

ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ У ОСЕТРОВЫХ**И. А. Баранникова**

В регуляции функции половых желез и процесса размножения рыб принимает участие ряд гормонов и нейрогормонов, находящихся во взаимодействии. На основании данных, полученных к настоящему времени, главным образом на костистых, была разработана схема нейрогормонального контроля размножения рыб (Fontaine, 1969; de-Vlaming, 1974; Баранникова, 1975б; Поленов, 1975 и др.). Хрящевые ганоиды в этом отношении изучены значительно меньше; нейроэндокринная и эндокринная системы этих рыб отличаются значительным своеобразием по сравнению с данными системами костистых рыб, что делает необходимым изучение ряда звеньев их нейрогормональной регуляции.

Изучение процесса размножения осетровых имеет большое значение в связи с воспроизводством значительной части этих рыб в условиях рыбодных заводов с использованием метода гипофизарных инъекций, разработанного Н. Л. Гербильским (Гербильский, 1941).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для характеристики эндокринной и нейроэндокринной системы осетра в период нереста был собран на нерестилищах Волги в районе Каменного Яра и под Волгоградом в течение нескольких лет (1972—1975 гг.) в мае при нерестовых температурах (13—16° С). Материал фиксировали в жидкостях Буэна и Буэна — Холланда. Срезы мозга и гипофиза окрашивали паральдегидфуксином по Гомори Габу с докраской азан по Гейденгайну и Маллори, свинцовым гематоксилином по МакКонеюлу; гипофизы окрашивали также по Клевеленд-Вольфу. Срезы щитовидной железы и интерренальной ткани (гомолог коры надпочечника) окрашивали азаном по Гейденгайну и железным гематоксилином по Гейденгайну (интерренальная ткань). Для оценки функционального состояния железистых клеток аденогипофиза и интерренальной ткани наряду с другими критериями использовали карิโอметрию. Для каждого случая измеряли не менее 100 ядер с последующей статистической обработкой данных. Для оценки состояния щитовидной железы измеряли высоту тиреоидного эпителия и определяли отношение площади, занимаемой коллоидом, ко всей площади фолликула.

Кроме состояния интерренальной железы, по морфологическим данным, определяли содержание кортикостероидов в крови флюорометрическим методом (Цепелован, Русаков, 1976). Состояние изучаемых органов у рыб в период нереста сравнивали с характеристикой этих органов у осетров до и после нереста¹.

¹ В сборе и обработке материала принимали участие Н. С. Дубровская, Г. И. Козлова, И. В. Тренклер, за что автор выражает им искреннюю признательность.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Гипоталамо-гипофизарная система. При изучении нейроэндокринной системы осетра до и после нереста получены данные о весьма активном состоянии клеток преоптического ядра у рыб после нереста: в цитоплазме обнаруживается большое количество вакуолей (Баранникова, 1964). У осетров вскоре после нереста было отмечено некоторое снижение содержания нейросекрета в нейрогипофизе (Поленов, Яковлева, Гарлов, 1969).

В связи с этими данными большой интерес представляет изучение преоптико-гипофизарной нейросекреторной системы у осетров на нерестищах в период размножения. У самцов и самок осетра гипоталамо-гипофизарная пептидэргическая система в период нереста находится в активном состоянии. В клетках преоптического ядра, как правило, сравнительно немного гранул нейросекрета, располагающихся преимущественно в перинуклеарной зоне цитоплазмы и в отростках клеток; встречаются довольно мелкие вакуоли. Изредка обнаруживаются темные клетки с пикнотическими ядрами. Наиболее характерно выведение гранул нейросекрета в отростки клеток, направленные в сторону гипофиза. По ходу преоптико-гипофизарного тракта обнаруживаются крупные бусовидные утолщения, образующиеся в результате проведения большого количества нейросекрета. Весьма значительное накопление нейросекрета наблюдается в передней контактной области.

У большинства изученных рыб проксимальные части корней нейрогипофиза чрезвычайно бедны нейросекретом. В дистальных частях корней нейрогипофиза нейросекрета всегда больше; у разных особей содержание нейросекрета колеблется. В большинстве случаев нейросекрет концентрируется в периферических участках трубчатых корней нейрогипофиза, в непосредственной близости от значительно расширенных кровеносных сосудов, расположенных в соединительной ткани, отделяющей нейрогипофиз от железистой паренхимы промежуточной доли.

У небольшого числа рыб обнаружены окончания типа тел Герринга, располагающиеся часто среди клеток эпандимы recessus hypophyseus. Весьма обычны опустошенные тела Герринга, хотя встречаются также окончания, содержащие гомориположительный нейросекрет. Наиболее резко все эти изменения выражены у самцов. Полученные данные совпадают с наблюдениями других авторов (Власенко и др., 1976).

У ряда особей осетров, завершивших нерест, в передней контактной области продолжает обнаруживаться довольно много нейросекрета, тогда как у других его количество снижено. В нейрогипофизе самцов содержится среднее количество нейросекрета. У самок, как правило, корни нейрогипофиза бедны нейросекретом. Полученные данные свидетельствуют о высокой функциональной активности гипоталамо-гипофизарной системы осетров во время размножения, причем установлены некоторые различия в степени ее активности у самцов и самок.

