

УДК 597—114:597.442

**ГОНАДОТРОПНЫЕ И ПОЛОВЫЕ ГОРМОНЫ
И ИХ РОЛЬ В РЕГУЛЯЦИИ ФУНКЦИИ
ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ
У ПОЙКИЛОТЕРМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ**

И. А. БАРАННИКОВА

В регуляции функции воспроизводительной системы у холоднокровных позвоночных принимают участие различные компоненты нейроэндокринной и эндокринной систем. У этих животных существуют своеобразные черты как в строении и функциях этих систем, так и во взаимодействии различных гормональных звеньев регуляции воспроизводительной системы сравнительно с высшими позвоночными. Эти вопросы отчасти рассмотрены в ряде статей настоящего сборника (Баранникова, Поленов) и поэтому не будут в полном объеме освещены в настоящей статье.

Основное внимание будет уделено роли гонадотропных и половых гормонов в регуляции функции воспроизводительной системы и процесса размножения у рыб; краткое рассмотрение тех же вопросов по отношению к древнейшим позвоночным Agnatha и к более высокоорганизованным холоднокровным позвоночным — амфибиям и рептилиям — в сопоставлении с данными по рыбам позволяет обсудить эти вопросы в эволюционном аспекте.

У пойкилотермных позвоночных гонадотропные гормоны гипофиза играют доминирующую роль в регуляции функции гонад. В гонадах низших позвоночных вырабатывается целый ряд половых гормонов (андрогенов и эстрогенов), вступающих в сложные взаимодействия с гонадотропными гормонами и играющие большую роль в осуществлении размножения (Fontaine, 1969; Фонтен, 1972; Ноар, 1965, 1969).

При изучении факторов, регулирующих функцию воспроизводительной системы большинства пойкилотермных позвоночных, большое значение имеет весьма четкая сезонная цикличность функции гонад и гипофиза. На основании изучения половых циклов и сопоставления состояния половых желез с функциональными изменениями в гипофизе в различные периоды получены данные о гонадотропной функции гипофиза рыб, о клетках, вырабатывающих гонадотропный гормон (Гербильский, 1940, 1947; Баранникова, 1949; Pickford, Atz, 1957; Bagg, Hobson, 1964, и др.).

Наряду с этим аспектом исследований в выяснении роли гонадотропных и половых гормонов имело большое значение применение различных экспериментальных методик — удаление гипофиза и гонад в различные моменты жизненного цикла с последующей замещающей терапией. При этом исследовалось влияние гормонов различных позвоночных (от рыб до млекопитающих), что позволяет обсудить вопрос

о филогенетической специфичности гормонов, связанных с осуществлением размножения.

В связи с наличием ряда широко известных сводок по физиологии гипофиза и половых желез у низших позвоночных (Pickford, Atz, 1957; Dodd, 1960; Hoar, 1955, и др.) в нашей работе будет рассмотрен главным образом материал, полученный в последние годы.

ГОНАДОТРОПНЫЕ ГОРМОНЫ

У высших позвоночных в гипофизе вырабатывается два гонадотропных гормона — фолликулостимулирующий (ФСГ), который вызывает рост и созревание овариального фолликула у самок и процесс сперматогенеза у самцов, и лютеинизирующий (ЛГ), который стимулирует секрецию эстрогенов яичника и овуляцию у самок и влияет на интерстициальные клетки семенника, стимулируя синтез андрогенов. Гонадотропная активность присуща также лютеотропному гормону, или пролактину (ЛТГ).

В отношении низших позвоночных в настоящее время нет точных данных о наличии в их гипофизе двух различных гонадотропных гормонов. Этот вопрос интенсивно исследуется; сведения обобщены в ряде сводок (Pickford, Atz, 1957; Pickford, 1959; Atz, Pickford, 1964; Bern, Nandi, 1964; Barr, 1965; Hoar, 1965, 1966, 1969; Matty, 1966; Dodd, Wiebe, 1968; Ball, Baker, 1969; Sage, Bern, 1971; Турдаков, 1972; Баранникова, 1973; Donaldson, 1973; Schreibman et al., 1973).

Интересные данные получены в результате работ по очистке гонадотропинов рыб, выполненных главным образом на карпе (Buzawa-Geraga, 1971) и на чавыче (Donaldson et al., 1972; Donaldson, 1973).

Выполненные исследования показали, что молекулярный вес гонадотропина карпа и чавычи лежит в пределах 27 000—30 000, однако имеется субъединица с меньшим молекулярным весом. Изучение химической природы гонадотропинов рыб показало, что по аминокислотному составу этот препарат ближе к ФСГ, нежели к ЛГ млекопитающих. Однако химическая характеристика гонадотропинов низших позвоночных к настоящему времени изучена далеко не достаточно; это является одной из насущных задач сравнительной и эволюционной эндокринологии.

Круглоротые. У речной миноги (*Lampetra fluviatilis*) в результате гипофизэктомии наблюдалась задержка в развитии яичника и семенника. У самцов наблюдалась задержка сперматогенеза, но этот процесс все же продолжался, если к моменту удаления гипофиза произошло уже несколько делений сперматогоний. У самок миног после гипофизэктомии не происходит атрезии яйцевых фолликулов, что имеет место у всех других позвоночных (Dodd, 1960). При удалении про- и мезо-аденогипофиза (гомолог *pars distalis*) у миноги продолжался вителлогенез, но не наступала овуляция в том случае, если операция осуществлялась осенью или зимой (Larsen, 1965, 1969a, b). В тех случаях, когда гипофизэктомия выполнялась после начала развития фолликулярных клеток (весной), овоциты продолжали развиваться и происходила овуляция у части миног. У самцов также происходит спермация в том случае, если гипофиз был удален весной (Larsen, 1973).

Следовательно, у круглоротых возможно продолжение гаметогенеза при отсутствии гонадотропных гормонов гипофиза, что отличает эту группу от других позвоночных, у которых удаление гипофиза делает невозможным осуществление мейоза и превращение сперматогоний в сперматоциты (у самцов) (Evennett, Dodd, 1963; Dodd, Wiebe, 1968). Это указывает на значительную автономность развития половых клеток от гормонов гипофиза у этой древнейшей группы позвоночных (Agnatha).

Показано, что гипофизы миноги стимулируют развитие гонад у жи-

вотных того же вида (Lanzing, 1959; Evennett, Dodd, 1963), интактные миноги положительно реагируют на введение гипофиза карпа (Лебкова, 1956) и на гонадотропные гормоны млекопитающих (Dodd, 1960; Evennett, Dodd, 1963). У гипофизэктомированных миног не появлялись вторичные половые признаки, развитие которых контролируется половыми стероидами. Это свидетельствует о наличии в гонадах миног эндокринной ткани, находящейся под контролем гипофиза (Pickford, Atz, 1957; Dodd, 1960; Larsen, 1973).

Таким образом, у представителей древнейших позвоночных Agnatha гонадотропный гормон гипофиза и стероиды участвуют в регуляции функции воспроизводительной системы. Однако во взаимосвязях гипофиза и гонад у миног существует большое своеобразие. Это единственные позвоночные, у которых обнаружена значительная автономность развития и созревания половых клеток от влияния гонадотропинов гипофиза и, следовательно, отсутствует (во всяком случае, в определенных периоды) четкая обратная связь между гипофизом и гонадами. В связи с этим следует отметить, что у миноги может произойти овуляция при аутопересадке гипофиза вне связи с мозгом (Larsen, 1973), что свидетельствует об отличиях гипоталамической регуляции функции этой железы у круглоротых сравнительно с другими позвоночными.

Эласмобранхии. Весьма демонстративны опыты с гипофизэктомией селажий (Dodd, 1955, 1960; Pickford, Atz, 1957 — сводные данные по более ранним работам).

Гипофиз у этих рыб имеет четко выраженные доли, причем возможно их отдельное удаление с прослеживанием эффекта на гонадах. При удалении одной из частей — вентральной доли гипофиза — у акулы *Scyliorhinus caniculus* наблюдалось прекращение процесса вителлогенеза в овоцитах и атрезия яйцевых фолликулов. Удаление всего гипофиза приводит к сходным результатам (Hisaw, 1959; Chieffi, 1962).

В семенниках отсутствие гонадотропинов делает невозможным осуществление делений сперматогоний и превращение сперматогоний в сперматоциты, все более поздние фазы развития мужских половых клеток подвергаются дегенерации. Это было продемонстрировано на нескольких видах акул (Dodd et al., 1960; Simpson, Wardle, 1967).

Таким образом, на эласмобранхиях убедительно показано, что определённые фазы гаметогенеза регулируются гонадотропином гипофиза (Dodd, Wiebe, 1968). Предполагается, что гипофиз эласмобранхий, как и у высших позвоночных, регулирует стероидопродуцирующую эндокринную ткань гонад. Гонадотропная активность гипофиза меняется на протяжении репродуктивного цикла (Dodd, 1972).

Полученные данные убедительно доказывают, что клетки, вырабатывающие гонадотропин у эласмобранхий, локализованы в вентральной доле. Однако подробной идентификации гонадотропных элементов гипофиза у этих рыб не было выполнено (Ball, Backer, 1969).

Биохимически гонадотропины эласмобранхий не изучены; предполагается наличие гонадотропинов, подобных ФСГ и ЛГ, на основании использования обычных тестов на крысах (Witschi, 1955).

Костные рыбы. На основании метода экологической гистофизиологии (Гербильский, 1947; 1956, 1960) и путем экспериментального анализа в гипофизе рыб были описаны базофильные (цианофильные) клетки, вырабатывающие гонадотропный гормон. Наиболее подробно и разносторонне изучена гистофизиология гипофиза костистых, в меньшей степени исследованы хрящевые ганоиды и в особенности костные ганоиды (Гербильский, 1940, 1947; Pickford, Atz, 1957; Баранникова, 1949, 1969; Мойсеева, 1969, 1970, 1971; Barr, Hobson, 1964, и др.). Наибольшее количество гормона, вызывающего овуляцию, выход спермы из ампул в выводные протоки семенника и переход организма

рыбы в нерестное состояние, содержится в гипофизах рыб незадолго до нереста. Эти данные легли в основу разработки метода гипофизарных инъекций, широко применяемого в рыбоводстве (Гербильский, 1941, 1947).

