

Oliverreau M. Cytophysiology du lobe distal de l'hypophyse des agnates et des poissons, a l'exclusion de celle concernant la fonction gonadotrope. In: Cytologie de l'adenohypophyse. Ed, Benoit et Da Lage, Paris, 1963, 316—329.

Oliverreau M., J. N. Ball. Pituitary influences on osmoregulation in teleosts. In: Hormones and Environmental. Proc. Symp. Sheffield, 1969. Cambridge, 1970, 57—82.

Oliverreau M. Histophysiology de l'Axe Hypophyso-Corticosurrenalien chez le saumon de l'Atlantique (Cycle en Eau Douce, Vie Thalassique et Reproduction). Gen. Comp. Endocrinol., 1975, 27, 9—27.

Peter R. E. Neuroendocrinology of teleosts. Amer. zool., 1973, 13, p. 743—755.

Pickford G. E., J. W. Atz. The Physiology of the Pituitary Gland of Fishes. Zool. Soc. N.Y., 1957, p. 613.

Sage M. and N. R. Bromage. The activity of the pituitary cells of the teleost *Poecilia* during the cycle and the control of the gonadotropic cells. Gen. Comp. Endocrinol., 1970, 14 : 127—136.

De Vlaming V. L. Environmental and endocrine control of Teleost reproduction. In: "Control of sex in Fishes" ed, by Carl B. Schreck, Virginia, 1974, 13—83.

Woodhead A. D. Endocrine physiology of fish migration. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., London, 1975, 13, 287—382.

#### PECULIARITIES OF HORMONAL REGULATION OF MATURATION IN DWARF MALES OF ATLANTIC SALMON (*SALMO SALAR* L.)

I. G. Murza

#### Summary

The mechanism of formation of dwarf males in the Atlantic salmon was studied with the aim to find methods of controlling their abundance. Dwarf males at the age of 0—7+ were examined. The histological investigation of their testicles show that some males mature at the age of 0+. Traces of the last spawning remain in the gonads of second-time maturing dwarf males till June or July. Large basophilic gonadotropic cells are found in the mesoadenohypophysis of dwarf males whereas they do not occur in juvenile salmon (parr, smolt). The shape of the pituitary of dwarf males changes with age; in oldest males it resembles the pituitary of grilse. Some differences are also found in the morphological features and volumes of nuclei in the gonadotropic cells from specimens which are in a different physiological state as well as from specimens of various sizes but with the same state of testicles. In dwarf males and smolt the nuclei in the neurosecretory cells of the nucleus lateralis tuberosus are larger than in parr.

УДК 597-114 : 597.442

#### О ПРОЛАКТИНОПОДОБНОМ ГОРМОНЕ ГИПОФИЗА РЫБ

И. А. Баранникова, Н. С. Дубровская

По строению и функциям эндокринная система рыб значительно отличается от эндокринной системы высших позвоночных. Интерес представляет изучение гормональной регуляции у рыб в плане эволюционной и сравнительной физиологии. Выяснение механизмов гормо-

нальной регуляции функций у рыб необходимо также для разработки методов управления жизненными циклами рыб.

В связи с этим очень важным представляется изучение пролактина, или лактотропного гормона гипофиза, обладающего специфическим действием на молочную железу и рядом других эффектов. В опытах на рыбах *Fundulus heteroclitus* было показано, что после удаления гипофиза они гибнут в пресной воде, но выживают в соленой (Burden, 1956). Введение рыбам различных гормонов гипофиза млекопитающих не давало эффекта и лишь введение бычьего пролактина или гипофиза рыб предотвращало гибель гипофизэктомированных фундулов в пресной воде (Pickford, Phillips, 1959). После этого открытия информация о пролактине рыб, называемом паралактином, или пролактиноподобным гормоном, стала накапливаться в литературе (Ball, 1969a). В короткой статье невозможно рассмотреть широкий круг вопросов, связанных с изучением этого гормона, поэтому мы приводим лишь основные данные о функциях пролактиноподобного гормона, способствующие выяснению его роли в системе нейрогормональной регуляции организма. Кроме литературных данных (главным образом, полученных с 1970 г.), будут использованы результаты собственных исследований.

