

УДК 597—114 : 597.442

**ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ
И ПРОБЛЕМА СТИМУЛЯЦИИ
СОЗРЕВАНИЯ ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ РЫБ
В СВЯЗИ С ЗАДАЧАМИ РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА**

И. А. БАРАННИКОВА

В настоящее время в связи с созданием новых водоемов и изменениями условий обитания рыб, наступившими в результате хозяйственной деятельности человека, особенно необходима разработка методов управления численностью и ареалом рыб. В результате направленного формирования популяций, наиболее приспособленных к современным условиям, создается управляемое и рациональное рыбное хозяйство.

Одним из существенных направлений при решении этой задачи является разработка методов управления развитием и созреванием половых желез рыб. Эти работы в настоящее время проводятся как в направлении изучения влияния различных экологических факторов на эти процессы (продолжительность фотопериода, температура и т. д.), так и путем применения методов гормональной стимуляции созревания половых желез.

На основании подробных и разносторонних исследований воспроизводительной системы рыб, выполненных в Ленинградском университете и в Лаборатории основ рыбоводства Главрыбвода Н. Л. Гербильским и его сотрудниками (Н. П. Вотинов, Б. Н. Казанский, П. Д. Кичко, И. И. Лапицкий, Г. М. Персов, В. З. Трусов, О. Б. Чернышов) был разработан метод гипофизарных инъекций (МГИ), широко применяемый для стимуляции созревания половых желез разных видов рыб (Гербильский, 1941). К этому времени были проведены некоторые экспериментальные эндокринологические работы с применением различных гормонов для стимуляции созревания половых желез низших позвоночных (Houssay, 1931; Pickford, Atz, 1957). В отличие от этих исследований при разработке МГИ были подробно изучены половые циклы и гаметогенез рыб с различной биологией размножения в сочетании с исследованиями гистофизиологии гипофиза и сезонных колебаний гонадотропной активности этого органа.

В близкие сроки независимо от работ, выполнявшихся в нашей стране, инъекции препарата гипофиза были применены в бразильском рыбоводстве для стимуляции созревания рыб (Ihering, 1935). Эти работы представляют большой интерес, в частности были получены важные данные о колебаниях гонадотропной активности гипофиза рыб на разных этапах полового цикла. Интересно, что как в нашей стране, так и в Бразилии при применении инъекций гипофиза для целей рыбоводства была использована одна и та же особенность гаметогенеза рыб. Полное окончание трофоплазматического роста ово-

цитов и завершение процессов сперматогенеза происходят у многих видов рыб не непосредственно перед нерестом, а задолго до перехода к размножению. Благодаря такой заблаговременной готовности половых желез производители способны перейти в нерестное состояние в максимально короткие сроки, как только появится комплекс условий, необходимых для размножения. Наличие этой важной адаптации позволяет в наиболее благоприятных условиях осуществиться размножению, причем развитие потомства при этом также протекает более благополучно. Введение препарата гипофиза рыбам с таким состоянием половых желез приводит к созреванию половых клеток, выходу спермы в выводные протоки семенника и овуляции.

В нашей стране после первых опытов, показавших возможность получения зрелых половых клеток в весенний период у корюшки (Гербильский, Каченко, 1937), МГИ стал широко и с успехом применяться на различных видах рыб, имеющих важное промысловое значение. В настоящее время метод гипофизарных инъекций является основой ряда отраслей промышленного рыбоводства — осетроводства, разведения рыб китайского фаунистического комплекса; он имеет большое значение в карповом хозяйстве, в разведении судака, щуки, хариуса и многих других видов рыб.

МГИ применяется либо с последующим отцеживанием икры на рыбоводных заводах, либо для стимуляции нереста в нерестовиках. Также применение МГИ, в частности, широко используется для разведения карпа в Югославии¹. МГИ с успехом применяется в рыбном хозяйстве пятнадцати различных стран. В частности, лишь благодаря применению этого метода растительоядные рыбы, родины которых является Юго-Восточная Азия, в настоящее время используются в рыбном хозяйстве двенадцати различных стран на разных континентах.

В настоящее время в Индии основным источником рыбной продукции является разведение ряда видов карповых рыб, которое также осуществляется с применением метода гипофизарных инъекций. Новое направление в рыбоводстве — разведение морских рыб — также связано с применением МГИ. Особенно широко эти работы проводятся с кефалью; начаты они и в нашей стране (Апекин, Тронина, 1972). Широкое развитие работ по акклиматизации рыб во многих случаях стало возможным благодаря применению метода гипофизарных инъекций. В США благодаря применению МГИ стала возможной интродукция полосатого окуня во многие озера и водохранилища; проводятся работы по разведению сома и других рыб (Atz, Pickford, 1959; Atz, 1973). При применении многократных инъекций очищенного гонадотропина лосося Е. М. Дональдсону удалось получить созревание самцов горбуши на год раньше, чем в природных условиях, сперма была использована для осеменения икры самок, созревших в природе (Funk, Donaldson, 1972; Donaldson, 1973).

Эта краткая и далеко не полная сводка свидетельствует о том, что благодаря применению МГИ рыбное хозяйство приобрело новый облик — появилась возможность в известной степени (наряду с использованием других биотехнических приемов и методов) управлять численностью и ареалом ценных промысловых рыб.