В настоящее время центральной проблемой в изучении гонадотропной функции гипофиза является решение вопроса о количестве гонадотропных гормонов в этой железе у рыб. В его решении наряду с экспериментальным подходом большое значение имеет изучение цитофизиологии гипофиза. У ряда видов рыб с помощью гистохимических и электронно-микроскопических методов удалось выявить лишь один тип гонадотропных клеток (*Gasterosteus aculeatus*, Follenius, 1968; Leatherland, 1970; *Cumatogaster aggregata*, Leatherland, 1969, и др.). Однако значительно более многочисленны данные о наличии двух типов гонадотропных клеток, различающихся по форме, размерам, характеру секреторных включений, по степени функциональной активности на разных этапах гаметогенеза. Сводка данных по этим вопросам содержится в ряде обзорных работ (Ball, Baker, 1969; Hoar, 1969; Sage, Berg, 1971; Schreibman et al., 1973; Donaldson, 1973).

Большой интерес представляют результаты изучения ультраструктуры гипофиза нерки в период созревания половых желез. В ряде работ, выполненных с помощью световой микроскопии, в дистальной доле гипофиза этого вида удалось выявить только один тип гонадотропной клетки (van Overbeeke, McBride, 1967). Изучение с применением электронной микроскопии показало наличие двух типов гонадотропных клеток: один из них содержит более мелкие электронноплотные гранулы, другой — более крупные и менее плотные шары. Эти разные типы клеток различаются также по периодам максимальной активности в течение полового цикла (Cook, van Overbeeke, 1972). Однако данные о наличии в гипофизе ряда видов костистых двух типов гонадотропных элементов еще не доказывают наличия у этих рыб двух гонадотропных гормонов.

Применение иммунохимических методов позволило выявить в гипофизе нерки и карпа клетки, реагирующие с антисывороткой на ЛГ, которые, следовательно, являются гонадотропными элементами (McKeown, van Overbeeke, 1971; Billard et al., 1971).

С применением метода иммунодиффузии показаны изменения антигенного состава ацетонированного гипофиза бычка-кругляка на разных этапах полового цикла; выявлены и количественно оценены антигенные факторы, связанные с гонадотропной функцией гипофиза этого вида. При рассмотрении антигенного фактора, связанного с гонадотропной функцией гипофиза, отмечена неоднородность соответствующего преципитата: он в большинстве случаев раздвоен; это интересно в связи с вопросом о количестве гонадотропинов в гипофизе бычка-кругляка (Апекин, Моисеева, 1973).

В выяснении количества гонадотропных гормонов и сферы их влияния у рыб большое значение имели опыты с гипофизэктомией и последующей замещающей терапией как препаратами гипофиза рыб, так и гонадотропинами высших позвоночных.

Гипофизэктомия была выполнена более чем на 20 видах костистых рыб (Pickford, Atz, 1957 — ссылки на ранние работы в этом направлении; Barr, 1963a, b; Yamazaki, 1965; Ahsan, 1966; Liley, 1969; Pandey, 1969; Hoar, 1969, и др.) и на хрящевых ганоидах (осетровые) (Зубова, 1969). В семенниках рыб с удаленным гипофизом ни в одном случае не наблюдалось превращения сперматогоний в сперматоциты. У *Coeliscus plumbeus* снижалась митотическая активность сперматогоний. У этого вида сперматогенез возобновлялся при введении гипофиза лосося или ЛГ млекопитающих, тогда как ФСГ оказывался неэффективным (Ahsan, 1966). Сходные результаты получены на *Fundulus*

heteroclitus (Lofts et al., 1966). Введение ЛГ в комбинации с соматотропным гормоном стимулировало митозы сперматогоний и дальнейший ход сперматогенеза. Представляет интерес тот факт, что основной эффект введения ЛГ гипофизэктомированным самцам этого вида состоял в стимуляции интерстициальных клеток; усиливалась активность β -гидроксистероид дегидрогеназы (β HSD), что свидетельствует об усилении синтеза стероидов. В результате наблюдалось образование сперматозоидов и спермиация у гипофизэктомированных особей (при достаточно высокой температуре) (Pickford et al., 1972). У золотой рыбки спермиация происходит в результате влияния гонадотропина на синтез стероидов (Yamazaki, Donaldson, 1969).

В результате гипофизэктомии, выполненной на гуппии, показано, что после этой операции происходят регрессивные изменения в клетках Сертоли и в интерстициальной ткани гонад (Pandey, 1969). Нарушившееся в результате гипофизэктомии нерестовое поведение самки *Poecilia* можно восстановить введением гипофиза лосося благодаря влиянию гонадотропина на стероидогенную ткань гонад (Liley, Donaldson, 1969). Приведенные данные подтверждают контроль стероидогенной ткани гонад гонадотропином гипофиза.

Таким образом, стимулирующее влияние гонадотропина гипофиза на продукцию стероидов в половых железах весьма велико; половые гормоны в свою очередь определяют развитие вторичных половых признаков, а также приводят к осуществлению определенных фаз развития и созревания половых клеток.

У гипофизэктомированных самок рыб остаются неповрежденными овоциты протоплазматического роста, хотя митотическое деление овогоний прекращается (Yamazaki, 1965). Овогонияльные митозы можно восстановить, вводя гипофизы рыб. Во всех случаях после гипофизэктомии наблюдаются подавление вителлогенеза и атрофия овоцитов, содержащих желток. ЛГ несколько стимулирует рост овоцитов колюшки (Ahsan, Noag, 1963). Однако не у всех рыб удалось получить подобный эффект; введение гонадотропинов млекопитающих не стимулировало образование желтка у гипофизэктомированной золотой рыбки (Yamazaki, 1965).

В настоящее время на ряде видов рыб выполнены исследования с применением металибура — вещества, блокирующего синтез гонадотропинов в гипофизе, но не оказывающего влияния на нейросекрецию гипоталамуса. На *Cymatogaster aggregata*, *Carassius auratus*, *Gastrogosteus aculeatus* показано, что введение этого препарата приводит к подавлению митозов сперматогоний, прекращению вителлогенеза и сперматогенеза, снижению стероидогенеза. При введении гипофиза карпа и ЛГ млекопитающих возобновлялся сперматогенез и появлялась секреторная активность интерстициальных клеток; ФСГ и в этом случае не оказывал эффекта (Wiebe, 1968). Отсутствие эффекта от введения ФСГ установлено также для гипофизэктомированного сомика (Sundararaj, Nayyar, 1967). При воздействии металибуром на молодь гуппии в семенниках наблюдаются только сперматогонии (Pandey, 1970; Latherland, 1970).

У тилипии при том же воздействии не наблюдалось превращения сперматогоний в сперматоциты и выделения спермы; уменьшались число и размеры интерстициальных клеток и снижалось количество тестостерона в семенниках. У самок подвергались атрезии все овоциты, содержащие желток. Введение гипофизов теляпии самцам и самкам снимало подавляющий эффект металибура. У самцов хориогонин также снимал подавляющее действие металибура, однако на самках он не давал эффекта, в то время как ФСГ приводил к восстановлению нормальной функции яичников. Эти данные привели авторов к предположению, что в гипофизе тилипии вырабатываются два гонадотропных гормона

или один гонадотропин с двумя различными субъединицами (Hyder, 1972). У *Tilapia mossambica* и *T. aurea* добавление в пищу металлбурга кроме действия на половые клетки привело к исчезновению вторичных половых признаков и нерестового поведения. В мезоаденогипофизе этих рыб наблюдалось уменьшение числа базофильных клеток и интенсивности их окраски (Dadzie, 1972).

Следовательно, у самцов рыб гонадотропный гормон стимулирует митозы сперматогоний и необходим при переходе от сперматогоний к сперматоцитам, у самок гонадотропин гипофиза необходим для осуществления митозов овогоний, вителлогенеза и дальнейшего созревания яйцеклеток. Хорошо доказано стимулирующее влияние гонадотропного гормона на стероидогенез в половых железах самцов и самок. Сходная зависимость была установлена и у элазмобранхий (см. выше).

Весьма интересны данные о роли ЛГ в возобновлении сперматогенеза у рыб с удаленным гипофизом. Известно, что у млекопитающих ФСГ регулируют сперматогенную активность герминативного эпителия, тогда как ЛГ стимулирует секреторную активность интерстициальной ткани. У рыб, как ясно из приведенных данных, ФСГ не оказывает стимулирующего действия на семенник гипофизэктомированных особей, в то время как ЛГ млекопитающих восстанавливает ход сперматогенеза и активирует интерстициальную ткань.

Введение препарата гипофиза рыб интактным особям с различным состоянием половых желез позволило выявить моменты гаметогенеза, когда наиболее четко прослеживается эффект действия гонадотропного гормона. При воздействии ацетонированными гипофизами сазана (от особей с гонадами в IV стадии зрелости) на ерша (*Acerina cernua* L.) было получено усиление митозов овогоний (Травкина, 1971), а также усиление вителлогенеза и увеличение высоты фолликулярных клеток у сига (*Coregonus lavaretus pidschian* Gmelin) и ерша (Сакун, 1970; Травкина, 1972). Воздействуя малыми дозами того же препарата, удалось получить вступление овоцитов протоплазматического роста в вителлогенез у ерша (Травкина, 1972). Аналогичный эффект и усиление вителлогенеза были получены на тилляпии (*Tilapia mossambica* Peters) при введении ацетонированных гипофизов горбуши с половыми железами в IV и V стадиях зрелости и гипофизов самок тилляпии (Чистова, 1971, 1973).

