

УДК 597/5—114+597—116

**ЛОКАЛИЗАЦИЯ КЛЕТОК, ВЫРАБАТЫВАЮЩИХ
ГОНАДОТРОПНЫЙ ГОРМОН, В ГИПОФИЗЕ ЕРША
ACERINA CERNUA (L.) И ИЗМЕНЕНИЯ ИХ В НОРМЕ
И ПРИ НАРУШЕНИИ УСЛОВИЙ РАЗМНОЖЕНИЯ**

Т. И. ФАЛЕЕВА

Переход организма рыбы в нерестное состояние определяется комплексом внешних факторов, действие которых на гонады осуществляется через нервную систему и гипофиз (Гербильский, 1956). Исследование изменений содержания гонадотропинов в крови у рыб показало, что в период созревания и овуляции происходит значительное повышение уровня гонадотропинов (Breton, Billard, Jalabert, Kann, 1972; Grim, Meyer, Donaldson, 1973). Оперативное удаление гипофиза или химическое подавление гонадотропной активности ведет к атрезии, затрагивающей овоциты периода трофоплазматического роста (Pickford, Atz, 1957; Ball, 1960, Donaldson, 1973, и др.). Массовая дегенерация и резорбция овоцитов у интактных рыб, наблюдающиеся при отсутствии полного комплекса условий для нереста, затрагивают в первую очередь овоциты периода трофоплазматического роста, развитие которых зависит от гонадотропного фактора гипофиза. Прослеживается определенное сходство в реакции гонад, с одной стороны, на гипофизэктомия, с другой — на действие экологических условий, нередко очень близких к нерестовым, т. е. к условиям, стимулирующим интенсивную секрецию гонадотропинов, но оказывающихся недостаточными для осуществления нереста.

Экспериментальное исследование процесса атрезии овариального фолликула у ерша показало, что пребывание при нерестовых температурах в лабораторных условиях вызывает через определенные сроки, зависящие от температуры, массовую дегенерацию и резорбцию овоцитов различных фаз трофоплазматического роста (Фалеева, 1967). Интересно сравнить изменения клеток, вырабатывающих гонадотропный гормон, в гипофизе ерша в течение нормального полового цикла и в экспериментальных условиях, провоцирующих массовую дегенерацию овоцитов. Использование экспериментального материала позволяет установить не только изменения гипофиза в период, когда дегенерация овоцитов становится явной, но и перед появлением признаков повреждения овоцитов. Исследование изменений гипофиза в норме необходимо для уточнения локализации гонадотропных клеток у исследуемого вида и для выявления морфологических признаков их максимальной активности.

Строение гипофиза рыб, цитологические особенности и функции различных типов клеток описаны в многочисленных работах, резуль-

таты которых обобщены в ряде обзоров (Pickford, Atz, 1957; van Oordt, 1968; Ball, Baker, 1969; Sage, Bern, 1971; Leatherland, 1972). В аденогипофизе костистых рыб различают 3 отдела: проаденогипофиз, мезоаденогипофиз и метааденогипофиз по терминологии Пикфорд и Этц (Pickford, Atz, 1957) или соответственно рostrальный и проксимальный отделы дистальной доли и промежуточную долю. Расположение долей значительно варьирует у разных видов. Применение различных гистохимических методик, световой и электронной микроскопии и экспериментальных воздействий позволило выделить несколько типов клеток и определить их функции. В проаденогипофизе различают ацидофилы, вырабатывающие пролактин, и ацидофилы (или хромофобы), секрет которых окрашивается свинцовым гематоксилином, — кортикотропы. В мезоаденогипофизе расположены ацидофилы, секретирующие соматотропный гормон, и два или три типа базофилов (цианофилов) — гонадотропные и тиреотропные клетки. В метааденогипофизе выявлено два типа клеток, одни секретируют меланофорный гормон, функция других не выяснена.

