

На правах рукописи

УДК 597: (591.1 + 591.3/5)

**ГАРЛОВ**  
**Павел Евгеньевич**

**НЕЙРОСЕКРЕТОРНАЯ СИСТЕМА РЫБ:  
ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ И РОЛЬ В РАЗМНОЖЕНИИ**

03.00.10 - **ихтиология**

**Автореферат**  
**диссертации на соискание ученой степени доктора**  
**биологических наук**



Санкт-Петербург

2000

На правах рукописи

УДК 597: (591.1 + 591.3./5)

**ГАРЛОВ**

**Павел Евгеньевич**

**НЕЙРОСЕКРЕТОРНАЯ СИСТЕМА РЫБ:  
ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ И РОЛЬ В РАЗМНОЖЕНИИ**

03.00.10 - ихтиология

**Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени доктора  
биологических наук**

Санкт-Петербург

2000

Работа выполнена в Институте цитологии РАН, Санкт-Петербург

Научный консультант: член-корреспондент РАН, профессор А.Л.Поленов

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Красновская Ирина Александровна,  
Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М.Сеченова РАН

доктор биологических наук, профессор Кудерский Леонид Александрович,  
Институт озераведения РАН

доктор биологических наук, Кулаковский Эдуард Евгеньевич,  
Зоологический институт РАН

Ведущая организация - Государственный научно-исследовательский институт  
озерного и речного рыбного хозяйства

Защита состоится "21" декабря 2000 года в "16" часов на заседании Диссертационного совета Д.063.57.22 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук в Санкт-Петербургском Государственном Университете по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская набережная, дом 7/9, СПбГУ, Биолого-почвенный факультет, диссертационный совет Д.063.57.22.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке СПбГУ.

Автореферат разослан "20" 10.12.00 2000 года

Ученый секретарь Диссертационного совета,  
доктор биологических наук

Обухов Дмитрий Константинович

## ВВЕДЕНИЕ

Явление нейросекреции вполне закономерно было открыто на рыбах, стоящих у истоков наземной жизни, благодаря яркой морфологической выраженности у них функциональных сдвигов, характерной для пойкилотермных животных. Открыто, в частности, благодаря обнаружению капель нейросекрета в преоптическом ядре гипоталамуса, поскольку среди управляющих систем нейроэндокринного комплекса нонапептидергическая преоптико-заднегофизарная нейросекреторная система (ПГНС) является самой мощной в морфо-функциональном отношении. Вопрос о ее возможном участии в размножении позвоночных возник с рождением нейроэндокринологии, однако до самого последнего времени считалось, что она выполняет преимущественно лишь широко известные специализированные функции регуляции водно-солевого обмена и тонуса гладкой мускулатуры сосудов и органов репродуктивной системы.

Эколого-гистофизиологическими исследованиями ПГНС, выполненными в плане школ проф. Н.Л.Гербильского и А.Л.Поленова преимущественно на осетровых и костистых рыбах, было показано ее участие в нерестовых миграциях, в связи со сменой среды обитания и сезонными изменениями температур. Позднее, многочисленными исследованиями преимущественно на наземных позвоночных было доказано участие этой системы в защитно-приспособительных реакциях организма, направленных на преодоление экспериментально вызванного стресса. При этом рыбы, как особо "трудный" объект для исследования наименее изучены в этом плане, а работ, направленных на изучение у них роли ПГНС, в частности структур и ультраструктур нонапептидергических нейросекреторных клеток (НП-НСК), в стресс-реакциях очень мало. Однако, обратив внимание на яркие (катаболические) внешние изменения организма, наступающие в процессе нереста у самок осетра, мы впервые установили у них яркую активацию ПГНС в смысле массивного выброса нейрогормонов в кровоток и предположили, что она является результатом естественного физиологического напряжения - стресса (1)\*. Вся последующая работа и была посвящена этой актуальной, по нашему мнению, проблеме выяснения морфо-функциональных механизмов участия ПГНС в размножении рыб, как сложного процесса, вовлекающего не только эндокринный аппарат организма, но и комплекс висцеральных органов и систем, выполняющих вегетативные функции. К настоящему времени накоплен большой материал по участию уже всего нейроэндокринного комплекса гипоталамуса в реализации важнейших биологических процессов, таких как метаморфоз, миграции и размножение и показано, что нейроэндокринный контроль осуществляется над всеми их этапами. Однако в размножении животных были изучены только лишь механизмы

нейроэндокринного контроля непосредственно процесса репродукции, в частности на уровне взаимодействия либерин- и статиnergических нейросекреторных систем с гипофизом. При этом в настоящее время уже установлено, что нонапептидные нейрогормоны (НП-НГ) ПГНС, выделяясь и воздействуя на органы-мишени трансовентрикулярным, пара- и транс-аденогипофизарными путями, оказывают нейротропные, висцеротропные, аденогипофизотропные, метаболические и иммунотропные эффекты (Поленов и др., 1993).

