

639.2
Т-48

ТРУДЫ ВНИРО

ТОМ СХХХ

ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПОЛОВОГО ЦИКЛА РЫБ В СВЯЗИ С ЗАДАЧАМИ ВОСПРОИЗВОДСТВА РЫБНЫХ ЗАПАСОВ

ALL-UNION RESEARCH INSTITUTE
OF MARINE FISHERIES AND OCEANOGRAPHY
(VNIRO)

PROCEEDINGS

VOLUME CXXX

HORMONAL REGULATION OF THE SEXUAL
CYCLE OF FISHES

Part II

MOSCOW
PISHCHEVAYA PROMYSHLENNOST
1978

ТРУДЫ

ТОМ СXXX

ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ
ПОЛОВОГО ЦИКЛА РЫБ
В СВЯЗИ С ЗАДАЧАМИ
ВОСПРОИЗВОДСТВА
РЫБНЫХ ЗАПАСОВ

Часть II

МОСКВА

ПИЩЕВАЯ ПРОМЫШЛЕННОСТЬ

1978



Редакционная коллегия:

И. А. БАРАННИКОВА (ответственный редактор),
А. А. БОЕВ, Л. В. ПОЛИКАШИН, И. И. САЕНКО,
М. И. ШАТУНОВСКИЙ

Editorial Board

I. A. BARANNIKOVA (Editor in Chief)
A. A. BOEV, L. V. POLIKASHIN, I. I. SAENKO,
M. I. SHATUNOVSKI

© Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), 1978 г.

Г $\frac{31705-143}{044(01)-78}$ без объявл.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	5
И. А. Баранникова. Гормональная регуляция размножения у осетровых	6
А. Б. Бурлаков. Гонадотропные гормоны гипофиза рыб и их таксономическая специфичность	17
Е. Б. Моисеева, А. П. Золотницкий. Характеристика типов клеток аденогипофиза и анализ состояния гонадотропных элементов в течение репродуктивного цикла у черноморской камбалы-калкана (<i>Scophthalmus maeoticus</i> Pall.)	25
О. Л. Христофоров. Гаметогенез и половой цикл сайки (<i>Boreogadus saida</i> Lep.) Баренцева моря	33
О. Л. Христофоров. Особенности строения и гистофизиология гипофиза сайки (<i>Boreogadus saida</i> Lep.) Баренцева моря в годовом цикле	46
И. Г. Мурза. Особенности гормональной регуляции созревания карликовых самцов атлантического лосося (<i>Salmo salar</i> L.)	60
И. А. Баранникова, Н. С. Дубровская. О пролактиноподобном гормоне гипофиза рыб	70
И. А. Баранникова, Н. С. Дубровская. О локализации эритрозинофильных клеток в гипофизе хрящевых ганоидов и об их изменениях в жизненном цикле осетра (<i>Acipenser güldenstädti</i> Brandt)	79
И. А. Баранникова. Гистофизиологические основы применения повторных и однократных гипофизарных инъекций в осетроводстве	85
А. А. Боев, Е. Н. Артюхин. Нахождение оптимальных доз тестированного препарата ацетонированных гипофизов для стимуляции созревания производителей осетра на Нижней Волге	93
Б. Г. Травкин. Особенности биотехники гормональной стимуляции созревания леща в водоемах северо-запада	97
А. П. Макеева, Б. В. Веригин, А. Б. Бурлаков. Гонадотропная активность гипофизов сазана и белого толстолобика разных пола, стадий зрелости и условий заготовки	101
Рефераты	106

CONTENTS

Preface	5
Barannikova, I. A. Hormonal regulation of reproduction of Acipenseridae	6
Burlakov, A. B. Gonadotropic hormones from the pituitary of fish and their taxonomic specificity	17
Moiseyeva, E. B., A. P. Zolotnitsky. Characteristics of the types of cell in the adenohypophysis and analysis of gonadotropic elements during the reproductive cycle of the Black Sea turbot (<i>Scophthalmus maeoticus</i> Pall.)	25
Christoforov, O. L. Gametogenesis and sexual cycle of Polar cod (<i>Boreogadus saida</i> Lep.) from the Barents Sea	33
Christoforov, O. L. Peculiarities of the structure and histophysiology of the pituitary of Polar cod (<i>Boreogadus saida</i> Lep.) from the Barents Sea in the annual cycle	46
Murza, I. G. Peculiarities of Hormonal regulation of maturation in dwarf males of Atlantic salmon (<i>Salmo salar</i> L.)	60
Barannikova, I. A., N. S. Dubrovskaya. On the prolactinlike hormone of the pituitary of fish	70

Barannikova, I. A., N. S. Dubrovskaya. On localization of erythrosinophilic cells in the pituitary of Chondrostei and their changes in the life cycle of sturgeon (<i>Acipenser güldenstädti</i> Brandt)	79
Barannikova, I. A. Histophysiological basis of application of recurrent and single pituitary injections in sturgeon culture	85
Boev, A. A., E. N. Artyukhin. Optimum dosage of pituitary preparations for stimulation of maturation of sturgeon from the Volga delta	93
Travkin, B. G. Biotechniques of hormonal stimulation of maturation of <i>Abramis brama</i> L. in the North-West areas	97
Makeyeva, A. P., B. V. Verigin, A. B. Burlakov. Gonadotropic activity of pituitaries of carp and silver carp with regard to sexes, stages of maturation and conditions of collection	101
Abstracts	106

ПРЕДИСЛОВИЕ

В настоящее время при значительно измененных условиях обитания рыб в водоемах возникло много новых задач и появилась необходимость в создании комплексных методов управления ходом жизненных циклов ценных промысловых рыб. Популяции ряда видов рыб в значительной мере воспроизводятся на рыбоводных заводах, поэтому необходимо изучение закономерностей индивидуального развития рыб для создания соответствующих условий в раннем онтогенезе. В рыбном хозяйстве все большее значение приобретает внедрение новых объектов, в частности, широкое развитие получает морская аквакультура. В связи с этим необходима разработка методов получения зрелых половых клеток у рыб с различной экологией полового цикла и размножения. Решение этих серьезных задач возможно на основе использования современных достижений сравнительной физиологии и биохимии в комплексе с данными, полученными в ихтиологии и рыбном хозяйстве.

В настоящий сборник входят новые исследования по сравнительной физиологии размножения различных рыб, в том числе осетровых и ряда морских костистых. Рассматриваются особенности биотехники гормональной стимуляции созревания половых желез у различных объектов рыбоводства. Сборник подготовлен Центральной лабораторией по воспроизводству рыбных запасов Главрыбвода и Физиологическим институтом Ленинградского университета.

PREFACE

At present the conditions in many habitat of fish have changed. So many new problems should be solved and new complex methods of controlling the life cycle of valuable commercial fish should be worked out. Populations of certain species of fish are reproduced, to a great extent, at hatcheries. Thus it is necessary to study regularities of individual development of fish and to create appropriate conditions in the period of early ontogenesis. Recently mariculture has become of importance. New methods should be suggested to obtain mature sexual cells.

The problem may be solved on the basis of using modern achievements of comparative physiology and biochemistry in association with ichthyological and fishing data. This issue is a continuation of the previous issue and embraces new investigations on comparative physiology of reproduction of various species of fish including sturgeon and some marine teleosts. Characteristics of the biotechniques of hormonal stimulation of maturation of sexual glands in various species are discussed. The issue is prepared for publication by the Central Laboratory of reproduction of fish stocks and Physiological Institute of the Leningrad State University.

ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ У ОСЕТРОВЫХ

И. А. Баранникова

В регуляции функции половых желез и процесса размножения рыб принимает участие ряд гормонов и нейrogормонов, 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 рыбоводных 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, свитцовым гематоксилином по МакКонею; 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 гоморимологичный 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 ганглий и установлено наличие аргинин-вазотонина 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 «поточков» 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 ганглий и о его отличиях от гонадотропина костистых (Buzawa-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-

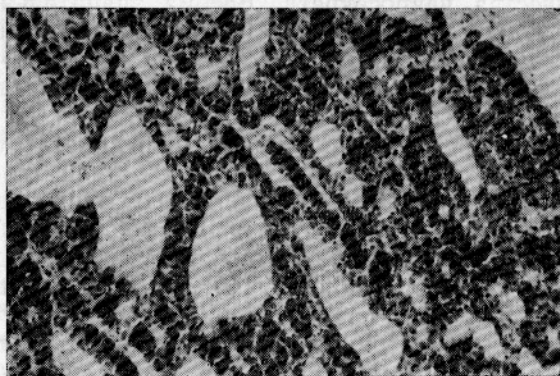


Рис. 1. Ростральная зона дистальной доли гипофиза самца осетра в период нереста. В железе большие полости (нерестилища, май; фиксация Буэн—Холланд, окраска свинцовым гематоксилином по МакКонеилу; ув. 140).

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) эритрофилов 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.

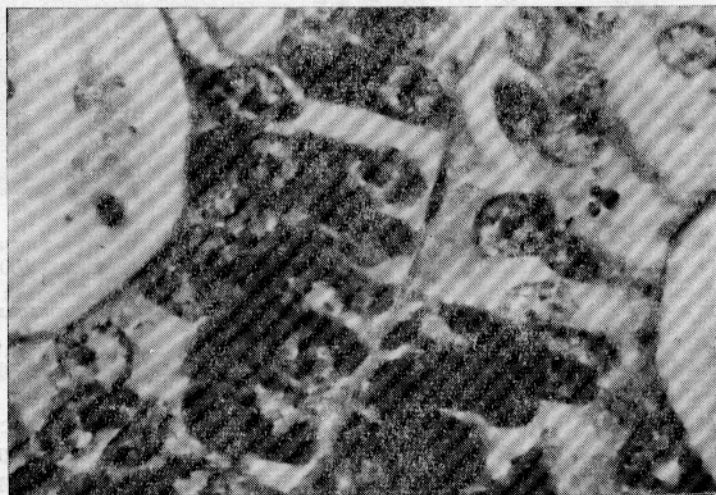


Рис. 2. Назальная зона дистальной доли гипофиза самки осетра в период нереста. Клетки, окрашивающиеся свинцовым гематоксилином (темные), увеличены в размерах (нерестилища, май; фиксация и окраска те же, что на рис. 1; ув. 850).

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 курийского 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.

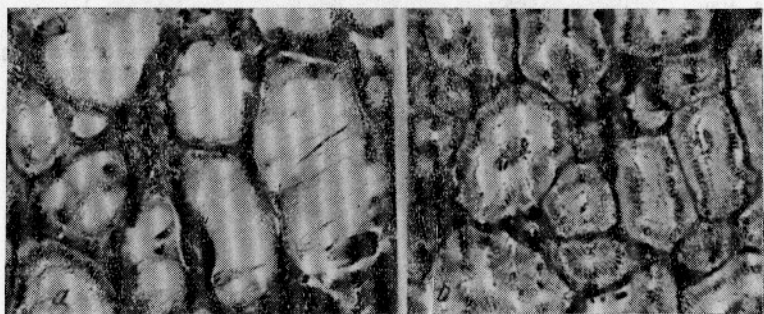


Рис. 3. Щитовидная железа осетра в период нереста (V стадия зрелости; нерестилища, май; фиксация Буэн, окраска азаном по Гейденгайну; ув. 200):
а — самка (фолликулы довольно крупные, эпителий сравнительно низкий); б — самец (состояние гиперфункции; мелкие фолликулы, эпителий высокий, интрафолликулярный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

Таблица 3

Характеристика состояния щитовидной железы осетра при миграции и нересте

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

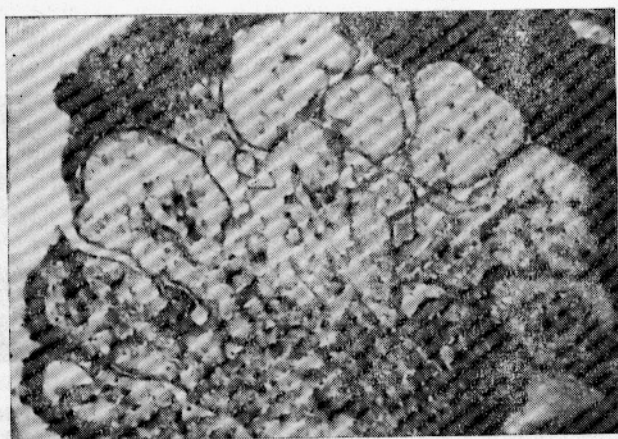


Рис. 4. Интерренальное тельце осетра в период размножения. Кровеносные сосуды расширены, видны большие щели (фиксация Буэн, окраска азаном по Гейденгайну; ув. 140).

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 интерреналовой 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

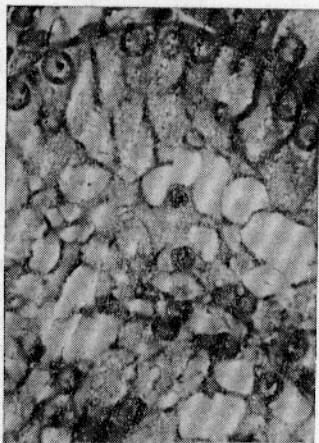


Рис. 5. Интерренальная ткань самца осетра в период нереста. Интенсивные процессы секреции с разрушением железистой паренхимы. Ядра секретирующих клеток увеличены. В центральных участках лежат пикнотические ядра (фиксация и окраска те же, что на рис. 4; ув. 1020).



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 интерреналовой 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 интеренальной ткани осетров на разных этапах репродуктивного цикла

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

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 (Нолта, Тамура, 1965б; Pavlović, Pantić, 1973; Моисеева, 1975 и др.); в гипофизе чавычи было установлено снижение содержания ихтиотоксина 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 интеренальная 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 единовременном 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 единовременного 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, 1968a; 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 нейrogормонов 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», 1975a, 210 с.
- Баранникова И. А. Гормональная регуляция размножения и проблема стимуляции созревания половых желез рыб в связи с задачами рыбного хозяйства. — «Труды ВНИРО», 1975b, 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 куриного 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 batrachcephalus* 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.

Chesinut 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 gildenstädti* 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 tuberculi 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. Бурлаков

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; Burzawa-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-

цифичности ответа репродуктивной системы на действие чужеродных гонадотропинов (Clemens et al., 1964; Чистова, 1971; Breton et al., 1973; Burzawa-Gerard, 1973).

Ранее нами было показано наличие в гипофизе карпа двух гонадотропных гормонов (Бурлаков, 1975, 1975а). В настоящей работе мы попытались выделить гонадотропные гормоны из гипофизов рыб разных систематических групп, сравнить их некоторые физико-химические свойства и биологическое действие на разные тест-объекты.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В настоящей работе использовали ацетонированные гипофизы самок с гонадами в IV стадии зрелости, в частности карпа (*Cyprinus carpio* L.), белого толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix* (Val)), трофея (*Opsa-riichthys uncirostris amurensis* (Berg)), леща (*Abramis brama* L.), змеёголова (*Ophiocephalus argus wargachowskii* (Berg)), заготовленные нами в Аккурганском экспериментально-показательном рыбокомбинате УзССР; гипофизы судака (*Lucioperca lucioperca* L.), щуки (*Esox lucius* L.), горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* (Walb)), нерки (*Oncorhynchus nerka* (Walb)), осетра (*Acipenser güldenstädti* (Brandt)) и севрюги (*Acipenser stellatus* Pall.), любезно представленные лабораторией экспериментальной экологии рыб ЛГУ. Методика выделения гонадотропных гормонов описана ранее (Лебедева, Бурлаков, 1971; Бурлаков, Лебедева, 1976). Гонадотропную активность устанавливали по способности элюата стимулировать овуляцию у рыб с гонадами в IV стадии зрелости. В качестве тест-объекта зимой использовали самок вьюна (*Misgurnus fossilis* L.), летом — корейской востробрюшки (*Hemiculter eigenmanni*). Инъекции проводили внутримышечно по 0,4—0,6 мл в обе стороны тела. Температура воды в опытах с вьюнами составляла 17—18°С, с корейской востробрюшкой — 21—26°С. Проверку на овуляцию проводили у вьюна через 21—27 и 42—51 ч, дополнительно через 72 и 96 ч, у корейской востробрюшки — через 8—14, 22—33, 46—48 и 72 ч после инъекции. В указанные интервалы проверку осуществляли через каждые 30 мин у вьюна и 60 мин у корейской востробрюшки.

Контрольной группе самок вводили элюат из полиакриламидного геля без нанесенного препарата. Часть геля, элюат которого показывал гонадотропную активность, в последующих опытах исследовали более подробно. Оптимальная концентрация наносимого на линейный полимер экстракта гипофиза рыб была подобрана эмпирически (Бурлаков, 1975). Пороговые дозы для каждого гонадотропина устанавливали путем введения рыбам элюатов последовательных разведений.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

При данных условиях диск-электрофореза у всех исследованных рыб, кроме щуки и судака, выявлено по две различные белковые фракции, обладающие гонадотропной активностью. Между ними располагается некоторое количество неактивных белковых фракций. У рыб, относящихся к разным систематическим группам, фракции, обладающие гонадотропной активностью, значительно различаются относительной электрофоретической подвижностью (оэп). Наиболее сходными физико-химическими свойствами (одинаковая оэп) обладают гонадотропные гормоны представителей близких родов сем. Cyprinidae — карпа, белого и пестрого толстолобиков, трофея и леща (рисунок). У этих рыб один гормон имеет оэп $0,57 \pm 0,02$, другой — $0,51 \pm 0,02$. Количе-

ство первого гормона в гипофизах этих рыб значительно выше, чем второго. У двух представителей сем. Salmonidae — горбуши и нерки — первый гонадотропин имеет оэп $0,55 \pm 0,02$. Второй гормон у нерки имеет оэп $0,43 \pm 0,02$, а у горбуши — $0,49 \pm 0,02$. Кроме того, в отличие от гипофизов карповых, в гипофизах нерки и горбуши вторые гонадотропины содержатся в значительно большем количестве, чем первые.

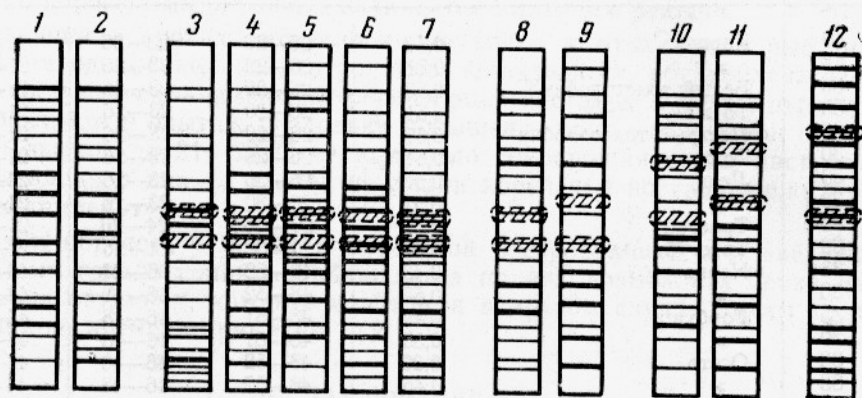


Рис. 7. Электрофореграммы водорастворимых белков и гонадотропных гормонов гипофизов рыб разных систематических групп:

1 — судак; 2 — щука; 3 — карп; 4 — белый толстолобик; 5 — пестрый толстолобик; 6 — трофей; 7 — лещ; 8 — горбуша; 9 — нерка; 10 — северяга; 11 — осетр; 12 — змеёголов.

У исследованных представителей отряда Acipenseriformes — осетра и северяги — оба гонадотропина отличаются от гормонов карповых и лососевых рыб. У северяги первый гормон имеет оэп $0,36 \pm 0,02$, второй — $0,49 \pm 0,02$, а у осетра первый — оэп $0,30 \pm 0,02$, второй — $0,45 \pm 0,02$. Таким образом, у осетра один гормон имеет оэп, близкую к оэп одного из гонадотропинов нерки ($0,43 \pm 0,02$) а у северяги имеется гормон с такой же оэп, как у горбуши ($0,49 \pm 0,02$). Содержание каждого гормона в гипофизах осетра и северяги различно. У самок осетра значительно больше гонадотропина с оэп $0,45 \pm 0,02$, чем с оэп $0,30 \pm 0,02$, а у самок северяги — гонадотропина с оэп $0,36 \pm 0,02$, чем с оэп $0,49 \pm 0,02$ (см. рис. 1).

У представителя отряда Ophiocephaliformes — змеёголова также выявлены две фракции, обладающие гонадотропной активностью. Они имеют соответственно оэп $0,25 \pm 0,02$ и $0,47 \pm 0,02$. Содержание первого гормона в гипофизе значительно больше, чем второго.

В гипофизах двух исследованных представителей отрядов Perciformes и Esociformis — судака и щуки гонадотропные фракции по данной методике выявить не удалось, поскольку инъекции гипофизами рыб этих видов в дозах от 0,5 до 5 мг на рыбу в наших опытах не вызвали овуляцию у выюнов и корейской востробрюшки, хотя, по данным И. А. Баранниковой (1969), гипофизы щуки стимулируют овуляцию у выюна.

Кроме различий в относительной электрофоретической подвижности, выделенные гонадотропины у разных рыб различаются и по стимулирующему действию. Для каждого вида рецепторной системы (разные тест-объекты) характерно строго определенное время действия каждого гонадотропного гормона. У самок выюна гонадотропные гормоны всех исследованных карповых рыб при температуре $17-18^{\circ}\text{C}$ вызывают овуляцию через 24 ± 3 ч после инъекции. Гонадотропины всех исследованных представителей лососевых, осетровых и змеёголо-

Таблица 1

Зависимость времени наступления овуляции у выюна от вида вводимого гонадотропного гормона

Число рыб	Донор	Гормон (озп)	Время наступления овуляции в зависимости от дозы вводимого гормона по отношению к пороговой, ч		
			1:1	2:1	3:1
40	Карп	0,57	26—29	23—26	21—23
48	»	0,51	26—28	23—26	21—23
33	Белый толстолобик	0,57	26—29	23—26	21—23
33	То же	0,51	26—29	23—26	21—23
30	Пестрый толстолобик	0,57	26—29	23—26	21—23
30	То же	0,51	26—29	23—26	21—23
33	Лещ	0,57	26—30	23—26	21—23
30	»	0,51	26—30	23—26	21—23
30	Троегуб	0,57	27—30	24—26	21—23
30	Троегуб	0,51	27—30	24—26	21—23
33	Нерка	0,43	48—52	46—48	44—46
33	»	0,55	48—52	46—48	44—46
33	Горбуша	0,49	48—51	46—48	44—46
30	»	0,55	48—51	46—48	44—46
33	Осетр	0,30	48—52	46—48	44—46
33	»	0,45	48—52	46—48	44—46
33	Севрюга	0,36	48—52	46—48	44—46
30	»	0,49	48—52	46—48	44—46
27	Змееголов	0,24	49—53	46—49	44—46
27	»	0,47	49—53	46—49	44—46

вых при той же температуре вызывают овуляцию через 48 ± 3 ч (табл. 1). Следует отметить, что с увеличением дозы вводимых гормонов в 2—3 раза по сравнению с пороговой овуляция у выюна наступает на 2—3 ч раньше.

Таблица 2

Зависимость времени наступления овуляции у корейской востробрюшки от вида вводимого гонадотропного гормона

Число рыб	Донор	Гормон (озп)	Время наступления овуляции в зависимости от дозы вводимого гормона по отношению к пороговой, ч		
			1:1	2:1	3:1
42	Карп	0,57	12—14	10—12	8—10
39	»	0,51	12—14	10—12	8—10
33	Белый толстолобик	0,57	12—14	10—12	8—10
39	То же	0,51	12—14	10—12	8—10
39	Пестрый толстолобик	0,57	12—14	10—12	8—10
36	То же	0,51	12—14	10—12	8—10
33	Лещ	0,57	12—14	10—12	8—10
33	»	0,51	12—14	10—12	8—10
30	Троегуб	0,57	12—14	10—12	8—10
30	»	0,51	12—14	10—12	8—10
33	Нерка	0,43	28—31	25—28	22—24
33	»	0,55	28—31	25—28	23—25
33	Горбуша	0,49	27—30	25—27	22—24
33	»	0,55	27—30	25—27	22—24
36	Осетр	0,30	26—30	24—26	21—23
33	»	0,45	26—30	24—26	21—23
33	Севрюга	0,36	26—30	24—26	22—24
30	»	0,49	26—30	24—26	22—24
30	Змееголов	0,24	25—27	23—25	21—23
30	»	0,47	25—27	23—25	21—23

У самок корейской востробрюшки также выявлено два срока наступления овуляции при введении тех же гормонов при температуре 21—26°С. Гонадотропины всех исследованных карповых рыб вызывают овуляцию через 11 ± 3 ч после инъекции, гонадотропины змееголова — через 24 ± 3 , а лососевых и осетровых рыб — через 26 ± 5 ч (табл. 2). Так же, как и в опытах с вьюнами, у корейской востробрюшки при увеличении дозы вводимых гормонов в 2—3 раза по сравнению с пороговыми овуляция начинается на 3—6 ч раньше.

Различия в сроках наступления овуляции у этих видов рыб под действием одинаковых гонадотропинов, по-видимому, обусловлены специфичностью воспринимающей рецепторной системы, а не температурным режимом в опытах, поскольку повышение температуры при содержании вьюнов до 21—22°С не вызывало сокращения срока наступления овуляции у них до сроков овуляции корейской востробрюшки при той же температуре.

Таким образом, у вьюна и корейской востробрюшки при введении различных гонадотропинов наблюдается по два возможных срока наступления овуляции, которые и в том и в другом случае имеют соотношение по времени примерно 1:2.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные выше данные показывают, что не только у карпа, но и у других рыб семейства карповых, лососевых, осетровых и змееголова в гипофизе содержится по два различных гонадотропных гормона. У разных видов рыб гонадотропины различаются по оэп, что свидетельствует об определенных различиях в некоторых физико-химических свойствах гонадотропинов. Причем мы наблюдаем различия двоякого рода: различная оэп гормонов у разных видов и неодинаковую степень расхождения по электрофоретической подвижности первого и второго гормонов у разных рыб. Гонадотропины у представителей различных отрядов и семейств, а в некоторых случаях и видов одного рода имеют неодинаковую оэп.

Другим показателем является степень различия по оэп первого и второго гормонов у разных рыб. У карповых гонадотропины по оэп различаются всего на шесть единиц, у других рыб различия более значительны: у горбуши на 6 единиц, у нерки — на 12, у севрюги — на 13, у осетра — на 15, а у змееголова — на 23 единицы. Интересно отметить, что у вышших позвоночных гипофизарные гонадотропины по оэп отличаются на 30—35 единиц.

Ряд авторов, проводя исследование частично очищенных препаратов гонадотропина лосося (Donaldson et al., 1972; Donaldson, 1973) и карпа (Burzawa-Gerard, 1973, 1974), пока не выделили два гонадотропных гормона у этих рыб, хотя и отмечали наличие гетерогенности полученной белковой зоны каждого из препаратов. Но даже полученные этими авторами данные при изучении свойств препаратов свидетельствуют о их различии по электрофоретической подвижности, молекулярному весу, радиусу Стока и некоторым другим параметрам. И только в работе Хаттинга и Тойта (Hatting, Toit, 1973) приводятся сведения о наличии в гипофизе *Labeo umbratus* двух различных белков, обладающих гонадотропной активностью и по своим свойствам отличающихся от гормонов карпа и лосося. Таким образом, литературные и полученные нами данные о некоторых физико-химических свойствах гонадотропных гормонов рыб разных систематических групп свидетельствуют о наличии таксономической специфичности строения этих гормонов.

Специфичность гонадотропинов можно оценивать, не только изучая их химическую природу, но и по тем реакциям, которые они вызывают, взаимодействуя с рецепторной системой в ткани-мишени. По наличию или отсутствию конечного биологического эффекта при действии гормонов (например, овуляция) можно судить только об их абсолютной таксономической специфичности. Однако гораздо чаще при введении чужеродных гонадотропинов можно не достичь конечного биологического эффекта в силу различных обстоятельств, но при этом проявляются качественные различия в действии гормонов, выражающиеся в специфичности ответа реагирующих систем реципиента. Такие особенности ответов реагирующих систем реципиента являются показателями относительной таксономической специфичности гонадотропинов. Обобщая литературные данные, приведем следующие основные признаки, по которым может быть установлена относительная таксономическая специфичность гонадотропинов у рыб;

положительный ответ при действии чужеродных гонадотропинов достигается только использованием больших доз гормонов (Sundaragaj, Anand, 1972; Schehaden et al., 1973);

под действием чужеродного гонадотропина происходит изменение лишь определенных частей половой системы реципиента (Young, Balcerdy, 1935);

различная чувствительность гонад самок и самцов одного вида к чужеродным гонадотропинам (Hristic, 1971; Pien Po-Chung, Liao I-Chin, 1975);

различное отношение одних и тех же органов-мишеней реципиента к чужеродным гонадотропинам на разных стадиях их развития (Akira et al., 1972; Breton, 1973);

различная степень реакции органа-мишени на введение ГТГ разных видов (Clemens et al., 1964; Чистова, 1971; Jalabert et al., 1973);

различное время действия гонадотропинов (Киришенблат, 1961; Травкин, Боев, 1969).

Именно по последнему признаку в наших опытах еще раз подтверждается наличие таксономической специфичности ГТГ рыб. Как было показано, при введении ГТГ рыб, близких в систематическом отношении — представителей семейства Cyprinidae, имеющих близкие по физико-химическим свойствам гормоны (одинаковая оэп), овуляция происходит, по-видимому, по прошествии минимально необходимого для этого времени при постоянной температуре (у выюна 24 ± 3 , у корейской востробрюшки 11 ± 3 ч). При введении рыбам гормонов рыб, далеких в систематическом отношении (представителей других отрядов) и различающихся физико-химическими свойствами гонадотропинов (разная оэп), овуляция или происходит гораздо позже (у выюна через 48 ± 4 , а у корейской востробрюшки 26 ± 5 ч), или совсем не наступает (при введении гонадотропинов щуки или судака).

Попытаемся теперь выяснить, на каком таксономическом уровне можно говорить о специфичности ГТГ у рыб. Обратимся к нашим опытам, в которых специфичность оценивалась, с одной стороны, по электрофоретической подвижности, с другой, — по биологическому действию разных гормонов. Прежде всего необходимо отметить, что предовуляционный временный латентный период при надпороговой дозе вводимого гормона является, вероятно, стойким видовым признаком реципиента, обусловленным определенной специфичностью воспринимающих рецепторов ткани-мишени. По этому признаку лишь в некоторых случаях можно говорить о специфичности чужеродных гормонов по отношению к гонадотропинам реципиента. Так, например, в нашем случае можно лишь сказать, что гонадотропины лососевых, осетровых и змееголовых отличаются от гормонов исследованных карпо-

вых рыб, а гормоны окуневых (щуки и судака) — как от гормонов карповых, так и от гормонов всех представителей других отрядов. Однако сделать вывод о различиях гонадотропинов осетровых, лососевых и змееголовых по этому признаку мы не можем, поскольку все они вызывают овуляцию у использованных тест-объектов в одинаковые сроки.

Таким образом, в наших опытах по определению срока наступления стимулирующего действия специфичность гонадотропинов у рыб может быть установлена только на уровне отдельных отрядов.

Исследование других тест-объектов позволяет в отдельных случаях установить специфичность ГТГ рыб и на более низком таксономическом уровне. Так, по данным Б. Г. Травкина и А. А. Боева (1969), гипофизы плотвы (подсем. *Leuciscinae*) вызывают овуляцию у ерша через 96, гипофизы сазана (подсем. *Cyprinidae*) — через 120 ч. В этом случае специфичность удастся показать на уровне отдельных подсемейств. С другой стороны, в этом случае с использованием того же вида воспринимающей рецепторной системы не удастся показать различий в действии между гонадотропинами ярового осетра и плотвы, относящимися к отрядам *Acipenseriformes* и *Cypriniformes* и между гонадотропинами сазана (отр. *Cypriniformes*) и судака (отр. *Pereiformes*), т. е. специфичность не выявляется на уровне отрядов.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Баранникова И. А. Современное состояние метода гормональной стимуляции созревания рыб и его значение для рыбоводства. — В сб.: «Современное состояние метода гипофизарных инъекций». Астрахань, 1969, с. 5—19.

Бурлаков А. Б. О количестве гонадотропных гормонов в гипофизе карпа *Cyprinus carpio*. — «Вопросы ихтиологии», 1975, т. 15, вып. 4 (93), с. 709—719.

Бурлаков А. Б. Некоторые свойства гонадотропных гормонов карпа *Cyprinus carpio*. — В сб.: «Экономическая эффективность научно-технического прогресса рыбной промышленности». М., ЦНИИТЭИРХ, 1975а, с. 26.

Бурлаков А. Б., Лебедева Н. Е. К вопросу о видоспецифичности гонадотропных гормонов рыб и млекопитающих. — «Журнал эволюции биохимии и физиологии», 1976, т. XII, № 2.

Киршенблат Я. Д. Действие гормонов гипофиза рыб на самок млекопитающих. — «ДАН СССР», 1949, т. 66, № 4, с. 745—748.

Киршенблат Я. Д. Физиологический механизм регуляции процессов созревания ооцитов и овуляции у вьюна *Misgurnus fossilis* L. — «Вопросы ихтиологии», 1961, т. I, вып. 1, с. 167—193.

Лебедева Н. Е., Бурлаков А. Б. Изоферменты некоторых дегидрогеназ кожи, мышц и плазмы крови рыб. Электрофорез в полиакриламидном геле и его применение в биологии, сельском хозяйстве, медицине и пищевой промышленности. Труды Всесоюзного семинара 14—18 декабря 1971 г. М., 1971, с. 181—183.

Панков Ю. А., Елизарова Т. П., Кисилева А. Г. Видовые различия в химическом строении и некоторые физико-химические и биологические свойства гормонов гипофиза. — В сб.: «Современные вопросы эндокринологии». М., «Медицина», 1972, с. 20—40.

Травкин Б. Г., Боев А. А. Опыт определения гонадотропной активности гипофизов различных видов рыб с помощью тест-объектов. — В сб.: «Современное состояние метода гипофизарных инъекций». Астрахань, 1969, с. 71—79.

Чистова М. Н. Гормональное воздействие на темп вителлогенеза и плодовитость у тиларии *Tilapia mossambica* Peters — «ДАН СССР», 1971, т. 200, № 6, с. 1479—1482.

Юдаев Н. А., Протасова Т. Н. Молекулярные механизмы гормонального контроля у животных. — «Журнал Всесоюзного химического общества им. Менделеева», 1973, т. 18, № 2, с. 160—163.

Akira O., Sasumi U., Hisae O. Стимуляция созревания икры морского угря *Anguilla japonica* путем инъекций гормонов. — «Jap. J. Ichtyol.», 1972, v. 19, 4, p. 312—316.

Breton B., Billard R., Jalabert B. Specificite d'action et relations immunologiques des hormones gonadotropes de quelques

teleosteen.—“Ann. biol. anim. biochim. biophys.”, 1973, v. 13, 3, p. 347—362.

Burzawa-Gerard E. Etude biologique de l'hormone gonadotrope d'un Poisson Teleosten, la carpe (*Cyprinus carpio* L.).—These de doctorat es sciences naturelles, 1973, L'Universite de Paris VI.