Однако в современных условиях нужны интенсивные исследования по дальнейшей разработке методов гормональной стимуляции половых желез рыб. Это объясняется необходимостью иметь методы управления разными этапами полового цикла, а не только переходом половых желез рыб из IV в V стадию зрелости; необходимость этих исследований

¹ Выражаю благодарность проф. И. Валпотичу (университет в Загребе) за предоставление ряда ценных данных по использованию метода гипофизарных инъекций в Югославии.

определяется также введением в рыбное хозяйство новых объектов и, кроме того, изменением состояния производителей ряда видов рыб в результате нарушения обычных условий миграций и размножения. Важной областью работы является усовершенствование биотехники гормональных воздействий и поиски препаратов, заменяющих гипофизы рыб и обладающих тем же воздействием на половые железы. Эти конкретные задачи, необходимые для практики рыбного хозяйства, способствуют и делают необходимыми теоретические исследования нейрогормональных механизмов размножения у рыб.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ НЕЙРОГОРМОНАЛЬНОЙ РЕГУЛЯЦИИ РАЗМНОЖЕНИЯ У РЫБ¹

Размножение является важнейшим этапом жизненного цикла, от которого зависит благополучие популяции и вида. Адаптационная пластичность в отношении размножения у рыб сочетается с высокой степенью консервативности наследования адаптаций, связанных с размножением. Значение этой консервативности состоит в том, что условия размножения должны находиться в полном соответствии с условиями, благоприятствующими выживанию потомства (Гербильский, 1956, 1966, 1967). Основное значение в качестве сигнальных раздражителей для перехода к размножению имеют продолжительность фотопериода и температура. Для перехода в нерестное состояние необходимы также дополнительные внешние стимулы — наличие субстрата для откладки икры, определенная скорость течения и т. д. Комплекс условий, необходимых для осуществления перехода в нерестное состояние, специфичен для вида. Сигналы о наличии комплекса этих внешних факторов через органы чувств поступают в высшие отделы ЦНС, анализируются и передаются в гипоталамус. Регулирующее влияние гипоталамуса распространяется на эндокринную систему с гипофизом в качестве центрального звена и затем передается гонадам, а также ряду других органов и тканей — мишеней, непосредственно участвующих в сложной перестройке организма в связи с осуществлением нереста. Эта схема была предложена Н. Л. Гербильским (1956) и в общих чертах используется и другими исследователями (Hoag, 1965; Fontaine, 1969; Баранникова, 1969).

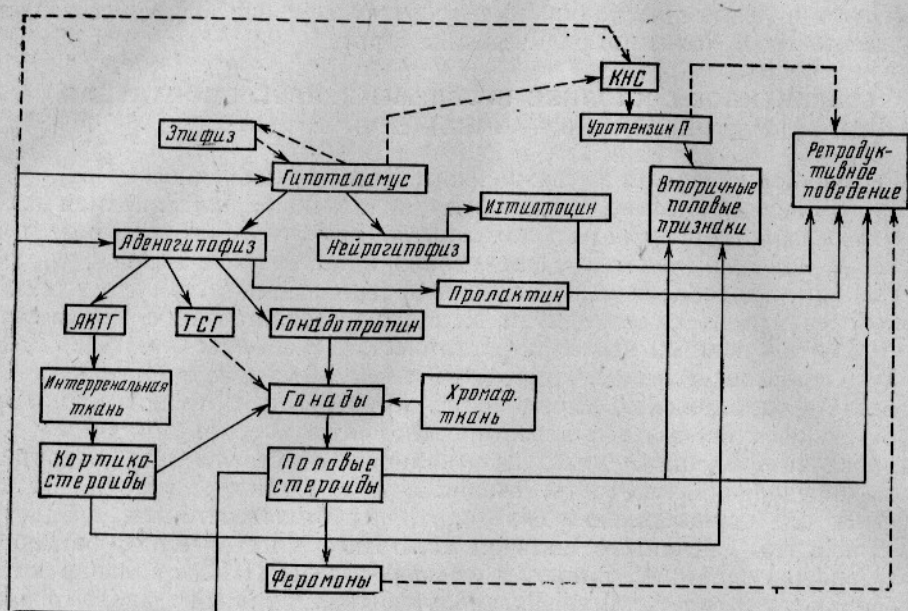
Таким образом, в регуляции размножения у рыб принимают участие различные гормоны и нейрогормоны, находящиеся в сложных взаимодействиях при осуществлении размножения.

Различные аспекты физиологии размножения рыб в последние годы рассмотрены в ряде обзорных работ (Hoag, 1965, 1969; Fontaine, 1969, 1972; Liley, 1969; Баранникова, 1969 и Гербильский, 1969; Donaldson, 1973). К настоящему времени далеко не в одинаковой степени изучено действие различных гормонов и их взаимодействие при регуляции размножения. Однако имеющиеся данные позволяют несколько дополнить предложенную ранее схему нейрогормональной регуляции размножения (см. рисунок).

