

УДК 597—114:597.442

**ГИПОФИЗАРНО-ОВАРИАЛЬНЫЕ ВЗАИМОСВЯЗИ
У ОСЕТРОВЫХ ПРИ НОРМАЛЬНОМ ПОЛОВОМ ЦИКЛЕ
И ПРИ ЕГО НАРУШЕНИЯХ**

И. А. БАРАННИКОВА

В эндокринной регуляции функции воспроизводительной системы рыб существует много неясных вопросов. К ним относятся важный вопрос о числе гонадотропинов в гипофизе низших позвоночных, проблема взаимодействия гонадотропных гормонов и половых стероидов в процессе регуляции развития и созревания половых клеток и ряд других (Баранникова, наст. сб.). Подавляющее большинство работ в этом направлении выполнено на костистых. В настоящей работе на примере осетра (хрящевые ганоиды) рассматривается функция гонадотропных элементов аденогипофиза на разных этапах полового цикла самок. На основании предыдущих работ, выполненных на севрюге и осетре, были получены данные об изменениях в состоянии базофильных (гонадотропных) элементов аденогипофиза в связи с осуществлением нереста и о значительном снижении гонадотропной активности гипофиза этих рыб после нереста (Баранникова, 1949, 1955, 1969).

В меньшей степени изучено состояние гипофиза у осетровых на более ранних этапах полового цикла в период протоплазматического и трофоплазматического роста овоцитов. Между тем эти данные нужны, в частности, для обсуждения вопроса о числе гонадотропных гормонов в гипофизе хрящевых ганоидов.

Для выяснения механизма взаимодействия гормонов гипофиза и гонад представляется интерес изучение гипофиза у рыб с нарушениями функции половых желез. Эти явления особенно значительно выражены у осетровых в результате нарушения условий миграций и размножения, имеющих место в настоящее время в связи с развитием гидростроительства (Фалеева, 1965, 1967; Баранникова, 1967, 1968, 1970). В наиболее полной форме явление тотальной атрезии яйцевых фолликулов наблюдается у самок осетровых с половыми железами в IV стадии зрелости (содержащими овоциты дефинитивных размеров) при невозможности осуществления размножения после наступления нерестовых температур, из-за отсутствия всего комплекса условий, необходимых для перехода в нерестное состояние (Гербильский, 1956). Изменения, происходящие при этом в яичниках осетровых (главным образом на примере стерляди), были изучены Т. И. Фалеевой (Фалеева, 1965, 1971) на осетре, севрюге и белуге; были описаны также нарушения функции половых желез и получены данные о состоянии клеток вентральной зоны передней доли гипофиза в отдельные периоды этого процесса (Баранникова, 1955, 1965, 1968).

Вопрос о состоянии гонадотропных элементов гипофиза при различных нарушениях функции половых желез у рыб изучен сравнительно мало. Между тем эти данные очень интересны для выяснения характера взаимодействия между яичником и гипофизом. Из работ, выполненных на низших позвоночных, представляют интерес данные Hobson и Townsen, показавших, что после кастрации у самок и самцов *Xenopus laevis* возрастает гонадотропная активность гипофиза (Bagg, 1968). На самках *Nectophrygnoides occidentalis* (Angel) показаны изменения в гонадотропных клетках гипофиза после овариэктомии. При проведении этой операции после родов наблюдается гипертрофия и вакуолизация гонадотропных клеток, исчезает зернистость цитоплазмы (Zuber — Vogeli, Xavier, 1972, 1973). Однако удаление яичника или нарушение его нормальной функции при атрезии яйцевых фолликулов, несомненно, вызывает различные изменения в эндокринной регуляции организма этих животных.

Среди немногочисленных работ, выполненных в этом плане на костистых рыбах, представляют интерес данные о снижении количества цианофильных клеток в гипофизе плотвы в результате паразитарного поражения гонад (Kerr, 1948). У золотой рыбки отмечено уменьшение числа базофилов при дегенерации икры (Beach, 1959). У ерша описаны изменения гонадотропных клеток гипофиза при нарушении нормальной функции яичников и высказывается предположение о том, что причиной повреждения овоцитов является торможение выведения гонадотропного гормона (Фалеева, наст. сб.).

Интересные изменения в состоянии гонадотропных элементов гипофиза сайки (сем. Gadidae) обнаружены О. Л. Христофоровым при угасании функции половых желез этих рыб с возрастом (Христофоров, наст. сб.). У особей *Fugu piphobles* старших возрастных групп описано присутствие в гипофизе двух необычных типов железистых клеток (Chiba, Нопта, 1973).

