенной активности у особей IV стадии зрелости и состояния гиперфункции у особей V стадии зрелости, для которых характерно снижение содержания НС-вещества в корнях НГ, чрезвычайная гиперемия органа и рыхлое расположение клеток эпендими гипофизарных бухт. Содержание НС-вещества в корнях НГ данной группы рыб в среднем составляло 3,6 балла.

Летом (конец мая, июнь и первая декада июля) при температурах воды от 15 до 23°C было отловлено 18 особей стерляди — самцов и самок всех стадий зрелости гонад от II до VI—II. Из них 9 особей летнего сбора были представлены самцами и самками II, II—III и IV стадий зрелости гонад. НГ этих особей по своему состоянию близок к таковому рыб тех же стадий зрелости в весенний период. Отмечено лишь незначительное падение содержания НС-вещества и более выраженная гиперемия органа по сравнению с таковой «весенних» рыб. У 5-ти рыб (3 самки и 2 самца) VI—II стадии зрелости функциональное состояние НГ в целом сходно с таковым «весенних» рыб II стадии зрелости.

Наиболее отличны от всех ранее рассмотренных 4 особи (3 самки и самец) VI стадии зрелости. НС-вещество в их НГ расположено, в основном, в периферической зоне дистальных

отделов корней (при средней оценке в 2,7 балла), центральная часть корней опустошена совсем. Характерным является наличие значительного числа лишенных НС-вещества «остаточных» тел Герринга во всех отделах корней, наблюдалась чрезвычайная гиперемия НГ, синусоидные капилляры очень широкие и переполнены форменными элементами крови. Клетки эпендимы гипофизарных бухт лежат очень рыхло.

В целом же, все «летние» рыбы отличались большей активностью НГ по сравнению с «весенними» и, тем более, «зимними» особями, что особенно заметно на самках и самце VI стадии зрелости. Средняя оценка содержания НС-вещества в корнях НГ этой группы составила 3,4 балла.

13 особей стерляди, отловленные в осеннее время (конец октября—начало ноября) были представлены самцами и самками II, II—III, III, IV и VI—II стадий зрелости. У всех «осенних» особей в корнях НГ содержится большое количество интенсивно окрашенного НС-вещества, капилляры узкие, иногда не просматриваются, форменных элементов крови в них очень мало. Таким образом, состояние НГ всех «осенних» рыб в целом похоже на таковое рыб тех же стадий зрелости, фиксированных зимой, но с несколько меньшим содержанием НС-вещества (3,6 против 4,5 баллов).

В преоптическом ядре стерляди задолго до нереста, т. е. в конце марта у особей II и II-III стадий зрелости НС-клетки находятся в состоянии депонирования НС-вещества. Весной у особей IV стадии зрелости НС-клетки находятся в состоянии активном, как в отношении синтеза НС-вещества в пери-карионах, так и транспорта его по аксонам. В период нереста у особей V стадии зрелости в мае-июне НС-клетки находятся в состоянии гиперсекреции, отражающемся в почти полном отсутствии во многих из них НС-вещества. Впоследствии у особей VI стадии зрелости в НС-клетках наблюдается накопление секрета.

Сходные и еще более убедительные данные были получены при анализе содержания НС-вещества в дистальных отделах корней НГ (27 особей) самцов и самок только II стадии зрелости. Достоверные отличия установлены между группой «зимних» рыб и «весенних», и между «летними» и «осенними».

Как видно из выше рассмотренного материала, функциональное состояние НГ стерляди в различные сезоны года чрезвычайно разнообразно. Однако, при анализе всего материала со статистической обработкой данных по содержанию НС-вещества в дистальных отделах корней НГ, установлено, что в целом по всей исследованной выборке наблюдается снижение содержания НС-вещества от зимы к лету, а затем подъем к осени. При этом выявлены достоверные отличия по содержанию НС-вещества в дистальных отделах корней НГ стерляди, выловленной зимой, от выловленной весной, летом и осенью. Недостоверны отличия между группами рыб весенне-летнего периодов фиксации.