В настоящее время на позвоночных различных классов показано физиологическое значение пептидных нейрогормонов, вырабатываемых в крупноклеточных ядрах гипоталамуса и аденогипофизотропных факторов, локализирующихся в базальном гипоталамусе. Установлено наличие в гипоталамусе двух систем — пептидергической и аминергической,

¹ Будут рассмотрены регуляторные механизмы перехода рыб в нерестное состояние и осуществления размножения, что необходимо в связи с проблемой управления ходом полового цикла. Другие этапы, также входящие в репродуктивный цикл, в частности миграции (Hoag, 1969), не будут рассматриваться в этой работе; функциональные основы миграций изложены в ряде предшествующих публикаций (Баранникова, 1965, 1968, 1972, 1975).

находящихся во взаимодействии. Рассмотрение этой проблемы выполнено в ряде сводок (Jorgensen, 1968; Поленов, 1968; Perks, 1969; Алешин, 1971; Dodd et al., 1971; Peter, 1973 и др.); в данной статье будут рассмотрены лишь данные, имеющие непосредственное отношение к выяснению роли гипоталамических факторов в контроле размножения у рыб.



Нейрогормональный контроль размножения у рыб (по Fontaine, 1969, с дополнениями).

В гипоталамусе рыб бесспорно доказано наличие фактора, стимулирующего функцию гонадотропных клеток аденогипофиза. При ауто-трансплантации гипофиза костистых (Ball et al., 1965; *Poecilia latipinna*, Johansen, 1967; *Sarassius auratus*, Olivereau, 1970, 1971; *Anguilla anguilla*) без связи с гипоталамусом наблюдались дегенеративные изменения в гонадотропных клетках гипофиза и происходила атрофия гонад. Экстракты гипоталамуса карпа в опытах *in vitro* приводят к выведению гонадотропинов из гипофиза того же вида (Breton et al., 1971). Гонадотропин релизинг-фактор (GRF) млекопитающих также стимулировал отдачу гонадотропного гормона из гипофиза карпа; с другой стороны, экстракты гипоталамуса карпа и форели *in vitro* также приводили к выведению гонадотропина из гипофиза овцы (Breton et al., 1972). Таким образом, показано отсутствие строгой зоологической специфичности GRF у рыб и млекопитающих и его наличие в гипоталамусе рыб.

Вопрос о локализации в гипоталамусе рыб фактора, стимулирующего функцию гонадотропных клеток гипофиза, представляет большой интерес. В ряде морфологических работ по нейросекреции было показано совпадение функциональной активности клеток латерального ядра (NH) у ряда видов костистых с периодом размножения. Это позволило высказать предположение об участии нейрогормонов латерального ядра в регуляции гонадотропной функции гипофиза (Поленов, 1950; Stahl, 1954, и др.). Роль латерального ядра в регуляции гонадотропной функции гипофиза особенно четко была продемонстрирована при разрушении различных областей гипоталамуса с прослеживанием эффекта

на гонадотропные клетки гипофиза и гонады. Дегенерация гонадотропных элементов гипофиза и атрофия гонад наблюдались после разрушения задней части латерального ядра (Peter, 1970, на *Carassius auratus*; Zambrano, 1971, на *Gillichthys mirabilis*). Латеральное ядро находится под контролем высших отделов ЦНС, установлено также аминергическое влияние на клетки Nlt (Sage, Bern, 1971).

Однако латеральное ядро существует только у костистых (и не у всех видов), у других групп рыб имеется только крупноклеточное преоптическое ядро, в котором, как показано, с применением фармакологических методов вырабатываются пептидные нейрогормоны [8 аргинин вазотоцин и 4-серин 8 изолейцин-окситоцин (ихтиотоцин или изотоцин)] (Follet, Heller, 1964; Perks, 1964). Вопрос о возможности выработки в этом ядре также и аденогипофизотропных факторов у рыб продолжает оставаться предметом дискуссии (Алешин, 1971).

В связи с этим большой интерес представляют приведенные выше данные о том, что фактор, стимулирующий функцию гонадотропных клеток в гипоталамусе рыб, близок к таковому млекопитающих, так как оба вещества дают аналогичный эффект как при применении на рыбах, так и при использовании для стимуляции выведения гонадотропинов в гипофизе млекопитающих. В то же время известно, что аденогипофизотропные факторы млекопитающих не являются продуктом крупноклеточных ядер гипоталамуса, а происходят из мелкоклеточных ядер базального гипоталамуса. Дальнейшее изучение гипоталамической регуляции аденогипофизарных функций у рыб с привлечением биохимических методов исследования представляет большой интерес для эволюционной эндокринологии.

В связи с осуществлением нереста у ряда видов рыб наблюдалась активация гипоталамо-нейрогипофизарной системы, выражающаяся в выведении гранул из клеток преоптического ядра (NPO), а также в отдельных случаях в снижении количества нейросекрета в нейрогипофизе (Ball, Baker, 1969; Perks, 1969; Peter, 1973). У самок *Fundulus heteroclitus* обнаружено снижение уровня ихтиотоцина в гипофизе после нереста (Sawyer, Pickford, 1963). У чавычи также было показано низкое содержание ихтиотоцина после нереста (Wilson, Smith, 1971). Однако не у всех рыб удалось установить аналогичный эффект (Ledegis, 1973). Некоторые фазы нерестового поведения были получены у *Fundulus heteroclitus* при введении нейрогипофизарных гормонов (Wielhelmi et al., 1955). Электрическая стимуляция области NPO у *Lepomis macrochirus* также вызывала появление нерестового поведения у этих рыб (Demski, Knigge, 1971). У медаки введение окситоцина приводило к откладке яиц (Egami, Ishii, 1969).

