

УДК 597—114 : 597.442

**ГИСТОФИЗИОЛОГИЯ ГИПОТАЛАМО-ГИПОФИЗАРНОЙ
СИСТЕМЫ НЕКОТОРЫХ МОРСКИХ РЫБ
В СВЯЗИ С ТИПОМ НЕРЕСТА**

Е. Б. МОИСЕЕВА

В настоящее время особенности гипофизарной регуляции гаметогенеза достаточно полно изучены на ряде пресноводных, проходных и полупроходных видов рыб, являющихся классическими объектами рыбоводства. Большая часть их принадлежит либо к моноциклическим видам, либо к таким, которые нерестятся только один раз в течение сезона размножения (Гербильский, 1947; Баранникова, 1965, 1969). Что же касается рыб с порционным икрометанием, то число работ, выполненных в таких видах, невелико (Казанский, 1949; Вагг, 1968; Ноаг, 1969). Многие стороны регуляции порционного нереста остаются невыясненными.

В последние годы в литературе появились убедительные данные, свидетельствующие о большом значении нейрогормонов гипоталамической области мозга в регуляции гипофизарных функций у позвоночных, в том числе у рыб (Поленов, 1968; Jørgensen, 1968; Алешин, 1971). Учитывая это, представляется весьма важным выяснить особенности функционирования гипоталамо-гипофизарного комплекса в течение полового цикла рыб.

Так как имеет место огромное разнообразие морфофизиологических адаптаций воспроизводительной системы рыб и нередко в пределах одного отряда или даже семейства можно встретить виды с самыми различными репродуктивными особенностями (Ball, 1960; Ноаг, 1969), большой интерес представляет сравнение гипоталамо-гипофизарной системы у близкородственных видов рыб, обладающих многими чертами экологического сходства, но отличающихся по типам нереста. Такой эколого-гистофизиологический подход позволил бы, на наш взгляд, выявить те функциональные особенности основных регуляторных эндокринных центров у рыб, которые обуславливают развитие и протекание таких важнейших видовых адаптаций, как единовременный и порционный типы нереста. Решение этих вопросов представляет также значительный интерес и в связи с проводимой в последние годы разработкой биологических основ искусственного воспроизводства морских рыб.

Удобными объектами для проведения работы в указанном плане являются представители семейства Gobiidae, обитающие в Азовско-Черноморском бассейне. Среди них имеются виды с кратковременным тотальным нерестом (бычок-мартовик, *Gobius batrachosephalus*) и с растянутым многопорционным икрометанием (бычок-кругляк, *Gobius melanostomus*). Работу выполняли в два этапа: на первом этапе изучали морфологию гипофиза и частично гипоталамуса бычков и анали-

зировали морфо-функциональные изменения гипоталамо-гипофизарной системы в течение полового цикла рыб. На втором этапе была сделана попытка количественно охарактеризовать уровень гонадотропной активности гипофиза порционно нерестящегося бычка-кругляка на разных этапах полового созревания и нереста.

Поскольку гонадотропный гормон бычка-кругляка, по-видимому, качественно отличается от гонадотропинов других видов рыб, как показало определение его активности методами биологического тестирования (Гончаров, 1971 и собственные данные), мы попытались провести количественную оценку функционального состояния гипофиза с помощью иммунологического исследования железы¹. В последние годы иммунологические методы все шире применяются в исследованиях гормонов гипофиза рыб (McKeown, van Overbeek, 1971; Breton et al., 1972). Кроме того, поскольку известно, что изменения массы эндокринных желез в процессе жизнедеятельности могут явиться надежными показателями их активности (Кабак, 1968), мы провели также анализ изменений средней массы эндокринных желез, взятых на разных этапах полового созревания.

Материалом служили разновозрастные и разноразмерные самцы и самки *Gobius batrachocephalus* и *G. melanostomus*, собранные во все сезоны года в районах Керченского пролива и Казантипского залива Азовского моря.

Для гистологического исследования использован материал от 148 экземпляров бычка-кругляка (77 самок и 71 самец) и 175 особей бычка-мартовика (114 самок и 61 самец), методика обработки изложена в предыдущей работе (Моисеева, 1973).

Весовой и иммунологический анализы проведены на ацетонированных железах бычка-кругляка. Характеристика материала и методика весового анализа описаны ранее (Моисеева, 1972; Апекин, Моисеева, 1971, 1973).

Для иммунологического анализа гипофиза кроликов породы шиншилла в возрасте 8—9 месяцев иммунизировали железами неполовозрелых и половозрелых самок и самцов с гонадами в IV, IV—V и VI—III стадиях зрелости. В работе использовали главным образом иммунную сыворотку, полученную на гипофизы самок IV, IV—V стадий.

Анализ антигенного состава гипофиза проводили в опытах иммунодиффузии по Оухтерлони в модификации В. С. Апекина (Апекин, 1967). При этом исследовали как гипофизарные экстракты, так и отдельные железы. Методика работы подробно изложена в статье (Апекин и Моисеева, 1973).

Изучение общей морфологии гипофиза бычка-мартовика и бычка-кругляка показало, что у обоих видов бычков она сходна. Гипофиз рыб состоит из четырех морфологически четко различающихся областей, которые по терминологии Пикфорд и Этца (Pickford, Atz, 1957) мы обозначили как про-, мезо- и метааденогипофиз (рис. 1). В аденогипофизе бычков мы выделяем шесть основных типов клеток (рис. 2). Кроме того, в гипофизе неполовозрелых рыб в больших количествах присутствуют мелкие хромофобные или слабоацидофильные клетки, встречающиеся у половозрелых бычков одиночно. Мы полагаем, что эти клетки являются малодифференцированными компонентами, из которых впоследствии развиваются определенные типы клеток. Поэтому мы не рассматриваем их как самостоятельный тип.

¹ Иммунологическое исследование гипофиза бычка-кругляка в течение репродуктивного цикла проведено при непосредственном участии и под руководством В. С. Апекина, в связи с чем приносим ему искреннюю благодарность.

Проаденогипофиз является наименьшей по площади областью гипофиза. В нем можно выделить два различных типа клеток: ацидофильные, интенсивно воспринимающие азокармин и оранжевый G, и слабоокрашивающиеся, условно названные так из-за плохой окрашиваемости всеми примененными в работе красителями, за исключением свинцового гематоксилина. Ацидофильные клетки являются преобладающими в проаденогипофизе. Они имеют разнообразную форму, цитоплазма часто бывает заполнена ацидофильными гранулами. Слабоокрашивающиеся клетки ограничивают передние части корней нейрогипофиза, имеют вытянутую форму и четкие клеточные границы (см. рис. 2, а, б).

Мезоаденогипофиз занимает наибольшую площадь на срезах гипофиза бычков. Он содержит два типа базофильных клеток

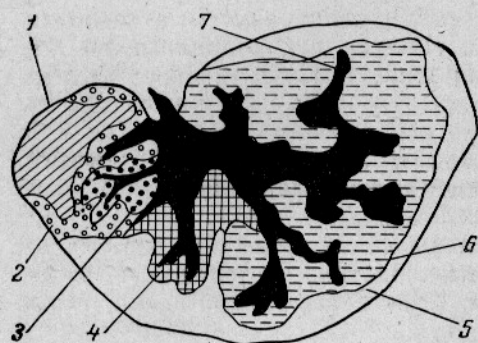


Рис. 1. Схема расположения клеточных элементов в гипофизах бычка-мартовика и бычка-кругляка:

1 — проаденогипофиз, зона ацидофильных клеток; 2 — проаденогипофиз, зона слабоокрашивающихся клеток (воспринимают только свинцовый гематоксилин); 3 — мезоаденогипофиз, область расположения базофильных клеток второго типа (тиреотропные); 4 — мезоаденогипофиз, зона ацидофильных клеток; 5 — мезоаденогипофиз, область расположения базофильных клеток первого типа (гонадотропные); 6 — метааденогипофиз, зона ацидофильных клеток; 7 — нейрогипофиз (объектив 10X, окуляр 4X).