Один из наиболее сложных вопросов при исследовании гипофиза рыб — различение гонадотропных и тиреотропных клеток. В некоторых случаях они могут различно окрашиваться при использовании разных методик (Pickford, Atz, 1957). В качестве основного критерия для идентификации гонадотропных клеток используют их изменения, связанные с активностью гонад в онтогенезе и сезонном цикле (Pickford, Atz, 1957; Stahl, Seite, Leray, 1960; van Oordt, 1968; Моисеева, 1969, 1970; Sage, Bern, 1971, и др.). Полученные результаты показывают, что у многих видов тиреотропную функцию несут базофилы, расположенные в передней части мезоаденогипофиза и иногда — в проаденогипофизе, а гонадотропную активность обнаруживают базофилы вентральной и периферической части мезоаденогипофиза. Секрет тех и других ШИК-положительный, окрашивается паральдегид-фуксином и альциановым синим.

Сведений о строении гипофиза у использованного в работе вида — ерша — найти не удалось. В литературе имеется описание строения гипофиза у окуня (Kerr, 1942; Matty, Matty, 1959), судака (Гербильский, 1941, 1947), двух видов бычков (Моисеева, 1969, 1970) и сведения о сезонных изменениях гипофиза у некоторых из этих видов.

Раннее появление базофилов в передней части мезоаденогипофиза у неполовозрелых бычков, связь с развитием и сезонными изменениями гонад базофилов, расположенных в вентральной и каудальной области мезоаденогипофиза, позволили Е. Б. Моисеевой (1969, 1970) рассматривать первые как тиреотропные клетки, вторые — как гонадотропные.

Н. Л. Гербильский (1941, 1947) детально описал сезонные изменения строения и гонадотропной активности гипофиза судака. В базофилах мезоаденогипофиза (по современной терминологии) наблюдается сперва появление мелкозернистого базофильного секрета, затем превращение его в более крупные гранулы и глыбки, окрашивающиеся азокармином, что автор рассматривает как депонирование секрета. В период нереста происходит голокриновая секреция, после нереста клетки имеют вид хромофобных. Для восстановительного периода характерно появление митозов. Особенности функции гипофиза у рыб с порционным икрометанием были рассмотрены Б. Н. Казанским (1949) на примере выюна и некоторых других карповых рыб. Для этих видов характерно постепенное распространение процесса голокриновой секреции базофилов, уменьшение объема мезоаденогипофиза (по современной терминологии) по мере выметывания последовательных порций икры и появление митозов параллельно с продолжающейся секрецией. Особенности активности гипофиза у этих видов обеспечивают возможность длительного участия в нересте.

У бычков (Моисеева, 1969, 1970) в период полового созревания и при переходе к нересту активность гонадотропных клеток гипофиза выражается в появлении, накоплении и выведении секрета, что сопровождается разрушением части железистых элементов, образованием пустот, скоплений секрета и появлением пикнотических ядер. Эти картины более четко выражены у бычка-мартовика, вида с одновременным икрометанием, и слабее — у самок бычка-кругляка, выметывающих несколько порций икры.

О состоянии гипофиза у рыб при дегенерации половых продуктов сведений очень мало. У карася при дегенерации икры отмечено уменьшение площади, занимаемой базофилами (Beach, 1959). У осетра, по данным И. А. Баранниковой (1965), в базофилах главной доли гипофиза накапливается большое количество грубых гранул ШИК-положительного секрета, встречаются скопления как бы запустевших клеток с грубыми ацидофильными гранулами. В дальнейшем ядра этих клеток становятся пикнотическими.

В настоящей работе использованы гипофизы самок ерша из опытов, в которых прослеживался процесс атрезии овариального фолликула — морфологические изменения, сроки начала и завершения процесса резорбции (39 самок), и гипофизы самок ерша в ходе нормального полового цикла у рыб из оз. Сестрорецкий разлив и восточной части Финского залива, собранных в период с марта по октябрь (108 самок). У всех исследованных самок гистологически было проверено состояние яичника (Фалеева, 1967, 1971). В опытах (исходное состояние — IV стадия зрелости) контролировалась способность самок созревать после инъекции гонадотропина.