В настоящей работе рассматриваются изменения состояния гонадотропных элементов и гонадотропной активности гипофиза при осуществлении процесса атрезии овариальных фолликулов у осетров.

Материал для исследования был собран главным образом на Волге в различных пунктах (дельта, среднее течение) и в Северном Каспии в разные сезоны. Гипофиз и гонады фиксировали в жидкости Буэна. Срезы гипофиза окрашивали азаном по Гейденгайну, паральдегид-фуксином по Гомори-Габу с докраской азокармином, выполняли PAS-реакцию. Яичники окрашивали азаном по Гейденгайну и железным гематоксилином по Гейденгайну. Кроме гистологических фиксаций производили ацетонирование гипофизов для определения их гонадотропной активности, которое было выполнено на самках вьюна и на самцах лягушки (реакция спермиации).

Для оценки функционального состояния гонадотропных клеток гипофиза измеряли число ядер на стандартную площадь передней доли ($10\,000\text{ мкм}^2$), проводили kariometriю и определяли объем ядер. Для каждого гипофиза измеряли по 100 ядер клеток вентральной зоны передней доли на срезах, выполненных на разных уровнях. Материал обработан статистически¹.

¹ Автор выражает благодарность Е. Н. Артюхину, Е. И. Егельскому, Е. А. Пеньковой за помощь в сборе материала, М. В. Шведовой за помощь в изготовлении препаратов. Тестирование гипофизов выполнено А. А. Боевым и Б. Г. Травкиным, за что автор также выражает им свою признательность.

ИЗМЕНЕНИЯ ГОНАДОТРОПНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ПЕРЕДНЕЙ (ДИСТАЛЬНОЙ) ДОЛИ ГИПОФИЗА САМОК ОСЕТРА ПРИ НОРМАЛЬНОМ ОСУЩЕСТВЛЕНИИ ПОЛОВОГО ЦИКЛА

В передней доле гипофиза самок осетра с половыми железами во II стадии зрелости (Северный Каспий), содержащими овоциты периода протоплазматического роста и половые клетки более ранних фаз развития, отсутствуют крупные базофильные клетки, столь характерные для гипофизов рыб, близких к переходу в нерестное состояние.

На периферии вентральной зоны и в области назального участка обнаруживаются клетки с АФ-положительными включениями в цитоплазме, которые, очевидно, являются тиреотропными элементами. В остальной части вентральной зоны и в дорзальной зоне преобладают мелкие клетки; цитоплазма их при применявшихся методах окрашивается слабо, включения, как правило, отсутствуют. В межклеточных пространствах встречается в небольшом количестве PAS-положительный материал. Ядра клеток среднего размера, преимущественно округлой формы с одним, реже с двумя ядрышками (табл. 1). Попытка определить гонадотропную активность при применении обычных тест-объектов, четко реагирующих на гонадотропин, вызывающий мейоз и овуляцию, при использовании гипофизов осетров с половыми железами во II стадии зрелости (самки и самцы) показало, что положительный эффект можно получить лишь при увеличении обычно применяемой дозы в 70—75 раз. В этом случае нельзя быть уверенным, что полученный эффект является специфическим действием гонадотропина, так как с тканью ацетонированных гипофизов в чрезвычайно высоких дозах были введены все остальные гормоны и нейrogормоны, также содержащиеся в гипофизе.

Таблица 1

Характеристика половых желез, гонадотропных клеток дистальной доли и гонадотропной активности гипофиза у самок осетра на разных этапах полового цикла

Состояние половых желез, сезон	Гонадосоматический индекс, %	Объем ядра гонадотропных клеток, мкм	Число ядер гонадотропных клеток на стандартной площади 10000 мкм ²	Гонадотропная активность в Л. Е* в 1 мг ацетонированного гипофиза
I II стадия зрелости, море, июнь	1,93	193 ± 2,85 (5)**	90	
II III стадия зрелости, июнь, низовья реки, начало миграции	8	166 ± 2,40 (5)	67	2
III IV стадия зрелости перед нерестом, май, дельта реки	22	268 ± 2,70 (5)	43	5
IV VI стадия зрелости вскоре после нереста, май, дельта реки	0,7	154 ± 2,77 (5)	94	0,5

* Гонадотропная активность определялась по реакции спермиации самцов лягушек и выражалась в лягушачьих единицах Л. Е. Положительный эффект был получен при введении 14—16 мг ацетонированного гипофиза (объяснение в тексте). При различных комбинациях сравнения I и II, I и III, I и IV, III и IV различия достоверны при $P < 0,001$.