Таким образом, пептидный нейрогормон с окситотической активностью NPO рыб принимает участие в регуляции размножения (совместно с другими гормонами и нейрогормонами), влияя главным образом на осуществление нерестового поведения. Следует отметить, что значительные изменения в состоянии преоптико-гипофизарной системы происходят также в связи с осуществлением миграционного поведения у рыб (Баранникова, 1965, 1968, 1972, 1975).

Представляет большой интерес то, что во второй нейросекреторной системе — каудальной (КНС), изученной в нашей лаборатории, И. И. Саенко (1973) также обнаружены изменения, связанные с репродуктивной функцией. Овариэктомия *Clarias batrachus* приводит к увеличению размеров ядер нейросекреторных клеток; введение половых стероидов также меняет состояние КНС у этого вида (Dixit, 1971).

Из четырех уротензинов, выделенных в настоящее время из урофилов костистых, уротензин II известен как вещество пептидной природы, стимулирующее гладкую мускулатуру (Berlind, 1973). Уротензин II *in vitro* оказывает стимулирующее влияние на гладкую мускулатуру поло-

вых желез и их протоков у рыб (Berlind, 1972). Содержание уротензина II меняется на разных этапах полового цикла у *Catostomus commersoni*. Наиболее высоким содержанием отличаются урофизы от рыб перед нерестом; после нереста количество уротензина II резко падает (Lederis, 1973). Эти данные свидетельствуют о том, что нейрогормоны КНС, очевидно, во взаимодействии с рядом других гормонов и нейрогормонов также участвуют в регуляции размножения. Из других нейроэндокринных образований связь с регуляцией функции половых желез у рыб установлена для эпифиза, экстракты которого имеют антигонадотропное действие. Однако механизм влияния этих веществ и их взаимодействия с другими гормонами и нейрогормонами изучены мало; предполагается, что как эпифиз, так и КНС находятся под гипоталамическим контролем (Fontaine, 1969; Sage, Berg, 1971).

Под влиянием нейрогормонов в связи с осуществлением нереста значительные изменения происходят в аденогипофизе. Кроме наиболее подробно изученных явлений усиления функции гонадотропных клеток и выведения секрета, содержащего гонадотропин, из железы, наблюдается также усиление функциональной активности других клеток, связанных с продукцией АКТГ, ТСГ, пролактиноподобного гормона, а также клеток промежуточной доли гипофиза.

На рыбах различных таксономических групп показано значение гонадотропных и половых гормонов в регуляции герминативной и эндокринной ткани половых желез. Эти вопросы рассмотрены в ряде обзоров, в том числе и в настоящем сборнике (Hoag, 1956, 1966, 1969; Ball, Baker, 1969; Fontaine, 1969; Liley, 1969; Dodd, 1972; Баранникова, 1973 и наст. сб.; Donaldson, 1973, и др.). В период нереста резко возрастает количество гонадотропинов и половых гормонов в крови рыб, что свидетельствует об их интенсивном выведении в связи с необходимостью осуществления нереста.

Весьма велика роль гонадотропинов как стимуляторов синтеза стероидных гормонов в яичниках и семенниках. Половые стероиды имеют важное значение в развитии и созревании половых клеток: они определяют развитие вторичных половых признаков. Кроме этих влияний в последние годы установлены другие воздействия половых гормонов на процесс размножения. Стероиды в сочетании с другими гормонами и нейрогормонами определяют осуществление специфического для вида нерестового поведения; показано, что определенная иерархия, складывающаяся в популяциях рыб в связи с осуществлением размножения, также определяется половыми гормонами. Получены данные о значении половых желез в регуляции выработки феромонов — эктогормонов, играющих роль в синхронизации процесса размножения у самцов и самок, обеспечивающих видовую специфику процесса размножения и участвующих в регуляции плотности популяции (Fontaine, 1969; Фонтен, 1972).

Важную роль в размножении играет пролактиноподобный гормон гипофиза рыб. Этот гормон в сочетании с другими гормонами обеспечивает определенные фазы нерестового поведения и поведения, связанного с заботой о потомстве; весьма интересно влияние этого гормона (или пролактина млекопитающих) на мукоидные клетки кожных покровов рыб, секрет которых у ряда видов имеет значение для питания личинок (Blum, Fiedler, 1965; Baggerman, 1968; Hoag, 1969; Liley, 1969).

