

УДК 597—114 : 597.442

**ГИПОТАЛАМИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ПРОЦЕССОВ
РАЗМНОЖЕНИЯ У РЫБ**

А. Л. ПОЛЕНОВ

Размножение — это исключительно важный биологический процесс не только для отдельной особи, но и для вида в целом, поскольку именно через размножение обеспечивается его сохранность и прогрессивное развитие. Поэтому механизм регуляции процессов размножения, особенно со стороны ЦНС, всегда занимал умы ученых. В последние три десятилетия особое внимание исследователей обращено на выяснение роли гипоталамических центров, в частности нейросекреторных (нейроэндокринных) в регуляции гонадотропной функции гипофиза (Сентаготаи и др., 1965; Поленов, 1968; Алешин, 1971; Новиков и Руднева, 1973). Этот вопрос, по существу, является одним из центральных в нейроэндокринологии. Это связано с тем, что исследование регуляторных механизмов, обеспечивающих функцию воспроизводительной системы, затрагивает кардинальные вопросы нейроэндокринных взаимоотношений в целом. В круг вопросов, решающих эту проблему, вовлекаются не только функциональный комплекс гипоталамус — аденогипофиз — гонады, но и интегративные центры ЦНС, а также практически все эндокринные железы-мишени.

Для познания сложности взаимоотношений в названном выше комплексе особо важное значение приобретают исследования, проводимые на пойкилотермных организмах, в частности на рыбах. По мнению Н. Л. Гербильского (1956а), именно у рыб спонтанно протекающие процессы, связанные с существенными периодами жизненного цикла — процессами реализации наследственных видовых адаптаций в онтогенезе, выражаются в ярких морфологических картинах. Именно под руководством Н. Л. Гербильского и были начаты наши работы по изучению роли гипоталамической нейросекреции в регуляции гонадотропной функции гипофиза у костистых рыб (Поленов, 1950). Впоследствии Н. Л. Гербильский, обобщив результаты исследований руководимого им коллектива, в том числе и наши данные, специально рассмотрел вопрос о нейроэндокринных механизмах процессов размножения у рыб, предложив оригинальную схему «сексуального нейроэндокринного рефлекса» (Гербильский, 1956б). Наши ранние работы и исследования последующих лет, выполненные на пластиножаберных, осетровых и костистых рыбах, а также анализ литературных данных лежат в основе настоящей теоретической статьи¹.

¹ В статье будет цитироваться преимущественно новейшая литература, поскольку старые работы (до 1966 г.) рассмотрены в соответствующих главах нашей монографии (Поленов, 1968).

Мы попытаемся в общих схематизированных чертах выразить наши представления о механизмах гипоталамической регуляции процессов размножения у рыб, не претендуя при этом на полное освещение состояния данной проблемы в настоящее время. Прежде чем перейти к рассмотрению этой главной проблемы, необходимо в специальных разделах разобрать два вопроса: структурно-функциональную организацию гипоталамо-гипофизарной системы; основные принципы нейроэндокринной регуляции у рыб.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ГИПОТАЛАМО-ГИПОФИЗАРНОЙ СИСТЕМЫ

У рыб условно можно выделить два главных типа структурно-функциональной организации гипоталамо-гипофизарной системы.

Первый тип, принципиально общий для всех позвоночных, начиная с круглоротых, характерен для хрящевых, хрящевых и костных ганоидов, многоперов и двоякодышащих (Wingstrand, 1966; Sathyanesan, Chavin, 1967; Lagios, 1968a, 1968b, 1970; Поленов, 1968; Polenov, 1968; Гарлов, 1969; Jasinski, 1969; Chevins, Dodd, 1970; Meurling, Björklund, 1970; Hansen, 1971; Polenov, Garlov, 1971, 1973; Chevins, 1972). Нейроэндокринная гипоталамическая регуляция осуществляется двумя нейросекреторными (пептид- и адренергическими) системами (рис. 1).

Пептидергическая система представлена нейросекреторными клетками (НСК), сосредоточенными в преоптическом ядре и вырабатывающими пептидные нейрогормоны. Основная масса их аксонов идет в серый бугор, где часть из них оканчивается в так называемой проксимальной нейросекреторной контактной области (ПНКО) на вентральной поверхности мозга на границе соединительнотканной оболочки вблизи капилляров примитивного первичного сплетения портальной системы передней доли гипофиза. Другая часть аксонов транзитно проходит через серый бугор в корневидный нейрогипофиз. В последнем аксоны оканчиваются на синусоидных капиллярах системы общего кровотока, локализованных на границе (хрящевые и костные ганоиды, многоперы и двоякодышащие) с тяжами железистых клеток промежуточной доли гипофиза (метааденогипофиза) или внутри последней (хрящевые рыбы). У хрящевых ганоидов нервные волокна не проникают в железистую ткань, а лишь располагаются на очень узкой соединительнотканной прослойке. У хрящевых рыб в так называемой нейропромежуточной доле, наоборот, наблюдаются теснейшие аксоаденарные контакты с железистыми клетками, образованные как пептид-, так и адренергическими волокнами.

Адренергическая нейросекреторная система представлена НСК преимущественно туберального ядра. Их аксоны также оканчиваются в ПНКО, в нейрогипофизе и метааденогипофизе (хрящевые), по соседству с ранее описанными терминалями пептидергических волокон (Meurling, Björklund, 1970; Константинова, 1974; Polenov et al., 1972 a; Wilson, and Dodd, 1973; Константинова и Поленов, 1974). В количественном отношении адренергические терминалы уступают пептидергическим во всех названных отделах, кроме нейропромежуточной доли у хрящевых рыб.

Из приведенных выше морфологических данных следует, что пептидные и катехоламиновые нейрогормоны поступают: в портальный кровоток, через который они попадают в переднюю долю гипофиза, где регулируют ее тропные функции (двойной аденогипофизотропный эффект); в общий кровоток, через который парааденогипофизарным путем регулируют функцию висцеральных органов, в том числе периферических эндокринных желез (двойной висцеротропный эффект);

через соединительнотканную прослойку и межклеточные щели к железистым клеткам промежуточной доли гипофиза, где регулируют секрецию меланотропного гормона (тоже двойной аденогипофизотропный эффект).

Кроме того, у хрящевых и хрящевых ганойдов часть пептидергических (Поленов, 1968; Сенчик, 1974), и адренергических (Vigh, 1971; Константинова, 1974) НСК является ликворконтактными клетками и

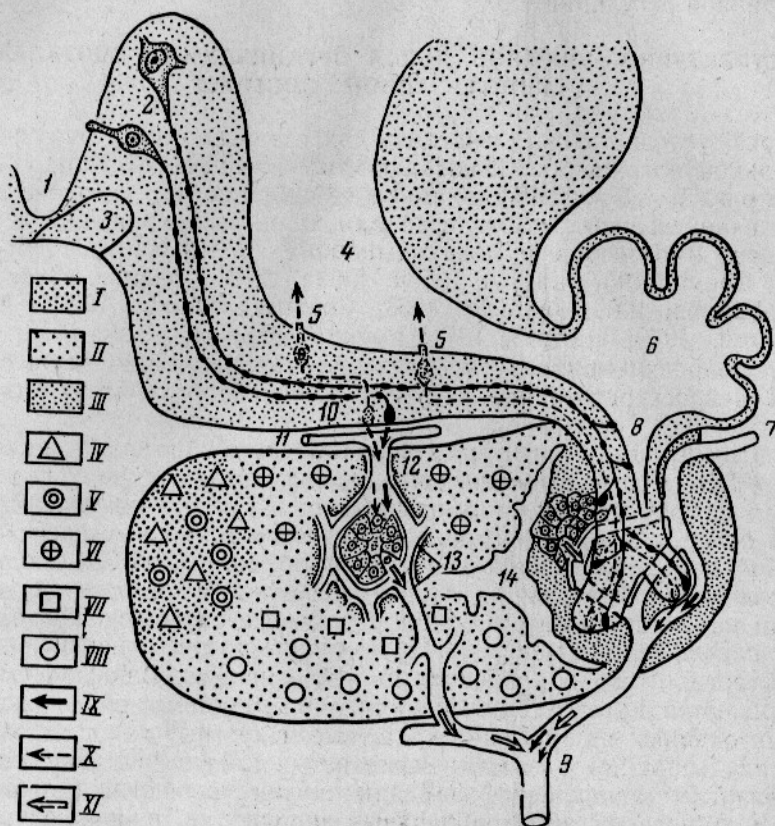


Рис. 1. Схема гипоталамо-гипофизарной системы осетровых рыб:

1 — преоптическая бухта; 2 — преоптическое ядро; 3 — спитическая хиазма; 4 — инфундибулярная бухта; 5 — адренергические ядра туберо-инфундибулярной области; 6 — сосудистый мешок; 7 — задняя гипофизарная артерия; 8 — гипофизарная бухта; 9 — выносящие вены общего кровотока; 10 — проксимальная нейросекреторная контактная область; 11 — капиллярная первичное сплетение сосудистой оболочки мозга; 12 — воротная вена; 13 — вторичная капиллярная сеть передней доли гипофиза; 14 — гипофизарная полость; I — проадогипофиз; II — мезоадогипофиз; III — мета-адогипофиз; IV — клетки, продуцирующие ЛТГ; V — клетки, продуцирующие АКГТ; VI — клетки, продуцирующие СТГ; VII — клетки, продуцирующие ТТР; VIII — клетки, продуцирующие ГТ; IX — пути выведения и транспортирования катехоламиновых нейрогормонов; X — пути выведения и транспортирования тропных гормонов аденогипофиза.

образует дендровентрикулярные контакты, через которые пептидной и моноаминовой природы нейрогормоны поступают в спинномозговую жидкость, осуществляя таким образом влияние на деятельность ЦНС (двойной нейротропный эффект). У осетровых рыб в трубчатых корнях нейрогипофиза обнаружены многочисленные аксовентрикулярные контакты, образованные волокнами пептидергической системы (Поленов, 1968; Polenov, Garlov, 1971). Эти данные указывают на возможность поступления в спинномозговую жидкость гипофизарных бухт пептидных нейрогормонов.

Второй тип, чрезвычайно специализированный, характерен только для костистых (рис. 2).

Пептидергическая нейросекреторная система представлена НСК преоптического ядра и латерального ядра серого бугра (Поленов, 1968; Wenger et al., 1971; Ekengren, 1973). Последнее ядро описано не у всех видов рыб. Основная масса аксонов этих ядер направляется в гипофиз, формируя его корни. Терминали аксонов НСК преоптического ядра оканчиваются преимущественно на капиллярах системы общего кровотока, локализованных в крупных и среднего размера корнях в

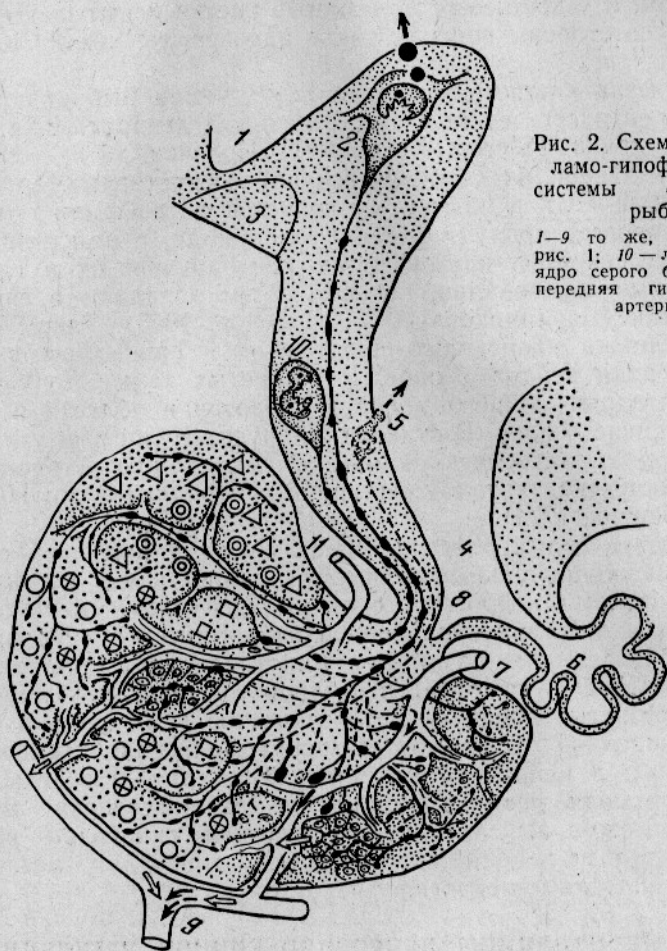


Рис. 2. Схема гипоталамо-гипофизарной системы костистых рыб:

1-9 то же, что и на рис. 1; 10 — латеральное ядро серого бугра; 11 — передняя гипофизарная артерия.

области метааденогипофиза, а также на границе и в глубине среди железистых клеток последнего. Подобного рода, но в меньшем количестве, аксоаденарные контакты, образованные аксонами НСК преоптического ядра, обнаруживаются в медиоventральной части мезоаденогипофиза и исключительно редко в проаденогипофизе (Knowles and Vollrath, 1966; Jasinski, 1969; Follenius, 1967, 1970; Поленов, 1968; Leatherland, 1969, 1970, 1972; Leatherland, Dodd, 1969; Jasinski, Kilar-ski, 1970).

Аксоны НСК латерального ядра «иннервируют» латеральные и медиодорсальные зоны, т. е. большую часть мезоаденогипофиза, а также, видимо, и проаденогипофиз. Эти же аксоны оканчиваются на базальной мембране по границе корней нейрогипофиза с тяжами железистых клеток, а также в глубине последних, т. е. непосредственно среди клеток (Поленов, 1968; Zambrano, 1970).

Адренергическая система гипоталамуса костистых изучена слабо (Константинова, 1971). Мелкоклеточные моноаминергические НСК,

преимущественно ликворконтактные, располагаются перивентрикулярно в инфундибулярной области (Bertler et al., 1963; Lefranc et al., 1970; Peter, 1970; Weiss, 1970; Vigh, 1971; Константинова, 1974). Видимо, их аксоны проникают в корни нейрогипофиза и преимущественно контактируют с базальными мембранами на границе с железистыми клетками, а также с самими клетками в различных долях, но больше всего в метааденогипофизе (Iturriza, 1967; Follenius, 1970, 1971). Таким образом, и у костистых железистые клетки испытывают двойной контроль как со стороны пептид-, так и адренергических НСК гипоталамуса.

У большинства костистых гораздо реже, чем у рыб других групп, встречаются пептидергические НСК, связанные дендритами с бухтами третьего желудочка (Sterba, Weiss, 1968; Поленов, 1968; Weiss, 1970; Сенчик, 1974). Одной из особенностей нейросекреторных процессов в пептидергических НСК у костистых является способность отдельных клеток секретировать продукт по типу голокринии, т. е. с разрушением перегруженных секретом клеток путем превращения их в глыбчатые или каплевидные образования, которые затем попадают в спинномозговую жидкость (Баранникова, 1965; Поленов, 1968). Таким образом, у костистых также происходит поступление в спинномозговую жидкость обоего рода нейрогормонов. У костистых также допустимо поступление пептидных нейрогормонов в кровоток в области преоптического и латерального ядер. В отличие от других групп рыб у костистых оба эти центра характеризуются чрезвычайно обильной васкуляризацией и теснейшим контактом капилляров с перикарионами НСК (Поленов, 1968; Сенчик, 1974).

Подводя итоги этому разделу, отметим, что у всех рыб отмечены тесные морфо-функциональные взаимоотношения между пептидными и моноаминергическими нейросекреторными системами, что выражается в поступлении и действии обоих типов нейрогормонов в четырех анатомических образованиях: на уровне гипоталамуса в спинномозговую жидкость; в ПНКО — в порталный кровоток передней доли гипофиза или у костистых локально на клетки этой доли (про- и мезоаденогипофиз); локально на клетки промежуточной доли гипофиза (метааденогипофиз); в нейрогипофизе (задняя доля) — в сосуды общего кровотока. Учитывая место выработки и место выведения нейрогормонов у рыб, можно выделить четыре системы: гипоталамо-вентрикулярную; гипоталамо-переднегипофизарную; гипоталамо-метааденогипофизарную; гипоталамо-нейрогипофизарную.

ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ НЕЙРОЭНДОКРИННОЙ РЕГУЛЯЦИИ

Рассмотрим упрощенную и обобщенную схему нейроэндокринной регуляции у рыб с учетом двух основных типов морфо-функциональной организации гипоталамо-гипофизарной системы (рис. 3). Необходимо подчеркнуть, что отдельные звенья нейроэндокринной «рефлекторной» дуги не только у рыб, но и у других позвоночных очень слабо изучены и поэтому в той или иной степени гипотетичны. При построении этой схемы использовались преимущественно литературные данные (Gorbman, Bern, 1957; Barrington, 1963; Matty, 1966; Jrgenson, Larsen, 1967; Поленов, 1967, 1970; Проссер, Браун, 1967; Farrell et al., 1968; Mc Cann et al., 1968; Maetz, 1968; Лейбсон, Плисецкая, 1972; Blackwell, Guillemin, 1973).

Начальным звеном нейроэндокринной «рефлекторной» дуги являются экстеро- или интерорецепторы, воспринимающие изменения, происходящие как во внешней (температура, соленость, освещенность, содержание кислорода и т. п.), так и во внутренней (уровень гормонов, аминокислот, глюкозы, неэстерофицированных жирных кислот и др.

веществ) среде. По системе эфферентных нейронов импульсы попадают в стволовые отделы головного мозга (например, в ретикулярную формуацию), зрительную покрывку и передний мозг, где сосредоточены анализаторные центры. По аксонам от нейронов всех этих отделов импульсы попадают на пептид- и адренергические НСК гипоталамуса, имеющие развитый синаптический аппарат (Follenius, 1970; Сенчик и др., 1974) и являющиеся конечным нейроэндокринным эфферентным звеном.

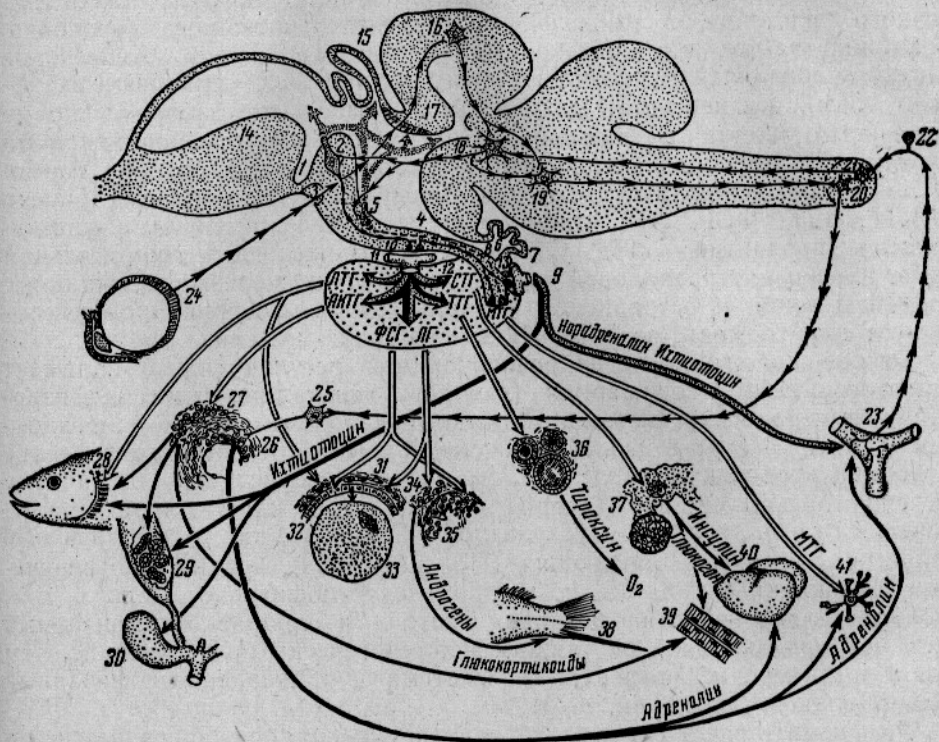


Рис. 3. Универсальная схема нейроэндокринных взаимоотношений у рыб:

1-12 — то же, что и на рис. 1; 13 — нейрогипофиз; 14 — передний мозг; 15 — эпифиз; 16 — оптическая покрывка среднего мозга; 17 — субкомиссуральный орган; 18 — нейрон интегративного центра ствола мозга, воспринимающий эфферентные сигналы; 19 — нейрон интегративного центра ствола мозга, передающий эфферентные сигналы; 20 — преганглионарный вегетативный нейрон спинного мозга; 21 — афферентный нейрон спинного мозга; 22 — чувствительный нейрон спинного мозга; 23 — интерорецептор стенки кровеносного сосуда; 24 — экстерорецептор сетчатки глаза; 25 — постганглионарный вегетативный нейрон; 26 — супраренальная (хромаффинная) ткань в стенке вены; 27 — интерренальная (кортикальная) ткань в стенке вены; 28 — жабры; 29 — почки; 30 — мочевой пузырь; 31 — эндокринные текальные клетки фолликула яичника; 32 — клетки фолликулярного эпителия яичника; 33 — яйцеклетка; 34 — интерстициальные клетки семенника; 35 — сертолиевы клетки семенника; 36 — щитовидная железа; 37 — островковая ткань (тело Брокмана) поджелудочной железы; 38 — вторичный половой признак самца — меч (у меченосца); 39 — поперечнополосатые мышцы; 40 — печень; 41 — меланофор; темнопунктирные стрелки — совместное действие пептидных и катехоламиновых нейрогормонов; темные стрелки — действие тропных гормонов аденогипофиза; пунктирные стрелки — действие через спинномозговую жидкость пептидных и моноаминовых нейрогормонов (нейротропный эффект); вопросительные знаки у стрелок — предполагаемое действие гормона.

Эти нейроэндокринные элементы реализуют свое влияние в четырех ранее названных системах соответственно путем выделения обоого рода нейрогормонов, регулируя деятельность клеток и тканей реципиентов. Так, через спинномозговую жидкость осуществляется влияние на систему нейроэндокринных циркумвентрикулярных органов (эпифиз, субкомиссуральный и субфорникальный органы и др.), каудальную нейросекреторную систему и, возможно, в целом на ЦНС (Sterba, Weiss, 1968). В гипоталамо-переднегипофизарной системе пептидные гипофизотропные и катехоламиновые (норадреналин и допанин) нейрогормоны, поступая в порталный кровоток у некоторых рыб, а у костистых

стых локально, воздействуя на функцию железистых клеток про- и мезоаденогипофиза, видимо, стимулируют, а возможно, и ингибируют синтез и выведение соответствующих тропных гормонов гипофиза.

Таким же образом регулируется и функция клеток метааденогипофиза, причем здесь у всех рыб нейрогормоны действуют относительно локально. Каков механизм взаимодействия обоего рода нейрогормонов на уровне аденогипофиза, не ясно. Мы полагаем, что катехоламины имеют общее действие, возможно, способствуя проникновению пептидного нейрогормона через стенки капилляров как первичного, так и вторичного сплетения, а также через соединительнотканые прослойки. Возможно также, что катехоламины подготавливают железистые клетки к восприятиям пептидных нейрогормонов и усиливают их эффект. Сами же пептидные нейрогормоны действуют избирательно на железистые клетки. В дальнейшем стимулированные нейрогормонами клетки всех долей аденогипофиза выбрасывают свои тропные гормоны, которые действуют либо на периферические железы-мишени (АКТГ, ТТГ, ФСГ, ЛГ), либо непосредственно на ткани и клетки-мишени (пролактин — ЛТГ, СТГ и МТГ). В последнем гормональном звене клетки интерреналовой ткани, щитовидной железы, эндокринные элементы гонад и островкового аппарата поджелудочной железы выделяют свои гормоны, воздействующие на ткани-мишени.