Материал фиксировали в жидкости Буэна, после заливки в парафин готовили срезы толщиной 5 мкм, для окраски использовали азан по Гейденгайну, паральдегид-фуксин по Гомори-Габу с докраской ядер азокармином, реакцию ШИК, альциановый синий-ШИК-оранж, свинцовый гематоксилин. В качестве показателя активности клеток были использованы размеры ядер: у 22 самок из оз. Сестрорецкий разлив и у 9 самок из опыта было измерено по 30 ядер, определены $M \pm m$).

ЛОКАЛИЗАЦИЯ ГОНАДОТРОПНЫХ КЛЕТОК В ГИПОФИЗЕ ЕРША

Гипофиз ерша (рис. 1) по форме, расположению долей и распределению отдельных типов клеток обнаруживает большое сходство с описанными в литературе гипофизами окуня и бычков.

Аденогипофиз ерша четко разделяется на про-, мезо- и метааденогипофиз. В проаденогипофизе основную массу составляют ацидофилы. На границе с нейрогипофизом в дорзальной области проаденогипофиза расположен неширокий слой клеток со светлой цитоплазмой и слабо-ацидофильным секретом, окрашивающимся свинцовым гематоксилином. В соответствии с данными, приведенными в обзоре литературы, можно рассматривать эти два типа клеток как клетки, вырабатывающие пролактин и кортикотропный гормон.

В мезоаденогипофизе ерша вдоль корней нейрогипофиза расположены в один ряд ацидофилы, которые соответствуют описанным у других видов рыб клеткам, вырабатывающим соматотропный гормон. Отдельные группы их проникают вдоль кровеносных сосудов до вентральной поверхности гипофиза и лежат среди базофилов. Нередко можно наблюдать обособленные ацидофилы в корнях нейрогипофиза.

Среди базофилов мезоаденогипофиза у ерша можно выделить три группы, различающиеся по положению и форме клеток. Секрет всех базофилов дает ШИК-положительную реакцию, окрашивается паральдегид-фуксином и альциановым синим, что не позволяет выявить раз-

личия между ними, за исключением некоторой разницы в интенсивности окраски. Основную массу мезоаденогипофиза у половозрелых рыб составляют базофилы удлиненной формы, расположенные в виде тяжей или долек, разделенных соединительнотканными прослойками с проходящими в них кровеносными сосудами. Ядра базофилов округлые, с одним-двумя ядрышками. Цитоплазма обычно несколько вакуолизирована и нередко заметно сжимается

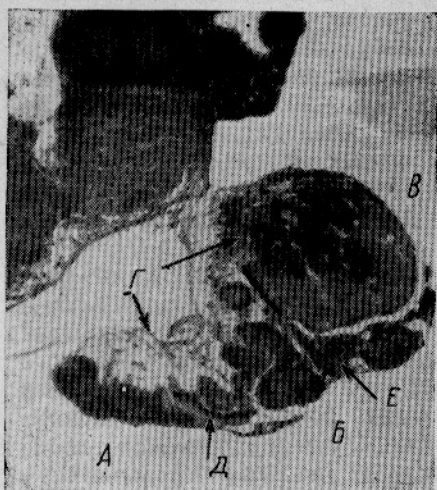


Рис. 1. Гипофиз ерша:

А — проаденогипофиз; Б — мезоаденогипофиз; В — метааденогипофиз; Г — нейрогипофиз; Д — область расположения тиреотропных клеток на границе про- и мезоаденогипофиза; Е — область расположения гонадотропных клеток в мезоаденогипофизе. Паральдегид-фуксин с докраской азокармином. Микрофото, об 8, ок. гомаль II.

нейрогипофиза. Это удлиненные клетки с цитоплазмой, заполненной мелкозернистым, интенсивно окрашивающимся секретом. Они обнаруживаются у ювенильных особей и встречаются без заметных изменений как перед нерестом, так и после нереста или резорбции овоцитов. Раннее появление в онтогенезе и отсутствие четкой связи с сезонными изменениями гонад позволяет в соответствии с приведенными в обзоре литературы данными рассматривать этот тип базофилов как тиреотропные клетки.