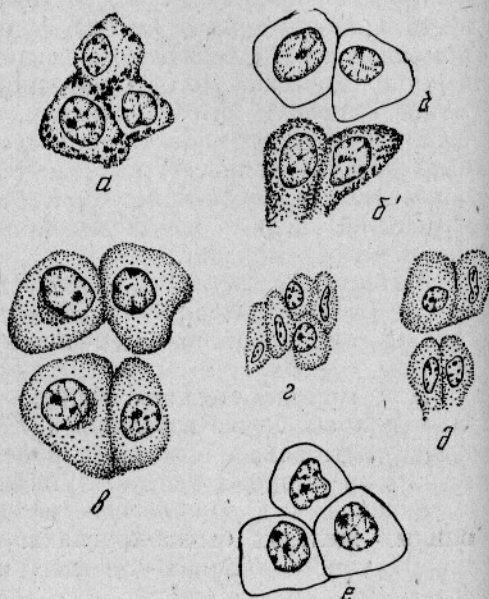


Рис. 2. Основные типы клеток аденогипофиза бычков:

а — проаденогипофиз, ацидофильные клетки; б, б' — слабоокрашивающиеся клетки (б — паральдегид-фуксин, азокармин, б' — свинцовый гематоксилин); в, г, д — клетки мезоаденогипофиза [в — базофильные первого типа (гонадотропные), г — базофильные второго типа (тиреотропные), д — ацидофильные]; е — ацидофильные клетки метааденогипофиза (паральдегид-фуксин, азокармин) (объектив 90X, окуляр 10,5X).

(первый и второй) и один тип ацидофильных. Оба типа базофилов одинаково хорошо окрашиваются паральдегид-фуксином и реактивом Шиффа, но отчетливо различаются между собой по ряду морфологических и функциональных признаков.

Базофильные клетки первого типа являются преобладающими в мезоаденогипофизе. Они располагаются в срединных и периферических участках гипофиза и «ковшом» охватывают зону метааденогипофиза (см. рис. 1, 2, в). Это крупные полигональные клетки с большими округлыми или овальными ядрами и хорошо выраженными цитоплазматическими отростками.

Базофильные клетки второго типа образуют сравнительно небольшое компактное скопление на границе про- и мезоаденогипофиза, вблизи крупных корней нейрогипофиза. Это мелкие, угловатые клетки, с плохо различимыми клеточными границами. Ядра клеток часто имеют вытянутую веретенообразную форму (см. рис. 1, 2, г).

Ацидофильные клетки мезоаденогипофиза хорошо окрашиваются азокармином и оранжем. Эти клетки в один-два ряда располагаются вдоль корней нейрогипофиза (см. рис. 1, 2, *д*).

В метааденогипофизе мы выделяем один тип бледноокрашивающихся ацидофильных клеток. Цитоплазма клеток не воспринимает реактив Шиффа и паральдегид-фуксин (см. рис. 2, *е*).

Сравнение гистологических картин гипофиза неполовозрелых и половозрелых бычков показало, что у неполовозрелых рыб зона базофильных клеток мезоаденогипофиза первого типа практически не выражена (мартовик) или выражена в крайней степени слабо (кругляк). Поскольку, как известно, в онтогенезе первыми формируются и начинают функционировать тиреотропные элементы (Яковлева, 1970; Ball a. Baker, 1969), мы предположили, что базофильные клетки мезоаденогипофиза, одинаково хорошо развитые у неполовозрелых и половозрелых бычков, связаны с тиреотропной функцией, базофильные же клетки первого типа, дифференцированные только у половозрелых рыб, выполняют гонадотропную функцию. Окрашивание срезов гипофиза бычков свинцовым гематоксилином показало, что этот краситель избирательно воспринимается только одним типом клеток в гипофизе, а именно слабоокрашивающимися клетками проаденогипофиза. На этом основании мы предположили, что данные клетки аденогипофиза бычков связаны с выработкой адренокортикотропного гормона (Olivegeau, Ball, 1963; van Oordt, 1968).

Гипоталамо-гипофизарная нейросекреторная система бычка-мартовика и бычка-кругляка по своей общей морфологии не отличается от таковой, описанной для большинства видов костистых рыб (Поленов, 1968). Она состоит из двух ядер (латерального и преоптического), соответствующих трактов, соединяющих ядра с гипофизом, и нейрогипофиза. Между собой клетки этих ядер хорошо различаются по способности цитоплазмы окрашиваться паральдегид-фуксином. Клетки латерального ядра не воспринимают паральдегид-фуксин, тогда как клетки преоптического ядра отчетливо окрашиваются. Нейросекреторные клетки латерального ядра у обоих видов рыб не проявляли каких-либо заметных морфологических изменений в течение созревания и нереста бычков. Клетки же преоптического ядра существенно изменялись на протяжении полового цикла, что будет показано ниже.

ИЗМЕНЕНИЯ ГОНАДОТРОПНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ГИПОФИЗА И НЕЙРОСЕКРЕТОРНЫХ КЛЕТОК ПРЕОПТИЧЕСКОГО ЯДРА В ТЕЧЕНИЕ ПОЛОВОГО ЦИКЛА БЫЧКОВ

Преднерестовый период. Изменения базофильных клеток мезоаденогипофиза первого типа, выполняющих гонадотропную функцию, у бычков обоих видов, взятых в преднерестовый период репродуктивного цикла (для самок бычка-кругляка имеется в виду период перед первым икрOMETанием), имеют сходный характер и в общих чертах заключаются в следующем.

По мере развития и созревания половых желез область гонадотропных элементов в гипофизе бычков заметно увеличивается и наблюдаются признаки их активного функционирования. Они выражаются в нарастании базофилии клеток, в появлении, накоплении и выведении из цитоплазмы гомори- и ШИК-положительных гранул, а также в разрушении части клеток и превращении их в базофильный секрет (рис. 3, *а*).

В этот же период в цитоплазме клеток преоптического ядра бычков отмечается большое количество секреторных гомори-положительных гранул (рис. 3, *б*). У рыб, выловленных непосредственно перед

нерестом, можно видеть концентрацию гранул в отростках клеток и картины перемещения нейросекреторного вещества по волскнам преоптико-гипофизарного тракта, что свидетельствует о выведении секреторного материала из клеток. По-видимому, нейросекреторные клетки находятся в функциональных состояниях «наполнения» и «выведения», описанных для секреторного цикла этих клеток А. Л. Поленовым (1968).

Состояния яичников и семенников у бычка-мартовика и бычка-кругляка в преднерестовый период репродуктивного цикла также весьма сходны. В период роста и созревания гонады бычков находились в



Рис. 3. Гонадотропные элементы гипофиза (а) и нейросекреторные клетки преоптического ядра (б) бычков, взятых в преднерестовый период (а — ШИК-реакция, оранжев, б — паральдегид-фуксин, азокармин; объектив 90×, окуляр 6×).

III, IV и IV—V стадиях зрелости, гоносоматический индекс соответственно был равен: для самок бычка-мартовика 2,90 (вариации от 0,7 до 5,4), 15,35 (8,6—24,8), 29,10 (21,5—34,8); а для самцов 0,70 (0,20—1,46), 1,93 (1,1—3,7), 3,83 (2,4—5,1); для самок бычка-кругляка 2,74 (1,9—3,9), 6,27 (4,2—8,7), 17,70 (12,4—24,9), а для самцов 0,97 (0,49—1,39), 2,07 (2,52—3,06), 2,82 (1,23—6,09).

Посленерестовый период. Морфо-функциональные особенности гонадотропных элементов гипофиза, нейросекреторных клеток преоптического ядра и половых желез в связи с различиями типов нереста мартовика и кругляка очень четко проявляются в посленерестовый период полового цикла.

У бычка-мартовика посленерестовый период продолжителен и длится около пяти-шести месяцев. В течение этого времени гистологические картины гипофиза и половых желез существенно изменяются. На основании этого мы условно разделили весь посленерестовый период на два этапа — ранний и поздний, а состояние гонад обозначили соответственно как раннюю и позднюю VI—II стадии зрелости.

Ранняя VI—II стадия у самцов и самок продолжается в течение одного-полутора месяцев с момента вымета половых клеток. Гоносоматический индекс в этот период у бычков еще довольно высок, для самок он равен 2,67 (0,9—4,5), для самцов — 1,00 (0,6—1,6).

Яичник рыб, выловленных в первые 10—20 дней после нереста, очень рыхлый. Состав половых клеток представлен небольшим количеством овоцитов протоплазматического роста, имеющих различные размеры. Примерно с середины ранней VI—II стадии отмечается некоторое усиление митотической активности овогоний по сравнению с той, которая отмечалась сразу после нереста. В отдельных участках

яичника встречаются «гнезда» овоцитов синаптенного пути. Их количество у рыб, выловленных в течение раннего посленерестового периода, варьирует от 12 до 26 на срезе.