** В скобках — число экземпляров.

В существенно ином состоянии находится дистальная доля гипофиза у самок осетра, в половых железах которых происходит процесс вителлогенеза (III стадия зрелости, начало анадромной миграции, дельта Волги). Размеры гонадотропных клеток в вентральной и дорзальной зонах у этих рыб существенно больше, чем у осетров с гонадами во II стадии зрелости, это преимущественно базофильные клетки; в цитоплазме обнаруживаются гранулы и глыбки, дающие PAS-положительную реакцию. По сравнению с предыдущим состоянием ядра клеток имеют несколько меньшие размеры. В эпителиальных тяжах в довольно большом количестве встречается PAS-положительный секрет.

Усиление морфологических проявлений секреторной функции гонадотропных элементов согласуется с повышением гонадотропной активности гипофизов самок, в гонадах которых происходит трофоплазматический рост овоцитов (см. табл. 1).

Наибольших размеров достигают базофильные клетки и их ядра у самок в преднерестовом состоянии (рис. 1); в яичниках таких рыб старшая генерация половых клеток представлена овоцитами дефинитивных размеров (IV стадия зрелости); гонадотропная активность препарата гипофиза этих рыб наиболее высока (см. табл. 1).

При подготовке к переходу в нерестовое состояние и при осуществлении икрометания из гипофиза выводятся большие количества накопленного в предшествующий период секрета, содержащего гонадотропный гормон.

У осетровых, характеризующихся единовременным икрометанием, после нереста в гипофизе почти не остается базофильных клеточных элементов и PAS-положительных скоплений секрета. Ядра мелких хромофобных клеток, преобладающих в вентральной и дорзальной зонах дистальной зоны в этот период, имеют минимальные размеры по сравнению со всеми предшествующими периодами полового цикла; резкое снижается гонадотропная активность гипофизов этих рыб (см. табл. 1).

Представляет интерес полное (или почти полное) отсутствие гонадотропной активности гипофиза у рыб, в половых железах которых идет процесс протоплазматического роста овоцитов. Очевидно, этот период развития овоцитов происходит сравнительно автономно или для его осуществления требуется весьма незначительное количество гонадотропного гормона, необходимого для завершения оогенеза. Существенно, что после гипофизэктомии овоциты в таком состоянии сохраняются неповрежденными (костистые); можно получить дальнейшее развитие овоцитов протоплазматического роста, вводя гипофизэктомированным особям гонадотропины рыб. В то же время после гипофизэктомии прекращаются овогонимальные митозы и подвергаются атрезии все овоциты, содержащие желток (Yamazaki, 1965; Barr, 1968).

Согласно нашим данным, в период вителлогенеза значительно возрастает гонадотропная активность гипофиза самок осетра, хотя и не достигает еще весьма высоких показателей, характерных для периода завершения трофоплазматического роста овоцитов. Эти данные

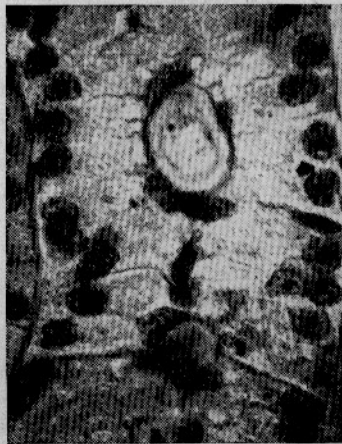


Рис. 1. Участок вентральной зоны дистальной доли гипофиза самки осетра с половыми железами в IV стадии зрелости в преднерестовом состоянии. Тяжи состоят из высоких базофильных клеток, имеются интерцеллюлярные скопления секрета. Дельта Волги май, начало анадромной миграции (фиксация Буэн, окраска азан по Гейденгайну). Ув. 850.

свидетельствуют в пользу гипотезы о наличии у рыб одного гонадотропного гормона с широкой сферой действия.

ИЗМЕНЕНИЯ ГОНАДОТРОПНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ПЕРЕДНЕЙ (ДИСТАЛЬНОЙ) ДОЛИ ГИПОФИЗА САМОК ОСЕТРА НА РАЗНЫХ ФАЗАХ ПРОЦЕССА ТОТАЛЬНОЙ АТРЕЗИИ ОВАРИАЛЬНЫХ Фолликулов

При первых морфологических проявлениях процесса дегенерации овоцитов, завершивших трофоплазматический рост (рис. 2) (разрушение оболочки овоцитов, начало фагоцитоза желтка клетками фолликулярного эпителия), наблюдаются значительные изменения в состоянии клеток, вырабатывающих гонадотропный гормон. Размеры клеток и их ядер существенно и достоверно увеличиваются по сравнению с этими показателями для рыб в преднерестном состоянии с половыми железами в IV стадии зрелости (табл. 2, рис. 3). Следует отметить, что