3. 2. Сопоставление данных по содержанию НС-вещества в НГ всех отловленных из природных условий самцов и самок стерляди с разбивкой их в группы по стадиям зрелости гонад без учета фактора сезонности, показало, что: а) отличия в содержании НС-вещества в НГ рыб стадий зрелости II, II-III, и III, IV и V—недостоверны; б) достоверны отличия в содержании НС-вещества в НГ рыб VI стадии зрелости от рыб II, II-III и VI-II стадий зрелости при показателе уровня значимости этих отличий соответственно: $p < 0,02$; $p < 0,05$; $p < 0,01$; в) отличия рыб VI стадии зрелости от рыб IV и V стадии зрелости на грани достоверности при показателе уровня значимости в обоих случаях $0,05 < p < 0,1$, что позволяет предположить, что при большем числе особей IV и V стадий зрелости эти отличия могли быть достоверны.

Учитывая, выявленные различия в содержании НС-вещества в корнях НГ самцов и самок одинаковых и сходных стадий зрелости, мы попытались проследить за возможным половым диморфизмом в функциональном состоянии НГ самцов (26 особей) и самок (32 особи) при распределении их в группы по стадиям зрелости независимо от времени вылова. Анализ первой из этих выборок (самцы) показал, что при недостоверном отличии в содержании НС-вещества в группах по стадиям зрелости наблюдается увеличение его содержания от 3,7 балла в корнях НГ самцов II стадии до 4,2 балла у самцов V стадии зрелости. У самок, напротив, содержание НС-вещества в корнях НГ снижается от 4,0 балла у особей II стадии до 3,3 у рыб V стадии зрелости.

Данные о снижении содержания НС-вещества в корнях

НГ у стерляди от зимы к лету, а затем подъем к осени позволяют предположить, что функциональное состояние НГ и ГГНС в целом, в первую очередь, зависит от изменения температуры воды в реке. С подъемом температуры наблюдается активация, а при ее понижении—инактивация ГГНС. Подобная зависимость продемонстрирована в ряде экспериментальных исследований (Leatherland a. Dodd, 1969; Матей, 1974; Корниенко, Погребнякова, 1975).

Изменения содержания НС-вещества в корнях НГ и функционального состояния НС-клеток преоптического ядра в преднерестовый, нерестовый и посленерестовый периоды связаны со значительными функциональными нагрузками организма в процессе размножения, что подтверждается многочисленными литературными данными, как по осетровым (Гарлов, 1969, 1970; Поленов и др., 1973; Баранникова, 1975; Polenov, Garlov, 1973; (Polenov et al., 1976), так и по костистым рыбам (Гарлов, 1974; Плужников, 1974, 1975; Корниенко, 1975; Sokol, 1961; Szabo si Molnar, 1964). Эти изменения, в определенной степени, коррелирующие со стадиями зрелости гонад, показывают, что ГГНС, видимо, вовлекаются в регуляцию функций воспроизводительной системы и нереста (Поленов, 1975).

4. Функциональное состояние нейрогипофиза и осморегулярность крови стерляди в условиях солевого воздействия.

Для изучения функционального состояния ГГНС стерляди в стрессорных условиях была проведена серия модельных экспериментов при воздействии гипертонических растворов воды ионного состава Каспия трех концентраций: 15, 22 и 32 промилле.

4.1. Воздействия на рыб растворов искусственной морской воды 32 и 22 промильной концентрации показали, что их НГ на всем протяжении острых опытов с летальным исходом через 80 минут (в 32 промильном растворе) и 5 часов 30 минут (в 22 промильном растворе) характеризовался чрезвычайной гиперемией. У рыб из первого опыта (32 промилле) максимум колебаний содержания НС-вещества по средним значениям временных отрезков фиксации в дистальных отделах корней на всем протяжении опыта составил 0,25 балла (от 4,06 до 3,81) при среднем значении в контроле 3,7 балла.