Поэтому целью работы явилось выяснение функциональной роли ПГНС в размножении рыб на основе анализа функционально-морфологических особенностей ее участия в этом процессе.

### Основные задачи работы

1. Функционально-морфологическое исследование ПГНС у рыб с различным уровнем ее организации на основе анализа строения НП-НСК, их секреторных и экструсионных циклов и в связи с различными формами и путями выведения нейрогормонов.
2. Эколого-гистофизиологический и экспериментальный анализ участия ПГНС в осуществлении основных этапов размножения промысловых рыб с различным сезоном и биологическими особенностями нереста. С целью выяснения функциональной роли ПГНС в нересте дополнительно изучены важные для размножения мишени действия НП-НГ транс- и парааденогипофизарными путями - железистые клетки промежуточной доли гипофиза и клетки теки фолликулов яичника осетровых.
3. Поиск возможностей разработки и совершенствования некоторых способов управления сроками размножения промысловых рыб на основе анализа ведущих механизмов участия ПГНС в этом процессе.

### Научная новизна работы

Впервые с помощью эколого-гистофизиологического подхода установлено участие ПГНС в осуществлении размножения у одновременно нерестующих моно- и полициклических видов рыб вне зависимости от сезона нереста. При этом сочетание эколого-гистофизиологического и экспериментального подходов (с применением количественных методик световой и электронной микроскопии, включая цитоспектрофотометрию, а также гистохимии, включая иммуно- и ультрагистохимию), позволило изучить важнейшие морфо-функциональные особенности участия ПГНС в этом процессе. На основе их анализа высказано представление о важной роли этой системы в осуществлении всех этапов нереста и особенно - в реализации защитно-приспособительных реакций организма, направленных на преодоление естественного физиологического стресса, возникающего при нересте у многих видов рыб. Сопоставление важнейших нейроэндокринных и эколого-физиологических механизмов регуляции нереста позволило разработать некоторые биотехнологические принципы управления сроками размножения разносезоннонерестующих рыб. На основе этих принципов

логически последовательно разработан комплекс взаимосвязанных биотехнических методов. Их единые общая цель, задачи, теоретические и биотехнические принципы разработки, и содержание (стимуляция и задержка полового созревания на основе сочетания гормональных и экологических воздействий), их взаимосвязи и последовательность развития позволяют нам рассматривать этот биотехнический комплекс как систему управления размножением рыб.

При решении поставленных задач впервые **установлены следующие функционально-морфологические закономерности:**

- 1) основные особенности (степени усложнения) структурной и ультраструктурной организации НП-НСК, как и основных отделов ПГНС у изученных видов осетровых и костистых рыб (осетра, севрюги, горбуши и налима) соответствуют их таксономическому уровню. Эти особенности, а также наличие двух видов железистых клеток, в промежуточной доле гипофиза у осетровых, в отличие от изученных костистых, отражают особую близость осетровых к основному стволу эволюции позвоночных.
- 2) каплевидный нейросекрет в перикарионах НСК рыб (по своим цитоморфологическим и цитохимическим особенностям) является особой формой массового накопления пронеурогормонов, специализированной для реализации при размножении.
- 3) элементарные нейросекреторные гранулы в процессе экструзии нейросекреторного продукта из нейросекреторных терминалей претерпевают 3 пути превращений: зернистый распад гранул, образование остаточных гранул, формирование мелких пузырьков, а органоиды и включения в нейросекреторных клетках претерпевают один общий путь дегенерации - превращение их в мультиламеллярные тельца.
- 4) морфо-функциональные особенности крупных и гигантских нейросекреторных терминалей - тел Герринга связаны как с происхождением их от аксонов высокодифференцированных, возможно "стареющих" нейросекреторных клеток, так и с выведением нейрогормональных продуктов из них путем макроапокринии и преимущественно в спинномозговую жидкость, так наз. "трансвентрикулярным" путем выведения нейрогормонов.
- 5) динамика взаимоотношений секреторного цикла перикарионов НП-НСК и экструзионного цикла терминалей их аксонов, отражающих характер и степень активации ПГНС в целом, определяется регуляцией соотношений интенсивности процессов синтеза, транспорта, накопления и выведения нейрогормонального продукта.
- 6) ПГНС участвует в размножении, что выражено в активации выведения нонапептидных нейрогормонов из заднего нейрогипофиза в общий кровоток в период нереста у всех изученных видов рыб. В природе такая активация происходит у многих видов одновременно нерестующих рыб, независимо от среды обитания и сезона нереста, и степень ее выраженности находится в прямой зависимости от "интенсивности" протекания нереста и в обратной от его кратности, снижаясь к растянутому и порционному нересту. У полициклических рыб реакция ПГНС, соответствует фазам - тревоги и резистентности стресса. У моноциклических видов возрастающее функциональное напряжение