В семеннике в этот период наблюдается большое число опустошенных канальцев с утолщенными соединительнотканными стенками, в узких просветах которых можно видеть незначительные остатки невыметанных сперматозоидов. Однако площадь клеток интерстициальной ткани находится примерно на том же уровне, что и у рыб IV стадии зрелости ($855,09 \pm 92,24$). Фолликулы семенных пузырьков также в большинстве своем полностью опустошены, но железистый эпителий еще высокий.



Рис. 4. Гонадотропные элементы гипофиза бычка-мартовика с гонадами в ранней VI—II стадии:

а — срединный участок мезоаденогипофиза (паральдегид-фуксин, смесь Хэлми); б — периферический участок мезоаденогипофиза (паральдегид-фуксин, азокармин) (объектив 90 \times , окуляр 6 \times).

В гипофизе мартовика в ранний посленерестовый период наблюдается еще очень большое количество гонадотропных элементов, сходных с таковыми рыб IV—V стадий зрелости (рис. 4, а). В цитоплазме этих элементов идет процесс накопления секреторных гранул. Некоторые клетки содержат такие количества гомори- и ШИК-положительных гранул, что их ядра теряют свою правильную округлую форму и приобретают угловатые очертания. Описанные картины свидетельствуют, на наш взгляд, о задержке выведения гормонального материала из гипофиза. Одновременно с этим в периферических участках мезоаденогипофиза и на границе с метааденогипофизом можно видеть разнообразные по форме и величине «пустоты», образованные, вероятно, в результате голокриновой секреции части гонадотропных элементов (рис. 4, б). Некоторые «пустоты» заполнены гомогенным базофильным ШИК-положительным секретом.

Поздняя VI—II стадия длится три-четыре месяца, с конца мая по август—сентябрь. В этот период гонады становятся более компактными, гоносоматический индекс уменьшается: для самок он равен 0,57 (0,3—0,9), для самцов — 0,50 (0,2—0,9).

В яичниках бычков в поздней VI—II стадии количество «гнезд» развивающихся овоцитов существенно увеличивается по сравнению с таковыми на ранней VI—II стадии и колеблется от 20 до 70 на срезе. В семенниках также идут процессы, связанные с резорбцией остаточных сперматозоидов и клеток последних этапов сперматогенеза. Площадь клеток интерстициальной ткани заметно уменьшается ($260,52 \pm 34,48$). Кроме того, в семеннике в это время наблюдается начало размножения сперматогоний.

В гипофизах рыб, выловленных в течение позднего посленерестового периода, отмечается массовая дегенерация и разрушение железистых компонентов, связанных с гонадотропной функцией. В периферической и срединной областях мезоаденогипофиза, а также на границе мезо- с метааденогипофизом отмечаются самые разнообразные по форме и величине «пустые» пространства и скопления базофильного секрета. Оставшиеся базофильные клетки мезоаденогипофиза первого

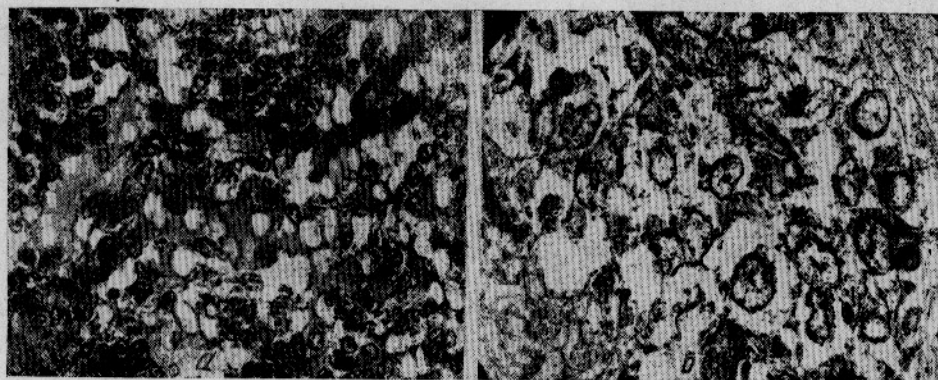


Рис. 5. Гонадотропные элементы гипофиза (а) и нейросекреторные клетки преоптического ядра (б) бычка-мартовика с гонадами в поздней VI—II стадии зрелости (паральдегид-фуксин, азан по Гейденгайну; объектив 90×, окуляр 6×).

типа немногочисленны. Они состоят из деформированных ядер, окруженных «обрывками» слабоокрашенной дегранулированной цитоплазмы. Размеры ядер клеток уменьшаются, ядра приобретают неправильную удлиненную форму с бороздчатым углублением вдоль длинной оси (рис. 5, а). Описанные картины свидетельствуют об истощении гонадотропных элементов.

Одновременно с лизисом и дегенерацией гонадотропных элементов гипофиза существенным изменениям подвергаются также и другие типы клеток аденогипофиза (слабоокрашивающиеся проаденогипофиза, базофильные мезоаденогипофиза и второго типа и ацидофильные метааденогипофиза, выполняющие различные функции) (табл. 1).

Таблица 1

Объемы ядер (в $\mu\text{м}^3$) разных типов клеток гипофиза бычков-мартовиков (самок), взятых в преднерестовый период

| Месяц, стадия зрелости | Проаденогипофиз | | Мезоаденогипофиз | | | Метааденогипофиз |
|------------------------|------------------|---------------------|------------------|--------------------|---------------------|------------------|
| | ацидофильные | слабоокрашивающиеся | ацидофильные | базофильные I типа | базофильные II типа | ацидофильные |
| Март, V | $21,94 \pm 1,81$ | $40,14 \pm 2,33$ | $11,66 \pm 1,18$ | $59,31 \pm 3,27$ | — | $43,83 \pm 3,09$ |
| Март, V | $25,11 \pm 1,54$ | $50,20 \pm 3,17$ | $18,13 \pm 1,61$ | $72,40 \pm 4,18$ | $12,64 \pm 1,23$ | $47,46 \pm 3,17$ |
| Март, IV—V | $30,64 \pm 2,03$ | $54,10 \pm 2,72$ | $12,88 \pm 0,96$ | $66,79 \pm 4,57$ | $12,92 \pm 1,12$ | $34,37 \pm 3,18$ |
| Июнь, VI—II | $19,89 \pm 1,42$ | $18,74 \pm 0,90$ | $11,19 \pm 0,83$ | $12,94 \pm 1,24$ | $7,73 \pm 0,84$ | $17,84 \pm 1,30$ |
| Июнь, VI—II | $19,58 \pm 0,58$ | $16,42 \pm 0,95$ | $10,39 \pm 0,70$ | $12,85 \pm 0,75$ | $7,07 \pm 0,50$ | $14,27 \pm 0,77$ |
| Июнь, VI—II | $19,31 \pm 0,92$ | $18,67 \pm 0,75$ | $19,93 \pm 0,88$ | $19,95 \pm 1,20$ | $8,22 \pm 0,54$ | $18,52 \pm 0,90$ |

Из табл. 1 видно, что объемы ядер указанных типов клеток гипофиза бычков, выловленных в посленерестовый период, достоверно уменьшаются по сравнению с таковыми рыб, взятых перед нерестом.

Состояние нейросекреторных клеток преоптического ядра у отнерестившихся бычков с гонадами в ранней и поздней VI—II стадии зрелости существенно отличается от их состояния перед нерестом. В течение раннего посленерестового периода наблюдается дегрануляция части нейросекреторных клеток. Расположение элементов в ядре становится более рыхлым, между клетками возникают оптические пустые пространства. Нередко в этих пространствах можно видеть глыбки и «шары» нейросекреторного вещества. Описанное состояние клеток преоптического ядра, по-видимому, аналогично фазе «выведения» и начала «опустошения» (Поленов, 1968).

В преоптическом ядре бычков с гонадами в поздней VI—II стадии зрелости рыхлость расположения клеточных элементов еще более усиливается. Гранулы в цитоплазме большинства нейросекреторных клеток не выявляются. Многие клетки состоят из «голых» пузырьвидных ядер. Вблизи нейросекреторных клеток, иногда между ними, наблюдается большое количество различных по размеру шаровидных образований (рис. 5, б). На отдельных препаратах можно видеть картины образования гомориположительных «шаров» в цитоплазме нейросекреторных клеток. Описанное состояние нейросекреторных клеток преоптического ядра в течение позднего этапа посленерестового периода свидетельствует о том, что в них преобладают процессы, соответствующие фазе «опустошения» или «высокой активности».