Burzawa-Gerard E. Etude et biochimique de l'hormone gonadotrope d'un poisson teleosteen, la carpe (*Cyprinus carpio* L.).—“Mem. Mus. nat. hist. natur.”, 1974, A 84. 77 p.

Clemens H. P., Ciereszko L. S., Shoemaker J. D., Grant F. B. Partial characterization of the gonadal hydration principle in the pituitary of carp.—“Gen. Comp. Endocrinol.”, 1964, v. 4, p. 503—508.

Donaldson E. M., Yamazaki F., Dye H., Phillee W. W. Preparation of gonadotropin from salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) pituitary glands.—“Gen. Comp. Endocrinol.”, 1972, v. 18, p. 469—481.

Donaldson E. M. Reproductive endocrinology of fishes.—“Amer. Zool.”, 1973, v. 13, N 3, p. 909—931.

Hattingh J., Toit P. J. du. Partial separation of the pituitary proteins of *Labeo umbratus*, Smith.—“J. Fish. Biol.”, 1973, v. 5, N 1, p. 47—47.

Hristic D. Uticaj gonadotropnin Hormona na Sarzevanje polnih producata stuke.—“Ribar. Jugoslavije”, 1971, v. 4, p. 76—77.

Hyder M. Endocrine regulation of reproduction in *Tilapia*.—“Gen. Comp. Endocrinol.”, 1972, Suppl. 3, p. 729—740.

Jalabert B., Bry C., Szöllösi D., Fostier A. Etude comparee de l'action des hormones hypophysaires et steroïdes sur la maturation in vitro des ovocytes de la truite et du carassius (poissons teleosteens).—“Ann. biol. anim. biochim. biophys.”, 1973, v. 13, N 1, p. 59—72.

Otsuka S. On the extraction and bioassay of the follicle stimulating and luteinizing substances of the salmon.—“Endocr. jap.”, 1956, v. 3, p. 272—277.

Pien Po-Chung, Liao J-Chin. Preliminary report of histological studies on the grey mullet gonad related to hormon treatment.—“Aquaculture”, 1975, v. 5, N 2, p. 31—39.

Reicher L. E., Lawson G. M. Molecular weight relationships among the subunits of human glycoprotein hormones.—“Endocrinology”, 1973, v. 92, N 4, p. 1034—1042.

Sehaden Z. H., Madden W. D., Dohl T. P. The effect of exogenous hormone treatment on spermatation and vitellogenesis in the grey mullet, *Mugil cephalus*.—“J. Fish. Biol.”, 1973, v. 5, p. 479—487.

Simon N. Experimentelle Untersuchungen zur Cytophysiologie und Cutomorphologie der Adenohypophyse und der neurosekreterischen Hypothalamuskern von *Lepomis* (Centrarchidae).—Ph. D. Diss. Univ. Mainz, 1972.

Sundararaj B. J., Anand T. C. Vertebrates reproduction. Part II. Effect of piscine and mammalian gonadotropins on gametogenesis in the catfish *Heteropneustes fossilis* (Bloch.) —“Gen. Comp. Endocrinol.”, 1972, Suppl. 3, p. 688—702.

Yong J. Z., Bellerby C. W. The response of the lamprey to injection of anterior lobe pituitary extract.—“J. Exptl. Biol.”, 1935, v. 12, p. 246—253.

A. B. Burlakov

Summary

The analytical disk-electrophoresis in the polyacrilamide gel has revealed two proteins characterized with gonadotropic activity in pituitaries of 10 species of Cyprinidae, Salmonidae, Acipenseridae and Ophiocephalidae. Some physico-chemical features are different in the two proteins as well as in representatives of various taxons. The times of stimulating effect on the reproductive system of the species tested are also different in the isolated gonadotropins.

УДК 597—114 : 597.442

ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПОВ КЛЕТОК АДЕНОГИПОФИЗА И АНАЛИЗ СОСТОЯНИЯ ГОНАДОТРОПНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ТЕЧЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНОГО ЦИКЛА У ЧЕРНОМОРСКОЙ КАМБАЛЫ-КАЛКАНА (*SCORPHTHALMUS MAEOTICUS* PALL.)

Е. Б. Моисеева, А. П. Золотницкий

В связи с разработкой биологических основ искусственного воспроизводства рыб в АзчерНИРО в течение ряда лет проводится комплексное исследование функционирования репродуктивной системы черноморской камбалы-калкана (Таликина, 1974, 1975; Воробьева и Таликина, 1974; Воробьева и др., 1975).

В связи с тем, что гипофиз является ведущей эндокринной железой, регулирующей процессы созревания и нереста у рыб (Гербильский, 1947; Pickford, Atz, 1957), знание особенностей его функционирования на разных этапах репродуктивного цикла представляется необходимым для успешного искусственного воспроизводства камбалы-калкана.

Задачами исследования явились изучение морфологии гипофиза камбалы, идентификация гонадотропных элементов и оценка их состояния по морфологическим критериям.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали ежемесячно в течение 1973—1974 гг. в районе Анапы в рейсах экспедиционных судов АзчерНИРО. Рыб, выловленных донным тралом, подвергали полному ихтиологическому анализу. Стадии зрелости определяли визуально, используя указания М. Г. Таликиной (1974, 1975), а также учитывая значения гонадосоматического индекса (ГСИ — процентное отношение массы гонад к массе тушки). Возраст, определенный по отолитам¹, составлял: неполовозрелых самок — 2—6, самцов — 2—3; половозрелых самок — 7—13, самцов — 6—9 лет.

Гипофизы фиксировали в жидкости Буэна и смеси Буэн—Холланд. После стандартной гистологической обработки саггитальные и фронтальные срезы толщиной 4—6 мкм окрашивали следующими мето-

¹ Возраст определяла сотрудница института Т. В. Винарик, за что мы приносим ей благодарность.

дами: азан по Гейденгайну, паральдегид-фуксин по Гомори-Габу; паральдегид-фуксин-азофлорсин-световой зеленый; эритрозин — смесь Маллори; алыциановый синий по Эрлану (Herlant, 1960) с подкраской оранжем g и азофлорсином, ШИК-реакция—оранж g; комбинация алыцианового синего с ШИК-реакцией.

Среднюю площадь клеток каждого типа в гипофизе определяли путем деления площади определенного участка на количество обнару-

Таблица 1

Средняя площадь клеток аденогипофиза различного типа, мкм²

Проаденогипофиз	Мезоаденогипофиз				Метааденогипофиз	
	ацидофилы	базофилы I типа	базофилы II типа	хромофобы	клетки I типа	клетки II типа
74,9±0,72 (70)*	44,5±0,74 (97)	64,1±0,95 (56)	128,3±3,90 (90)	35,6±0,90 (16)	56,5±1,39 (101)	116,1±3,37 (132)

* В скобках указано число просчитанных площадей.

женных в нем ядер. Просчитывали 4—15 участков на одном срезе, по три среза для каждой рыбы и определяли среднюю и ошибку средней для четырех рыб (табл. 1).

Аналогично определяли среднюю площадь гонадотропных элементов в гипофизе на разных этапах репродуктивного цикла (табл. 2).

Таблица 2

Изменение индекса гранулированных базофилов (ИГБ) в гипофизах самок и самцов на разных этапах полового цикла, %

Стадия зрелости половых желез	ИГБ	
	самки	самцы
I	3,1±0,14	17,0±0,60
III	32,5±0,57	35,7±0,49
IV	48,7±0,57	52,6±0,59
V	49,7±1,80	68,6±0,67
VI—II	24,9±0,40	61,9±0,63

Примечание. У самок и самцов в каждой стадии зрелости просчитано по 150 площадей, лишь у самок с гонадами в III стадии зрелости — 100 площадей.

Одновременно определяли процентное отношение клеток с секреторными Гомори-ШИК-положительными гранулами, к общему числу клеток на данной площади — индекс гранулированных базофилов (ИГБ). ИГБ использовали как дополнительный показатель функционального состояния гонадотропных элементов гипофиза рыб. Биометрическая обработка гонадотропных элементов гипофиза выполнена на 30 рыбах (по 15 самцов и самок).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Общая морфология клеток аденогипофиза. Аденогипофиз камбалы разделяется на про-мезо- и метааденогипофиз (Pickford, Atz, 1957) или соответственно ростральную и проксимальную зоны дистальной доли и промежуточную долю (Gorbman, 1965).

Проаденогипофиз является самой роstralной зоной аденогипофиза. Тяжи составляющих его клеток идут по периферии гипофиза, охватывая мезоаденогипофиз, и не проникают в срединные участки железы (рис. 1). В проаденогипофизе мы выделяем один тип клеток, которые, вероятно, следует считать слабо ацидофильными. При окраске

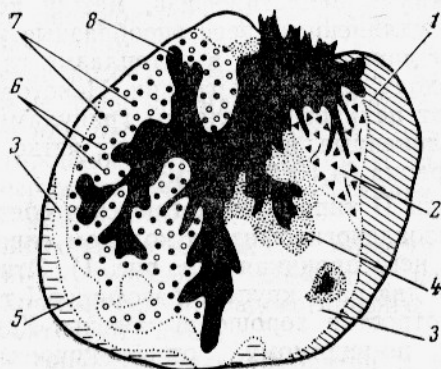


Рис. 1. Схема расположения типов клеток в аденогипофизе:

1 — проаденогипофиз, зона ацидофильных клеток I типа; 2 — мезоаденогипофиз, зона базофильных клеток II типа (гонадотропные); 3 — мезоаденогипофиз, зона базофильных клеток II типа (гонадотропные); 4 — мезоаденогипофиз, зона ацидофильных клеток; 5 — мезоаденогипофиз, зона хромофобных клеток; 6 — метааденогипофиз, клетки I типа (обозначены светлым кружком); 7 — метааденогипофиз, клетки II типа (обозначены темным кружком); 8 — нейрогипофиз.

азаном по Гейденгайну цитоплазма клеток окрашивается в бледно-розовый цвет, секреторные гранулы — в серовато-розовый. Клетки ШИК- и Гомори — отрицательны. Ядра имеют круглую или овальную форму различных размеров. Ядрышки четко выражены. Средняя площадь одной клетки составляет $74,9 \pm 0,72$ мкм². Иногда среди клеток встречаются ацидофильный секрет и группы распадающихся клеток, имеющих вид ярко-красных глыбок различного размера, окруженных общей оболочкой. Как правило, такие образования лежат вблизи синусоидных капилляров.

Мезоаденогипофиз располагается в срединных областях гипофиза между про- и метааденогипофизом. Кроме того, тяжи клеток данной области занимают также и периферические участки железы, кольцом окружая метааденогипофиз и внедряясь в него широкими «языками» (см. рис. 1).

В мезоаденогипофизе мы выделяем два типа базофильных (I и II), один — ацидофильных и один — хромофобных клеток. Ацидофильные клетки в несколько рядов располагаются вдоль проксимальных корней нейрогипофиза (см. рис. 1). Некоторое количество их проникает с волокнами нейрогипофиза и в срединные участки железы, однако преобладающее число клеток локализовано в проксимальных участках области. Клетки окрашиваются азокармином, оранжем, эритрозином, азоблоксином и не воспринимают паральдегид-фуксин, альциановый синий и реактив Шиффа. Большинство клеток имеют кубическую или удлиненную форму и расположены перпендикулярно волокнам нейрогипофиза. Секреторные гранулы локализуются в апикальных участках клеток, ядра лежат ацентрично. Средняя площадь одной клетки составляет $44,5 \pm 0,74$ мкм².

Базофильные клетки мезоаденогипофиза обоих типов по своим тинкториальным свойствам сходны. Они хорошо окрашиваются анилиновым синим, паральдегид-фуксином, альциановым синим и являются

ШИК-положительными. Однако они различаются между собой по расположению в железе и по морфологическим признакам.

Базофильные клетки I типа образуют компактное скопление на границе про- и мезоаденогипофиза, имеющее форму неправильного треугольника с основанием, находящимся между группами ацидофильных клеток мезоаденогипофиза. Зона клеток пронизана многочисленными мелкими волокнами нейрогипофиза, между которыми беспорядочно располагаются удлиненные, веретенообразные угловатые клетки. Секреторные гранулы локализуются в цитоплазме главным образом в отростках клеток и вдоль клеточных границ. Некоторые, обычно более мелкие клетки бывают целиком заполнены гранулами. Ядра большинства клеток резко удлиненные, ядрышки в них четко выражены. Средняя площадь клетки равна $64,1 \pm 0,95$ мкм².

Базофильные клетки II типа располагаются в срединных и периферических участках мезоаденогипофиза и кольцом охватывают метааденогипофиз, глубоко в него проникая (см. рис. 1). Эти клетки разнообразной формы почти в два раза крупнее базофилов I типа (см. табл. 1). Цитоплазматические отростки хорошо выражены. Характер и степень грануляции зависят, по-видимому, от функционального состояния клетки. В одних клетках можно видеть мелкие пылевидные гранулы, равномерно распределенные по всей цитоплазме, в других — крупные, грубо окрашенные гранулы, локализованные в перинуклеарной или периферической зонах цитоплазмы или расположенные в отростках клеток. Часто встречаются клетки, настолько плотно заполненные гранулами, что ядра их маскируются. Ядра некоторых клеток имеют неправильные очертания. Среди гранулированных базофилов и ацидофильных клеток мезоаденогипофиза можно видеть дегранулированные клетки с гипертрофированными ядрами и ядрышками, а также дегенерирующие элементы с мелкими сморщенными ядрами. Ядра активно функционирующих элементов обычно округлые или овальные, с одним или двумя хорошо выраженными ядрышками.

В периферических участках мезоаденогипофиза всегда присутствуют в большом количестве хромофобные элементы, причем их отдельные группы встречаются и в срединных участках мезоаденогипофиза.

Эти клетки имеют лишь незначительный слой цитоплазмы и не окрашиваются ни одним из примененных красителей. Ядра большинства клеток неправильной формы, сжатые, многие имеют борозды и углубления. По площади хромофобные клетки самые мелкие из всех типов клеток аденогипофиза (см. табл. 1).

Метааденогипофиз состоит из клеток двух типов (I и II), которые хорошо воспринимают как кислые, так и основные красители и различаются тем, что клетки I типа — ШИК-положительны, II типа — ШИК-отрицательны.

Клетки I типа при окраске азаном по Гейденгайну окрашиваются в сиреневый цвет, реагируя одновременно с азокармином и анилиновым синим. Они также воспринимают оранжевый и азоблоксин и не реагируют с ализариновым синим. При окраске паральдегид-фуксином цитоплазма этих клеток приобретает однородный бледно-сиреневый оттенок. Каких-либо секреторных гранул, подобных гранулам базофильных клеток мезоаденогипофиза, в клетках промежуточной доли не выявлено. Клетки I типа располагаются небольшими группами по всей области метааденогипофиза. Как правило, они вытянуты по направлению к кровеносным капиллярам и волокнам нейрогипофиза. Секреторное вещество накапливается в акциальных участках, которые окрашиваются вследствие этого очень интенсивно. Ядра кле-

ток округлые, содержат одно хорошо выраженное ядрышко. Площадь одной клетки составляет $56,5 \pm 1,39$ мкм².

Клетки метааденогипофиза II типа вплотную прилегают к отросткам нейрогипофиза, а также располагаются группами и поодиночке между клетками I типа. Цитоплазма этих клеток хорошо окрашивается в синий цвет при обработке срезов смесью Маллори в комбинации с эритрозином или азофлосином и не реагирует с паральдегид-фуксином, альциановым синим, оранжем g. При азановой окраске цитоплазма клеток имеет розовато-серый оттенок. Клетки имеют чрезвычайно разнообразные формы. Ядра большинства клеток II типа крупные, округлые или овальные, в больших полиморфных клетках — огромные, сегментированные, с впадинами и выступами. Ядрышки (одно или два) выражены очень четко. Средняя площадь клетки составляет $116 \pm 3,37$ мкм².

Помимо указанных типов клеток в области метааденогипофиза встречаются группы хромофобных элементов, не отличающихся от описанных выше хромофобов мезоаденогипофиза, поэтому они не выделяются в самостоятельный тип.

Идентификация гонадотропных элементов и анализ их состояния в течение полового цикла. Сравнение морфологических картин гипофиза половозрелых и неполовозрелых камбал, а также рыб с перерожденными гонадами (возраст рыб 14—15 лет) показало, что они существенно различаются по состоянию базофильных клеток мезоаденогипофиза II типа (рис. 2). Так, у неполовозрелых рыб (рис. 2, а),

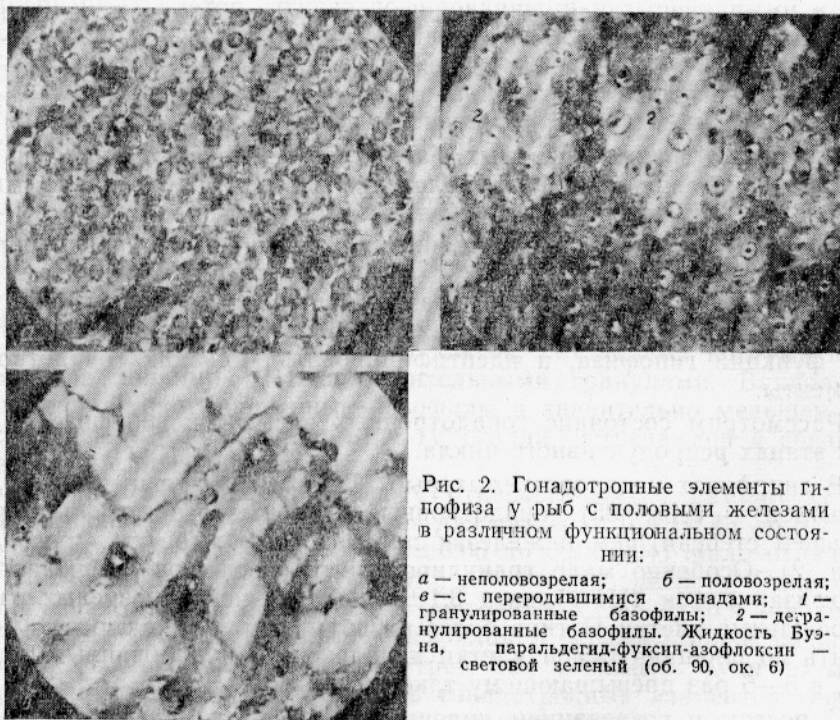


Рис. 2. Гонадотропные элементы гипофиза у рыб с половыми железами в различном функциональном состоянии:

а — неполовозрелая; б — половозрелая; в — с переродившимися гонадами; 1 — гранулированные базофилы; 2 — дегранулированные базофилы. Жидкость Буэна, паральдегид-фуксин-азофлосин — световой зеленый (об. 90, ок. 6)

особенно у самок, в мезоаденогипофизе хорошо развит лишь один тип базофильных клеток — базофилы I типа. Клетки II типа представлены одиночными, беспорядочно разбросанными по области базофилами с небольшим количеством секреторных ШИК- и Гомори-положительных

гранул в цитоплазме. Среди клеток мезоаденогипофиза преобладают хромофобные элементы.

У половозрелых рыб (рис. 2, б) зона базофильных клеток II типа очень развита и занимает заметно большую площадь, чем зоны других типов клеток мезоаденогипофиза. Размеры клеток достоверно увеличиваются по сравнению с клетками

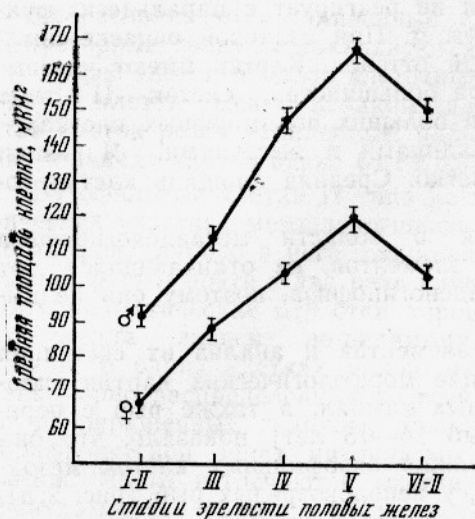


Рис. 3. Изменения средней площади базофильной клетки II типа (гонадотропной) мезоаденогипофиза в течение полового цикла.

неполовозрелых рыб (рис. 3), а количество их в железе, судя по ИГБ, увеличивается во много раз (табл. 2).

Картина мезоаденогипофиза камбал с перерожденными гонадами (см. рис. 2, в) сильно отличается от рассмотренных выше. Прежде всего характерна резкая гипертрофия всей зоны, обусловленная главным образом многократным увеличением размеров базофильных клеток II типа. Большинство элементов подвергается лизису, ядра клеток разрушаются или становятся пикнотическими. В цитоплазме немногочисленных сохранившихся клеток содержится незначительное количество секреторных гранул. Ядра этих клеток очень полиморфны, ядрышки гипертрофированы. Лишь в зоне хромофобных элементов и в периферических участках мезоаденогипофиза встреча-

ются группы гранулированных базофилов, сходных с аналогичными клетками мезоаденогипофиза половозрелых рыб. Цитоплазма многих из них сильно загружена гоморифильными гранулами.

Как видно из приведенных данных, изменения функционального состояния половых желез сопровождаются заметными изменениями базофильных клеток мезоаденогипофиза II типа. Это дает основание предполагать, что их деятельность связана с осуществлением гонадотропной функции гипофиза, и идентифицировать их как гонадотропные элементы.

Рассмотрим состояние гонадотропных элементов гипофиза на разных этапах репродуктивного цикла.

В гипофизах неполовозрелых рыб (ГСИ у самок равен $1,4 \pm 0,15\%$, у самцов — $0,4 \pm 0,05$) гонадотропные элементы развиты в гораздо меньшей степени, чем в железах половозрелых рыб (см. рис. 3 и табл. 2). Особенно мало гранулированных базофилов наблюдается в гипофизах самок (ИГБ равен $3,1 \pm 0,14\%$). У неполовозрелых самцов базофильные клетки II типа более развиты, чем у самок, о чем можно судить по площади одной клетки и индексу гранулированных базофилов, в 5—6 раз превышающему таковой у самок.

С ростом и созреванием половых желез зона гонадотропных элементов в гипофизе значительно увеличивается в результате усиления митотической активности базофильных клеток II типа и их дифференцировки из хромофобных элементов. Одновременно с этим нарастают признаки активного функционирования гонадотропных элементов. Они выражаются в картинах грануляции, дегрануляции и вакуолизации цитоплазмы, выведении гранул в отростки клеток, в увеличении пло-

щади клетки и индекса гранулированных базофилов, в изменении размеров и форм ядер, числа и состояния ядрышек.

У камбал с гонадами в III стадии зрелости (ГСИ — у самок $3,9 \pm 0,29$, самцов в $0,70 \pm 0,06$) площадь базофильной клетки II типа достоверно больше, чем у неполовозрелых рыб (см. рис. 3). Количество гранулированных базофилов также возрастает у самок в 10, у самцов — в 2 раза (см. табл. 2). В цитоплазме большинства клеток наблюдаются крупные грубые гранулы, обладающие сильным сродством к красителям. Разнообразные по форме и размерам ядра клеток содержат по одному небольшому ядрышку. Дегранулированные клетки встречаются единично. Зона хромофобных клеток большая, в ней можно видеть группы базофильных клеток II типа с большим количеством секреторных гранул в цитоплазме.

У рыб с гонадами в IV стадии зрелости (ГСИ — для самок $13,1 \pm 0,73$; самцов — $1,2 \pm 0,16$) отмечается дальнейшее увеличение средней площади гонадотропной клетки и количества гранулированных базофилов (см. рис. 3, табл. 2). Однако характер грануляции базофильных клеток в целом изменяется. Грубо гранулированные элементы наблюдаются только в периферических участках мезоаденогипофиза и в зоне хромофобных клеток. В средних областях железы преобладают клетки с тонкими гранулами, распределенными по цитоплазме более или менее равномерно. Ядра клеток в основном округлые или овальные, во многих имеется по два ядрышка. Следует отметить, что у камбалы в данной стадии зрелости, особенно у самок, в зоне гонадотропных элементов присутствует большое количество вакуолизированных и дегранулированных клеток с гипертрофированными пузырьвидными ядрами, содержащими по два крупных глыбчатых ядрышка. Особенно много таких клеток в участках мезоаденогипофиза, расположенных между ацидофильными клетками и граничащих с метааденогипофизом. Зона хромофобных клеток в аденогипофизе рыб заметно меньше, чем у камбал с гонадами в III стадии зрелости.

У рыб, выловленных во время нереста, имеющих гонады в V стадии зрелости (ГСИ — для самок $23,7 \pm 0,95$, самцов — $0,8 \pm 0,06$), площадь базофильной клетки II типа достигает максимального размера (см. рис. 3). Индекс гранулированных базофилов также возрастает, но у самок его увеличение в данной стадии по сравнению с предыдущей недостоверно (см. табл. 2). Зона гонадотропных элементов у текучих рыб состоит в основном из клеток, цитоплазма которых плотно заполнена тонкими ШИК-положительными гранулами. Вакуолизированные и дегранулированные базофилы в значительно меньшем количестве, чем у рыб с гонадами в IV стадии, встречаются в срединных участках мезоаденогипофиза.

Картины мезоаденогипофиза у отнерестившихся камбал (ГСИ в начале июня — августе варьирует для самок от $1,4 \pm 0,43$ до $3,2 \pm 0,21$, для самцов соответственно от $0,4 \pm 0,05$ до $0,3 \pm 0,04$) мало отличаются от рассмотренных у рыб с гонадами в V стадии зрелости. Однако площадь гонадотропной клетки у них достоверно уменьшается (см. рис. 3). Количество гранулированных базофилов в железе также снижается, причем у самок значительно быстрее, чем у самцов. Судя по морфологическим признакам, истощение гонадотропных элементов гипофиза в посленерестовый период репродуктивного цикла идет постепенно. Мы не наблюдали в гипофизе массовой дегрануляции или разрушения цитоплазмы базофилов II типа в посленерестовый период. Уменьшение размеров ядер и клеток, а также исчезновение секреторных гранул из цитоплазмы происходят очень медленно и хорошо заметны лишь у рыб, выловленных через 5—6 месяцев после нереста с гонадами во II стадии зрелости.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в гипофизе черноморской камбалы-калкана удалось выделить семь самостоятельных типов железистых клеток, причем на основании сравнения гипофизов неполовозрелых и половозрелых рыб, а также камбал с перерожденными гонадами базофильные клетки мезоаденогипофиза II типа можно идентифицировать как гонадотропные элементы.

По мере роста и созревания половых желез морфологические признаки активности гонадотропных элементов нарастают. Увеличиваются также средняя площадь одной гонадотропной клетки и индекс гранулированных базофилов. Максимальных величин они достигают у рыб с гонадами в IV, V стадиях зрелости. После нереста базофильные элементы мезоаденогипофиза II типа с конца мая по август сохраняют признаки высокой активности. Таким образом, по характеру функционирования гонадотропных элементов гипофиза в течение репродуктивного цикла можно предположить, что камбала-калкан является формой с потенциально порционным типом нереста.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Воробьева Н. К., Таликина М. Г. Результаты исследования биологии размножения черноморской камбалы-калкана. — В кн.: Биология промысловых рыб и беспозвоночных на разных стадиях развития. Мурманск, 1974, с. 43—45.

Воробьева Н. К., Таликина М. Г., Золотницкий А. П. Исследование созревания самок черноморской камбалы-калкана (*Scophthalmus maeoticus* Pallas) в экспериментальных условиях. — В кн.: Биологические основы морской аквакультуры. Киев, 1975, вып. 1, с. 42—51.

Гербицкий Н. Л. Гонадотропная функция у костистых и осетровых. — «Труды лаборатории основ рыбоводства». Ленинград, 1947, с. 25—96.

Таликина М. Г. Сперматогенез и половой цикл самцов камбалы-калкана (*Scophthalmus maeoticus* Pallas). — В кн.: Биологические основы морской аквакультуры. Киев, 1975, вып. 1, с. 30—42.

Таликина М. Г. Овогенез и половой цикл черноморской камбалы *Scophthalmus maeoticus* (Pallas). — «Вопросы ихтиологии», 1974, т. 14, № 3 (86), с. 436—444.

Gorbman A. Endocrine termonological usage. Gen. compar. Endocrinol., 1965, 5, p. 129—130.

Herlant M. Etude critique de deux techniques nouvelles destinées à mettre en évidence les différentes catégories cellulaires présentes dans la glande pituitaire. Bull. Micz. appl., 1960, 10, p. 37—44.

Pickford G. E. and Atz J. W. The Physiology of the Pituitary gland of Fishes. New York Zool. Soc., 1957. 607 p.

Van Oordt P. G. W. J. The hormone producing cells in the pituitary gland of lower vertebrates. In "Perspectives in Endocrinology" (Eds E. J. W. Barrington and C. B. Jorgensen), New York — London, Acad. Press, 1968, p. 405—460.

CHARACTERISTICS OF THE TYPES OF CELLS IN THE ADENOHYPOPHYSIS AND ANALYSIS OF GONADOTROPIC ELEMENTS DURING THE REPRODUCTIVE CYCLE OF THE BLACK SEA TURBOT (*SCOPHTHALMUS MAEOTICUS* PALL.)

E. B. Moiseyeva, A. P. Zolotnitsky

Summary

In view of the fact that some attempts are made to culture turbot from the Black Sea it was necessary to study the morphology of the pituitary and to identify gonadotropic elements and their state according to morphological criteria. The size of gonadotropic elements and their

content in the pituitary were estimated in specimens whose gonads are at different stages of maturity.

As a result of comparison of the state of pituitaries of immature and mature specimens as well as pituitaries of specimens with degenerated gonads the basophilic cells of the mesoadenohypophysis (type II) are associated with gonadotropic function. The gonadotropic elements of the pituitary are functionally active in the pre-spawning and spawning periods (November—March, April—May) as well as in a rather long post-spawning period (May—August), which provides evidence that the turbot may be referred to species with potentially intermittent spawning.

УДК 597.05.11

ГАМЕТОГЕНЕЗ И ПОЛОВОЙ ЦИКЛ САЙКИ (BOREOGADUS SAIDA LEP.) БАРЕНЦЕВА МОРЯ

О. Л. Христофоров

Разработка основ рационального промысла тресковых и интенсификации воспроизводства их популяций требуют детального изучения процессов созревания и размножения этих рыб. Литературные данные позволяют сформулировать наиболее общие экологические и зоогеографические закономерности половых циклов тресковых рыб.

Отличительными чертами южнобореальных видов тресковых (мерлангов и мерлуз), обитающих в относительно постоянных на протяжении года температурных и кормовых условиях, являются раннее половое созревание особей при небольших размерах и мелкие размеры икринок (Расс, 1948), а также резко выраженная асинхронность гаметогенеза и одновременность созревания особей, обеспечивающие длительный, нередко круглогодичный, нерест популяций (Bowers, 1954; Gokhale, 1957; Messtorff, 1959; Бурдак, 1955; Monteiro Rui, Dias Lima, 1965; Ciechomski, 1967; Саускан, Серебряков, 1968; Пшеничный, Асоров, 1969).

Для северобореальных видов тресковых (пикша, сайда, подвиды трески и др.), обитающих в значительно изменяющихся по сезонам условиях среды, характерны крупные, поздносозревающие особи, обладающие высокой плодовитостью (Расс, 1948) и размножающиеся за небольшими исключениями (McKenzie, 1940; Амирджанов, Соловьева, 1962), в зимне-весенний период. Гаметогенез у этих видов осуществляется асинхронно, нерест у одних видов порционный, у других единовременный (Горбунова, 1954; Анисимова, 1955; Сорокин, 1957; 1960; Покровская, 1960; Широкова, 1969; Добрусин, 1970).

Арктические виды тресковых (сайка, ледовитоморская навага, восточносибирская и ледовая треска, атлантический и тихоокеанский томкоды), обитающие при очень низких температурах воды в условиях с коротким вегетационным сезоном, характеризуются коротким жизненным циклом, небольшими размерами взрослых особей, единовременным зимним нерестом (в декабре—феврале), относительно низкой плодовитостью, но более крупными зрелыми икринками и более высокими максимальными значениями коэффициента зрелости, чем у бореальных видов (Мантейфель, 1943; 1944; Расс, 1948; Дрягин, 1949; Москаленко, 1960, 1964; Покровская, 1960; Пономаренко, 1965; Печеник и др., 1973). Данные визуального изучения гонад арктических тресковых (гистоло-

гические исследования не проводились) указывают на длительный (5—6 месяцев) период посленерестового восстановления половых желез (Покровская, 1960; Москаленко, 1964; Сорокин, 1976) и, по-видимому, на асинхронный характер вителлогенеза (Москаленко, 1960) у представителей этой группы рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В настоящей работе рассматривается половой цикл наиболее многочисленного, циркумполярно распространенного вида арктических тресковых — сайки *Boreogadus saida* Lер. Материал собран в течение 1970—1977 гг. в Баренцевом и Белом морях. Измеряли длину рыб (по Смитту), определяли массу тела и массу половых желез, а также возраст (по отолитам). Состояние половых желез в различные сезоны года визуально оценено у 6500 экз. сайки и гистологически изучено у 100 экз. У 621 особи определен коэффициент зрелости и рассчитаны его средние значения для разных возрастных групп. У 94 рыб измерен диаметр фиксированных в жидкости Буэна ооцитов старшей генерации (по 100 ооцитов в яичнике каждой самки), вычислены средние для группы самок значения этого показателя и коэффициента его вариации. Гонады фиксировали в жидкости Буэна, обрабатывали по обычной гистологической методике, срезы окрашивали железным гематоксилином или азаном по Гейденгайну. Для выявления полисахаридов применяли ШИК-реакцию, для выявления липидов — судан III на замороженных срезах после формалиновой фиксации. При периодизации фаз развития половых клеток и стадий развития гонад использовали терминологию и шкалы зрелости, предложенные В. П. Сорокиным (1957; 1960); разделение периода протоплазматического роста ооцитов на ступени дано по М. Я. Широковой (1971).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Состояние гонад у ювенальных особей. У сеголеток сайки длиной 4,5—7,3 см (сентябрь) гонады самок и самцов отчетливо различаются по анатомическим признакам (Печеник и др., 1973), что не позволяет визуально определить пол у особей длиной менее 10—12 см. Яичники яйцевидной формы, розовые, полупрозрачные. Семенники имеют вид парных тонких прозрачных нитевидных тяжей. В гонадах самок сформированы яйцесные пластины, представлены половые клетки всех состояний — от оогоний до ооцитов 1-й, иногда 2-й ступеней периода протоплазматического роста диаметром 19—36 мкм. В гонадах самцов представлены только сперматогонии ранних генераций. Митозы очень редки. У годовиков длиной 7,5—12,2 см (июнь — август) половые железы более развиты. В яичниках представлен комплекс половых клеток от оогоний до ооцитов 4-й ступени периода протоплазматического роста. Диаметр ооцитов старшей генерации варьирует у различных особей от 107 до 186 мкм. Семенники приобретают фестончатую структуру и содержат большое количество сперматогоний ранних и поздних генераций. Митозы немногочисленны.