ПГНС сменяется блокадой функции выведения нейрого르몬ов из заднего нейрогипофиза, прогрессирующей до самой гибели рыб. Это явление происходит в результате нарушения экструсионного цикла нейросекреторных терминалей и носит всеобщий характер, охватывая все виды пептид- и моноаминергических элементов. 7) Активация ПГНС в период нереста прежде всего отражает ее участие в защитно-приспособительных реакциях организма, направленных на преодоление естественного физиологического напряжения организма - стресса. Сформулировано представление о последовательном участии НП-НГ также в инициации нерестового поведения, в приобретении и развитии брачного наряда, в овуляции и спермиации. Последнее мы связываем с активацией функций их важных мишеней - миоидно-стероидсекретирующих клеток, обнаруженных нами в теке фолликулов яичника осетровых, 8) Функция ПГНС в целом имеет двойственное регуляторное значение в осуществлении нереста, заключающегося в стимулирующем и тормозящем влиянии нейрого르몬ов на функции органов - мишеней ( в частности, гонад), опосредующих процесс нереста. Это представление явилось основой разработки новых методов управления размножением промысловых рыб.

#### **Научно-практическое значение работы**

На основе анализа важнейших нейроэндокринных механизмов регуляции размножения, рассматриваемого (в формализованных схемах) как процесс, разработан комплекс взаимосвязанных биотехнических методов по стимуляции и задержке полового созревания рыб для заводского воспроизводства их природных популяций. Рентабельность их использования доказаны их охраноспособностью (5 изобретений), положительными результатами производственных и экспериментальных проверок, расчетами эффективности, официальными заключениями рыбохозяйственных организаций. Разработаны и рекомендации по их использованию для воспроизводства хозяйственно ценных видов рыб (лососевых и осетровых) на Северо-Западе, в форме обращений в рыбохозяйственные и природоохранные организации. Препарат изолированной передней доли гипофиза используется в осетроводстве. Материалы всех разделов работы использованы в курсах лекций по сравнительной гистофизиологии эндокринной системы (кафедра гистологии и цитологии СПбГУ, проф. А.Л.Поленов), по рыбоводству (каф. рыбоводства Астраханского РыбВТУЗа, доц. В.В.Мильштейн), по сравнительной эндокринологии рыб (каф. ихтиологии и гидробиологии СПбГУ, с.н.с. П.Е.Гарлов).

#### **Апробация работы**

Материалы диссертации были представлены на 12 Всероссийских (Всесоюзных) научных сессиях, конференциях и совещаниях по проблемам осетрового хозяйства (ЦНИОРХ, КаспНИРХ, АзНИРХ; Астрахань, Баку, Гурьев 1968-2000гг.). II-IV, VII Всесоюзных конференциях по экологической физиологии и биохимии рыб (Москва, 1973; Киев, 1976,

Астрахань, 1979; Ярославль, 1989); Международном симпозиуме по экологической физиологии и биохимии рыб, посвященном памяти проф. А.Л.Поленова (Ярославль, 1997); I Европейском ихтиологическом конгрессе (Сараево, Югославия); IX, X сессиях Ученого Совета по проблеме "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера" (Петрозаводск, 1974; Сыктывкар, 1977); II Всесоюзной конференции "Экология, биологическая продуктивность и проблемы марикультуры Баренцева моря" (Мурманск, 1988); Научной Сессии Зоологического ин-та РАН "Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря" (Санкт-Петербург, 1995); I совещании по изучению лососевидных рыб "Лососевидные рыбы (морфология, систематика, экология)" (Ленинград, 1976); Научной сессии ГосНИОРХ по проблеме "Научные основы и перспективы рыбоводства в садках и бассейнах" (Ленинград, 1978); Всесоюзном совещании по репродуктивной физиологии рыб (Минск, 1991); II Межгосударственной конференции "Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов окраинных и внутренних морей СНГ" (Ростов-на-Дону, 1992); I конгрессе ихтиологов России (Астрахань, 1997); Всероссийском симпозиуме "Возрастная и экологическая физиология рыб" (Борок, 1998); Всесоюзном симпозиуме "Стресс и адаптация" (Жишинев, 1978); I, III Всесоюзных конференциях "Эндокринная система организма и токсические факторы внешней среды" (Ленинград, 1979; Самарканд, 1987); XI и XII научных конференциях студентов и аспирантов морфологических кафедр и лабораторий Лен. ВУЗов и НИИ (Ленинград, 1968, 1969); V, IX, X Всесоюзных совещаниях по эволюционной физиологии, посвященных памяти акад. Л.А.Орбели (Ленинград, 1968, 1986, 1990); Научной конференции "Регуляторная функция биогенных аминов" (Ленинград, 1970); VIII Всесоюзной конференции по электронной микроскопии (Москва, 1971); VI конгрессе европейский эндокринологов (Монпелье, Франция, 1971); Всесоюзном совещании "Функциональная морфология клетки" (Ленинград, 1991); VII Международном симпозиуме по нейросекреции (Ленинград, 1976); I - V Всесоюзных конференциях по нейроэндокринологии (Ленинград, 1974-1990; Харьков, 1988; Санкт-Петербург, 1995, в т.ч. «Нейроэндокринология-2000», посвященной 75-летию проф. А.Л.Поленова).