Для ряда видов рыб установлена важная роль кортикостероидов, вырабатываемых интерренальной тканью под воздействием АКТГ, в регуляции размножения. Введение кортикостероидов приводит к созреванию половых клеток у ряда рыб как интактных (Киршенблат, 1952, 1961), так и гипофизэктомированных (Sindararaj, Goswami, 1966). В опытах *in vitro* было получено созревание овоцитов и овуляция

у ряда видов (Goswami, Sundararaj, 1971; Donaldson, 1973); однако далеко не у всех рыб кортикостероиды дают такой эффект. Гиперактивность интерренальной ткани и резкое повышение содержания кортикостероидов (главным образом кортизона) во время и после нереста наблюдается у тихоокеанских лососей, являющихся моноциклическими формами и погибающими после нереста (Fageglund, 1967). В этом случае увеличение содержания кортикостероидов, очевидно, связано со стрессом; в результате этих изменений происходит гибель этих рыб. Иначе функционируют надпочечники при размножении у других рыб, являющихся полициклическими формами. Так, например, для осетра показано снижение функциональной активности интерренальной ткани и уменьшение содержания кортикостероидов в крови после нереста сравнительно с преднерестовым состоянием (Баранникова и др., 1974).

Краткое рассмотрение нейрогормональных механизмов размножения у рыб показывает, что в его осуществлении принимает участие большое число гормонов и нейрогормонов, действующих как синергисты, хотя в ряде случаев имеет место и антагонистический эффект. Различные звенья нейрогормональной регуляции связаны сложной системой обратных связей, отчасти отраженной на схеме (см. рисунок).

ОСНОВНЫЕ ЗАДАЧИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ МЕТОДОВ ГОРМОНАЛЬНОЙ СТИМУЛЯЦИИ СОЗРЕВАНИЯ РЫБ

В случае применения метода гипофизарных инъекций для стимуляции созревания рыб используется тот же гонадотропный гормон, который содержится в гипофизе, и при нересте, осуществляющемся в природных условиях, поступает из гипофиза в кровь и вызывает созревание половых клеток. Однако при нересте даже у рыб с единовременным икрометанием гонадотропный гормон выводится из гипофиза в течение определенного периода времени, в то время как при гипофизарной инъекции весь препарат вводится единовременно. Как показала практика рыбоводства, в большинстве случаев, несмотря на это отличие, можно получить хорошие результаты. Однако в ряде случаев однократные инъекции оказываются малоэффективными и необходимо многократное введение гормонального препарата для получения положительного результата. Это необходимо в тех случаях, когда не завершена поляризация овоцитов в половых железах рыб-реципиентов (например, у белого амура и толстолобика, у ряда осетровых), а также в тех случаях, когда общее состояние производителей несколько ухудшено и половые клетки в гонадах находятся на грани повреждения. В этих случаях применение повторных инъекций небольших доз препарата гипофиза дает значительно более хорошие результаты, нежели обычные однократные инъекции.

Большое значение имеет также достаточно точное дозирование вводимого гормонального препарата с учетом его биологической активности, так как гипердозировки могут приводить к снижению качества получаемых зрелых половых клеток, в особенности, если принять во внимание то, что при инъекциях вводится не очищенный препарат гонадотропина, а порошок ацетонированного гипофиза, в котором содержатся гормоны и нейрогормоны, которые не нужны непосредственно для созревания половых клеток, но неизбежно вызывают побочные эффекты (Баранникова и др., наст. сб.).

В связи с тем что расчет дозы вводимого препарата гипофиза, как правило, ведется обычно в весовых единицах (мг на 1 кг массы), нужно подчеркнуть, что гонадотропная активность гипофизов рыб одного вида значительно колеблется. Хорошо известны сезонные колебания гонадотропной активности, однако, кроме того, у ряда видов рыб существуют различия в гонадотропной активности гипофиза у самок и

самцов при заготовке желез в один и тот же период. Так, например, показано, что у самок карпа и сазана гонадотропная активность примерно в 2—3 раза выше, чем у самцов (Blanc, Abraham, 1968; Веригин, Makeeva, 1971). У других видов рыб, напротив, гонадотропная активность гипофиза самцов оказывается выше, чем у самок (Fontaine, Chauvel, 1961, данные для лосося). Между тем при заготовке препарата для гипофизарных инъекций обычно используются гипофизы без учета пола рыб доноров. Это может приводить наряду с другими причинами к значительным колебаниям гонадотропной активности препарата, полученного из гипофизов разных партий.

Приведенные данные свидетельствуют о необходимости стандартизации препарата для гипофизарных инъекций в отношении его гонадотропной активности. Очевидно, необходимо выполнить работы по очистке препарата гипофиза рыб. В Индии в практику рыборазведения введено употребление глицериновой вытяжки гипофизов рыб, что значительно упрощает работу и позволяет пользоваться препаратом с определенной гонадотропной активностью (Ibrahim, Chaudhuri, 1966).

Из материалов, изложенных выше, ясно, что гонадотропный гормон, вызывающий созревание половых клеток, выводится из гипофиза под влиянием гипоталамического релизинг-фактора (GRF). При этом в гипофизах рыб с половыми железами в IV стадии зрелости, как ясно показано на основании многочисленных исследований на многих видах рыб, гонадотропный гормон содержится в больших количествах и выводится при осуществлении естественного нереста. При гипофизарных инъекциях гонадотропный гормон гипофиза реципиента используется в очень небольшом количестве, основная часть гонадотропина остается в гипофизе, а созревание наступает за счет введенного препарата. В связи с изложенным одним из перспективных путей поиска является попытка использования гипоталамических релизинг-факторов с тем, чтобы стимулировать отдачу гонадотропного гормона, накопленного в гипофизе реципиента.