Третий тип базофилов в гипофизе ерша — округлые клетки с ограниченными скоплениями мелкозернистого секрета в цитоплазме. Они единично или группами лежат вблизи сосудов, нередко рядом с ацидофилами, среди массы базофилов. Функция их остается неясной: они могут представлять собой одну из фаз развития гонадотропов, особый тип гонадотропов или тиреотропы, отличающиеся по форме и положению от основной группы.

В метааденогипофизе ерша обнаруживаются клетки, окрашивающиеся свинцовым гематоксилином, и клетки, дающие реакцию ШИК. Нередко в метааденогипофизе встречаются округлые гранулы, интенсивно окрашивающиеся азокармином, что было описано у ряда рыб.

Нейрогипофиз образует тонкие выросты, проникающие в ткань про- и мезоаденогипофиза, и широкие лопасти, окруженные метааденогипофизом. Гомори-положительный нейросекрет концентрируется преимущественно в нейрогипофизе в области метааденогипофиза.

Сравнение с литературными данными показывает сходство в локализации гонадотропных клеток у ерша и у бычков (Мойсеева, 1969,

при фиксации, образуя межклеточные щели. Границы клеток не всегда четко заметны, что затрудняет измерения. Секрет — мелкозернистый или в виде крупных гранул в зависимости от функционального состояния клеток. В целом клетки выглядят более светлыми по сравнению с другими типами базофилов. Они занимают вентральную и среднюю часть мезоаденогипофиза и охватывают снизу и с боков метааденогипофиз. У ювенильных особей на их месте обнаруживаются скопления ядер с небольшим количеством цитоплазмы, лишенной секрета. В ходе полового цикла в светлых базофилах прослеживаются наиболее четкие изменения (рис. 2). Это позволяет считать светлые базофилы в гипофизе ерша клетками, вырабатывающими гонадотропный гормон.

Вторая группа базофилов расположена преимущественно на границе про- и мезоаденогипофиза, среди ацидофилов, прилегающих к корням

1970), а также у ряда других видов (van Oordt, 1968, и др.). Морфологические особенности тиреотропов у ерша не полностью соответствуют описанию ван Оордта: этот тип базофилов у рыб обычно характеризуется как более мелкие и угловатые клетки. Более интенсивная окраска их у ерша хорошо согласуется с литературными данными.

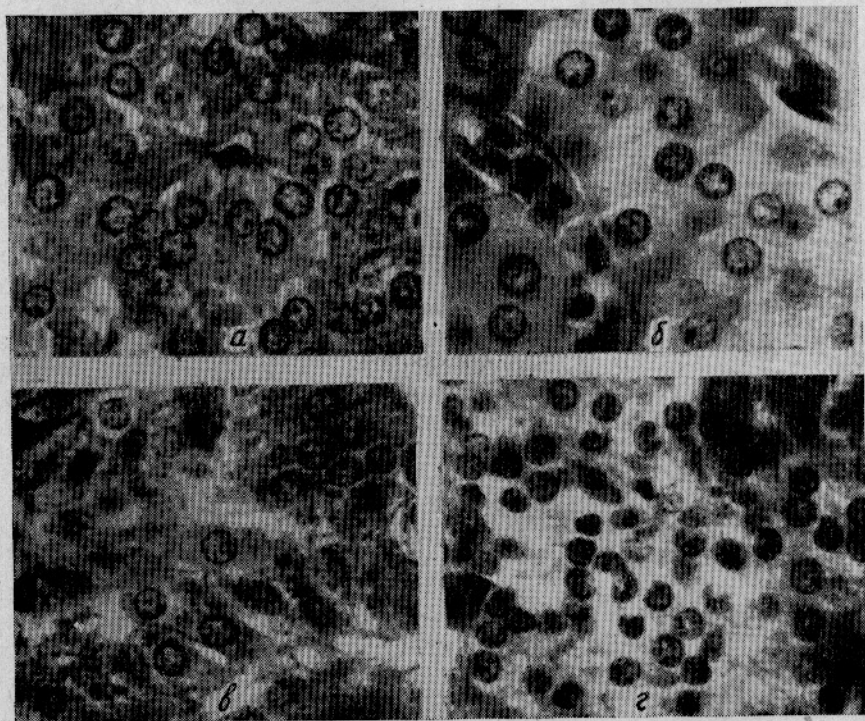


Рис. 2. Гонадотропные клетки в гипофизе самки ерша:

а — с яйцниками в IV стадии зрелости (март); *б* — в период созревания первой порции икры (май); *в* — в период посленерестовой резорбции овоцитов (июнь); *г* — в период после завершения резорбции овоцитов (август) (азан по Гейденгайну, Микрофото, об. 90, ок. гомаль IV).