Результаты работы регулярно докладывались на научных семинарах лаборатории нейроэндокринологии ИЭФБ им.И.М.Сеченова РАН, лаборатории клеточной патологии ИНЦ РАН, кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ, заседаниях Общества Анатомов, Гистологов и Эмбриологов и Общества Физиологов, Биохимиков, Фармакологов.

По теме диссертации опубликовано 120 работ, включая 40 статей в отечественных и зарубежных изданиях, в том числе 3 обзора, а также 5 изобретений.

**Структура диссертации.** Рукопись на 407 стр. состоит из введения, 3 глав с заключениями, выводов, списка литературы (в т.ч. 495 иностранных источников) и включает 61



рисунок, 19 таблиц, 15 графиков, 27 схем, а также 12 стр приложений актов экспериментально-производственных проверок эффективности рыбохозяйственных методов.

### Материалы и методы \*/

Для решения поставленных задач использован в основном эколого-гистофизиологический подход, позволяющий изучить роль клеточных и тканевых структур в реализации филогенетических адаптаций, направленных на достижение биологического прогресса вида (Гербильский, 1956-1967). Для рыб, как пойкилотермных животных, важнейшими в этом плане являются видовые адаптации, связанные с сезоном размножения, что положено в основу выбора объектов исследования. При этом, однако, учитывалось и таксономическое положение вида, особенности организации основных отделов ПГНС, а при сопоставлении собственных данных с литературными мы старались использовать и сравнительно-эволюционный подход. Для выяснения степени участия структур и ультраструктур нейросекреторных элементов и в целом ПГНС в реакциях организма на стресс применено сочетание эколого-гистофизиологического и экспериментального подходов. И, наконец, результаты эколого-гистофизиологического анализа механизмов нейроэндокринной регуляции размножения мы использовали для разработки и совершенствования методов биотехники искусственного воспроизводства рыб, фундаментальной основой которой, по представлению Н.Л.Гербильского, и является теория биологического прогресса вида (Северцов, 1939, 1967).

**Объекты исследования.** Как представители весеннерестующих рыб изучены наиболее хозяйственно ценные виды рыб - **русский осетр** *Acipenser guldenstädti* Brandt и **севрюга** *Acipenser stellatus* Pallas, анадромные мигранты, представители группы хрящевых ганоидов, более близких к основному стволу эволюции позвоночных, чем костистые рыбы (Гербильский, 1961). Как представитель осеннерестующих рыб была изучена **горбуша** *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.), вид, характеризующийся наиболее коротким и биологически ярким жизненным циклом среди моноциклических дальневосточных лососей, все этапы нереста которого легко прослеживаются в природе. **Налим** *Lota lota* L. выбран как единственный зимнерестующий вид наших внутренних водоемов, который как представитель арктической фауны чрезвычайно холодолюбив и нерестится в декабре-январе при температурах воды около 0<sup>0</sup>С. Плодовитость налима огромна и, составляет в среднем 300-700 тыс. штук икринок.

У каждой особи визуально, либо на гистологических препаратах (25), оценивали стадию зрелости гонад (СЗГ), а этапы нереста, например у лососевых, определяли также и по индивидуальным особенностям поведения и физиологического состояния особей (31). Изучены

\*/ Я искренне благодарен моим соавторам, указанным в списке работ.

только доступные промыслу (см. график 1) состояния перед нерестом (IV СЗГ), в начале нереста (в моменты овуляции и спермиации, V СЗГ), вскоре после нереста (VI СЗГ) и спустя значительные сроки (до месяца) после нереста (VI-II СЗГ), либо перед гибелью (лососевые).

Всего для для морфометрического исследования ПГНС (описания структур и/или ультраструктур и их количественного анализа, проведенного лично) использовано 340 особей, из них 250 - для световой и 90 - для электронной микроскопии. В качестве дополнительных объектов были использованы: кета *Oncorhynchus keta* (Walb.), для выяснения возможного сходства общих механизмов участия ПГНС в нересте у моноциклических лососей, а также лещ *Abramis brama* L., только для выяснения цитохимических и ультраструктурных особенностей каплевидной формы нейросекреторного материала, характерной для НП-НСК этого вида (63).