К настоящему времени получены данные о локализации клеток, вырабатывающих пролактиноподобный гормон в ростральной зоне дистальной доли гипофиза всех позвоночных, кроме *Agnatha*. Благодаря применению различных методов пролактинсекретирующие клетки были описаны в гипофизе у хрящевых ганоидов (Баранникова, 1975; Hansen, Hansen, 1975; Домагала, 1976), костных ганоидов (Aler, 1971b); наиболее подробно они исследованы у костистых. Показано избирательное окрашивание эта-клеток кислыми красителями — эритрозином, азокармином и др. (Olivereau, 1969a; Ball, Baker, 1969; Holmes, Ball, 1974; Мойсеева, 1975). В цитоплазме встречаются хорошо развитый шероховатый эндоплазматический ретикулум, комплекс Гольджи, митохондрии. Обнаруживаются гранулы секрета белковой природы, имеющие мембраны, образование которых связано с эндоплазматическим ретикулумом и комплексом Гольджи. Гранулы выделяются из клеток путем экзоцитоза. Размеры гранул в клетках гипофиза зависят от вида рыб; а у рыб одного вида размеры гранул в клетках гипофиза зависят от осмолярности среды: в соленой воде они обычно мельче, чем в пресной (Dharmamba, Nishioka, 1968; Holmes, Ball, 1974).

Путем диск-электрофореза было показано, что экстракты ростральной зоны дистальной доли содержат отсутствующий в других частях гипофиза белок, обладающий активностью пролактина (Nagahama et al., 1975). Антитела к бычьему пролактину способны реагировать с частично очищенным пролактиноподобным гормоном рыб и с пролактинсекретирующими клетками (Emmart, Wilhelmi, 1968; Shreibman, Holtzman, 1975). Иммунохимическими методами установлено, что связывание антител с пролактином происходит именно гранулами эритрофильных клеток (Aler, 1971a; Ball, Baker, 1969; Holmes, Ball, 1974).

Получены интересные данные о механизмах регуляции функции клеток, вырабатывающих пролактиноподобный гормон. В серии работ, выполненных на различных видах рыб, показано, что при пересадке гипофиза без связи с гипоталамусом клетки продолжают секретировать пролактин и способны реагировать на изменения осмолярности среды (Ball, 1969a; Peter, 1973; Shreibman, Holtzman, 1975). У *Gillichthys mirabilis* пролактинные клетки проявляют повышенную ак-

тивность *in vivo* и *in vitro* при отсутствии связи с гипоталамусом (Nagahama et al., 1975). У сома *Ictalurus melas* при аутотрансплантации гипофиза без связи с гипоталамусом возможно сохранение содержания  $\text{Na}^+$  в плазме крови на уровне, близком к нормальному, тогда как гипофизэктомированные особи этого вида гибнут в пресной воде (Chidambaram et al., 1972). Введение экстрактов гипоталамуса от золотой рыбки, содержащейся в условиях различной осмолярности, особям того же вида, как и приведенные выше данные, свидетельствует о наличии в гипоталамусе рыб фактора, ингибирующего секрецию пролактина (Leatherland, Ensor, 1974). Это заключение подтверждено работами по разрушению латеральной части латерального ядра гипоталамуса с последующим определением содержания пролактина радиоиммунологическим методом. При этом наблюдалось усиление отдачи пролактина в кровь, свидетельствующее о локализации в этой зоне фактора, ингибирующего отдачу пролактина (Peter, McKeown, 1975). Введение резерпина, агента, действующего на катехоламины, вызывает активацию пролактиновых клеток у многих видов рыб и подтверждает важную роль катехоламинов в контроле секреции пролактина (Sundararaj, Nayyar, 1969; Nagahama et al., 1975; Schreibman, Holtzman, 1975). Об этом свидетельствует и наличие прямых контактов аминергических волокон типа *B* с пролактиновыми клетками или с базальной мембраной в области их расположения. В ряде работ содержатся также данные, указывающие на наличие в гипоталамусе рыб фактора, способствующего выведению пролактина (Olivereau, Lemoine, 1971; Singh, 1975), однако к настоящему времени более обосновано и изучено наличие пролактин-ингибирующего фактора.

Кроме регуляции со стороны гипоталамуса функция пролактиновых клеток контролируется другими факторами. На ряде видов рыб выявлено прямое влияние осмолярности среды на функцию пролактиновых клеток. В опытах *in vitro* установлена обратная зависимость между осмотическим давлением среды и выделением пролактина; синтез гормона снижается в среде с высокой осмолярностью (Sage, 1968; Ingelton et al., 1973; Nagahama et al., 1975). Выявлена зависимость секреции пролактина у различных животных, в том числе и у рыб, от продолжительности фотопериода и времени суток (Meier, 1972, 1975). Другие гормоны (в частности эстрогены, тиреоидные, мелатонин), находящиеся во взаимодействии с пролактином, также оказывают влияние на синтез и отдачу этого гормона клетками гипофиза.