Особое положение в нейроэндокринной регуляции рыб занимает гипоталамо-нейрогипофизарная (гомолог гипоталамо-заднего гипофизарной у четвероногих) система. Пептидные нейрогормоны — 8 аргинин-вазотонин и 4 серин-8 изолейцин-окситонин (ихтиотонин), поступающие в общий кровоток (Follett, Heller, 1964), воздействуют не только на свои органы-мишени (хлоридсекретирующие клетки жабр, почку, мочевой пузырь, гладкую мускулатуру), а видимо, как и гомологичные нейрогормоны у млекопитающих (Поленов, 1968), — и на периферические эндокринные железы, т. е. парааденогипофизарно. Дело в том, что гипоталамо-нейрогипофизарная система и парааденогипофизарный путь нейроэндокринной регуляции филогенетически более древние, чем гипоталамо-переднегипофизарная система и трансаденогипофизарный путь (Поленов, Бельский, 1973).

Это представление очень хорошо подкрепляется общеизвестными данными о том, что периферические эндокринные железы возникают и дифференцируются и в онто-, и в филогенезе раньше, чем аденогипофиз, особенно его передняя доля. Отсюда становится понятным, почему в стрессорных ситуациях, в какой-то степени близких к патологии, гипоталамо-нейрогипофизарная система функционирует особенно интенсивно. Ведь именно в этих условиях раскрываются филогенетически древние защитные механизмы (Орбели, 1958). В осуществлении стрессорной реакции нейропроводниковым путем подключается и массивная по общему «объему», но рассеянная по сосудам и частично вегетативным ганглиям и нервным стволам хромоаффинная или супрареналовая ткань, выбрасывающая в кровь периферические катехоламинные нейрогормоны — норадреналин и адреналин (Межнин, 1971, 1973; Лейбсон, Плисецкая, 1972; Смиттен, 1972). В этом случае опять комплекс пептидных и катехоламинных нейрогормонов воздействует на функцию висцеральных органов и в первую очередь на те из органов, которые обеспечивают гомеостаз.

Закljučая этот раздел, мы хотим еще раз подчеркнуть, что представленный здесь материал — это рабочая схема, весьма условная и не отражающая всех сложных взаимоотношений внутри нейроэндокринного регулирующего аппарата. В частности, здесь не затронуты общеизвестные, хотя еще далеко не изученные механизмы, обеспечивающие обратные связи, играющие важнейшую роль в нейроэндокринной интеграции.

ТРИ НАПРАВЛЕНИЯ ГИПОТАЛАМИЧЕСКОЙ РЕГУЛЯЦИИ ПРОЦЕССА РАЗМНОЖЕНИЯ

Размножение у рыб — это сложное биологическое явление, охватывающее определенный период жизненного цикла, который в свою очередь может быть разделен на этапы, характеризующиеся теми или иными регуляторными процессами и поведенческими актами. Мы различаем четыре этапа: миграционный, преднерестовый, нерестовый и посленерестовый. Затем проходные и полупроходные рыбы возвращаются на места нагула.

Теперь рассмотрим наши представления о механизмах гипоталамической регуляции процессов размножения у рыб на всех перечисленных выше этапах. Мы считаем, что эта регуляция осуществляется по трем направлениям: регуляция эндокринной и генеративной функции гонад; обеспечение необходимого уровня работы висцеральных систем и гомеостаза организма; влияние на поведение. При рассмотрении каждого из этих направлений главное внимание будет уделено гипоталамическим нейросекреторным механизмам, в частности регуляции функций аденогипофиза, а не действию гормонов последнего и эндокринных желез-мишеней. Материалом для этого раздела, особенно того, в котором освещается функция аденогипофиза и периферических эндокринных желез, послужили литературные данные, взятые как из ранее цитированных работ общего характера, так и публикаций, специально посвященных рыбам (Казанский, 1962; Olivereau, 1963; Баранникова, 1965, 1968; Epple, 1969; Chester Jones, Phillips, 1960; Гинзбург, Детлаф, 1969; Gorbman, 1969; Pavlovic, Polenov, 1969; Peter, 1970; Сакун, 1970; Dimovska, 1971; Поленов и др., 1971; Sage, Bern, 1971; Ball et al., 1972; Breton et al., 1972; Геллер и др., 1972; Dodd, 1972; Polenov et al., 1972 a, b; Reinboth, 1972; Турдаков, 1972; Моисеева, 1973; Pavlovic, Pantic, 1972; Pickford, 1973; Зайцев, 1974; Поленов и др., 1974; Polenov, Garlov, 1974; Redgato, 1974; Чуйко, 1974).

Регуляция эндокринной и генеративной функции гонад. Здесь не будет рассматриваться вопрос о регуляции эндокринной и генеративной функции гонад со стороны системы гипоталамуса — аденогипофиз в период полового созревания и наступления половозрелости, т. е. в периоды, предшествующие размножению. Это специальный и большой вопрос.

Во время нерестовой миграции продолжается процесс созревания гамет. Нейроэндокринные центры гипоталамуса: адренергические ядра туберо-инфундибулярного комплекса и пептидергические — преоптическое ядро у всех рыб и латеральное ядро серого бугра у большей части костистых нейрогормональным путем стимулируют функцию гонадотропных клеток аденогипофиза. Последние постоянно выбрасывают небольшие порции гонадотропинов, которые стимулируют фолликулярные и текальные (яичник), сертолиевые и интерстициальные (семенник) клетки гонад. Выделяющиеся половые гормоны обеспечивают питание, рост, вителлогенез и сложные процессы дифференцировки, и, возможно, начало созревания гамет. Половые гормоны в этот период воздействуют также на сому, в первую очередь участвуя в метаболизме, обеспечивая морфогенетические процессы, в частности связанные с брачным нарядом, развитием копулятивных органов и др.

В преднерестовом этапе и в момент нереста наблюдаются более резкие изменения регуляции гонадотропной функции аденогипофиза. В это время на нейроэндокринные центры устремляются потоки импульсов от экстерорецепторов, информируя о смене целого ряда факторов внешней среды (температура, окорость течения, грунт, наличие партнера и т. п.). Активизированные полифункциональные нейроэндокринные центры (потеря секреторных гранул, гипертрофия ядер и яд-

рышек НСК) своими нейрогормонами, выбрасываемыми в этот период большими порциями, особенно у рыб с единовременным нерестом, резко стимулируют многочисленные гонадотропные клетки (массовая голокриния). Затем большие количества гонадотропинов воздействуют на эндокринные элементы гонад, половые гормоны которых вызывают завершение созревания гамет, выход спермиев в выводные протоки и овуляцию. У самок эти процессы выражены особенно бурно.

Поэтому сразу после нереста у таких рыб наблюдается сильное опустошение, а иногда и частичная гибель как пептидергических НСК, так и особенно гонадотропных клеток мезоаденогипофиза. Организм рыб, особенно самок, истощен, причем у некоторых видов нерест, как известно, заканчивается гибелью (моноциклические лососевые, бычки). У некоторых рыб после овуляции наблюдается гипертрофия и гиперплазия фолликулярного эпителия и эндокринных текальных клеток яичника (хрящевые рыбы) и интерстициальных клеток семенников. Вполне возможно, что эти клетки продуцируют повышенные порции половых гормонов, которые по типу обратной связи временно затормаживают функции НСК и гонадотропов.

У полициклических видов рыб спустя определенный срок наступает период восстановления нормальной функциональной активности НСК и гонадотропных клеток, и снова деятельность этой системы направляется на регуляцию через половые гормоны вителлогенеза и в целом созревание новой генерации гамет.

Регуляция висцеральных систем. В период размножения необходимо обеспечить в первую очередь оптимальные метаболические условия для роста гамет и поддержания гомеостаза в организме. Как известно, эти процессы регулируются комплексом висцеральных систем и в первую очередь эндокринных желез, деятельность которых в свою очередь контролируется гипоталамусом. Особенно ярко проявляется значение этих сторон нейроэндокринной регуляции у рыб, совершающих длительные анадромные и катадромные миграции из морей в реки, и наоборот. В этих условиях деятельность регулирующих систем организма определяется тремя основными, тесно связанными между собой направлениями. Первое направление — обеспечение адаптации организма к изменениям среды по пути миграции. Основными изменяющимися факторами являются соленость, температура, сила течения, мутность и освещенность. Второе направление — обеспечение рационального расходования энергетических ресурсов, необходимых на протяжении миграционного пути, третье — обеспечение исходными пищевыми ресурсами растущих гамет.