К сожалению, эти данные получены с применением лишь морфологических методов исследования. В настоящее время изучены нейрогипофизарные гормоны хрящевых ганглиев и установлено наличие аргинин-вазотоцина и окситоциноподобного гормона, несколько отличающихся от нейрогормонов костистых (Achez et al., 1973). Большой интерес представляет изучение содержания различных нейрогормонов у осетровых на разных этапах репродуктивного цикла.

Гипофиз. Изучение гипофиза осетровых (севрюги) во время нереста показало, что в этот период происходят значительные изменения в дистальной (главной) доле гипофиза (Баранникова, 1975б), связанные с разрушением железистой паренхимы, главным образом гонадо-

тропных клеток, образованием «потоков» PAS — положительного коллоида, содержащего гонадотропный гормон. Резко снижается содержание гонадотропного гормона (Баранникова, 1949).

В результате последующих работ был выяснен механизм влияния гонадотропного гормона на созревание половых клеток у осетровых. Получены данные о биохимических свойствах гонадотропина хрящевых ганглиев и о его отличиях от гонадотропина костистых (Vigzawa-Gerard et al., 1975). Данных о других гормонах гипофиза осетровых значительно меньше, причем изменения других типов клеток аденогипофиза в связи с нерестом не изучались.

В ростральной зоне дистальной доли гипофиза у осетровых обнаруживаются эритрозинофильные клетки (Баранникова, 1975а, в; Баранникова, Дубровская, наст. сб.), которые, судя по данным иммуногистохимического анализа, вырабатывают пролактиноподобный гормон (Hansen, 1975). В период нереста в ростральной зоне дистальной доли, в которой кроме эритрозинофильных клеток лежат кортикотропин-продуцирующие клеточные элементы, обнаруживаются значительные полости в тяжах железистой паренхимы (рис. 1). В другие периоды жизненного цикла, в частности в начале анадромной миграции, эпите-

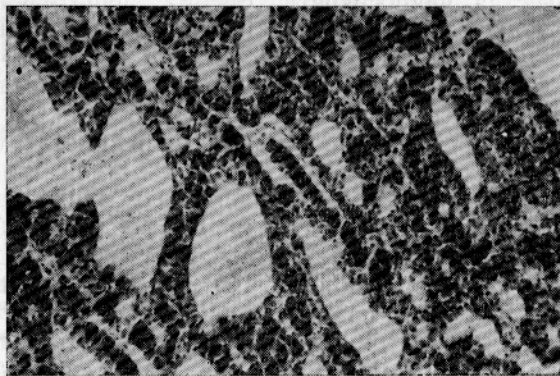


Рис. 1. Ростральная зона дистальной доли гипофиза самца осетра в период нереста. В железе большие полости (нерестилища, май; фиксация Буэн—Холланд, окраска свинцовым гематоксилином по МакКонейлу; ув. 140).

лиальные тяжи в ростральной зоне дистальной доли не содержат столь значительных полостей. В период размножения эритрозинофильные клетки находятся в состоянии повышенной функциональной активности. Цитоплазма их интенсивно окрашивается, особенно каплевидные базальные участки клеток, направленные к соединительнотканным прослойкам, в которых лежат кровеносные сосуды. Ядра эритрозинофильных клеток у осетров в период нереста имеют большую величину, чем задолго до нереста (различия достоверны $P < 0,001$) (табл. 1).

Окрашивающиеся свинцовым гематоксилином клетки, идентифицированные как кортикотропные (Баранникова, 1974), в период нереста также находятся в состоянии повышенной функциональной активности. Клетки увеличены, с четко выраженными границами. Ядра клеток также больше, чем у рыб, далеких от перехода в нерестовое состояние (рис. 2).

У самцов осетра ядра кортикотропных клеток увеличены в большей степени, чем у самок (различия достоверны, $P < 0,01$) (табл. 2). Эти данные представляют большой интерес в связи с изучением состояния

Таблица 1

Объем ядер (мкм^3) эритрозинофильных клеток осетра в период миграции и нереста (по данным Дубровской)

Этап жизненного цикла, сезон	Самки	Самцы
Озимый; гонады в III стадии зрелости; анадромная миграция; вершина дельты (тоня Мужичья), май	$171,7 \pm 1,64$	$170,5 \pm 1,34$
Период размножения, нерестилища; гонады в V, V—VI стадиях зрелости; май	$206,7 \pm 3,22$	$200,1 \pm 1,95$

Примечание. Было исследовано 9 самок и 11 самцов озимого осетра, 2 самки и 8 самцов — в период размножения.