Оsmолярность сыворотки крови в этом опыте по всем временным отрезкам фиксации повышалась от 315 мосМ в начале его до 395 мосМ в конце. Во втором опыте (22 промилле) максимум колебаний содержания НС-вещества значительно больше — 1,5 балла²(от 4,8 до 3,4 балла) при равном с предыдущим значением в контроле. Здесь на временном отрезке от 1 до 3-х часов отмечена некоторая стабилизация содержания НС-вещества в НГ подопытных рыб. Как и в первом опыте, наблюдалось повышение осмолярности сыворотки крови от начала опыта к его концу с 265 мосМ до 295 мосМ, при имевшейся тенденции стабилизации показателя в период от 1 до 3-х часов. В поведении рыб из этих опытов наблюдались характерные картины, сопутствующие гибели рыб под воздействием сильных токсинов (Лукьяненко, 1967; Матей, 1975). Состояние контрольных рыб оставалось удовлетворительным. Осмолярность крови их по средним значениям составила 191 мосМ.

4. 2. При длительном воздействии 15 промильного раствора морской воды на стерлядь наблюдалась трехфазная реакция ГГНС. Однако, в отличие от результатов ранее проведенных экспериментов с хроническим воздействием различных факторов на рыб (Schiebler u. Hartmann, 1963; Поленов, 1968; Гарлов, 1970; Поленов и др., 1974), обнаружилось, что в первой фазе нашего опыта (от 1 до 3-х часов) НГ стерляди характеризовался значительным подъемом содержания НС-вещества в его корнях и обильной гиперемией. В этой фазе наблюдался и максимальный для данного опыта подъем осмолярности сыворотки крови подопытных рыб до 337 мосМ. Во второй фазе (от 6 до 12 часов) отмечалось резкое снижение содержания НС-вещества в корнях НГ, что косвенно свидетельствует о массированном выбросе нейрогормонов в общий кровоток. Одновременно с этим снижалась осмолярность сыворотки крови. И в третьей фазе (от 24 до 96 часов) наблюдалось восстановление количества НС-вещества в НГ. К концу опыта (4-е сутки) содержание секрета значительно превышало таковое у контрольных рыб. Характер изменений НГ в последние две фазы нашего эксперимента совпадает с данными вышеуказанных исследований. Осмолярность сыворотки крови стерляди в этой фазе остается близкой к таковой в предыдущей и в конце опыта приближается к контрольному значению. По-

допытные рыбы чувствовали себя вполне удовлетворительно и по характеру поведенческих реакций ничем не отличались от контрольных.

Таким образом, характер изменений НГ и осмолярности сыворотки крови, а также общее состояние и поведение рыб позволяют говорить об угнетении выброса висцеротропных, адаптивных нейрогормонов из ГГНС при сверхсильных осмотических нагрузках, как это отмечено в исследованиях на костистых: у горбуши перед гибеллю после нереста (Гарлов, 1974), у сельди при сильном эмоциональном стрессе (Герасимов и др., 1976) и у карпа при резкой смене температуры воды (Корниенко и др., 1976). Изменения в НГ, наблюдавшиеся в условиях хронического опыта соответствуют общепринятым представлениям об участии ГГНС как в регуляции водно-солевого баланса, так и в целом, в реализации защитно-приспособительных реакций.

5. Состояние пептидергической гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы и гонад стерляди в условиях резервации и заводского воспроизводства.

5.1. В НГ интактных особей стерляди, содержавшихся в бассейнах с нерегулируемым температурным режимом с октября 1973 г. до 3-й декады марта 1974 г. при температурах воды 0,6—1°C, наблюдалось большое количество интенсивно окрашенного НС-вещества. Расположение клеток эпендимы гипофизарных бухт было плотным, капилляры — чрезвычайно узкими. Содержание НС-вещества в корнях НГ этих рыб было даже несколько выше, чем у «зимних» рыб в природе (4,8 балла против 4,5). Все это свидетельствует об отсутствии или очень незначительном поступлении нейрогормонов в общий кровоток.