У бычка-кругляка посленерестовое состояние, соответствующее таковому мартовика, наступает только после вымета последней порции икры и длится недолго (около месяца). У самцов это состояние несколько более продолжительное (около двух месяцев). Нерестовый сезон у бычка-кругляка растянут и продолжается три-четыре месяца (Ильин, 1949; Трифонов, 1955). В течение этого времени одни и те же самки выметывают до пяти-шести порций икры, самцы же участвуют в нересте только один раз в сезон размножения (Ильин, 1949; Ращеперин, 1967; Куликова и Фандеева, 1974).

Гоносоматический индекс самок от начала к концу нерестового сезона снижается, однако гистологическая картина яичников рыб, выловленных после вымета первой, второй и последующих порций яиц, практически не изменяется. На срезах гонад кроме лопнувших фолликулов и овоцитов протоплазматического роста можно видеть овоциты фазы вакуолизации и начала накопления желтка, а также яйцеклетки с большим количеством желтка, формирующие следующую порцию яиц. У окончательно отнерестившихся бычков состав половых клеток представлен овоцитами периода протоплазматического роста и начала трофоплазматического роста (фаза вакуолизации).

У отнерестившихся самцов (VI, VI—II стадии зрелости) основная масса зрелых половых клеток выведена из семенника. Большинство канальцев имеет спавшиеся стенки. В отдельных цистах, лежащих в периферических участках гонады, наблюдаются клетки догоняющей волны сперматогенеза. Клетки интерстициальной ткани мелкие, ядра их сморщенные. Для семенных пузырьков характерно почти полное освобождение большинства фолликулов от коллоида (Моисеева и Пономарева, 1973).

Чтобы проследить за состоянием гипофиза самок бычка-кругляка в течение нерестового сезона по мере вымета ими порций икры, исследовали железы рыб, выловленных в апреле (средний ГСИ — 4,65, стадия зрелости половых желез VI—III₁), мае (средний ГСИ — 3,97, стадия зрелости — VI—III₂), июне (средний ГСИ — 1,24, стадия — VI—III—II), июле (средний ГСИ — 1,71, стадия VI—III...n) и сен-

тябре (средний ГСИ — 0,91, 0,87, стадии зрелости — VI—II—III, VI—II).

Проведенный анализ показал, что морфологические картины гипофиза бычков, взятых в начале, середине и конце нерестового сезона, очень мало отличаются друг от друга. Типичной для посленерестового состояния гипофиза самок является картина, наблюдавшаяся после вымета первой порции икры. В зоне гонадотропных элементов можно видеть небольшое количество «пустых» пространств; чаще всего они встречаются на границе мезо- и метааденогипофиза и по периферии мезоаденогипофиза. Ядра некоторых клеток сморщенные, бороздчатые

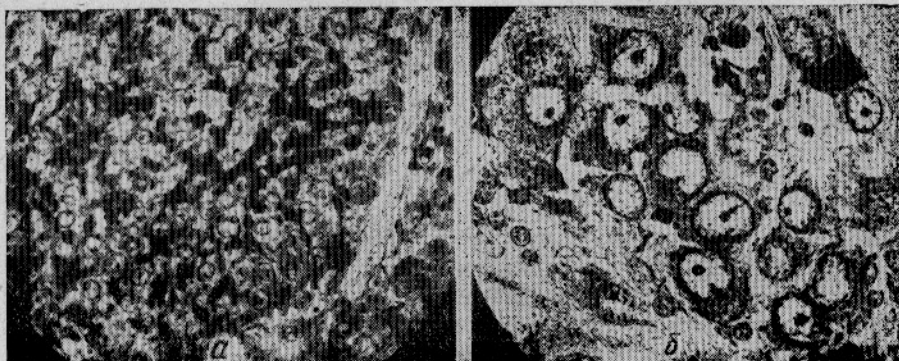


Рис. 6. Гонадотропные элементы гипофиза (а) и нейросекреторные клетки преоптического ядра (б) самок бычка-кругляка после вымета порции яиц (паральдегид-фуксин, азан по Гейденгайну; объектив 90X, окуляр 6X).

и напоминают ядра дегенерирующих гонадотропных элементов гипофиза отнерестившихся мартовиков. Однако в целом, несмотря на некоторое истощение базофильных клеток первого типа, их зона в мезоаденогипофизе остается еще достаточно большой, и, судя по морфологическим признакам, функционально активной. В цитоплазматических отростках многих срединных и периферических элементов и в самих клетках наблюдаются большие количества секреторных гомори- и ШИК-положительных гранул (рис. 6, а). Эти картины, очевидно, свидетельствуют о достаточно высокой активности гонадотропных элементов в гипофизах самок кругляка после вымета ими первой порции яиц.

Описанное состояние гонадотропных элементов гипофиза остается практически неизменным в течение всего нерестового сезона. Однако после вымета последней порции икры признаки истощения базофилов мезоаденогипофиза первого типа усиливаются.

В области локализации нейросекреторных клеток преоптического ядра самок кругляка, выловленных в начале, середине и конце нерестового сезона, не наблюдается существенных изменений по сравнению с преднерестовым состоянием. В цитоплазме нейросекреторных клеток по-прежнему можно видеть значительное количество секреторных гомори-положительных гранул (рис. 6, б). Однако у рыб, пойманных в конце нерестового сезона, преобладают скопления клеток со светлой цитоплазмой, аналогичные, вероятно, по своему состоянию «светлоскрашивающимся» клеткам А. Л. Поленова (1968). Сильно гранулированные элементы встречаются в ядре одиночно. Описанное состояние нейросекреторных клеток преоптического ядра сохраняется и у полностью отнерестившихся самок.

Гипофизы отнерестившихся самцов (ГМИ варьирует от 0,82 до 1,52) отчасти напоминают железы отнерестившихся мартовиков, вы-

довленных в поздний посленерестовый период. Клетки гипофиза расположены рыхло. В зоне гонадотропных элементов можно видеть многочисленные мелкие «пустоты». У отдельных рыб на месте клеток, формирующих «ковш», образуется большая полость с остатками базофильного секрета. Цитоплазма гонадотропных элементов гораздо слабее окрашивается паральдегид-фуксином и реактивом Шиффа. Крупные гранулы и их агрегаты, наблюдавшиеся в цитоплазме клеток гипофиза рыб, взятых перед нерестом, исчезают. Заметным изменениям подвергаются и ядра многих гонадотропных элементов. Они уменьшаются в размерах, становятся бороздчатыми, глыбчатыми (рис. 7, а,

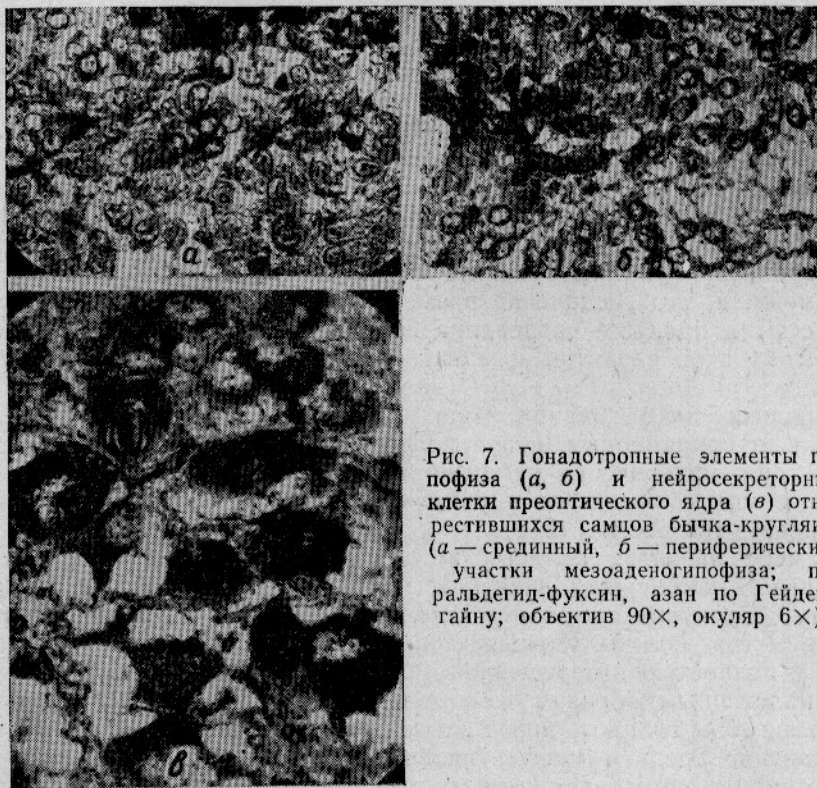


Рис. 7. Гонадотропные элементы гипофиза (а, б) и нейросекреторные клетки преоптического ядра (в) отнерестившихся самцов бычка-кругляка (а — срединный, б — периферический участки мезоаденогипофиза; паральдегид-фуксин, азан по Гейдеггину; объектив 90×, окуляр 6×).