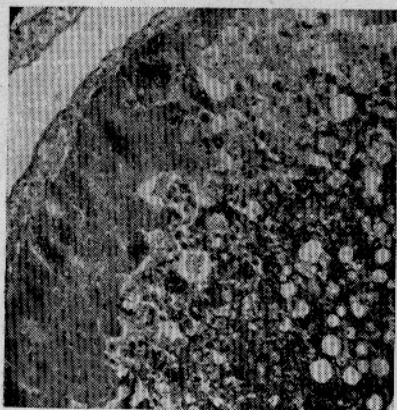


Рис. 2. Начало процесса атрезии овариальных фолликулов (разрушение оболочки, начало фагоцитоза желтка) в яичнике самки осетра. Дельта Волги, июнь (фиксация Буэн, окраска азан по Гейденгайну). Ув. 35.



Рис. 3. Участок вентральной зоны дистальной доли гипофиза той же самки осетра с начальной тотальной атрезией яйцевых фолликулов. Тяжи состоят из крупных базофильных клеток. Дельта Волги, июнь (фиксация Буэн, окраска азан по Гейденгайну). Ув. 850.

при нормальном осуществлении полового цикла в гипофизе самок осетра с половыми железами в IV стадии зрелости перед нерестом никогда не удавалось наблюдать таких крупных клеток и их ядер в дистальной доле. В этот период грануляция цитоплазмы в некоторых клетках значительно усилена, хотя большая часть клеток в этом отношении не отличается от обычного состояния.

При дальнейшем развитии процесса дегенерации овоцитов происходит интенсивный фагоцитоз желтка клетками фолликулярного эпителия, в результате чего их высота значительно возрастает (рис. 4). При дальнейшей резорбции желтка атретические фолликулы значительно уменьшаются в размерах и снижается гонадосоматический индекс (см. табл. 2). Базофильные железистые элементы в дистальной доле этих рыб значительно отличаются от предыдущего состояния. Размеры клеток и их ядер несколько уменьшаются как по сравнению с периодом начала дегенеративных изменений, так и по сравнению с исходным

состоянием (нормальная функция яичника, овоциты дефинитивных размеров) (см. табл. 2).

Таблица 2

Характеристика половых желез и гонадотропных клеток передней (дистальной) доли гипофиза самок осетра в преднерестном состоянии и при нарушении функции яичников

Состояние половых желез	Гонадосоматический, индекс, %	Диаметр овоцитов, мкм	Объем ядра гонадотропных клеток, мкм ³	Число ядер гонадотропных клеток на стандартной площади
I				
IV стадии зрелости перед нерестом. Нормальное состояние	19—24	210—230	268 ± 2,7 (5)	43
II				
Начало атрезии овариальных фолликулов. Разрушение оболочки овоцита начало фагоцитоза желтка	18—20	170—200	292 ± 3,69 (5)	38
III				
Резорбция желтка	8—10	70—120	231 ± 4,28 (4)	54
IV				
Резорбция жира	4—6	30—60	201 ± 3,28 (5)	68
V				
Конец атрезии; скопления меланина	0,8—1,5	5—25	123 ± 3,37 (2)	84

Примечания: 1. При сравнении I со II, II с III, III с IV, IV с V различия достоверны при $P < 0,001$. 2. В скобках — число экземпляров.

В клетках обнаруживается большое количество глыбок и гранул, часто заполняющих всю цитоплазму. Часть глыбок окрашивается азаном по Гейденгайну в красный цвет, значительная часть гранул PAS-положительны. Характерной чертой гонадотропных клеток в этот период является также то, что в большинстве случаев ядра имеют очень правильную округлую форму. Ядра обычной овальной формы сравнительно редки.

После завершения резорбции желтка происходит резорбция жира (рис. 5). Эта фаза резорбции в яичниках осетра наиболее продолжительна (до нескольких месяцев). В течение этого периода продолжают изменяться как в половых железах (уменьшаются размеры атретических фолликулов, происходит гибель части фолликулярных клеток), так и в аденогипофизе (см. табл. 2). Размеры гонадотропных клеток и их ядер продолжают уменьшаться, что, очевидно, свидетельствует о дальнейшем подавлении их функции. В цитоплазме продолжают выявляться четкие гранулы, однако появляются также клетки с очень небольшим количеством цитоплазмы, лишенной гранул (рис. 6). В железах у нескольких особей в этот период были обнаружены митозы в зоне расположения гонадотропных клеток. Представляет интерес, что ядра клеток лишь в отдельных случаях характеризуются правильной формой, столь характерной для клеток в предыдущем состоянии.