Сроки достижения половой зрелости и годовой цикл развития гонад сайки. Литературные данные позволяют предположить существование по меньшей мере двух форм сайки. Для одной из них, обитающей на протяжении большей части года в открытых районах восточной части Баренцева моря, в частности на Новоземельском мелководье, и мигрирующей в юго-восточную прибрежную часть Баренцева моря и в Белое море лишь в преднерестовый период, характерно созревание самцов и самок в возрасте 3—4 лет при длине 16—17 см

(Мантейфель, 1943; Пономаренко, 1965 и др.). Для второй формы, круглогодично обитающей в юго-восточной прибрежной части Баренцева моря и Карском море, характерно созревание в возрасте 2 лет при длине 13—14 см (Москаленко, 1964), 11—12 см (Печеник и др., 1973); 10,8 см (Суворов, 1927) или даже 7,5—10,5 см (Киселева, 1940). По нашим данным, основная часть особей сайки Новоземельского мелководья достигает половой зрелости в возрасте 2+ при длине 17,4—19,5 см. У немногих рыб длиной 14,0—19,5 см в возрасте 2+ или даже 3+ гонады слабо развиты, находятся в I или I—II стадиях зрелости. В Двинский залив Белого моря зимой заходят косяки типичной крупной сайки, созревающей на 3-м году жизни, и очень мелкой, близкой по своим морфологическим и размерно-возрастным показателям к прибрежной форме сайки, описанной Б. К. Москаленко (1964). Все особи мелкой сайки половозрелы уже в возрасте 1+ при длине 9,3—13,9 см.

Годовой цикл развития яичников. С февраля по май яичники впервые созревающих самок находятся во II стадии, а у нерестовавших — в VI—II стадии зрелости. Сразу после нереста (январь — февраль) гонады рыхлые, розового цвета; состояние ооцитов старшей генерации соответствует 4б—4в ступеням периода протоплазматического роста, а их диаметр $\frac{141-208}{175,0 \pm 0,8}$ мкм¹. К июню яичники становятся компактными, приобретают бледно-розовую окраску. Ооциты старшей генерации достигают фазы вакуолизации цитоплазмы (рис. 1), а гонады — III стадии зрелости. Диаметр ооцитов составляет $\frac{306-383}{332,8 \pm 0,8}$ мкм. Немногочисленные кортикальные вакуоли лежат по периферии ооцитов;

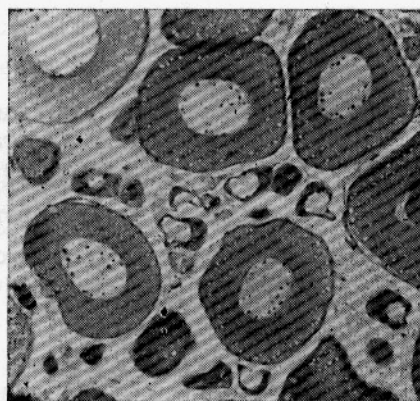


Рис. 1. Ооциты, вступающие в фазу вакуолизации цитоплазмы (июнь 1970 г.; Северо-Новоземельское мелководье; ув. 65).

на препаратах они выглядят оптически пустыми, не дают положительной реакции на полисахариды. В центральной части цитоплазмы большое количество мелких вакуолей образует так называемую «ячеистую зону» (Анисимова, 1955). Ядро ооцитов округлое, со слегка волнистой мембраной. Кариоплазма мелкозернистая, содержит хромосомы типа «ламповых щеток». Ядрышки округлые различных размеров располагаются по периферии кариоплазмы. Такая структура ядра сохраняется до завершения фазы интенсивного трофоплазматического роста. Собственная оболочка ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы представлена тонкой двуслойной *zona radiata*, наружный слой которой интен-

¹ В числителе здесь и далее приведены крайние, а в знаменателе — средние значения величин.

сивно-, а внутренний слабо-ШИК-положительны. Эта фаза в яичниках большинства особей завершается к началу августа, но у отдельных рыб — в период с июля до конца августа. В ооцитах остается слабо-вакуолизированной лишь околожерная зона цитоплазмы (рис. 2). Развитие ооцитов протекает асинхронно: наряду с ооцитами, в которых завершается вакуолизация цитоплазмы, в яичнике присутствуют ооциты, только вступающие в эту фазу. По степени развития ооциты старшей генерации у повторно и впервые созревающих самок одинаковы.

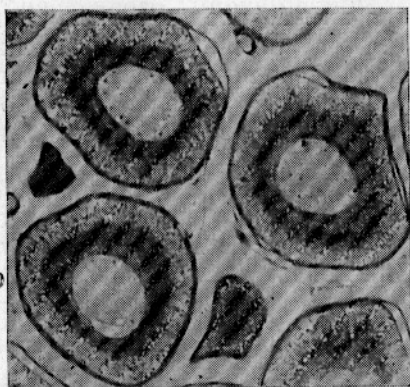


Рис. 2. Ооциты, завершающие фазу вакуолизации цитоплазмы (август 1972 г.; Северное Новоземельское мелководье; ув. 65).

В августе яичники приобретают более светлую, чем в начале лета, розоватую окраску, увеличиваются в размерах; возрастает коэффициент зрелости (табл. 1). Ооциты старшей генерации визуально различаются во вскрытом яичнике, их диаметр $\frac{378-525}{403,7 \pm 1,1}$ мкм. В цитоплазме таких ооцитов появляются первые гранулы желтка диаметром $\frac{2,8-12,6}{5,7}$ мкм, причем откладываются они внутри вакуолей и первоначально слабо окрашиваются гематоксилином Гейденгайна. Почти одновременно по периферии ооцита и в центральной части цитоплазмы вблизи ядерной мембраны начинается накопление другого типа гранул — очень мелких, шарообразных, диаметром $\frac{0,1-1,4}{1,1}$ мкм, интенсивно окрашивающихся гематоксилином (рис. 3, а). Мелкие гранулы на протяжении всего вителлогенеза лишь незначительно увеличиваются в размерах (до $\frac{1,4-2,8}{2,3}$ мкм); вопрос о химической природе мелких гранул требует специального изучения. Кортикальные вакуоли приобретают в августе ШИК-положительную реакцию (рис. 3, б). К середине — концу сентября ооциты старшей генерации почти у всех созревающих самок вступают в фазу первоначального отложения желтка; их диаметр $\frac{399-672}{499,7 \pm 2,1}$ мкм. Желточные гранулы размером $\frac{3,0-15,4}{5,7}$ мкм интенсивно окрашиваются гематоксилином и образуют широкое кольцо в цитоплазме (рис. 4). Возрастает асинхронность в развитии ооцитов, что выражается в увеличении коэффициента вариации диаметра ооцитов (рис. 5). В яичнике наряду с ооцитами фазы первоначального отложения желтка присутствуют и ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы. У некоторых самок ооциты в конце сентября или переходят в фазу интенсивного трофоплазматического роста.

В начале ноября яичники значительно увеличиваются: сквозь их тонкие растянутые стенки отчетливо видны ооциты. Состояние ооцитов

старшей генерации соответствует фазе интенсивного трофоплазматического роста (рис. 6); их диаметр $\frac{483-840}{652,7 \pm 2,5}$ мкм. Размеры желточных гранул $\frac{7,0-19,6}{13,9}$ мкм. Кортикальные вакуоли лежат между желточными гранулами, ближе к периферии ооцита. Ядро овальное с неров-

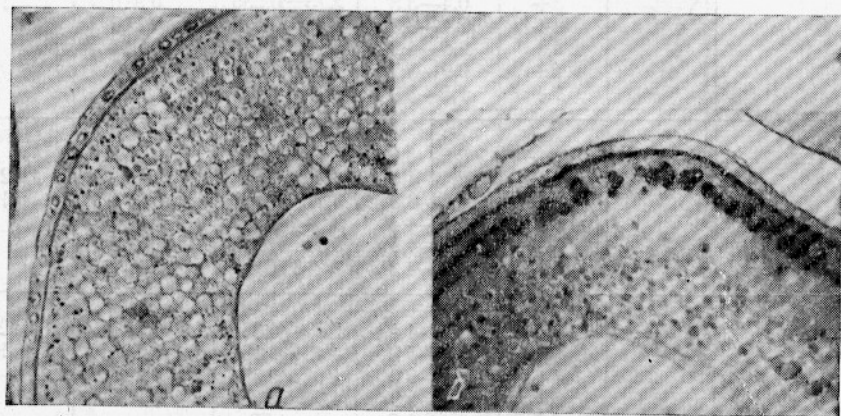
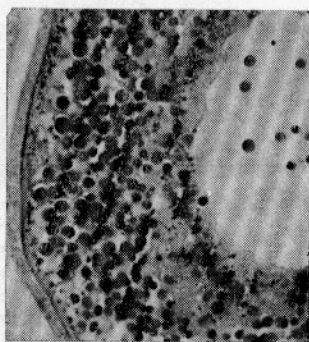


Рис. 3. Ооциты старшей генерации:

а — фрагмент ооцита, вступающего в фазу первоначального отложения желтка. Два типа гранул: слабоокрашенные, желточные гранулы, лежащие внутри цитоплазматических вакуолей, и очень мелкие интенсивно окрашенные гранулы, сосредоточенные по периферии ооцита и у ядерной мембраны (август 1972 г.; Северное Новоземельское мелководье; ув. 300);
б — ШИК-положительные кортикальные вакуоли в периферической зоне цитоплазмы ооцита (август 1972 г.; ув. 300).

Рис. 4. Фрагмент ооцита фазы первоначального отложения желтка. Крупные желточные гранулы образуют широкое кольцо в цитоплазме, мелкие лежат тонким слоем у оболочки клетки и образуют скопления вблизи ядерной мембраны (сентябрь 1972 г.; Северное Новоземельское мелководье; ув. 300).



ными слабозаметными контурами, сохраняет центральное положение в клетке. Ядрышки имеют большие размеры, чем в предыдущий период, встречаются по всему объему ядра. Кариоплазма мелкозернистая, в ней, как и на более ранних фазах развития, различаются хромосомы типа ламповых щеток. Радиально исчерченная оболочка достигает значительной толщины. Вариации диаметра ооцитов в пределах яичника значительны (см. рис. 5), но ооциты ранних фаз периода трофоплазматического роста не наблюдаются.

В декабре — начале января яичники достигают IV стадии зрелости. Гонады бледно-розовые с непрозрачными икринками занимают большую часть полости тела. В полости многих яичников содержится бесцветная жидкость. Ооциты старшей генерации достигают фазы зрелого желтка ооцита; их диаметр $\frac{735-965}{895,6 \pm 2,8}$ мкм. Асинхронность

Таблица 1

Коэффициенты зрелости гонад самок сайки разных возрастных групп в годовом цикле

Месяц	Стадия зрелости	Возраст	$\bar{u}m$	$M \pm m$	σ	n
Июнь—июль	III	2+	0,7—3,3	$1,97 \pm 0,283$	0,982	12
		3+	0,4—3,3	$2,13 \pm 0,235$	0,910	16
		4+	2,4—3,3	$2,68 \pm 0,316$	0,140	6
		5+	2,6—4,2	$3,10 \pm 0,269$	0,714	7
		6+	0,9—3,7	$2,35 \pm 0,375$	0,993	7
		7+	1,5—3,9	$2,75 \pm 0,889$	1,540	3
Август	III	2+	2,3—3,6	$2,73 \pm 0,205$	0,459	6
		3+	2,4—4,3	$3,09 \pm 0,348$	1,556	21
		4+	2,6—3,8	$3,27 \pm 0,131$	0,394	10
		5+	3,1—4,4	$3,64 \pm 0,327$	0,654	5
		6+	3,0—4,5	$3,41 \pm 0,205$	0,502	7
		7+	3,2—4,3	3,75	—	2
Сентябрь	III	2+	2,3—4,1	$2,89 \pm 0,355$	1,591	21
		3+	3,1—5,8	$4,42 \pm 0,180$	0,766	19
		4+	3,1—6,0	$4,04 \pm 0,391$	1,035	8
		5+	3,6—5,9	$4,70 \pm 0,359$	0,803	6
		6+	3,8—5,7	4,70	—	3
Ноябрь	III	2+	2,9—7,8	$5,87 \pm 0,460$	1,657	13
		3+	4,9—10,9	$7,42 \pm 0,200$	0,958	19
		4+	5,8—16,3	$8,03 \pm 0,394$	2,041	27
		5+	7,0—13,4	$8,62 \pm 0,558$	2,010	13
		6+	2,4—10,7	$8,26 \pm 0,527$	2,110	16
		7+	8,1—9,1	$8,85 \pm 0,382$	0,764	4
Январь	IV	1+	9,8—16,0	$12,72 \pm 0,609$	2,856	23
		2+	11,0—16,8	$13,82 \pm 0,847$	3,594	19
		3+	12,5—25,2	$16,5 \pm 1,852$	7,642	18
		4+	10,4—19,4	$15,78 \pm 0,623$	2,569	18
		5+	14,1—21,0	$16,85 \pm 0,807$	3,224	17
		6+	15,6—18,9	17,07	—	3
Январь	IV—V и V	1+	35,5—37,0	36,43	—	3
		2+	32,3—46,3	$38,64 \pm 2,337$	4,674	5
		3+	25,6—50,2	$32,01 \pm 2,440$	7,326	10
		4+	25,0—34,0	$29,22 \pm 1,455$	3,254	6
		5+	25,3—48,7	$35,28 \pm 2,040$	7,077	13
		6+	21,8—44,1	—	—	2

в развитии половых клеток сглаживается, по-видимому, в результате «подтягивания» части развивающихся ооцитов до фазы заполненного желтком ооцита и атрезии отставших в развитии ооцитов. В ядре, сохраняющем центральное положение в ооците, не обнаруживаются хромосомы типа «ламповых щеток», характерные для ооцитов предыдущих фаз развития. Наблюдаются вакуолизация и увеличение размеров ядрышек (рис. 7).

Самки сайки подходят в конце декабря—январе к побережью Баренцева и Белого морей, имея различную по степени завершенности IV стадию зрелости яичников, о чем свидетельствуют индивидуальные вариации коэффициента зрелости, диаметра ооцитов, а также различная реакция самок на инъекции хорионического гонадотропина.

В январе—феврале происходит созревание ооцитов, яичники переходят в V стадию зрелости. Коэффициент зрелости резко возрастает,

достигая у отдельных самок 50,2% (см. табл. 1). Продолжительность всего периода созревания (предовуляционные изменения, мейоз и овуляция), по нашим наблюдениям за рыбами, содержащимися в аквариумах при температуре воды минус 0,8° — минус 1,5° С, составляет

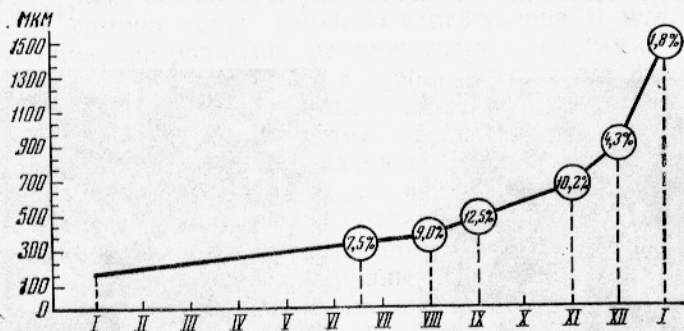


Рис. 5. Динамика средних значений диаметра (мкм) и коэффициента вариации диаметра (%) ооцитов старшей генерации в годовом цикле сайки (диаметр ооцитов измерен после фиксации яичников в жидкости Буэна).

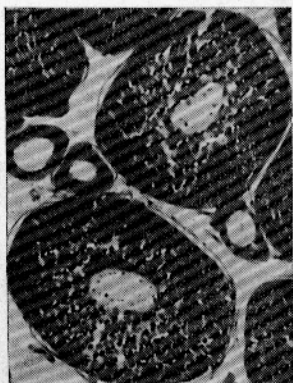


Рис. 6. Ооциты фазы интенсивного трофоплазматического роста (ноябрь 1970 г.; район о-ва Колгуев; ув. 65).

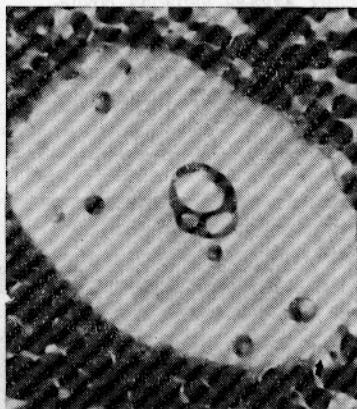


Рис. 7. Ядро ооцита, близкого к завершению периода трофоплазматического роста. Крупные вакуолизированные ядрышки (январь 1972 г.; Двинский залив Белого моря; ув. 300).

6—8 суток, из них около 3—4 суток продолжается гидратация икринок. В процессе созревания слияние глыбок желтка и гидратация происходят одновременно. Сначала гранулы желтка объединяются в центральной и вегетативной областях ооцита, затем по периферии и в последнюю очередь у анимального полюса (рис. 8). Ооциты становятся прозрачными, стекловидными. Смещение ядра к анимальному полюсу начинается еще до завершения слияния глыбок желтка. Происходит лизис ядерной мембраны, кариоплазма приобретает грубозернистую структуру. Наблюдаются картины подготовки к мейотическим делениям (рис. 9), подобные описанным у других видов костистых. При дальнейшем смещении к полюсу кариоплазма как бы растекается по краю желточной массы и встречается в виде отдельных капель под оболоч-

кой ооцита (рис. 10, а, б). Кортикальные альвеолы содержат мало количество ШИК-положительной субстанции. Радиально исчерченная оболочка ооцита очень тонкая, растянутая. Диаметр ооцитов в период неполного слияния желтка достигает 882—1176 мкм, а к тому моменту, когда желток становится гомогенным, возрастает до $\frac{1344-1575}{1448,9 \pm 2,5}$ мкм.

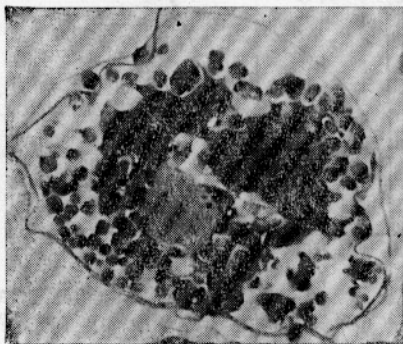


Рис. 8. Ооцит начала периода созревания. Слияние гранул желтка не завершено, ядро еще сохраняет центральное положение в клетке (январь 1972 г.; Двинский залив Белого моря; ув. 65).

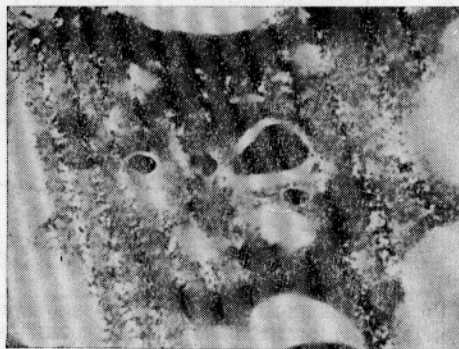


Рис. 9. Формирование веретена первого деления созревания (январь 1972 г.; Двинский залив Белого моря; ув. 300).

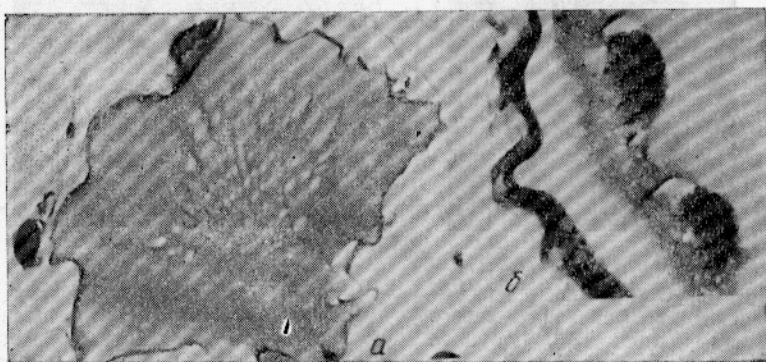


Рис. 10. Ооцит сайки:

а — зрелый ооцит сайки. Зародышевый пузырек не наблюдается; сильная деформация ооцитов при гистологической обработке связана с высокой степенью их гидратации (январь 1972 г.; Двинский залив Белого моря; ув. 60);
б — фрагмент зрелого ооцита. У оболочки лежат капли грубозернистого вещества карิโอплазмы (ув. 750).

После нереста, осуществляющегося одновременно, процесс атрезии остаточной икры и пустых фолликулярных оболочек очень длителен. Остаточные икринки визуально обнаруживаются до ноября включительно, а при гистологическом изучении яичников и в декабре — январе. В пустых фолликулярных оболочках до июля сохраняются группы клеток эпителия, соединительной ткани и кровеносные сосуды, а с августа по январь обнаруживаются лишь бесструктурные ШИК-положительные остатки фолликулярных оболочек. В годовом цикле при сравнимом физиологическом состоянии гонад старшие по возрасту

самки имеют, как правило, более высокий коэффициент зрелости (см. табл. 1), чем младшие, что, по-видимому, связано с известными по ряду работ (Мантейфель, 1943; Печеник и др., 1973 и др.) возрастными изменениями плодовитости сайки. Та же закономерность наблюдается и у самцов сайки (табл. 2).

Годовой цикл развития семенников. В июне — июле у впервые созревающих самцов сайки семенники небольшие с мелкими тонкими розовыми полупрозрачными фестончатыми лопастями, а у повторно созревающих — очень рыхлые с серовато-розовыми фестонами. Генеративная ткань у впервые созревающих рыб плотная, представлена преимущественно сперматогониями поздних генераций; цисты с делящимися сперматогониями малочисленны. В гонадах повторно созревающих рыб по краям ампул лежат цисты со сперматогониями ранних генераций, тогда как в центре сохраняются значительные просветы. В небольшом количестве встречаются цисты с делящимися сперматогониями и митозы отдельных крупных сперматогоний. Остатки резорбирующихся половых и фолликулярных клеток в просвете ампул, как правило, не наблюдаются (рис. 11). Оболочка семенника и межампульные прослойки достоверно толще, чем в семенниках впервые созревающих рыб. По состоянию гонады впервые и повторно созревающих самцов в этот сезон можно отнести к гонадам II стадии зрелости. В августе и сентябре увеличивается масса семенников; они приобретают бледно-розовую окраску. Фестоны более крупные, чем в начале

Таблица 2

Коэффициенты зрелости гонад самцов сайки разных возрастных групп в годовом цикле

Месяц	Стадия зрелости	Возраст	<i>lim</i>	$M \pm m$	σ	<i>n</i>
Июнь—июль	II	2+	0,3—2,8	$1,13 \pm 0,217$	0,813	14
		3+	0,4—3,4	$1,73 \pm 0,312$	0,987	10
		4+	1,6—3,3	$2,40 \pm 0,440$	0,881	4
		5+	2,3	—	—	1
		6+	2,3—3,3	$2,75 \pm 0,310$	0,536	3
Август	II	2+	4,0—7,3	$5,00 \pm 0,222$	0,800	14
		3+	2,9—9,4	$5,29 \pm 0,507$	1,830	14
		4+	4,9—7,1	$6,20 \pm 0,573$	1,146	5
		5+	—	—	—	—
		6+	—	—	—	—
Сентябрь	II	2+	3,1—9,5	$5,34 \pm 0,428$	1,865	20
		3+	6,8—12,9	$9,48 \pm 0,419$	2,017	24
		4+	9,2—14,4	$9,53 \pm 1,975$	3,419	4
		5+	15,7	—	—	1
		6+	—	—	—	—
Ноябрь	III и III—IV	2+	12,1—26,0	$17,86 \pm 1,144$	3,970	12
		3+	5,2—38,9	$18,94 \pm 1,533$	5,930	15
		4+	12,2—25,8	$20,04 \pm 0,783$	3,757	23
		5+	11,3—31,4	$21,82 \pm 3,363$	7,540	6
		6+	22,2—24,4	23,3	—	2
Январь	III, IV IV—V	1+	16,1—29,3	$22,68 \pm 1,485$	6,812	22
		2+	19,3—24,6	$21,94 \pm 2,099$	5,926	9
		3+	13,7—24,0	$19,26 \pm 1,257$	5,330	19
		4+	13,6—22,3	$18,4 \pm 0,857$	2,570	10
		5+	15,7—27,1	$20,17 \pm 1,170$	5,608	24
		6+	—	—	—	—

лета, утолщенные, и отличить по морфологическим признакам гонады впервые созревающих самцов от гонад, повторно созревающих, уже не удастся. Ампулы заполнены цистами со сперматогониями поздних генераций. Обычны цисты с делящимися сперматогониями. Межампульные прослойки тонкие (рис. 12). Состояние семенников типично для II стадии зрелости. В начале ноября семенники занимают большую

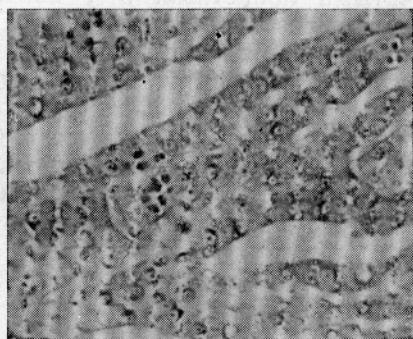


Рис. 11. Семенник II стадии зрелости повторно созревающего самца. Межампульные перегородки утолщенные. Цисты с небольшим количеством сперматогоний ранних генераций. В центре ампул значительные просветы (июль 1972 г.; Северное Новоземельское мелководье; ув. 360).

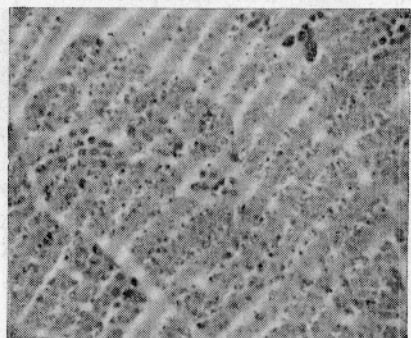


Рис. 12. Семенник II стадии зрелости повторно созревающего самца. Межампульные перегородки тонкие. Цисты со сперматогониями поздних генераций заполняют весь объем ампул (сентябрь 1972 г.; Северное Новоземельское мелководье; ув. 360).

часть полости тела, значительно возрастает коэффициент зрелости (см. табл. 2). Окраска семенников у 95—96% самцов бледно-розовая, а у 4—5% — молочно-белая. В первом случае в семенниках представлены преимущественно цисты со сперматоцитами первого порядка, обычно в стадиях лептономы и синапсиса (рис. 13), реже в состоянии

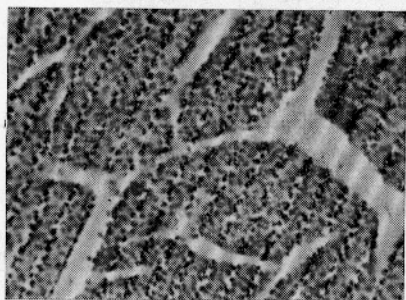


Рис. 13. Семенник III стадии зрелости. Цисты со сперматоцитами первого порядка в стадиях лептономы и синапсиса (ноябрь 1970 г.; район о-ва Колгуев; ув. 360).

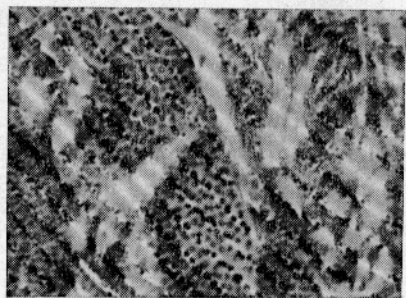


Рис. 14. Семенник III—IV стадии зрелости. Цисты со сперматоцитами первого и второго порядков, сперматидами и сперматозоидами (ноябрь 1970 г.; район о-ва Колгуев; ув. 360).

метафазы первого мейотического деления, а во втором случае наряду с цистами, содержащими сперматоциты, присутствуют цисты со сперматидами и сперматозоидами (рис. 14). Гонады основной массы самцов находятся в III стадии зрелости, а у незначительной части рыб — в

стадии III—IV. В конце декабря — январе зрелые сперматозоиды, вышедшие из цист, заполняют объем всех ампул семенников. Цист с «догоняющими стадиями»¹ нет. В стенках ампул содержатся фолликулярные клетки и крупные резервные сперматогонии (рис. 15). Такое

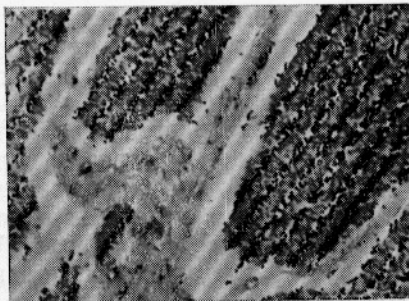


Рис. 15. Семенник V стадии зрелости. Ампулы заполнены вышедшими из цист сперматозоидами. В межампульных перегородках видны фолликулярные клетки и резервные сперматогонии (январь 1972 г.; Двинский залив Белого моря; ув. 360).

состояние гонад можно определить как IV или начало V стадии зрелости. Нерест происходит в январе — феврале. В январе еще встречаются единичные самцы с железами III—IV или даже III стадий зрелости. После нереста с февраля по май семенники находятся в VI—II стадии зрелости. Годовой цикл развития гонад самок и самцов сайки представлен на рис. 16.

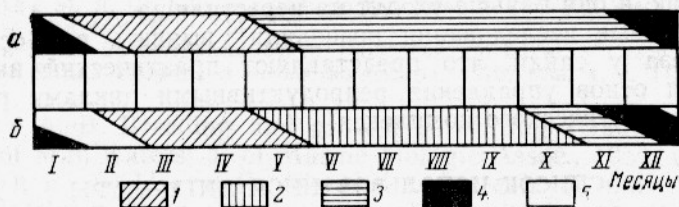


Рис. 16. Годовой цикл развития гонад самок и самцов сайки:

а — самки; б — самцы: 1—VI, VI—II и II стадии зрелости гонад; 2—II; 3—III; 4—IV; 5—IV—V и V стадии зрелости гонад.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате гистологического изучения гонад уточнен половой цикл сайки, описанный ранее только по внешним признакам половых желез (Москаленко, 1964; Пономаренко, 1965; Печеник и др., 1973; Сохнов, 1975 и др.), выявлены различия в продолжительности одних и тех же стадий зрелости у самцов и самок. Оказалось, что гонады самок переходят в III стадию зрелости на несколько месяцев раньше, а гонады самцов позже, чем указывалось в упомянутых выше работах. Период посленерестового восстановления гонад у сайки длителен, но особи, пропускающие нерестовый сезон, практически не встречаются. Очень высокие значения максимального коэффициента зрелости у самок сайки связаны с единовременным типом икрометания, а также с продукцией крупной икры и соответственно крупных личинок, что целесообразно в условиях короткого вегетационного периода (Расс, 1941; 1948). Высокие значения максимального коэффициента зрелости у самцов сайки объясняются, по-видимому, потребностью в большом количестве спермы для успешного оплодотворения икры в толще воды

¹«Догоняющие стадии» — по С. И. Кулаеву (1927).

(Турдаков, 1972; Woodhead, 1975). Действительно, у сайки оплодотворяется практически вся выметанная икра (Юданов, 1976).

Очень мало известно о роли факторов внешней среды в регуляции полового цикла сайки. Размножение происходит в сроки, наиболее благоприятные для выживания молоди, тогда как обеспеченность пищей взрослых особей, очевидно, не детерминирует сезоны гаметогенеза и нереста сайки. Можно предположить, что световой и температурный режимы играют роль сигнальных факторов в регуляции полового цикла сайки, как и некоторых лососевых рыб, у которых активный гаметогенез также происходит в осенне-зимний период и, как доказано (Breton et al., 1976 и др.), развитие половых клеток стимулируется уменьшением фотопериода и увеличением температуры воды. Известно, что в период активного гаметогенеза сайка (Печеник и др., 1973 и наши данные) и треска (Woodhead, Woodhead, 1964) предпочитают более высокие температуры воды, чем в период летнего нагула. У всех видов арктических тресковых известны преднерестовые подходы к устьям рек, где вода зимой теплее, чем в открытом море. Предполагается (Световидов, 1959) благоприятное влияние повышения температуры воды на завершение созревания гонад у этой группы рыб. Наши наблюдения в Двинском заливе Белого моря показывают, что в декабре при подходе к устьям рек самцы имеют гонады в IV завершенной, а самки — в IV незавершенной стадии зрелости. Соотношение полов первоначально близко 1:1, но уже к середине января около устьев остаются только самки. У самцов гаметогенез завершается раньше, чем у самок, и они раньше уходят на нерестилища.

Проведенные исследования позволили выявить ряд особенностей гаметогенеза у сайки, что представляют практический интерес для разработки основ управления репродуктивными циклами рыб арктического фаунистического комплекса.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Амирджанов А. А., Соловьева В. К. Время и районы нереста основных промысловых видов рыб рыбохозяйственных водоемов РСФСР. — «Рыбное хозяйство». М., 1962, 28 с.

Анисимова И. М. Изменение яичника балтийской трески в течение годовичного цикла половой зрелости. — «Труды Мосрыбвтуза», 1955, вып. 7, с. 78—90.

Бурдак В. Д. Об особенностях полового цикла и нереста черноморского мерланга (*Odontogadus merlangus euxinus* (Nordmann)). — «ДАН СССР», 1955, т. 104, № 4, с. 657—659.

Горбунова Н. Н. Размножение и развитие минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas). — «Труды ИО АН СССР», 1954, т. XI, с. 132—195.

Добрусин М. С. Некоторые особенности сперматогенеза балтийской трески. — «Труды молодых ученых ВНИРО», 1970, вып. 4, с. 77—81.

Дрягин П. А. Биоэкологические группы рыб и их происхождение. — «ДАН СССР», 1949, т. 66, № 1, с. 121—123.

Киселева Е. В. Сайка из Обской губы. — «Труды НИИ полярного земледелия и промышленного хозяйства», вып. 10, 1940, с. 103—112.

Кулаев С. И. Наблюдения за изменениями семенников речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) в течение годового цикла. — «Русский зоологический журнал», т. VII, вып. 3, 1927, с. 15—49.

Мантейфель Б. П. Сайка и ее промысел. Архангельск, ОГИЗ, 1943. 31 с.

Мантейфель Б. П. Навага Белого моря и ее промысел. Архангельск, ОГИЗ, 1945. 43 с.

Москаленко Б. К. О восточносибирской треске. — «Зоологический журнал», 1960, т. 39, вып. 8, с. 1262—1263.

Москаленко Б. К. О биологии полярной тресочки (сайки). — «Вопросы ихтиологии», т. 4, вып. 3, 1964, с. 433—443.

Печеник Л. Н., Пономаренко В. П., Шепель Л. И. Биология и промысел сайки Баренцева моря. М., «Пищевая промышленность», 1973. 67 с.

Покровская Т. Н. Географическая изменчивость биологии наваги (рода *Eleginus*). — «Труды ИО АН СССР», т. XXXI, 1960, с. 19—110.

Пономаренко В. П. Развитие гонад и сроки нереста сайки в Баренцевом море. — «ДАН СССР», т. 161, № 3, 1965, с. 697—700.

Пшеничный Б. П., Ассоров В. В. Некоторые черты биологии мерлузы (*Merluccius*) Атлантического океана у побережья Юго-Западной Африки. — «Вопросы ихтиологии», 1969, т. 9, вып. 3 (56), с. 423—430.