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ГОНАДОТРОПНЫХ КЛЕТОК ГИПОФИЗА ЕРША

В течение сезонного цикла у половозрелых самок ерша можно было наблюдать заметные изменения в различных отделах гипофиза. Здесь будут рассматриваться только изменения гонадотропов — светлых базофилов мезоаденогипофиза.

Особенностью состояния гонадотропных клеток мезоаденогипофиза у самок ерша с яйцниками IV стадии зрелости в зимний и ранневесенний (преднерестовый) периоды является отсутствие значительного накопления секрета (см. рис. 2, *а*). Цитоплазма в околоядерной области бывает вакуолизирована и нередко несколько сжимается, мелкозернистый секрет скапливается по периферии клетки, в базальной части, прилегающей к сосудам, иногда обнаруживается и в околоядерной области. У отдельных самок встречаются в небольшом количестве более крупные гранулы секрета. Ядра светлые, округлые; средние размеры их в марте у самок из оз. Разлив составляют $5,16 \pm 0,02$ мкм.

В период нереста было прослежено состояние гипофиза у самок при созревании первой порции икры, завершении роста и созревании последующих порций, когда наблюдается заметное увеличение размеров клеток (см. рис. 2, *б*) и ядер ($5,45 \pm 0,02$ мкм; различие достоверно при $P < 0,01$). Ядрышки крупные, очень яркие. Характерно скопление

секрета в базальной части клеток, по краю долек, на границе с сосудами, что придает долькам вид светлых тяжей, окаймленных синей (азан) или фиолетовой (паральдегид-фуксин) полоской. Изредка встречаются гранулы секрета или небольшие скопления мелкозернистого секрета в околядерной области, преимущественно у самок, выметывающих вторую или третью порцию икры. Состояние гипофизов у самок из оз. Разлив и восточной части Финского залива очень сходно. Не было отмечено признаков голокриновой секреции, образования масс секрета и разрушения базофилов.

В посленерестовый период исследованы гипофизы самок ерша с двумя различными состояниями гонад: посленерестовой резорбцией невыметанной икры и после ее завершения. Посленерестовая резорбция наблюдалась как у самок ерша из оз. Разлив, так и у самок из восточной части Финского залива после выметывания двух или более порций икры и захватывала как остаточную зрелую или созревающую икру, так и сохраняющиеся в яичнике овоциты разных фаз трофоплазматического роста. В оз. Разлив в годы сбора материала такое состояние яичников наблюдалось уже в июне, в Финском заливе — в июле и у многих самок затягивалось до августа. Период после завершения резорбции более четко прослеживается у самок из оз. Разлив в августе, когда яичники всех исследованных самок находились в IIIа стадии зрелости (старшая генерация овоцитов относится к фазе вакуолизации и начала отложения жира).

Для гипофизов ерша в период посленерестовой резорбции характерно сохранение части секрета в гонадотропных клетках — от небольшого количества грубых гранул до значительного накопления их (см. рис. 2, в). Секрет в противоположность наблюдающемуся в период нереста концентрируется преимущественно в околядерной и апикальной частях клеток. Размеры ядер несколько меньше, чем в период нереста ($4,85 \pm 0,02$ мкм; различие достоверно при $P < 0,01$). Цитоплазма заметно вакуолизирована; в центральной части долек иногда образуются небольшие межклеточные щели, не содержащие секрета и являющиеся, по-видимому, результатом сжатия цитоплазмы. Не удается обнаружить признаков разрушения железистых клеток в результате голокриновой секреции.