В период завершения резорбции жира в атретических фолликулах, в вентральной зоне передней доли гипофиза этих осетров ядра клеток имеют неправильную форму, часто встречаются как бы сплюснутые

ядра, ядра подковообразной формы. Такие картины не удается наблюдать при нормальном секреторном цикле железистых клеток передней доли. В дистальной доле гипофиза рыб, где процесс дегенеративных изменений близок к концу (наблюдаются лишь скопления клеток, заполненных меланином на месте атретических фолликулов), продолжают преобладать очень мелкие ядра неправильной формы; цитоплазма

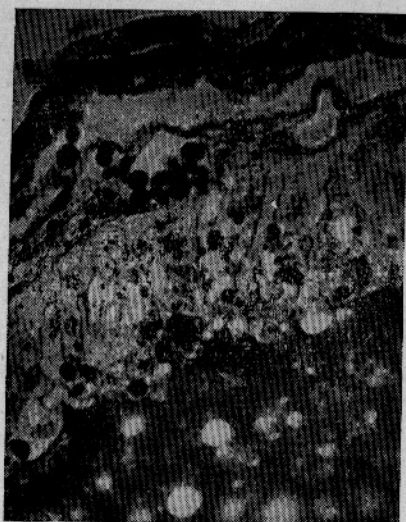


Рис. 4. Участок овоцита осетра в фазе фагоцитоза желтка. Высота фолликулярных клеток резко увеличена, в цитоплазме видны глыбки желтка. Дельта Волги, июнь (фиксация Буэн, окраска азан по Гейденгайну). Ув. 280.

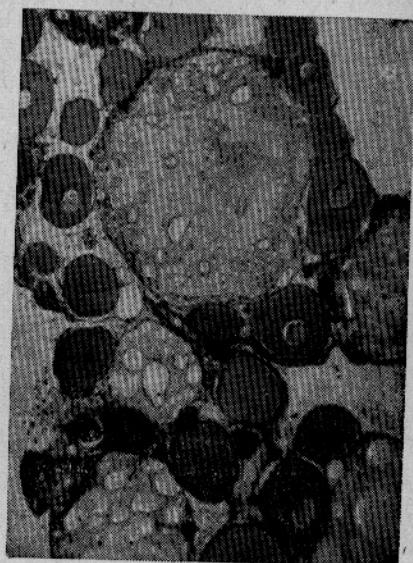


Рис. 5. Яичник осетра с картинами атрезии (фаза резорбции жира). Овоциты периода протоплазматического роста в нормальном состоянии. Дельта Волги, июль (фиксация Буэн, окраска азан по Гейденгайну). Ув. 160.

скудна, не содержит гранул. Размеры клеток и их ядер значительно уменьшены (рис. 7) (см. табл. 2); столь мелкие ядра никогда не были обнаружены в гипофизах самок осетра при нормальном осуществлении полового цикла. Даже у рыб, недавно отнерестившихся, ядра хромобных элементов в этой части железы несколько крупнее (см. табл. 1). На протяжении всей вентральной зоны почти не удается обнаружить ядер правильной округлой формы; преобладают сплюснутые, подковообразной формы ядра. Следует отметить, что у этих особей со следами давно прошедшей атрезии старшая генерация половых клеток в яичниках представлена овоцитами периода протоплазматического роста. Гонады, характеризующиеся наличием овоцитов старшей генерации в таком состоянии (II стадия зрелости), обычно встречаются у осетров в период нагула в море. Однако у этих рыб при нормальном осуществлении полового цикла в передней доле гипофиза никогда не наблюдались картины, описанные в гипофизах особей со следами прошедшей дегенерации овоцитов. Размеры ядер гонадотропных клеток значительно больше у рыб, нормально осуществляющих половой цикл, несмотря на то, что старшая генерация овоцитов в яичниках у них и у рыб, переживших процесс атрезии овариальных фолликулов, находится в близком состоянии.

Эти данные свидетельствуют о том, что осуществление следующей волн гаметогенеза, происходящей под влиянием гонадотропинов гипофиза, у рыб, в половых железах которых произошла тотальная атрезия

яйцевых фолликулов, по-видимому, будет задержано, так как требуется время для восстановления нормальной функции гонадотропных элементов аденогипофиза этих рыб.