Нейроэндокринная регуляция названных выше процессов со стороны гипоталамуса реализуется преимущественно через три системы: гипоталамо-переднегипофизарную, гипоталамо-метааденогипофизарную и гипоталамо-нейрогипофизарную. Поэтому у всех групп рыб в процессе миграции интенсивно функционирует преоптическое ядро и, видимо, мелкоклеточные ядра туберо-инфундибулярного комплекса. В аденогипофизе активно секретируют все клетки, в меньшей степени гонадотропы. Терминали аксонов преоптического ядра, связанные с общим кровотоком, активизированы и содержат уменьшенное количество гомори-положительного нейросекрета.

Соответственно активируются и все периферические железы-мишени. При этом в большей степени к непосредственно адаптивным реакциям и поддержанию гомеостаза имеют отношение АКТГ, ЛТГ и МТГ клетки аденогипофиза, гипоталамо-нейрогипофизарная система, интернальная (исный гомеостаз) и супрареналовая ткани. К регуляции метаболических процессов, в частности энергетических «аварийных» ресурсов организма имеют отношение СТГ, ТТГ, АКТГ клетки аденогипофиза и контролируемые ими островковый аппарат поджелудочной

железы, щитовидная железа и интерреналовая ткань (глюконеогенез). Все эти клеточные элементы практически в течение всего этапа миграции находятся в активном состоянии, однако наблюдаются резкие всплески гиперсекреции в те моменты, когда наблюдается резкая смена среды обитания, напоминающая стрессовую ситуацию (Баранникова и др., 1974; Пенькова, 1974), например при переходе из соленой воды в пресную (лососевые Тихого океана), из относительно теплой воды морских мелководий в охлажденную воду рек (осетровые Северного Каспия).

Сильная активизация указанных выше систем наблюдается также непосредственно перед нерестом и в процессе его, что вызвано своеобразным эмоциональным стрессом. Эти процессы в большей степени выражены у самок, чем у самок. Поэтому у тех видов рыб, у которых особенно ярко выражена такая реактивность, после нереста наблюдается значительное истощение всей нейроэндокринной системы, обеспечивающей как регуляцию функции гонад, так и реализацию защитно-приспособительных реакций организма (Поленов и др., 1972; Поленов и др., 1973 а, б; Polenov et al., 1972 b). После нереста степень нарушения функции (возможно, истощения) нейроэндокринного аппарата, особенно того, который обеспечивает адаптивные реакции, может быть настолько велика, что он не сможет поддержать гомеостаз и поднять энергетические ресурсы организма. Тогда происходит гибель либо отдельных особей (бычки), либо целых популяций (моноциклические лососи). У рыб, у которых истощение нейроэндокринной системы после нереста не столь глубоко и длится не более двух недель (самки волжского осетра), наступает период ее восстановления.

Регуляция поведения. Что побуждает рыб к миграции? Вопрос о так называемом миграционном импульсе очень сложен и до сих пор не разрешен (Баранникова, 1968; Фонтен, 1972). По аналогии с перелетом у птиц можно предположить, что толчком к нерестовой миграции рыб является комплекс внутренних факторов и в первую очередь определенный уровень обмена веществ, а возможно, также у некоторых видов и уровень половых гормонов. В частности, важную роль может играть уровень депонирующихся энергетических веществ (гликогена, липидов), т. е. степень упитанности (жирности) особей (Лукьяненко, Шелухин, 1971; Шульман, 1972). Импульсы, поступающие из интерорецепторов по афферентным проводникам, достигают интегративных центров ЦНС. Оттуда сигналы передаются не только на двигательный аппарат, но также и на нейроэндокринный комплекс гипоталамус — аденогипофиз — эндокринные железы-мишени, в первую очередь в те из них, гормоны которых обеспечивают энергетика за счет внутренних ресурсов организма. Ведь во время миграции рыбы перестают питаться. Можно допустить, что в этот этап активизируется продукция нейрогормонов, поступающих в спинномозговую жидкость, и половых гормонов. Оба рода гормонов создают в ЦНС «половую доминанту», обуславливающую движение рыб к месту нереста — поведение, напоминающее своеобразный «амок».

На преднерестовом этапе рыбы ищут подходящие нерестилища, совершают преднерестовые «брачные» игры, формируются нерестующие пары, идет строительство гнезд и т. п. В целом все эти проявления можно назвать преднерестовым поведением. На этом этапе и особенно в момент нереста рыбы чрезвычайно активны и агрессивны, особенно самцы.

На этих этапах нейроэндокринная система чрезвычайно активизирована по типу ответа на стрессовое воздействие. Здесь наблюдается физиологический «эмоциональный» стресс. Ярким примером этого является нерест сельди черноспинки-бешенки. В этих реакциях принимают участие ранее рассмотренные системы и, видимо, особое место

имеет гипоталамо-вентрикулярная система. Поступающие в спинно-мозговую жидкость как пептидные, так и моноаминовые нейрогормоны влияют на состояние ЦНС. Эти же гормоны, вполне вероятно, влияют на ЦНС также и через общий кровоток (Штерба, 1974). Кроме того, у тех рыб, у которых выражена забота о потомстве, так называемый «родительский рефлекс», особо активизируется передняя доля гипофиза. Активизация этой функции продолжается и в посленерестовый этап, который в поведенческом отношении у большинства рыб характеризуется переходом к питанию — пополнению истраченных энергетических ресурсов. В это время начинается относительно пассивный, особенно у сильно истощенных самок, скат отнерестившихся особей. Естественно, что постепенно вновь активизируется деятельность нейроэндокринных систем, регулирующих повседневный метаболизм, и в первую очередь система гипоталамус — аденогипофиз — островковый аппарат поджелудочной железы. Таким образом, в период размножения рыб их поведение проявляется в следующих основных актах, характерных для каждого из четырех этапов: в нерестовой миграции; в поиске нерестилищ, брачных играх, строительстве гнезд; в нересте; в заботе о потомстве, переходе к питанию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенный в данной статье материал свидетельствует о важной роли гипоталамических нейроэндокринных центров в обеспечении различных сторон процессов размножения. Все три рассмотренные выше направления нейроэндокринных влияний тесно взаимодействуют, так что порой их трудно разграничить. Как правило, реакция всей нейроэндокринной системы, особенно в стрессовых ситуациях, бывает одновременной и однонаправленной. Такое единство обеспечивается функцией ограниченного числа нейросекреторных центров: одним пептидергическим преоптическим ядром у большинства рыб или двумя — преоптическим ядром и латеральным ядром серого бугра у части костистых и постоянно у всех рыб группой адренергических ядер туберо-инфундибулярной области. Обе эти системы работают синхронно, осуществляя двойной регуляторный эффект. Каждое из ядер, но особенно преоптическое, характеризуется мультифункциональностью. Видимо, тесное топографическое объединение НСК, ответственных за регуляцию различных функций аденогипофиза и висцеральных органов, в единый нейросекреторный центр биологически оправдано. Такая концентрация многих функций особо характерна для низших пойкилотермных позвоночных. Она обеспечивает синхронную регуляцию названных выше многообразных функций эндокринного аппарата, особенно в стрессовых ситуациях.