Одной из важных задач является также изучение возможности применения других гормональных препаратов, которые дают тот же эффект, что и гонадотропный гормон гипофиза.

Интересные данные получены в результате использования ряда гонадотропинов млекопитающих, однако положительные результаты удалось получить лишь на нескольких видах рыб (Баранникова, наст. сб.; Баранникова и др., наст. сб.).

В последние годы появились данные о возможности стимуляции созревания рыб (на примере *Carassius auratus*) путем введения кломифен цитрата (MRZ — 41). Золотой рыбке вводили кломифен цитрат в количестве 1—10 мг/г в течение четырех дней. Овуляция произошла у 90% рыб на четвертый день. Созревание овоцитов прошло нормально, о чем свидетельствует получение жизнеспособных личинок и мальков (Pandey, Hoar, 1972). Необходимо выполнить работы по испытанию этого препарата на рыбах других видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотренные данные отражают современное состояние проблемы гормональной регуляции полового цикла рыб. Имеющиеся в настоящее время методы гормональной стимуляции функции половых желез надежны и позволяют получать зрелые половые клетки у рыб разных видов с гонадами в IV стадии зрелости. Для управления ходом полового цикла и созреванием половых желез рыб в более широком диапазоне, очевидно, необходимо применять комбинированные воздействия — влияние экологических факторов (фотопериод, температура и др.) в сочетании с широким использованием гормональной стимуляции функции

половых желез. Комплексный подход к рассматриваемой проблеме приведет к дальнейшему развитию методов управления численностью и ареалом рыб.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Адреналовая железа у осетровых и ее изменения на разных этапах жизненного цикла. Тез. отчет. сессии ЦНИОРХ. Астрахань, 1974, с. 18—19. Авт.: И. А. Баранникова, Е. В. Васильева, В. П. Дюбин, И. В. Тренклер.
- Алешин Б. В. Гистофизиология гипоталамо-гипофизарной системы. М., «Медицина», 1971, 440 с.
- Апекин В. С., Тронева Т. М. Опыты по стимуляции созревания и нереста кефали (предварительные результаты). — «Гидробиол. журн.», 1972, т. 8, 1, с. 82—89.
- Баранникова И. А. Функциональные основы миграционного поведения анадромных рыб. — В кн.: Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения животных. М., 1965, с. 32—53.
- Баранникова И. А. Функциональные основы миграционного поведения проходных рыб. Докт. дисс. ЛГУ, Л., 1968, 412 с.
- 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—22.
- Баранникова И. А. Функциональные основы миграций осетровых. — В кн.: Осетровые и проблемы осетрового хозяйства. М., 1972, с. 180—205.
- Баранникова И. А. (Barannikova I. A.). Gonadotropic and Sex hormones and their effects in coldblooded vertebrates. *Compar. Pharmacology*, I.E.P.T., S. 85. Pergamon Press — Oxford, New—York, 1973, 685—711.
- Баранникова И. А. Функциональные основы миграций рыб. Л., «Наука», 1975, 210 с.
- Баранникова И. А. Гонадотропные и половые гормоны и их роль в регуляции функции воспроизводительной системы у пойкилотермных позвоночных. В настоящей сборнике, с. 34—54.
- Баранникова И. А., Гербильский Н. Л. (Barannikova I. A., Serbil'skii N. L.) *Endocrinological Basis of adaptations related to ecology in Fishes*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 1969, Suppl. 2, 227—237.
- Веригин Б. В., Макеева А. П. Опыт определения активности гипофизов. — «Вопр. ихтиол.» 1971, т. 11, № 6, с. 1014—1021.
- 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. 5—36.
- Гербильский Н. Л. Роль нервной системы в осуществлении процесса перехода организма рыбы в нерестное состояние. — «Труды Карело-Финского отделения АН СССР», 1956, вып. 5, с. 6—12.
- Гербильский Н. Л. Современное состояние вопроса о нейрогормональной регуляции полового цикла у рыб и биотехника гормональных воздействий в рыбоводстве применительно к растительноядным рыбам. Материалы VII сессии Смеш. комиссии по прим. соглаш. о рыбоводстве в водах Дуная. Киев, «Наукова Думка», 1966, с. 88—98.
- Гербильский Н. Л. Изучение функциональных основ внутривидовой эволюции в связи с проблемой численности и ареала в рыбном хозяйстве. *Вестн. ЛГУ*, 1967, т. 15, № 3, с. 5—21.
- Гербильский Н. Л., Кащенко Л. А. Влияние гипофиза на гонады у костистых. — «Бюлл. эксп. биол. мед.», 1937, т. 3, № 2, с.
- Киршенблат Я. Д. Действие стероидных гормонов на самок вьюна. — «ДАН СССР», 1952, т. 83, № 4, с. 629—632.
- Киршенблат Я. Д. Физиологический механизм регуляции процессов созревания ооцитов и овуляции у вьюна *Misgurnus fossilis* L. — «Вопр. ихтиол.», 1961, т. 1, вып. 1 (18), с. 166—193.
- Методы определения гонадотропной активности гипофизов рыб в связи с вопросом о стандартизации препарата для гипофизарных инъекций. В настоящей сборнике, с. 125—135. И. А. Баранникова, А. А. Боев, Е. В. Моисеева, Б. Г. Травкин.
- О возможности применения хорионического гонадотропина для стимуляции созревания рыб. В настоящей сборнике с. 136—143. И. А. Баранникова, А. А. Боев, И. И. Саенко, Б. Г. Травкин.
- Поленов А. Л. Морфология нейросекреторных клеток гипоталамуса и вопрос о связи этих клеток с гонадотропной функцией гипофиза у сазана и зеркального карпа. — «ДАН СССР», 1950, т. 73, № 5, с. 1025—1028.
- Поленов А. Л. Гипоталамическая нейросекреция. Л., «Наука», 1968, 159 с.
- Саенко И. И. Исследование каудальной нейросекреторной системы у Chondrostei и Teleostei. Автореф. канд. дисс. ЛГУ, 1973.