Расс Т. С. Географические параллелизмы в строении и развитии костистых рыб северных морей. М., МОИП, 1941. 60 с.

Расс Т. С. О периодах жизни и закономерностях развития и роста у рыб. — «Известия АН СССР. Серия биологическая», 1948, № 3, с. 295—305.

Саускан В. И., Серебряков В. П. Размножение и развитие серебристого хека (*Merluccius bilinearis* Nitchill). — «Вопросы ихтиологии», 1968, т. 8, вып. 3(50), с. 500—521.

Световидов А. Н. О нахождении в Баренцевом море представителя рода *Theragra* в связи с некоторыми вопросами происхождения амфибореальных тресковых и сельдевых. — «Зоологический журнал», 1959, т. 38, вып. 3, с. 449—464.

Сорокин В. П. Оогенез и половой цикл у трески. — «Труды ПИНРО», 1957, вып. 10, с. 125—144.

Сорокин В. П. Половой цикл и сперматогенез у трески. — «Труды ПИНРО», 1960, вып. 12, с. 71—87.

Сорокин В. Н. Налим озера Байкал. Новосибирск. «Наука», 1976. 143 с.

Сохнов В. В. Характеристика нерестовой популяции сайки Баренцева моря. — «Труды ПИНРО», 1975, вып. 5, с. 209—217.

Суворов Е. К. Экспедиция в Чешскую Губу 1925 г. ч. I. — «Труды Института по изучению Севера», 1927, вып. 34, с. 87.

Турдаков А. Ф. Воспроизводительная система самцов рыб. Фрунзе, «Илим», 1972. 280 с.

Широкова М. Я. Темп полового созревания поколения балтийской трески, облавливаемой промыслом в 1961—1963 гг. — «Труды АтлантНИРО», 1969, т. 21, с. 56—78.

Широкова М. Я. Особенности раннего овогенеза балтийской трески. — «Труды АтлантНИРО», 1971, вып. 35, с. 114—123.

Юданов И. Г. Зоогеография сайки (полярной тресочки) в Северном Ледовитом океане. — В кн.: Природа и хозяйство Севера. 1976, вып. 4, с. 111—113.

Bowers A. B. Breeding and growth of whiting (*Gadus merlangus* L.) in isle of Man waters; J. of Marine biologic Assoc., 1954, v. 33, N 1.

Breton B., Billard R., Weil C. I. Facteurs du milieu et determinism endocrinien de la gametogenese chez les poissons cyprinides et salmonides. Abstracts of 2^e Congres European des Ichthyologistes, Paris, September, 1976, N 143.

Ciechomski J. D. Character del desorve y fecundidad de la merlusa argentina, *Merluccius merluccius hubbsi*, del sector bonaerense. «Bol. Inst. biol. marina», 1967, N 13, p. 30.

Gokhale S. V. Seasonal changes in the gonads of the whiting (*Gadus merlangus* L.) and the norway pout (*G. esmarkii* Nilsson) Ind. J. Fisheries., 1957, 4, p. 92—111.

McKenzie R. A. Nova Scotian autumn spawning cod. J. Fish. Res. Bd. Canada, 1940, 5(2), p. 105—120.

Messtorff J. Untersuchungen über die Biologie des Wittling (*Merlangus merlangus* L.) in der Nordsee. Berichte der deutschen Wissenschaftlichen Kommission for Meeresforschung, Neue Folge, 1959, Band XV, Hef 4, p. 277—334.

Monteiro Rui, Dias Lima. On some aspects of the Ovary Development in the hake (*Merluccius merluccius* L.) of the Portuguese Coast. ICES C. M. Gadoid Fish Committee., 1965, N 37.

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

Woodhead A. D., Woodhead P. M. J. Seasonal changes in the physiology of the Barents sea cod, *Gadus morhua* L., in relation to its environment. ICNAF, Environmental Symposium Rome, 1964, Contributions N F — 6 A. B, p. 691—734.

Summary

The sexual cycle of Polar cod is histologically analysed. The duration of same maturation stages is different in males and females. In spent females gonads are at stage VI—II in February—May, while they are at stage II in first-time maturing females. In June—November gonads of females from both groups are at stage III. The vacuolation phase of the oocyte cytoplasm of the older generation lasts from June to August, the phase of the primary deposition of yolk is observed in September, the phase of intensive trophoplasmatic growth lasts from October to November. In December—January gonads of females reach stage IV which lasts till the breeding season. Eggs are spawned in a single batch. After spawning the process of atresia in the residual eggs and empty follicle membranes is very extensive and not completed by the next spawning season. In spent males gonads are at stage VI—II from February to May, while they are at stage II in first-time maturing males. Gonads of males from both groups are at stage II in June—September, at stage III in October—November, at stage IV in December and at IV—V and V in January—February. Morphological traces of the previous spawning (gaps in ampullas, thicker membrane and interampulla streaks) can be seen in testicles till July.

УДК 597—114 : 597.442

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ГИСТОФИЗИОЛОГИЯ ГИПОФИЗА САЙКИ (BOREOGADUS SAIDA LEP.) БАРЕНЦЕВА МОРЯ В ГОДОВОМ ЦИКЛЕ

О. Л. Христофоров

Исследование особенностей гормональной регуляции жизненных функций у сайки (*Boreogadus saida* Lep.) представляет интерес в связи с обитанием этого вида при очень низких температурах воды (от минус 1,8 до плюс 3,5°С), при которых протекают все фазы годового цикла, включая нагул (май—август), нерестовую миграцию, совпадающую по времени с наиболее интенсивным гаметогенезом (сентябрь—январь) и тотальный нерест (январь—февраль). В настоящей работе рассматриваются строение гипофиза сайки, динамика активности различных типов клеток дистальной доли гипофиза у этого вида в годовом цикле и в связи с возрастом рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в Баренцевом и Белом морях в течение 1970—1977 гг. Гистологически изучены гипофизы 20 неполовозрелых, 120 половозрелых (впервые и повторно созревающих), 35 старых стерильных особей сайки. Гипофиз с мозгом фиксировали в жидкостях Буэна, Буэна-Холланда с сулемой, Гелли и далее обрабатывали по обычной гистологической методике. Срезы окрашивали азаном по Гейденгайну, трихромным методом по Клевеланд—Вольфу, свинцовым гематоксилином по МакКонею, паральдегид-фуксином по Гомори—Габу с докраской азокармином; кроме того, применяли ШИК-реакцию. Основ-

ные типы железистых клеток идентифицированы на основе гистохимических, гистофизиологических и топографических критериев (Schreibman et al., 1973, Holmes, Ball, 1974). Состояние железистых клеток оценивали по цитоморфологическим показателям; известно, что функциональная активность клеточных элементов гипофиза и других эндокринных желез выражается морфологически в определенных изменениях формы, объема и положения ядра, количества цитоплазмы и секреторных гранул (Монастырская, 1974; Holmes, Ball, 1974; и др.). Гипофизы для карิโอметрического исследования фиксировали в жидкости Буэна. На препаратах гипофиза каждой рыбы измеряли большой и малый диаметры ядер 100 клеток определенного типа, объемы ядер определяли по формуле эллипсоида вращения и далее статистически рассчитывали средние для группы особей значения объемов ядер клеток и достоверность различий между группами.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Строение гипофиза сайки. Описаны лишь отдельные стороны микроскопической анатомии гипофиза представителей семейства тресковых (Herring, 1908, 1913; Bargman, 1953; Ortman, 1961; Lederis, 1962; Lafaurie, Renee, 1972). В многочисленных исследованиях физиологическими методами доказано присутствие в аденогипофизе тресковых гонадотропного, тиреотропного, пролактиноподобного, соматотропного, кортикотропного и меланотропного гормонов, однако ни в одной из работ, кроме кратких данных о цитологических особенностях гипофиза мерлузы — *Merluccius merluccius* L. (Lafaurie, Renee, 1972), нет четких сведений о локализации в гипофизе тресковых рыб клеток, ответственных за секрецию каждого из гормонов. Это затрудняет изучение у них динамики тропных функций гипофиза.

Нами установлено, что по строению и локализации клеток гипофиз сайки очень похож на гипофиз пикши, трески, мерланга, наваги и налим. На значительном протяжении он прилегает дистальной частью к основанию промежуточного мозга и может быть отнесен к платибазальному типу (рис. 1). Гипофиз вытянут в назо-каудальном направлении, так что про-, мезо- и метааденогипофиз расположены последовательно, как и у других примитивных филогенетически древних рыб. Дно воронки несколько вдается в нейрогипофиз, корни которого наиболее развиты в области метааденогипофиза.

Проаденогипофиз содержит три типа клеток. Пролактиновые клетки (эритрозинофильные) составляют основную массу этого отдела; они собраны в извилистые тяжи. Кортикотропные клетки (избирательно воспринимающие свинцовый гематоксин) располагаются группами по росто-дорзальному краю проаденогипофиза и на границе между про- и мезоаденогипофизом, причем клетки, расположенные росто-дорзально, содержат в цитоплазме паральдегид-фуксин- и ШИК-положительные гранулы, а клетки между про- и мезоаденогипофизом лишены таких гранул. Диморфизм кортикотропов у сайки представляет интерес в связи с предположением (Follenius, Dubois, 1975) о наличии у некоторых видов рыб двух типов кортикотропных клеток.

Мезоаденогипофиз содержит три типа клеток. Соматотропные клетки (азокарминофильные) лежат группами в центральной и дорзальной зонах мезоаденогипофиза. Тиреотропные клетки (базофилы, избирательно реагирующие в эксперименте на воздействие тиомочевинной и тироксином (Христофоров, 1977), функционально активные уже у ювенальных рыб) расположены группами полисально вдоль корней нейрогипофиза в периферических зонах мезоаденогипофиза и наибо-

лее многочисленны в дорзо-каудальной части этого отдела. Гонадотропные клетки (базофилы, выявляющиеся лишь у созревающих и половозрелых рыб и резко изменяющиеся при нарушении функции гонад) лежат разбросанно преимущественно в вентральной зоне мезоаденогипофиза.

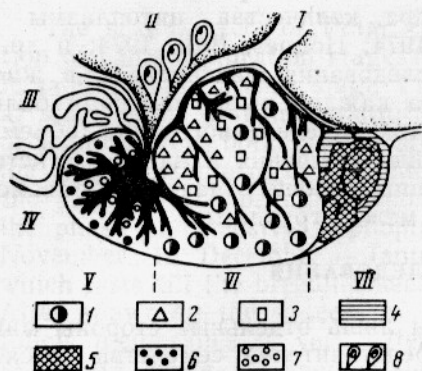


Рис. 1. Схема расположения различных типов клеток в гипофизе сайки:

I — воронка; II — гипоталамус, III — сосудистый мешок; IV — нейрогипофиз; V — метааденогипофиз; VI — мезоаденогипофиз; VII — проаденогипофиз. Клетки: 1 — гонадотропные; 2 — тиреотропные; 3 — соматотропные; 4 — кортикотропные; 5 — пролактиновые; 6 — меланотропные; 7 — участвующие в осморегуляции; 8 — область латерального ядра, связанная с регулицией гонадотропной функции гипофиза.

Метааденогипофиз содержит два типа клеток. Меланотропные клетки (избирательно окрашивающиеся свинцовым гематоксилином) лежат чаще в стороне от корней нейрогипофиза, тогда как клетки, участвующие у костистых в осморегуляции (ШИК-положительные), лежат поляризованно вдоль корней нейрогипофиза. Предполагается, что крупные нейросекреторные клетки, расположенные в каудо-латеральной области латерального ядра гипоталамуса (см. рис. 1), у сайки, также как у других видов костистых (Peter, 1970 и др.), участвуют в регуляции гонадотропной функции гипофиза. Функциональное состояние этих клеток латерального ядра у сайки значительно изменяется на протяжении полового цикла; в преднерестовый период в их цитоплазме появляются вакуоли, а у стерильных рыб они представлены гигантскими полиморфноядерными клетками.

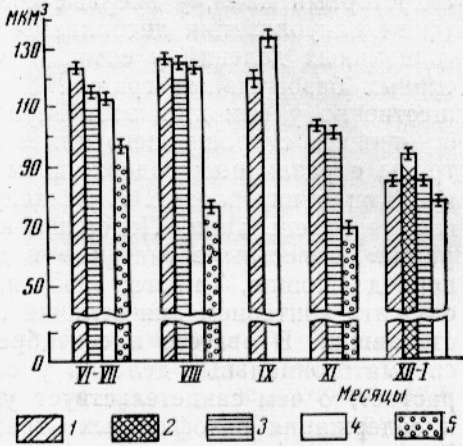
Гистофизиология гипофиза сайки. Неполовозрелые особи. У неполовозрелых особей сайки (годовиков) размеры всех типов железистых клеток и их ядер мельче, чем у половозрелых. Гонадотропные клетки хромофобны. Тиреотропные клетки, напротив, круглоглазочно содержат в цитоплазме паральдегид-фуксин-положительные гранулы и являются единственным типом базофильных клеток в гипофизе. С июня по август тиреотропы вытянутые, имеют небольшое количество цитоплазмы и секреторных гранул. Ядро обычно овальной формы, расположено в апикальной или центральной зонах клетки. В ноябре высота клеток уменьшается, они становятся шире, чем летом, возрастает количество секреторных гранул в цитоплазме. Ядро становится округлым и располагается в центре клетки. В декабре — январе форма клеток не изменяется, но наблюдается незначительная дегрануляция цитоплазмы. Средние значения объема ядер тиреотропных клеток максимальны в июне — июле и постепенно снижаются с августа по ноябрь (рис. 2). По-видимому, у неполовозрелых особей сайки, как и у неполовозрелых особей трески (Woodhead, Fontaine, 1959), в осенне-зимний период преобладает депонирование секрета в цитоплазме тиреотропов.

Соматотропные клетки в июне — июле имеют овальную или каплевидную форму, ядро чаще округлое, расположено в центральной или апикальной зонах клетки. Цитоплазма содержит небольшое количество ацидофильного секрета. По этим признакам клетки определяются как сравнительно активны. В августе — декабре активность сомато-

тропных клеток постепенно снижается, что проявляется в уменьшении размеров клеток и их ядер. Ядро приобретает овальную форму. Цитоплазма в это время интенсивнее воспринимает азокармин.

Кортикотропные клетки являются наиболее крупными клетками гипофиза неполовозрелых особей. В отличие от клеток половозрелых рыб они лишены паральдегид-фуксин- и ШИК-положительных гранул.

Рис. 2. Динамика средних величин объема ядер тиреотропных клеток на протяжении годового цикла:
1 — половозрелые самки III и IV стадий зрелости; 2 — половозрелые самки IV—V и V стадий зрелости; 3 — половозрелые самцы; 4 — старые стерильные особи; 5 — ювенальные особи.



Клетки округлой, овальной или неправильной формы с крупным, овальным или полиморфным ядром и амфифильной цитоплазмой. В июне — июле кортикотропы имеют небольшое количество цитоплазмы, но с августа по ноябрь несколько гиперплазированы. Средние значения объема ядер кортикотропных клеток максимальны в августе — сентябре, а в осенне-зимний период постепенно снижаются (рис. 3).

Пролактиновые клетки с июня по ноябрь мелкие, с округлым ядром и малым количеством почти хромофобной вакуолизированной

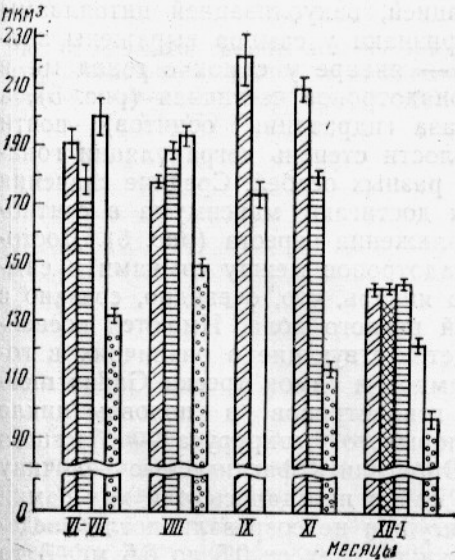


Рис. 3. Динамика средних величин объема ядер кортикотропных клеток на протяжении годового цикла. Условные обозначения те же, что на рис. 2.

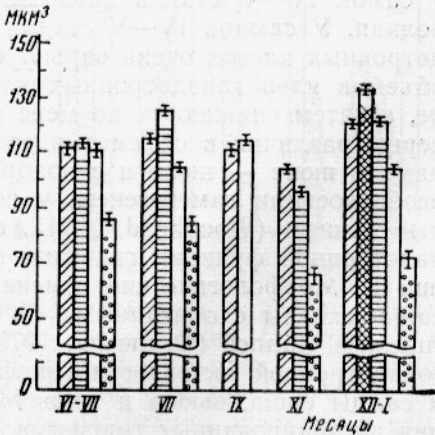


Рис. 4. Динамика средних величин объема ядер пролактиновых клеток на протяжении годового цикла. Условные обозначения те же, что на рис. 2.

цитоплазмы. Они образуют рыхлые тяжи и, по-видимому, мало активны. В осенний период происходит снижение средних значений объема ядер пролактинных клеток (рис. 4). В декабре — январе у рыб, пойманных в воде пониженной солености (10—16‰), наблюдалось небольшое увеличение размеров клеток и средних значений объема их ядер. Тяжи клеток становились более плотными.

Половозрелые особи. Гонадотропные клетки, вступающие в секреторный цикл, у впервые созревающих особей в июне — июле (фаза вакуолизации цитоплазмы ооцитов у самок и начало сперматогониальных делений у самцов) малоактивны и почти лишены секреторных базофильных гранул. У повторно созревающих рыб, преимущественно у самок, в этот период встречаются отдельные, очевидно, оставшиеся с прошедшего цикла крупные полиморфноядерные гонадотропы с различным содержанием базофильных гранул и иногда с вакуолями в цитоплазме. В последующие месяцы такие клетки подвергаются дегенерации. Подобные клетки, напоминающие «клетки кастрации», известны в гипофизе и других видов рыб в посленерестовый период (Нопта, Тамуга, 1965) и, по-видимому, их присутствие может служить критерием для отличия впервые созревающих особей от нерестовавших. В августе и сентябре (начало вителлогенеза у самок и сперматогониальных деления у самцов) активность гонадотропов возрастает, о чем свидетельствует увеличение размеров клеток, их ядер и содержания базофильных гранул в цитоплазме (см. рис. 7, б). В этот период присутствуют гонадотропные клетки на разных стадиях секреторного цикла. Такая асинхронность секреции гонадотропов сайки, более свойственная видам с порционным икретением, представляет интерес в связи с предположением (Дрягин, 1949) о вторичности и относительно недавнем возникновении единовременного типа икретения у рыб северных широт.

На IV и V стадии зрелости изменения состояния гонадотропных клеток происходят относительно синхронно. В ноябре (интенсивный вителлогенез у самок и деления сперматозитов у самцов) базофильные гранулы становятся более крупными, преобладает выведение секрета, что сопровождается дегрануляцией, вакуолизацией цитоплазмы и уменьшением объема ядер. Эти признаки у самцов выражены значительно, чем у самок. В декабре — январе у самок с гонадами в IV стадии зрелости дегрануляция гонадотропов частичная (рис. 5), а у самок IV—V стадии зрелости (фаза гидратации ооцитов) почти полная. У самцов IV—V стадии зрелости степень дегрануляции гонадотропных клеток очень варьирует у разных особей. Средние значения объемов ядер гонадотропных клеток достигают максимума в сентябре, а затем снижаются по мере приближения нереста (рис. 6). Достоверны различия в объемах ядер гонадотропов между самками и самцами в июне — июле и с ноября по январь, что, очевидно, связано с особенностями гаметогенеза у особей разного пола. Имеются косвенные данные (Woodhead, 1971), свидетельствующие о различиях в гонадотропной функции гипофиза у самцов и самок трески *Gadus morhua* L. Морфологические изменения гонадотропов в половом цикле сайки сходны с описанными у тупорылого макруруса — *Macrurus gusestris* Gunner (Оганесян, 1975). Определить фактическую величину гонадотропной активности гипофиза сайки не удалось, так как самки и самцы ерша, выюна и травяной лягушки не созревали после введения ацетонированных гипофизов сайки в дозах от 0,5 до 5,5 мг. В то же время самки сайки IV стадии зрелости созревают при температуре воды минус 1,5°С после инъекции ацетонированных гипофизов от самок сайки того же состояния (1 мг на 50 г массы) и после двух инъекций хорионического гонадотропина (100+50 ед. на 50 г массы).

Тиреотропные клетки в период нагула в июне — июле имеют удлин-
ненную столбчатую форму, овальное ядро лежит чаще в апикальной
области, цитоплазма содержит секреторные базофильные гранулы

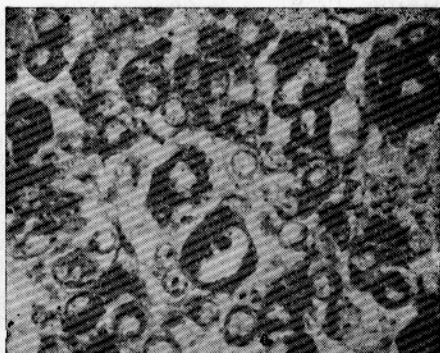


Рис. 5. Гонадотропные клетки гипофиза
самки сайки с гонадами в IV стадии зре-
лости (январь): полиморфизм ядер, частич-
ная дегрануляция цитоплазмы (окраска
паральдегид—фуксин+азокармин;
ув. 800).

(рис. 7, а). По-видимому, в этот период тиреотропы умеренно актив-
ны. Увеличение функциональной активности тиреотропов наблюдает-
ся в августе — сентябре, когда начинаются преднерестовая миграция
и интенсивное развитие гонад. Клетки становятся более низкими, ядро
приобретает округлую форму и смещается к центру клетки, возрастает
содержание базофильных гранул в цитоплазме (рис. 7, б). По мере

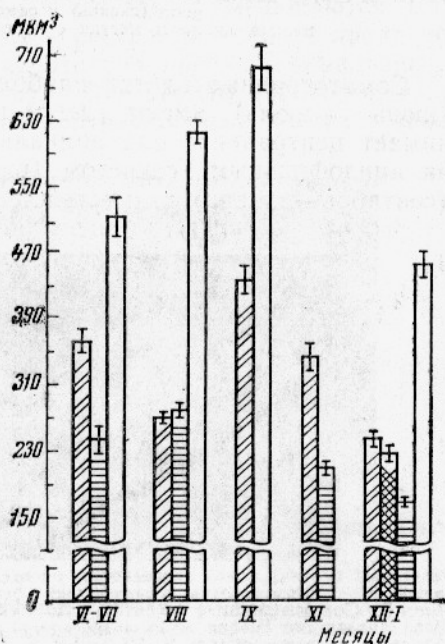


Рис. 6. Динамика средних величин объема
ядер гонадотропных клеток на протяжении
годового цикла. Условные обозначения те
же, что на рис. 2.

приближения нереста (ноябрь — январь) происходят дегрануляция,
вакуолизация цитоплазмы и уменьшение объема ядер (см. рис. 2 и
7, в), свидетельствующие о состоянии функционального истощения.
В декабре — январе объемы ядер тиреотропов у самок IV—V стадии
зрелости достоверно больше, чем у самок IV стадии зрелости и сам-
цов; в другие месяцы различия между самками и самцами незначи-
тельны. Данные о динамике активности тиреотропных клеток хорошо со-
гласуются с результатами изучения щитовидной железы. Щитовидная
железа сайки малоактивна в период летнего нагула и высоко активна

во время преднерестовой миграции. Цикл активности тиреотропных клеток сайки, очевидно, похож на цикл активности этих клеток у других тресковых: у трески также наблюдается активное выведение секрета осенью и зимой в связи с миграцией и нерестом (Woodhead, Fontaine, 1959), а у белого хека — *Urophycis tenuis* (Mitchill) низкая тиреотропная активность отмечена в посленерестовый период (Pickford, Atz, 1957).

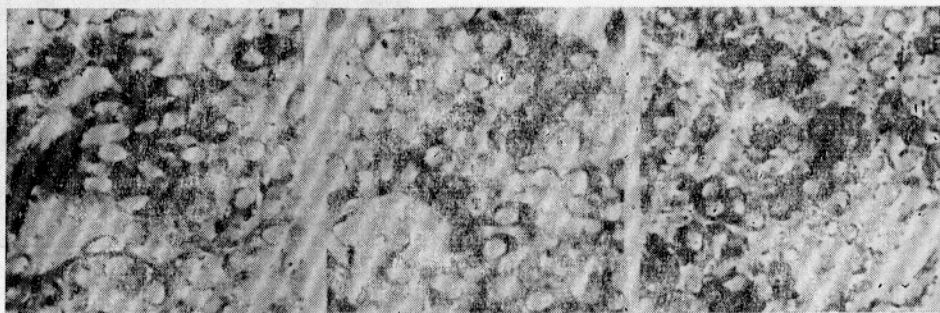


Рис. 7. Тиреотропные клетки гипофиза сайки на разных этапах годового цикла (окраска pararosaniline-фуксин+азокармин; ув. 800):

а — состояние в период летнего нагула у повторно созревающих самок (начало III стадии зрелости): столбчатые клетки с овальными ядрами; *б* — состояние в период начала миграции и вителлогенеза (сентябрь) у самок III стадии зрелости: клетки более низкие, чем летом, ядро смещается к центру клетки (*Т* — тиреотропы; *Г* — гонадотропы); *в* — состояние в преднерестовый период (январь) у самок IV—V стадии зрелости: мелкие овальные клетки с частично дегранулированной цитоплазмой.

Соматотропные клетки наиболее активны в период летнего нагула (июнь — июль), имеют слегка вытянутую форму; округлое ядро занимает центральное или апикальное положение; цитоплазма заполнена ацидофильным секретом (рис. 8, *а*). В осенне-зимний период (сентябрь—январь) размеры клеток и их ядер уменьшаются (рис. 8, *б*

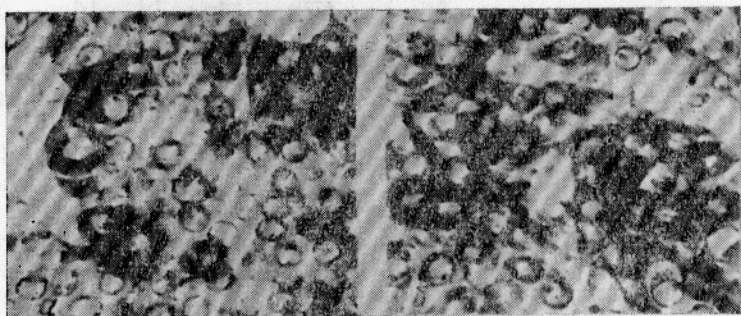


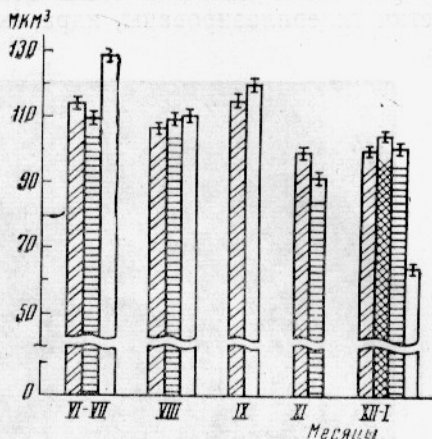
Рис. 8. Соматотропные клетки гипофиза сайки на разных этапах годового цикла (окраска азан); ув. 800):

а — состояние в период летнего нагула у повторно созревающих самок (начало III стадии зрелости): столбчатые клетки с интенсивно ацидофильной цитоплазмой; *б* — состояние перед нерестом (январь) у самок в IV—V стадии зрелости: клетки с мелкими ядрами и небольшим количеством цитоплазмы.

и 9), снижается содержание ацидофильных гранул в цитоплазме, что связано, по-видимому, с альтернативными отношениями (Woodhead, 1975) между соматическим ростом и гаметогенезом. Нет достоверных различий в объемах ядер соматотропных клеток между самками и самцами во все сезоны года.

Кортикотропные клетки в период нагула в июне — июле умеренно активны, имеют слегка вытянутую форму, округлое, овальное или изредка неправильной формы ядро и почти хромофобную цитоплазму

Рис. 9. Динамика средних величин объема ядер соматотропных клеток на протяжении годового цикла. Условные обозначения те же, что на рис. 2.



(рис. 10, а). В сентябре с началом активного гаметогенеза и миграции наблюдаются гиперплазия и увеличение объемов ядер кортикотропных клеток, что свидетельствует о возрастании их функциональной активности. Цитоплазма становится слабобазофильной (рис. 10, б). По мере приближения нереста размеры клеток и их ядер уменьшаются (см. рис. 3 и 10, в), но в клетках, лежащих в ростральной части проадено-гипофиза, происходит накопление относительно крупных паральдегид-фуксин- и ШИК-положительных гранул. Достоверны различия между самцами и самками в объемах ядер кортикотропных клеток с июня

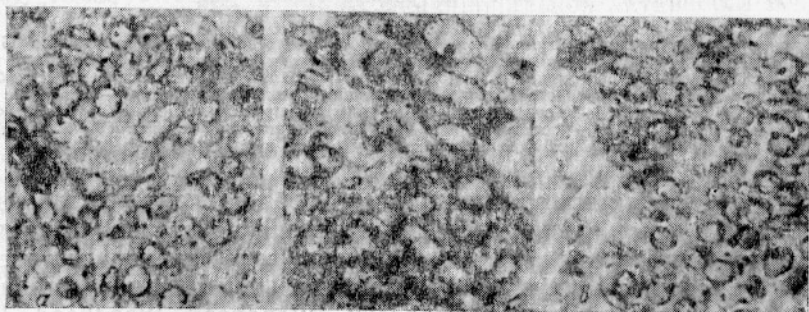


Рис. 10. Кортикотропные клетки гипофиза сайки на разных этапах годового цикла (окраска азан; ув. 800):

а — состояние в период летнего нагула (июнь) у повторно созревающих самок (начало III стадии зрелости): слегка гиперплазированные клетки со слабо хромофильной цитоплазмой; б — состояние в период начала преднерестовой миграции и вителлогенеза (сентябрь) у самок III стадии зрелости: очень крупные гиперплазированные клетки с гипертрофированным ядром; цитоплазма слабо базофильна; в — состояние перед нерестом (январь) у самок IV—V стадии зрелости: клетки с мелкими ядрами и небольшим количеством цитоплазмы.

по ноябрь. Интерренальная ткань, являющаяся органом — мишенью для кортикотропного гормона, очень активна у повторно созревающих самок в начальный период летнего нагула (июнь — июль). Тяжи тесно прилегают друг к другу, состоят из нескольких рядов клеток. Наблюдаются увеличение размеров клеток и гипертрофия ядер и ядрышек. Ядра клеток округлые, размеры их очень варьируют (рис. 11, а). К началу миграции и ускоренного развития половых желез (август — сентябрь) интерренальная ткань у самок и самцов находится в спо-

койном состоянии. Тяжи лежат рыхло. Ядра клеток небольшие, чаще овальные, чем округлые (рис. 11, б). В конце миграции (декабрь — январь), когда рыбы находятся в преднерестовом состоянии, интерренальная ткань активна. Тяжи более плотно прилегают друг к другу, клетки гиперплазированы, ядра округлые, ядрышки гипертрофированы

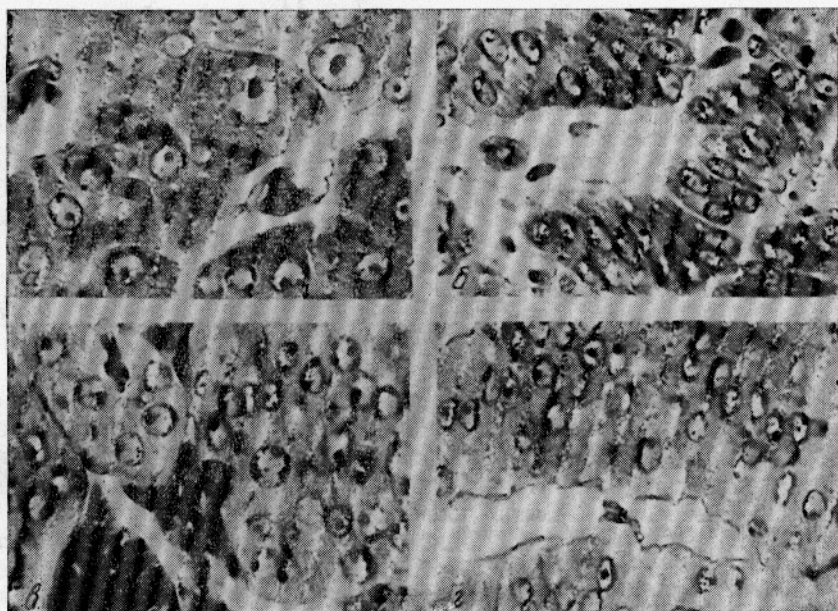


Рис. 11. Интерренальная ткань сайки на разных этапах годового цикла (окраска азан; ув. 800):

а — состояние в период летнего нагула (июнь) у повторно созревающих самок (начало III стадии зрелости): крупные клетки с гипертрофированным ядром и ядрышком; тяжи состоят из нескольких рядов клеток; б — состояние в период начала миграции и вителлогенеза (сентябрь) у самок III стадии зрелости: клетки столбчатые с небольшим овальным ядром; в — состояние перед нерестом (январь) у самок IV—V стадии зрелости: гиперплазированные клетки с гипертрофированным ядром и ядрышком; г — состояние перед нерестом (январь) у самцов IV—V стадии зрелости: клетки и их ядра мельче, чем у самок в тот же период

(рис. 11, в, г). Динамика средних значений объемов ядер интерренальных клеток в разные сезоны года представлена на рис. 12. Различия в объемах ядер между самцами и самками во всех случаях достоверны. Сезонные изменения морфологии интерренальной ткани у сайки похожи на изменения, описанные у трески (Woodhead, Woodhead, 1964) и налима (Межнин, 1975).

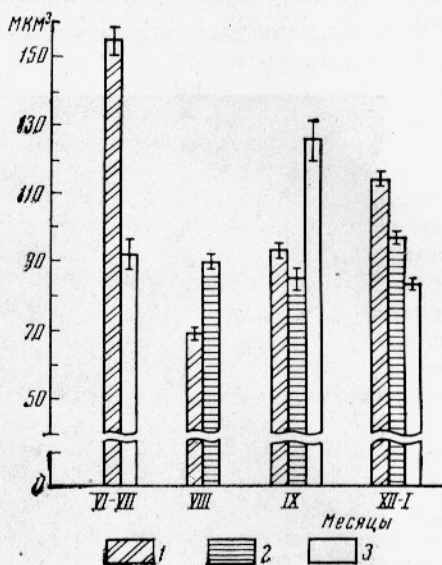
Нами получены также предварительные данные о том, что общее содержание кортикостероидов в плазме крови самцов сайки перед нерестом значительно выше, чем у самок.