У самок ерша после завершения резорбции и перехода яичника в IIIа стадию зрелости гонадотропы мезоаденогипофиза не содержат секрета (см. рис. 2, г). Цитоплазма светлая, несколько вакуолизирована. Размеры клеток и всей области мезоаденогипофиза заметно уменьшаются, нередко ядра бывают сближены. Размеры ядер минимальны ($4,35 \pm 0,03$ мкм), форма ядер часто неправильная. Встречаются митозы — один-два на срезе. Ядрышки слабо заметны. Базофильный секрет обнаруживается в передней части мезоаденогипофиза в тиреотропных клетках, в средней и каудальной частях — в округлых базофилах, описанных выше как третий тип базофилов в гипофизе ерша.

В октябре, когда в яичниках самок ерша из оз. Разлив и восточной части Финского залива идет интенсивный трофоплазматический рост овоцитов, состояние гонадотропов гипофиза ерша приближается к зимнему.

Изменения гонадотропов у ерша в период нереста можно рассматривать как морфологическое проявление наиболее интенсивной секреции. Признаком этого является увеличение размеров клеток и ядер, интенсивная окраска ядрышек — показатели, рассматриваемые как отражение активности клеток (Sage, Berg, 1971 и др.). В то же время у ерша не удается обнаружить характерной для многих видов как единовременно, так и порционно нерестящихся рыб голокриновой секреции и разрушения железистых клеток (Гербильский, 1947; Казанский,

1949; Моисеева, 1969, 1970). Отсутствие значительного накопления секрета в преднерестовый период позволяет предполагать, что в период нереста происходит как синтез, так и выведение секрета, что обеспечивает достаточный для созревания и овуляции уровень гормона в крови, как описано у карася и горбуши (Breton, Billard, Jalabert, Капп, 1972; Crim, Meyer, Donaldson, 1973). Сохранение секрета и иногда заметное накопление его после нереста, совпадающее с посленерестовой резорбцией, по-видимому, отражает задержку выведения синтезированного секрета, наблюдающуюся в конце нереста. Состояние клеток в период после завершения резорбции соответствует минимуму активности и показывает, что остатки секрета были постепенно выведены в течение предшествующего периода.

ИЗМЕНЕНИЯ ГОНАДОТРОПНЫХ КЛЕТОК ГИПОФИЗА ЕРША ПРИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНО ВЫЗВАННОМ НАРУШЕНИИ РАЗМНОЖЕНИЯ

В начальный период, когда в гонадах состояние овоцитов остается нормальным как морфологически, так и физиологически (что доказывается созреванием при действии гонадотропинов) у рыб, находящихся при нерестовых температурах, в гипофизе не удалось обнаружить признаков интенсивной секреции гонадотропов. Можно отметить некоторое усиление вакуолизации цитоплазмы, но нет ни увеличения размеров ядер, ни концентрации секрета в части клеток, прилегающих к сосудам. Мелкозернистый секрет встречается как в базальной, так и в околоядерной области; характерно присутствие небольшого количества грубых гранул секрета.

Непосредственно перед началом и в самом начале дегенеративных изменений в яичнике (разрушение овоцитов ранних фаз трофоплазматического роста, появление признаков повреждения части овоцитов дефинитивных размеров) в гонадотропных клетках обнаруживаются грубые базофильные, а в ряде случаев и ацидофильные гранулы (рис. 3), сохраняющие характерные гистохимические свойства. Некоторое количество таких гранул обычно встречается в течение периода резорбции овоцитов. Размеры ядер до начала резорбции ($5,05 + 0,04$ мкм) достоверно меньше, чем в период нереста ($P < 0,01$), а в период резорбции ($4,87 + 0,03$ мкм) соответствуют характерным для посленерестовой резорбции. К концу резорбции секрет исчезает полностью и базофилы переходят в состояние, близкое к наблюдающемуся в поздний посленерестовый период, с дальнейшим уменьшением размеров ядер и появлением митозов, но без разрушения клеток и ядер.