### **Морфологические, цитохимические и гистохимические методики.**

Для световой микроскопии гистологические срезы окрашивали паральдегид-фуксином (ПАФ) по Гомори-Габу с докраской азаном по Гейденгайну, хромовым гематоксилином по Гомори с докраской кислым фуксином, железным гематоксилином по Гейденгайну, метиленовым зеленым-пиронином по Браше, шифф-йодной кислотой по Мак-Манусу, а также применяли импрегнацию серебром по Гольджи-Дейнека. Для выявления динамики функциональной активности ПГНС использованы количественные и полуколичественные морфометрические методики оценки содержания гомориположительного нейросекреторного материала (НСМ), cito- и карио- морфометрии НСК в дорзальной крупноклеточной части преоптического ядра (ПЯ), глии, состояния сосудов, подсчета процентных соотношений НСК и терминалей их аксонов в различных фазах секреторного и экструзионного циклов. Цитоспектрофотометрию срезов проводили на анализаторах микроизображений "Морфоквант" и "Видеотест", используя программы "Ance11" и "Videotest" (53, 59)\*. Иммуногистохимическое исследование было проведено с целью выяснения химической природы каплевидного НСМ и идентификации эргичности НСК. Применен пероксидазно-антипероксидазный метод выявления немеченных антител (Sternberger, Joseph, 1979) и использованы антисыворотки к вазотоцину (ВТ) и мезотоцину, позволяющие выявлять ВТ- и изотопинергические (ИТ) структуры (61-63). Часть срезов (перед реакцией) обрабатывали 0,1% забуференным раствором трипсина (рН-7,8), при 37<sup>0</sup>С в течение 1 часа.

Для электронномикроскопического исследования материал фиксировали глотаральдегидом по Сабатини и осмием по Колфилду, заключали в аралдит и эпон, ультратонкие срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца по Рейнольдсу и изучали в электронных микроскопах JEM-7, JEM -100 и Tesla-500. Степень функциональной

\*/ В работе использованы также совместные данные о содержании моноаминергических структур в нейрогемальных отделах ПГНС у осетровых (Polepov et al., 1972, 1976), полученные с помощью гистохимического флуоресцентного метода выявления моноаминов по Фальку-Хилларпу.

активности ПЯ оценивали по процентному соотношению различных фаз секреторного цикла НСК, которые определяли по состоянию их ультраструктур и систематизировали в виде таблиц и схем (62). Для количественного ультраструктурного анализа функционального состояния нейросекреторных терминалей (НТ) в заднем нейрогипофизе (ЗНГ) и функциональных взаимоотношений НСК различной эргичности (видов А<sub>1</sub>, А<sub>2</sub> и Б) подсчитывали их соотношения в различных фазах экструзионного цикла (36, 41, 61). Все результаты статистически обработаны, в том числе и по программе "Excell".

Ультрацитохимическую реакцию выявления 3 $\beta$ -гидроксистероид-дегидрогеназы (3 $\beta$ -ГСДГ) – ключевого фермента стероидогенеза проводили с целью выяснения способности клеток теки фолликулов яичника продуцировать стероиды (69). Для этого, по методике Берчтольда (Berchthold, 1977), материал фиксировали в смеси растворов паральдегида и глутаральдегида, инкубировали в среде, содержащей феррицианид калия и дегидроэпандростерон в качестве субстрата выявляемого фермента, постфиксировали осмием, заливали в эпон и контрастировали только цитратом свинца.

**В рыбохозяйственных исследованиях, экспериментальных и производственных проверках методов биотехники управления сроками размножения промысловых рыб использованы общепринятые рыбоводно-экспериментальный подход и методики комплексной рыбоводно-биологической характеристики и оценки результатов.**

## **Глава I. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ НОНАПЕПТИДЕРГИЧЕСКОЙ ПРЕОПТИКО-ЗАДНЕГИПОФИЗАРНОЙ НЕЙРОСЕКРЕТОРНОЙ СИСТЕМЫ (ПНС) РЫБ**

### **Морфология и цитохимия НП-НСК преоптического ядра (ПЯ).**

В итоге цитоморфологического и цитохимического исследований изучены рецепторный, синаптический и ядерный аппараты, органоиды и включения, особенно секреторные в НСК дорзальной крупноклеточной части ПЯ, а также НТ в ЗНГ. Сформулировано представление об общем характере дегенеративных изменений органоидов и включений, в частности элементарных нейросекреторных гранул (ЭНГ), во всех частях НСК - превращении их, прежде всего, в мультимеллярные тельца (МЛТ) (62). При этом активный лизис деградирующих органоидов и "избыточных" ЭНГ, в частности кринофагия, повидимому является одним из внутриклеточных механизмов, регулирующих секреторный цикл НСК (66).

У осетровых по сравнению с костистыми установлены более примитивные черты в строении ПЯ. В нем преобладают биполярные НСК эпэндимного типа, с округлой формы безопасными ядрами. В их цитоплазме, относительно слабо дифференцированной на зоны, содержится грагулярный, но отсутствует каплевидный нейросекрет (КН), много вакуолей и

липидных включений, не характерных для костистых рыб. У последних в ПЯ преобладают нейронального типа НСК с хорошо развитыми ресничным и синаптическим аппаратом, мощными лопастными ядрами и многочисленными ядрышками. Наряду с четко выраженной зональностью цитоплазмы здесь особенно ярко выражены секреторные циклические процессы, включая образование КН и массовые деструктивные превращения всех ультраструктур при участии лизосом. Иммуногистохимически установлены основные особенности взаимоотношений НСК различной эргичности НП-НСК и их НТ. По данным световой и электронной микроскопии установлены корреляции в их функциональных состояниях при разной степени функциональной активности ПНС.