Пролактиновые клетки малоактивны с июня по ноябрь. В это время они лежат рыхло, имеют очень удлинённую форму и небольшое количество цитоплазмы. Овальное ядро находится, как правило, в апикальной зоне (рис. 13, а, б). Возрастание активности пролактиновых клеток наблюдается в преднерестовый период (декабрь — январь), когда рыбы заходят в солоноватую воду (10—16‰). Активизация проявляется в гиперплазии, округлении клеток и увеличении объемов ядер (см. рис. 4 и 13, в). Тяжи клеток уплотняются, заметно возрастает объем проаденогипофиза. Эти изменения особенно выражены у самок в период гидратации ооцитов (IV—V стадия зрелости). У таких самок ядра многих пролактиновых клеток становятся поли-

морфными и имеют объем достоверно больший, чем у самок в IV стадии зрелости и самцов IV и IV—V. стадии зрелости. В посленерестовый период часть пролактиновых клеток подвергается дегенерации. Дегенерирующие клетки обычны у повторно созревающих рыб летом, но почти исчезают к ноябрю.

Рис. 12. Динамика средних величин объема ядер клеток интерренальной ткани на протяжении годового цикла:

1 — половозрелые самки; 2 — половозрелые самцы, 3 — старые стерильные особи.



Старые стерильные особи. В дополнение к опубликованным ранее данным (Христофоров, 1975) установлено, что в процессе старения у сайки сухая масса гипофиза возрастает с 0,5—0,6 мг до 1,6—3,0 мг. Изменяются циклы функциональной активности всех типов железистых клеток про- и мезоаденогипофиза.

Гонадотропные клетки превращаются в очень крупные неправильной формы полиморфноядерные дегранулированные клетки, похожие на гонадотропы старых особей других видов рыб (Нопма, Тамуга, 1965; Монсеева, Золотницкий, настоящий сборник; Мурза, настоящий сборник). Такие клетки, по-видимому, на протяжении всего года гиперактивны (Гацко, 1969; Holmes, Ball, 1974). Количество их в гипофизе резко возрастает, возможно, за счет активизации так называемых главных клеток (Монастырская, 1974 и др.). Отмечены проявления сезонной динамики состояния таких гонадотропных клеток, выражающиеся в изменении средних значений объема ядер, степени базофилии и вакуолизации цитоплазмы. Объем ядер возрастает в тот же период, что и у половозрелых рыб, достигая максимума в сентябре, а затем снижается по мере приближения нерестового периода (см. рис. 6). Средние значения объема ядер гонадотропов у стерильных рыб во все сезоны года достоверно выше, чем у половозрелых. Цитоплазма гонадотропных клеток в июне — июле очень слабо базофильна и иногда вакуолизирована, в августе — сентябре чаще хромофобна или даже слабо ацидофильна, возрастает число вакуолизированных и гиалинизированных клеток. В декабре — январе в цитоплазме гонадотропов у части рыб содержится небольшое количество базофильных гранул и обычно не имеется вакуолей.

Тиреотропные клетки у относительно менее старых рыб с нарушением функции половых желез напоминают клетки половозрелых рыб. Они имеют сходную динамику, но менее активны в те же сезоны, чем клетки половозрелых, и не подвергаются столь значительной деграну-

ляции осенью и зимой, что сближает их с тиреотропными клетками неполовозрелых особей. У наиболее старых рыб тиреотропы малочисленны и круглогодично дегранулированы. Щитовидная железа у старых стерильных особей сайки менее активна, чем у половозрелых в те же сезоны и как у старых особей других видов рыб (Woodhead, Ellet, 1966) характеризуется плоским фолликулярным эпителием, дегенерацией части клеток и плотным грубозернистым коллоидом. Средние



Рис. 13. Пролактиновые клетки гипоталамуса сайки на разных этапах годового цикла (окраска азан; ув. 800):

а — состояние в период летнего нагула (июнь) у повторно созревающих самок (начало III стадии зрелости): тяжи рыхлые, обычные дегенерирующие клетки; *б* — состояние в период миграции (ноябрь) у самок с гонадами в III—IV стадии зрелости: тяжи плотные, клетки столбчатые с небольшим количеством пигмента; *в* — состояние перед нерестом (январь) у самок с гонадами IV—V стадии зрелости: гиперплазия клеток, увеличение ядер.

значения объема ядер тиреотропов у стерильных особей в июне — июле достоверно ниже, в сентябре достоверно выше, чем у половозрелых самок и в декабре — январе достоверно ниже, чем у самок IV—V стадии зрелости (см. рис. 2). Различия между стерильными рыбами и половозрелыми самцами в те же периоды недостоверны.

Параллельно с дегрануляцией тиреотропов у многих стерильных особей наблюдается снижение количества и частичная дегрануляция соматотропных клеток, что объясняется, очевидно, нарушением или даже прекращением секреции соматотропина при тиреоидной недостаточности (Herlant, 1964). Средние значения объема ядер соматотропных клеток у стерильных особей сайки в июне — июле достоверно выше, а в декабре — январе достоверно ниже, чем у половозрелых рыб (см. рис. 9). Кортикотропные клетки и их ядра у старых стерильных рыб отличаются большим разнообразием размеров на протяжении всего года. Не наблюдаются характерные для половозрелых рыб гиперплазия и увеличение размеров ядер кортикотропов в августе — ноябре (см. рис. 3). Средние значения объема ядер у старых особей сайки в июне — июле достоверно выше, а с сентября по январь достоверно ниже, чем у половозрелых рыб.

Тяжи пролактиновых клеток у стерильных рыб, особенно наиболее старых, отличаются более плотной компактной структурой. Ядра этих клеток у стерильных особей с июня по сентябрь сравнительно однообразны, чаще имеют более правильную округлую форму, чем у половозрелых, а зимой в декабре — январе, напротив, отличаются значи-

тельным разнообразием размеров, причем имеется много мелких ядер. В зимнее время, когда сайка заходит в солоноватую воду, у стерильных рыб не происходит заметного увеличения размеров пролактинных клеток и средних значений объема их ядер (см. рис. 4).

Наблюдаемые значительные различия в циклах секреторной активности всех типов железистых клеток про- и мезоаденогипофиза у старых стерильных особей сайки и половозрелых рыб подтверждают предположение (Wiles, 1969; Woodhead, 1974a, б) о развитии общей эндокринной дисфункции в организме рыб при старении.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные свидетельствуют о тесной связи между пиками функциональной активности различных тропных клеток гипофиза сайки и определенными фазами жизненного цикла, что рассматривается с точки зрения участия эндокринной системы в приспособлении этого вида к условиям арктических морей. В период летнего нагула, характеризующийся быстрым линейным ростом, у сайки, как и у других видов рыб в морях высоких широт (Федоров, 1971), наиболее активны соматотропные клетки, но умеренно или слабо активны другие типы клеток гипофиза. В августе — сентябре, когда относительная масса печени достигает максимума, снижается интенсивность питания, начинается миграция, ускоряется гаметогенез и, по-видимому, как и у других тресковых (Gokhale, 1957; Кривобок, Токарева, 1972 и др.), прекращается линейный рост, активность соматотропных клеток у сайки снижается, но возрастает активность тиреотропных, гонадотропных и кортикотропных клеток, что свидетельствует об активизации в этот период различных метаболических процессов.

Увеличение функциональной активности тиреотропных клеток и щитовидной железы в период миграции и интенсивного гаметогенеза, аналогичное описанному у трески (Woodhead, Fontaine, 1959; Woodhead, Woodhead, 1964), мы наблюдали не только у половозрелых особей сайки, но также у неполовозрелых и стерильных рыб, хотя и в меньшей степени выраженное. Это дает основание связывать активизацию данной системы желез у сайки преимущественно с миграционной активностью и в меньшей мере с репродуктивным циклом. Обнаруженные различия между самками и самцами сайки в активности тиреотропных клеток позволяют ожидать половых различий в функции щитовидной железы у этого вида, что действительно известно, например у пикиши (Burwash, 1929). Активность кортикотропных клеток возрастает у половозрелых особей сайки к началу миграции и ускорению гаметогенеза. У стерильных рыб пика активности кортикотропных клеток в это время не наблюдается и изменяется цикл активности клеток интерренальной ткани. Изменения в интерренальной ткани при старении описаны и у других видов рыб (Woodhead, Ellett, 1974). Мы полагаем, что повышение кортикотропной активности у половозрелых особей сайки связано с высоким уровнем метаболизма и процессами глюконеогенеза в период гаметогенеза. Выявленные различия в уровнях активности кортикотропных клеток и клеток интерренальной ткани между самцами и самками сайки, вероятно, отражают различия в интенсивности обмена у особей разного пола, известные в период полового созревания у тресковых рыб (Шатуновский, Денисова, 1968; Богоявленская, Вельтищева, 1972; Love, 1970; Woodhead, 1975; и др.). Пролактинные клетки, которые секретируют гормон, участвующий у костистых в осморегуляции, регуляции вторичных половых признаков, нерестового поведения, пигментных реакций, у сайки становятся высокоактивными во время зимних заходов ее в воду пониженной солоно-

сти (10—16‰). Вместе с тем изменение активности нельзя объяснить одним лишь снижением осмолярности среды, поскольку пролактиновые клетки зимой у половозрелых рыб и в особенности у самок в период гидратации ооцитов значительно более активны, чем у ювенальных и стерильных особей. Возможно, что у сайки, как и у других костистых (de Vlaming et al., 1975), пролактиноподобный гормон вовлечен в регуляцию липидного обмена. Введение самкам сайки IV стадии зрелости пролактина млекопитающих (0,5 мг на 50 г массы рыбы) не вызывает созревания гонад, но стимулирует экспансию меланофоров.

Проведенное гистофизиологическое исследование гипофиза сайки показало, что в дистальной доле гипофиза происходят закономерные изменения функциональной активности всех типов железистых клеток и эта динамика активности гипофиза наряду с функцией других эндокринных желез обеспечивает осуществление важнейших видовых адаптаций сайки к условиям жизни в морях высоких широт.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Богоявленская М. П., Вельтищева И. Ф. Некоторые данные о возрастных изменениях в жировом и углеводном обмене трески Балтийского моря. — «Труды ВНИРО», 1972, т. 85, с. 56—62.

Гацко Г. Г. Эндокринная система при старении. Минск. «Наука», 1969. 100 с.
Дрягин П. А. Новые данные о одновременном и порционном икрометании карповых рыб. — В сб.: Природные ресурсы, история и культура Карело-Финской ССР, секция биологических, химических и физико-математических наук, 1949, вып. II, с. 122—133.

Кривобок М. Н., Токарева Г. И. Динамика веса тела и отдельных органов балтийской трески при созревании половых органов. — «Труды ВНИРО», 1972, т. 85, с. 46—55.

Межнин Ф. И. Интерренальная ткань налима *Lota lota* (L.) во время нереста. — «Вопросы ихтиологии», 1975, т. 15, вып. 2(91), с. 311—315.

Моисеева Е. Б., Золотницкий А. П. Характеристика типов клеток аденогипофиза и анализ состояния гонадотропных элементов в течение репродуктивного цикла у черноморской камбалы-калкана (*Scophthalmus macoticus* Pall). В настоящем сборнике, с. 25—32.

Мурза И. Г. Особенности гормональной регуляции созревания карликовых самцов атлантического лосося (*Salmo salar* L.). В настоящем сборнике, с. 60—70.

Монастырская Б. И. Аденогипофиз, 1974. Л., «Наука». 107 с.

Оганесян С. А. Роль гипоталамической нейросекреции и гонадотропной активности гипофиза в осуществлении процессов воспроизводства у тупорылого макруруса. — Тезисы докладов научно-технической конференции молодых специалистов. Калининград, 1975, с. 35—36.

Федоров Е. К. Типы секреторных клеток гипофиза и анализ состояния гонадотропов в связи с уточнением характера икрометания у черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum). — «Архив анатомии, гистологии и эмбриологии», 1971, т. 61, № 10, с. 98—107.

Христофоров О. Л. Изменения в состоянии гонад и гипофиза сайки, (*Boreogadus saida* Lep.), связанные со старением. — «Труды ВНИРО», 1975, с. CXI, с. 160—171.

Христофоров О. Л. Локализация тиреотропных клеток в гипофизе сайки (*Boreogadus saida* Lep.). — В сб. «Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов», 1977, № 21.

Шатуновский М. И., Денисова Л. И. Изменения содержания липидов и глюкозы в сыворотке крови и гликогена в печени наваги и трески Белого моря. — «Научные доклады высшей школы. Биологические науки», 1968, т. 11, с. 46—51.

Ball J. N., Baker B. I. The pituitary gland anatomy and histophysiology. In: "Fish physiology", ed. W. S. Hoar and D. J. Randall. Academic Press N.Y. and London, 1969, v. 11, p. 1—110.

Bargmann W. Über das zwischenhirn-hipophysensystem von fischen. Z. Zellforsch., 1953, Bd 38, p. 275—298.

Burwash, 1929 (цит. по Pickford, Atz, 1957).

Gokhale S. V. Seasonal histological changes in the gonads of the whiting (*Gadus merlangus* L.) and the norway pout (*G. esmarkii* Nilsson). Ind. J. Fisheries., 1957, 4, p. 92—111.

Follenius E. and Dubois M. P. Immunocytologic detection of the pituitary of five species of teleost fishes. The abstracts of VIII th Conference of European comparative Endocrinologists. Bangor, 1975, p. 57.

Herring P. T. A contribution to comparative physiology of the pituitary body. Quart. Journ. Exper. Physiol., 1908, vol. I, p. 261—280.

Herring P. T. Further observations upon the comparative anatomy and physiology of the pituitary body. Exper. Quart. Journ. Physiol., 1913, vol. VI, p. 73—108.

Herlant M. The Cells of the Adenohypophysis and Their Functional Significance. In: "International Review of Cytology". Ed. J. F. Danielli, 1964, v. 17, p. 299—382.

Holmes R. L., Ball J. N. The pituitary gland. A comparative account, Cambridge; At the University Press, 1974, 397 p.

Honma Y., Tamura E. Studies on the japanese chars, the iwana (genus *Salvelinus*). I. Seasonal changes in the endocrine glands of the nikko-iwana, *Salvelinus leucomaenis pluvius* (Hilgendorf). Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1965, v. 31, N 11, p. 867—877.

Lafaurie M., Renee P. Histologie de l'hypophyse de quelque teleosteens. "Bull. Inst. Oceanogr.", 1972, v. 70, N 1414, p. 1—31.

Lederis K. Ultrastructure of the hypothalamo-neurohypophysial system in teleost fishes and isolation of hormone-containing granules from the neurohypophysis of the cod (*Gadus morhua* L.) Z. Zellforsch., 1962, Bd. 58, p. 192—213.

Love R. M. The chemical biology of fishes. Acad. Press, London-New-York, 1970.

Ortman R. A note on the cytology of the pituitary of *Gadus morhua*. Amer. Zool., 1961, I, p. 465—466.

Peter R. E. Hypothalamic control of thyroid gland activity and gonadal activity in the goldfish, *Carassius auratus*. Gen. Comp. Endocrin., 1970, v. 14, p. 334—356.

Pickford G. E., Atz J. W. The physiology of the pituitary gland of fishes. N.Y., Zool. Soc., N.Y., 1957, 613 p.

Schreibman M. P., Leatherland J. F., Mc Keown B. A. Functional Morphology of the Teleost pituitary gland. Amer. Zool., 1973, 13, p. 719—742.

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

Wiles M. Fibrous and Cystic Lesions in the Ovaries of Aged Atlantic Cod (*Gadus morhua*): a Preliminary Report. J. Fish. Res. Bd. Can., 1969, 26, N 12, p. 3242—3246.

Woodhead A. D. Ageing changes in the siamese fighting fish, *Betta splendens*. I. The testis. Experimental Gerontology, 1974a, v. 9, N 2, pp. 75—81. II. The ovary. Experimental Gerontology, 1974 b, v. 9, p. 131—139.

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

Woodhead A. D., Ellett S. Endocrine aspects of ageing in the guppy, *Lebistes reticulatus* (Peters) — I. The thyroid gland. Exp. Gerontol. 1966, v. I, pp. 315—330. II-The interrenal gland. Exp. Gerontol. 1967, v. 2, pp. 159—171.

Woodhead A. D., Fontaine Y. A. Quelques donnees sur les pouvoir thyreotrope de l'hypophyse de la Morue (*Gadus morhua* L.). Bull. Inst. Oceanogr. Monaco., 1959, 56 : (1137), p. 1—6.

Woodhead A. D., Woodhead P. M. J. Seasonal changes in the physiology of the Barents Sea Cod, *Gadus morhua* L., in relation to its environment. I. Endocrine changes particularly affecting migration and maturation. ICNAF, Environmental Symposium Rome, 1964, Contributions No F—6A, p. 691—715.

Woodhead P. M. J. Relationship of pituitary size to body weight in cod, *Gadus morhua*. Gen. Comp. Endocrinol., 1971, v. 16, N 1, p. 160—162.

PECULIARITIES OF THE STRUCTURE AND HISTOPHYSIOLOGY OF THE PITUITARY OF POLAR COD (*BOREOGADUS SAIDA* LEP.) FROM THE BARENTS SEA IN THE ANNUAL CYCLE

O. L. Christoforov

Summary

The general organization and the cell types in different lobes of the pituitary gland of polar cod as well as changes in the functional activity of five types of gland cells of pars distalis of the pituitary in immature, mature and old sterile specimens during the annual and life cycles were studied with application of histophysiological methods. It is assumed that somatotrophic cells of the pituitary are most active during the feeding season in summer; thyreotropic, gonadotropic and corticotrophic cells are most active during the pre-spawning migrations in autumn when gametogenesis is activated; the activity of prolactin cells is the highest in the pre-spawning period in winter. In old sterile specimens the functional state of all types of gland cells of the pars distalis of the pituitary differs greatly from the state of the cells in mature specimens, which seems to indicate certain endocrine disturbances in the polar cod with age.

УДК 597-114 : 597-442

ОСОБЕННОСТИ ГОРМОНАЛЬНОЙ РЕГУЛЯЦИИ СОЗРЕВАНИЯ КАРЛИКОВЫХ САМЦОВ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*SALMO SALAR* L.)

И. Г. Мурза

В популяциях лосося значительно выражена внутривидовая дифференциация: развиваются разные экологические формы, сезонные расы, различающиеся степенью мигрантности, условиями среды обитания на различных этапах жизненного цикла, скоростью созревания — все это способствует наиболее совершенному приспособлению популяции к условиям ареала (Берг, 1935, 1948; Шмидт, 1947; Баранникова, 1975). Особый интерес представляет способность лососей к образованию карликовых самцов, достигающих половой зрелости в реке, без миграции в море в более раннем возрасте и при очень небольших размерах по сравнению с самцами, ведущими проходной образ жизни.

При размножении лососей в естественных водоемах это имеет большое приспособительное значение (Баранникова, 1975). Однако развитие значительной части самцов по пути карликовых, наблюдаемое при заводском воспроизводстве лосося (Европейцева, 1962; Яндовская и др., 1971; Лейзерович, 1973), экономически невыгодно. В связи с необходимостью поиска путей активной регуляции численности лососей большой интерес представляет изучение функциональных механизмов смолтификации и раннего полового созревания и, в частности, роли в этих процессах гипоталамо-гипофизарной системы, функциональная пластичность которой лежит в основе внутривидовой адаптивной радиации у лососевых (Гербильский, 1965; Баранникова, 1975).

В литературе имеются немногочисленные данные об изменениях морфологии гипофиза в процессе роста и развития лососевых рыб (Woodman, 1939, Oliveureau, 1954; Honma, Tamura, 1965; Nagahama, 1973). Известно, что у лосося, жизненный цикл которого включает смолтификацию, в этот период возрастает функциональная активность тиреотропных, соматотропных, кортикотропных клеток и изменяется активность пролактиновых клеток аденогипофиза (Fontaine et al., 1952, Oliveureau, 1954; Oliveureau, Ball, 1969, Баранникова, 1975 и др.), а у особей, развивающихся по пути карликовых самцов, особенно активными становятся гонадотропные элементы (Oliveureau, 1954) и гипофиз-адrenalовая система (Oliveureau, 1975). Подробных данных об особенностях цитологии гипофиза и латерального ядра у карликовых самцов лосося в литературе нам не встретилось. В то же время известно, что и нейрогормоны латерального ядра участвуют в регуляции гонадотропной функции гипофиза.

В настоящей работе предпринято цитологическое изучение гипофиза, латерального ядра гипоталамуса и половых желез у карликовых самцов семги и балтийского лосося различного возраста в сравнении с состоянием этих органов у неполовозрелых самцов — пестряток и серебринок того же возраста, а также у самцов тинды (grils). Особое внимание уделено состоянию гонадотропных клеток гипофиза, изменению их морфологии и размера ядер.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в июне — июле 1975 г. на реке Порья, в августе 1974 г. на реке Лувеньга (Кольский полуостров) и в октябре 1974 г. на Невском рыбоводном заводе. Данные о длине и массе тела исследованных рыб приведены в таблице. Всего изучены гипофизы и гонады 33 особей. Гипофиз с мозгом фиксировали в жидкости Буэна—Холланда, гонады в жидкости Буэна. Материал обрабатывали по обычной гистологической методике. Срезы гипофиза окрашивали трихромным методом по Клевеланд—Вольфу, азаном по Гейденгайну и паральдегидфуксином по Гомори—Габу. Срезы семенников окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну. У каждой из исследованных рыб измеряли большой и малый диаметры ядра 50 гонадотропных клеток аденогипофиза и 100 клеток латерального ядра гипоталамуса и затем вычисляли средние для группы рыб объемы ядер.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Состояние семенников. Состояние гонад у карликовых самцов лосося в различные сезоны года рассмотрено в ряде работ (Jones, 1940, Jones, Orton, 1940; Нусенбаум, 1953, Европейцева, 1960, 1962, Лейзерович, Мурза 1976; Мурза, Христофоров, 1976).

Средние значения объема ядер гонадотропных клеток гипофиза и ядер клеток латерального ядра гипоталамуса у различных групп самцов *Salmo salar* L.

Группы самцов	Сезон	Возраст	Масса тела, г	Длина тела, см	Средний коэффициент зрелости, %	Стадия зрелости	Средний объем ядер, мкм ³	
							гонадотропных клеток гипофиза**	клеток латерального ядра гипоталамуса
Карликовые	Октябрь	0+	9,8	9,5	4,70	III—IV	152,9±8,78	—
			0,5—12,7* 11,1	9,5—10,3 9,9	0,05	Попытка сперматогенеза	103,4±3,10	—
	Июнь—июль	2+	11,7—21,8 17,2	10,3—14,1 11,5	1,20	III	106,3±4,29	—
		3+	16,0—32,0 22,6	11,5—14,5 12,9	1,00	II повтор.	143,9±2,20	396,8±11,90
	Август	4+, 5+, 7+	25,4—48,0 35,6	13,3—16,8 15,0	1,02	II повтор., II—III	167,2±2,93	607,0±21,06
		2+ и 3+	13,8—32,0 25,6	11,6—14,0 16,0	9,60	IV	100,6±2,54	578,2±21,45
Тинда	Июль	3+, 1+	1250—1700 1500	47,0—54,5 50,2	1,30	III	218,5±7,40	2792,4±93,60
Пестрятки	Июнь—Июль	2+ и 3+	10,4—19,8 13,2	10,1—12,5 11,9	0,01—0,02	I	—	251,6±9,90
Серебрянки	Июнь—Июль	3+ и 4+	17,5—22,6 13,3	13,0—14,3 13,5	0,01—0,02	I	—	567,5±21,80

* В числителе приведены экстремальные, в знаменателе средние значения величин.

** Достоверность различий между сравниваемыми группами приводится в тексте.

Нами установлено, что в июне — июле семенники неполовозрелых пестряток и серебрянок в возрасте 2+ и 3+ находились в I стадии зрелости (рис. 1). Коэффициент зрелости составлял 0,01—0,02%.

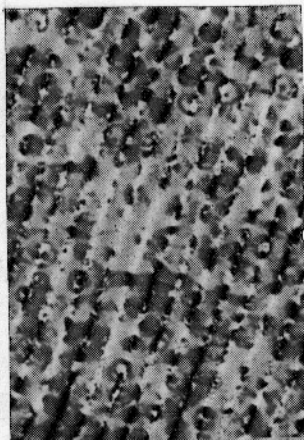


Рис. 1. Семенник неполовозрелого самца-пестрятки. Представлены только сперматогонии ранних генераций (возраст 2+; р. Порья; июнь 1975 г.; окраска железным гематоксилином по Гейденгайну; ув. 400).

Состояние половых желез у карликовых самцов разного возраста в этот период различалось. У впервые созревающих карликовых самцов в возрасте 2+ семенники достигли III стадии зрелости (рис. 2). Средний коэффициент зрелости составлял 1,2%. Повторно созревающие карликовые самцы в возрасте от 3+ до 7+ в тот же сезон имели гонады II, II—III стадии зрелости. О повторности созревания можно было судить по наличию значительных просветов в ампулах, остаточной спермы в просвете ампул или выводных протоках (рис. 3) и утолщенной наружной оболочке. Среднее значение коэффициента зрелости у этих самцов достоверно ниже ($K_{зр} = 1,02\%$), чем у впервые созревающих в этот же период.

Семенники тинды в июне — июле находились на III стадии зрелости, как и у впервые созревающих карликовых самцов, имели сходный с ними средний коэффициент зрелости 1,3%.

В августе половые железы карликовых самцов в возрасте 2+ и 3+ находились в IV стадии зрелости (рис. 4). Средний коэффициент зрелости 9,6%. В октябре у некоторых самцов, исследованных на Невском рыбоводном заводе в возрасте 6 месяцев, созревание гонад носило характер «попытки сперматогенеза» (Мурза, 1976), тогда как у других самцов того же возраста семенники достигли IV стадии зрелости ($K_{зр} = 4,7\%$).

Состояние гипофиза. Гипофиз неполовозрелых самцов пестряток на сагиттальных срезах имеет форму полумесяца. Железа вытянута в назо-каудальном направлении так, что доли расположены последовательно. Мезоаденогипофиз лежит в виде узкого слоя клеток между про- и метааденогипофизом. Железистая паренхима мезоаденогипофиза компактная, представлена небольшим количеством соматотропных (ацидофильных) и тиреотропных (слабобазофильных) клеток в дорзальной и центральной зонах этого отдела, а в вентральной зоне — клетками неправильной формы и различной величины с почти хромофобной цитоплазмой.

Гипофиз неполовозрелых самцов-серебрянок имеет такую же форму, как и у пестряток, но мезоаденогипофиз серебрянок отличается значительно большими относительными размерами, повышенной митотической активностью клеток. Заметно больше, чем у пе-

стряток количество соматотропных клеток (рис. 5) и базофилия цитоплазмы тиреотропных клеток. Вентральная зона мезоаденогипофиза, как и у пестряток, представлена хромофобными элементами.

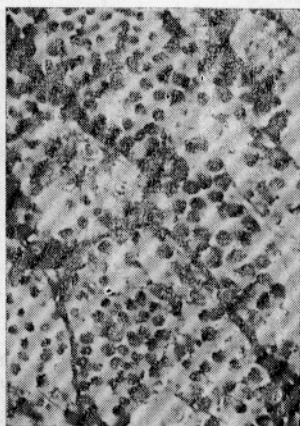


Рис. 2. Семенник впервые созревающего карликового самца начала III стадии зрелости. Преобладают цисты со сперматотцитами (возраст 2+; р. Порья; июнь 1975 г.; окраска железным гематоксилином по Гейденгайну; ув. 400).

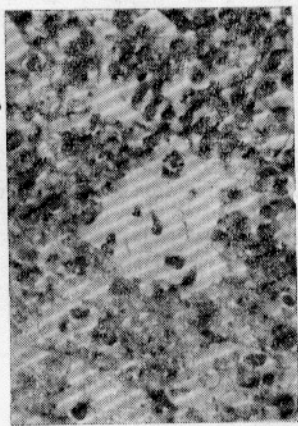


Рис. 3. Семенник повторно созревающего карликового самца во II стадии зрелости. Цисты со сперматогониями ранних генераций. Наблюдаются просветы в ампулах, содержащие остатки резорбирующихся клеток (возраст 3+; р. Порья; июнь 1975 г.; окраска железным гематоксилином по Гейденгайну; ув. 400).

Гипофиз карликовых самцов в возрасте от 0+ до 3+ лет (рис. 6) не отличается по форме от гипофиза неполовозрелых самцов. Однако у карликовых самцов старших возрастных групп от 4+ до

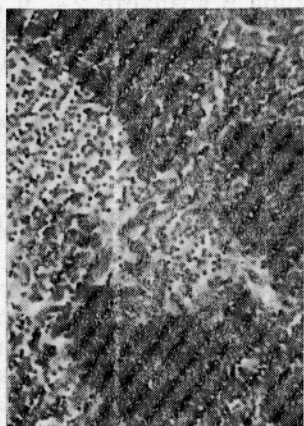


Рис. 4. Семенник карликового самца IV стадии зрелости. Цисты со сперматозоидами и сперматидами (возраст 3+; р. Лувеньга; август 1974 г.; окраска железным гематоксилином по Гейденгайну; ув. 400).

7+ лет он становится более высоким по дорзо-вентральной оси и приобретает на сагиттальных срезах треугольную форму (рис. 7), приближаясь в этом отношении к гипофизу крупных половозрелых особей. Мезоаденогипофиз у карликовых самцов по относительным раз-

мерам занимает промежуточное положение между мезоаденогипофизом неполовозрелых пестряток и серебрянок. Соматотропные клетки, как и у неполовозрелых пестряток, относительно немногочисленны; тиреотропные клетки плохо выражены, за исключением тиреотропов

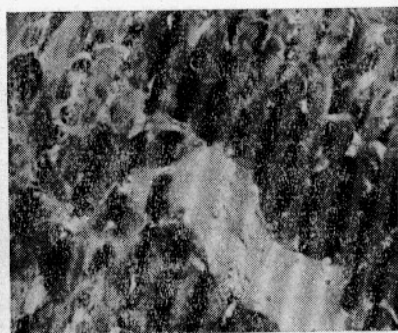


Рис. 5. Участок мезоаденогипофиза серебрянки. Характерно большое количество соматотропных клеток (возраст 3+; р. Порья; июнь 1975 г.; окраска по Клевеланд-Вольфу; ув. 1000).

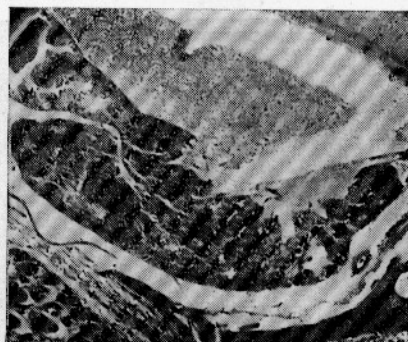


Рис. 6. Сагиттальный срез через гипофиз впервые созревающего карликового самца. Форма железы такая же, как у неполовозрелой молоди, железа вытянута в нозо-каудальном направлении; про-, мезо- и метааденогипофиз располагаются последовательно (возраст 3+; р. Порья; июнь, 1975 г.; окраска по Клевеланд-Вольфу; ув. 60).

карликовых самцов наиболее старшего возраста. Отличительная особенность мезоаденогипофиза карликовых самцов — наличие в центральной и вентральной зонах этого отдела активных (базофильных) гонадотропных клеток. У карликовых самцов, созревших в возрасте 6 месяцев, в форме «попытки сперматогенеза» наблюдались лишь единичные каплевидные клетки с овальным ядром в центре и слабобазофильной гомогенной цитоплазмой. В мезоаденогипофизе карликового самца того же возраста (6 месяцев) с семенниками IV стадии зрелости гонадотропные клетки были более многочисленными, и средний объем их ядра был достоверно выше ($t=5,5$; $P<0,001$), чем у самцов, созревающих в форме «попытки сперматогенеза» (см. таблицу).

В мезоаденогипофизе впервые созревающих карликовых самцов в возрасте 2+ в июне — июле наблюдались лежащие поодиночке и небольшими группами относительно крупные гиперплазированные гонадотропные клетки округлой или овальной формы с округлым или овальным ядром, расположенным в центре клетки, и слабобазофильной гомогенной цитоплазмой (рис. 8), иногда наблюдалась слабая краевая вакуолизация цитоплазмы. Средний объем ядра гонадотропов у этой группы рыб достоверно выше ($t=9,6$; $P<0,001$), чем у исследованных карликовых самцов в возрасте 0+, созревающих в форме «попытки сперматогенеза».

Гонадотропные клетки повторносозревающих карликовых самцов в возрасте 3+ в июне — июле по количеству и морфологическим признакам не отличались существенно от клеток впервые созревающих самцов в возрасте 2+ в тот же период, но средний объем ядра у них был достоверно меньше ($t=4,5$; $P<0,001$). Различия, по-видимому, обусловлены незавершенностью восстановительных процессов в организме этой группы рыб после нереста.

Отличительной особенностью мезоаденогипофиза повторносозревающих карликовых самцов является рыхлость железистой паренхимы в вентральной зоне и присутствие здесь отдельных дегенерирующих клеток с пикнотическими ядрами. Подобные картины наблюдаются в гипофизах и других лососевых рыб после нереста (Нопта, Тамуга

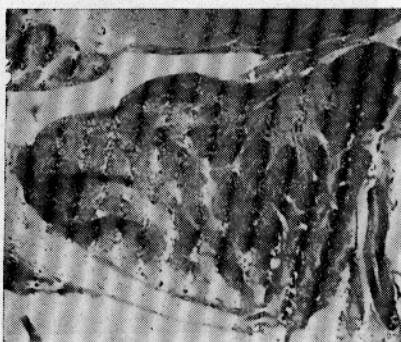


Рис. 7. Сагиттальный срез через гипофиз карликового самца. Железа приближается по форме к гипофизу крупных половозрелых лососей (возраст 7+; р. Порья; июнь 1975 г.; окраска по Клевеланд—Вольфу; ув. 60).



Рис. 8. Гонадотропные клетки гипофиза впервые созревающего карликового самца III стадии зрелости (возраст 3+; р. Порья; июнь 1975 г.; окраска по Клевеланд—Вольфу; ув. 1000).

1965; и др.) и, очевидно, могут служить одним из показателей повторности созревания. В мезоаденогипофизе карликовых самцов старших возрастных групп (4+÷7+) в июне — июле гонадотропные клетки имели те же морфологические признаки, но были крупнее и многочисленнее; средний объем их ядер достоверно больше ($t=28$; $P<0,01$ и $t=6,4$; $P<0,001$), чем у карликовых самцов в возрасте 2+ и 3+ в тот же сезон.

В гипофизе карликового самца в возрасте 7+ гонадотропные клетки были особенно крупными и многочисленными; они отличались неправильной формой, смещенным к периферии ядром, различной степенью базофилии цитоплазмы, наличием в цитоплазме многих клеток вакуолей, содержащих грубозернистую базофильную или оранжефильную субстанцию (рис. 9). Гонадотропные клетки этого самца напоминали видоизмененные гонадотропы, описанные в гипофизе старых особей ряда видов рыб (Нопта, Тамуга, 1965, Христофоров, 1975). В гипофизе этого самца встречались «скопления ядер», почти лишенных цитоплазмы, а цитоплазма соматотропных клеток слабее, чем у остальных рыб, воспринимала кислые красители.