Сравнение состояния гонадотропных клеток у ерша в условиях опыта и в норме в течение полового цикла показывает, что при нерестовых температурах и отсутствии условий для нереста гипофиз от исходного, зимнего, состояния переходит в состояние, соответствующее периоду посленерестовой резорбции. Отсутствует фаза интенсивной секреции, характерная для периода нереста. Сохранение секрета в течение резорбции сходно с наблюдаемым у других видов (Баранникова, 1965), хотя количество секрета невелико. Превращение секрета в гру-

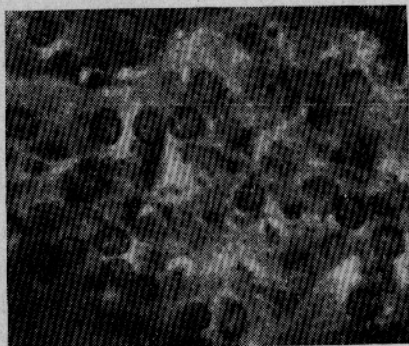


Рис. 3. Гонадотропные клетки в гипофизе ерша, находившегося в лабораторных условиях при температуре около 15°C в течение 15 дней в начале дегенеративных изменений в овоцитах (азан по Гейденгайну. Микрофото, об. 90, ок. IV).

бые гранулы, базофильные или ацидофильные, обнаруживает некоторое сходство с картинами депонирования секрета, описанными в норме у некоторых видов, например у судака (Гербильский, 1947). Соответствие состояния гипофиза в опытах недостаточной для созревания секреции гонадотропина подтверждается созреванием овоцитов в тех же опытах при введении экзогенного гонадотропина до начала дегенерации икры (Фалеева, 1967).

Полученные результаты позволяют считать причиной дегенерации овоцитов периода трофоплазматического роста у ерша в опытах торможение выведения гонадотропного гормона, имеющегося в клетках, и отсутствие максимума секреторной активности, характерного для нереста, что создает в организме условия, подобные действию гипофизэктомии. Происходящее в течение длительного времени освобождение гонадотропных клеток от секрета не обеспечивает достаточного для созревания и роста овоцитов уровня гормона в крови. Наблюдающаяся у ерша в посленерестовый период дегенерация невыметанной икры сопровождается сходными изменениями гонадотропов гипофиза и, по-видимому, связана также с торможением выведения гормона в условиях, когда температура воды приближается к верхним границам нерестового диапазона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В мезоаденогипофизе ерша можно выделить три группы базофилов, различающихся по расположению и форме клеток, но одинаково окрашивающихся при использовании различных методик.

Сравнение состояния гипофиза у ювенильных и половозрелых рыб и сезонных изменений гонад и гипофиза позволяет рассматривать светлые базофилы вентральной и каудальной областей мезоаденогипофиза как клетки, вырабатывающие гонадотропный гормон.

Для гонадотропных клеток гипофиза ерша характерно: отсутствие значительного накопления секрета в преднерестовый период, интенсивная секреция, не сопровождающаяся разрушением клеток в период нереста, сохранение секрета в период посленерестовой резорбции и отсутствие секрета после ее завершения.

При массовой дегенерации и резорбции овоцитов в условиях опытов отсутствует фаза интенсивной секреции гонадотропных клеток при длительном сохранении в них секрета, приобретающего вид грубых гранул. Сравнение состояния гонадотропных клеток гипофиза ерша при посленерестовой и экспериментально вызванной резорбции овоцитов позволяет предполагать, что в обоих случаях причиной дегенеративных изменений овоцитов является торможение секреции гонадотропного гормона.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранникова И. А. Экологическая гистофизиология эндокринных желез у рыб. — «Архив анатомии, гистологии и эмбриологии», 1965, т. 52, № 1, с. 3—17.
- 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—35.
- Гербильский Н. Л. Гонадотропная функция гипофиза у костистых и осетровых. — «Труды лаборатории основ рыбоводства», 1947, т. 1, с. 25—95.
- 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.
- Казанский Б. Н. Особенности функции яичника и гипофиза у рыб с порционным икротетанием. — «Труды лаборатории основ рыбоводства», 1949, т. 2, с. 64—120.
- Моисеева Е. Б. Морфофизиологическая характеристика гипофиза бычка-кругляка (*Gobius melanostomus* Pallas) в связи с репродуктивным циклом. — «Архив анатомии, гистологии и эмбриологии», 1969, т. 56, № 3, с. 89—95.