Нашим единственным иммуноцитохимическим исследованием КН у рыб (63) показано, что эта форма НСМ проявляет иммуноположительную реакцию на ВТ (и ИТ) только после предварительной обработки срезов трипсином. Это доказывает, что КН содержит функционально неактивный пронеурогормон, иммунореактивные места которого можно "открыть" трипсином. Очевидно, что КН является формой только депонирования нейросекреторных продуктов, морфологически более древней, чем гранулярная. Сопоставление иммуногистохимических и электронномикроскопических данных об особенностях происхождения и формирования КН позволило представить схему его ультраструктурных превращений (63, 66). Учитывая сезонную динамику появления капель и их редукцию у при переходе к размножению (не только у рыб, но и вообще у пойкилотермных животных), можно заключить, что это специализированная форма массового накопления пронеурогормонов, реализуемых при размножении.

Впервые у позвоночных, на примере осетровых, изучена ультраструктура тел Герринга (ТГ), формируемых ими аксо-вентрикулярных нейросекреторных контактов, представлена схема их экструзионного цикла и определены их морфо-функциональные особенности (8, 10). Последние отражают выведение НП-НГ из ТГ трансвентрикулярным путем, в форме макроапокринии.

### **Структурная организация ПНС.**

Важнейшими из 3-х структурных компонентов, составляющих все отделы ПНС являются нейросекреторные элементы видов: А<sub>1</sub> (с гранулами 160-200нм, ИТ-эргические у костистых рыб, а у осетровых содержащие окситоциноподобный нейрогормон), А<sub>2</sub> (с гранулами 120-160нм, ВТ-эргические) и Б (пептид- и моноаминергические, с гранулами 50-120нм). Установлен ряд таксономических и видовых особенностей в строении всех отделов ПНС на разных уровнях структурной организации (Схема 1). Наиболее существенные морфологические отличия осетровых от костистых, связанные с близостью к основному стволу эволюции позвоночных, выражены прежде всего в наличии у них проксимальной нейросекреторной контактной области (ПНКО), гомологичной срединному возвышению наземных позвоночных,



Осетр



Горбуша



Налим

Схема 1. Ультраструктурная организация заднего нейрогипофиза и промежуточной доли гипофиза (фрагменты, по: 10, 45).

Условные обозначения: А<sub>1</sub>, А<sub>2</sub>, Б – виды нейросекреторных волокон, расширений и НТ, БМ – базальная мембрана перикапиллярного пространства – пкл, ГБ – полость гипофизарной бухты, I, II ЖК – железистые клетки (светлые и темные) 1 и 2 вида в ПрДГ, МВ – мякотное нейросекреторное волокно, ОП – базальный отросток питуицита, П – питуицит, ПФ – полость «фолликула», образованного ЖК, Р – реснички, СК – синусоидный капилляр, Т – I, II – танициты (светлые и темные) 1 и 2 вида, тв – темное нейросекреторное волокно, ТТ – тело Герринга, Ф – фибробласт, Э – клетка эндотелия СК.

и отсутствии анатомической связи ЗНГ с аденогипофизом. Они выражены также и в трехслойном строении нейрогемальных отделов ПГНС, постоянно отделенных от аденогипофиза мощными соединительно-тканными прослойками (стп, пкп), мощном развитии таницитарной нейроглии, связывающей капиллярное русло с полостями дна воронки и гипофизарных бухт, наличии в этих отделах примитивных аксо-вазальных (АВНК) и аксо-вентрикулярных нейросекреторных контактов. Описание ультраструктуры последних (контактов ТГ с полостями гипофизарных бухт) и позволило впервые доказать возможность "прямого" транс-вентрикулярного пути влияния НП-НГ на ЦНС у позвоночных (8).

Уровень организации нейрогемальных отделов ПГНС особенно четко соответствует таксономическому положению вида. Однако примитивность строения ЗНГ у горбуши (наличие только аксо-вазальных нейросекреторных контактов примитивного типа и отсутствие сети интерваскулярных каналов) можно связать также и с ее особо коротким (среди лососей) и биологически ярким жизненным циклом, и в целом с моноциклией (30). У налима, представителя более высокоорганизованного сем. тресковых, массивное строение слабо ветвящихся корней ЗНГ оптимально соответствует функции накопления здесь НСМ. При этом сильное развитие аксо-аденарных нейросекреторных контактов (ААНК) наиболее совершенного - «синаптоидного» типа, широкая сеть стп и преобладание высокоорганизованной формы АВНК особенно эффективно обеспечивают уже 2 пути выведения НП-НГ (транс- и парааденогипофизарный). Таким образом, на примере исследованных видов, изучены (и схематизированы) все основные типы строения ПГНС у рыб, все формы нейросекреторных контактов (в ее нейрогемальных областях) и установлено соответствие их таксономическому положению вида (Схема 1).