Таблица 2

Объем ядер (мкм^3) кортикотропных клеток осетра в период миграции и нереста

Этап жизненного цикла, сезон	Самки	Самцы
Озимый, III стадия зрелости, анадромная миграция, вершина дельты (тоня Мужичья), май	$184 \pm 1,6$	$186 \pm 1,4$
Период размножения, V стадия зрелости, нерестилища, май	$232 \pm 3,1$	$258 \pm 4,3$

Примечание. Было исследовано по 7 самок и самцов озимого осетра, 2 самки и 4 самца — в период размножения.

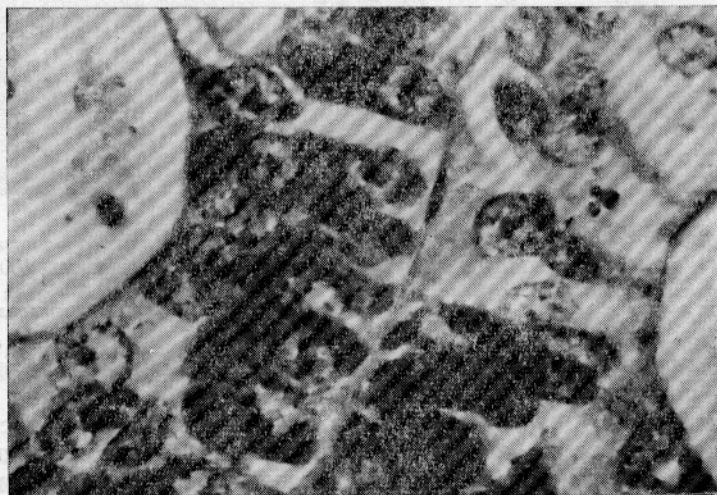


Рис. 2. Назальная зона дистальной доли гипофиза самки осетра в период нереста. Клетки, окрашивающиеся свинцовым гематоксилином (темные), увеличены в размерах (нерестилища, май; фиксация и окраска те же, что на рис. 1; ув. 850).

интерренальной ткани, функция которой регулируется кортикотропным гипофиза.

При нересте осетра отмечается высокая функциональная активность тиреотропных клеток гипофиза. Размеры клеток больше, чем в предшествующий период, цитоплазма характеризуется значительной вакуолизацией; часть клеток претерпевает голокриновую секрецию и

вовлекается в «потоки» секрета, выводимые из железы. В гипофизах самок осетра после нереста тестированием было установлено снижение содержания тиреотропного гормона (Баранникова, 1968, 1972).

Щитовидная железа. При изучении щитовидной железы осетра и севрюги в период размножения было установлено, что у одних особей (самок и самцов) она находится в состоянии покоя, а у других — в более активном состоянии, что объясняется переходом этих рыб к нересту сразу после миграции без залегания на ямы (Иванова, 1954).

У куринского осетра при нересте в условиях бассейна рыбоводного завода без гипофизарной инъекции отмечена высокая функциональная активность щитовидной железы (Зайцев, 1961).

Согласно нашим наблюдениям состояние щитовидной железы у самок и у самцов осетра различается. У самок, судя по морфологическим критериям оценки, щитовидная железа в большинстве случаев находится в умеренно активном состоянии (рис. 3, а). У самцов, особенно близких к завершению нереста (в канальцах семенников сохраняется лишь незначительное количество спермиев), щитовидная железа находится в состоянии гиперфункции. Фолликулы небольшие, коллоид почти полностью выведен, отмечается значительная вакуолизация остатков интрафолликулярного коллоида. Тиреоидный эпителий высокий, гранулы секрета в цитоплазме почти не обнаруживаются (рис. 3, б). У части самцов щитовидная железа находится в несколько более спокойном состоянии.

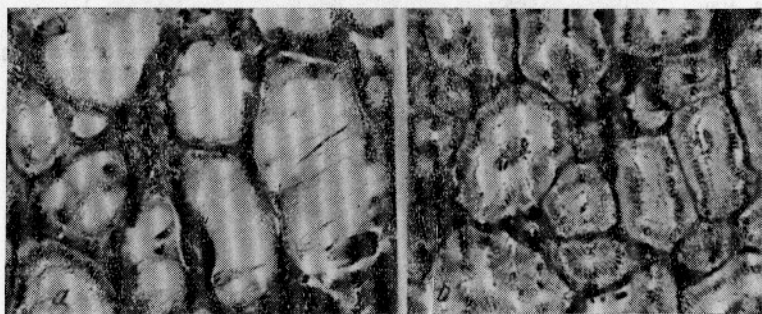


Рис. 3. Щитовидная железа осетра в период нереста (V стадия зрелости; нерестилища, май; фиксация Буэн, окраска азаном по Гейденгайну; ув. 200): а — самка (фолликулы довольно крупные, эпителий сравнительно низкий); б — самец (состояние гиперфункции; мелкие фолликулы, эпителий высокий, интрафолликулярный коллоид выведен).

Вскоре после нереста щитовидная железа у осетров находится в состоянии пониженной активности, что особенно характерно для самок. У самцов она значительно менее активна, чем при нересте, но и в этот период активнее, чем у самок. Различия в состоянии щитовидной железы самок и самцов осетра на разных этапах репродуктивного цикла представлены в табл. 3.