- Фонтен М. (Fontaine M.). Эндокринные железы и различные формы поведения рыб.—В кн.: Осетровые и проблемы осетрового хозяйства. М., 1972, с. 158—167.
- Atz J. M. Comments on «Reproductive endocrinology of fishes» by E. M. Donaldson. *Am. Zool.* 1973, 13, 3, 929—933.
- Atz J. W., Pickford G. E. The use of pituitary hormones in fish culture. *Endeavour.* 1959, 18, 125—129.
- Baggerman B. Hormonal control of fish behaviour. In «Perspectives of Endocrinology» Eds. E.J.W. Barrington. C. B. Jrgensen. Ac. Press, London and N.—V., ch. 6, 1968, 351—404.
- Ball J. N., Baker B. I. The pituitary gland: Anatomy and Histophysiology. In «Fish physiology», v. I, Eds. Hoar W. S., D. J. Randall. Acad. Press N.—Y., London, 1969, 1—112.
- Ball J. N., Olivereau M., Slicher A. M., Kallman K. D. Functional capacity of ectopic pituitary transplants in the teleost *Poecilia formosa*, with a comparative discussion on the transplanted pituitary. *Phil. Trans. Roy. Soc. London.* 1965, B, 249, 69—99.
- Berlind A. Teleost caudal neurosecretory system: sperm duct contraction induced by urophysial material. *J. Endocrinol.* 1972, 52, 567—574.
- Berlind A. Caudal neurosecretory system: A physiologist's view. *Am. Zool.* 1973, 13, 3, 757—771.
- Blanc N., Abraham M. Evaluation du pouvoir gonadotrope dans l'hypophyse de *Cyprinus carpio* et *Mugil cephalus*. *C. R. Acad.* 1968, D, 2, 67, H10, 958—962.
- Blum V., Fiedler K. Hormonal control of reproductive behaviour in some cichlid fish. *Gen. Comp. Endocrinol.* 1965, 5, 186—196.
- Bretton B. B., Jalabert R., Billard R., Weil C. Stimulation in vitro de la libération d'hormone gonadotrope hypophysaire par un facteur hypothalamique chez la carpe *Cyprinus carpio* L. *C. R. Hebd. Seances Acad. Sci.* 1971, 273, 2591—2594.
- Bretton B. C., Weil B., Jalabert B., Billard R. Activité réciproque des facteurs hypothalamiques de Bélier (*Ovis aries*) et de poissons téléostéens sur la sécrétion in vitro des hormones gonadotropes C—HG et LH respectivement par des hypophyses de Carpe et de Bélier. *C. R. Hebd. Seances Acad. Sci.* 1972, 274, 2530—2533.
- Demski, L. S., Knigge K. M. The telencephalon and hypothalamus of the bluegill (*Lepomis macrochirus*) evoked feeding, aggressive and reproductive behavior with representative frontal sections. *J. Comp. Neurol.* 1971, 143, 1—16.
- Dixit V. P. The karyometric response of caudal neurosecretory cells in *Clarias batrachus* to sex steroids. *Gen. Comp. Endocrinol.* 1971, 17, 561—563.
- Dodd J. M. Ovarian control in cyclostomes and elasmobranchs. *Am. Zool.* 1972, 12, 325—339.
- Dodd J. M., Follet B. K., Sharp P. J. Hypothalamic control of pituitary function in submammalian vertebrates. *Advan. Comp. Physiol. Biochem.* 1971, 4, 113—223.
- Donaldson E. M. Reproductive endocrinology of fishes. *Am. Zool.* 1973, 13, 3, 909—929.
- Egami N., Ishii S. Hypophyseal control of reproductive functions in teleost fishes. *Gen. Comp. Endocrinol.* 1962, Suppl. I, 248—253.
- Fagerlund U. H. M. Plasma cortisol concentration in relation to stress in adult sockeye salmon during the freshwater stage of their life cycle. *Gen. Comp. Endocrinol.* 1967, 8, 197—207.
- Follett B. K., Heller H. The neurohypophysial hormones of bony fishes and cyclostomes. *J. Physiol. (London)*, 1964, 172, 74—91.
- Fontaine M. Contrôle endocrinien de la reproduction les Poissons Téléostéus. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 1969, 17, 611—624.
- Fontaine M., Chauvel M. Evaluation du pouvoir gonadotrope de l'hypophyse des poissons téléostéens et en particulier du *Salmo salar* L. à diversés étapes de son développement et ses migrations (Estimation of the gonadotrophic potency of the hypophysis of teleostean fishes, especially *Salmo salar* L. at different stages of its development and migrations *C. R. Acad. Sci. Paris*, 1961, 252 (6), 822—825.
- Funk J. D., Donaldson E. M. Induction of precocious sexual maturity in male pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). *Can. J. Zool.* 1972, 50.
- Goswami S. V., Sundararaj B. I. In vitro maturation and ovulation of oocytes of the catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch): effects of mammalian hypophysal hormones, catfish pituitary homogenats, steroid precursors and metabolites, and gonadal and adrenocortical steroids. *J. Exp. Zool.*, 1971, 178, 467—478.
- 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». V. I, London and Washington, 1966, 242—294.