При введении того же гормонального препарата, который был использован в ряде предыдущих опытов для стимуляции процесса вителлогенеза, у самок и самцов рыб с половыми железами в IV стадии зрелости можно получить мейоз и овуляцию, на чем основан метод гипофизарных инъекций. Все эти эффекты — митозы овогоний, вступление овоцитов протоплазматического роста в трофоплазматический рост и усиление процесса вителлогенеза, а также мейоз и овуляция были получены при введении интактным особям ацетонированных гипофизов от рыб (сазан, горбуша) с половыми железами в IV стадии зрелости.

Длительное введение незрелым самцам горбуши частично очищенного гонадотропина чавычи (от рыб, близких к зрелости) стимулировало митозы сперматогоний и ускоряло процесс сперматогенеза. Одновременно происходила активизация интерстициальных клеток, в которых осуществлялся синтез стероидов. В результате этих воздействий удалось получить зрелую сперму у самцов за год до их созревания при обычных условиях (Funk, Donaldson, 1972). В связи с тем что в этих опытах гонадотропин лосося стимулировал все фазы развития половых клеток от деления сперматогоний до созревания, предполагается, что у этих рыб имеется только один гонадотропный гормон с широкой сферой действия (Donaldson et al., 1972).

Особенно подробно изучено влияние гонадотропинов на мейоз и овуляцию у рыб (хрящевые ганоиды, костистые). Изучены морфо-

логия и динамика осуществления мейоза *in vivo* и *in vitro* под влиянием гонадотропных гормонов гипофиза (Казанский, 1954; Детлаф, 1960, 1966; Беляева, Черфас, 1965). В настоящее время четко показано, что гонадотропный гормон действует на клетки фолликулярного эпителия (осетровые), в результате чего в этих клетках вырабатывается прогестероноподобное вещество, вызывающее созревание яйцеклеток (Детлаф и др., 1968).

Для рассмотрения вопроса о наличии в гипофизе рыб одного или двух гонадотропных гормонов большой интерес представляет испытание действия различных гонадотропинов млекопитающих (ФСГ, ЛГ, хориогонин) на половые железы рыб. Эти данные интересны также в связи с вопросом о филогенетической специфичности гонадотропных гормонов, которые стчасти уже были рассмотрены (Pickford, Atz, 1957; Barr, 1968; Баранникова, 1969; Баранникова и др., наст. сборник).

При попытках использования гонадотропинов млекопитающих для вызывания овуляции у рыб не было получено положительного эффекта при введении ФСГ. Исключением является работа Рамасвами и Лакшман (1958). Однако нет уверенности, что примененный ими препарат ФСГ был достаточно чистым. ЛГ дает положительные результаты на ряде видов рыб (Ramaswami, Lakshman, 1958; Ball, 1960; Dodd, 1960; Ramaswami, Hoar, 1966). Действие вводимого ЛГ на рыб довольно широко и не исчерпывается обычными эффектами этого гормона на млекопитающих; эти данные были отчасти рассмотрены выше. Применение хорионического гонадотропина также вызывает овуляцию ряда видов рыб, хотя положительный результат получен далеко не на всех изученных рыбах (Ramaswami, Sundararaj, 1957; Sneed, Clemens, 1959; Гербильский, 1964; Баранникова и др., 1969 и наст. сборник).

Спермиация самцов амфибий, считается специфическим тестом на ЛГ. Использование этого теста подтверждает ЛГ-подобную активность гипофиза рыб и амфибий (Barr, Hobson, 1964; Hoar, 1966, и др.). Но в то же время реакции, вызываемые обычно ФСГ, можно получить, вводя гипофизы рыб.

Тестирование неочищенных (Киршенблат, 1949; Witschi, 1955) и частично очищенных (Otsuka, 1956a, b) гипофизов рыб на млекопитающих привело к установлению наличия двух гонадотропных гормонов. Однако возможность применения тест-объектов млекопитающих для определения количества гонадотропинов в гипофизе рыб вызывает сомнения (Woodhead, 1961; Burzawa-Gérard, Fontaine, 1965).

Широкое испытание на разных видах рыб (у интактных особей и после гипофизэктомии) очищенных гонадотропинов карпа и чавычи (Burzawa-Gérard, Fontaine, 1965; Donaldson, Yamazaki, 1968; Burzawa-Gérard, 1971; Donaldson, 1973) показало, что несмотря на то, что эти препараты были приготовлены из гипофизов рыб, близких к зрелости, они обладают весьма широкой сферой действия: например, при введении гонадотропина лосося происходит стимуляция всех фаз развития половых клеток (включая сперматогенез, спермиацию, вителлогенез и овуляцию). Эти данные подтверждают наличие в гипофизе изученных рыб одного гонадотропного гормона с широкой сферой действия. О том же свидетельствуют и приведенные выше данные о возможности стимуляции разных фаз гаметогенеза у интактных особей путем введения гипофизов рыб одинакового состояния. Данные, указывающие на возможность выработки в гипофизе рыб двух гонадотропных гормонов, менее убедительны. Однако для окончательного решения этого вопроса требуются дополнительные исследования, в частности дальнейшее выяснение химической природы гонадотропных гормонов низших позвоночных.

У более высокоорганизованных позвоночных — амфибий — гипофизэктомия также приводит к прекращению вителлогенеза и сперматогенеза.

неза. Доказательства гипофизарного контроля гаметогенной и эндокринной ткани гонад у амфибий получены также в результате введения гонадотропных гормонов. Введение очищенных ФСГ и ЛГ млекопитающих раздельно гипофизэктомированным *Rana temporaria* (Lofts, 1961) и *Rana pipiens* дает различный эффект. ЛГ не дает стимуляции развития сперматогоний и клеток Сертоли, но действует на интерстициальные клетки и вызывает реакцию спермиации. ФСГ не дает этой реакции и не влияет на состояние интерстициальных клеток, но дает стимуляцию сперматогенеза и реакцию клеток Сертоли (Dodd, Wiebe, 1968). Важно отметить, что у рыб ФСГ не оказывал влияния на ход сперматогенеза, а у амфибий такой эффект бесспорен. По-видимому, в этом отношении у амфибий наблюдается сдвиг в сторону высших позвоночных. Эти данные свидетельствуют в пользу наличия в гипофизе амфибий двух гонадотропных гормонов, обладающих различной сферой действия. Это предположение подкрепляется данными гистохимии, согласно которым в дистальной доле гипофиза амфибий обнаружены два типа гонадотропных клеток, функциональная активность которых различна в зависимости от разных экспериментальных воздействий (van Oordt, 1968).

Однако биохимически гонадотропные гормоны амфибий не были характеризованы в достаточной степени и, несмотря на большое количество данных в пользу наличия у амфибий двух гонадотропных гормонов, этот вопрос нельзя считать окончательно решенным.

У рептилий периоды, требующие, безусловно, наличия гонадотропинов для их осуществления, те же, что у рыб и амфибий. В гипофизе рептилий бесспорно обнаружено наличие двух гонадотропных гормонов, различающихся как по химическим, так и по биологическим свойствам. Один гормон обладает активностью, близкой к ЛГ млекопитающих, другой аналогичен ФСГ (Licht, Parkoff, 1974).

ПОЛОВЫЕ ГОРМОНЫ

В осуществлении процесса размножения весьма велика роль половых стероидов. Наиболее общей их функцией является контроль вторичных половых признаков. После гонадэктомии вторичные половые признаки не развиваются; в том случае, если они уже имелись, происходит их регрессия. Стимуляция вторичных половых признаков у кастратов возможна путем применения андрогенов и эстрогенов как синтетических, так и полученных из половых желез. Синтез половых стероидов осуществляется под влиянием гонадотропинов гипофиза (см. выше); андрогены и эстрогены стимулируют развитие и созревание половых клеток.

Остальные эффекты половых стероидов (участие в регуляции овуляции, спермиации, нерестового поведения и т. д.), которые будут рассмотрены ниже, могут зависеть также отчасти и от других гормонов — гонадотропина, гипофиза, пролактина, нейрогипофизарных гормонов.

Данные по половым гормонам суммированы в ряде обзорных работ (Dodd, 1955, 1960; Hoar 1955, 1965; Pickford, Atz, 1957; Ball, 1960; Marschall, 1960; Forbes, 1961; van Oordt, 1963; Barr, 1965, 1968; Nandi, 1961; Lofts, 1968; Hoar, 1969; Liley, 1969; Idler, 1972; Турдаков, 1972; Баранникова, 1973; Киршенблат, 1973, и др.). Библиография по стероидным гормонам у рыб приведена в указателе Берна и Киеффи (Bern, Chieffi, 1968).

Весьма обширна литература по влиянию половых гормонов на дифференцировку пола и на переопределение пола у пойкилотермных позвоночных, что требует специального рассмотрения, но не является целью настоящей работы. Основные общие результаты по этой проблеме

содержатся в ряде работ (Burns, 1961; Forbes, 1961; Yamamoto, 1969; Reinboth, 1970).

У млекопитающих основными стероидами, от которых начинается синтез андрогена и эстрогена, являются прегненолен и прогестерон, происходящие из холестерина. У низших позвоночных существуют близкие пути биосинтеза стероидов. Центральное положение и у низших позвоночных занимает прегненолен. Через некоторые промежуточные ступени холестерин дает начало прогестерону, а он в свою очередь — андрогенам (с тестостероном как главным звеном) (Hoar 1965, 1969; Yamamoto, 1969). Эти обменные цепи филогенетически очень древние; прогестерон, эстриол 17β и другие эстрогены были идентифицированы в яичниках ряда беспозвоночных и универсальны среди позвоночных, хотя и существует их известная специфичность у холоднокровных позвоночных (Hoar, 1965; Barr, 1968). Эстрогеноподобные соединения были обнаружены также у растений (Bickoff, 1963).