б). Описанные картины свидетельствуют о значительном истощении гонадотропных элементов гипофиза у отнерестившихся самцов. Следует, однако, заметить, что истощению и дегенерации подвергаются далеко не все клетки, вырабатывающие гонадотропин, как это происходит у мартовика с гонадами в поздней VI—II стадии зрелости. В мезоаденогипофизе можно видеть еще большое количество мало измененных (судя по морфологическим признакам) базофилов первого типа. Кроме того, степень дегенеративных изменений гонадотропных элементов, по-видимому, в значительной мере имеет индивидуальный характер, поскольку у отдельных самцов морфологические признаки этих процессов выражены весьма слабо.

В гипоталамической области мозга отнерестившихся самцов наблюдаются заметные следы истощения нейросекреторных элементов (рис. 7, в). Наряду с дегенерирующими клетками в преоптическом ядре встречаются и такие, в цитоплазме которых имеются секреторные гранулы. В целом признаки истощения нейросекреторных клеток преоптического ядра у самцов кругляка выражены значительно слабее, чем у мартовиков.

ДАННЫЕ КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ОЦЕНКИ ГОНАДОТРОПНОЙ АКТИВНОСТИ ГИПОФИЗА БЫЧКА-КРУГЛЯКА

Пытаясь охарактеризовать уровень активности гипофиза кругляка методами биологического тестирования, мы использовали в качестве тест-объектов самцов амфибий *Rana temporaria* и *Rana ridibunda*¹ (Алпатов, Строганов, 1950) и самок вьюна *Misgurnus fossilis* (Казанский, Нусенбаум, 1947). Ни в одном варианте опытов с гипофизами бычка-кругляка не наблюдалось положительного результата, хотя на параллельное введение однозначных доз гипофизов сазана указанные тест-животные отвечали положительно. Активность гипофизов кругляка пытались оценить также Б. Ф. Гончаров (1971) в системе созревания овоцитов амфибий *in vitro* и Г. Л. Травкина (личное сообщение) на самках ерша *in vivo*. В их опытах также не было получено положительного результата. На основании приведенных данных мы предположили, что гонадотропный фактор гипофиза бычка-кругляка обладает зоологической специфичностью.

Масса гипофиза как показатель его функционального состояния на разных стадиях полового созревания и нереста. Как указывалось выше, в железах неполовозрелых бычков зона клеток, выполняющих гонадотропную функцию, развита очень слабо. Исходя из этого, мы предположили, что увеличение размеров гипофиза (а следовательно, и его массы) в процессе созревания гонад может происходить главным образом за счет развития и активной деятельности гонадотропных элементов.

В процессе исследования было установлено, что значения средней массы у одноразмерных неполовозрелых бычков, взятых в разные сезоны года, практически не отличаются друг от друга, а у одноразмерных самок с гонадами в различных стадиях зрелости — различаются хорошо (Моисеева, 1972).

По мере развития половых желез масса гипофиза увеличивается и достигает наибольших значений на IV и IV—V стадиях половой зрелости. У текущих самок и у бычков, выметавших порцию икры, средняя масса железы уменьшается; дальнейшее ее снижение наблюдается у полностью отнерестившихся бычков с гонадами в VI—II стадии. Аналогичным образом изменяется показатель степени развития в гипофизе зоны гонадотропных элементов (табл. 2).

Сравнение средней массы гипофиза и степени развития в нем зоны гонадотропных элементов у рыб, выловленных в начале и середине нерестового сезона, показало, что в течение нерестового периода гонадотропная зона в гипофизе остается высокой и составляет 50—60% от массы всей железы.

Таким образом, анализ изменения массы гипофиза бычка-кругляка и сопоставление весовых данных с данными гистологического исследования позволили прийти к заключению, что средняя масса ацетонированного гипофиза, взятого от рыб на определенной стадии полового созревания и нереста, и показатель степени развития в нем зоны гонадотропных элементов могут служить количественными характеристиками функционального состояния железы на данной стадии полового цикла.

Иммунологическое исследование гипофиза бычка-кругляка на различных стадиях полового созревания и нереста. Гипофиз рыб как объект иммунологического исследования обладает рядом специфических особенностей, связанных, в частности, с размером железы, сроком хранения материала и т. д. Учитывая это, прежде всего необходи-

¹ Опыты с озерной лягушкой были выполнены сотрудником лаборатории А. П. Золотницким.

мо было выяснить некоторые методические особенности иммунологического анализа гипофиза кругляка, а именно возможность изучения антигенного состава одной железы, а также определить условия, которые важно соблюдать при сравнительном исследовании гипофизов.

Таблица 2

Изменение средней массы гипофиза и степени развития в нем зоны гонадотропных элементов (показатель А) у одноразмерных групп бычков-кругляков на разных стадиях полового цикла

| Месяц сбора материала, год | Стадия зрелости гонад | Размерная группа 80—85 мм | | | | Размерная группа 90—95 мм | | | |
|----------------------------|-----------------------|---------------------------|--------------------------------|----------------------------------|-----------------|---------------------------|--------------------------------|----------------------------------|-----------------|
| | | среднее значение ГСИ, % | число гипофизов в навеске, шт. | средний вес одного гипофиза, мкг | показатель А, % | среднее значение ГСИ, % | число гипофизов в навеске, шт. | средний вес одного гипофиза, мкг | показатель А, % |
| Октябрь, 1969 | Самцы неполовозрелые | — | 50 | 26,0 | — | 50 | 34,0 | — | — |
| | Самки II—III | 0,7 | 50 | 32,0 | 18,7 | 0,9 | 50 | 42,0 | 19,1 |
| Март, 1970 | Самцы неполовозрелые | — | — | 25,8 | — | 50 | 34,0 | — | — |
| | Самки III | 8,3 | 50 | 38,0 | 32,1 | 9,6 | 50 | 34,0 | 37,0 |
| Июль, 1970 | Самцы неполовозрелые | — | 42 | 26,1 | — | 50 | 34,0 | — | — |
| | Самки IV | 10,5 | 30 | 56,6 | 53,9 | 9,5 | 50 | 76,0 | 55,3 |
| | IV—V | 15,9 | 50 | 62,0 | 57,9 | 15,7 | 50 | 84,0 | 59,5 |
| | V | 18,2 | 50 | 54,0 | 51,7 | 18,0 | 50 | 74,0 | 54,0 |
| | VI—III | 4,3 | 20 | 50,0 | 47,8 | 2,8 | 40 | 72,6 | 53,1 |
| Сентябрь, 1970 | Самцы неполовозрелые | — | — | 25,8 | — | 50 | 35,0 | — | — |
| | Самки VI—II | 0,7 | 50 | 38,0 | 32,1 | 0,7 | 50 | 36,0 | 37,5 |

В результате проведенных опытов было установлено, что вытяжка гипофизов в иммунных постановках с успехом может быть заменена индивидуальным гипофизом; картина преципитации не изменяется, если рыбы, гипофизы которых взяты в опыт, отличаются друг от друга по размерам на 10—30 мм; устойчивость антигенного состава гипофиза к сроку хранения зависит от физиологического состояния желез и от времени хранения материала. При хранении более года спектр гипофизов половозрелых бычков претерпевает существенные изменения (Апекин, Моисеева, 1971).

Проведенные сравнительные опыты показали, что два преципитата, составляющие внутреннюю часть спектра, характерны для гипофизов рыб на всех стадиях гаметогенеза. Наружная же часть спектра выявляется лишь у половозрелых бычков с гонадами в III, IV, IV—V, V и VI—III стадиях зрелости. Этот факт позволяет предположить, что антигены наружной части преципитационного спектра гипофиза свя-

заны с процессами созревания и нереста. Чтобы проверить это предположение, были выполнены опыты с истощенной антисывороткой.