Приведенные данные гистологического анализа свидетельствуют о значительных изменениях секреторной функции гонадотропных элементов аденогипофиза у осетров с нарушениями нормальной функции половых желез. Можно полагать, что отсутствие условий, необходимых

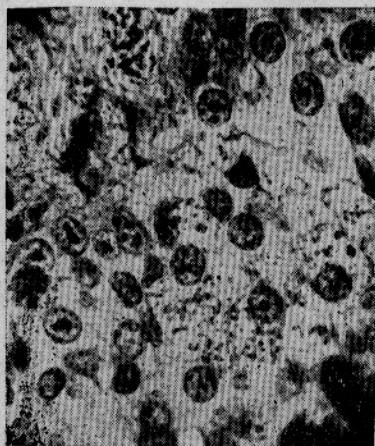


Рис. 6. Участок вентральной зоны дистальной доли гипофиза той же самки осетра. Грубые грануляции в цитоплазме, нарушения нормальной структуры железистой паренхимы. Дельта Волги, июль (фиксация Буэн, окраска азан по Гейденгайну). Ув. 850.

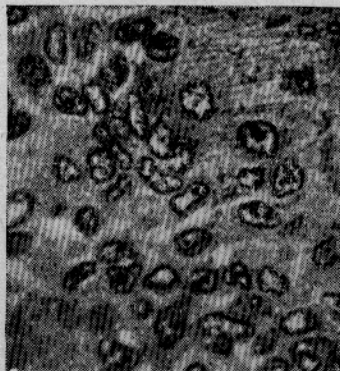


Рис. 7. Участок вентральной зоны дистальной доли гипофиза самки осетра, в гонадах которой наблюдаются следы давно прошедшей резорбции. Цитоплазма лишена включений, границы клеток не видны, ядра неправильной формы. Дельта Волги, июнь (фиксация Буэн, окраска азан по Гейденгайну).

для осуществления размножения, приводит к дисгармонии в системе коррелятов, регулирующей функцию воспроизводительной системы; соответствующие сигналы через ЦНС поступают в гипоталамус и затем в гипофиз. В результате изменяется функция гонадотропных клеток. В самом начале процесса повреждения овоцитов это выражается, как было показано, в увеличении размеров клеток и их ядер, что по-видимому, можно объяснить торможением выведения гонадотропного гормона. Возможно, что недостаточный уровень гонадотропина в крови приводит к начальному повреждению овоцитов, завершивших трофоплазматический рост и близких к периоду созревания. Известно, что при приближении нереста в крови рыб повышается содержание гонадотропинов (Сgrim et al., 1973). Отсутствие необходимого в период созревания овоцитов высокого уровня гонадотропинов в крови, по-видимому, является причиной повреждения овоцитов.

Представляет интерес тот факт, что у осетровых при нарушении функции половых желез в преднерестовый период атрезии подвергаются лишь овоциты, содержащие желток, в то время как овоциты протсеплазматического роста, как и после гипофизэктомии (Yamazaki, 1965 — на примере золотой рыбки), остаются неповрежденными. Эти клетки являются источником для осуществления следующей волны гаметогенеза после завершения дегенеративных процессов в гонадах и гипофизе этих рыб. В дальнейшем в клетках, вырабатывающих гонадотропный гормон, в гипофизе самок осетра происходит аккумуляция

грубых гранул в цитоплазме, размеры клеток и их ядер уменьшаются. Это происходит, по-видимому, в результате продолжающейся задержки секрета в клетках и нарушения их нормальной функции. В процессе резорбции желтка и жира в яичниках осетровых основная роль принадлежит клеткам фолликулярного эпителия. В настоящее время хорошо известно их мультифункциональное значение (Фалеева, 1965, 1967).

В связи с рассматриваемым вопросом следует отметить, что локализация стероидогенной функции в этих клетках у костистых и амфибий хорошо обоснована (Вагг, 1968). На амфибиях и хрящевых ганоидах показано, что влияние гонадотропинов на овоциты опосредуется фолликулом, так как в его клетках под действием гонадотропинов образуется прогестероноподобное вещество, влияющее на переход к мейозу (Детлаф и др., 1968). Можно полагать, что при включении клеток фолликулярного эпителия в процесс фагоцитоза желтка нарушаются другие функции этих клеток, в частности способность к синтезу стероидов. Значительная часть фолликулярных клеток гибнет в процессе резорбции жира (Фалеева, 1971). Действительно, у костистых в атретических фолликулах не удалось обнаружить активности 3β -гидроксистероид дегидрогеназы, что свидетельствует об отсутствии синтеза стероидов в этих образованиях (Вагг, 1968). Эти данные свидетельствуют о глубоких нарушениях эндокринной регуляции при протекании процессов дегенерации овоцитов дефинитивных размеров, которые выражаются прежде всего в нарушении обычных взаимодействий между половыми железами (стреониды) и гипофизом (гонадотропины), что приводит к дальнейшему развитию дегенеративных изменений в гонадотропных элементах гипофиза. В связи с этим представляло большой интерес изучение физиологических свойств гонадотропного гормона в гипофизах рыб с нарушениями функции половых желез.