В отличие от предыдущей, вторая группа интактных рыб, находившаяся в условиях резервации более продолжительное время с октября 1973 г. по 3-ю декаду мая 1974 г., когда температура воды повысилась до уровня верхнего порога нерестового диапазона для стерляди, характеризовалась значительным опустошением корней НГ (2,8 балла), обильной гиперемией органа и несколько рыхлым расположением клеток эпендимы гипофизарных бухт. Однако НС-клетки преоптического ядра и их отростки в пределах преоптико-гипофизарного тракта у этих рыб содержали весьма значительное количество

НС-вещества. Все эти признаки позволяют считать, что у рыб этой группы активны и синтез НС-вещества в перикарионах НС-клеток, и транспорт его по аксонам в НГ, и выведение нейрогормонов в общий кровоток.

В осенний период ГГНС интактных особей стерляди, находившихся в резервации на протяжении месяца малоактивна, о чем свидетельствует значительное количество НС-вещества (3,8 балла) в слабо гиперемированном НГ.

Таким образом, характер изменений функционального состояния ГГНС интактных рыб, находившихся в условиях резервации, равнонаправлен с таковым в природных условиях с большей однако, флюктуацией содержания НС-вещества в корнях НГ в изученные сезоны года (зима, весна, осень).

5.2. Функциональное состояние ГГНС стерляди, подвергавшейся гипофизарным инъекциям на рыбоводном заводе, резко отличается от такового, как рыб из природных условий, так и интактных особей, содержавшихся в тех же условиях резервации. Так группа рыб, подвергавшихся гипофизарным инъекциям в 1-ой декаде мая (при подъеме температуры воды до нижнего порога нерестовых для стерляди — 11—12°C) при среднем показателе содержания НС-вещества в НГ — 3,3 балла, отличалась большим индивидуальным разбросом показателя содержания секрета (1,6 балла). Последнее, вероятно, объясняется различиями в степени подготовленности производителей к нересту и значительной разницей сроков вскрытия этих особей после дозревания половых продуктов. В целом вся группа характеризовалась довольно низким содержанием НС-вещества в сильно гиперемированном НГ, что свидетельствует о значительном выведении нейрогормонов в общий кровоток. НС-клетки преоптического ядра этой группы рыб также находились в состоянии активного функционирования, особенно у рыб V стадии зрелости, у которых многие НС-клетки были лишены НС-вещества, т. е. находились в состоянии гиперсекреции (Поленов, 1968). От этой группы рыб были получены положительные рыбоводные результаты (средний процент оплодотворения икры — 11).

Вторая группа рыб, подвергавшихся гипофизарным инъекциям, так же как и предыдущая, находилась в резервации с октября 1973 г., но уже до 3-ей декады мая 1974 г. Эта групп-

па рыб отличалась от первой, подвергавшейся гипофизарным инъекциям, и всех интактных наиболее низким содержанием НС-вещества в сильно гиперемированном НГ (у отдельных особей до 1,1 балла, а в среднем по группе — 2,25 балла), очень рыхлым расположением клеток эпендимы гипофизарных бухт и обилием «остаточных» тел Герринга. Сходное состояние НГ было описано у самок русского осетра вскоре после нереста в природе (Поленов и др., 1973; Корякина, 1974; Polenov et al., 1976). У стерляди в природных условиях столь значительного истощения НС-вещества в НГ мы не наблюдали ни у самок, ни у самцов, даже в посленерестовый период, когда отличия в функциональном состоянии проявляются особенно ярко. Сходная картина функционального состояния НГ наблюдалась у рыб во второй фазе хронического опыта по солевому воздействию, поэтому мы склонны считать, что в данном случае имело место не только стрессорное, но, возможно, уже и патологическое состояние организма. Эти соображения подкрепляются фактами патологических изменений, наблюдавшимися в гонадах особей данной группы (набухание оболочек ооцитов и их вакуолизация, проникновение пигментного слоя вглубь желтка ооцитов, разрыв оболочек части ооцитов и др.). НС-клетки преоптического ядра рыб этой группы крупные, в них содержалось несколько большее количество НС-вещества по сравнению с предыдущей группой рыб, подвергавшихся гипофизарным инъекциям в 1-ой декаде мая. Положительных рыболовных результатов от рыб этой группы получено не было.