Для идентификации и изучения функционального состояния структур, в которых происходит выработка стероидов, применяются разнообразные методы — физиологические, биохимические, гистохимические. Особенно существенные данные получены в результате изучения энзимов, связанных с биосинтезом стероидов (прежде всего 3β -гидроксистероид дегидрогеназы 3β HSD) в половых железах (Hoar, 1969). В семенниках пойкилотермных позвоночных обнаружены интерстициальные клетки (сравнимые с клетками Лейдига высших позвоночных), содержащие липоидные включения и холестерин. Кроме того, у ряда рыб в стенках семенных канальцев имеются пограничные клетки с аналогичными включениями в цитоплазме, которые также являются стероид-продуцирующими клетками и физиологическим гомологом интерстициальных клеток (Lofts, 1968). У большинства низших позвоночных в семенниках обнаружены клетки Сертоли, которые, по мнению ряда авторов, также участвуют в стероидогенезе. Клетки, продуцирующие стероиды в семенниках низших позвоночных, переживают четко выраженный сезонный цикл, связанный с особенностями процесса размножения и развитием вторичных половых признаков.

Относительно структур, ответственных за выработку овариальных гормонов, нет столь четких данных. На основании применения гистохимических методов предполагается, что эстрогены вырабатываются клетками гранулезы и теки фолликула (Vaga, 1965; Lambert, 1966; Barr, 1968). Полученные данные свидетельствуют о том, что фолликулярные мембраны развивающихся овоцитов содержат энзимы, которые вовлекаются в синтез стероидов. У рыб в большинстве случаев подчеркивается роль гранулезы (фолликулярный эпителий) в этих процессах (Lambert et al., 1972).

При использовании ряда строгих критериев показано наличие стероидов в ткани яичников и семенников и в периферической крови у представителей основных групп низших позвоночных, изучены энзимы, связанные со стероидным синтезом, и выполнен синтез ряда стероидов *in vitro* из предшествующих (Ozon, Breuer, 1963; Idler, Truscott, 1963, 1966; Breuer, Ozon, 1965; Barr, 1968; Lofts, 1968 и др.).

Полученные данные свидетельствуют о том, что в половых железах низших позвоночных синтезируются половые гормоны, которые участвуют в эндокринном контроле размножения (Barr, 1968; Fontaine, 1969; Lofts, 1968; Hoar, 1969).

Мужские половые гормоны

Круглоротые. У древнейших позвоночных Agnatha в семенниках обнаружены интерстициальные и пограничные клетки, содержащие липоиды и холестерин. Четкий сезонный цикл этих клеток связан с пе-

риодом размножения (Marshall, 1960; Larsen, 1965). В опытах было получено развитие вторичных половых признаков (вздутие и гиперемия клоаки у миноги) при воздействии тестостероном. Гонадэктомия у миног приводит к предотвращению появления вторичных половых признаков. Это свидетельствует о выработке андрогенов эндокринной тканью гонад, причем у этих животных уже существует гипофизарный контроль секреции андрогенов, так как удаление гипофиза приводит к исчезновению вторичных половых признаков (Dodd, 1960; Larsen, 1973).

Эластобранхии. В семенниках рыб этой группы вырабатываются андрогены. Получено усиление роста птеригоподиев у акулы *Mustelus canis* путем введения андрогенов (Pickford, Atz, 1957). Гистохимически установлено наличие стероидо-продуцирующей ткани в семенниках (Chieffi, 1962). Обнаружены ферменты, связанные со стероидогенезом в клетках Сертоли (Simpson, Wardle, 1967). Стероиды (тестостерон, эстрадиол 17 β , прогестерон) изолированы химически (Chieffi, 1962, 1967; Hisaw, 1963). Тестостерон был определен в крови самца *Raja radiata* (Idler, Truscott, 1966). Очевидно, что главным андрогеном у эластобранхий является тестостерон.

Костные рыбы. Весьма многообразны эффекты андрогенов у костистых. В результате удаления семенников наблюдается потеря или отсутствие развития специальной окраски, связанной с половым диморфизмом, исчезает брачный наряд. Специальные образования (жемчужная сыпь, гоноподий у ряда видов), развивающиеся в связи с периодом размножения у рыб, не появляются при удалении семенников. Эти и другие вторичные половые признаки развиваются у кастратов и у неполовозрелых интактных рыб при введении ткани семенника или андрогенов (Dodd, 1955; Pickford, Atz, 1957; Forbes, 1961; Hoar, 1965, 1969).

В результате кастрации у ряда рыб нарушается нерестовое поведение. Так, например, самец колюшки не строит гнездо, забота о потомстве также зависит от андрогенов (Hoar, 1962). Самцы колюшки в нерестовый период значительно различаются по поведению. Оказалось, что у доминирующих самцов уровень андрогенов в 5—7 раз выше, чем у самцов не доминирующих. Тестостерон был обнаружен в семенниках только у доминирующих самцов (Cottfried, van Mullem, 1967). У кастрированных самцов гурами восстановление вторичных половых признаков, а также характерное нерестовое поведение были получены при введении тестостерона (Jones, Liley, 1970). Начальная фаза постройки гнезда осуществляется макроподом под действием андрогена, для завершения этого процесса необходим пролактин (Machamer, Fidler, 1965).

Таким образом, андрогены во взаимодействии с другими гормонами и нейrogормонами играют большую роль в осуществлении специфического для вида и имеющего адаптивное значение нерестового поведения (Baggerman, 1968; Liley, 1969). Однако не все данные, полученные в этом отношении, однозначны; в частности, *Tilapia macrocephala* продолжала строить гнездо после удаления гонад (Hoar, 1965).

Весьма велико значение андрогенов в стимуляции процесса сперматогенеза и спермиации; эти данные отчасти уже были рассмотрены выше. При длительном введении тестостерон-пропионата гипофизэктомированным самцам *Fundulus heteroclitus* наблюдалась стимуляция интерстициальных клеток и усиливался сперматогенез (Lofts et al., 1966; Pickford et al., 1972). На гипофизэктомированном сомике *Heteropneustes fossilis* также получен эффект стимуляции сперматогенеза при введении тестостерон-пропионата (Sundararaj, Nauyar, 1967).

В настоящее время подробно изучены стероидпродуцирующие клетки в семенниках многих видов костистых; обнаружены ферменты, участвующие в синтезе стероидов (Bora, 1966, 1969; Yaron, 1966; Wiebe, 1969;

van den Hurk, 1973). Однако 3β HSD-активность обнаруживается у разных видов рыб в разных структурах. У наибольшего числа изученных рыб синтез стероидов обнаружен в интерстициальных клетках (Marshall, 1960; Lofts, Marshall, 1957; Ahsan, 1966; Lofts, 1968; van den Hurk, 1973). Эти клетки рассматриваются как основной источник половых стероидов в семенниках костистых. Кроме того, энзимы, участвующие в биосинтезе стероидов, были обнаружены в пограничных клетках канальцев (*Tilapia mossambica*, Yaron, 1966; *S. salar*, O'Halloran, Idler, 1970). У некоторых видов в клетках Сертоли также была определена 3β HSD (Baga, 1969; Wiebe, 1969), однако у других видов в этих клетках не было обнаружено синтеза стероидов (van den Hurk, 1973). У многих видов костистых в тканях и в крови были определены половые стероиды, количество которых возрастает по мере созревания гонад (Hoag, 1969). У амфибий установлены стероидогенные свойства клеток Сертоли (van Oordt, 1970). У рептилий 3β HSD-активность, как и у амфибий, обнаружена в клетках Сертоли (Lofts, 1972).

Женские половые гормоны

Эстрадиол 17β был определен в яичниках рыбообразных и рыб разных таксономических групп. Этот стероид был обнаружен также у ряда беспозвоночных. Широкое распространение эстрадиола 17β у разных животных подчеркивает филогенетическую древность этого гормона. Можно полагать, что в физиологическом отношении это наиболее важный эстроген. Многие другие менее распространенные эстрогены также происходят из эстрадиола 17β . Прогестерон был обнаружен в тканях всех позвоночных и многих беспозвоночных. Прогестерон является важным звеном в синтезе стероидов и является также гормоном с самостоятельным определенным физиологическим действием (Hoag, 1965, 1969).

Круглоротые. Удаление яичников у *Petromyzon fluviatilis* предотвращает развитие вторичных половых признаков у этого вида. Следовательно, у древнейших позвоночных в яичниках вырабатываются половые гормоны, функция которых близка к тому, что имеет место у более высокоорганизованных животных (Dodd, 1960; Hoag, 1965).

Введение интактным самкам миноги эстрадиола увеличивает содержание в крови кальция; в результате усиления синтеза богатых кальцием фосфопротеидов в печени, включающихся в развивающиеся овоциты, масса овоцитов заметно увеличивается (Pickering, 1973).

В яичниках *Petromyzon* найдены прогестерон, эстрадиол 17β и эстрон, т. е. основные гормоны, имеющие значение в биогенезе генов (Hoag, 1965). Вопрос о локализации выработки стероидов в яичниках круглоротых не решен окончательно. По ультраструктурным данным, выработка эстрогена приписывается теке фолликула (Busson-Mabillot, 1967); наибольшая активность 3β HSD была обнаружена в фолликулярных клетках (*Lampetra planeri*, Hardisty, Barnes, 1968).

Эласмобранхии. В яичниках рыб этой группы обнаружены эстрогены и прогестерон (Simpson et al., 1963; Chieffi, 1962 — сводка стероидов, обнаруженных у эласмобранхий). Было показано, что количество эстрогенов увеличивается при созревании овоцитов у *Scyliorhinus caniculus*. В плазме крови у *Torpedo mormonata* на разных этапах полового цикла установлено наличие ряда стероидов (Lupo et al., 1967). Введение эстрадиола самкам *Scyliorhinus caniculus* на разных стадиях зрелости дало стимуляцию развития яйцеводов лишь у особей, близких к зрелости (Dodd, 1960). Введение эстрогенов стимулирует развитие женского полового тракта у яйцеживородящих видов (Chieffi, 1967).