Изучение физиологической роли пролактиноподобного гормона у низших позвоночных показало, что он обладает широким спектром действия и участвует в регуляции разнообразных функций (Bern, Nicoll, 1968; Ball, 1969a; Ensor, Ball, 1972; Lam, 1972; Bern, 1975; Schreibman, Holtzman, 1975). Наиболее подробно изучено участие пролактина в регуляции водного и минерального обмена у рыб. Оказалось, что кроме *Fundulus heteroclitus*, не способный выживать в пресной воде без гипофиза также пецилия, меченосец, медака, гамбузия и другие, тогда как угорь, стерлядь, камбала и т. д. живут без гипофиза в пресной воде, хотя в ряде случаев и у них наблюдаются нарушения минерального обмена (Ensor, Ball, 1972; Lam, 1972; Bern, 1975; Зубова, 1976). К настоящему времени довольно подробно изучено участие пролактиноподобного гормона в осморегуляции, главным образом у костистых; данные суммированы в ряде сводок (Utida et al., 1972; Utida, Hirano, 1973; Jonson, 1973; Bern, 1975). Показано, что пролактин влияет на проницаемость эпителия жабр, снижает отдачу иона  $\text{Na}^+$  жабрами, уменьшает абсорбцию воды кишечником рыб, влияет на функцию почек, усиливая фильтрацию воды, и на мочевой пузырь, уменьшая абсорбцию воды и усиливая поглощение  $\text{Na}^+$ . Ины-



ми словами, пролактин действует преимущественно на проницаемость мембран для воды и на удержание ионов  $\text{Na}^+$  и нужен главным образом в пресной воде, тогда как кортизол, также играющий важную роль в осморегуляции, действует главным образом на ионную помпу и нужен для поддержания гомеостаза в соленой воде. В связи с ролью пролактина в осморегуляции рыб в многочисленных работах показаны различия в функции эритрозинофильных клеток гипофиза и в уровне синтеза и секреции пролактина у морских, проходных и туводных рыб в различных экологических условиях, при изменении солености среды, а также в эксперименте *in vivo* и *in vitro* при изменении осмотического давления среды. Общей закономерностью является высокая активность пролактинсекретирующих клеток в пресной воде и высокое содержание в них пролактина; в соленой воде происходит снижение активности клеток и содержания пролактина (Ball, 1969b; Oliveau, 1969a; Blanc-Livni, Abraham, 1970; Holmes, Ball, 1974; Schreibman, Holtzman, 1975). При изучении осетра в период миграции из Северного Каспия в Волгу наблюдалась значительная активация эритрозинофильных клеток при заходе рыб в пресную воду (Баранникова, Дубровская, 1978). Усиление выработки пролактиноподобного гормона происходит у лососей при анадромной миграции и при миграции угрей из моря в реки (Vollarth, 1966; Oliveau, 1969a; Nagahama, Yamamoto, 1971; Holmes, Ball, 1974), а также при анадромной миграции колюшки в пресные воды из моря (Lam, 1972). Усиление функции пролактиновых клеток гипофиза морской рыбы сайки (*Voreogadus saida* Lep.) отмечено при подходе рыб в опресненные участки моря и при гидратации ооцитов (Христофоров, 1978).

Весьма значительна роль пролактиноподобного гормона в регуляции адаптаций, связанных с размножением. На различных рыбах показана активация пролактинсекретирующих клеток в период размножения: у осетра, рыбы с одновременным икрометанием (Баранникова, Дубровская, 1978), у бычков с различными типами нереста (Моисеева, 1975, уклей и сельди (Pavlovič, Pantič, 1975), колюшки (Benjamin, 1974) и других рыб. У живородящих рыб (*Zoarcetes viviparus*) эритрозинофильные клетки гипофиза активны в период беременности (Öztan, 1966). Пролактин стимулирует рост и секрецию семенных пузырьков у сома *Heteropneustes fossilis*, выступая в качестве синергиста тестостерон-пропионата (Sundararaj, Nayyar, 1969). Важная роль пролактина в размножении подтверждается данными о резком повышении содержания этого гормона в крови в период нереста у нерки (Mc Keown, van Overbeeke, 1972).