Эти данные в основных чертах согласуются с нашими предыдущими результатами (Баранникова, 1968, 1972), а также с данными других авторов, подтверждающих менее активное состояние щитовидной железы у самок осетра после нереста, чем у рыб с гонадами в IV стадии зрелости (Поленов и др., 1972). К сожалению, все имеющиеся данные по изучению щитовидной железы осетровых получены с применением лишь морфологических методов исследования, что требует большой осторожности в их интерпретации.

Однако на основании этих данных можно определить общее направление функциональных изменений щитовидной железы.

Характеристика состояния щитовидной железы осетра при миграции и нересте

Этап жизненного цикла, сезон	Пол	<i>n</i>	Высота тиреоидного эпителия, мкм	Площадь коллоида, %	Отношение эпителий/коллоид
Начало анадромной миграции, IV стадия зрелости, дельта, май	Самки	6	14,6±0,20	52,6	0,90
	Самцы	7	13,6±0,23	43,9	1,5
Нерест, V стадия зрелости, нерестилища, май	Самки	6	12,6±0,32	51,1	0,98
	Самцы	14	21,7±0,31	27,9	2,6
Посленерестовый период, VI стадия зрелости, дельта, май	Самки	5	10,8±0,2	60,9	0,66
	Самцы	6	14,7±0,24	54,3	0,82

Интерренальная ткань. У рыб, находящихся на нерестилищах и близких к переходу в нерестное состояние, в начале нереста размеры интерренальных клеток и их ядер увеличены. В интерренальных тельцах видны заустевающие пространства, происходит разрушение участков интерренальной ткани; цитоплазма большей части клеток лишена вакуолей. У осетров в разгар нереста и к его концу особенно четко выражено истощение интерренальной железы (рис. 4). Железистая

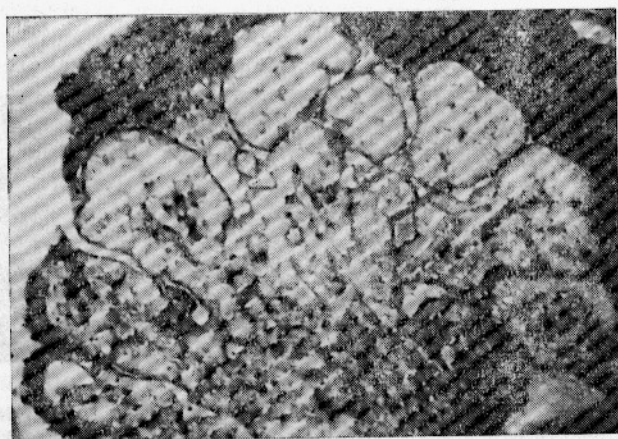


Рис. 4. Интерренальное тельце осетра в период размножения. Кровеносные сосуды расширены, видны большие щели (фиксация Буэн, окраска азаном по Гейденгайну; ув. 140).

паренхима подвергается разрушению (рис. 5). В железе образуются большие щели, кровеносные сосуды расширены. Ядра клеток увеличены, встречаются пикнотические ядра (рис. 6, а, б; см. табл. 4). Таким образом, во время нереста интерренальная железа находится в состоянии гиперфункции и истощения. У самцов осетра эти изменения более выражены, чем у самок.

К концу нереста у рыб с половыми железами в VI стадии зрелости, находящихся на нерестилищах, интерренальная ткань продолжает оставаться в состоянии истощения; размеры ядер интерренальных клеток меньше, чем в пик нереста. У отнерестившихся и начавших миграцию вниз по течению рыб с гонадами также в VI стадии зрелости интерренальная железа характеризуется частичным восстановлением железистой паренхимы. Размеры клеток и их ядер уменьшены, в цито-

плазме появляются вакуоли, происходит накопление секреторных включений (Баранникова и др., 1974). Однако и в этом случае можно наблюдать различия в состоянии интерренальной железы у самок и самцов. У самцов уменьшение клеток и ядер выражено не в столь значительной степени, как у самок. По-видимому, после бурного процесса

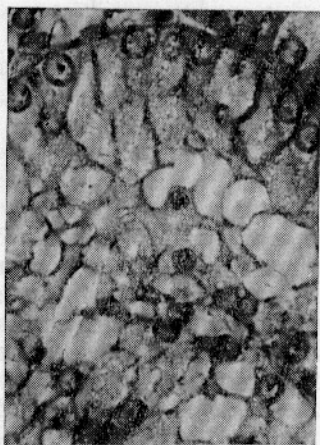


Рис. 5. Интерренальная ткань самца осетра в период нереста. Интенсивные процессы секреции с разрушением железистой паренхимы. Ядра секреторных клеток увеличены. В центральных участках лежат пикнотические ядра (фиксация и окраска те же, что на рис. 4; ув. 1020).