Антисыворотку истощали железами неполовозрелых бычков из расчета 1 мл на 100, 150 желез. О полноте истощения судили по отсутствию видимой реакции с гипофизами неполовозрелых рыб.

Опыты с истощенной антисывороткой показали, что после удаления из анализа антигенов, общих для гипофизов неполовозрелых и половозрелых рыб, в гипофизе самок с гонадами в III—VI—III стадиях зрелости выявляются еще один или два специфических антигена. Этот факт позволяет предположить, что выявленные антигены связаны со степенью развития половых желез, а следовательно, отражают гонадотропную функцию гипофиза.

Количественная оценка указанных антигенов была выполнена на реакциях преципитации индивидуальных гипофизов с истощенной сывороткой (табл. 3). Поскольку гипофизы рыб в начальных стадиях полового созревания не дают видимой преципитации с сывороткой, мы сочли целесообразным при количественной оценке сравнивать между собой главным образом значения массы всей денситограммы, учитывая массу ее активной части в тех случаях, когда она имеется.

Таблица 3

Результаты количественной оценки реакции преципитации гипофизов бычка-кругляка¹ на разных стадиях полового цикла в опытах с истощенной антисывороткой

| Месяц сбора материала, год | Стадия зрелости гонад | Средний гоносоматический индекс ГСИ, % | Число опытов преципитации | Масса всей денситограммы М, мг | Масса преципитатов (активная часть денситограммы), мг |
|----------------------------|-----------------------|--|---------------------------|--------------------------------|---|
| Июль, 1970 | Самцы неполовозрелые | — | 6 | 23,3±2,2 | 0,0 |
| Октябрь, 1969 | Самки | | | | |
| | II—III | 0,8 | 6 | 28,8±3,5 | 0,0 |
| Март, 1970 | III | 8,0 | 12 | 35,1±1,7 | 10,7±1,4 |
| Май, 1970 | IV | 13,0 | 6 | 49,5±4,8 | 25,1±1,7 |
| | IV—V | 14,5 | 6 | 48,7±3,9 | 24,2±2,1 |
| | V | 16,2 | 6 | 33,1±1,1 | 17,8±1,2 |
| | VI—III | 2,8 | 6 | 30,5±1,8 | 16,3±1,9 |
| Декабрь, 1970 | VI—II | 0,7 | 6 | 29,1±1,4 | 0,0 |
| контроль | | | 12 | 20,4±2,2 | 0,0 |

¹ Размерная группа 90—95 мм.

Как видно из табл. 3, масса денситограммы реакции гипофизов неполовозрелых бычков находится на уровне контроля. Для самок с гонадами во II—III стадии она несколько увеличивается, хотя видимой Е-преципитации на этой стадии мы не отмечаем. У бычков III стадии зрелости масса денситограммы достоверно увеличивается по сравнению с таковой у самок во II—III стадии зрелости ($t_d=2,32$, $\gamma=16$). Около 30% этой величины приходится на активную часть спектра. Денситограмма реакции гипофизов рыб в IV стадии зрелости характеризуется существенным изменением массы. При этом происходит также и изменение соотношения фоновой и активной частей спектра, последняя составляет уже 50% от массы денситограммы. Относительно низкое значение активной части денситограммы реакции гипофиза рыб на III стадии по сравнению с таковыми на IV стадии

(10,7 против 25,1) указывает, по-видимому, на выведение данных антигенных факторов из гипофиза в связи с активно идущими на этой стадии полового созревания процессами вителлогенеза, а резкое увеличение их значения на IV стадии зрелости, вероятно, свидетельствует о накоплении в гипофизе гонадотропного фактора на данной стадии. Далее для гипофизов рыб, приступивших к нересту (V стадия), характерно достоверное снижение как массы всей денситограммы, так и ее активной части. У бычков, взятых вскоре после икрометания (VI—III стадия), отмечается дальнейшее уменьшение массы денситограммы и ее активной части, которое, однако, по сравнению с таковым на V стадии недостоверно. Снижение значений массы денситограммы и ее активной части у нерестящихся бычков и рыб, выметавших порцию икры, по-видимому, связано с участием выявленных антигенов в процессах нереста и формирования следующей генерации яиц.

Гипофизы полностью отнерестившихся бычков (VI—II стадия зрелости) не дают видимой преципитации при взаимодействии с антисывороткой. По-видимому, это объясняется низким уровнем антигенного фактора, связанного с гонадотропной функцией, у полностью отнерестившихся бычков.

Таким образом, результаты опытов с истощенной антисывороткой подтвердили выдвинутое предположение о том, что антигены наружной части спектра связаны с гонадотропным фактором гипофиза, и позволили количественно охарактеризовать их на разных стадиях полового цикла.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Гистологическое изучение гипофиза неполовозрелых мартовиков и кругляков показало, что их характерной чертой является крайне слабое развитие базофильных клеток мезоаденогипофиза первого типа, выполняющих гонадотропную функцию. Единственными базофильными клетками в гипофизах неполовозрелых бычков являются тиреотропные элементы. Аналогичную картину отмечали Ноулс и Вольрат (Knowles, Vollrath, 1966) в гипофизах молодых угрей, Латэрланд (Leatherland, 1970) — у трехиглой колюшки и другие авторы. Указанное строение имеют гипофизы неполовозрелых рыб независимо от сезона года. О сходстве, функционального состояния гипофиза неполовозрелых бычков, взятых в различные периоды годового жизненного цикла, свидетельствуют также результаты весового и иммунологического анализов желез.

С развитием гонад зона базофильных клеток мезоаденогипофиза первого типа существенно увеличивается, признаки активного функционирования клеток нарастают. Кроме того, в этот период отмечается также значительное увеличение массы гипофиза и степени развития в нем зоны гонадотропных элементов (см. табл. 2). Наружные преципитаты, характеризующие уровень антигенов гипофиза, связанных с гонадотропинами, выявляются в 100% опытов, а их масса составляет почти половину массы всей денситограммы (см. табл. 3). Фонтен, Калламанд и Виберт (Fontaine, Callamand, Vibert, 1950), Вудхэд (Woodhead, 1971) также отмечали увеличение отношения массы гипофиза к массе тела у лосося и трески в преднерестовый период.

Морфо-функциональные особенности гипофиза мартовика и кругляка, связанные с особенностями их типов нереста, отчетливо выявляются в посленерестовый период.

У бычка-мартовика в течение раннего этапа посленерестового периода отмечается задержка выведения секреторных веществ из цитоплазмы гонадотропных элементов, что приводит к ее сильной загрузке гомори- и ШИК-положительными гранулами и дегенеративным изме-

нениям клеток. Возможной причиной этого явления может быть высокий уровень в организме половых гормонов, которые, как известно, являются антагонистами гонадотропных (Алешин, 1971). Косвенно об этом свидетельствует тот факт, что в течение раннего посленерестового периода величина площади клеток интерстициальной ткани еще достаточно высока ($855,09 \pm 92,24$ мкм²) и находится на уровне таковой у самцов IV стадии зрелости ($838,48 \pm 34,55$ мкм²). Общеизвестно, что интерстициальная ткань является местом выработки стероидных гормонов в мужских половых железах позвоночных (Турдаков, 1972; Lofts, 1968). Стенли, Чиффи и Боттэ (Stanleg, Chieffi, Botte, 1965) установили это гистохимически для близкородственного мартовика вида — *Cobius paganeus* L.

Другой причиной отмеченной ретенции секреторного материала в гонадотропных элементах гипофиза может быть увеличение количества стероидных гормонов в крови рыб за счет усиления деятельности адrenaловой железы в ранний посленерестовый период. В литературе имеются сведения о повышении концентрации кортикостероидов в крови отнерестившихся рыб: карпа (Bondy, Upton, Pickford, 1957), лосося (Robertson, Wexler, 1959; Idler, Ronald, Schmidt, 1959; Fagerlund, 1967). Идлер и сотрудники связывают сильное возрастание уровня кортикостероидов в крови отнерестившихся *O. keta* (в 17 раз) с посленерестовой гибелью рыб, т. е. со стрессовым напряжением организма, о чем сообщается в других работах (Robertson, Krupp, Favour et al., 1961; Гарлов, 1971). Мы полагаем, что кратковременный тотальный нерест бычка-мартовика также оказывает на рыбу воздействие типа стресса, в результате чего может произойти усиление секреции стероидных гормонов адrenaловой железой. Косвенно об этом можно судить по возрастанию признаков активности клеток гипофиза, связанных с АКТГ-функцией, и нейросекреторных клеток преоптического ядра у бычков в течение раннего посленерестового периода (Моисеева, 1973).