Установлено многообразное влияние пролактиноподобного гормона на репродуктивное поведение и на заботу о потомстве. Особи *Hemichromis bimaculatus* после размножения продолжают проявлять заботу о потомстве в результате введения пролактина. У *Crenilabrus ocellatus* самец защищает гнездо и совершает характерные движения плавниками; изолированные самцы способны вести себя таким образом под воздействием пролактина (Fiedler, 1962). Данные о роли пролактина в детерминации поведения, связанного с заботой о потомстве, рассмотрены также на рыбах других видов (Liley, 1969; Фонтен, 1972; Blüm, 1974a, 1974b). Пролактин оказывает влияние на пролиферацию и секрецию эпидермиса у рыб. В частности, у *Symphysodon discus* (сем. цихлидовые), личинки которого питаются секретом, выделяемым слизистыми клетками, его образование контролируется пролактином (Egami, Ischii, 1962). У макропода пролактин стимулирует продукцию муцина, необходимого для постройки гнезда из пены (Blüm, Fiedler, 1965). Вынашивание яиц в выводковой камере самца морского конька также регулируется пролактином (Boisseau, 1969). При рассмотрении

влияний пролактина на физиологию размножения следует отметить, что эти эффекты широко выражены у позвоночных всех классов от рыб до млекопитающих, причем в экспериментах на рыбах и амфибиях результаты в большинстве случаев получены путем введения пролактина млекопитающих.

Доказано влияние пролактина на покровы и их дериваты у рыб и других позвоночных (Dent, 1975). Пролактин вызывает увеличение количества слизистых клеток у гипофизэктомированной золотой рыбки (Ogawa, 1970), усиливает их секрецию у угря и колюшки (Leatherland, Lam, 1969; Lemoine, Oliveau, 1973), а также и у морских рыб (Blüm, Fidler, 1972). Доказано влияние пролактина на пигментацию рыб; у гипофизэктомированных рыб (фундулус, угорь) пролактин восстанавливает нормальную пигментацию (Ball, 1969a), влияя на меланофоры, а у *Gillichthys mirabilis* восстанавливает функцию ксантофоров (Sage, 1970). Используя эти особенности пролактина, был предложен тест для определения активности этого гормона на *Gillichthys mirabilis* (Sage, Bern, 1972).

С помощью радиоиммунологических методов установлено наличие дневных ритмов выделения пролактина у рыб и других позвоночных. Существуют также сезонные ритмы активности секретов пролактина—летом содержание этого гормона в крови выше, чем осенью и зимой (Meier, 1972, 1975; Leatherland, McKeown, 1973; Sage, de Vlaming, 1975). Различия в содержании пролактина в зависимости от фотопериода связываются с регуляцией метаболизма жиров у рыб. Инъекции пролактина *Fundulus similis*, выполненные в разное время суток, оказывают различное влияние на запасы жира. В опытах *in vitro* показано, что печень является одним из органов-мишеней для пролактина, так как под влиянием этого гормона уровень липидов в ней меняется. Учитывая роль фотопериода в секреции пролактина, предполагают, что его секреция определяется отдачей мелатонина эпифизом (De Vlaming et al., 1975; Sage, de Vlaming, 1975).

Приведенные примеры показывают многообразные взаимодействия пролактиноподобного гормона с другими гормонами и нейрогормонами. В осуществлении осморегуляции пролактин связан с нейрогипофизарными гормонами, уротензинами, кортизолом. В регуляции процесса размножения отмечен синергизм с половыми стероидами и отчасти с гонадотропинами. Введение пролактина уменьшает грануляцию в соматотропных клетках гипофиза, очевидно стимулирует тиреотропные клетки гипофиза, вызывая гиперфункцию щитовидной железы (Oliveau, 1969в). У угря и золотой рыбки отмечена активация пролактиновых клеток после радиотиреоидэктомии (Holmes, Ball, 1974). В регуляции метаболизма липидов предполагается взаимодействие пролактина с мелатонином (Sage, de Vlaming, 1975).

Как уже было отмечено, пролактин млекопитающих оказывает стимулирующее действие на ряд функций рыб и других низших позвоночных. В то же время имеются данные, свидетельствующие о различиях в свойствах пролактиноподобного гормона гипофиза рыб и пролактина млекопитающих. Пролактин рыб не дает специфического эффекта на лактацию у млекопитающих и на зоб птиц (Nicoll, Bern, 1968; Bern, Nicoll, 1969), хотя имеются также данные о пролиферации слизистой зоба голубя после введения гипофиза рыб (Chadwic, 1970). Имеются данные об отсутствии реакции с антителами к овечьему пролактину очищенных фракций препарата пролактина из гипофизов окуня и тиляпии. При тестировании на млекопитающих активность препарата пролактина рыб ниже. Напротив, использование этого препарата на рыбах вызывало заботу о потомстве, увеличение количества слизистых клеток в коже и реакцию ксантофоров, причем активность

пролактиноподобного гормона в этих опытах оказалась в 10 раз выше активности пролактина млекопитающих (Sage, Bern, 1972; Blüm, 1973).