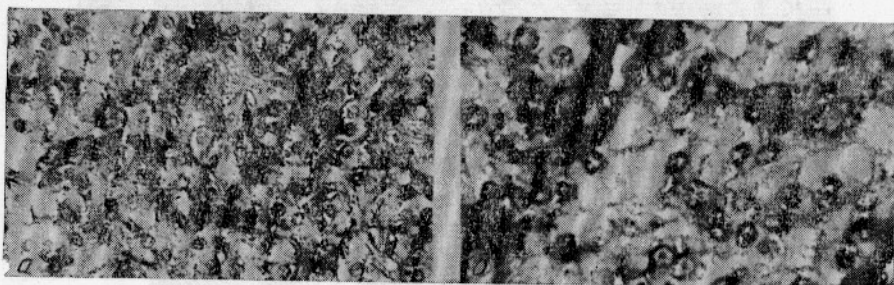


Рис. 6. Интерренальная ткань самки осетра в конце периода нереста. Железистая паренхима разрушается в связи с интенсивной секрецией. Размеры клеток невелики, кровеносные сосуды разрушены. Состояние истощения железы (фиксация и окраска те же, что на рис. 4).
а — ув. 200; б — ув. 1020.

секреторной активности, связанной с единовременным икрометанием, восстановительные процессы протекают в менее короткие сроки, чем после более постепенного использования секрета в интерренальной железе самцов.

Эти данные находятся в соответствии с выполненными в нашей лаборатории определениями содержания кортикостероидов в крови тех же особей осетра в различные периоды репродуктивного цикла (Цепелован, Русаков, 1976). В период нереста в крови самцов осетра содержание кортикостероидов высокое, вскоре после нереста оно значительно снижается и находится на сравнительно низком уровне в ранний посленерестовый период. Сравнительные данные, характеризующие состояние интерренальной ткани осетров в период размножения, приведены в табл. 4.

Увеличение ядер интерренальных клеток у осетра в период нереста было отмечено также в других работах (Пенькова, 1974).

Таблица 4

Состояние интерренальной ткани осетров на разных этапах репродуктивного цикла

Состояние осетров, сезон	Пол	n	Диаметр ядра интерренальной клетки, мкм ²	Количество ядер на стандартную площадь
V стадия зрелости гонад; нерестилища, май	Самки	2	6,67±0,06	—
	Самцы	17	7,07±0,03	30,0±0,40
VI стадия зрелости гонад; нерестилища, май	Самки	1	7,0±0,05	29,8±0,5
	Самцы	5	6,79±0,06	32,3±0,5
VI стадия зрелости гонад; миграция вниз по реке, вершина дельты (тоня Мужичья), май	Самки	6	6,46±0,04	40,4±0,69
	Самцы	5	6,9±0,04	34,6±0,5

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные позволяют сравнить особенности участия гормонов ряда эндокринных желез и нейрогормонов у хрящевых ганоидов и костистых в период размножения. Активация преоптико-гипофизарной системы костистых в этот период была освещена в литературе (Нопма, Tamura, 1965б; Pavlović, Pantić, 1973; Моисеева, 1975 и др.); в гипофизе чавычи было установлено снижение содержания ихтиотоцина после нереста (Wilson, Smith, 1971). Результаты, полученные в опытах на осетровых, также подтверждают участие пептидных нейрогормонов в регуляции размножения. Исследование преоптико-гипофизарной системы у осетровых на других этапах жизненного цикла показало ее активацию в период анадромной миграции и при смене осмотического напряжения среды (Баранникова, 1968, 1972, 1975; Поленов и др., 1972).

В период размножения повышается функциональная активность ряда типов клеток аденогипофиза, прежде всего гонадотропных клеточных элементов. Установлено усиление активности эритрозинофильных клеток и кортикотропинпродуцирующих клеток в ростральной зоне дистальной доли. Кортикотропинпродуцирующие клетки и интерренальная железа у самцов более активны, чем у самок. У самцов в период нереста в состоянии гиперфункции находится и щитовидная железа. Возможно, это связано с различиями в репродуктивном поведении самцов и самок осетра.

Имеются данные и об усилении активности пролактиновых клеток аденогипофиза у костистых при приближении нереста и при его осуществлении (Моисеева, 1975; Pavlović, Pantić, 1975 и др.). Установлено повышение активности пролактиновых клеток гипофиза сайки в период гидратации ооцитов при приближении нереста (Христофоров, настоящий сборник).

Повышение функциональной активности кортикотропных клеток гипофиза также установлено при осуществлении нереста у ряда видов рыб, в особенности при одновременном икрометании (Моисеева, 1973; Pavlović, Pantić, 1975).

Тиреотропные клетки у осетровых в период нереста находятся в активном состоянии. У части рыб в клетках сохраняются гранулы, хотя во многих случаях цитоплазма вакуолизирована и почти не содержит грануляций. Это согласуется с довольно активным функциональным состоянием щитовидной железы у самцов осетра в период размножения, в то время как у самок ее активность более низка. Сходное состояние тиреотропных клеток гипофиза — потеря базофиль-

ных включений в цитоплазме — описано у бычка мартовика при осуществлении одновременного икрометания (Моисеева, 1970).