Проведенный в настоящей статье анализ собственных и литературных данных показывает, что в регуляции размножения у рыб большую роль играют нейроэндокринные механизмы, контролируемые нейропроводниковыми центрами ЦНС. В период размножения у рыб, когда имеют место стрессовые ситуации, особую значимость приобретают наиболее филогенетически древние гипоталамические нейроэндокринные (нейросекреторные) регуляторные механизмы. Так, преднерестовое состояние и нерест у рыб, особенно единовременный, можно рассматривать как состояние типа физиологического стресса, при котором сильно активизируется весь нейроэндокринный аппарат организма, значительно повышающий в этот момент уровень общего метаболизма. Этот момент чрезвычайно важно учитывать при использовании и разработке метода гипофизарных инъекций, направленных на получение зрелых половых продуктов в нужные для рыбоводных целей сроки.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Алешин Б. В. Гистофизиология гипоталамо-гипофизарной системы. М., «Медицина», 1971. 440 с.
- Адренальная железа у осетровых и ее изменения на разных этапах жизненного цикла. — В кн.: Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХа. Астрахань, 1974, с. 18—19. Авт.: И. А. Баранникова, Е. В. Васильева, В. П. Дюбин, И. В. Тренклер.
- Баранникова И. А. Экологическая гистофизиология эндокринных желез у рыб. — «Арх. анат., гист. и эмбриол.», 1965, т. 48, № 1, с. 3—17.
- Баранникова И. А. Функциональные основы миграционного поведения проходных рыб. Автореферат докторской диссертации ЛГУ, 1968. 30 с.
- Гарлов П. Э. Электронно-микроскопическое исследование нейросекреторных элементов проксимальной контактной области у осетровых. — «ДАН СССР», 1969, т. 188, № 1, с. 245—248.
- Гербильский Н. Л. Специфика и задачи экологической гистофизиологии как одного из направлений гистологических исследований. — «Арх. анат., гист. и эмбриол.», 1956а, 33, 12.
- Гербильский Н. Л. Роль нервной системы в осуществлении процесса перехода организма рыбы в нерестовое состояние. — В сб., посвященном 70-летию И. Ф. Правдина. — «Труды Карело-Финского отделения АН СССР», 1956б, т. 5, с. 14—21.
- Гинзбург А. С., Детлаф Т. А. Развитие осетровых рыб. Созревание яиц, оплодотворение и эмбриогенез. М., «Наука», 1969. 134 с.
- Гипоталамическая регуляция передней части гипофиза. Будапешт, Изд-во АН Венгрии, 1965. Авт.: Я. Сентаготай, Б. Флерко, Б. Меш, Б. Халас. 353 с.
- Зайцев А. В. Роль гипоталамо-гипофизарного комплекса самцов и самок речного налима (*Lota lota* L.) в регуляции репродуктивного процесса. — В кн.: Материалы I Всесоюзной конференции по нейроэндокринологии 21—25 января 1974 г. Ленинград, 1974, с. 62.
- Казанский Б. Н. Экспериментальный и гистофизиологический анализ изменения половых циклов рыб под воздействием экологических факторов. — В кн.: Вопросы экологии. М., 1962, Т. 5, с. 88—89.
- Константинова М. С. Распределение моноаминов в гипоталамусе и гипофизе позвоночных. — «Ж. эвол. биохим. и физиол.», 1974, Т. 7, № 2, с. 213.
- Константинова М. С. Моноамины в ликвор-контактных нервных клетках у позвоночных. — «Ж. эвол. биохим. и физиол.», 1975, Т. 11, № 1.
- Константинова М. С., Поленов А. Л. Моноамины в проксимальной контактной области у некоторых осетровых. — В кн.: Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХа. Астрахань, 1974, с. 68—69.
- Лейбсон Л. Г., Плисецкая Э. М. Гормоны и их роль в регуляции метаболизма у холоднокровных позвоночных. — «Успехи физиологических наук», 1972, Т. 3, вып. 4, с. 26—45.
- Лукьяненко В. И., Шелухин Г. К. Биохимический аспект проблемы анадромных миграций осетровых. — В кн.: Материалы к объединенной научной сессии ЦНИОРХа и АЗНИИРХа. М., 1971, с. 64—65.
- Межнин Ф. И. Гистологическое строение интерреналовой и супрареналовой желез у некоторых представителей пресноводных рыб. — «Арх. анат., гист. и эмбриол.», 1971, Т. 61, № 7, с. 32—43.
- Межнин Ф. И. Интерреналовые тельца и хромафинная ткань осетровых. — «Инф. бюл. Биология внутренних вод», 1973, № 19.
- Моисеева Е. Б. Морфофункциональная характеристика гипофиза бычков *Gobius batrachosephalus* Pall. и *G. melanostomus* Pall. в связи с особенностями их типов нереста. Автореферат диссертации. 1973. 26 с.
- Новиков Б. Г., Руднева Л. М. Гипоталамические структуры, принимающие участие в регуляции тропных функций гипофиза. — В кн.: Проблемы физиологии гипоталамуса. Киев, 1973, 7.
- Об окситотической и антидиуретической активности и о двух типах нейросекреторного вещества в нейрогипофизе у самок до и после нереста. Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХа. Астрахань, «Волга», 1972, с. 40—42. Авт.: Г. С. Геллер, С. М. А. Заиди, А. Л. Поленов и П. Е. Гарлов.
- Орбели Л. А. Избранные труды. АН СССР, 1958.
- Пенькова Е. А. Анализ строения адреналовых желез у русского осетра в морской и речной периоды жизни. — В кн.: Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХа. Астрахань, 1974, с. 114—115.
- 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. О роли гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы в осуществлении реакций адаптации. — В кн.: Материалы к III Всесоюзному совещанию по экологической физиологии, биохимии и морфологии, т. «Гормональные механизмы адаптации, сезонная периодика в организме, адаптации водно-солевого обмена». Новосибирск, 1967, с. 49—51.

- Поленов А. Л. Гипоталамическая нейросекреция. М., «Наука», 1968. 159 с.
- Поленов А. Л. Морфо-функциональные основы нейросекреторных (пептидергических) и адренергических регулирующих механизмов гипоталамуса. XI съезд Всесоюз. физиол. об-ва им. И. П. Павлова. Л., 1970, т. 1, с. 311—315.
- Поленов А. Л., Бедельский М. А. О некоторых закономерностях становления нейрогемальных отделов гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы в онто- и филогенезе позвоночных.—«Ж. эволюц. биохим. и физиол.», 1973, Т. IX, № 4, с. 355—363.
- Поленов А. Л., Гарлов П. Е., Корякина Е. Д. Сравнительная характеристика нейрогипофиза осетров весной в период нереста и осенью задолго до него.— В кн.: Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХа. Астрахань, 1973а.
- Поленов А. Л., Гарлов П. Е., Павлович М. О. О значении гипоталамической нейросекреции у осетровых в реализации защитных и приспособительных реакций организма.—В кн.: Актуальные вопросы осетрового хозяйства. Астрахань, 1971, с. 182—184.
- Поленов А. Л., Яковлева И. В., Гарлов П. Е. Экологистофизиологический и экспериментальный анализ нейрогипофиза и щитовидной железы у осетровых в условиях чрезвычайного напряжения.—В кн.: Осетровые и проблемы осетрового хозяйства. М., 1972б, с. 263—282.
- Поленов А. Л., Яковлева И. В., Гарлов П. Е. Нейроэндокринные механизмы реализации защитно-приспособительных реакций осетровых на изменение солености воды.—В кн.: Экологическая физиология рыб (тезисы докладов Всесоюзной конференции по экологической физиологии рыб, 24—26 января 1973 г.). М., 1973, с. 43—46.
- Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М., «Мир», 1967. 766 с.
- Сакун О. Ф. Проблема гонадотропной активности гипофизов у рыб и физиология оогенеза.— В кн.: Проблемы современной биологии—«Труды Петергофского биол. ин-та», 1970, № 20, с. 121—133.
- Сенчик Ю. И. О некоторых закономерностях в изменении структурной организации нейросекреторных центров гипоталамуса в филогенезе.— В кн.: Материалы I Всесоюзной конференции по нейроэндокринологии 21—25 января 1974 г. Л., 1974, с. 156—157.
- Сенчик Ю. И., Павлович М. и Поленов А. Л. О синаптических аппаратах нейросекреторных клеток преоптического ядра у русского осетра.— В кн.: Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХа. Астрахань, 1974, с. 136—138.
- Смиттен Н. А. Симпато-адреналовая система в фило- и онтогенезе позвоночных. М., «Наука», 1972. 346 с.
- Турдаков А. Ф. Воспроизводительная система самцов рыб. Фрунзе, «Илим», 1972, с. 158—167.
- Фонтен М. Эндокринные железы и различные формы поведения рыб.— В кн.: Осетровые и проблемы осетрового хозяйства. М., 1972. 280 с.
- Чуйко В. А. Гипоталамо-адреноркортикальная система позвоночных в условиях активации холинергических и адренергических систем.— В кн.: Материалы I Всесоюзной конференции по нейроэндокринологии 21—25 января 1974. Л., 1974, с. 190—191.
- Штерба Г. Восходящие нейросекреторные пути пептидергического типа.— В кн.: Материалы I Всесоюзной конференции по нейроэндокринологии 21—25 января 1974 г. Л., 1974, с. 198—199.
- Шульман Г. Е. Физико-биохимические особенности годовых циклов рыб. М., «Пищевая промышленность», 1972. 368 с.
- Ball Y. N., Baker V. I., Oliverea M., Peter R. E. Investigations on hypothalamic control of adenohipophysial functions in teleost fishes. Gen. Comp. Endocrinol., Suppl. 1972, 3, 11—21.
- Barker-Jorgenson C., Larsen L. Neuroendocrine mechanisms in Lower vertebrates. In: Neuroendocrinology, ed. by L. Martini and W. F. Ganong, N. Y. and London, Acad. Press, 1967, 485—529.
- Barrington E. J. W. An introduction to general and comparative endocrinology. Oxford, Clarendon Press, 1963.
- Bertler A., Falck B., Mecklenburg C. V. Monoaminergic mechanisms in special ependymal areas in the rainbow trout, *Salmo irideus*. Gen. comp. Endocrinol., 1963, 3, 685—686.
- Blackwell R. E., Guillemin R. Hypothalamic control of adenohipophysial secretions. In: Annual review of physiology, vol. 35, 1973, 357—390.
- Breton B., Billard R., Galabert B., Kann G. Dosage radioimmunologique des gonadotropines plasmatiques chez *Carassius auratus*, au cours du nycthemere et pendant l'ovulation. Gen. comp. Endocrinol., 18, 3, 1972, 463—468.
- Chester Johns I., Phillips J. G. Adrenocorticosteroids in fish. In: Hormones in Fish. London, Sympos. Zool. Soc. of London, 1960, 1, 17—32.
- Chevins P. F. D. Ultrastructure of the pituitary complex in the genus *Raia* (Elasmobranchii). I. The pars intermedia. Z. Zellforsch., 130, 2, 1972, 193—204.