Выделение пролактина из гипофизов было выполнено на ряде видов рыб (Blüm, 1973; Clarke, 1973; Farmer et al., 1975). Показано, что разные фракции препарата обладают различной активностью, в частности, была выделена фракция, вызывающая реакцию ксантофоров; ранее эта реакция предлагалась в качестве теста на пролактин рыб (Sage, Bern, 1972). Кроме этой фракции, получен препарат, приводящий к задержке  $\text{Na}^+$  в организме (Bern, 1975; Farmer et al., 1975). Пролактиноподобный гормон, выделенный из гипофиза кефали, обладающий активностью в дисперсии пигмента в ксантофорах *Gillichthys mirabilis*, имел молекулярный вес 22400; обнаружено иммунологическое сходство молекул пролактина кефали и овцы (Woosley, Linton, 1976). Большой интерес представляют также данные о различных свойствах пролактина, содержащегося в гипофизе, и гормона, циркулирующего в крови (Nicoll, 1975). Эти результаты необходимо принимать во внимание при интерпретации данных о влиянии пролактина у позвоночных.

В настоящее время установлены различия в структуре молекул гормона у позвоночных различных классов, выражающиеся, в частности, в различной последовательности аминокислот (Bern, Nicoll, 1969; Li, 1972). В то же время значительная универсальность пролактина млекопитающих в воздействиях на низших позвоночных и иммунологическое сходство пролактиноподобного гормона гипофиза рыб и пролактина млекопитающих свидетельствуют о химическом сходстве пролактина у позвоночных разных классов.

Характерной особенностью пролактина низших позвоночных является его широкий спектр действия и участие в регуляции различных функций организма. В настоящее время наиболее полно изучена роль пролактина в процессах осморегуляции, в осуществлении репродуктивного цикла, в регуляции ряда функций эпидермиса. По-видимому, специфическая лактотропная активность пролактина возникла в эволюции значительно позже. Дальнейшее изучение физиологии пролактина у позвоночных различных классов необходимо для выяснения роли этого гормона в общей системе нейрогормональной регуляции. В настоящее время исследование пролактиноподобного гормона рыб представляет большой интерес в связи с необходимостью разработки методов управления ходом репродуктивных циклов рыб в условиях развития промышленного рыбоводства.

#### СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранникова И. А. Гистофизиология гипофиза осетровых в связи с вопросом о локализации функций и гомологизации долей этой железы у костистых и осетровых. — «Труды ВНИРО», 1975, СХІ, ч. I, с. 76—85.
- Баранникова И. А., Дубровская Н. С. О локализации эритрозинофильных клеток в гипофизе хрящевых ганойдов и об их изменениях в жизненном цикле осетра (*Acipenser güldenstädti Brandt*). — В настоящем сборнике, с. 79—84.
- Домагала И. Локализация клеток, связанных с различными тропными функциями в гипофизе молоди бестера (*Huso huso Acipenser ruthenus L. Chondrostei*). — Архив анатомии, гистологии, эмбриологии, 1976, 70, с. 64—68.
- Зубова С. Э. Экспериментальный анализ раннего гаметогенеза и гонадо-гипофизарных связей в онтогенезе осетровых (на примере стерляди). Автореферат кандидатской диссертации. Л. ЛГУ, 1976. 15 с.
- Моисеева Е. Б. Гистофизиология гипоталамо-гипофизарной системы некоторых морских рыб в связи с типом нереста. — «Труды ВНИРО», 1975, СХІ, ч. I, с. 106—124.



Фонтен М. (Fontaine M.). Эндокринные железы и различные формы поведения рыб. — В кн.: Осетровые и проблемы осетрового хозяйства. М., 1972, с. 158—186.

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

Aler G. M. The study of prolactin in the pituitary gland of the atlantic eel (*Anguilla anguilla*) and the atlantic salmon (*Salmo salar*) by immunofluorescence technique. *Acta Zool., Stockh.*, 1971a, 52, p. 145—156.

Aler G. M. Prolactin-producing cells in *Clupea harengus* membras, *Polypterus palmas* and *Calamoichthys calabaricus* by immunohistochemical methods. *Acta Zool., Stockh.*, 1971b., 52, p. 275—286.

Ball J. N. Prolactin (fish prolactin or paralactin) and growth hormone. In: *Fish Physiology*, v. 2, Academ. Press, N.—Y., London, 1969a, p. 207—240.