Однако у других рыб, например у чавычи, отмечены высокое содержание тиреотропного гормона в гипофизе в период нереста и низкая активность щитовидной железы (Chesinut, 1970). Таким образом, данные о роли тиреоидных гормонов в осуществлении нереста у костистых разноречивы.

Большой интерес представляют данные о высокой функциональной активности интерреналовой железы у осетровых при осуществлении нереста. Значительная активация интерренальной ткани в период размножения была установлена также у ряда других рыб и у амфибий (Нонна, 1960; Нонна, Тамуга, 1963, 1968а; Lofts, Berg, 1972). Однако в наиболее значительной степени эти явления выражены у моноциклических форм, у миног и у лососей рода *Oncorhynchus*, у которых изменения в гипофизарно-интерреналовой системе носят необратимый характер, что является одной из причин гибели этих рыб (Sterba, 1955; Robertson, Wexler, 1959; Robertson et al., 1961). У осетров к концу нереста значительно падает содержание кортикостероидов в крови, тогда как у тихоокеанских лососей их содержание остается чрезвычайно высоким. Это подчеркивает принципиальное различие в гормональном механизме, обеспечивающем завершающий этап репродуктивного цикла, у полициклических (осетров) и моноциклических форм (тихоокеанских лососей). Аналогичные различия в функции интерренальной ткани установлены у полициклического атлантического лосося и представителей рода *Oncorhynchus*.

Полученные результаты относительно активации гипофизарно-интерреналовой системы у осетров в период размножения интересны в связи с предположениями о возможной роли кортикостероидов у ряда костистых в процессе созревания ооцитов и овуляции (Donaldson, 1973; Colombo et al., 1973; Sandararaj, Goswami, 1974). Очевидно, значение кортикостероидов в этот период велико в связи с активацией метаболических процессов, резким повышением двигательной активности и нерестом. В этом отношении представляют интерес различия, обнаруженные у самцов и самок осетра на разных этапах репродуктивного цикла. Данные о роли различных гормонов и нейрогормонов в регуляции размножения у осетровых необходимы для совершенствования методов заводского воспроизводства этих рыб.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Адреналовая железа у осетровых и ее изменения на разных этапах жизненного цикла. — «Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ». Астрахань, 1974, с. 18—19. Авт.: Баранникова И. А., Васильева Е. В., Дюбин В. П., Тренклер И. В.
- Баранникова И. А. Концентрация гонадотропного гормона в гипофизе самцов и самок севрюги на разных этапах полового цикла. — «ДАН СССР», 1949, т. 68, № 6, с. 1147—1150.
- Баранникова И. А. О миграционном импульсе у осетровых. — «Вопросы ихтиологии», 1964, т. 4, вып. 4 (38), с. 716—722.
- Баранникова И. А. Функциональные основы миграционного поведения проходных рыб. Докторская диссертация. ЛГУ, 1968.
- Баранникова И. А. Функциональные основы миграций осетровых. — В кн.: Осетровые и проблемы осетрового хозяйства. М., «Пищевая промышленность», 1972, с. 180—204.
- Баранникова И. А. Идентификация кортикотропных клеток в гипофизе осетровых и гипофизарно-интерреналовые взаимосвязи у этих рыб. — «ДАН СССР», 1974, т. 217, № 5, с. 1218—1220.
- Баранникова И. А. Функциональные основы миграций рыб. Л., «Наука», 1975а, 210 с.
- Баранникова И. А. Гормональная регуляция размножения и проблема стимуляции созревания половых желез рыб в связи с задачами рыбного хозяйства. — «Труды ВНИРО», 1975б, т. 111, ч. I, с. 23—34.

Баранникова И. А. Гистофизиология гипофиза осетровых в связи с вопросом о локализации функций и гомологизации долей этой железы у костистых и осетровых. — «Труды ВНИРО», 1975в, т. 111, ч. 1, с. 76—86.

Баранникова И. А., Дубровская Н. С. О локализации эритрозинофильных клеток в гипофизе хрящевых ганоидов и об их изменениях в жизненном цикле осетра (*Acipenser güldenstädti* Brandt). — В настоящем сборнике, с. 79—85.

Власенко А. Д., Шевелева Н. Н., Поленов А. Л. Предварительное исследование функционального состояния нейрогипофиза у самцов осетра перед нерестом и после него. — «Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ». Гурьев, 1976, с. 109—110.

Гербильский Н. Л. Метод гипофизарных инъекций и его роль в рыбоводстве. — В кн.: Метод гипофизарных инъекций и его роль в воспроизводстве рыбных запасов. Л., ЛГУ, 1941, с. 5—36.

Гончаров Б. Ф. Изучение закономерностей перехода ооцитов амфибий и осетровых рыб от роста к созреванию. Автореферат кандидатской диссертации. М., 1971.

Детлаф Т. А., Скоблина М. Н., Давыдова С. И. Межклеточные влияния ооцитов осетровых рыб. Симпозиум «Межклеточные взаимодействия в дифференцировке и росте». — «Тезисы докладов АН СССР и АН Грузинской ССР». Тбилиси, 1968, с. 5—7.