Активность препарата ацетонированного гипофиза оценивалась по обычным тестам — созреванию самок вьюна и реакции спермиации самцов лягушек. Оказалось, что в самом начале процесса атрезии яйцевых фолликулов (разрушение оболочки овоцитов, начало фагоцитоза желтка), когда морфологически гонадотропные элементы находятся в состоянии гиперфункции, их размеры и объем их ядер максимальны, удается вызвать созревание тест-объектов лишь при 4—6-кратном увеличении дозы вводимого препарата по сравнению с реакцией на введение ацетонированных гипофизов самок с нормальными яичниками, содержащими овоциты дефинитивных размеров. Таким образом, наблюдающееся явление нельзя объяснить лишь торможением выведения гонадотропного гормона; по-видимому, происходит также и изменение его свойств. При попытке получить созревание тест-объектов путем введения гипофизов от самок осетра, в гонадах которых процесс дегенерации зашел более далеко (фаза резорбции жира), 10-кратное увеличение дозы вводимого препарата гипофиза не дало положительного эффекта. Таким образом, к концу процесса атрезии резко снижена гонадотропная активность гипофиза.

В связи с полученными данными представляют интерес результаты изучения гипофиза у золотой рыбки (самцы), у которой произошла регрессия гонад в результате нарушения питания (Bogenschutz, Clements, 1967). С использованием теста на гонадотропную активность (гидратация семенников золотой рыбки) было показано, что активность гипофиза у особей с дегенерирующими гонадами значительно ниже, чем у рыб с нормальными гонадами, что полностью совпадает с нашими данными. Изучение белковых фракций гипофиза золотой рыбки с помощью диск-электрофореза показало, что у рыб с регрессирующими гонадами из обычных семнадцати фракций в двенадцати произошли существенные изменения и часть их исчезла; к концу ре-

грессии появилась одна новая полоса. Предполагается, что в этом случае снижение уровня гонадотропинов ниже порогового значения привело к регрессии гонад. Возможно, что наблюдаемые у самок осетров изменения в физиологическом эффекте гонадотропина гипофиза у особей с нарушениями функции половых желез связаны с аналогичными явлениями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несомненно, что столь значительное нарушение хода жизненного цикла как невозможность осуществления размножения и происходящая в результате этого массовая атрезия яйцевых фолликулов в яичниках приводит к многообразным и глубоким изменениям в физиологии этих рыб, в частности значительно меняется обмен веществ. В осуществление этих явлений вовлекается, очевидно, не только гонадотропный гормон, но и другие гормоны гипофиза и периферических эндокринных желез, прежде всего надпочечников, поджелудочной железы. Благодаря наличию системы обратных связей между эндокринными железами и гипоталамусом, особенности которой изучены для разных классов низших позвоночных, в том числе и для рыб (Jrgensen, 1968; Dodd et al., 1971; Peter, 1973), можно представить себе роль гипоталамических нейrogормонов в процессе физиологической перестройки организма осетровых в связи с процессом атрезии овариальных фолликулов. Эти вопросы требуют специального рассмотрения и не будут обсуждаться в настоящей работе.

Невозможность участвовать в нересте в текущем сезоне для особей с нарушениями функции гонад и значительные изменения в последующем ходе жизненного цикла этих рыб, как было показано, имеют большое значение в осуществлении процесса реакции популяции осетровых в ответ на изменение условий обитания (Баранникова, 1967, 1968, 1970).

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранникова И. А. Концентрация гонадотропного гормона в гипофизах самок и самок северяги на разных этапах полового цикла. — «ДАН СССР», 1949, т. 68, № 6, с. 147—150.
- Баранникова И. А. Гистология и гонадотропная функция гипофиза у осетровых различных внутривидовых биологических групп. Канд. дисс. ЛГУ, Л., 1955. 241 с.
- Баранникова И. А. Экологическая гистофизиология эндокринных желез у рыб. — «Арх. анат., гист. и эмбриол.», 1965, т. 52, № 1, с. 3—17.
- Баранникова И. А. Изучение реакции популяции осетровых на нарушение условий миграций и размножения. — «Труды ЦНИОРХа», 1967, т. 1, с. 53—65.
- 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. Новые данные о реакции популяции осетровых на нарушение условий миграции и размножения. — «Труды ЦНИОРХа», 1970, т. 2, с. 12—20.
- Баранникова И. А. Гонадотропные и половые гормоны и их роль в регуляции функции воспроизводительной системы у пойкилотермных позвоночных. В настоящем сборнике, с. 34—54.
- Гербильский Н. Л. Роль нервной системы в осуществлении процесса перехода организма рыбы в нерестное состояние. — «Труды Карельского филиала АН СССР», 1956, вып. 5, с. 6—12.
- Детлаф Т. А., Скоблина М. Н., Давыдова С. И. Межклеточные влияния в процессе созревания в овоцитах осетровых рыб. Симпозиум «Межклеточные взаимодействия в дифференцировке и росте». Тезисы докладов АН СССР и АН Грузинской ССР. Тбилиси, 1968, с. 5—6.
- Фалеева Т. И. Анализ атрезии овоцитов у рыб в связи с адаптивным значением этого явления. — «Вопросы ихтиологии», 1965, т. 5, вып. 3 (36), с. 455—471.