- Hoar W. S. Reproduction. In «Fish Physiology», V. 3, Academ. Press. N.Y. and L. 1969, 1—73.
- Houssay B. A. Action sexuelle de l'hypophyse sur les poissons et les reptiles. C. R. Soc. Biol., 1931, 106, 377—378.
- Ibranim K. H., Chaudhuri H. Preservation of Fish Pituitary extract in glycerine for induced breeding of Fish. Ind J. Exp. Biol., 1966, v. 4, w. 4, 249—251.
- Ihering von, Die Wirkung von Hypophyseninjektion auf den Laichakt von Fischen. Zool. Anz. 1935, III, 273—279.
- Johansen P. H. The role of the pituitary in the resistance of the goldfish (*Carassius auratus* L.) to a high temperature. Can. J. Zool. 1967, 45, 329—349.
- Jorgensen B. S. Central nervous control of adenohipophysial functions, pp. 469—543. In: Perspectives in Endocrinology. 1968.
- Lederis K. Current studies on urotensins. Am. Zool. 1973, 13, 3, 771—775.
- Liley N. R. Hormones and reproductive behavior in fishes. In «Fish Physiology», 3, Academ. Press, N. Y. 1969, 73—117.
- Olfvereau M. Cytologie de l'hypophyse autotransplantée chez l'Anguille. Comparaison avec celle de *Poecilia*. Colloq. Int. Centre Nat. Rech. Sci., 1970, 927, 251—260.
- Oliveroau M. Structure histologique de quelques glands endocrines de l'anguille après autotransplantation de l'hypophyse. Acta Zool. 1971, 52, 69—83.
- Pandey S., Hoar W. S. Induction of ovulation in goldfish by clomiphene citrate. Can. J. Zool. 1972, 50, N 12, 1679—1680.
- Perks A. M. The neurohypophysis. In. «Fish Physiology», 1969, 1, Acad. Press N. Y., L. 112—207.
- Peter R. E. Hypothalamic control of thyroid gland activity and gonadal activity in the goldfish *Carassius auratus*. Gen. Comp. Endocrinol. 1970, 14, 334—356.
- Peter R. E. Neuroendocrinology of teleosts. Am. Zool. 1973, 13, 3, 743—756.
- Pickford G. E., Atz J. W. The physiology of the pituitary gland of fishes. New York., 1957, p. 613.
- Sage M., Bern H. A. Cytophysiology of the teleost pituitary. Int. Rev. Cytol. 1971, 31, 339—376.
- Sawyer W. N., Pickford G. E. Neurophyseal principles of *Fundulus heteroclitus*. Gen. Comp. Endocrinol. 1963, 3, 439—445.
- Stahl A. Sur les relations entre l'activité neurosécrétoire du noyau latéral du tuber et la gonado-stimulation chez les poissons mugilides. Compt. Rend. Acad. Sci. 1954, 239, 25, 1855—1857.
- Sundararaj B. I., Goswami S. V. Effects of mammalian hypophysial hormones, placental gonadotropins, gonadal hormones and adrenal corticosteroids on ovulation and spawning in hypophysectomized catfish *Heteropneustes fossilis*. (Bloch). J. Exp. Zool. 1966, 161, 287—296.
- Wilhelmi A. E., Picford G. E., Sawyer W. H. Initiation of the spawning reflex response in *Fundulus* by the administration of fish and mammalian neurohypophysial preparations and synthetic oxytocin. Endocrinology, 1955, 57, 243—252.
- Wilson W., Smith M. Changes in oxytocic activity of the hypophysis during sexual maturation in Pacific salmon. *Oncorhynchus tshawytscha*. Gen. Comp. Endocrinol. 1971, 16, 2, 395—397.
- Zambrano D. The nucleus lateralis tuberis system of the Goboid fish *Gillichthys mirabilis* III. Functional modification of the neurones and gonadotropic cells. Gen. Comp. Endocrinol. 1971, 17, 164—182.

Hormonal regulation of reproduction and the question of stimulation of fish gonads maturation in connection with the problems of the fishing industry

I. A. Barannikova

SUMMARY

The significance of the method of hypophyseal injections elaborated by professor N. L. Gerbilsii for the fish industry of the Soviet Union and other countries is considered. On basis of contemporary data the scheme of interaction of different hormones and neurohormones in the process of regulation of the gonads function and reproduction of fishes is given. The perspectives of future development of the methods of hormonal stimulation of fish maturation are discussed. The necessity of further elaboration of biotechnics of hormonal treatment in fish culture is underlined.