Зайцев А. В. Строение и состояние щитовидной железы самок куринского осетра (*Acipenser güldenstädti persicus* Borodin) до, во время и после нереста. — «ДАН СССР», 1961, т. 140, № 4, с. 952—955.

Иванова А. Д. Щитовидная железа осетра и севрюги в период нерестовой миграции и нереста. — «ДАН СССР», 1954, т. 98, № 4, с. 693—696.

Моисеева Е. Б. Морфофизиологическое исследование гипофиза бычка-мартовика *Gobius batrachocephalus* Pall в связи с репродуктивным циклом. — «Вопросы ихтиологии», 1970, т. 10, вып. 3(62), с. 420—433.

Моисеева Е. Б. Гистофизиология гипоталамо-гипофизарной системы некоторых морских рыб в связи с типом нереста. «Труды ВНИРО», 1975, т. 111, с. 106—124.

Пенькова Е. А. О функциональных изменениях интерренальной ткани взрослых особей осетра *Acipenser güldenstädti* Brandt в ходе жизненного цикла. — «Вопросы ихтиологии», 1974, т. 14, вып. 1 (84), с. 134—143.

Поленов А. Л. Гипоталамический контроль процессов размножения у рыб. — «Труды ВНИРО», 1975, с. СХ1, ч. 1, с. 54—70.

Поленов А. Л., Яковлева И. В., Гарлов П. Е. Морфология и экологическая гистофизиология гипоталамо-гипофизарной системы у осетровых рыб. — «Труды Ленинградского общества анатомов, гистологов, эмбриологов», Л., 1969, т. 1, с. 133—139.

Поленов А. Л., Яковлева И. В., Гарлов П. Е. Эколого-гистофизиологический и экспериментальный анализ нейрогипофиза и щитовидной железы у осетровых в условиях чрезвычайного напряжения. — В кн.: Осетровые и проблемы осетрового хозяйства. М., «Пищевая промышленность», 1972, с. 263—282.

Христофоров О. Л. Особенности строения и гистофизиология гипофиза сайки *Boreogadus saida* Lep. Баренцева моря в годовом цикле. — В настоящем сборнике, с. 46.

Цепелован П. Г., Русаков Ю. И. Содержание кортикостероидов в крови у русского осетра *Acipenser güldenstädti* на различных этапах жизненного цикла. — «Журнал эволюционной биохимии и физиологии», 1976, т. 12, № 1, с. 77—80.

Achez R., Chauvet J., Chauvet M. T. Phylogeny of the Neurohypophysial Hormones. The active peptides of a primitive fish the sturgeon (*Acipenser* sp.). Eur. J. Biochem., 1973, 40, p. 585—589.

Burzawa-Gerard E., Goncharov B. F., Fontaine Y. A. L'hormone gonadotrope hypophysaire d'un poisson Chondrostéen, l'esturgeon (*Acipenser stellatus* Pall.). II Propriétés biochimiques. Gen. Comp. Endocr., 1975, 27, p. 296—304.

Chesnut C. W. The pituitary gland of Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch* Walbaum) and its function in gonad maturation and thyroid activity. Ph. D. Diss. Simon Fraser Univer., 1970, 130 p.

Colombo L., Bern H. A., Piepzyk J., Jonson D. W. Biosynthesis of 11-deoxycorticosteroids by teleost ovaries and their possible role in oocyte maturation and ovulation. Gen. Comp. Endocr., 1973, p. 168—178.

De-Vlaming V. L. Environmental and Endocrine control of teleost reproduction. In "Control of Sex in Fishes". Ed. C. B. Schreck, Virginia, 1974, p. 13—83.

Donaldson E. M. Reproductive Endocrinology of fishes. *Am. zool.*, 1973, 13, p. 909—927.

Fontaine M. Contrôle endocrinien de la reproduction chez les Poissons Téléostéens. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 1969, 17, p. 611—624.

Hansen G. W., Hansen B. L. Immunohistochemical localization of growth hormone and prolactin in the pituitary gland of *Acipenser güldenstädti* Brandt. (Chondrostei). *Acta Zool.*, 1975, 56, p. 29—41.

Honma Y. Studies on the endocrine glands of the salmonoid fish., Ayu, *Plecoglossus altivelis* Temminck et Schlegel. III Changes in the adrenal cortical tissue during the life span of the fish. *Annot. Zool. Japan.*, 1960, 33, p. 234—240.

Honma Y., Tamura E. Studies on the endocrine glands of the salmonoid fish the ayu, *Plecoglossus altivelis* Temminck and Schlegel. Y. Seasonal changes in the endocrines of the land-locked form the koayu; *Zoologica. N.Y.*, 1963, 48 (I), p. 25—32.

Honma Y., Tamura E. Studies on the Japanese charrs, the Iwana (Genus *Salvelinus*) I Seasonal changes in the endocrine glands of the Nikko-Iwana, *Salvelinus leucomaenis pluvius* (Hilgendorf). *Bull. Jap. Soc. Scien. Fish.*, 1965a, 31, N 11, p. 867—877.