- Chevins P. F. D., Dodd J. M. Pituitary innervation and control of colour change in the skates *Raia naevus*, *R. clavata*, *R. montagui*, and *R. radiata*. Gen. comp. Endocrinol., 15, 2, 1970, 232—241.
- Dimovska A. Structure Histologique de l'hypophyse de la perche de doiran (*Perca fluviatilis macedonica* Kar.). Institut de pisciculture de la rs de Macedoine. IV, 8, 1971.
- Dodd J. M. Ovarian control in cyclostomes and elasmobranchs. Amer. Zool., 12, 2, 1972, 325—329.
- Ekenngren B. O. The Nucleus preopticus and the Nucleus lateralis tuberculi in the Roach, *Leuciscus rutilus*. Z. Zellforsch., 140, 1973, 369—388.
- Epple A. The endocrine pancreas. In: Fish Physiology, ed. by W. S. Hoar and D. J. Randall N. Y. — London, Acad. Press, 2, 1969, 275—319.
- Farrell G., Fabre L. F., and Rauschkolb E. W. The neurohypophysis. In: Annual review of physiology, eds. Hall V. E., Giese A. C., and Sonnenschein R. R. Vol. 30. 1968, 557—588.
- Follenius E. Cytologie des systèmes neurosécréteurs hypothalamohypophysaires des poissons téléostéens. In: Neurosecretion. IV. Internat. Symposium on Neurosecretion, ed. F. Stutinsky. Berlin—Heidelberg—New York: Springer, 1967, 42—55.
- Follenius E. La localisation fine des terminaisons nerveuses fixant la noradrénaline H³ dans les différents lobes de l'adénohypophyse de l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus* L.). In: Aspects of neuroendocrinology. V. Internat. Symposium on Neurosecretion, eds. W. Bargmann and B. Scharrer. Berlin—Heidelberg—New York: Springer, 1970, 232—244.
- Follenius E. Intégration de la dopamine dans les terminaisons aminérgiques de la méta—adénohypophyse de l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus* L.). Comp. rend. Acad. Sci., 273, 12, 1971, 1039—1040.
- Follett B. K., Heller H. The neurohypophysial hormones of bony fishes and cyclostomes. J. Physiol., 172, 1—2, 1964, 74—91.
- Gorbman A. Thyroid function and its control in fishes. In: Fish Physiology, eds. W. S. Hoar and D. J. Randall. New York and London, Acad. Press, 1969.
- Gorbman A., Bern H. A. A textbook of comparative endocrinology. New York, J. Wiley, 1957.
- Hansen G. N.: On the structure and vascularization of the pituitary gland in some primitive Actinopterygians (*Acipenser*, *Polyodon*, *Calamoichthys*, *Polypterus*, *Lepistosteus*, and *Amia*). Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter, 18, 1, Kobenhavn: Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S 1971, 1—64.
- Iturriza F. C. Monoamines in the neurointermediate lobe of the pituitary of the Argentinian eel. Naturwissenschaften 54, 1967, 565.
- Jasinski A. Vascularization of the hypophysial region in lower vertebrates (Cyclostomes and Fishes). Gen. comp. endocrinol., 2, 1969, 510—521.
- Jasinski A., Kilariski W. Fine structure of pars neurointermedia of the loach, *Misgurnus fossilis* L. Z. Zellforsch., 105, 1970, 259—275.
- Knowles F., Vollrath L. Neurosecretory innervation of the pituitary of the eels *Anguilla* and *Conger*. I. The structure and ultrastructure of the neuro—intermediate lobe under normal and experimental conditions. Phil. Trans. B 250, 1966, 311—327.
- Lagios M. D. The pituitary gland of the paddlefish, *Polyodon spathula*. Copeia 2, 1968, 401—404.
- Lagios M. D. Tetrapod—like organization of the pituitary gland of the polypteriform fishes, *Calamoichthys calabaricus* and *Polypterus palmas*. Gen. comp. Endocrinol., 11, 1968b, 300—315.
- Lagios M. D. The median eminence of the bowfin, *Amia calva* L. Gen. comp. Endocrinol., 15, 1970, 453—463.
- Leatherland J. F. Studies on the structure and ultrastructure of intact and «met-hallibure»—treated meso—adénohypophysis of the viviparous teleost, *Cymatogaster aggregata* Gibbons. Z. Zellforsch. 98, 1969, 122—134.
- Leatherland J. F. Structure and ultrastructure of the neurohypophysis of the viviparous teleost, *Cymatogaster aggregata* Gibbons. Canad. J. Zool. 1970, 1087—1091.
- Leatherland J. F. Histophysiology and innervation of the pituitary gland of the goldfish, *Carassius auratus* L.: light and electron microscopic investigation. Canad. J. Zool., 50, 1972, 835—844.
- Leatherland J. F., Dodd J. M. Activity of the hypothalamo-neurohypophysial complex of the European eel (*Anguilla anguilla* L.) assessed by the use of an in situ staining technique and by autoradiography. Gen. comp. Endocrinol., 13, 1969, 45—59.
- Lefranc G., Hermite A. L., Tusques J., Étude topographique et cytologique des différents noyaux monoaminérgiques de l'encephale d'*Anguilla vulgaris*. Compt. rend. Soc. Biol., 164, 1970, 1629—1632.
- Maetz J. Salt and water metabolism. In: Perspectives in Endocrinology. London and N. Y. Acad. Press, 1968, 47—162.
- Matty A. J. Endocrine glands in lower vertebrates. Internat. Rev. Gen. Exptl. Zool., 2, 1966, 43—138.