Ball J. N. Prolactin and osmoregulation in teleost fishes: a review. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1969b, Suppl. 2, p. 10—25.

Ball J. N., Baker B. I. The pituitary gland anatomy and histophysiology. In: *Fish Physiology*, v. 2, Academ. Press, N.—Y., London, 1969, p. 1—110.

Benjamin M. Seasonal changes in the prolactin cell of the pituitary gland of the freshwater stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, form leirus. *Cell Tissue Res.*, 1974, 152, p. 93—102.

Bern H. A. Prolactin and osmoregulation. *Am. Zool.*, 1975, 15, p. 937—948.

Bern H. A., Nicoll C. S. The comparative endocrinology of prolactin. *Recent. Progr. Hormone Res.*, 1968, 24, p. 681—720.

Bern H. A., Nicoll C. S. The taxonomic specificity of prolactins. In: *La spécificité Zoologique des hormones hypophysaires et de leurs activités. Colloq. Intern. CNRS, Paris*, 1969, 177, p. 193—205.

Blanc-Livni N., Abraham M. The influence of environmental salinity on the prolactin and gonadotropin-secreting region in the pituitary of *Mugil* (Teleostei). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1970, 14, p. 184—197.

Blüm V. Experiment mit Teleosteer Prolaktin. *Zool. Jahrb.*, 1973, abt. I, 77, p. 335—347.

Blüm V. Die Rolle des Prolaktins bei der Cichlidenbrutpflege. *Fortschr. Zool.*, 1974a, 22, p. 310—333.

Blüm V. Zur hormonalen Steuerung des Verhaltens: Brutpflege bei Fischen unter dem Einfluss von Prolaktin. *Ber. Phys.—med. Ges. Würzburg*, 1974b, 82, p. 89—100.

Blüm V., Fiedler K. Hormonal control of reproductive behaviour in some cichlid fish. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1965, 5, p. 186—196.

Büm V., Fiedler K. Der Einflub von Prolaktin und Gonadotropinen auf die Haut einiger Mittelmeerfische. *Zool. Jahrb.* 1972, abt. I, 76, p. 324—339.

Boisseau J. P. Prolactine et incubation chez l'Hippocampe. *Colloq. Intern. CNRS, Paris*, 1969, 177, p. 205—214.

Burden C. E. The failure of hypohysectomized *Fundulus heteroclitus* to survive in fresh water. *Biol. Bull.*, 1956, 110, p. 8—28.

Chadwick A. Pigeon crop sac-stimulating activity in the pituitary of the flounder (*Pleuronectes flesus*). *J. Endocrinol.*, 1970, 47, p. 463—469.

Chidambaram S., Meyer R. K., Hasler A. D. Effects of hypophysectomy, pituitary autografts, prolactin, temperature and salinity of the medium on survival and natremia in the bullhead, *Ictalurus melas*, *Comp. Biochem. Physiol.*, 1972, 43A, p. 443—457.

Clarke W. C. Sodium retaining bioassay of prolactin in the intact

teleost *Tilapia mossambica* acclimated to sea water. Gen. Comp. Endocrinol., 1973, 21, p. 498—512.

Dent J. N. Intagumentary effects of prolactin in the lower vertebrates. Am. Zool., 1975, 15, p. 923—935.

De Vlaming V. L., Sage M., Tiegs R. A diurnal rhythm of prolactin activity with diurnal effects of mammalian and teleostean prolactin on total body lipid desposition and liver lipid metabolism in teleost fishes. J. Fish. Biol., 1975, 7, p. 717—726.

Dharmamba M., Nishioka R. S. Response of "prolactin-secreting" cells of *Tilapia mossambica* to enviromental salinity. Gen. Comp. Endocrinol., 1968, 10, p. 409—420.

Egami N., Ishii S. Hypophysal control of reproductive function in teleost fish. Gen. Comp. Endocrinol., 1962, Suppl. I, p. 248—253.

Emmart E. W., Wilhelm A. E. Immunochemical studies with prolactinlike fractions of fish pituitaries. Gen. Comp. Endocrinol., 1968, 11, p. 515—527.

Ensor D. M., Ball J. N. Prolactin and osmoregulation in fishes. Fed. Proc. Amer. Soc. Exp. Biol., 1972, 31, p. 1615—1623.

Farmer S. W., Clarke W. C., Papkoff H., Nishioka R. S., Bern H. A. Studies on the purification and properties of teleost prolactin. Life Sci., 1975, 16, p. 149—158.