Вопрос о месте выработки эстрогенов у эласмобранхий далеко не ясен. Показано, что яичники *Raja cinnacea* и *Squalus acanthias* имеют

способность превращать прегненолен в прогестерон (Chieffi, 1966). Функция желтого тела, образующегося в яичниках ряда видов сельхей, не регулируется гипофизом, как у высших позвоночных, гипофизэктомия не прерывает беременности у *Mustelus canis* (Hoar, 1965). Однако в других работах показано и то, что у *Torpedo marmorata* corpus luteum приобретает эпителиальный характер и является железой, связанной со стероидным синтезом, это подтверждается на основании гистохимического изучения, в частности в желтом теле обнаружен прогестерон (Chieffi, 1962; di Prisco et al., 1965).

Костные рыбы. Удаление яичников приводит к инволюции вторичных половых признаков у самок костистых рыб. У *Xiphophorus helleri* и *Betta splendens* при удалении гонад отсутствовала половая активность (Dodd, 1955, 1960); у тилапии происходило изменение брачной окраски, однако этот эффект не получен у *Amia calva* и *Gasterosteus aculeatus* (Dodd, 1955, 1960; Ball, 1960). Удобным критерием активности эстрогенов является рост яйцеклада у горчака *Rhodeus amarus* и *R. ocellatus* (Bretschneider, Dúyvené de Wit, 1947; Shirai, 1962). Кастрация во время беременности *Lebistes reticulatus* вызывает редукцию эпителия яйцевода. Введение эстрадиол-бензоата предотвращало эту инволюцию (Chambolle, 1965). Овариэктомия гурами приводила к исчезновению нерестового поведения самок. При помещении их совместно с самцами в нерестном состоянии оказалось, что овариэктомизированные самки менее привлекают самцов, чем интактные. Предполагается, что яичник прямо или косвенно контролирует выработку химических веществ, привлекающих самца (Liley, 1969). Этот аспект действия половых стероидов очень интересен, но исследован сравнительно мало (Фонтен, 1972). Весьма велико значение эстрогенов в развитии и созревании овоцитов. У рыб и амфибий эстрогены являются индукторами синтеза в печени богатых кальцием фосфопротеинов, участвующих в образовании желтка в развивающихся овоцитах.

Интересные данные по механизму действия прогестерона получены на осетровых, костистых и амфибиях. При действии прогестерона *in vitro* на яичник осетровых в яйцах, освобожденных от фолликулярного эпителия, возможно получить мейоз. Следовательно, созревание овоцитов происходит именно под влиянием прогестерона. Гонадотропины гипофиза у этих рыб, как и у амфибий, действуют на клетки фолликулярного эпителия, стимулируя их к выработке прогестероноподобного вещества, вызывающего затем созревание яйцеклеток (Детлаф и др., 1968; Гончаров, 1969; Детлаф, 1970).

Для костистых различных видов также доказано значение стероидов, синтезирующихся в яичнике под влиянием гонадотропинов, в созревании овоцитов (Jalabert, Breton, 1973). Малые дозы прогестерона (0,25 мг) вызывают овуляцию у *Carassius auratus* (Yamazaki, 1965), сходный эффект получен на вьюне (Киршенблат, 1952).

В яичниках и крови костистых найдены эстрадиол 17 β , эстрон, эстриол и прогестерон. В разные сезоны меняется их содержание, в частности эстриол появляется в значительных количествах только во время нереста (Ball, 1960; Вагг, 1968). У лосося были обнаружены сезонные колебания содержания эстрогенов у самцов и самок. Наиболее высокое содержание эстрогена имеет место в период нереста (Cerdard et al., 1961).

Представляют интерес данные о 3 β HSD-активности в яичнике *Brachydanio rerio* в течение репродуктивного цикла. Энзим обнаружен в клетках фолликулярного эпителия во время вителлогенеза, а также в желтом теле после овуляции. После нереста отмечена наиболее высокая интенсивность синтеза стероидов. Эти изменения совпадают с повышением в этот период функциональной активности гонадотропных клеток гипофиза (Lambert et al., 1972). Эти данные интересны для

обсуждения вопроса об обратных связях в гипоталамо-гипофизарном комплексе и гонадах у рыб.

В яичниках амфибий, как и у других позвоночных, осуществляется синтез стероидов. Экстракты яичников содержат прогестерон, эстрон, эстрадиол 17 β и эстриол (Вагг, 1968).

У рептилий в яичнике имеется желтое тело, сохраняющееся во время всей беременности и напоминающее желтое тело млекопитающих. Предполагается эндокринная функция этого образования, в нем обнаружен прогестерон (Forbes, 1961).

Таким образом, сфера действия гормонов яичников у рептилий несколько отличается от того, что имеет место у низших позвоночных, и напоминает эти явления у более высокоорганизованных групп животных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотренные материалы демонстрируют сложные и своеобразные взаимодействия гонадотропных и половых гормонов в регуляции функции воспроизводительной системы у пойкилотермных позвоночных различных классов.

У древнейших позвоночных Agnatha не существует четкого гипофизарного контроля развития половых клеток, что имеет место у всех вышестоящих позвоночных, начиная с рыб. Между тем у круглоротых гонадотропин гипофиза, несомненно, контролирует стероидогенную ткань гонад. Влияние половых стероидов у круглоротых весьма многообразно и близко к тому, что имеет место у рыб.

Раннее появление в филогенезе гипофизарного контроля секреции половых гормонов, очевидно, объясняется необходимостью наиболее надежно обеспечить эффект действия этих гормонов.

У всех групп рыб (начиная с хрящевых рыб), так же как и у вышестоящих позвоночных, гонадотропины гипофиза необходимы для осуществления гаметогенеза и созревания половых клеток, причем регулирующее влияние гипофизарных гормонов наиболее четко проявляется в определенные периоды. Важнейшей функцией гонадотропинов является стимуляция эндокринной ткани гонад к секреции половых стероидов. Механизм действия гонадотропинов на половые клетки определенных фаз развития состоит в том, что этот гормон стимулирует секрецию стероидов, которые приводят к осуществлению соответствующего эффекта.

Для рассмотрения влияния гонадотропинов гипофиза на воспроизводительную систему нужны данные о количестве гонадотропных гормонов и о дифференциации сферы их действия у различных пойкилотермных позвоночных сравнительно с эффектами ЛГ и ФСГ у высших позвоночных.

У круглоротых не удалось до настоящего времени получить четких данных о количестве гонадотропных гормонов в гипофизе. Этот вопрос продолжает оставаться предметом дискуссии также среди эндокринологов, изучающих рыб. В гипофизе многих видов рыб (но не у всех) описаны гонадотропные клетки двух типов, однако стимуляция половых желез гипофизэктомированных и интактных рыб на разных этапах полового цикла (вителлогенез, сперматогенез, мейоз, овуляция, спермиация) может быть осуществлена одним и тем же препаратом — гипофизом рыб от особей с половыми железами, близкими к зрелости. Этот эффект был получен как при введении ацетонированных или свежих гипофизов, так и при использовании препарата очищенного гонадотропина рыб.

Эти данные позволяют полагать, что в гипофизе рыб вырабатывается один гонадотропный гормон с широкой сферой действия. Это в

известной степени подкрепляется данными о том, что при применении ЛГ на рыбах удается получить стимуляцию как сперматогенеза, так и стероидогенной ткани у гипофизэктомированных особей (ФСГ не дает аналогичного эффекта). Таким образом, ЛГ млекопитающих обладает в отношении рыб довольно широкой сферой действия, осуществляя в ряде случаев влияние, характерное для ФСГ (на высших позвоночных). Однако существуют также данные о наличии у рыб двух гонадотропных гормонов или одного гормона с двумя субъединицами; вопрос этот требует дальнейшего изучения.

У амфибий более вероятно наличие в гипофизе двух гонадотропных гормонов. ЛГ у этих животных не влияет на развитие сперматогенеза, но дает стимуляцию интерстициальных клеток (как у высших позвоночных). ФСГ у амфибий эффективен (в противоположность тому, что наблюдалось на рыбах) и влияет на осуществление сперматогенеза. Эти взаимодействия между гонадотропными и половыми гормонами ближе к высшим позвоночным, чем к рыбам. У рептилий доказано наличие двух гонадотропных гормонов, близких по сфере действия к ЛГ и ФСГ высших позвоночных.

Чрезвычайно существенна роль половых стероидов в развитии и созревании половых клеток и в осуществлении размножения. Отмечается большая филогенетическая древность многих стероидов, прежде всего эстрадиола 17β и прогестерона, встречающихся у всех позвоночных и у некоторых групп беспозвоночных. Пути биосинтеза стероидов также близки.

Важным звеном в биосинтезе стероидов является прогестерон. Этот гормон обладает, однако, также самостоятельным и весьма существенным физиологическим действием. Благодаря действию прогестерона (или прогестероноподобного вещества), синтезируемого под влиянием гонадотропина, осуществляется созревание овоцитов (у костистых, осетровых рыб и амфибий).

Универсальным гормоном у самцов является тестостерон. Оказалось, что стимуляция сперматогенеза у рыб гонадотропинами также осуществляется благодаря действию тестостерона. Наиболее подробно изучено влияние половых гормонов на развитие вторичных половых признаков у позвоночных разных классов. Осуществление специфического для вида и генетически детерминированного нерестового поведения также происходит главным образом благодаря влиянию половых гормонов, действующих синергически с рядом других гормонов и нейрого르몬ов.