- Meurling P., Björklund A. The arrangement of neurosecretory and catecholamine fibres in relation to the pituitary intermedia cells of the skate, *Raja radiata*. *Z. Zellforsch.*, 108, 1970, 81—92.
- McCann S. M., Dhariwal A. P. S., Porter J. C. Regulation of the adenohypophysis. In: Annual review of physiology, eds. Hall V. E., Geise A. C., Sonnen-schein R. R. Vol. 30, 1968, 529—649.
- Oliverau M. Cytophysiologie du lobe distal de l'hypophyse des Agnathes et des Poissons, à l'exclusion de cell concernant la fonction gonadotrope. In: Cytologie de l'adénohypophyse, eds. Benoit J. et Da Lage C. Collog. Internat. Centre Nat. Res. Sci., 128, 1963, 315—330.
- Pavlović M., Pantić V. Changes in hypothalamo—hypophysial system of teleostea under the influence of different ecological factors. In: Paper Abstracts, Sarajevo, Jugoslavija, 1973, 12—13.
- Pavlović M., Polenov A. L. Ecologo—histophysiological and experimental study of neurosecretory cells the preoptic nucleus in Russian sturgeon (*Acipenser güldenstädti Brandt*). Preliminary notes. 13^e Congress de l'Association des anatomistes de Yougoslavie, Ohrid, 1969, 21—24.
- Peter R. Hypothalamic control of thyroid gland activity and gonadal, activity in the Goldfish, *Carassius auratus*. *Gen comp. Endocrinol.* V. 14, No. 2, 1970, 334—356.
- Pickford G. E. Introductory remarks. *Amer. Zool.*, 13, 1973, 711—717.
- Polenov A. L. On the evolution of the median eminence—the proximal neurosecretory contact region—in some fishes (Elasmobranchii, Chondrosteoidei). *Arch. anat. microsc. et morphol. exptl.* 51, 1/8, 1968, 553—571.
- Polenov A. L., Garlov P. E. The hypothalamo—hypophysial system in Acipenseridae. I. Ultrastructural organization of large neurosecretory terminals (Herring bodies) and axoventricular contacts. *Z. Zellforsch.*, 116, 3, 1971, 349—374.
- Polenov A. L., Garlov P. E. The hypothalamo-hypophysial system in Acipenseridae. III. The neurohypophysis of *Acipenser güldenstädti Brandt* and *Acipenser stellatus Pallas*. *Z. Zellforsch.*, 136, 4, 1973, 461—477.
- Polenov A. L., Garlov P. E. The hypothalamo-hypophysial system in Acipenseridae. IV. The functional morphology of the neurohypophysis of *Acipenser güldenstädti Brandt* and *Acipenser stellatus Pallas* after exposure to different salinities. *Cell Tiss. Res.*, 148, 1974, 259—275.
- Polenov A. L., Garlov P. E., Konstantinova M. S. and Belenky M. A. The hypothalamo-hypophysial system in Acipenseridae. II. Adrenergic structures of the hypophysial neurointermediate complex. *Z. Zellforsch.*, 128, 1972a, 470—481.
- Polenov A. L., Pavlović M. and Garlov P. E. Preoptic nucleus and neurohypophysis in sturgeons (*Acipenser güldenstädti Brandt*) at different stages of their life cycle and in experiments. *Gen. comp. Endocrinol.*, 18, 1970, 617.
- Polenov A. L., Pluzhnikov L. T., Senchik Yu. I. Ultrastructure of neurosecretory cells Nucleus praepopticus in *Cyprinus carpio L.* before and during spawning. Paper abstracts, p. 119. Sarajevo, Jugoslavija, 1973, 119.
- Redgato E. S. Neural control of pituitary. Adrenal activity in *Cyprinus carpio*. *Gen. comp. Endocrinol.*, 22, 1, 1974, 35—41.
- Reinboth R. Hormonal control of the teleost ovary. *Amer. Zool.*, 12, 2, 1972, 307—324.
- Sage M., Bern H. A. Cytophysiology of the teleost pituitary. *Int. Rev. Cytol.*, 31, 1971, 339—376.
- Sathyanesan A. G. and Chavin W. Hypothalamo-hypophysial neurosecretory system in the primitive actinopterygian fishes (Holostei and Chondrostei). *Acta anat. (Basel)* 68, 1967, 284—299.
- Sterba G., Weiss I. Beiträge zur Hydrencephalocrinie: II. Saisonale und alterbedingte Veränderungen der hypothalamischen Hydrencephalocrinie bei Bachforelle (*Salmo trutta fario*). *J. Hirnforsch.*, 10, 1968, 49—54.
- Vigh B. Das Paraventricularorgan und das zirkumventrikuläre System des Gehirns. *Budapest, Acad. Kiado*, 1971, 1—149.
- Weiss I. Saisonale Veränderungen des Enzymmusters und des Neurosekretgehaltes sowie die Innervation des Nucleus praepopticus der Bachforelle (*Salmo trutta fario*) unter besonderer Berücksichtigung der hypothalamischen Hydrencephalokrinie. *Morphol. Jahrbuch.*, 115, 4, 444—486, 1970.
- Wenger T., Kertesz G. et Aner L. Étude histologique et histochimique du noyau preoptique chez la carpe. (*Cyprinus carpio L.*). *Z. mikr.-anat. Forsch.*, 83, 2, 1971, 277—288.
- Wilson J. F., Dodd J. M. Distribution of monoamines in the Diencephalon and pituitary of the dogfish, *Scyliorhinus canicula L.* *Z. Zellforsch.*, 137, 1973, 451—469.
- Wingstrand K. G. Comparative anatomy and evolution of the hypophysis. In: The pituitary gland, eds. G. W. Harris and B. T. Donovan, vol. I. London: Butterworth and Co. 1966.
- Zambrano D. The nucleus lateralis tuberis system of the gobiid fish, *Gillichthys mirabilis*. II. Innervation of the pituitary. *Z. Zellforsch.*, 110, 1970, 496—576.

Hypothalamic control of reproduction in fish

A. L. Polenov

SUMMARY

On the basis of the data of our investigations and those from the literature an attempt is made to represent our general diagrammatic views on regulatory mechanisms of reproduction in fish. According to the structural and functional organization of the hypothalamo-hypophysial system fish are divided into two types: type I—fish having a portal system (Chondrichthyes, Chondrostei, Holostei, Brachio pterygii, Dipnoi) and type II—those devoid of the portal system (Teleostei). The peptidergic and adrenergic neuroendocrine (neurosecretory) systems securing a dual regulatory function of the adenohipophysis and visceral organs are described. Peptide and monoamine neurohormones are released into four anatomical formations and exert their influence there: at the level of the hypothalamus—into the spinal fluid; 2—in the proximal neurosecretory contact region—into the portal circulation of the anterior pituitary (pro- and mesoadenohipophysis) or in Teleostei they influence the cells of this lobe locally, 3—the cell complex of the intermediate lobe (metaadenohipophysis) is influenced locally and 4—in the neurohipophysis (the posterior pituitary)—into the vessels of the general circulation.

A simplified generalized diagram of the neuro-endocrine regulation of reproduction in fish is given. The neuro-endocrine «reflex arc» consists of the following links: exteroceptors and interoceptors—→integrative centers of the central nervous system—→peptidergic and adrenergic neurosecretory hypothalamic centers. Then the neurohormones exert their effect by three ways: I—directly on the adenohipophysis (through the portal system and locally)—→endocrine glands-targets—tissues-targets (transadenohipophysial neuroendocrine ways of regulation); II—directly on the endocrine glands-targets (through the general circulation)—→tissues-targets or III—directly on the tissues-targets (II and III—paraadenohipophysial neuroendocrine ways of regulation).

The period of reproduction in fish is tentatively divided into four stages: I—migration, 2—prespawning, 3—spawning and 4—postspawning. The hypothalamic regulation of reproduction in fish is realized by three ways: 1—regulation of the endocrine and generative functions of gonads, 2—creation of the necessary level for the functioning of the visceral systems and homeostasis of the organism, 3—influence on the behaviour. All those ways are considered at each stage of reproduction in fish. The neuroendocrine mechanisms realizing reactions of adaptation during the reproduction have been given special attention to. Prespawning and spawning in some species of fish are regarded as stressful situations resulting sometimes in exhausting and death of fish.