Fiedler K. Die Wirkung von Prolactin auf das Verhalten des Lippfisches [*Crenilabrus ocellatus* (Forsk.)]. Zool. J. Physiol., 1962, 69, p. 609—620.

Hansen G. N., 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.

Holmes R. L., Ball J. H. The pituitary gland. A comparative account. Cambridge Univ. Press, 1974, 397 p.

Ingelton P. M., Baker B. I., Ball J. N. Secretion of prolactin and growth hormone by teleost pituitaries in vitro. I. Effect of sodium concentration and osmotic pressure during short-term incubations. J. Comp. Physiol., 1973, 87, p. 317—328.

Johnson D. W. Endocrine control of hydromineral balance in teleosts. Am. Zool., 1973, 13, p. 799—818.

Lam T. J. Prolactin and hydromineral regulation in fishes. Gen. Comp. Endocrinol., 1972, Suppl. 3, p. 328—338.

Leatherland J. F., Ensor D. M. Effect of hypothalamic extracts on prolactin secretion in the goldfish, *Carassius auratus* L. Comp. Biochem. Physiol., 1974, 47 A, p. 419—426.

Leatherland J. F., McKeown B. A. Circadian rhythm in plasma levels of prolactin in goldfish, *Carassius auratus* L. J. Interdisciplinary Cycle Res., 1973, p. 137—143.

Leatherland J. F., Lam T. J. Effect of prolactin on the density of mucous cells on the gill filaments of the marine form (*trachurus*) of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. Can. J. Zool., 1969, 47, p. 787—792.

Lemoine A. M., Olivereau M. Action de la prolactine chez l'Anguille intact et hypophysectomisée. IX. Effect sur la teneur en acide-N-acétyl-neuraminique de la peau en eau de mer. Acta Zool., 1973, 54, p. 223—228.

Li C. H. Recent knowlege of the chemistry of lactogenic hormones. In: Lactogenic hormones, Ciba Foundation Symposium. London, 1972, p. 7—21.

Liley N. R. Hormones and reproductive behaviour in fishes. In: Fish Physiology, v. 3, Academ. Press, N.—Y., London, 1969, p. 73—117.

McKeown B. A., van Overbeke A. P. Prolactin and growth



hormone concentration in the serum and pituitary gland of adult migratory sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J. Fish. Res. Board Can.*, 1972, 29, p. 303—309.

Meier A. H. Temporal synergism in prolactin and adrenal steroids. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1972, Suppl. 3, p. 499—508.

Meier A. H. Chronophysiology of prolactin in the lower vertebrates. *Am. Zool.*, 1975, 15, p. 905—916.

Nagahama Y., Nishioka R. S., Bern H. A. Structure and function of the transplanted pituitary in the seawater goby, *Gillichthys mirabilis*. I. The rostral pars distalis. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1974, 22, p. 21—34.

Nagahama Y., Nishioka R. S., Bern H. A., Gunther R. L. Control of prolactin secretion in teleosts, with special reference to *Gillichthys mirabilis* and *Tilapia mossambica*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1975, 25, p. 166—188.

Nagahama Y., Yamamoto K. Cytological changes in the prolactin cells of medaka, *Oryzias latipes*, along with the change of environmental salinity. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1971, 37, p. 691—698.

Nicoll C. S. Radioimmunoassay and radio receptor assays for prolactin and growth hormone. *Am. Zool.*, 1975, 15, p. 881—903.

Nicoll C. S., Bern H. A. Further analysis of occurrence of pigeon crop-sac stimulating activity (prolactin) in the vertebrate adenohypophysis. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1968, 11, p. 5—20.

Ogawa M. Effects of prolactin on the epidermal mucous cells on the goldfish, *Carassius auratus* L. *Can. Zool.*, 1970, 48, p. 501—503.

OliverEAU M. Functional cytology of prolactin — secreting cells. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1969a, Suppl. 2, p. 32—41.

OliverEAU M. Quelques activités de la prolactine ovine chez les poissons. *Colloq. Intern. CNRS, Paris.*, 1969b, 177, p. 225—230.

OliverEAU M., Lemoine A.—M. Teneur en acide N-acétyl-neuraminique de la peau chez l'anguille apres autotransplantation de l'hypophyse. *Z. Vergl. Physiol.*, 1971, 73, p. 44—52.

ÖzTAN N. The fine structure of the adenohypophysis of *Zoarces viviparus* L. *Z. Zellforsch.*, 1966, 69, p. 699—718.

Pavlovič M., Pantič V. The adenohypophysis in the teleostea *Alburnus albus* and *Alosa fallax* in different phases of sexual cycle. *Acta Veterinaria (Beograd)*, 1975, 25, p. 163—178.