В настоящее время выяснен еще один интересный эффект действия стероидов в осуществлении нерестового поведения и в поддержании определенной иерархии, имеющей адаптивное значение в популяции рыб. Половые стероиды у рыб влияют на выделение веществ (по-видимому, эктогормонов или феромонов), привлекающих особей того же вида, но противоположного пола. Благодаря этому (наряду с другими факторами) осуществляется синхронизация процесса размножения у самцов и самок данного вида, что является важной адаптацией, способствующей успеху размножения и благополучию вида в природе.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Апекин В. С., Моисеева Е. Б. Изменения антигенного состава гипофиза бычка-кругляка *Gobius melanostomus* в связи с половым циклом. — «Журн. эвол. биох. физиол.», 1973, т. 9, № 1, с. 56—64.
- Баранникова И. А. Концентрация гонадотропного гормона в гипофизе самцов и самок себрюги на разных этапах полового цикла. — «ДАН СССР», 1949, т. 68, с. 117—120.
- Баранникова И. А. Современное состояние метода гормональной стимуляции

- созревания рыб и его значение для рыбоводства — В кн.: Современное состояние метода гипофизарных инъекций. Астрахань, 1969, с. 5—21.
- Баранникова И. А. (Barannikova I. A.). Gonadotrophic and sex hormones and their effects in cold-blooded vertebrates. Comparative Pharmacology, S. 85, Pergamon Press, Oxford, New York, 1973, 685—711.
- Баранникова И. А., Гербильский Н. Л. (Barannikova I. A., Cerbilskii N. L.) Endocrinological basis of adaptations related to ecology in fishes. Gen. Comp. Endocrinol., 1969, suppl. 2, 227—237.
- Беляева В. Н., Черфас Н. Б. О процессах созревания и оплодотворения в яйцеклетках вьюна (*Misgurnus fossilis* L.). — «Вопр. ихтиол», 1965, т. 5, вып. 1 (34)
- Гербильский Н. Л. Сезонные изменения гонадотропной активности гипофиза у рыб. — «ДАН СССР», 1940, 28, с. 571—573.
- Гербильский Н. Л. Метод гипофизарных инъекций и его роль в рыбоводстве. — В кн.: Метод гипофизарных инъекций и его роль в воспроизводстве рыбных запасов. Л., 1941, с. 1—35.
- Гербильский Н. Л. Гонадотропная функция гипофиза у костистых и осетровых. — «Труды лабор. основ рыбоводства», 1947, т. 1, с. 25—96.
- Гербильский Н. Л. Специфика и задачи экологической гистофизиологии как одного из направлений гистологических исследований. — «Архив анат., гист., эмбр.», 1956, т. 2, с. 14—22.
- Гербильский Н. Л. (Cerbilskii N. L.) The comparative and ecological histophysiology of the pituitary gland of some Chondrostei and Teleostei with reference to the gonadotropic function of this organ. Int. Congr. Endocrinol. Copenhagen, 1960, 201—206.
- Гербильский Н. Л. Возможна ли в рыбоводстве замена ацетонированных гипофизов другим препаратом. — «Вестн. Лен. университета», 1964, вып. 3, 15, с. 136—138.
- Гончаров Б. Ф. К вопросу о закономерностях возникновения чувствительности гонад к гонадотропным гормонам гипофиза. — В кн.: Современное состояние метода гипофизарных инъекций. Астрахань, 1969, с. 39—45.
- Detlaff T. A. The ovulation and activation of oocytes in Acipenseride fishes in vitro. Symp. Cerm. Cells Devei. Tavier, 1960.
- Detlaff T. A. Action of actinomycins and puromycin upon oocyte maturation. Embryol. exp. Morph., 1966, I, 183—195.
- Детлаф Т. А. Межклеточные влияния в процессе созревания ооцитов осетровых рыб. — В кн.: Межклеточные взаимодействия в дифференцировке и росте. М., 1970, с. 241—243.
- Детлаф Т. А., Скоблина М. Н., Давыдова С. И. Межклеточные влияния в процессе созревания ооцитов осетровых рыб. Тез. докл. Симп. «Межклеточные взаимодействия в дифференцировке и росте». Тбилиси, 1968, с. 5—7.
- Зубова С. Э. Разработка методики гипофизэктомии у осетровых. Докл. IX Межд. эмбр. конф. М., 1969, с. 34—35.
- Казанский Б. Н. Ядерные изменения в ооцитах осетра при переходе организма в нерестовое состояние после гипофизарной инъекции. — «ДАН СССР», 1954, т. 98, № 6, с. 1045—1047.
- Киршенблат Я. Д. Действие гормонов гипофиза рыб на самок млекопитающих. — «ДАН СССР», 1949, т. 66, № 4, с. 745—748.
- Киршенблат Я. Д. Действие стероидных гормонов на самок вьюна. — «ДАН СССР», 1952, т. 83, № 4, с. 629—632.
- Киршенблат Я. Д. Сравнительная эндокринология яичников. М., «Наука», 1973. 175 с.
- Левкова Н. П. Стимуляция перехода в нерестовое состояние самцов и самок ренной миноги (*Lampetra fluviatilis*) в результате инъекции гипофиза сазана. — «ДАН СССР», 1956, т. 109, № 2, с. 411—412.
- Моисеева Е. Б. Морфологическая характеристика гипофиза бычка кругляка (*Gobius melanostomus* Pallas) в связи с репродуктивным циклом. — «Архив анат., гистол., эмбр.», 1969, т. 54, № 3, с. 89—96.
- Моисеева Е. Б. Морфологическое исследование гипофиза бычка-мартовика *Gobius batrachosephalus* Pall. в связи с репродуктивным циклом. — «Вопр. ихт.», 1970, т. 10, вып. 3 (62), с. 420—433.
- Моисеева Е. Б. Некоторые данные морфологического сравнения гипофизов порционно и одновременно нерестящихся бычков *Gobius melanostomus* Pall. и *Gobius batrachosephalus* Pall. — «ДАН СССР», 1971, т. 198, № 2, с. 467—470.
- О возможности применения хориогонина для стимуляции созревания судака. — В кн.: Современное состояние метода гипофизарных инъекций. Астрахань, 1969, с. 5—21. Авт.: И. А. Баранникова, А. А. Боев, П. Е. Гарлов, И. И. Саенко.
- Сакун О. Ф. Проблема гонадотропной активности гипофиза у рыб и физиология оогенеза. — «Труды Петергоф. Биол. ин-та», 1970, т. 20, с. 121—133.
- Травкина Г. Л. Влияние гормонов гипофиза и повышенной температуры на пополнение фонда ооцитов у ерша *Acerind cernua* L. (Teleostei). — «ДАН СССР», 1971, т. 204, № 4, с. 1006—1008.
- Травкина Г. Л. Анализ реакции яичников самок ерша на воздействие препарата

- гипофиза в различных дозах. — «Научн. докл. высш. шк. Биол. науки», 1972, № 2, с. 7—10.
- Турдаков А. Ф. Воспроизводительная система самцов рыб. Фрунзе. «Илим», 1972. 280 с.
- Фонтен М. (Fontaine M.) Эндокринные железы и различные формы поведения рыб. — В кн.: Осетровые и проблемы осетрового хозяйства. М., 1972, с. 158—167.
- Чистова М. Н. Гормональное воздействие на темп вителлогенеза и плодовитость у тилляпии (*Tilapia mossambica* Peters). — «ДАН СССР», 1971, т. 200, № 6, с. 1473—1482.
- Чистова М. Н. Изменение плодовитости у тилляпии *Tilapia mossambica* Peters при гормональном воздействии на самок III стадии зрелости. — «Вопр. ихтиол.», 1973, т. 13, вып. 6 (83), с. 1191—1121.
- Ahsan S. N. The effects of gonadotrophic hormones on male hypophysectomized lake chub, *Couesius plumbeus*. Can. J. Zool., 1966. 44 : 149—159.
- Ahsan S. N., Hoar W. S. Some effects of gonadotropic hormones on the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* Can. J. Zool. 1963. 41 : 1045—1053.
- Atz J. W., Pickford G. E. The use of pituitary hormones in fish culture. Endeavour, 1959. 18 (71) : 125—129.
- Atz J. W., Pickford G. E. The pituitary gland and its relation to the reproduction of fishes in nature and in captivity. Bibliography 1956—1963, FAD Biology Technical Paper, 1964, 37. 61.
- Baggerman B. Hormonal Control of Reproductive and Parental Behaviour in Fishes. In: Perspectives of Endocrinology, Ac. Press N.—Y. 1968, 351—405.
- Ball J. N. Reproduction in female bony fishes. Symp. Zool. Soc. London, 1960, 1 : 105—137.
- Ball J. N., Baker B. I. The pituitary gland: anatomy and histophysiology. In: Fish physiology Academic Press, N.—Y. 1969, 2, 1—110.
- Bara G. Histochemical localization of 5—3 β -hydroxysteroid dehydrogenase in the ovaries of a teleost fish, *Scomber scomber*. Gen. comp. Endocrinol. 1965, 5 : 284—296.
- Bara G. 3 β -Hydroxyxteroid dehydrogenase activity in the testis of *Fundulus heteroclitus*. Anat. Rec. 1966, 154 : 449.
- Bara G. Histochemical demonstration of 3 α -, 3 β -, 11 β - and 17 β -hydroxysteroid dehydrogenases in the testis of *Fundulus heteroclitus*. Gen. Comp. Endocrinol. 1969, 13, 189—200.
- Barr W. A. The endocrine control of the sexual cycle in the plaice, *Pleuronectes platessa* (L.). III. The endocrine control of spermatogenesis. Gen. Comp. Endocrinol. 1963, 3 : 216—225.
- Barr W. A. The endocrine control of the sexual cycle in the plaice, *Pleuronectes platessa* (L.). II The endocrine control of oogenesis. Gen. Comp. Endocrinol. 1963b, 3 : 205—215.
- Barr W. A. Patterns of Ovarian Activity. In: Perspectives in Endocrinology. Ac. Pr. L., N.—Y., 1968, 164—239.
- Barr W. A., Hobson B. M. Endocrine control of the sexual cycle in the plaice, *Pleuronectes platessa*. IV Gonadotrophic activity of the pituitary gland. Gen. comp. Endocrinol. 1964, 4 : 608—613.
- Bern H. A., Chieffi G. Bibliography on the steroid hormones of fishes. Pabbl. Staz. Zool. Napoli, 1968, 36 : 287—320.
- Bern H. A., Nandi J. Endocrinology of Poikilothermic Vertebrates, In: The hormones. Academic Press, N.—Y. 1964, v. 4, 199—299.
- Bickoff, E. M. Estrogen-like substances in plants. Proc. Ann. Biol. Collog. (Oregon State Univ.), 1963, 22, 93—118.
- Billard, R., Breton, B., Dubois, M. P. Immunocytologie et histochimie des cellules gonadotropes et thyrotropes hypophysaires chez la Carpe, *Cyprinus carpio*. C. R. Hebd. Seances. Acad. Sci. 1971, 272, 981—983.
- Bretschneider L. H., Duvyvené de Wit J. J. Sexual endocrinology of nonmammalian vertebrates. Elsevier Pub. Co., Inc., Amsterdam, 1947.
- Breuer H., Ozon R. Metabolisme des hormones steroïdes androgènes et oestrogènes chez les vertébrés inférieurs. Arch. Anat. microsc. Morph. exp. 1965, 54, 17—33.
- Burns R. K. Role of Hormones in the differentiation of sex. In: Sex and Internal Secretions, Baltimore, 1961, 76—161.
- Burzawa-Gérard, E. Purification d'une hormone gonadotrope hypophysaire de poisson téléostéen, la carpe (*Cyprinus carpio* L.). Biochimie, 1971, 53, 545—552.
- Burzawa-Gérard E., Fontaine Y. A. Activités biologiques d'un facteur hypophysaire gonadotrope purifié des Poissons téléostéens. Gen. comp. Endocrinol. 1965, 5 : 87—95.
- Busson-Mabillot S. Structure ovarienne de la lamproie adulte (*Lampetra planeri* Bloch). II. Les enveloppes de l'ovocyte: cellules folliculaires et stroma ovarienne. J. Microscopie, 1967, 6, 807—838.
- Cédard L., Fontaine M., Nomura T. Sur la teneur oestrogènes du sang du Saumon adulte (*Salmo salar* L.) en eau douce. Compt. Rend. 1961, 252, 2636—2657.