Honma Y., Tamura E. Studies of the Japanese charrs the Iwana (Genus *Salvelinus*) II. The hypothalamic neurosecretory system of the Nikko-Iwana *Salvelinus leucomaenis pluvius*. (Hilgendorf). *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1965b, 31, 11, p. 878—887.

Lofts B., Bern H. A. The functional morphology of steroidogenic tissues. In "Steroids in nonmammalian vertebrates". Ed. D. R. Idler, Ac. Press. New York, London, 1972, p. 37—127.

Pavlovič M., Pantič V. Nucleus preópticus and Nucleus lateralis tuberosus in teleostea, *Alburnus alburnus* and *Alosa fallax* in various stages of sexual cycle. *Arch. Scien. Biol.*, 1973, 25, p. 9—16.

Pavlovič M., Pantič V. The adenohipophysis in the teleostea *Alburnus alburnus* and *Alosa fallax* in different phases of sexual cycle. *Acta veterinaria*, 1975, 25, N 4, p. 163—176.

Robertson O. H., Krupp M. A., Thomas S. F., Favour C. B., Hane S., Waxler B. O. Hyperadrenocorticism in spawning migratory and nonmigratory rainbow trout (*Salmo gairdnerii*); comparison with Pacific salmon (Genus *Oncorhynchus*). *Gen. Comp. Endocr.*, 1961, 1, p. 473—483.

Robertson O. H., Wexler B. C. Hyperplasia of the adrenal cortical tissue in Pacific salmon (Genus *Oncorhynchus*) and rainbow trout (*Salmo gairdnerii*) accompanying sexual maturation and spawning. *Endocrin.*, 1959, 65, p. 225—238.

Sundararaj B. I., Goswami S. W. Effects of ovine luteinizing hormone and porcine adrenocorticotropin on maturation of oocytes of the catfish *Heteropreustes fossilis*. (Bloch) in ovary-interrenal oocyteure. *Gen. Comp. Endocr.*, 1974, 23, p. 276—281.

Wilson N., Smith M. Changes in oxytocic activity of the hypophysis during sexual maturation in Pacific salmon, *Oncorhynchus tshawitscha*. *Gen. Comp. Endocr.*, 1971, 16, 2, p. 395—397.

I. A. Barannikova

Summary

It is ascertained that the hypothalamo-hypophysial neurosecretory system, several types of cells in the adenohypophysis and peripheral endocrine glands are activated in the spawning period. Along with the holocrine secretion of gonadotropes the thyrotropes, corticotropes and erythrosinophilic cells (which are likely to secrete a prolactin-like hormone) are also activated. In the spawning period the thyroid in males of sturgeon is intensively functioning; the activity of interrenal is also high in both males and females. By the end of the spawning season the interrenal displaces signs of exhaustion. Soon after spawning the pituitary and interrenal get gradually restored. The histological analysis data on changes in the pituitary-interrenal system at various stages of the reproductive cycle of Acipenseridae are in close agreement with data obtained in the analysis of the content of corticosteroids in the blood of the fish.

УДК 639.311.03

**ГОНАДОТРОПНЫЕ ГОРМОНЫ ГИПОФИЗА РЫБ И ИХ
ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СПЕЦИФИЧНОСТЬ**

А. Б. Бураков

Вопрос о таксономической специфичности гонадотропинов имеет большое значение не только для эволюционной и сравнительной физиологии и биохимии, но и для практического использования в рыбоводстве. Возможность взаимозаменяемости гонадотропинов у представителей разных систематических групп должна определяться, по-видимому, по аналогии взаимозаменяемости других белковых гормонов, характеризующихся общностью химического строения активного фрагмента этих молекул (Юдаев, Протасова, 1973). Замена гонадотропинов дает наилучшие результаты при систематической близости донора и реципиента. Изучение строения и свойств очищенных гонадотропных гормонов высших позвоночных, у которых имеется два гипофизарных гонадотропина, показало, что у разных видов как ЛГ, так и ФСГ имеют различные химическое строение и свойства (Панков и др., 1972; Reicher, Lawson, 1973 и др.), т. е. обладают определенной видовой специфичностью.

У низших позвоночных, в частности у рыб, вопрос о количестве гипофизарных гормонов остается до конца не выясненным. Большинство исследователей предполагают наличие лишь одного гонадотропина с широким спектром биологического действия (Hyder, 1972; Donaldson, 1973; Wuzawa-Gerard, 1973, 1974). Однако рядом работ, выполненных различными методами, косвенно подтверждается наличие двух гонадотропных гормонов (Киршенблат, 1949; Otsuka, 1956; Simon, 1972; Hattingh, Toit, 1973). Несмотря на дискуссионный характер этого вопроса, многими исследователями показано, что эти гормоны у рыб, как и у высших позвоночных, обладают таксономической специфичностью. Однако у рыб это явление устанавливается в основном по спе-