Peter R. E. Neuroendocrinology of teleosts. *Am. Zool.*, 1973, 13, p. 743—755.

Peter R. E., McKeown B. A. Hypothalamic control of prolactin and thyrotropin secretion in teleosts, with special reference to recent studies on the goldfish. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1975, 25, p. 153—165.

Pickford G. E., Phillips J. G. Prolactin, a factor in promoting survival of hypophysectomized killifish in fresh water. *Science*, 1959, 130, p. 454—455.

Sage M. Responses to osmotic stimuli of *Xiphophorus* prolactin cells in organ culture. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1968, 10, p. 70—74.

Sage M. Control of prolactin release and its role in color change in the teleost *Gillichthys mirabilis*. *J. Exp. Zool.*, 1970, 173, p. 121—128.

Sage M., Bern H. A. Assay of prolactin in vertebrate pituitaries by its dispersion of xanthophore pigment in the teleost *Gillichthys mirabilis*. *J. Exp. Zool.*, 1972, 180, p. 169—174.

Sage M., de Vlaming V. L. Seasonal changes in prolactin physiology. *Am. Zool.*, 1975, 15, p. 917—922.

Scnreibman M. P., Holtzman S. The histophysiology of the prolactin cell in non — mammalian vertebrates. *Am. Zool.*, 1975, 15, p. 867—880.

Singh H. R., Singh T. P. Hypothalamic stimulation of prolactin release in a freshwater catfish *Heteropneustes fossilis*. *Ann. Endocrinol.*, 1975, 36, p. 309—316.

Sundararaj B. I., Nayyar S. K. Effect of prolactin on the "seminal vesicles" and neural regulation of prolactin secretion in the catfish *Heteropneustes fossilis* (Bloch.). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1969, Suppl. 2, p. 69—80.

Utida S., Hirano T. Effects of changes in environmental salinity on salt water movement in the intestine and gills of the eel. In: Responses of fish to environmental changes, 1973, p. 240—269.

Utida S., Hirano T., Oide H., Ando M., Johnson D. W., Bern H. A. Hormonal control of the intestine and urinary bladder in teleost osmoregulation. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1972, Suppl. 3, p. 317—327.

Vollrath L. The ultrastructure of eel pituitary at the elver stage with special reference to its neurosecretory innervation. *Z. Zellforsch. Mikroskop. Anat.*, 1966, 73, p. 107—131.

Woosley Y. T., Linton J. R. Isolation and characterization of prolactin from the grey mullet, *Mugil cephalus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1976, 53 B, p. 133—137.

## ON THE PROLACTIN-LIKE HORMONE OF THE PITUITARY OF FISH

I. A. Barannikova, N. S. Dubrovskaya

### Summary

A review of data available on the prolactin-like hormone in lower vertebrates is given. In fish the hormone is secreted by erythrosinophilic cells from the rostral pars distalis of the pituitary and needed for osmoregulation and reproduction. The content of the prolactin-like hormone in the pituitary changes at various stages of the life cycle. The evolution of the function of prolactin in the phylogenesis of vertebrates is considered.

УДК 597.114 : 597.442

## О ЛОКАЛИЗАЦИИ ЭРИТРОЗИНОФИЛЬНЫХ КЛЕТОК В ГИПОФИЗЕ ХРЯЩЕВЫХ ГАНОИДОВ И ОБ ИХ ИЗМЕНЕНИЯХ В ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ ОСЕТРА (*ACIPENSER GÜDENSTÄDTI* BRANDT)

И. А. Баранникова, Н. С. Дубровская

В гипофизе костистых рыб был обнаружен пролактиноподобный гормон, вырабатываемый эритрозинофильными клетками ростральной зоны дистальной доли (Pickford, Phillips, 1959; Ball, 1969). Функции этого гормона у низших позвоночных весьма разнообразны; у всех рыб отмечена его важная роль в осморегуляции (Баранникова, Дубровская, настоящий сборник; Ball, 1969; Ensor, Ball, 1972). У проходных рыб при миграции из морей в реки происходит активация эритрозинофильных клеток и усиление выработки пролактина (Olivegeau, 1969; Mc Keown, van Overbeeke, 1972; Leatherland, Mc Keown, 1974). У хрящевых ганоидов было показано наличие эритрозинофильных клеток в ростральной зоне дистальной доли гипофиза осетра (Баранникова, 1975); с помощью радиоиммунологических исследований установлена локализация клеток, реагирующих с пролактином в дистальной доле