Третья группа рыб подвергалась гипофизарным инъекциям также, как и предыдущая в 3-й декаде мая, но отловлены эти особи были весной и находились в условиях резервации всего лишь 3 недели. Функциональное состояние ГГНС этих рыб было ближе всего к таковому у особей, работа с которыми по получению зрелых половых продуктов велась в 1-ой декаде мая. При этом необходимо отметить, что именно от рыб этой группы было получено 80 процентов оплодотворенной икры.

В целом, исследование функционального состояния ГГНС стерляди, подвергавшейся гипофизарным инъекциям, показало, что у рыб в НГ и преоптическом ядре при этом наблюдается большая активация секреторных элементов, чем у особей в естественных условиях.

Известно, что в природных условиях, в преднерестовый период и в момент нереста резко активизируется гонадотропная функция гипофиза (Баранникова, 1975; Псленов, 1975). При этом, как показано, экспериментально, гонадотропные гормоны у рыб действуют на фолликулярные клетки, которые вырабатывают в свою очередь половые гормоны, обеспечивающие созревание и овуляцию (Гончаров, 1969; Травкина, 1974). Таким образом, чем выше степень зрелости ооцитов, тем, естественно, большее количество половых гормонов циркулирует в общем кровотоке. Наряду с этим имеются экспериментальные данные, показывающие способность половых стероидов, в частности эстрогенов, блокировать синтез гонадотропных гормонов в гипофизе рыб (Sandraraj a. Goswami, 1968). Эти данные подтверждают возможность тормозящего влияния со стороны половых желез на гонадотропные клетки гипофиза, а, возможно, и на секреторную функцию преоптического ядра рыб. Сопоставление этих данных с отрицательными рыбоводными результатами при длительном содержании производителей стерляди на рыбоводном заводе в условиях повышенных температур нерестового диапазона позволяет предположить, что в этих условиях у таких рыб, видимо, вначале резко возрастает содержание гонадотропных, а затем и половых гормонов, в результате чего нарушается гормональный баланс в организме. При этом естественный нерест ввиду отсутствия необходимых экологических условий произойти не может. Разумеется, что при данном состоянии организма рыб, введение дополнительных доз комплекса гормонов и нейрогормонов, заключенных в ацетонированном препарате гипофиза не только не приносит пользы, но наоборот усугубляет стрессорное состояние и ускоряет процесс резорбции ооцитов. Вышеупомянутые нарушений гормонального баланса не наблюдается при «выведении» ГГНС из состояния «зимнего покоя» до уровня умеренной активности в процессе искусственного повышения температур и последующей гипофизарной инъекции, как это отмечено в работе на русском осетре (Казанский и др., 1976) или при кратковременной резервации производителей стерляди весенней заготовки в нашем исследовании.

ВЫВОДЫ

1. Светооптически исследовано ранее не изученное строение пептидергической ГГНС у половозрелой стерляди. Показа-

зано большое сходство ее структуры с таковой у осетровых, в особенности у осетра. Однако, у стерляди в дистальных отделах корней НГ чаще встречаются значительные скопления гигантских расширений НС-волокон — тел Геринга, в то время, как у осетра и севрюги они расположены преимущественно в проксимальных отделах.