- Моисеева Е. Б. Морфофизиологическое исследование гипофиза бычка-мартовика (*Gobius batrachosephalus* Pall.) в связи с репродуктивным циклом.— «Вопросы ихтиологии», 1970, т. 10, вып. 3 (62), с. 420—433.
- 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. Сезонные изменения яичников ерша восточной части Финского залива.— В кн.: Материалы XVI конференции по изучению водоемов Прибалтики. Петрозаводск, 1971, с. 173.
- Ball J. N. Reproduction in female bony fishes. Symp. Zool. Soc. London, 1960, N 1, 105—135.
- Ball J. N., Baker B. J. The pituitary gland: anatomy and histophysiology. In «Fish Physiology», y. 2 (Hoar W. S., Randall D. Y., eds). New York—London, Academic Press. 1969, 1—110.
- Beach A. W. Seasonal changes in the cytology of the ovary and the pituitary gland of the goldfish. *Canad. Zool.* 1959, 5, 615—625.
- Breton B., Billard R., Jalabert B., Kann G. Dosage radioimmunologique des gonadotropines plasmatiques chez *Carassius auratus* au cours du nyctémère et pendant l'ovulation. *Gen. Comp. Endocrinol.* 1972, 18, N 3, 463—468.
- Crim L. W., Meyer R. K., Donaldson E. M. Radioimmunoassay of plasma gonadotropin levels in the spawning pink salmon. *Gen. Comp. Endocrinol.* 1973, 21, N 1, 19—76.
- Donaldson E. M. Reproductive endocrinology of fishes. *Amer. Zool.* 1973, 13, N 3, 909—931.
- Kerr T. A. A comparative study of some teleost pituitaries. *Proc. Zool. Soc. London*, 1942. 112 (A); 37—56.
- Leatherland J. F. Histophysiology and innervation of the pituitary gland of the goldfish *Carassius auratus*: a light and electron microscope investigation. *Canad. J. Zool.* 1972, 6, 835—844.
- Matty A. J., Matty Y. M. A histochemical investigation of the pituitary gland of some teleost fishes. *Quart. J. Micr. Sci.* 1959, 100, N 2, 257—267.
- Pickford G. F., Atz J. W. The Physiology of the Pituitary Gland of Fishes. New York, N.—Y. Zool. Soc. 1957. 613 pp.
- Sage A., Bern H. Cytophysiology of some teleost pituitary. *Int. Rev. Cytol.* 1971, 31, N 4, 339—376.
- Stahl A., Seite R., Leray C. Cytologie adenohipophysaire en fonction du cycle sexuel chez les poissons. L'hypophyse des Mugilids. *Comp. Rend. Soc. Biol.* 1960, 154, N 7, 1455—1458.
- Van Oordt P. G. W. The analysis and identification of the hormon-producing cells of the adenohipophysis. In «Perspectives in Endocrinology», (Barrington E. G. W., Barker C. J., eds). London—New York, Academic Press. 1968, 405—468.

Localisation of gonadotropin—producing cells in the pituitary of ruff, *Acerina cernua* (L.), and their changes in the normal cycle and under disturbance of reproduction.

Faleeva T. I.

SUMMARY

A comparative investigation was performed on the structure of pituitary gland of juvenile and sexually mature ruff females (*Acerina cernua* (L.)) and its seasonal changes. The results obtained allow to identify gonadotrops and thyrotrops in the mesoadenohipophysis. Both types of cells are PAS-positive and AF-positive basophils. There is no great accumulation of secretory material in gonadotrops before the spawning. The maximal secretory activity of gonadotrops, without destruction of cells, is shown during the spawning. After spawning period, during the resorption of unspawned eggs, the gonadotrops contain a lot of secretory granules. Under experimental conditions the rise of temperature to spawning limits is not accompanied by activation of gonadotrops. The gonadotrops contain some secretory material before and in the beginning of the experimentally induced follicular atresia. It is possible to suggest that the follicular atresia is due to the deficiency of gonadotropin release.