Характерной чертой гипофиза рыб с гонадами в поздней VI—II стадии является массовое истощение и дегенерация гонадотропных элементов. Параллельно с этим в яичниках происходит увеличение количества «гнезд» овоцитов профазы мейоза. Этот факт позволяет предположить, что секреторный материал гонадотропных элементов гипофиза каким-то образом участвует в развитии яйцеклеток на ранних этапах овогенеза. На возможность гонадотропной регуляции процессов, связанных с пополнением фонда половых клеток, указывают данные Сандарараджа (Sundararaj, 1959), Барра (Barr, 1968), О. Ф. Сакуна (1970), Г. Л. Травкиной (1971).

Помимо указанных морфо-функциональных изменений гонадотропных элементов гипофиза мартовика в посленерестовый период полового цикла, заметные изменения претерпевают также и другие типы клеток аденогипофиза: клетки проаденогипофиза, выполняющие АКТГ-функцию, тиреотропные элементы и клетки метааденогипофиза. Отмеченный факт позволяет предположить участие в процессах размножения целого комплекса гормональных факторов, действующих, вероятно, как синергисты. Это предположение подтверждается работами группы индийских ученых (Sundararaj a. Coswami, 1966; Sundararaj, Nayyar, 1967; Sundararaj, Anand, Donaldson, 1972), в которых была получена стимуляция семенных пузырьков у гипофизэктомированного сомика *Heteropneustes fossilis* путем воздействия на рыбу комплекса гормональных препаратов (тестостерон-пропионата, пролактина, гормона роста, ЛГ овцы и др.).

Если у бычка-мартовика морфологические картины гипофиза отнерестившихся самцов и самок выглядят практически одинаково, то у бычка-кругляка в железах мужских и женских особей, взятых в посленерестовый период, можно видеть заметные различия. Признаки

истощения гонадотропных элементов в гипофизах самцов выражены гораздо сильнее, чем в железах самок. У самок как после вымета первой, так и после выведения последующих порций икры в течение всего нерестового сезона наблюдаются небольшие изменения гипофиза, свидетельствующие о его высокой функциональной активности. Деятельность гонадотропных элементов, по-видимому, обеспечивает рост и созревание многих последовательно развивающихся порций яиц. На различия гистологических картин гипофиза у самцов и самок щуки в связи с особенностями их гаметогенеза указывал А. В. Зайцев (1955). Отмеченная особенность гипофиза кругляка характерна и для желез других исследованных видов порционно нерестящихся рыб (Гербильский, 1947; Казанский, 1949; Sundararaj, 1959). Способность гипофиза в течение длительного периода вырабатывать гонадотропный гормон обусловлена особенностями секреторного цикла базофильных клеток мезоаденогипофиза первого типа. Характерной чертой их функционирования является асинхронное прохождение последовательных фаз своего секреторного цикла.

Гистофизиологические данные о высокой активности гипофиза бычков в течение всего нерестового сезона подтверждаются результатами весового и иммунологического анализов состояния железы.

Сандарарадж (Sundararaj, 1959) тестировал гипофизы мешкожаберного сома *H. fossilis* и обнаружил, что в течение ранней посленерестовой стадии, когда в гипофизе присутствует большое число базофилов, гонадотропная активность железы высока и находится примерно на том же уровне, что и у рыб с текучими половыми продуктами.

Как было показано выше, гистологический анализ не выявил морфологических изменений клеточной паренхимы гипофиза самок кругляка по мере выметывания ими порций икры. Однако, несмотря на это, анализ средней массы желез свидетельствует, что в течение нерестового периода все же происходит некоторое истощение гипофиза. Следует отметить, что в ряде случаев, когда гистологически функциональные изменения гипофиза кругляка не выявляются, исследование динамики массы железы, а также иммунологический анализ гипофиза позволяют их уловить и оценить.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведенное исследование позволило выявить морфофункциональные особенности гипоталамо-гипофизарной системы двух видов бычков, обладающих разными типами нереста, и оценить гонадотропную активность гипофиза бычка-кругляка на разных этапах полового цикла с помощью весового и иммунологического анализов.

Основной функциональной чертой гипоталамо-гипофизарной системы бычка-мартовика является в значительной мере синхронное прохождение нейросекреторными клетками преоптического ядра и железистыми элементами аденогипофиза последовательных фаз секреторного цикла. Эта особенность, по-видимому, обуславливает осуществление кратковременного тотального нереста, свойственного данному виду. Асинхронное прохождение этих фаз нейросекреторными клетками преоптического ядра и гонадотропными элементами гипофиза у бычка-кругляка приводит к развитию длительного порционного нереста, характерного для данного вида.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Алешин Б. В. Гистофизиология гипоталамо-гипофизарной системы. М., «Медицина», 1971. 440 с.
Алпатов В. В., Строганов Н. С. Новая единица измерения активности гипофиза у рыб. — «ДАН СССР», 1950, т. 74, № 2, с. 405—407.

- Апекин В. С. Опыт иммунохимического исследования процессов созревания и оплодотворения икр себрюги и осетра. Автореферат диссертации на соискание ученой степени канд. биол. наук. Л., 1967.
- Апекин В. С., Моисеева Е. Б. Исследование антигенного состава гипофиза бычка-кругляка *Gobius melanostomus* Pall. в связи с половым циклом. — «Журнал эволюционной биохимии и физиологии», 1971, т. 7, № 6, с. 580—584.
- Апекин В. С., Моисеева Е. Б. Изменения антигенного состава гипофиза бычка-кругляка *Gobius melanostomus* в связи с половым циклом. — «Журнал эволюционной биохимии и физиологии», 1973, т. 9, № 1, с. 56—64.
- Баранникова И. А. Экологическая гистофизиология эндокринных желез у рыб. — «Архив анат., гистол. и эмбриол.», 1965, т. 68, № 1, с. 3—17.
- Баранникова И. А. Функциональные основы миграционного поведения проходных рыб. Автореферат диссертации на соискание ученой степени д-ра биол. наук. Л., 1968. 30 с.
- Баранникова И. А. Современное состояние метода гормональной стимуляции созревания рыб и его значение для рыбоводства. — В кн.: «Современное состояние метода гипофизарных инъекций». Астрахань, 1969, с. 5—22.
- Гербильский Н. Л. Гонадотропная функция гипофиза у костистых и осетровых. — «Труды лаборатории основ рыбоводства», 1947, т. 1, с. 25—95.
- Гарлов П. Е. Эколого-гистофизиологическое исследование нейрогипофиза у русского осетра. — В кн.: Научные сообщения Института биологии моря АН СССР. Владивосток, 1971, вып. 2, с. 52—55.
- Гончаров Б. Ф. Зависимость величины гормонозависимого периода созревания фолликулов травяной лягушки от разведения суспензии гипофизов. — В кн.: Новый метод тестирования гипофизов. — «Онтогенез», 1971, т. 2, № 1, с. 62—70.
- Зайцев А. В. Вопросы нейросекреторной деятельности ганглиозных клеток гипоталамических ядер у щуки и сазана в связи с сезонным проявлением гонадотропной функции гипофиза. — «ДАН СССР», 1955, т. 101, № 2, с. 351—354.
- Ильин Б. С. Краткий обзор черноморских бычков (*Pisces, Gobiidae*). — «Бюллетень МОИП», 1949, т. 7, вып. 3, с. 16—29.
- Кабак Н. М. Практикум по эндокринологии. М., Изд-во МГУ, 1968. 275 с.
- Казанский Б. Н. Особенности функции яичников гипофиза у рыб с порционным икрометанием. — «Труды лаборатории основ рыбоводства», 1949, т. 2, с. 62—121.
- Казанский Б. Н. Экспериментальный анализ порционного икрометания. — «Зоологический журнал», 1952, т. 32, вып. 6, с. 883—896.
- Казанский Б. Н., Нусенбаум Л. М. Вьюн (*Misgurnus fossilis* L.) как объект для определения гонадотропной активности препаратов гипофиза рыб. — «Труды лаборатории основ рыбоводства», 1947, т. 1, с. 111—121.
- Моисеева Е. Б. Изменение веса гипофиза как показатель его функционального состояния на разных этапах полового цикла бычка-кругляка (*Gobius melanostomus* Pall.). Вопросы ихтиологии, 1972, т. 12, № 5, 875—879.
- Моисеева Е. Б. Морфо-функциональная характеристика гипофиза бычков (*Gobius batrachocephalus* Pall. и *G. melanostomus* Pall.) в связи с особенностями их типов нереста. Автореферат диссертации на соискание ученой степени канд. биол. наук. Л., ЛГУ, 1973.
- Моисеева Е. Б. и Пономарева В. П. Гистофизиологическая характеристика семенников и семенных пузырьков бычка-кругляка *Gobius melanostomus* Pall. на разных этапах полового цикла. — «Вопросы ихтиологии», 1973, т. 13, вып. 2, с. 444—460.
- Поленов А. Л. Гипоталамическая нейросекреция. Л., «Наука», 1968. 159 с.
- Ращеперин В. К. Экология размножения бычка-кругляка (*Neogobius melanostomus* Pall.) Азовского моря. Автореферат диссертации на соискание ученой степени канд. биол. наук. Калининград, 1967.
- Сакун О. Ф. Проблема гонадотропной активности гипофиза у рыб и физиология оогенеза. — «Труды Петегофского Биологического института», 1970, т. 20, с. 121—133.
- Травкина Г. Л. Влияние гормонов гипофиза и повышенной температуры на пополнение фонда ооцитов у ерша *Acerina ceppina* L. — «ДАН СССР», 1971, т. 201, № 4, с. 1006—1008.
- Трифонов Г. П. Биология размножения азовских бычков. — «Труды Карадагской биологической станции», 1955, вып. 13, с. 5—46.
- Турдаков А. Ф. Воспроизводительная система самцов рыб. Фрунзе, «Илим», 1972. 280 с.
- Яковлева И. В. Идентификация тиреотропных клеток в аденогипофизе осетровых (*Acipenseriformes*) по морфологическим показателям. — «Журнал эвол. биох. и физиол.» 1970, т. 6, № 3, с. 288—294.
- Ball J. N. Reproduction in female bony fish. Symp. Zool. Soc. London, 1960, 1.