2. Изучение возрастных изменений в строении НГ стерляди показало, что с увеличением возраста и размеров рыб наблюдается: а) — увеличение поверхности активной, секреторной контактной зоны НС-терминалей с капиллярами и промежуточной долей гипофиза; б) — увеличение частоты встречаемости (наличия) тел Геринга в НГ рыб находится в прямой зависимости с возрастом. Таким образом, тела Геринга в НГ могут служить своеобразным показателем возрастных изменений ГГНС.

3. Функциональное состояние ГГНС стерляди существенно изменяется на протяжении года: а) — в период гидрологической зимы в ГГНС стерляди содержится максимальное количество НС-вещества, клетки эпендимы гипофизарных бухт расположены плотно, капилляры спавшиеся — все это свидетельствует о «спокойном» состоянии ГГНС; б) — в весенне-летний период в ГГНС содержится минимум НС-вещества и все ее отделы значительно гиперемированы, а клетки эпендимы гипофизарных бухт расположены рыхло — эти данные косвенно свидетельствуют об активном состоянии ГГНС в целом, а также об интенсивном выведении из НГ содержащихся в НС-веществе пептидных висцеротропных нейрогормонов в общий кровоток; в) — в поздний осенний период в ГГНС наблюдается большое количество НС-вещества, не достигающее, однако, его «зимних» значений. В это время года происходит преимущественно синтез НС-вещества в преоптическом ядре и его накопление в НГ. Эти данные позволяют предполагать, что уровень функциональной активности ГГНС стерляди зависит, главным образом, от температурного фактора. Повышение температур активирует выброс нейрогормонов в кровоток.

4. Функциональное состояние ГГНС коррелирует также и с изменениями, происходящими в гонадах, особенно, в преднерестовый, нерестовый и посленерестовый периоды: а) — у всех рыб II, III, IV стадий зрелости статистически достовер-

ных отличий содержания НС-вещества в корнях НГ установлено не было. Имеется лишь тенденция к накоплению его в корнях НГ самцов от II к V стадии зрелости и, напротив — к снижению от II к V стадии у самок; б) — содержание НС-вещества в НГ как у самцов, так и у самок достоверно минимально вскоре после нереста, т. е. у особей VI и максимально у особей VI—II стадий зрелости; в) — наиболее яркие морфологические изменения в ГГНС в смысле ее активации отмечены у самцов и самок VI стадии зрелости, когда из НГ в общий кровоток выбрасывается очень много висцеротропных нейрогормонов. Отмеченные во всех пунктах данные позволяют предположить вовлечение ГГНС в регуляцию функций воспроизводительной системы.

5. Исследование состояния ГГНС стерляди и динамики показателя осмолярности сыворотки крови при выдерживании ее в искусственной морской воде показали: а) — в случае кратковременных сверхсильных осмотических нагрузок (32 и 22 промилле), наблюдаются необратимые патологические изменения в функциональном состоянии ГГНС, выражаются в накоплении больших масс НС-вещества в чрезвычайно-гиперемированном НГ, и непрерывное повышение осмолярности крови; б) — в случае преодолимых осмотических нагрузок (15 промилле) наблюдается корреляция изменений состояния ГГНС и осмолярности крови, носящая трехфазный характер. В первую фазу (от 1 до 3 часов) происходит значительный подъем содержания НС-вещества в НГ и показателя осмолярности крови. Во второй фазе (с 6 до 12 часов) наблюдается резкое падение содержания НС-вещества в НГ и падение осмолярности крови. В третью фазу (с 24 до 96 часов) количество НС-вещества плавно возрастает, превосходя уровень его у контрольных животных, а осмолярность крови нормализуется. Эти данные позволяют предположить, что во вторую фазу хронического опыта из НГ выбрасываются значительные количества нейрогормонов в общий кровоток, что и приводит к нормализации осмолярности крови и состояния организма в целом.

6. Уровень функциональной активности ГГНС стерляди в условиях резервации на рыбоводном заводе тесно связан с сезонами года так же, как и в природных условиях и, в большой степени, зависит от температурного фактора. Подъем

температуры воды активирует функцию ГГНС. Однако, в этих условиях колебания содержания НС-вещества в НГ и изменения других морфологических показателей более значительны.