### **Секреторный цикл НП-НСК и экструзионный цикл нейросекреторных терминалей (НТ)**

С целью объективной количественной оценки степени функционального состояния ПГНС проанализированы взаимоотношения секреторного цикла НСК в ПЯ и экструзионного цикла НТ в ЗНГ, проходящие на фоне жизненного пути НСК (Схема 2) (62). Показано, что смена фаз секреторного цикла НСК осуществляется путем регуляции соотношений уровней секреции, накопления и выведения из НСК нейрогормонального продукта (важную роль в которой выполняет комплекс Гольджи). Динамика же экструзионного цикла НТ, более реактивных чем перикарионы НСК, осуществляется путем регуляции соотношений уровней экструзии нейрогормонального продукта, транспорта, накопления и аутолиза в них ЭНГ. Впервые при этом описаны 3 пути превращений ЭНГ (зернистый распад, образование остаточных гранул, формирование мелких пузырьков) и 3 типа экструзии нейрогормонального продукта из НТ (мерокриновый, экзоцитоз содержимого ЭНГ и экзоцитоз содержимого мелких пузырьков).

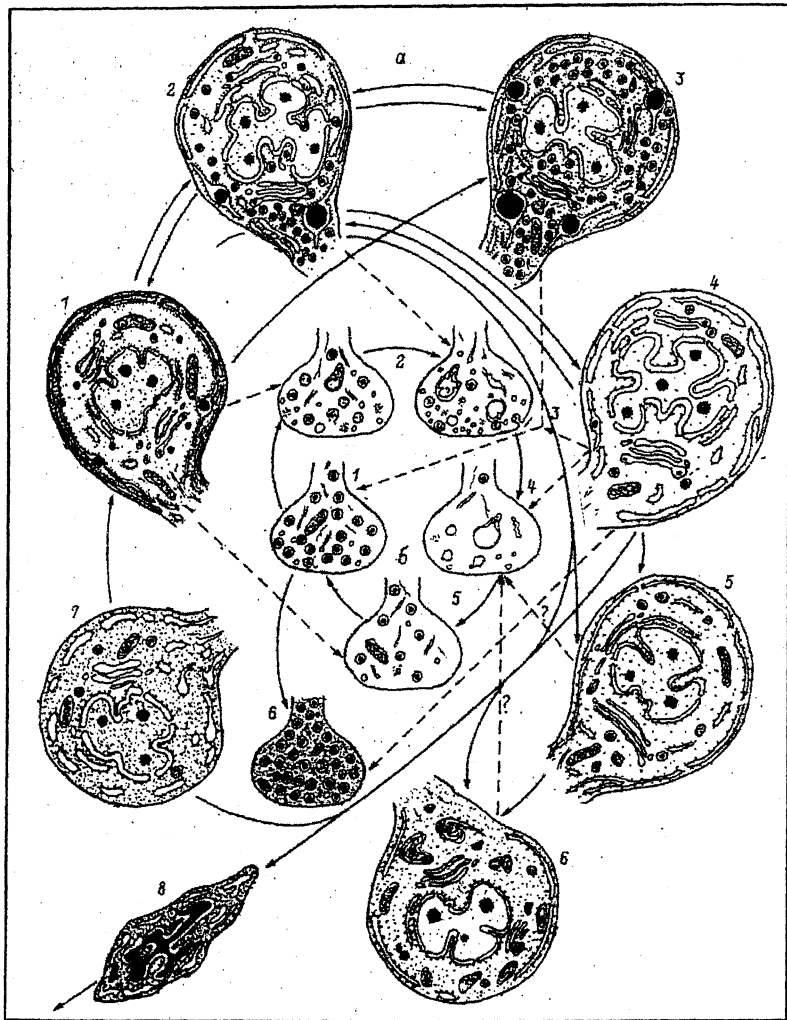


Схема 2.

Секреторный цикл НСК из дорзальной части ПЯ (а) и экструзионный цикл НТ (б).

**Фазы секреторного цикла I типа НСК:** 1 – низкая или умеренная активность, 2 – высокая активность, 3 – депонирование нейросекреторного материала, 4 – гиперактивность, 5 – репарация органоидов, 6 – массовая деградация органоидов; **II типа НСК («темные»):** 7 – покой или глубокое торможение функций, и **III типа НСК:** 8 – дегенерация. **Фазы экструзионного цикла НТ:** 1 – депонирование ЭНГ, 2 – начало выведения нейрогормонов, 3 – активное выведение нейрогормонов, 4 – истощение после выведения нейрогормонов, 5 – накопление ЭНГ, 6 – переполнение полиморфными секреторными гранулами (темные НТ). Прерывистыми стрелками соединены перикарионы НСК с терминалями их аксонов – НТ.