- Chambolle P. Influence de la castration et de l'injection d'hormone oestrogène sur l'évolution cyclique de l'oviducte de *Lebistes reticulatus* (Poisson Téléostéen). C.r. hebdomadaire. Acad. Sci. Paris, 1965, 261 : 2761—2763.
- Chiuffi G. Endocrine aspects of reproduction in elasmobranch fishes. Gen. Comp. Endocrinol. 1962, Suppl. 1 : 275—285.
- Chiuffi G. Occurrence of steroids in gonads of non-mammalian vertebrates and sites of their biosynthesis. Excerpta med. (Intern. Congr. Ser.) 1966, III, Ab. 145 : 100—101.
- Chiuffi G. The reproductive system of elasmobranchs: developmental and endocrinological aspects. In: Sharks, Skates and Rays. Baltimore, 1967, pp. 553—580.
- Cook, H., van Overbeeke A. P. Ultrastructure of the pituitary gland (pars distalis) in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) during gonad maturation. Z. Zellforsch. 1972, 130, 338—350.
- Dadzie S. Inhibition of pituitary gonadotropic activity in cichlid fishes of the genus *Tilapia* by a dithiocarbamoylhydrazine derivative (I.C.I. 33, 828). Ghana J. Sci. 1972, v. 12, N 2, 41—53.
- Dodd J. M. The hormones of sex and reproduction and their effects in fish and lower chordates. Mem. Soc. Endocrinol. 1955, 4 : 166—187.
- Dodd J. M. Gonadal and gonadotrophic hormones in lower vertebrates. In: Marshall's physiology of reproduction, London, 1960, v. 1 : 417—582.
- Dodd J. M. Ovarian control in cyclostomes and elasmobranchs. Am. Zool. 1972, 12, 325—339.
- Dodd J. M., Evannett P. J. and Goddard C. K. Reproductive endocrinology in cyclostomes and elasmobranchs. Symp. Zool. Soc. Lond. 1 : 77—103, 1960.
- Dodd J. M., Wiebe J. P. Endocrine influences on spermatogenesis in coldblooded vertebrates. Arch. Anat. Histol. Embryol. 1968, 51 : 157—174.
- Donaldson E. M. Reproductive endocrinology of fishes. Am. Zool. 1973, 13, 3, 909—929.
- Donaldson E. M., Funk J. D., Withler C., Morley R. B. Fertilization of pink salmon (*O. gorbusha*) ova by spermatozoa from gonadotropin injected juveniles. J. Fish. Res. Board Canada, 1972, 29, 13—18.
- Donaldson E. M., Yamazaki F., Dye H. M., Philleo W. W. Preparation of gonadotropin from salmon (*O. tshawytscha*) pituitary glands. Gen. comp. Endocrinol. 1972, 18, 469—481.
- Evannett P. J., Dodd J. M. Endocrinology of reproduction in the river lamprey. Nature, 1963, 197 : 715—716.
- Follenius E., Analyse de la structure fine des différents types de cellules hypophysaires des poissons Téléostéens. Pathol. Biol. 1968, 16, 619—632.
- Fontaine M. Contrôle endocrinien de la reproduction chez les Poissons Téléostéens. Verh. Internat. Verein. Limnol. 17 : 611—624.
- Forbes T. R. Endocrinology of Reproduction in Goldblooded vertebrates, pp. 1035—1088. In: Sex and Internal secretions, 1961, vol. 2, Baltimore.
- Funk J. D., Donaldson E. M. Induction of precocious sexual maturity in male pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*). Can. J. Zool. 1972, 50, N 11, 1413—1420.
- Gottfried H., Mullem van P. J. On the histology of the interstitium and the occurrence of steroids in the stickleback (*Casterosteus aculeatus* L.) testis. Acta Endocrinol. 1967, 56, 1—15.
- O'Halloran M. J. and Idler D. R. Identification and distribution of the Leydig cell homologue in the testis of sexually mature atlantic salmon (*Salmo salar*) Gen. Comp. Endocrinol. 1970, 15, 361—364.
- Hardisty M. W., Barnes K. Steroid β -ol-dehydrogenase activity in the cyclostome gland. Nature, 1968, 218, 880.
- Hisaw F. L. The evolution of endocrine adaptations of the ovarian follicle, 22nd Annual. Biol. Colloq. Corballis, Oregon, 1963, 1—16.
- Hisaw F. L. The corpora lutea of elasmobranch fishes. Anat. Rec. 1959, 135 : 269—278.
- Hoar W. S. Reproduction in teleost fishes. Mem. Soc. Endocrinol. 1955, 4 : 5—22.
- Hoar W. S. Reproductive behavior of fish. Gen. comp. Endocrinol. 1962b, Suppl. 1 : 206—216.
- Hoar W. S. Comparative physiology: hormones and reproduction in fishes. Ann. Rev. Physiol. 1965, 27 : 51—70.
- Hoar W. S. Hormonal activities of the pars distalis in cyclostomes, fish and amphibia. In: The pituitary gland. London, 1966, pp. 252—294.
- Hoar W. S. Reproduction. In: «Fish Physiology» 1969, 3, 1—72.
- Hurk van den R. The localization of steroidogenesis in the testis of oviparous and viviparous teleosts. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. Proceedings, 1973. Ser. c, 76, N 3, 270—279.
- Hyder M. Endocrine regulation of reproduction in *Tilapia*. Gen. Comp. Endocrinol. 1972, Suppl. 3, 729—740.
- Idler D. R. Steroids in nonmammalian vertebrates. 1972, 504.

- Idler D. R., Schmidt P. J., Biely J. The androgenic activity of 11-ketotestosterone: a steroid in salmon plasma. *Can. J. Biochem. Physiol.* 1968, 39: 317—320.
- Idler D. R., Truscott B. In vivo metabolism of steroid hormones by sockeye salmon. *Can. J. Biochem. Physiol.* 1963, 41: 875—887.
- Idler D. R., Truscott B. Identification and Quantification of testosterone in peripheral plasma of skate. *Gen. comp. Endocrinol.* 1966, 7: 375—383.
- Jalabert B., Breton B. Maturation in vitro des ovocytes du brochet, *Esox lucius*. *Abst. 7th Conf. Eur. Comp. Endocrinol.*, 1973, 231, Budapest.
- Jones L. S., Liley N. R. The effects of gonadectomy and testosterone treatment on the reproductive behavior of the male blue gourami *Trichogaster trichopterus*. *Can. J. Zool.*, 1970, 48, 977—987.
- Jrgensen, Barker C. Central nervous control of adenohipophysial functions, In: *Perspectives in Endocrinology. Ac. Pr. L. a. N.—Y.*, 1968, pp. 469—543.
- Lambert I. G. D. Localization of hormone production in the ovary of the guppy, *Poecilia reticulata*. *Experimentia*, 1966, 22: 476—477.
- Lambert J. G. D., Mattheij, J. A. M., van Oordt, P. G. W. J. The ovary and hypophysis in the Zebrafish *Brachydanio rerio* during the reproductive Cycle. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1972, v. 18, 3, 98.
- Lanzing W. J. H. Studies on the river lamprey, *Lampetra fluviatilis*, during its anadromous migration, *Vitgeversmatschappij Neerlandia, Utrecht*, 1959, pp. 1—82.
- Larsen L. O. Effects of hypophysectomy in the cyclostome, *Lampetra fluviatilis* (L.) Gray. *Gen. Comp. Endocrinol.* 1965, 5: 16—30.
- Larsen L. O. Hypophyseal Functions in River Lamprays, *Gen. comp. Endocrin.* 1969a, 2: 522—527.
- Larsen L. O. Effects of Hypophysectomy before and during Sexual Maturation in the Cyclostome, *Lampetra fluviatilis* (L.) *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1969b, 12: 200—208.
- Larsen L. O. Development in adult, freshwater river lampreys and its hormonal control. *Copenhagen*, 1973. 172.
- Leatherland J. F. Studies of the structure and ultrastructure of the intact and methallibure treated mesoadenohypophysis of the viviparous teleost *Cymatogaster aggregata* Gibbons. *Z. Zellforsch.* 1969, 98, 122—134.
- Leatherland J. F. Seasonal variation in the structure and ultrastructure of the pituitary in the marine form (trachurus) of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. II Proximal pars distalis and neuro—intermediate lobe. *Z. Zellforsch.* 1970, 104, 318—336.
- Licht P., Papkoff H. Separation of two distinct gonadotropines from the pituitary gland of the Snapping turtle *Chelydra serpentina*; *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1974, 22, 2, 218—238.
- Liley N. R. Hormones and reproductive behaviour in fishes. In: *«Fish Physiology Academic Press. N.—Y.—L.*, 1969, v. 3, 73—117.
- Liley N. R., Donaldson, E. M. The effects of salmon pituitary gonadotropin on the ovary and the sexual behavior of the female guppy, *Poecilia reticulata*. *Can. J. Zool.*, 1969, 47, 569—573.
- Lofts B. The effects of Follicle—stimulating and Luteinizing hormone on the testis of hypophysectomized frogs (*Rana temporaria*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1961, 1: 179—189.
- Lofts B. Patterns of testicular activity, pp. 239—305. In: *Perspectives in Endocrinology. Ac. Pr. L. N.—Y.*, 1968.
- Lofts B., Marshall A. J. Cyclical changes in the distribution of the testis lipids of a teleost fish, *Esox lucius* *Quart. J. micr. Sci.* 1957, 98—79.
- Lofts B. The Sertoli cell. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1972, Suppl. 3, 636—648.
- Lofts B., Pickford C. E., Atz J. W. Effects of methyl testosterone on the testes of a hypophysectomized cyprinodont fish, *Fundulus heteroclitus*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1966, 6: 74—88.
- Lupo C., Vellano C. C. and Chieffi G. Steroid hormones in the plasma of the elasmobranch *Torpedo marmorata* at various stages of the sexual cycle. *Gen. comp. Endocrinol.* 1967, 8: 325—331.
- Overbeeke van A. P., Mc Bride, J. R. The pituitary gland of the sockeye (*Oncorhynchus nerka*) during sexual maturation and spawning. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 1967, 24, 1791—1810.
- Machemer L., Fidler L. Zur hormonalen Steuerung des Schaumnestbaues beim Paradiesfisch *Macropodus opercularis* L. (Anabantidae, Teleostei). *Naturwissenschaften*, 1965, 52, 648—649.
- Marshall A. J. Reproduction in male bony fish. *Symp. zool. Soc. London*. 1960, 1: 137—153.
- Matty A. J. Endocrine glands in Lower vertebrates. *Intern. Rev. Gen and Exp.* 1966, 2: 43—138.
- Mc Keown B. A., van Overbeeke A. P. Immunohistochemical identification of pituitary hormone producing cells in the sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) *Z. Zellforsch.*, 1971, 122, 350—362.