Гипофиз тинды характеризуется типичным для крупных половозрелых особей (Конрадт, 1949, Баранникова 1965, 1975 и др.) взаимным расположением долей, но менее вытянут по дорзо-вентральной оси. У исследованных особей в июне — июле гонадотропные клетки составляют основную массу железистой паренхимы центральной и вентральной зон мезоаденогипофиза, лежат в тяжах полисадно вдоль корней нейрогипофиза. Гонадотропные клетки крупнее, чем у карликовых самцов, имеющих ту же стадию зрелости, вытянутые, каплевидной формы с округлым или овальным ядром, расположенным обычно в центре клетки и гомогенной, слабобазофильной цитоплазмой (рис. 10). Средний объем ядер гонадотропных клеток у тинды достоверно выше, чем у всех изученных групп карликовых самцов ($P<0,001$).

В августе у карликовых самцов в возрасте 2+—3+ гонадотропные клетки имели неправильную форму, округлое, овальное или полиморфное ядро и небольшое количество цитоплазмы, заполненной грубозернистыми базофильными секреторными гранулами. В отдельных клетках наблюдались признаки начавшейся дегрануляции. Средний объем ядер гонадотропных клеток достоверно ниже, чем у карликовых самцов того же возраста в июне — июле ($P < 0,001$).

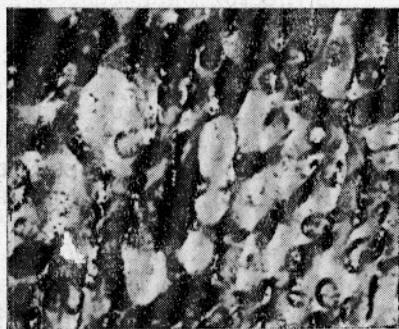


Рис. 9. Гонадотропные клетки гипофиза карликового самца II стадии зрелости. Характерно наличие увеличенных гонадотропов с вакуолизированной цитоплазмой и смещенным к периферии клеткой ядром (возраст 7+; р. Порья; июнь 1975 г.; окраска по Клевеланд-Вольфу; ув. 1000).

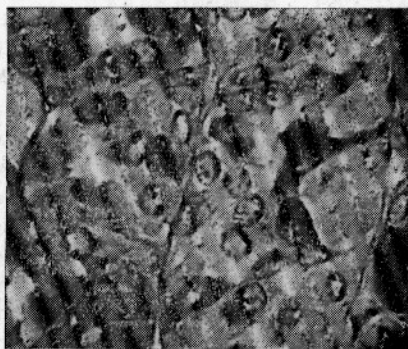


Рис. 10. Гонадотропные клетки гипофиза тинды III стадии зрелости. Гонадотропы по морфологии такие же, как у карликовых самцов, но более крупные и многочисленные (возраст 3+, 1+; р. Лувеньга; август 1975 г.; окраска по Клевеланд-Вольфу; ув. 1000).

Состояние латерального ядра. Многие исследователи предполагают участие крупных нейросекреторных клеток латерального ядра гипоталамуса, лежащих в стенках воронки, в регуляции гонадотропной функции гипофиза у костистых путем выработки гонадотропин-освобождающего фактора. Такие предположения основываются на наличии контактов между аксонами клеток латерального ядра и гонадотропными клетками, на тесной корреляции между цитологическими признаками секреторной активности клеток латерального ядра и репродуктивным циклом, а также на экспериментальных данных о регрессии гонад и гонадотропных клеток в ответ на стереотаксически нанесенные повреждения определенных зон латерального ядра. В связи с этими данными, детально рассмотренными в ряде обзоров (Поленов, 1968; Peter, 1973; Holmes, Ball, 1974; de Vlaming, 1974 и др.), представляло интерес изучение морфологических особенностей клеток латерального ядра у карликовых самцов лосося в сравнении с клетками латерального ядра неполовозрелых самцов (пестряток и серебрянок) и у тинды, тем более, что в ряде работ (Olivegeau, 1954; Баранникова, 1961; и др.) отмечаются различия в состоянии латерального ядра у неполовозрелых пестряток, серебрянок и крупных мигрирующих лососей.

Наши наблюдения показали, что в латеральном ядре лосося можно выделить две группы крупных нейросекреторных клеток. Одна из групп находится в росто-вентральной части ядра у поверхности гипоталамуса, несколько впереди от гипофиза и представлена небольшим количеством лежащих в один-два ряда угловатых по форме клеток со значительным количеством ацидофильной цитоплазмы, большим круглым или овальным ядром и аксонами, ориентированными в ноздорзальном направлении. Вторая группа клеток находится над гипо-

физарным стеблем в стенках воронки и представлена клетками с крупными округлыми, овальными или неправильной формы ядрами и очень малым количеством слабоацидофильной цитоплазмы, лежащими поодиночке и небольшими группами среди скопления мелких нервных клеток. Именно клетки второго типа у изученных групп рыб различаются по морфологическим признакам. У пестряток клетки с крупным ядром овальной или неправильной формы малочисленнее, чем у серебрянок и карликовых самцов. У тинды клетки этой группы значительно крупнее, чем у карликовых самцов, пестряток и серебрянок, и отличаются значительным полиморфизмом ядер. Средний объем ядер клеток у пестряток достоверно меньше, чем у серебрянок ($t=13,0$; $P<0,001$) и карликовых самцов ($t=10,0$; $P<0,001$) (см. таблицу). В июне—июле объем ядер клеток латерального ядра у карликовых самцов в возрасте 4+—7+ достоверно больше ($t=8,0$; $P<0,001$), чем у карликовых самцов в возрасте 3+, а у серебрянок в этот же сезон объем ядер достоверно больше ($t=6,0$; $P<0,001$), чем у карликовых в возрасте 3+, но не отличается достоверно ($t=1,3$; $P<0,05$) от объема ядер у карликовых самцов в возрасте 4+—7+. В августе объем ядер у карликовых самцов в возрасте 2+, 3+ достоверно больше ($t=7,3$; $P<0,001$), чем у карликовых самцов того же возраста в июне—июле, но не отличается достоверно от объема ядер у серебрянок ($t=0,04$; $P>0,05$) и карликовых самцов старшего возраста ($t=1,0$; $P>0,05$) в июне—июле.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты изучения гипоталамо-гипофизарной системы и половых желез молоди лосося помогают понять некоторые стороны функционального механизма формирования карликовых самцов молоди лосося и подойти к вопросу о регуляции их численности на заводах, повысить эффективность рыбоводных мероприятий. Поиски методов направленной регуляции численности карликовых самцов являются актуальной задачей на современном этапе развития лососеводства, когда формирование большинства популяций лососей происходит в основном за счет заводского воспроизводства.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранникова И. А. Функциональная морфология гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы у лососевых на разных этапах жизненного цикла. — «ДАН СССР», 1961, т. 136, № 3, с. 730—734.
- Баранникова И. А. Экологическая гистофизиология эндокринных желез у рыб. — «Архив анатомии, гистологии и эмбриологии», 1965, т. 48, № 1, с. 3—18.
- Баранникова И. А. Функциональные основы миграций рыб. Л. «Наука», 1975. 210 с.
- Гербельский Н. Л. Сложные формы поведения как элемент видовых адаптаций. — В сб.: «Сложные формы поведения». М.—Л. «Наука», 1965, с. 5—9.
- Европейцева Н. В. Соотношение процесса раннего развития гонад и перехода в покатное состояние у самцов балтийского лосося (*Salmo salar* L.) в прудовых условиях. — «Зоологический журнал», 1960, т. 39, вып. 5, с. 777—781.
- Европейцева Н. В. Сравнительный анализ процесса десмолификации у молоди разных экологических форм атлантического лосося. — «Ученые записки ЛГУ», 1962, № 311, вып. 48, с. 46—73.
- Лейзерович Х. А. Биологические особенности молоди атлантического лосося при выращивании в бассейнах до покатного состояния. Автореферат кандидатской диссертации. Л., 1973. 17 с.
- Лейзерович Х. А., Мурза И. Г. Гаметогенез у заводской молоди атлантического лосося при разных условиях содержания. — «Известия ГосНИОРХа», 1976, т. 112, с. 113—117.
- Мурза И. Г. Исследование развития семенников сеголеток невского лосося, выращиваемых при различных температурных режимах. — «Известия ГосНИОРХа», 1976, т. 112, с. 113—117.

Мурза И. Г., Христофоров О. Л. Некоторые особенности формирования карликовых самцов у лосося *Salmo salar* L. Материалы совещания по лососевидным рыбам. Л., 1976, с. 81—82.

Нусенбаум Л. М. Исследование покатной молоди семги. — «Рыбное хозяйство», 1953, № 9, с. 21—25.

Поленов А. Л. Гипоталамическая нейросекретия. Л., «Наука», 1968, с. 158.

Христофоров О. Л. Изменения в состоянии гонад и гипофиза сайки, *Boreogadus saida* Ier., связанные со старением, — «Труды ВНИРО», 1975, т. CXI, с. 160—171.

Яндовская Н. И., Лейзерович Х. А., Казаков Р. В. Результаты опытов по ускорению развития и роста молоди невского лосося. Материалы 16-й конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Петрозаводск, 1971, с. 218—219.

Ball J. N. Prolactin (fish prolactin or paralactin) and growth hormone. In: "Fish physiology" (ed. W. S. Hoar and D. J. Randall), 1969, v. III, p. 207—240. N.Y., and London. Academic Press.

Mc Bride J. R., van Overbeeke A. P. Cytological changes in the Pituitary Gland of the Adult Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) after gonadectomy. J. Fish. Res. Bd. Can., 1969, v. 26, N 5, p. 1147—1156.

Fontaine M., Leloup J., Olivereau M. La fonction thyroïdienne du jeune Saumon, *Salmo salar* L. (parr et smolt) et son intervention possible dans la migration d'avalaison. Archs, Sci. physiol., 1952, 6, p. 8—104.

Higgs D. A., Donaldson E. M., Dye H. M., McBride J. R. A preliminary investigation of the Effect of Bovine Growth Hormone on Growth and Muscle Composition of Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*). Gen. comp. Endocrinol., 1975, 27, p. 240—253.

Hoar W. S. Smolt transformation: evolution, behavior, and physiology. J. Fish. Res. Board Can., 1976, 33, p. 1234—1252.

Holmes R. L., Ball J. N. The pituitary gland. A comparative account, Cambridge, At the University Press, 1974, p. 397.

Honma Y., Tamura E. Studies on the Japanese chars (the Iwana genus *Salvelinus*). Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1965, v. 31, N 11, p. 867—887.

Idler D. R. Hormones in the life of the Atlantic salmon. Proc. of the Int. Symposium on the Atlantic Salmon, New Brunswick, 1973, p. 43—53.

Jalabert B., R. Billard and B. Chevassus. Preliminary experiments on sex control in trout: production of sterile fishes and simultaneous self-fertilizable hermaphrodites. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 1975, 15 (I), p. 19—28.

Jones J. W. Histological changes in the testis in the sexual cycle of male salmon parr (*Salmo salar* L. juv). Proc. Roy. Soc. B., 1940, v. 128, N 853, p. 499—510.

Jones J. W. and Orton J. The paedogenetic male cycle in *Salmo salar* L. Proc. Roy. soc., 1940. B. v. 128, N 583, p. 485—499.

Komourdjian M. P., R. L. Saunders and J. C. Fenwick. The effect of porcine somatotropin on growth, and survival in seawater of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. Can. J. Zool., 1976, v. 54, p. 531—535.

Nagahama Y. Histo-physiological studies on the pituitary gland of some teleost fishes, with special reference to the classification of hormone-producing cells in the adenohypophysis. Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 1973. XXI, 1, 2—64.

Olivereau M. Hypophyse et glande thyroïde chez les poissons. Etude histophysiologique de quelques correlations endocriniennes en particulier chez *Salmo salar* L. Ann. Just oceanogr. Monaco, 1954, 29, p. 93—296.

Oliverreau M. Cytophysiologie 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. Histophysiologie de l'Axe Hypophyso-Corticosurrenalien chez le saumon de l'Atlantique (Cycle en Eau Douce, Vie Thallassique 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 tuberis 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-

70

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; Schreibman, Holtzman, 1975). У *Gillichthys mirabilis* пролактиновые 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 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, содержавшейся 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 В 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 способны 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 Na^+ жабрами, уменьшает абсорбцию воды кишечником рыб, влияет на функцию почек, усиливая фильтрацию воды, и на мочевой пузырь, уменьшая абсорбцию воды и усиливая поглощение Na^+ . Ины-

ми словами, пролактин действует преимущественно на проницаемость мембран для воды и на удержание ионов 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 (*Boreogadus 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 (Özkan, 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, Oliverau, 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 (Oliverau, 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 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, CXI, ч. I, с. 76—85.
- Баранникова И. А., Дубровская Н. С. О локализации эритрозофильных клеток в гипофизе хрящевых ганоидов 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, CXI, 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 Mittelmeerrfische. *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., Oliverreau 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.

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

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

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

Öztan N. The fine structure of the adenohypophysis of *Zoarcas 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.

Senreibman 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 GUIDENSTÄDTI* *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

гипофиза осетра (Hansen, Hansen, 1975). В роstralной зоне дистальной доли гипофиза молоди бестера (гибрид белуга $\times$ стерлядь) с помощью гистологических методов также были выявлены эритрозинофильные клетки (Домагала, 1976). У других видов осетровых эритрозинофильные клетки гипофиза не изучались.

Многие виды осетровых ведут проходной образ жизни, совершая несколько раз в течение жизненного цикла миграции из морей в реки и обратно. В связи с этим большой интерес представляло изучение состояния эритрозинофильных клеток осетровых разных видов на различных этапах их сложного жизненного цикла.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Были изучены осетр, севрюга, белуга и стерлядь волгокаспийской популяции. Основной материал, характеризующий состояние гипофиза на различных этапах цикла, получен по осетру. Изучено состояние эритрозинофильных клеток гипофиза озимых, яровых ходовых и отнерестившихся осетров на различных этапах миграции (от дельты Волги до Волгограда) и в разные сезоны, а также во время нереста (май), зимовки под плотиной Волгоградской ГЭС и в период нагула рыб в Северном Каспии при солености — 2—5‰ (июнь — июль).

Гипофизы фиксировались в смеси Гелли и Буэн—Холланд. Срезы окрашивались по Клевеленд-Вольфу и Эрлану. Для суждения о функциональном состоянии эритрозинофильных клеток, кроме описания их состояния, использовалась кариометрия; у каждой рыбы измерялись большой и малый диаметры 100 ядер с последующей статистической обработкой материала.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Локализация эритрозинофильных клеток в гипофизе осетровых различных видов. У всех изученных видов осетровых (осетр, севрюга, белуга, стерлядь) эритрозинофильные клетки локализованы в роstralной зоне дистальной доли. По структуре гипофиз хрящевых ганеоидов значительно отличается от гипофиза костистых. Однако в гипофизе костистых пролактинсекретирующие клетки располагаются также в роstralной зоне дистальной доли (проаденогипофиз), т. е. в области гомологичной роstralной зоне дистальной доли гипофиза осетровых.

Эритрозинофильные клетки совместно с кортикотропами, тиреотропами и хромофобными клетками располагаются в эпителиальных тяжах, которые на срезах, выполненных в сагитальном направлении, имеют вид фолликулов или розеток с просветом в центральном участке. Эритрозинофильные клетки, лежащие обычно группами, локализованы в большинстве случаев по периферии эпителиальных тяжей, вблизи соединительной ткани (рис. 1). Ядро этих клеток, как правило, овальной формы с одним — тремя (чаще одним) ядрышками. В большинстве случаев клетки имеют удлинённую форму, располагаясь от соединительнотканной прослойки, разделяющей тяжи, в сторону центральных участков тяжей. Встречаются также клетки полигональной формы. Удлиненные эритрозинофильные клетки в гипофизе осетра достигают длины 20 мкм по длинной оси.

Изменения состояния эритрозинофильных клеток в ходе жизненного цикла осетра. У осетров, пойманных в весенне-летний период в Северном Каспии, эритрозинофильные клетки находятся в малоактивном состоянии. Границы между клетками, как правило, не выявляются, цитоплазма окрашена слабо, грануляция не выражена. Ядра сравнительно небольшие.

У осетров, пойманных весной вскоре после захода в реку из моря, эритрозинофильные клетки находятся в более активном функциональном состоянии (рис. 2). Размеры клеток и ядер в это время больше, чем в морской период, границы между клетками у части рыб выражены; окраска цитоплазмы более интенсивная, в некоторых клетках обнаруживаются грануляции. Эти изменения в период захода в прес-

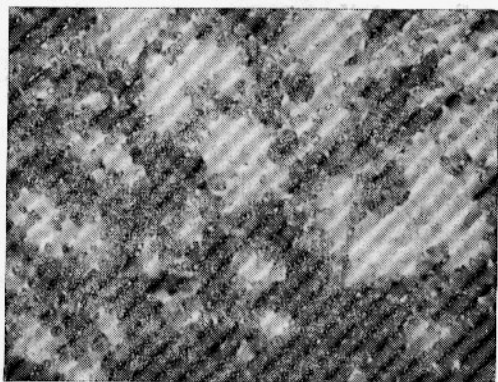


Рис. 1. Ростральная зона дистальной доли гипофиза самки озимого осетра (май, дельта Волги). Эритрозинофильные клетки (темные) лежат по периферии тяжей. Фиксация Буэн—Холланд, окраска по Клевеланд-Вольфу (ув. 200).

ную воду характерны для осетров, относящихся к различным биологическим группам, имеющим гонады в разном состоянии. У озимых осетров с половыми железами в III стадии зрелости ядра эритрозинофильных клеток несколько меньших размеров, чем у позднего ярового осетра, мигрирующего в реку и имеющего гонады в IV стадии зрелости.

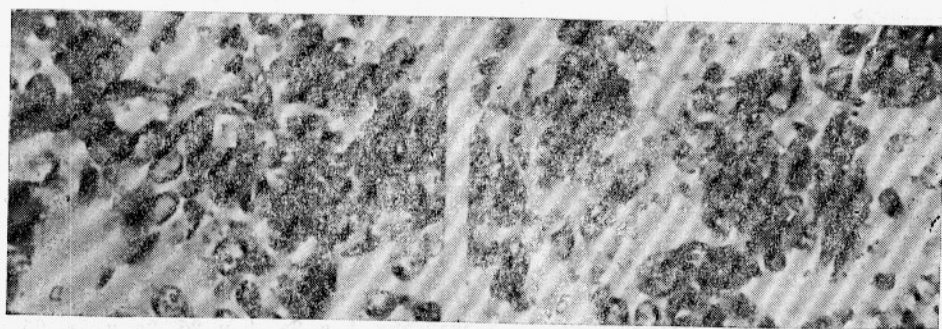


Рис. 2. Ростральная зона дистальной доли гипофиза осетра: а — послеродовой (весна, дельта Волги); б — озимый (осень, дельта Волги). Фиксация и окраска те же, что на рис. 1 (ув. 800).

сти (или в состоянии близком к IV стадии зрелости). У осетров, поднявшихся вверх по течению Волги (250 км от устья, тоня Мужичья) в весенне-летний период, размеры ядер эритрозинофильных клеток несколько меньше, чем вскоре после захода в реку из моря (см. таблицу).

Значительная активация эритрозинофильных клеток происходит у осетров в период размножения на нерестилищах. Клетки и их ядра увеличены, границы между клетками хорошо выражены, цитоплазма характеризуется интенсивной окраской (рис. 3). В области ростральной зоны дистальной доли гипофиза обнаруживаются большие полости, кровеносные сосуды расширены. Весьма обычны картины накопления секреторного материала в базальных участках эритрозинофильных клеток, направленных к соединительной ткани, разделяющей тяжи, в

**Объем ядер эритрозинофильных клеток гипофиза осетра на разных этапах
жизненного цикла, мкм³**

Место и месяц вылова	Вариант	Стадия зрелости гонад и биологичес- кая группа	Самцы	Число особей	Самки	Число особей
Северный Каспий; июнь, июль	1	II III	171,5±1,73 174,6±1,95	5 5	171,3±1,45	8
Низовья Волги, лицевая тonya, май, июнь	2a	III—IV озимый	216,9±2,20	5	188,7±2,76	3
	2б	IV поздний яровой	220,5±3,30	3	220,4±2,38	5
Дельта Волги, 250 км от устья; май, июнь	3a	III—IV озимый	170,5±1,34	11	171,7±1,64	9
	3б	IV поздний яровой	202,3±3,67	3		
		VI—V	190,0±3,00	3		
Нерестилища	4	IV—V	222,8±4,03	2		
		V	188,5±4,53	1	206,7±3,22	2
		V—VI	189,0±3,66	3		
		VI	262,3±6,30	1	207,5±3,56	2
Низовья Волги, лицевая тonya; август, сентябрь	5	IV озимый	177,9±2,01	5	168,2±2,21	5
		II	168,3±1,58	7	164,9±2,42	3
Дельта Волги, 250 км от устья; август, сентябрь	6	IV озимый	139,2±1,76	5	134,0±1,34	62
		VI—II	128,2±1,36	5	134,1±1,76	2
Под плотиной Волго- градской ГЭС; январь	7	IV озимый	216,4±1,98	8	240,0±1,85	6

Примечание. Различия между вариантами 1 и 2a, 1 и 2б, 2a и 3a, 2б и 3б, 3a и 4, 2a и 5, 3a и 6 достоверны ($P < 0,001$); различия между 3б и 4 не достоверны ($P > 0,05$).

которой лежат кровеносные сосуды. Это свидетельствует об интенсивном выведении секрета эритрозинофильных клеток в период размножения.

Осенью у озимых осетров, заходящих в реку, эти клетки несколько менее активны, чем в весенний период (см. таблицу), однако, так же как и весной у рыб в начале речной миграции имеются различия в их состоянии.

В зимний период у озимых осетров под Волгоградской плотиной, находившихся в пресной воде не менее 4—5 месяцев, эритрозинофильные клетки характеризуются повышенной функциональной активностью, ядра значительно увеличены по сравнению с их размерами в осенний период (см. таблицу).

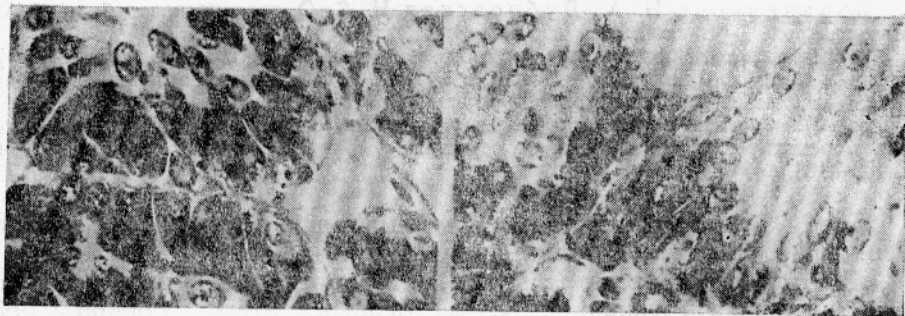


Рис. 3. Роstralная зона дистальной доли гипофиза осетра:

а — с нерестилиц. Эритрозинофильные клетки (темные) крупные с четкими границами, *б* — из моря. Эритрозинофильные клетки мелкие, границы клеток не выражены. Фиксация и окраска те же, что на рис. 1 (ув. 800).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, для хрящевых ганоидов, так же как ранее для костистых, установлены закономерные изменения эритрозинофильных клеток в зависимости от осмолярности среды. Наиболее низка функциональная активность эритрозинофильных клеток у осетра в море в условиях солоноватой воды. Увеличение активности этих клеток наблюдается при заходе рыб в реку из моря, причем эти изменения не зависят от зрелости гонад. Однотипные изменения наблюдались у рыб с половыми железами в III и в IV стадиях зрелости, при миграции в весенний и в летний периоды. Высокая функциональная активность эритрозинофильных клеток имела место при длительном пребывании рыб в пресной воде в условиях приплутинного участка зимой.

Повышение функциональной активности эритрозинофильных клеток гипофиза осетров наблюдается также в период их размножения. Эти данные весьма интересны в связи с функциональной ролью гормона, вырабатываемого эритрозинофильными клетками.

Доказано влияние пролактиноподобного гормона на осморегуляцию у костистых, в частности на поддержание гомеостаза в пресной воде (Ball, 1969a; Ensor, Ball, 1972 и др.). Установлено, что пролактинсекретирующие клетки гипофиза у ряда костистых активируются в период размножения (Моисеева, 1975; Pavlović, Pantić, 1975); роль пролактина в репродукции у костистых рыб весьма значительна (Ball, 1969б). Сопоставляя эти данные с результатами, полученными нами на осетровых, можно прийти к заключению, что эритрозинофильные клетки гипофиза хрящевых ганоидов вырабатывают пролактиноподобный гормон, участвующий в осморегуляции и в гормональной регуляции репродуктивного поведения рыб.

Изучение функций пролактиноподобного гормона у осетровых весьма актуально в связи с развитием морской аквакультуры и усовершенствованием методов гормональной регуляции репродуктивного цикла осетровых, а также в связи с повышением солености южных морей: этот гормон необходим для приспособления организма к изменяющейся осмолярности среды.

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 пролактиноподобном гормоне гипофиза рыб. — В настоящем сборнике.

Домагала Й. Локализация клеток, связанных с различными тропными функциями в гипофизе молоди бестера (*Huso huso* L. x *Acipenser ruthenus* L. *Chondrostei*). — Архив анатомии, гистологии, эбриологии, 1976, 70, с. 64—68.

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

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

Ball J. N. Prolactin (Fish prolactin or paralactin) and growth hormone. In: *Fish Physiology*, v. 2, *Academ. Press.*, London, 1969b, p. 207—241.

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

Hansen R. 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.

Leatherland J. F., McKeown B. A. Effect of ambient salinity on prolactin and growth hormone secretion on kokanee Salmon smolts (*Oncorhynchus nerka*). *J. Comp. Physiol.*, 1974, 89, p. 215—226.

McKeown B. A., van Overbeek 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.

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

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

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

ON LOCALIZATION OF ERYTHROSINOPHILIC CELLS IN THE PITUITARY OF CHONDROSTEI AND THEIR CHANGES IN THE LIFE CYCLE OF STURGEON (*ACIPENSER GULDENSTADTI* BRANDT)

I. A. Barannikova, N. S. Dubrovskaya

Summary

In sturgeon, giant sturgeon, stellate sturgeon and sterlet the erythrosinophilic cells are localized in the rostral pars distalis of the pituitary. The study of functional changes in the cells at different stages of the life cycle of sturgeon has indicated activation of the cells at the time of migration from sea to river in fresh water and during spawning. Erythrosinophilic cells of the pituitary of *Chondrostei* are assumed to secrete a prolactin-like hormone needed for osmoregulation and reproduction.

ГИСТОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПРИМЕНЕНИЯ ПОВТОРНЫХ И ОДНОКРАТНЫХ ГИПОФИЗАРНЫХ ИНЪЕКЦИЙ В ОСЕТРОВОДСТВЕ

И. А. Баранникова

Несмотря на широкое применение метода гипофизарных инъекций, исследований по анализу изменений, наступающих в организме рыб после введения препарата гипофиза, немного.

У осетровых изучены процессы созревания половых клеток *in vivo* и *in vitro* под воздействием гонадотропинов (Фалеева, 1953; Казанский, 1954; Детлаф, 1960, Гончаров, 1971).

При гипофизарных инъекциях используется суспензия целых ацетонированных гипофизов осетровых, которые кроме гонадотропина содержат комплекс других гормонов и нейрогормонов. В опытах на севрюге было установлено, что после гипофизарной инъекции наблюдается гиперфункция щитовидной железы в результате ее стимуляции вводимым тиреотропным гормоном гипофиза (Иванова, 1954). Предполагается, что введение при гипофизарной инъекции содержащихся в нейрогипофизе нейрогормонов может привести к ухудшению получаемых результатов (Гарлов, 1972).

Большой интерес представляет анализ состояния гипоталамо-гипофизарной системы, аденогипофиза и ряда периферических эндокринных желез при созревании осетровых после гипофизарной инъекции в сравнении с их состоянием при естественном размножении.

На основании гистофизиологического анализа гипофиза осетра и севрюги при размножении в естественных условиях было показано, что в этот период происходят интенсивная секреция и разрушение гонадотропных клеток, образование «потоков» секрета, выводимого из железы. Содержание гонадотропного гормона в гипофизе резко снижается в этот период (Баранникова, 1949). В дальнейшем было установлено, что при естественном размножении у осетровых происходит также активация других типов клеток аденогипофиза, ряда периферических эндокринных желез и гипоталамо-гипофизарной системы (Баранникова, данный сборник).

Состояние системы взаимосвязанных органов, участвующей в регуляции функции половых желез у рыб, при гипофизарных инъекциях у осетровых почти не изучено. Остается невыясненным вопрос о том, вовлекается ли гипофиз реципиента в процесс созревания после гипофизарной инъекции, или созревание происходит только за счет введенного гормона. Гистологический анализ гипофиза самок осетра, созревших без гормональных воздействий в условиях бассейнов с циркуляцией воды и после гипофизарных инъекций показал, что в первом случае наблюдается бурное выведение базофильного секрета из железы, а во втором железистая паренхима дистальной доли находится в малоактивном состоянии и картин выведения секрета не наблюдается (Зайцев, 1959). Однако на костистых (вьюн) было показано, что после гипофизарной инъекции происходит истощение зоны базофильных клеток мезоаденогипофиза в результате их вовлечения в процесс секреции (Казанский, 1949). На основании гистологического анализа гипофиза и гонад белого амура и толстолобика можно предположить, что после гипофизарной инъекции происходит торможение выведения гонадотропного гормона, и созревание наступает под влиянием введенного гонадотропина (Статова, 1974).

В связи с увеличивающимися масштабами применения гипофизарных инъекций в рыбоводстве необходим глубокий всесторонний анализ физиологических изменений, происходящих в организме рыб после этих воздействий. Это особенно актуально для осетровых, так как в ряде бассейнов значительная часть популяций этих рыб воспроизводится путем разведения на заводах. Кроме того, в настоящее время в связи с изменениями условий обитания этих рыб состояние производителей, мигрирующих в реки, в частности состояние их половых желез, значительно изменено. Это привело к необходимости совершенствования методики гормональных воздействий в осетроводстве наряду с разработкой других звеньев биотехники.

Для улучшения результатов применения гипофизарных инъекций при использовании производителей осетровых, находящихся в угнетенном состоянии, было предложено применять предварительное введение трийодтиронина (Детлаф, Давидова, 1974). Большое значение имеет правильное дозирование препарата гипофиза при инъекциях на осетровых разных видов (Боев, Артюхин, настоящий сборник).

Для рационализации сезонного графика работы осетроводных заводов предложено использовать комбинированное воздействие экологических факторов (температура) и гормональных препаратов (Казанский, 1962, 1975).

При необходимости получения зрелых половых клеток у осетровых, ооциты которых еще не полностью поляризованы, было предложено использовать «градуальные» инъекции с введением при первой инъекции $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$ общей дозировки (Казанский, 1957, 1962). Повторное введение гормонального препарата при работе с осетровыми часто используется в рыбоводстве при разведении белуги, осетра, стерляди (Вернидуб, 1952; Персов, 1957 и др.). Хорошие результаты были получены при применении дробных гипофизарных инъекций на севрюге, находившейся в угнетенном состоянии (Баранникова, Буренин, 1971; Баранникова, 1975).

В связи с необходимостью совершенствования биотехники гормональных воздействий в осетроводстве было выполнено гистофизиологическое изучение гипоталамо-гипофизарной системы, гипофиза, щитовидной железы, интерренальной ткани и гонад при повторных и одновременных гипофизарных инъекциях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опыты были проведены в условиях рыбоводных заводов (на Кубани и на Волге). Основной материал получен по кубанской севрюге. Фиксация материала для гистологического анализа проводилась в жидкостях Буэна и Буэна—Холланда. Срезы гипофиза окрашивались азаном по Гейденгайну, паральдегид-фуксином с докраской азан по Гейденгайну; щитовидная железа и интерренальная ткань окрашивались азаном по Гейденгайну. При изучении гонадотропных клеток гипофиза и интерренальной ткани выполнена кариометрия с последующей статистической обработкой данных. Гонадотропная активность ацетонированных гипофизов определялась путем тестирования на самках выюна с гонадами в IV стадии зрелости в зимний период при температуре 17°C и выражалась во выюновых единицах (В. Е.).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Применение различных схем гормонального воздействия для стимуляции созревания самок севрюги. Большая часть опытов была выполнена на Темрюкском рыбоводном заводе на Кубани. Состояние

половых желез севриги, мигрирующей в Кубань в мае, характеризуется различной степенью зрелости в связи с растянутостью периода нереста данной популяции, поэтому после вылова из реки производители содержались 2—4 недели в садках завода. Резервация лишь частично проходила при температурах несколько ниже нерестовых, часть времени производители содержались при нерестовых температурах, в результате чего к началу опытов общее состояние производителей ухудшилось, самки неудовлетворительно реагировали на однократную гипофизарную инъекцию (доза 30—40 мг препарата ацетонированного гипофиза на самку; активность 3,3 В. Е. в 1 мг), применяемую в производственных условиях. В связи с этим были проверены различные варианты гормонального воздействия для улучшения рыбоводных результатов. Применение схемы двукратного введения гормонального препарата с дозировкой при первой инъекции $\frac{1}{3}$, $\frac{1}{4}$ обычно используемой при инъекции дозы, как это было предложено ранее (Казанский, 1962), не дало удовлетворительных результатов.

Наиболее высокие показатели в течение нескольких сезонов были получены нами при введении с первой инъекцией 5 мг, со второй — 25—30 мг ацетонированного гипофиза при интервале между инъекциями 5—7 ч. Общая дозировка была такой же, как при однократной инъекции, а не была увеличена, как предлагалось ранее.

Продолжительность созревания после повторных инъекций составляла 18—22 ч (в зависимости от температуры), если началом процесса созревания считать первую инъекцию. В одновременно выполненных опытах с единовременной инъекцией и с одинаковой общей дозировкой продолжительность созревания была близкой, хотя у части рыб время созревания затягивалось. Это свидетельствует о том, что процесс созревания начинается после первой инъекции в результате введения очень небольшого количества гормонального препарата — $\frac{1}{7}$ общей дозировки (5 мг ацетонированного гипофиза). Икра у самок была взята щупом перед первой и второй инъекциями. Исходное состояние ооцитов, как показал гистологический анализ, у разных самок было неодинаковым. У некоторых рыб поляризация еще не была завершена (рис. 1); после первой инъекции наблюдалось перемещение ядра к оболочкам анимального полюса (рис. 2). Аналогичные картины описаны в опытах на дунайской севриге при введении с первой инъекцией значительно большего количества ацетонированного гипофиза — $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$ общей дозы 50 мг (10 мг) (Казанский, 1962). У других севриг, половые железы которых к началу опыта были более зрелыми и поляризация ооцитов была завершена, первая инъекция вызывает дальнейшее перемещение ядра к оболочкам, происходит растворение ядрышек. После повторного введения гормонального препарата самки созревают очень дружно, в то время как после однократных инъекций продолжительность созревания у разных рыб варьирует значительно, что свидетельствует об угнетенном состоянии производителей (Гинзбург, Детлаф, 1969). Повторные гипофизарные инъекции позволяют получить хорошие результаты не только в тех случаях, когда поляризация ооцитов еще не полностью завершена, но и при общем угнетенном состоянии производителей.