- Фалеева Т. И. Биологическое значение и функциональный механизм атрезии овариальных фолликулов у рыб. — В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М., 1967, с. 59—64.
- Фалеева Т. И. Нарушение процесса овогенеза и созревания овоцитов у осетровых. — «Труды ЦНИОРХа», 1971, т. III, с. 317—322.
- Фалеева Т. И. Локализация клеток, вырабатывающих гонадотропный гормон в гипофизе ерша *Acerina cernua* (L.) и изменения их в норме и при нарушении условий размножения. В настоящем сборнике, с. 97—105.
- Христофоров О. Л. Изменения в состоянии гонад и гипофиза сайки, *Voreogadus saida* Lер., связанные со старением. В настоящем сборнике.
- Barr W. A. Patterns of ovarian activity. In «Perspectives in endocrinology», 1968, 164—238.
- Beach A. W. Seasonal changes in the cytology of the ovary and the pituitary gland of goldfish. *Can. J. Zool.* 1959, 5, 615—625.
- Bogenschutz R. P., Clemens H. P. Protein patterns of the pituitary gland of goldfish; *Carassius auratus* during dietary controlled gonadal regression. *Comp. Biochem. Physiol.*
- Chiba Akira, Honma Y. Identification of the cells in the adenohypophysis of the puffer, *Fugu niphobles* (Jordan et Snyder). *Arch. histol. jap.* 1973, 35, N 3, 195—208.
- Crim L. W., Meyer R. R., Donaldson E. M. Radioimmunoassay of plasma gonadotropin levels in the spawning pink salmon. *Gen. Comp. Endocr.* 1973, 21, 69—76.
- Dodd J. M., Follet B. K., Sharp P. J. Hypothalamic Control of Pituitary Function in Submammalian Vertebrates. *Adv. Comp. Physiol. Bioch.* 1971, 4, Ac. press N. Y. L., 114—224.
- Jørgensen C. B. Central Nervous control of Adenohypophysial Functions. In, «Perspectives in endocrinology», Ac. Press. L. N.—Y., 1968, 469—542.
- Kerr T. The pituitary in normal and parasitized roach (*Leuciscus rutilus* Flem) *Quar J. micr. Sci.* 1948, 89, 129—137.
- Peter R. E. Neuroendocrinology of teleosts. *Am. Zool.* 1973, 13, 3, 743—757.
- Zuber-Vogeli M., Xavier F. Les modifications cytologiques de l'hypophyse distale des femelles de *Nectophrynoides occidentalis* (Angel) castrées en début de gestation. *C. r. Acad. sci.* 1972, D274, N 9, 1361—1364.
- Zuber-Vogeli M., Xavier F. Les modifications cytologiques de l'hypophyse distale des femelles de *Nectophrynoides occidentalis* Angel après ovariectomie. *Gen. Comp. Endocrinol.* 1973, 20, N 1, 199—213.
- 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.

Pituitary — ovarian axis in Acipenseridae during the normal sexual cycle and after its disturbances.

I. A. Barannikova

SUMMARY

Definite changes in the state of gonadotropic cells of the pituitary in female sturgeons on various stages of the sexual cycle are established (II stage of maturity sea III and IV stage of maturity, anadromous migration in the river, VI stage of maturity after spawning). The size of gonadotropic cells and their nuclei is the largest before spawning; the gonadotropic activity of the pituitary is the highest in this period. At the beginning of the total atresia of ovarian follicles the increase of the size of gonadotropic cells and their nuclei takes place; the sizes being larger then during the normal sexual cycle. However the gonadotropic activity of these pituitaries decreases. Further, in the course of the atresia the decrease of gonadotropic cells and their nuclei happens. The state of the cells is changed and the gonadotropic activity drops sharply. The changes in the neurohormonal regulation of the function of gonads during the disturbance of reproduction in sturgeons are discussed and the significance of these phenomena for the process of reaction of population on the changes in the environment are considered.