- Nandi J. Comparative endocrinology of steroid hormones in vertebrates. *Ann. Zool.* 1967, 7, 115—133.
- Oliverreau M. Cytologie adénohypophysaire chez les Agnathes, les poissons et les Amphibiens. *Biol. Méd.*, 1963, 51: 172—179.
- Oordt J. van Male Gonadal Hormones, In: *Comparative Endocrinology*, vol. I. Ac. Pr. N. V. 1963, pp. 154—207.
- van Oordt P. G. W. J. The analysis and identification of the hormoneproducing cells in the adenoypophysis, In: *Perspectives in Endocrinology*. Ac. Pr. N. V. 1968, pp. 460—543.
- Otsuka S. Comparative studies of the pituitary hormones of the vertebrates: III. Effects of the pituitary hormones of the tunny *Makaira marlina* on the gonads of mice. *Endocrinol. Japan*, 1965a, 3: 59—60.
- Otsuka S. On the extraction and bioassay of the follicle stimulating and luteinizing substances of the salmon. *Endocrinol. Japan*, 1965b, 3, 272—279.
- Ozon R. and Breuer H. Untersuchungen ueber den Stoffwechsel von Steroidhormonen bei Vertebraten: II, Hydroxylierung von östradiol—17— β —zu 6— β —Hydroxyöstradiol—17— β und Östriol in der Leber von Amphibien. *Z. phys. Chem.*, 1963, 333: 282—285.
- Pandey S. Effects of hypophysectomy on the testis and secondary sex characters of the adult guppy *Poecilia reticulata* Peters. *Can. J. Zool.* 1969, 47.
- Pandey S., Effects of methallibure on the testis and secondary sex characters of the adult and juvenile Guppy *Poecilia reticulata* Peters. *Biol. Reprod.* 1970, 2, 239—244.
- Pandey S., Laetherland J. F. Comparison of the effects of methallibure and thiourea on the testis, thyroid and adenoypophysis of the adult and juvenile guppy, *Poecilia reticulata* Peters. *Can. J. Zool.*, 1970, 48, 445—450.
- Pickering A. D. Oestrogenic stimulation of vitellogenesis in the river lamprey. *Abst. 7th Conf. Europ. Comp. Endocrinol.* 1973, 230.
- Pickford C. E. The nature and physiology of the pituitary hormones of fishes, In: *Comparative endocrinology*. New York, 1959, pp. 404—420.
- Pickford C. E., Atz J. W. The physiology of the pituitary gland of fishes. *New York Zoological Society*, New York, 1957, p. 613.
- Pickford G. E., Lofts B., Bará G., Atz J. W. Testis stimulation in Hypophysectomized male killifish *Fundulus heteroclitus*, treated with mammalian growth hormone and/or luteinizing Hormone. *Biol. Reprod.*, 1972, 7, 370—386.
- di Prisco C. L., Botte, V., Chieffi, G. Differenze nella capacità li biosintesi degli ormoni steroidi tra follicoli post—opulatori ed atrosici in *Torpedo marmorata* e *Scyliorhinus stellaris*. *Boll. Zool.*, 1965, 32, 185—191.
- Ramaswami L. S. Endocrinology of reproduction in fish and frog. *Gen. Comp. Endocrinol.* 1962, Suppl. 1: 286—299.
- Ramaswami L. S., Lakshman A. B. Spawning catfish with mammalian hormones. *Nature*, 1958, Lond., 182: 122.
- Ramaswami L. S., Sundararaj B. I. Inducing spawning in the Indian catfish *Heteropneustes* with pituitary injections. *Acta anat.* 1957, 31: 551—1000.
- Reinboth R. Intersexuality in fishes. *Hormones and Enviroum. Proc. Symp. Schefield, Cambridge.* 1970, 515—543.
- Sage M., Bern H. Cytophysiology of the teleost pituitary. *Int. Rev. Cytol.*, 1971, 31, 339—379.
- Schreibman M. P., Leatherland J. F., Mc Keown B. A. Functional morphology of the teleost pituitary gland. *Am. Zool.* 1973, 13, 3, 719—743.
- Shirai K. Correlation between the growth of the ovipositor and ovarian conditions in the bitterling, *Rhodeus ocellatus*. *Bull. Fac. Fisheries, Hokk. Univ.* 1962, 13, 137—151.
- Simpson T. H., Wardle C. S. A seasonal cycle in the testes of the spurdog, *Squalus acanthias*, and the sites of 3 β —hydroxysteroid dehydrogenase activity. *J. mar. biol. Ass. UK*, 1967, 47: 699—708.
- Simpson T. H., Wright R. S., Hunt S. V. Sex hormones in fish: II. The oestrogenes of *Scyliorhinus canuculus*. *J. Endocrinol.*, 1963, 26: 499—507.
- Sneed K. E., Clemens B. P. The use of human chorionic gonadotrophin to spawn warm—water fishes. *Prog. Fish. Cult.* 1959, 21: 117—120.
- Sundararaj B. I., Nayyar S. K. Effects of exogenous gonadotrophins and gonadal hormones on the testis and seminal vesicles of hypophysectomized catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch.). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1967, 8: 403—413.
- Wiebe J. P. Inhibition of pituitary gonadotropic activity in the viviparous sea perch, *Cymatogaster aggregata* Gibbons, by a dithiocarbamoylhydrazine derivative (ICI 33, 828). *Can. J. Zool.*, 1968, 46: 751—758.
- Wiebe J. P. Steroid dehydrogenases and steroids in the gonads of the viviparous seaperch *Cymatogaster aggregata* Gibbons. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1969, 12, 256—266.
- Witschi E. Vertebrate gonadotrophins. *Mem. Soc. Endocrinol.*, 1955, 4: 149—165.
- Woodhead A. D. Assays for gonadotropins in the pituitary gland of the Arctic

- cod, *Gadus morhua* L., and the presence of a gonadotrophic antagonist. *J. Endocrinol.*, 1961, 22: 421—432.
- Yamamoto T. Sex differentiation. In: *Fish Physiology*, 1969, v. 3, 117—176. Ac. Pr. N.—Y., L.
- Yaron Z. Demonstration of 3 β -hydroxysteroid dehydrogenase in the testis of *Tilapia mossambica* (Cichlidae, Teleostei). *J. Endocrinol.*, 1966, 34, 127—128.
- Yamazaki F. Endocrinological studies on the reproduction of the female goldfish, *Carassius auratus* (L.) with special reference to the function of the pituitary gland. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 1965, 13: 1—64.
- Yamazaki F., Donaldson E. M. The effects of partially purified salmon pituitary gonadotropin on a spermatogenesis, vitellogenesis and ovulation in hypophysectomized Goldfish (*Carassius auratus*). *Gen. comp. Endocrinol.*, 1968, 11, 292—299.
- Yamazaki F., Donaldson E. M. Involvement of gonadotropin and steroid hormones in the spermiation of the goldfish. (*Carassius auratus*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1969, 12, 491—497.

Gonadotropic and sex hormones and their role in the regulation of the reproductive system in poikilothermic vertebrates

I. A. Barannikova

SUMMARY

The role of gonadotropic and sex hormones in the regulation of gonads function and reproduction in fishes is considered. The data in this relation on the Agnatha and higher classes of cold-blooded vertebrates are shortly considered. The development of the regulation of the reproductive system in different groups of poikilothermic vertebrates is discussed on basis of these data.