Результаты применения повторных гипофизарных инъекций в производственных условиях на Темрюкском осетроводном заводе приведены в табл. 1 и 2. Применение предложенной схемы повторного введения гормонального препарата позволило получить более высокие показатели как по созреванию, так и по рыбоводному использованию самок, чем при однократных инъекциях. Однако в тех случаях, когда в яичниках севриги начались дегенеративные изменения (тотальная атрезия яйцевых фолликулов) в результате длительного содержания

при нерестовых температурах или в связи с неблагоприятными условиями обитания на морских пастбищах, применение повторных гипофизарных инъекций не может дать положительных результатов.

Опыты по использованию повторных гипофизарных инъекций были проведены также на Волге, куда мигрируют производители севрюги с различной степенью зрелости половых желез. Применение повторных

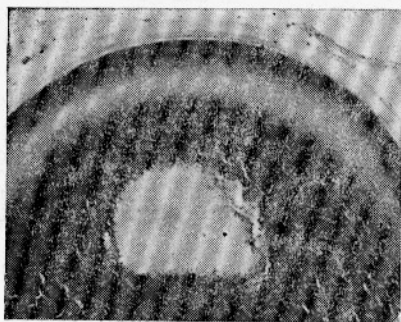


Рис. 1. Исходное состояние ооцитов у самки севрюги до инъекции. Ядро располагается сравнительно далеко от оболочек, поляризация не завершена (Темрюкский завод; Кубань; июнь; фиксация Буэн, окраска азаном по Гейденгайну; ув. 150).

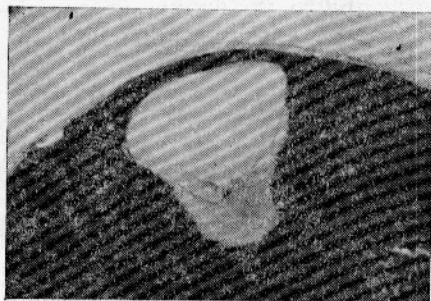


Рис. 2. Ооцит из яичника той же самки через 6 ч после первой инъекции (введено 5 мг препарата ацетонированного гипофиза). Ядро переместилось к оболочкам, поляризация ооцита завершена (ув. 105).

инъекций дало хорошие результаты на всех этапах рыбоводного процесса (по данным А. Е. Андропова). Хорошие результаты по применению дробных гипофизарных инъекций были получены Е. Н. Артюхиным при разведении позднего ярового осетра на Волге. Повторное вве-

Таблица 1

Результаты созревания самок севрюги при однократной и повторных гипофизарных инъекциях при температуре 20,3°С

Показатели	Однократная инъекция (35 мг) $n=7$	Повторные инъекции (5 мг+30 мг) $n=7$
Продолжительность созревания от первой инъекции, ч	19 (18—25)	20 (19—21)
Созревание, %	87	87
Выход личинок, % от развивающейся икры	67,6	83
Рыбоводное использование самок, %	41	86

Таблица 2

Сравнительные результаты применения повторных и однократных гипофизарных инъекций на самках севрюги в производственных условиях

Варианты гормонального воздействия	Число инъекцированных самок, шт.	Созревание, %	Рыбоводное использование самок, %	Количество развивающейся икры на стадии желточной пробки, %
Повторные инъекции (5 мг+30 мг)	52	90	71	75
Однократная инъекция (35 мг)	46	74	60	66

ление препарата гипофиза успешно используется при разведении ряда костистых. Благодаря применению мелких инъекций была решена проблема получения зрелых половых клеток у белого амура и толстолобиков (Конрадт, 1961). Повторные инъекции используются при разведении сазана и карпа (Конрадт, Сахаров, 1966; Леманова, 1974; Леманова, Сакун, 1975). Мелкие гипофизарные инъекции были предложены также для разведения донского судака (Путина и др., 1970; Савельева, Федорова, 1973).

Состояние гипоталамо-гипофизарной системы, аденогипофиза и ряда периферических эндокринных желез у самок осетровых после однократных и повторных гипофизарных инъекций. Гипоталамо-гипофизарная система у большинства изученных самок осетров и севрюг находилась в состоянии повышенной активности (из 22 рыб лишь у трех не было четких признаков активации системы). Наблюдается большое количество нейросекреторного вещества в отростках клеток преоптического ядра, по ходу преоптикогипофизарного тракта и в передней контактной области. Проксимальные участки корней нейрогипофиза в большинстве случаев опустошены; в дистальных отделах у разных особей содержится различное количество нейросекрета. Кровеносные сосуды расширены.

Гипофиз самок севрюги, созревших после гипофизарной инъекции, по данным гистологического анализа мало отличается от гипофиза контрольных рыб. Состояние гипофиза неодинаково у разных самок, что очевидно определяется продолжительностью их содержания в садках завода до инъекции и степенью зрелости половых желез.

У самок севрюги, положительно реагировавших на гипофизарную инъекцию, в вентральной зоне дистальной доли имеется большое количество базофильных (гонадотропных) клеток; ядра во многих случаях полиморфны, наиболее часто встречаются бобовидные или гантелевидные ядра. Цитоплазма содержит гранулы, в ряде случаев вакуолизирована; идут процессы образования интерцеллюлярных скоплений секрета. У других особей в дистальной доле протекают более интенсивные процессы секреции с образованием отдельных очагов расплавления ткани; в железе появляются щели.

Сравнивая состояние дистальной доли гипофиза севрюг, созревших после однократной и повторных гипофизарных инъекций, можно отметить уменьшение размеров гонадотропных клеток и появление большого количества резко полиморфных ядер у самок после повторного введения препарата. У самок, созревших после однократной инъекции и контрольных, не было различий в размерах клеток и в степени полиморфизма ядер. У контрольных рыб с гонадами в IV стадии зрелости в остальном, судя по морфологическим критериям оценки, состояние дистальной доли гипофиза сходное. У ряда особей, очевидно близких к переходу в нерестное состояние, наблюдались картины «расплавления» железистой паренхимы вентральной зоны дистальной доли.

Несмотря на отсутствие четких морфологических различий в состоянии дистальной доли этих рыб, оказалось, что реакция гонадотропных клеток гипофиза севрюги на гипофизарную инъекцию выражается в увеличении размеров их ядер, особенно после двукратной инъекции (табл. 3).

При тестировании на выюнах гипофизов самок севрюги, созревших после единовременных гипофизарных инъекций, их гонадотропная активность оказалась несколько ниже (2 В. Е. в 1 мг), чем гипофизов интактных самок с гонадами в IV стадии зрелости (3,33 В. Е. в 1 мг). Эти данные свидетельствуют о том, что при созревании после гипофи-

Таблица 3

Объем ядер гонадотропных клеток гипофиза севрюги после однократных и повторных гипофизарных инъекций, мкм³

Вариант опыта	$M \pm m$	Сравнение с контролем		
		t	P	n
Контроль	118±3,1			2
Однократная инъекция	147±2,5	7,3	<0,001	4
Повторная инъекция	153,5±2,6	8,3	<0,001	6

зарной инъекции происходит незначительное выведение гонадотропина из гипофиза реципиента во всяком случае при исходном состоянии самок севрюги, имевшем место в данном опыте.

Щитовидная железа у большей части изученных самок находилась в состоянии гиперфункции. Тиреоидный эпителий высокий, цитоплазма вакуолизирована, в апикальных участках клеток встречаются грубые гранулы и глыбки секрета; интрафолликулярный коллоид почти полностью выведен. У ряда рыб щитовидная железа характеризуется наличием сравнительно крупных фолликулов, содержащих коллоид, однако в отдельных участках и у этих самок проявляется усиленная секреция. Это, очевидно, объясняется различиями в исходном состоянии щитовидной железы у разных особей.

Интерренальная ткань самок севрюги реагирует на гипофизарную инъекцию выведением части липоидных включений и изменением объема ядра и величины клеток (табл. 4). Наиболее существенные отличия при сравнении с контрольными рыбами наблюдались у самок, созревших после однократной гипофизарной инъекции. Эта железа у севрюг, созревших после двукратной инъекции, значительно меньше отличалась от железы контрольной рыбы.

Таблица 4

Оценка функционального состояния интерренальной ткани самок севрюги при однократном и повторном введениях препарата гипофиза осетровых

Вариант гормонального воздействия	n	Диаметр ядер клеток интерренальной ткани, мкм	Число ядер клеток на стандартную площадь надпочечника
I. Контроль	4	6,27±0,026	36,58±0,78
II. Однократная инъекция	6	6,45±0,33	21,77±0,53
III. Повторная инъекция	6	6,32±0,26	32,30±0,78

Примечание. Сравнение по диаметру ядер I и II — $t=4,5$ — различия достоверны ($P<0,01$); I и III — $t=1,43$ — различия недостоверны. Сравнения по числу ядер на площадь I и II — $t=15,3$ — различия достоверны ($P<0,001$); I и III — $t=3,8$; $P=0,05$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По физиологическому состоянию самки осетра и севрюги, созревшие после гипофизарной инъекции, отличались от рыб с гонадами в IV стадии зрелости, выловленных в реке или содержавшихся в течение нескольких суток в садках рыбоводного завода. У самок, созревших после гипофизарной инъекции, наблюдается активизация гипоталамо-гипофизарной системы. Снижение содержания нейросекрета в корнях нейрогипофиза после гипофизарной инъекции при заводском разведении наблюдали также у стерляди (Алтуфьев и др., 1976).

При введении экзогенного гонадотропина происходят изменения в гипофизе реципиента, что выражается в увеличении объема ядер гонадотропных клеток, уменьшении размеров клеток и в некотором снижении гонадотропной активности гипофиза.

Представляет интерес более выраженная реакция гонадотропных клеток у севрюг, созревших после двукратной инъекции, чем у севрюг, созревших после однократного введения гормонального препарата. Это явление можно объяснить более длительной стимуляцией гонадотропных клеток гипофиза, а также торможением выведения гонадотропного гормона. Увеличение размеров гонадотропных клеток и их ядер происходит также в начальный период атрезии яйцевых фолликулов у осетровых, что, как предполагалось, связано с торможением выведения гонадотропного гормона (Баранникова, 1975). После повторной гипофизарной инъекции гонадотропные клетки несколько уменьшаются в размерах, однако их ядра увеличены, что свидетельствует об интенсивном процессе секреции. Для дальнейшего изучения этих вопросов требуется дополнительный анализ с использованием биохимических методов определения гормонов в крови.

Предлагаемая схема двукратного введения гормонального препарата позволяет получить хорошие результаты в тех случаях, когда поларизация ооцитов еще не полностью произошла к моменту инъекции, а также при угнетенном состоянии производителей, когда половые железы находятся на грани повреждения. Это объясняется, очевидно, необходимостью в таких случаях более длительного воздействия экзогенного гонадотропина для осуществления нормального процесса созревания половых клеток с необходимой последовательностью прохождения всех его фаз.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Баранникова И. А. Концентрация гонадотропного гормона в гипофизе самцов и самок севрюги на разных этапах полового цикла. — «ДАН СССР», 1959, т. 68, № 6, с. 117—120.

Баранникова И. А. Особенности гормональной регуляции функции половых желез и размножения у рыб. — «Онтогенез», 1975, т. 6, № 1, с. 3—10.

Баранникова И. А. Гормональная регуляция размножения у осетровых. — В настоящем сборнике.

Баранникова И. А., Буренин О. К. Опыт применения дробных гипофизарных инъекций при разведении кубанской севрюги. — «Материалы объединенной научной сессии ЦНИОРХ и АзНИИРХ». Астрахань, 1971, с. 9—11.

Боев А. А., Артюхин Е. Н. Нахождение оптимальных доз тестированного препарата ацетонированных гипофизов для стимуляции созревания производителей осетра на Нижней Волге. — В настоящем сборнике.

Влияние дробных инъекций суспензии гипофиза на созревание половых продуктов самок судака. — «Вопросы ихтиологии», 1970, т. 10, № 6, с. 991—1004. Авт.: Е. П. Путина, Л. С. Федорова, Э. А. Савельева, А. Л. Аракелова.

Гарлов П. Е. О регуляторном влиянии гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы осетровых на эндокринные железы и перспективы использования этого явления в рыбоводстве. — «Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ». Астрахань, 1972, с. 39—40.

Гинзбург А. С., Детлаф Т. А. Развитие осетровых рыб. Созревание яиц, оплодотворение и эмбриогенез. М., «Наука», 1969, 134 с.

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

Детлаф Т. А., Давыдова С. И. Влияние триодтироина на созревание ооцитов севрюги после действия низких температур и резервации самок. — «Онтогенез», 1974, т. 5, № 5, с. 454—462.

Зайцев А. В. О состоянии гипофиза самок осетра (*Acipenser guldenstädti persicus* Borodin) при гипофизарной инъекции. — «ДАН СССР», 1959, т. 127, № 2, с. 465—468.

Иванова А. Д. Тиреотропный эффект при гипофизарной инъекции на осетровых. — «ДАН СССР», 1954, т. ХСІХ, № 2, с. 333—336.

Казанский Б. Н. — Особенности функции яичника и гипофиза у рыб с порционным икрометанием. — «Труды лаборатории основ рыбоводства», 1949, т. 2, с. 64—120.

Казанский Б. Н. Ядерные изменения в ооцитах осетра при переходе организма в нерестовое состояние после гипофизарных инъекций. — «ДАН СССР», 1954, т. 98, № 6, с. 1045—1047.

Казанский Б. Н. Рационализация курийского осетроводства на основе анализа внутривидовых биологических групп. — «Ученые записки ЛГУ. Серия биологических наук», 1957, вып. 44, № 228, с. 33—53.

Казанский Б. Н. Экспериментальный анализ сезонности размножения осетровых Волги в связи с явлением внутривидовой биологической дифференциации. — «Ученые записки ЛГУ. Серия биологических наук», 1962, № 311, вып. 48, с. 19—45.

Казанский Б. Н. Закономерности гаметогенеза и экологическая пластичность размножения рыб. — В кн.: Экологическая пластичность половых циклов и размножения рыб. Л., Изд. ЛГУ, 1975, с. 3—32.

Конрадт А. Г. Предпосылки разведения растительноядных рыб в прудовых хозяйствах Советского Союза. — Научно-технический бюллетень ГосНИОРХ, 1961, № 13—14, с. 53—57.

Конрадт А. Г., Сахаров А. М. Заводской способ получения личинок промысловых рыб. — «Известия ГосНИОРХ», 1966, т. 61, с. 193—208.

Леманова Н. А. Результаты производственной проверки разных схем введения гонадотропного материала при стимуляции созревания карпа. — «Известия ГосНИОРХ», 1974, т. 88, с. 148—159.

Леманова Н. А., Сакун О. Ф. Методическое пособие по гормональной стимуляции производителей карпа при раннем получении личинок. Л., Изд. ГосНИОРХ, 1975, с. 23.

Персов Г. М. Методика работы с производителями стерляди. — «Ученые записки ЛГУ. Серия биологических наук», 1957, № 228, вып. 44, с. 72—86.

Предварительные данные по функциональному состоянию нейрогипофиза стерляди в условиях заводского воспроизводства. — «Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ» Гудьев, 1976, с. 105—107. Авт.: Ю. В. Алтуфьев, А. Л. Поленов, В. З. Трусов, Л. Ф. Львов.

Савельева Э. А., Федорова Л. С. Влияние гипофизарной стимуляции развития ооцитов на морфологические и метаболические процессы зародышей судака *Lucioperca lucioperca* (L.). — «Вопросы ихтиологии», 1973, т. 13, вып. 6(83), с. 1024—1035.

Статова М. П. Состояние аденогипофиза растительноядных рыб до и после гипофизарных инъекций. — «Вопросы ихтиологии», 1974, т. 14, вып. 2(85), с. 273—283.

Фалеева Т. И. Цитоморфологические данные о процессах созревания и оплодотворения яйцеклетки осетра и севрюги. — «ДАН СССР», 1953, т. 91, № 4, с. 161—163.

Detlaff T. A. The ovulation and activation of oocytes in Acipenseridae fishes in vitro.— Symp. Germ. Cell. Deve. Tavier, 1960.

HISTOPHYSIOLOGICAL BASIS OF APPLICATION OF RECURRENT AND SINGLE PITUITARY INJECTIONS IN STURGEON CULTURE

I. A. Barannikova

Summary

The results of application of recurrent and single pituitary injections aimed at maturation of sexual cells in stellate sturgeon are compared. When the polarization of oocytes is not completed or females are in a depressed state a recurrent schedule of hormonal injections provides satisfactory results. Better indices of maturation of females are obtained when the first dose equal to 1/7 of the whole dosage is injected 5—7 hours before the second dose. The data concerning the changes in the hypothalamo-hypophysial system, adeno-hypophysis thyroid and interrenal of fishes, maturing after hypophysis injections or at natural spawning are compared.

НАХОЖДЕНИЕ ОПТИМАЛЬНЫХ ДОЗ ТЕСТИРОВАННОГО ПРЕПАРАТА АЦЕТОНИРОВАННЫХ ГИПОФИЗОВ ДЛЯ СТИМУЛЯЦИИ СОЗРЕВАНИЯ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ОСЕТРА НА НИЖНЕЙ ВОЛГЕ

А. А. Боев, Е. Н. Артюхин

Метод гипофизарных инъекций, разработанный Н. Л. Гербильским и его сотрудниками в 1938—1939 гг., является основой заводского способа разведения рыб. Для получения зрелых половых клеток инъецируют рыб с гонадами в завершенной IV стадии зрелости водной суспензией препарата ацетонированных гипофизов, содержащей гонадотропный гормон (или гормоны). Количество гормона в гипофизах рыб-доноров может варьировать в очень широких пределах (Гербильский, 1940, 1941, 1947; Казанский, Нусенбаум, 1947; Казанский, 1949; Баранникова, 1949; Mester Cristian, 1945; Фалеева, 1968 и др.). При гипофизарных инъекциях рыбам-реципиентам наряду с гонадотропным гормоном вводят также многие другие гормоны и нейрогормоны гипофиза, очевидно, непосредственно не участвующие в процессах созревания и овуляции. Известно, что повышенные дозы препарата гипофиза могут препятствовать созреванию, приводить к снижению жизнестойкости инкубируемой икры и выращиваемой молоди (Гербильский, 1966; Скорниченко, 1969; Попова, 1969; Баранникова, 1975; Баранникова и др., 1975).

На осетровых рыбозаводах в настоящее время при гипофизарных инъекциях, как правило, применяют весовые дозы препарата из расчета на одну особь (самца или самку) или каждый килограмм массы производителя. Для самок осетра весовые дозы препарата составляют обычно 70—40 мг*, для самок белуги 2,3—2,9 мг препарата гипофизов на каждый килограмм массы рыбы, или 250—500 и более мг на одну самку; доза для севрюги составляет 40—25 мг на самку (Драбкина, 1969; Кочнев, 1969; Мещеряков, 1969; Скорниченко, 1969). Естественно, что существующая биотехника гормональной стимуляции созревания производителей осетровых рыб требует достаточно строгого биологического обоснования.

В 1970 г. в Астрахани при Севкаспрыбводе была организована лаборатория, в которой осуществляются заготовка препарата ацетонированных гипофизов рыб и его тестирование.

Препарат тестируют на самцах озерной лягушки (*Rana ridibunda*), гонадотропную активность различных партий его выражают в лягушачьих единицах (л. е.) (Алпатов, Строганов, 1950; Попова, 1951; Травкин, Боев, 1969). С 1971 г. лаборатория Севкаспрыбвода снабжает все осетровые заводы Волги, Дона, Кубани и других бассейнов гормональным препаратом с известной гонадотропной активностью. Большинство партий выпускаемого лабораторией препарата имеет биологическую активность 3,3 л. е.** в 1 мг препарата; в настоящее

* С повышением температуры воды дозу вводимого рыбам препарата обычно снижают.

** Одна лягушачья единица (л. е.) это активность минимальной весовой дозы препарата гипофиза, вызывающей реакцию спермации у самца лягушки. Правомочность применения этого теста для определения активности заготавливаемых в производственных условиях гипофизов осетровых рыб обусловлена единообразием отбора тест-объектов (*Rana ridibunda*), зимнего их содержания и методикой тестирования, что обеспечивает достаточную для промышленного осетроводства точность.

время ее можно считать стандартной. Снабжение рыбоводных предприятий тестированным препаратом гипофизов явилось предпосылкой к проведению опытно-производственных работ по нахождению оптимальных доз препарата для стимуляции созревания производителей осетра. Работа в этом направлении была начата нашей лабораторией совместно с лабораторией Севкаспрыбвода в 1974 г. на базе Кизанского рыбоводного завода и продолжена нашей лабораторией в 1975 г.

МЕТОДИКА И РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Весной 1974 г. были проведены три опыта в трех интервалах нерестовых температур: 9—11°С; 11—13°С; 13—15°С. Самок раннего ярового осетра инъецировали весовыми дозами препарата (20, 40 и 60 мг). Каждой из указанных доз инъецировали по 3 самки осетра; гонадотропная активность применяемого для инъекций препарата была стандартной (3,3 л. е. в 1 мг препарата).

В результате опытов было установлено, что дозы от 20 до 60 мг (66—198 л. е.) являются эффективными для самок различной массы при любых изученных нерестовых температурах. Продолжительность созревания инъецированных самок осетра определяется температурой воды в период созревания и не зависит от дозы вводимого гормонального препарата (табл. 1, 2, 3).

Таблица 1

Опыт по стимулированию созревания самок раннего ярового осетра при температуре воды 8,8—12,6°С

Порядковый номер самки	Доза препарата гипофиза, мг (л. е.)	Продолжительность созревания самок, ч	Масса полученной икры, кг
1	20(66)	50	8,0
2	20(66)	50	9,4
3	20(66)	55	7,0
4	40(132)	50	6,0
5	40(132)	55	7,3
6	40(132)	Не созрела — поздний яровой осетр	
7	60(198)		8,2
8	60(198)		4,1
9	60(198)	55	5,0

Примечание. В табл. 1, 2, 3, 4 в скобках приведены дозы препарата гипофиза в л. е.

Таблица 2

Опыт по стимулированию созревания самок раннего ярового осетра при температуре воды 11,4—12,2°С

Порядковый номер самки	Доза препарата гипофиза мг (л. е.)	Продолжительность созревания самок, ч	Масса полученной икры, кг	Количество живой икры на стадии желточной пробки, %
1	20 (66)	40	6,4	85
2	20 (66)	43	5,5	93
3	20 (66)	Текущий самец		
4	40 (132)		6,2	86
5	40 (132)		5,0	96
6	40 (132)	43	5,5	88
7	60 (198)	43	10,7	58
8	60 (198)	40	5,6	90
9	60 (198)	40	5,4	80

Таблица 3

Опыт по стимулированию созревания самок раннего ярового осетра при температуре воды 13,6—14,8° С

Порядковый номер самки	Доза препарата гипофиза, мг (л. е.)	Продолжительность созревания самок, ч	Масса полученной икры, кг	Количество живой икры на стадии желточной пробки, %
1	20 (66)	36	3,2	80
2	20 (66)	36	6,0	65
3	20 (66)	40	7,8	69
4	40 (132)	Не созрела (дегенерация ооцитов)		
5	40 (132)	40	6,3	68
6	40 (132)	36	6,4	74
7	60 (198)	36	4,8	31
8	60 (198)	36	4,8	45
9	60 (198)	36	3,7	61

Примечание. Более высокие отходы икры в этом опыте можно объяснить отрицательным влиянием длительного резервирования производителей (30—35 суток) в бетонных бассейнах.

При средних нерестовых температурах (11—13° С) был проведен опыт по стимуляции созревания самок осетра препаратом с пониженной активностью (2,5 л. е. в 1 мг препарата). Применялись такие же дозы, как и в предыдущих опытах, однако гонадотропная активность их была ниже и составляла: 50 л. е. (20 мг); 100 л. е. (40 мг); 150 л. е. (60 мг). Результат опыта показал, что доза препарата гипофизов в 50 л. е. недостаточна для стимуляции созревания самок раннего ярового осетра (табл. 4).

Работа по определению оптимальных доз препарата для стимуляции созревания производителей осетра была продолжена в 1975 г. Опыты проводили при тех же градиентах нерестовых температур, что и в 1974 г. В 1975 г. для инъектирования самок осетра использовали препарат гипофизов, обладающий несколько большей гонадотропной активностью, чем препарат, использованный в предыдущем году. Биологическая активность препарата составляла 4 л. е. в 1 мг. Весовые дозы препарата гипофизов, испытанные нами на самках осетра, были несколько ниже, чем дозы, использованные в предыдущем году и составляли 15 мг (60 л. е.); 20 мг (80 л. е.); 30 мг (120 л. е.). Самки осетра созрели от введения всех примененных доз препарата при всех показателях нерестовых температур, причем продолжительность созревания их не зависела от вводимой дозы, если она была выше пороговой. Однако следует заметить, что каждая третья самка из числа про-

Таблица 4

Опыт по стимулированию созревания самок раннего ярового осетра препаратом гипофиза пониженной активности (2,5 л. е. в 1 мг) при температуре воды 11,4—12,2° С

Порядковый номер самки	Доза препарата гипофиза, мг (л. е.)	Продолжительность созревания самок, ч	Масса полученной икры, кг	Количество живой икры на стадии желточной пробки, %
1	20 (50)	Не созрела		
2	20 (50)	Не созрела		
3	40 (100)	Не созрела		
4	40 (100)	40	6,0	95
5	60 (150)	43	7,7	45
6	60 (150)	40	5,4	80

инъектированных минимальными дозами в 60 л. е. (15 мг) созревала на 3—5 ч позже, чем остальные самки. По-видимому, доза в 60 л. е. является нижней пороговой, а дозу в 50 л. е. (20 мг препарата с активностью 2,5 л. е., см. табл. 4) можно считать, вероятно, подпороговой. Для всех опытов мы использовали 51 самку осетра.

Опыты на самцах осетра позволили определить наиболее эффективную дозу препарата гипофизов с активностью 3,3 л. е. в 1 мг (66 л. е.) (20 мг) при условии, если самцов инъектировали сразу после самок. Нужно отметить также, что Кизанский рыболовный завод в 1975 г. провел два тура работы с озимым осетром¹. По 34 самки и самца были проинъектированы соответственно дозами 82 л. е. (25 мг) и 66 л. е. (20 мг), гонадотропная активность препарата составляла 3,3 л. е. От всех производителей осетра в сроки, обычные для имевшихся температурных условий, были получены зрелые половые клетки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенная нами в 1974—1975 гг. работа позволяет сделать вывод о том, что осетровые заводы, получая в настоящее время от лаборатории Севкаспрыбвода препарат ацетонированных гипофизов с гонадотропной активностью 3,3 л. е. и выше, применяют для стимуляции созревания производителей осетра дозы препарата, превышающие оптимальные в 2 раза и более. Вероятно, дозы препарата гипофизов, применяемые на заводах для стимуляции созревания производителей белуги и севрюги, также значительно выше оптимальных. Определение оптимальных доз препарата ацетонированных гипофизов для стимуляции созревания всех видов осетровых рыб является одной из задач, решение которой будет способствовать более рациональному использованию дефицитного и дорогостоящего препарата ацетонированных гипофизов рыб.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Алпатов В. В., Строганов Н. С. Новая единица измерения активности гипофиза у рыб. — «ДАН СССР», 1950, т. 74, № 2, с. 405—407.

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—1151.

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.

Баранникова И. А. Гормональная регуляция размножения и проблема стимуляции созревания половых желез рыб в связи с задачами рыбного хозяйства. — «Труды ВНИРО», 1975, т. СХІ, с. 23—33.

Гербицкий Н. Л. Сезонные изменения гонадотропной активности гипофиза у рыб. — «ДАН СССР», 1940, т. 28, № 6, с. 571—573.

Гербицкий Н. А. Метод гипофизарных инъекций и его роль в рыбоводстве. — В сб.: «Метод гипофизарных инъекций и его роль в воспроизводстве рыбных запасов». Изд. ЛГУ, 1941, с. 5—35.

Гербицкий Н. Л. Гонадотропная функция гипофиза у костистых и осетровых. — «Труды лаборатории основ рыбоводства», 1947, т. 1, с. 25—96.

Гербицкий Н. Л. Современное состояние вопроса о нейрогормональной регуляции полового цикла у рыб и биотехника гормональных воздействий в рыбоводстве применительно к растительноядным рыбам. Материалы VII сессии Смешанной комиссии по применению соглашения о рыболовстве в водах Дуная. Киев, «Наукова думка», 1966.

Казанский Б. Н., Нусенбаум Л. М. Вьюн как объект для определения гонадотропной активности препарата гипофиза рыб. — «Труды лаборатории основ рыбоводства», 1947, т. 1, с. 111—120.

¹ Для третьего опыта при температуре воды 13—15°С были использованы производители озимого осетра, перезимовавшие в реке и выловленные под плотиной Волгоградского гидроузла.

Казанский Б. Н. Особенности функции яичника и гипофиза у рыб с порционным икротетанием. — «Труды лаборатории основ рыбоводства», 1949, т. 2, с. 64—120.

Методы определения гонадотропной активности гипофизов рыб в связи с вопросом о стандартизации препарата для гипофизарных инъекций. — «Труды ВНИРО», 1975, т. CXI, с. 125—135. Авт.: И. А. Баранникова, А. А. Боев, Е. Б. Моисеева, Б. Г. Травкин.

Мещеряков А. И. Опыт использования гипофизов в Волго-Каспийском районе. — В кн.: Современное состояние метода гипофизарных инъекций. Астрахань, 1969, с. 61—64.

Попова А. А. Современное состояние метода гипофизарных инъекций в условиях осетровых заводов дельты Волги. — В сб.: «Современное состояние метода гипофизарных инъекций». Астрахань, 1969, с. 65—68.

Попова Н. К. Сезонные изменения реакции самцов бесхвостных амфибий на хорионический гонадотропин. — «ДАН СССР», 1951, т. 81, № 2.

Скорниченко В. Применение гипофизарных инъекций на рыбоводных предприятиях Дона и Кубани. В сб.: «Современное состояние метода гипофизарных инъекций». Астрахань, 1969, с. 68—70.

Травкин Б. Г., Боев А. А. Опыт определения гонадотропной активности гипофизов различных видов рыб с помощью тест объектов. В сб.: «Современное состояние метода гипофизарных инъекций». Астрахань, 1969, с. 71.

Фалеева Т. И. Методические указания по сбору и обработке гипофизов рыб как препарата для гипофизарных инъекций. М. Главрыбвод, 1968. 16 с.

Mester R. Cristian A. Variatia continutului in hormon gonadotrop al hipofizei de crap (*Cyprinus carpio* L.). Bull. Instr. Cer. Protect Piscic. 1965, 24, 3—4; 85—92.

OPTIMUM DOSAGE OF PITUITARY PREPARATIONS FOR STIMULATION OF MATURATION OF STURGEON FROM THE VOLGA DELTA

A. A. Boev, E. N. Artyukhin

Summary

The sturgeon hatcheries are supplied with pituitary preparations of known gonadotropic activity. So the objective of the investigations is to ascertain optimum dosage for stimulation of maturation of spawners of sturgeon. It is found that the dose in use is as double as the optimum one. The threshold dose is also determined. The data obtained support the evidence that the time of maturation of females injected does not depend on the dosage if it is above the threshold value, but in fact it is dependent upon the temperature of water during the maturation period.

УДК 639.3.04.001

ОСОБЕННОСТИ БИОТЕХНИКИ ГОРМОНАЛЬНОЙ СТИМУЛЯЦИИ СОЗРЕВАНИЯ ЛЕЩА В ВОДОЕМАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА

Б. Г. Травкин

Возможность получения зрелых половых клеток от леща, обитающего в водоемах северо-запада европейской части СССР, была показана еще в 40-х годах (Гербильский, 1938; Лапицкий, 1941), однако биотехнический процесс сводился в основном к выпуску оплодотворенной икры в водоем.

Разведение леща с применением метода гипофизарных инъекций и последующим выращиванием молоди в прудах впервые было проведено в дельте Волги в 1969—1970 гг. (Боев, Степанова, Травкин, 1971; Боев, Степанова, Травкин, 1972; Степанова, 1972).

В связи с сокращением запасов леща в Ладожско-Свирском бас-

сейне появилась необходимость в разработке мероприятий по восстановлению численности этой ценной промысловой рыбы. Представляла также интерес проверка заводского метода получения личинок леща в условиях северо-запада.

МЕТОДИКА И РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Работа по получению икры и личинок леща была начата в 1971 г. на базе Свирского рыбоводного завода, расположенного в приплотинном участке Свирской ГЭС. Производителей леща отлавливали под плотиной Свирской ГЭС в конце мая заколом и содержали в деревянных садках $5 \times 2 \times 1,5$ м³, установленных в реке. Использовано 50 самок и 30 самцов леща средней массой 1,5 кг со светло-серебристой окраской тела и ярко выраженным у самцов брачным нарядом.

В связи с затяжной холодной весной инъектирование производителей леща начали лишь 10 мая при температуре воды 13°C с применением ацетонированных гипофизов сазана, активность которых была известна и выражалась в л. е.*. Самок леща инъектировали дозами в 12 и 15 л. е. При выборе дозировок ориентировались на опыт нашей работы с лещом в дельте Волги (Боев, Степанова, Травкин, 1973; Боев, Степанова, Травкин, 1975). Из-за отсутствия на Свирском рыбоводном заводе прудов и бассейнов инъектированных производителей леща поместили в те же деревянные садки в реке. Понижение температуры воды от 13 до 9°C в период созревания рыб отрицательно отразилось на созревании самок (табл. 1).

Низкий процент созревания во втором варианте опыта объясняется, по-видимому, не только колебаниями температуры, но и повышенной дозой введенного гормонального препарата. В третьем варианте опыта отрицательное влияние на созревание самок леща оказало длительное пребывание их (около 25 дней) в садке до инъектирования. Вскрытие нескольких самок из числа несозревших после инъекции показало далеко зашедший процесс атрезии и дегенерации ооцитов. Самцов во всех вариантах инъектировали дозой 5—6 л. е. на одну особь. Все самцы положительно реагировали на инъекцию.

Икру оплодотворяли «сухим» способом, после обесклеивания инкубировали в 8-литровых аппаратах Вейса. В качестве обесклеивающих средств применяли растворы гиалуронидазы (препарат ПАС-Г) и танина (Конрадт, Сахаров, 1969).

Для оценки качества полученных личинок было проведено выращивание молоди леща в течение месяца в 1971 г. в прудах Ропшинского рыбопитомника, в 1972 г. — в прудах рыбцеха «Коваши» Невского рыбокомбината (Степанова, 1974).

Таблица 1
Результаты инъектирования первой и второй партий леща

Вариант опыта	Доза вводимого вещества ацетонированного гипофиза сазана на 1 кг массы самки, л. е.	Количество самок в варианте, шт.	Время созревания, ч	Количество созревших рыб, %	Количество полученной икры, г	Количество оплодотворенной икры, %	Температура воды в период созревания самок, °C
1	12	10	48	30	300	50	12—9
2	15	10	48	—	0	—	12—9
3	12	30	34—45	13,3	550	49	14

* Все гипофизы были протестированы на самцах лягушки. Одна л. е. соответствовала 0,5 мг ацетонированного вещества гипофиза сазана.

Личинки были высажены в пруды в возрасте 4 суток при длине 7,0—7,4 мм, массе 1,4—1,9 мг (табл. 2).

Полученные результаты свидетельствуют о хорошей выживаемости личинок и молоди леща, а также о возможности и перспективности промышленного разведения леща в условиях северо-запада.