7. При оптимальных и высоких температурах нерестового диапазона стерляди, функциональное состояние ГГНС и общее состояние рыб, подвергавшихся гипофизарным инъекциям, резко отличается от такового интактных. ГГНС, особенно НГ, у этих рыб находились в весьма активном функциональном состоянии. Степень активности ГГНС возрастает с увеличением времени резервации рыб при повышенных температурах воды.

8. Моррофункциональные изменения НГ и гонад рыб, заготовленных осенью и подвергавшихся гипофизарным инъекциям в третьей декаде мая, свидетельствуют о том, что эти особи находились в стрессорном или даже патологическом состоянии.

9. Установлено среднегодовое процентное соотношение рыб половозрелой части популяции нижневолжской стерляди по стадиям зрелости гонад. На основе этого дана схема годичного полового цикла половозрелой стерляди по стадиям зрелости гонад. Из этих данных следует, что наибольшее число производителей, пригодных для использования в рыбоводных целях, вылавливается в весенний период.

РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Основной объем работ по заготовке производителей стерляди для рыбоводных целей необходимо перенести на весеннее время с 3-й декады марта по 3-ю декаду апреля.

2. Резервацию части производителей стерляди, заготовленных осенью необходимо проводить в бассейнах цеха Б. Н. Казанского с последующим плавным выведением в диапазон нерестовых температур перед получением зрелых половых продуктов от них.

3. Во избежание производственных потерь вследствие патологических изменений в гонадах самок сократить сроки прединъекционного выдерживания производителей до минимума.

Работы, опубликованные по теме диссертации:

1. Некоторые возрастные изменения в структуре нейрогипофиза стерляди. Тез. молод. ученых морфол. г. Ленинграда; 1975: 84—85.
2. Предварительные данные по функциональному состоянию нейрогипофиза стерляди в условиях заводского воспроизведения. Тез. отчетн. сессии ЦНИОРХ по результат. работ в 9-ой пятилетке (1971—1975 г.г.). Гурьев, 1976: 105—107. (Совместно с А. Л. Поленовым, В. З. Трусовым и Л. Ф. Львовым).
3. Об осмотическом давлении крови стерляди в условиях острого и хронического воздействия гипертонических растворов морской воды. Тез. отчетн. сессии ЦНИОРХ по результат. работ в 9-ой пятилетке (1971—1975 г.г.). Гурьев, 1976: 104—105. (Совместно с Г. Ф. Металловым).
4. Предварительные данные о функциональном состоянии нейрогипофиза стерляди в условиях рыбоводного завода. В кн.: «Биологические основы селекции рыб». Изв. ГосНИОРХ, т. 107; 1976: 135—139.
5. Влияние температурного фактора на функциональное состояние нейрогипофиза и гонад стерляди в условиях заводского воспроизводства. Тез. докл. III Всесоюзн. конф. по экологической физиологии рыб. Киев, 1976: 155—157. (Совместно с А. Л. Поленовым и В. З. Трусовым).
сторляди (*Acipenser ruthenus* L.). Ж. «Онтогенез» т. 8,
6. О некоторых возрастных изменениях в структуре нейрогипофиза стерляди. В сб.: «Рыбохозяйственные исследования КаспНИРХа в 1974 г.». Астрахань, 1976: 100—101.
7. О возрастных изменениях в структуре нейрогипофиза № 1. М. 1977: 34—37.
8. Сезонные изменения функционального состояния нейрогипофиза и гонад стерляди в условиях заводского ее воспроизводства. Сб.: «Рыбохозяйственные исследования внутренних водоемов». ГосНИОРХ, Л. № 20, 1977: 9—12.
9. Effects of different salinities on the neurohypophysis and blood osmolarity in *Acipenser ruthenus* L. Proceeding of the VII International Symposium on neurosecretion. USSR. Leningrad, 1976:14.

2/12