- Barr W. A. Patterns of Ovarian Activity. In Perspectives in Endocrinology, London & New York. 1968.
- Ball J. N. & Baker R. I. The Pituitary Glands Anatomy and Histophysiology. In Fish Physiology, Acad. Press. New York—London, 11, 1969, 1—93.
- Bondy P. K., Upton G. V., Pickford G. E. Demonstration of cortisol in fish Nature, 1957. 179, 1354—1355.
- Breton B., Billard R., Jalabert B., Kann G. Dosage radioimmunologique des gonadotropins plasmatiques chez *Carassius auratus* au cours du nyctémère et pendant l'ovulation. Gen. com. Endocrinol., 1972, 18, 3, 463—468.
- Fagerlund U. H. M. Plasma cortisol concentration in relation to stress in adult sockeye salmon during the freshwater stage of their life cycle. Gen. compar. Endocrinol., 1967, 8, 197—207.
- Fontaine M., Callamand O., Vibert R. La physiologie du Salmon. Anns Sth cent Hydrobiol., 1950, 3, 15—26.
- Hoar W. S. Comparative Physiology Hormones and Reproduction in Fishes. Ann. Rev. Physiol., 1965, 27, 51—70.
- Hoar W. S. Reproduction. In Fish Physiology. Acad. Press, New York—London, 1969, 11, 1—59.
- Idler D. R., Ronald A. P., Schmidt P. J. Biochemical studies on sockeye salmon during spawning migration. VII. Steroid hormones in plasma. Can. J. Biochem. Physiol., 1959, 37, 1227—1238.
- Jorgensen C. B. Central Nervous Control of Adenohypophysial Functions. In Perspectives in Endocrinology. London—New York, 1968, 469—535.
- Knowles F., Vollrath L. Cell types in the pituitary of the eel, *Anguilla anguilla* L. at the different stages in the lifecycle. Z. Zellforsch., 1966, 69, 474—479.
- Koch H. J. Migration. In Perspectives in Endocrinology. London New York, 1968. 305—343.
- Leatherland J. F., Seasonal Variation in the Structure and Ultrastructure of the Pituitary of the Marine Form (*Trachurus*) of the Threespine Stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. I. Rostral Pars Distalis. Z. Zellforsch. 1970, 104, 301—317.
- Lofts B. Patterns of Testicular Activity. In Perspectives in Endocrinology. London—New York, 1968, 239—299.
- McKeown B. A., van Overbeeke A. P. Immunohistochemical identification of pituitary hormone producing cells in the sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka* Walbaum). Z. Zellforsch., 1971, 112, 3, 350—362.
- Olivereau M., Ball J. N. Cytophysiologie adenohypophysaire chez un poissons Mollienesia species. Gen. compar. Endocrinol., 1963, 3, 723.
- Pickford G. E., Atz J. W. The Physiology of the Pituitary Gland of Fishes. New York Zool. Soc., New York, 1957.
- Robertson O. H., Krupp M. A., Thoma S. F., Favour C. B., Hane S., Wexler B. C. Hyperadrenocorticism in spawning migratory and nonmigratory rainbow trout (*Salmo gairdnerii*), comparison with Pacific salmon (Genus *Oncorhynchus*). Gen. compar. Endocrinol., 1961, 1, 433—434.
- Robertson O. H., Wexler B. C. Hyperplasia of the adrenal cortic tissue in Pacific salmon (Genus *Oncorhynchus*) and rainbow trout (*Salmo gairdnerii*) accompanying sexual maturation and spawning. Endocrinology, 1959, 65, 225—238.
- Sundararaj B. I. A study of the correlation between the structure of the pituitary gland of the Indian catfish *Heteropneustes* and the seasonal changes in the ovary. Acta Anat., 1959, 37, 47—80.
- Sundararaj B. I., Anand T. C., Donaldson E. M. Effects of Partially Purified Salmon Pituitary Gonadotropin on Ovarian Maintenance, Ovulation and Vitellogenesis in the Hypophysectomized Catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch.). Gen. compar. Endocrinol., 1972, 18, 102—114.
- Sundararaj B. I., Goswami S. V. Effects of mammalian hypophysial hormones, placental gonadotropins, gonadal hormones, and adrenal corticosteroid on ovulation and spawning in hypophysectomized catfish *Heteropneustes fossilis* (Bloch), J. exp. Zool., 1966, 161, 287—296.
- Sundararaj B. I., Nayyar S. K. Effects of exogenous gonadotrophins and gonadal hormones on the testes and seminal vesicles of hypophysectomized catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch.). Gen. compar. Endocrinol., 1967, 8, 403—416.
- Stanley H., Chieffi G., Botte V. Histological and histochemical observation on the testes of *Gobius paganellus* L. Z. Zellforsch. 1965, 65, 350—362.
- Van Oordt P. G. W. J. The hormone producing cells in the pituitary gland of lower vertebrates. In Perspectives in Endocrinology. New York—London, 1968, 405—460.
- Woodhead P. M. J. Relationship of a pituitary size to body weight in cod, *Gadus morrhua*. Gen. compar. Endocrinol., 1971, 16, 1, 160—161.

Histophysiology of hypothalamo-hypophysial system of some marine fishes in relation with spawning types

E. B. Moiseeva

SUMMARY

An ecologo-histophysiological approach has been used in the study of histophysiology of the pituitary gland, sex glands and partly hypothalamus of the two closely related species of gobies, having different spawning types: todd-goby *Gobius batrachocephalus* (total-spawning species) and round-goby *Gobius melanostomus* (intermittent-spawning species). Functional peculiarities of the hypothalamo-hypophysial system of gobies causing the development and course of intermittent and total spawnings in fishes have been elucidated.

The quantitative estimation of the gonadotropic activity of the pituitary gland of *Gobius melanostomus* at the different stages of the reproductive cycle has been conducted by means of analysis of the average weight dynamics of the acetone-dry hypophysis and immunological analysis of acetone-dry glands. It has been shown that the average weight of the pituitary gland and degree of development of its gonadotropic zone in equal size females with gonads at the different maturation stages, reach their highest values at stages IV, IV—V and decrease after spawning. The level of antigens of hypophysis, connected with gonadotropic activity, changes similarly.