Практика трехлетней работы с лещом показала, что на северо-западе в условиях весьма неустойчивой погоды невозможно получить стабильные положительные результаты по созреванию самок леща после инъекции и при инкубации икры без обеспечения терморегуляции воды.

Весной 1974 г. на Свирском рыбоводном заводе была смонтирована установка для терморегуляции воды, которая представляла собой набор кипятильников общей мощностью в 10 кВт, соединенных параллельно. Эта весьма простая система, установленная в водоподводящем желобе, позволила поддерживать температуру воды в бассейнах на уровне не ниже 14°С.

В 1973—1974 гг. проведена также круглогодичная работа по изучению состояния воспроизводительной системы леща, подходящего к плотине Свирской ГЭС. При этом установлено, что для заводского воспроизводства необходимо отлавливать леща, который подходит к плотине осенью на зимовку и уходит весной при достижении температуры воды в реке 10°С. Это рыбы более крупные, с темно-золотистой окраской тела, крупнее леща, использованного нами в 1971—1973 гг. Состояние воспроизводительной системы этой группы леща характеризуется единообразием — завершённой IV стадией зрелости. В апреле 1974 г. лещи были отловлены под плотиной Свирской ГЭС при температуре воды 7—8°С (40 самок и 20 самцов массой от 1900 до 2500 г). До начала работы их содержали в садках в реке, как и в предыдущие годы. Перед инъектированием самцов и самок пересадили из садков в бассейны объемом 2×2×0,5 м каждый, установленные в инкубационном цехе. В каждый бассейн было посажено раздельно по 10 рыб самцов и самок. Бассейны снабжались проточной водой, температуру которой постепенно поднимали от 8 до 14°С.

При инъекциях использовали ацетонированные гипофизы сазана той же активности, что и в 1971—1973 гг. (1 л. е. равнялась 0,5 мг ацетонированного вещества гипофиза сазана). Наряду с единовременной применялись и дробные инъекции, которые эффективны в тех случаях, когда поляризация ооцитов не завершена, и однократная инъекция не дает положительного результата (Казанский, 1957; Баранникова, Буренин, 1971). В этом случае первая инъекция обеспечивает смещение ядра к периферии ооцита, а вторая вызывает мейоз и овуляцию. Этот способ позволяет получить зрелые половые клетки от растительных рыб (Конрадт, Сахаров, 1966; Виноградов, Ерохина,

Таблица 2

Результаты выращивания личинок и молоди леща

Показатели	Пруды			
	1-й	2-й	3-й	4-й
Плотность посадки, тыс. шт. молоди/га	200	200	400	300
Выход молоди, %	70	66,8	85	86,9
Средняя длина, мм	29,4	29,3	33,3	35,0
Средняя масса, мг	230,3	229,4	332,4	392,1
Рыбопродуктивность, кг/га	32,0	30,5	111,3	101,3

Савин, Конрадт, 1966). При использовании дробных гипофизарных инъекций в карповодстве результаты созревания самок были более стабильными (Леманова, 1974).

При работе с лещом были использованы четыре различных варианта введения гормонального препарата гипофиза (табл. 3).

Таблица 3

Результаты введения препарата гипофиза лещу

Вариант опыта	Доза ацетонированного гипофиза сазана (в л. е.) на 1 кг массы рыбы			Число соз- ревших самок, %	Количество икры	
	единовремен- ная	дробная			полученной, г	оплодотворен- ной, %
		предваритель- ная	разрешающая			
1	12	4	8	20	390	48,7
2	12	4	8	70	1400	49,9
3	16	4	12	20	400	48,6
4	16	4	12	50	790	49,7

Примечание. В каждом варианте опыты проводились на 10 самках.

Самцов инъектировали из расчета 2 л. е. на одну особь. Созревание самок после инъекции при температуре воды 14°C наступало через 40—48 ч.

Как видно из данных табл. 3, наилучшие результаты получены при использовании дробной инъекции с общим количеством введенного препарата ацетонированного гипофиза 6 мг (12 л. е.), в то время как при единовременном введении того же количества препарата процент созревания самок леща резко снижался.

Вся полученная икра была обесклеена и проинкубирована в 8-литровых аппаратах Вейса. Выклев произошел на восьмые сутки при температуре воды 14—16°C.

В результате в 1974 г. получили более 1 млн. 3-дневных личинок леща, которые были выпущены в Саозеро Лодейнопольского района.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные показали, что применение метода гормональной стимуляции, особенно использование методики дробного введения препарата гипофиза, позволяет получить хорошие результаты при заводском воспроизводстве леща в условиях северо-запада европейской части СССР. При этом необходимо предусмотреть терморегуляцию воды для полного созревания инъектированных производителей, а также благополучного проведения инкубации икры.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Баранникова И. А., Буренин О. К. Опыт применения дробных гипофизарных инъекций при разведении кубанской севрюги. Материалы объединенной научной сессии ЦНИОРХ и АЗНИИРХ, 1971, с. 9—11.

Боев А. А., Степанова Р. Н., Травкин Б. Г. О биотехнике разведения леща в дельте Волги. — «Рыбное хозяйство», 1971, № 7, с. 18—20.

Боев А. А., Степанова Р. Н., Травкин Б. Г. Особенности и перспективы заводского воспроизводства полупроходных рыб на Волге. — «Тезисы конференции «Биологические ресурсы Каспийского моря». Астрахань, 1972, с. 47—49.

Боев А. А., Степанова Р. Н., Травкин Б. Г. Инструкция по заводскому воспроизводству сазана и леща в дельте Волги. М., 1973, с. 28.

Боев А. А., Степанова Р. Н., Травкин Б. Г. Биотехника гормональной стимуляции созревания леща в связи с вопросом интенсификации его разведения в дельте Волги. — «Труды ВНИРО», 1975, т. 101, ч. I, с. 172—176.

Гербильский Н. Л. Метод черепных инъекций в рыбоводстве. — «Рыбное хозяйство», 1938, с. 38—40.

Казанский Б. Н. Рационализация курино-осетроводства на основе анализа внутривидовых биологических групп. — «Ученые записки ЛГУ. Серия биологическая», 1957, № 228, вып. 4.

Конрадт А. Г., Сахаров А. М. Инструкция по получению личинок карпа и сазана заводским методом. М., Главрыбвод, 1969, с. 29.

Лапицкий И. И. К вопросу об искусственном разведении леща и судака на Ладожском озере. — В кн.: Метод гипофизарных инъекций и его роль в воспроизводстве рыбных запасов. Л., 1941, с. 88—102.

Леманова Н. А. Результаты производственной проверки разных схем введения гонадотропного материала при стимуляции созревания карпа. — «Известия ГосНИОРХа», 1974, т. 88, с. 148—157.

О методах искусственного разведения растительноядных рыб. — В сб.: «Рыбохозяйственное освоение растительноядных рыб», 1966, с. 17—29. Авт.: В. К. Виноградов, Л. В. Ерохина, Г. И. Савин, А. Г. Конрадт.

Степанова Р. Н. Опыт выращивания молоди леща в прудах дельты Волги. — «Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХа», 1972, с. 26—28.

Степанова Р. Н. Особенности выращивания молоди леща в условиях водоемов Северо-Запада. — «Известия ГосНИОРХа», 1974, т. 88, с. 202—210.

BIOTECHNIQUES OF HORMONAL STIMULATION OF MATURATION OF ABRAMIS BRAMA L. IN THE NORTH-WEST AREAS

B. G. Travkin

Summary

Possibilities of culture of bream from the Svir River were investigated. Optimum dosage of hormonal preparations needed for receiving eggs and larvae of bream at hatcheries was determined. The best results were obtained when fractional pituitary doses were injected. However, to achieve stable positive results of maturation of spawners, incubation of eggs and hatching of larvae it is necessary to control the water temperature.

УДК 639.311.03

ГОНАДОТРОПНАЯ АКТИВНОСТЬ ГИПОФИЗОВ САЗАНА И БЕЛОГО ТОЛСТОЛОБИКА РАЗНЫХ ПОЛА, СТАДИИ ЗРЕЛОСТИ И УСЛОВИЙ ЗАГОТОВКИ

А. П. Макеева, Б. В. Веригин, А. Б. Бурлаков

Многими авторами показано, что наибольшее количество гонадотропина содержится в гипофизах рыб, гонады которых находятся в IV стадии зрелости (Гербильский, 1940, 1947; Баранникова, 1949, 1969; Barr, Hobson, 1964; Mester; Cristian, 1965 и др.). Это и определяет существующую практику заготовки гипофизов от производителей только в преднерестовое время. Однако в условиях острого дефицита сазаньих гипофизов, идущих на воспроизводство растительноядных рыб и карпа, встает вопрос о возможностях расширения заготовок за счет сбора гипофизов не только от дикой, но и от прудовой рыбы. В этой связи мы и провели определение гонадотропной активности гипофизов этих рыб. Исследованиям предшествовало определение активности гипофизов сазана промышленной заготовки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследовали гонадотропную активность гипофизов сазана производственной заготовки, проведенной в 1966—1970 гг. в дельте Волги, на оз. Балхаш и Аральском море, а также гипофизов карпа и белого толстолобика на разных стадиях зрелости из собственных сборов в 1971—1972 гг. (в Аккурганском рыбокомбинате УзССР). Карп с гонадами во всех стадиях зрелости имел массу от 1 до 2 кг, белый толстолобик во II стадии (неполовозрелый) — 0,8—3 кг, в III стадии (впервые созревающий) — 4—6 кг и в IV стадии — 3—5 кг. Гипофизы от толстолобиков, имеющих гонады во II и III стадиях зрелости, заготовлены в октябре 1971 г., в IV стадии — собраны от производителей в июне 1972 г. Меньшая масса рыб в IV стадии зрелости гонад по сравнению с массой рыб в III стадии зрелости обусловлена тем, что для заготовки гипофизов использованы рыбы из стад, выращенных в разных условиях. Гипофизы брали от свежей рыбы не позже чем через 1—2 ч после ее отлова, а также от рыбы, хранившейся примерно одни сутки при температуре от 0 до 10°C. Пол и стадию зрелости определяли визуально с последующим гистологическим контролем, подтверждавшим правильность определения (наличие во II стадии зрелости ооцитов протоплазматического роста, а в III — вакуолизации и начального накопления желтка).

Гипофизы обезживали обычным способом (Методические указания, 1968, 1974). Активность гипофизов заготовки 1966—1969 гг. определяли в феврале 1970 г., а заготовки 1970 — в январе 1971 г. на выюнах. Средняя масса самок выюна составляла около 30 г. До опытов их содержали в аквариумах при температуре 4—8°C. Опыты проводили при температуре, составлявшей в разные годы 19—20 и 17—18°C. В каждом опыте тестировали среднюю пробу из 20—50 гипофизов, вводимую группам из 3—10 рыб либо в виде суспензии, либо в виде элюата (20 мг порошка гипофизов элюировали в течение 1 ч на магнитной мешалке и последующим разведением достигали нужной дозировки). Методика разделения двух фракций гонадотропина и определения активности каждой из них приведена ранее (Бурлаков, 1975). Активность гипофизов в настоящей работе в отличие от ранней (Веригин, Макеева, 1971) мы сочли целесообразным выражать не в дозировках (мг/кг), которые уменьшаются с увеличением активности, а в обратной величине (кг/мг), возрастание которой отражает повышение гонадотропной активности гипофизов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Активность гипофизов сазана производственной заготовки, которые использовались в Аккурганском рыбокомбинате в 1966—1969 гг. при искусственном воспроизводстве белого и пестрого толстолобиков, белого амура и карпа, составляет 0,10—0,16 кг/мг. Лишь у гипофизов, заготовленных в 1970 г., активность достигала 0,33 кг/мг.

Проявлялась четкая зависимость активности гипофизов товарной рыбы и производителей, собранных нами, от стадии зрелости гонад и условий заготовки. От II к IV стадии зрелости гонад активность гипофизов возрастала примерно в 2—3 раза (от 0,10—0,14 до 0,25—0,33 кг/мг). Суточное хранение рыбы при температуре от 0 до 10°C снижало активность гипофизов в 1,5—2 раза. Четких закономерностей в различиях активности гипофизов карпа и толстолобика, а также рыб разных полов по материалам, сведенным для 100%-ного созревания, не усматривается (рис. 1). Несколько меньшая активность гипофизов самцов заметна лишь по дозировкам, вызывающим овуляцию у 50%

Рис. 1. Активность гипофизов (кг/мг):

а — гипофизы производственной заготовки: 1 — Арал, 1966 г.; 2 — Балхаш, 1966 г.; 3 — Волга, 1966 г.; 4 — Арал, 1968 г.; 5 — Арал, 1969 г. (первая партия); 6 — Арал, 1969 г. (вторая партия); 7 — Арал, 1970 г. б — гипофизы свежей рыбы с гонадами во II, III, IV стадиях зрелости; в — гипофизы хранившейся рыбы с гонадами во II, III, IV стадиях зрелости.

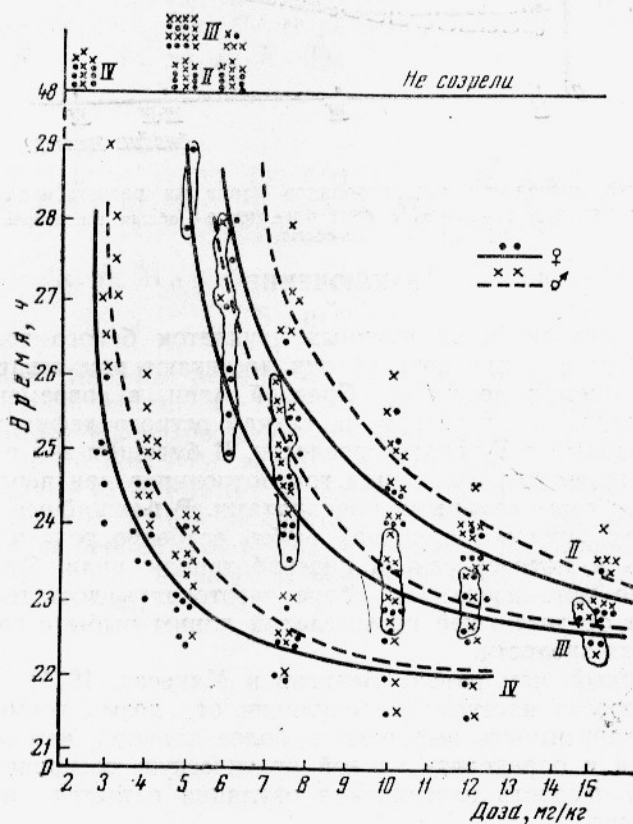
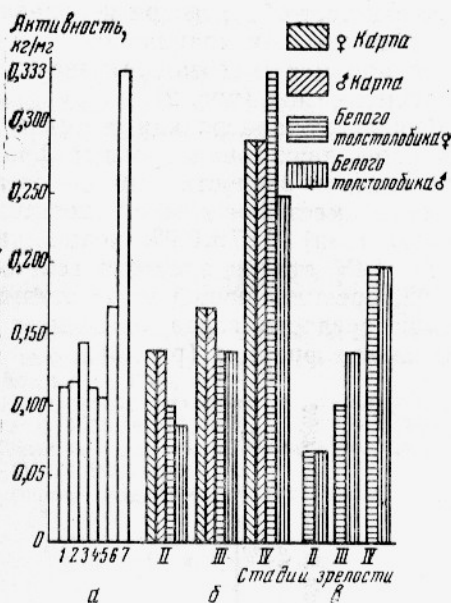


Рис. 2. Сроки созревания выюнов при введении гипофизов самок и самцов белого толстолобика (II, III, IV — стадии зрелости).

выюнов. Наиболее наглядно эти различия проявляются в сроках созревания тест-объекта при небольших дозах гипофиза.

Гипофизы как хранившихся, так и свежих самцов всех стадий зрелости при малых дозах вызывают овуляцию на 0,5—1,5 ч позже, чем гипофизы самок (рис. 2).

Общая гонадотропная активность гипофизов складывается из активностей двух гонадотропных фракций, соотношение которых на разных стадиях зрелости рыб не остается постоянным. Наибольшие изменения имеет фракция с относительной электрофоретической подвижностью (оэп) $0,57 \pm 0,02$, количество которой значительно возрастает от II к IV стадии зрелости гонад. Количество фракции с оэп $0,51 \pm 0,02$, преобладающей во II стадии зрелости почти стабильно, и в IV стадии зрелости гонад она имеет значительно меньшую активность, чем первая фракция (рис. 3).

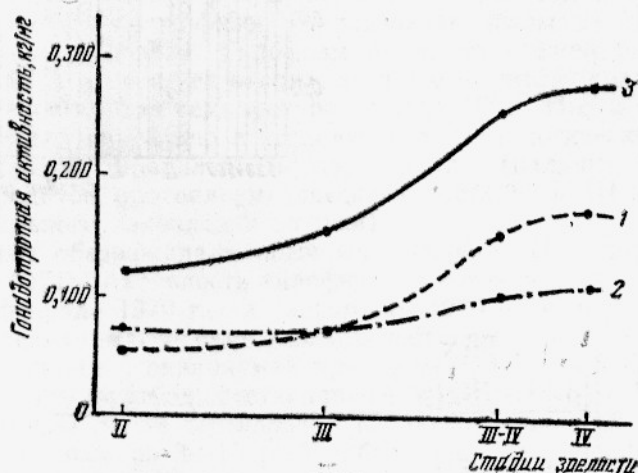


Рис. 3. Динамика активности гонадотропинов карпа на разных стадиях зрелости: 1 — гормон с ОЭП $0,57 \pm 0,02$; 2 — гормон с ОЭП $0,51 \pm 0,02$; 3 — общая гонадотропная активность гипофиза.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Заготовка гипофизов от крупных двухлеток белого толстолобика массой от 0,8 кг и выше, которой они достигают при товарном выращивании в водоемах республик Средней Азии, в современных условиях может оказаться резервом на случай острого дефицита гипофизов рыб с гонадами в IV стадии зрелости. В будущем эти рыбы также могут быть сырьем для выделения гонадотропинов при переходе к работе с чистыми гормональными препаратами. В ближайшее время значительная доля прудовой товарной рыбы, особенно толстолобика, будет поступать к потребителю в переработанном виде. Это позволит при правильно организованном сборе заготавливать достаточно активные гипофизы от достигшей промысловой длины рыбы с гонадами во II и III стадиях зрелости.

Более дробный, чем ранее (Веригин и Макеева, 1971), анализ зависимости скорости наступления овуляции от дозы гормона показал, что эта зависимость выражается более плавной, чем мы предполагали, кривой и определить на ней критическую дозировку гормона, выше которой скорость наступления овуляции остается неизменной, довольно сложно.

Выявленная неоднородность гипофизарного гонадотропина, дающего две четко разделяющиеся фракции, свидетельствует о том, что

выделение гонадотропина из гипофизов и применение его, по-видимому, придется вести с учетом двойственной природы гонадотропного начала.

Рассматриваемые в настоящей статье вопросы нельзя считать окончательно решенными, однако их практическая важность свидетельствует о необходимости продолжать интенсивные исследования в этих направлениях.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Баранникова И. А. Концентрация гонадотропного гормона в гипофизах самцов и самок северного карпа на разных этапах полового цикла. — «ДАН СССР», 1949, т. 68, № 6, с. 11147—11150.

Баранникова И. А. Современное состояние метода гормональной стимуляции созревания рыб и его значение для рыбоводства. — В сб.: «Современное состояние метода гипофизарных инъекций». Астрахань, 1969, с. 5—19.

Бурлаков А. Б. О количестве гонадотропных гормонов в гипофизе карпа *Cyprinus carpio* L. — «Вопросы ихтиологии», 1975, т. 15, вып. 4 (93), с. 709—719.

Веригин Б. В., Макеева А. П. Опыт определения активности гипофизов. — «Вопросы ихтиологии», 1971, т. II, вып. 6 (71), с. 1014—1021.

Гербильский Н. Л. Сезонные изменения гонадотропной активности гипофиза у рыб. — «ДАН СССР», 1940, т. 28, № 6, с. 571—573.

Гербильский Н. Л. Гонадотропная функция гипофиза у костистых и осетровых. — «Труды лаборатории основ рыбоводства», 1947, т. I, с. 25—95.

Barr W. A., Hobson B. M. Endocrine control of the sexual cycle in the plaice, *Pleuronectes platessa*. Z. IV. Gonadotropic activity of the pituitary gland. Gen. Comp. Endocrin., 1964, n. 4, p. 608—613.

Mester R., Cristian A. Variatia continutului in hormon gonadotrop al hipofizei de crap (*Cyprinus carpio* L.) — Bul. Inst. cerc. profec. pisc., 1965, An. 24, N 3—4, p. 85—93.

GONADOTROPIC ACTIVITY OF PITUITARIES OF CARP AND SILVER CARP WITH REGARD TO SEXES, STAGES OF MATURATION AND CONDITIONS OF COLLECTION

A. P. Makeyeva, B. V. Verigin, A. B. Burlakov

Summary

It is found that the activity of pituitaries of carp and silver carp increases twice or thrice from stage I to stage IV of gonad maturation. When specimens are stored at the temperature of 0°—+10°C within 24 hours the activity of pituitaries becomes 1.5 times lower. The activity of pituitaries of males is somewhat lower than that of females. In case of a lack of commercial pituitary preparations of wild carp it is recommended that pituitaries of large-sized pond carp and silver carp with gonads at stage II should be used for injections with the dosage of 5—7 mg/kg.

РЕФЕРАТЫ

УДК 597—114 : 597.442

Гормональная регуляция размножения у осетровых. Баранникова И. А. Труды ВНИРО, т. СXXX, ч. II. «Гормональная регуляция полового цикла рыб в связи с задачами воспроизводства рыбных запасов», 1978.

Установлено, что в период размножения у осетровых происходит активация преоптико-гипофизарной нейросекреторной системы, ряда типов клеток аденогипофиза и периферических эндокринных желез. В гипофизе наряду с голокриновой секреторной гонадотропных клеток происходит активация тиреотропных, кортикотропных и эритрозинофильных клеток, очевидно, вырабатывающих пролактин-подобный гормон. В период нереста наблюдается активация щитовидной железы у самок осетра и интерренальной ткани (гомолог коры надпочечника) у самок и самцов. В конце периода размножения интерренальная железа имеет признаки истощения.

После нереста происходит постепенное восстановление интерренальной железы и аденогипофиза. Данные, полученные в результате гистофизиологического анализа изменений гипофизарно-интерренальной системы на разных этапах репродуктивного цикла осетровых, совпадают с результатами определения содержания кортикостероидов в крови этих рыб.

Результаты, полученные для хрящевых ганоидов рассматриваются в связи с современными представлениями о нейрогормональном контроле размножения у костистых.

Таблиц 4. Иллюстраций 6. Список литературы — 44 названия.

УДК 639.311.03

Гонадотропные гормоны гипофиза рыб и их таксономическая специфичность. Бурлаков А. Б. Труды ВНИРО, т. СXXX, ч. II. «Гормональная регуляция полового цикла рыб в связи с задачами воспроизводства рыбных запасов», 1978.

Применение аналитического диск-электрофореза в полиакриламидном геле позволило обнаружить в гипофизах десяти видов карповых, лососевых, осетровых и змееголовых рыб два белка, обладающих гонадотропной активностью. Эти белки различаются по некоторым физико-химическим свойствам как между собой, так и у представителей разных таксонов. Кроме того, выделенные гонадотропины у разных рыб различаются и по срокам наступления стимулирующего действия на репродуктивную систему тест-объекта.

Таблиц 2. Иллюстраций 1. Список литературы — 32 названия.

УДК 597—114 : 597.442

Характеристика типов клеток аденогипофиза и анализ состояния гонадотропных элементов в течение репродуктивного цикла у черноморской камбалы-калкана (*Scophthalmus maeoticus* Pall). Моисеева Е. Б., Золотницкий А. П. Труды ВНИРО, т. СXXX, ч. II. «Гормональная регуляция полового цикла рыб в связи с задачами воспроизводства рыбных запасов», 1978.

В связи с изучением особенностей созревания и нереста черноморской камбалы-калкана как объекта искусственного разведения исследовали морфологию ее гипофиза, проводили идентификацию гонадотропных элементов и оценивали их состояние по морфологическим критериям. У рыб с гонадами в различных стадиях зрелости определяли размеры гонадотропных элементов, а также их количество в гипофизе.

В результате сравнения картин состояния гипофиза у неполовозрелых и половозрелых камбал, а также рыб с перерожденными гонадами установлена связь базофильных клеток II типа мезоаденогипофиза с гонадотропной функцией. Судя по морфологическим критериям, гонадотропные элементы гипофиза находятся в функциональном активном состоянии в течение преднерестового и нерестового периодов репродуктивного цикла (ноябрь — март; апрель — май), а также длительное время после нереста (май — август). Сохранение активности гонадотропных элементов после нереста позволяет отнести данный вид к рыбам с потенциально порционным типом нереста.

Таблиц 2. Иллюстраций 3. Список литературы — 13 названий.

Гаметогенез и половой цикл сайки (*Boreogadus saida* Lep.) Баренцева моря. Христофоров О. Л. Труды ВНИРО, т. СXXX, ч. II «Гормональная регуляция полового цикла рыб в связи с задачами воспроизводства рыбных запасов», 1978.

В результате гистологического исследования гонад уточнен половой цикл сайки. Продолжительность одних и тех же стадий зрелости у самок и самцов сайки различается. У нерестовавших самок с февраля по май гонады находятся в VI—II, а у впервые созревающих — во II стадии зрелости. С июня по ноябрь гонады самок обеих групп находятся в III стадии зрелости, причем фаза вакуолизации цитоплазмы ооцитов старшей генерации длится с июня по август, фаза первоначального отложения желтка проходит в сентябре, фаза интенсивного протоплазматического роста — с октября по ноябрь. В декабре — январе гонады самок достигают IV стадии зрелости и находятся в этом состоянии до наступления нерестового сезона. Икрометание единовременное. После нереста процесс атрезии остаточной икры и пустых фолликулярных оболочек очень длителен и не завершается к следующему нерестовому сезону. У нерестовавших самцов с февраля по май гонады находятся в VI—II, а у впервые созревающих — во II стадии зрелости. С июня по сентябрь гонады у самцов обеих групп находятся во II, с октября по ноябрь в III, в декабре в IV и с января по февраль в IV—V и V стадиях зрелости. Морфологические признаки, позволяющие судить о прошедшем нересте (просветы в ампулах, утолщенная оболочка и межампульные прослойки), сохраняются в семенниках по июль.

Таблиц 2. Иллюстраций 16. Список литературы — 37 названий.

Особенности строения и гистофизиология гипофиза сайки (*Boreogadus saida* Lep.) Баренцева моря в годовом цикле. Христофоров О. Л. Труды ВНИРО, т. СXXX, ч. II. «Гормональная регуляция полового цикла рыб в связи с задачами воспроизводства рыбных запасов», 1978.

С помощью гистофизиологических методов изучали изменения функциональной активности пяти типов железистых клеток дистальной доли гипофиза неполовозрелых, половозрелых и старых стерильных особей сайки Баренцева моря в годовом цикле. Предполагается, что соматотропные клетки гипофиза сайки наиболее активны в период летнего нагула. Тиреотропные, гонадотропные и кортикотропные клетки становятся особенно активными осенью, когда начинается преднерестовая миграция и активизируется гаметогенез. Увеличение активности пролактиновых клеток происходит зимой в преднерестовый период. У старых стерильных рыб функциональное состояние всех типов железистых клеток дистальной доли гипофиза в годовом цикле значительно отличается от состояния этих клеток у половозрелых особей, что, по-видимому, свидетельствует о развитии эндокринных нарушений в организме сайки при старении.

Иллюстраций 13. Список литературы — 39 названий.

Особенности гормональной регуляции созревания карликовых самцов атлантического лосося (*Salmo salar* L.). Мурза И. Г. Труды ВНИРО, т. СXXX, ч. II. «Гормональная регуляция полового цикла рыб в связи с задачами воспроизводства рыбных запасов», 1978.

Для определения путей регуляции численности карликовых самцов атлантического лосося изучали механизм их формирования. Были исследованы карликовые самцы в возрасте от 0+ до 7+. Гистологическое изучение их семенников показало, что созревание части самцов происходит в возрасте 0+; следы прошедшего нереста сохраняются в гонадах повторно созревающих карликовых самцов до июня — июля. В мезоадегипофизе таких самцов в отличие от мезоадегипофиза неполовозрелой молодежи (пестряток и серебрянок) того же возраста имеются крупные базофильные гонадотропные клетки. Форма гипофиза карликовых самцов изменяется с возрастом у особей наиболее старшего возраста, гипофиз по форме приближается к гипофизу тинды. Установлены различия в морфологии и объеме ядер гонадотропных клеток у особей, гонады которых находятся в различном физиологическом состоянии, и у особей разного размера со сходным состоянием семенников. У карликовых самцов и серебрянок объемы ядер клеток латерального ядра больше, чем у пестряток.

Таблица 1. Иллюстраций 10. Список литературы — 37 названий.

О пролактиноподобном гормоне гипофиза рыб. Баранникова И. А., Дубровская Н. С. Труды ВНИРО, т. СXXX, ч. II «Гормональная регуляция полового цикла рыб в связи с задачами воспроизводства рыбных запасов», 1978.

Сделан обзор данных о пролактиноподобном гормоне у низших позвоночных. У рыб пролактиноподобный гормон вырабатывается эритрозинофильными клетками ростральной зоны дистальной доли гипофиза; он необходим в процессах осморегуляции и репродукции. Содержание пролактиноподобного гормона в гипофизах рыб изменяется в зависимости от различных фаз жизненного цикла. Рассматривается эволюция функций пролактина в филогенезе позвоночных.

Список литературы — 74 названия.

О локализации эритрозинофильных клеток в гипофизе хрящевых ганоидов и об их изменениях в жизненном цикле осетра (*Acipenser güldenstädti* Brandt). Баранникова И. А., Дубровская Н. С. Труды ВНИРО, т. СXXX, ч. II «Гормональная регуляция полового цикла рыб в связи с задачами воспроизводства рыбных запасов», 1978.

У осетровых (осетра, севрюги, белуги и стерляди) эритрозинофильные клетки локализуются в ростральной зоне проксимальной доли гипофиза. Изучение функциональных изменений эритрозинофильных клеток на разных этапах жизненного цикла осетра показало активацию этих клеток при заходе рыб в реку из моря и в период размножения. Высказано предположение, что эритрозинофильные клетки гипофиза хрящевых ганоидов вырабатывают пролактиноподобный гормон, участвующий в осморегуляции и в регуляции размножения.

Таблица 1. Иллюстраций 3. Список литературы — 14 названий.

Гистофизиологические основы применения повторных и однократных гипофизарных инъекций в осетроводстве. Баранникова И. А. Труды ВНИРО, т. СXXX, ч. II «Гормональная регуляция полового цикла рыб в связи с задачами воспроизводства рыбных запасов», 1978.

В тех случаях, когда у самок осетровых поляризация ооцитов не полностью завершена или рыбы находятся в угнетенном физиологическом состоянии, хорошие результаты при рыбоводном использовании самок севрюги дает применение схемы двукратного введения гормонального препарата. Более высокие показатели созревания и рыбоводного использования самок севрюги получены при введении с первой инъекцией $1/7$ общей дозы препарата (интервал между инъекциями 5—7 ч). Приводятся данные об изменениях в гипоталамо-гипофизарной системе, аденогипофизе, щитовидной железе и интерренальной ткани осетров и севрюг, созревших после гипофизарной инъекции сравнительно с естественным размножением.

Таблиц 4. Иллюстраций 2. Список литературы — 32 названия.

Нахождение оптимальных доз тестируемого препарата ацетонированных гипофизов для стимуляции созревания производителей осетра на Нижней Волге. Боев А. А., Артюхин Е. Н. Труды ВНИРО, т. СXXX, ч. II «Гормональная регуляция полового цикла рыб в связи с задачами воспроизводства рыбных запасов», 1978.

Снабжение осетровых рыбоводных заводов тестируемым препаратом гипофизов явилось предпосылкой к проведению опытно-производственных работ по определению оптимальных доз препарата для стимуляции созревания производителей осетра. Установлено, что применяемая в настоящее время весовая доза препарата, вводимая производителю осетра, завышена в среднем в два раза. Определены пороговые и оптимальные дозы. Получены данные, свидетельствующие о том, что сроки созревания инъектированных самок не зависят от величины вводимой дозы препарата, если она выше пороговой, а определяются температурой воды во время созревания.

Таблиц 4. Список литературы — 17 названий.

Особенности биотехники гормональной стимуляции созревания леща в водоемах северо-запада. Травкин Б. Г. Труды ВНИРО, т. СХХХ, ч. II. «Гормональная регуляция полового цикла рыб в связи с задачами воспроизводства рыбных запасов», 1978.

Рассматривается вопрос о промышленном разведении свирского леща. Разработаны оптимальные дозировки гормонального материала для получения икры и личинок леща в заводских условиях. Наилучшие результаты получены при применении дробных гипофизарных инъекций. Для получения стабильных положительных результатов при инъектировании и созревании производителей леща, инкубации икры и выклеве личинок в условиях северо-запада необходима терморегуляция воды.

Таблиц 3. Список литературы — 13 названий.

УДК 639.311.03

Гонадотропная активность гипофизов сазана и белого толстолобика разных пола, стадий зрелости и условий заготовки. Макеева А. П., Веригин Б. В., Бурлаков А. В. Труды ВНИРО, т. СХХХ, ч. II «Гормональная регуляция полового цикла рыб в связи с задачами воспроизводства рыбных запасов», 1978.

Активность гипофизов карпа и белого толстолобика возрастает от II к IV стадии зрелости гонад в 2—3 раза. При хранении рыб в течение суток при температуре от 0 до +10°C активность их гипофизов снижается в 1,5 раза. Активность гипофизов у самцов несколько меньшая, чем у самок. При дефиците гипофизов сазана промышленной заготовки рекомендуется использование гипофизов крупного товарного карпа и толстолобика, имеющих гонады во II стадии зрелости в дозе 5—7 мг/кг.

Иллюстраций 3. Список литературы — 8 названий.

Труды ВНИРО том СХХХ
ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПОЛОВОГО
ЦИКЛА РЫБ В СВЯЗИ С ЗАДАЧАМИ
ВОСПРОИЗВОДСТВА РЫБНЫХ ЗАПАСОВ

Часть II

Редактор Е. П. Яковлева
Художественный редактор В. В. Водзинский
Технический редактор Г. Б. Жарова
Корректор М. А. Шегал

Т-11392. Сдано в набор 26/VIII 1977 г.
Подписано в печать 15/VIII 1977 г.
Формат $70 \times 108^{1/16}$. Бумага типографская № 1
Объем 7,0 печ. л. Усл. печ. л. 9,8. Уч. изд. л. 9,58.
Тираж 1000 экз. Заказ 636. Цена 1 р. 40 к.

Издательство «Пищевая промышленность»
113035, Москва, М-35, 1-й Кадашевский пер. д. 12.

Московская типография № 19 Союзполиграфпрома
при Государственном комитете
Совета Министров СССР
по делам издательств, полиграфии
и книжной торговли.
г. Москва, Б-78, Каланчевский тупик, дом 3/5.