Однако секреторный, как и экструзионный циклы описаны только для НП-НСК, при этом наименее активное состояние НТ в фазе 1: «Депонирования ЭНГ» (Схема 2) характерно только для НП-НТ. Важно, что в П- и МА-НТ (во всех отделах ПГНС) постоянно преобладают экструзионные процессы. Сравнительный анализ основных морфо-функциональных признаков НСК (общих для НСК любой эргичности и видоспецифических) показывает, что они отражают высокую способность НП-НСК к особо интенсивному секретобразованию и восстановлению исходного умеренного уровня функционирования в форме накопления и аккумуляции (пула) нейросекреторных продуктов. Последняя (способность, условно обозначаемая как обратимость или «функциональная реверсия»), как мы предполагаем, является важной основой пластичности НСК (как и ПГНС в целом) – способности изменять уровень функционирования для поддержания гомеостаза организма.

Как признаки высокой степени пластичности НП-НСК мы рассматриваем, в частности, максимальный размер ЭНГ (среди всех видов НСК), многообразие форм секреции (путей превращений ЭНГ и 2-х форм нейросекрета), максимальное развитие ТГ и особо яркие формы функциональной активности в виде секреторного и экструзионного (с фазой 1 - «депонирование ЭНГ») циклов функционирования.

## **Глава II. ЭКОЛОГО-ГИСТОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ УЧАСТИЯ ПГНС РЫБ В РАЗМНОЖЕНИИ**

Эколого-гистофизиологический подход необходим для решения актуальных задач нейроэндокринологии размножения рыб, а результаты анализа механизмов нейроэндокринной регуляции размножения можно рассматривать как теоретическую основу разработки и совершенствования методов биотехники искусственного воспроизводства промысловых рыб (Гербильский, 1956). Эколого-гистофизиологическим исследованием с применением количественных морфологических, цитоспектрофотометрической, цитохимических, иммуногистохимической и электронномикроскопической методик установлено участие ПГНС в размножении, выраженное в активации выведения нонапептидных нейрогормонов из заднего нейрогипофиза в общий кровоток в период нереста у всех изученных видов рыб и в последующем снижении функциональной активности системы. Двухфазную реакцию ПГНС отражает и синхронная активация всех ее структурных компонентов (нейросекреторных элементов, глии и сосудов), особенно ярко выраженная на уровне структур и ультраструктур ЗНГ. Динамика изменений функциональной активности всех отделов ПГНС отражена на графике 1.



Функциональная  
активность (в %)

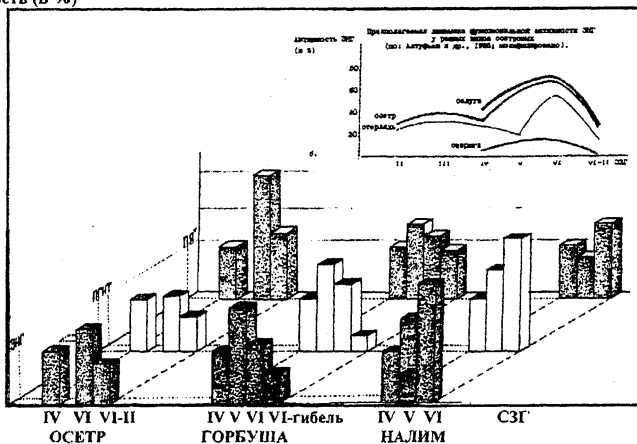


График 1. Динамика изменений функциональной активности различных отделов ПГНС в процессе нереста (перед нерестом - IV стадия зрелости гонад (СЗГ), в начале нереста - V СЗГ, вскоре после нереста - VI СЗГ и спустя значительные сроки после нереста - VI-II СЗГ) у изученных видов рыб. Для сравнения (вверху справа) приведены предварительные данные, полученные в дальнейшем и на других видах осетровых (Алтуфьев и др., 1995).

У весенненерестующих самок осетра активация выброса НП-НГ вскоре после нереста сменяется последующим снижением активности ПГНС до преднерестового уровня, что соответствует 2-м фазам (тревоги и резистентности) протекания стресса.

Оценка степени функциональной активности всех видов НТ путем индивидуального подсчета процентных соотношений различных фаз их экструзионного цикла (Схема 2) также показала сопряженную реакцию обоих видов НП-НТ ( $A_1$  и  $A_2$ ) и максимальную их активацию у рыб вскоре после нереста (График 2). Позже (VI-II СЗГ), все виды НТ наименее активны.

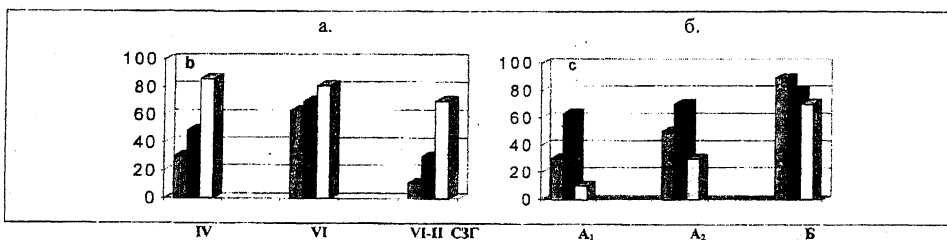


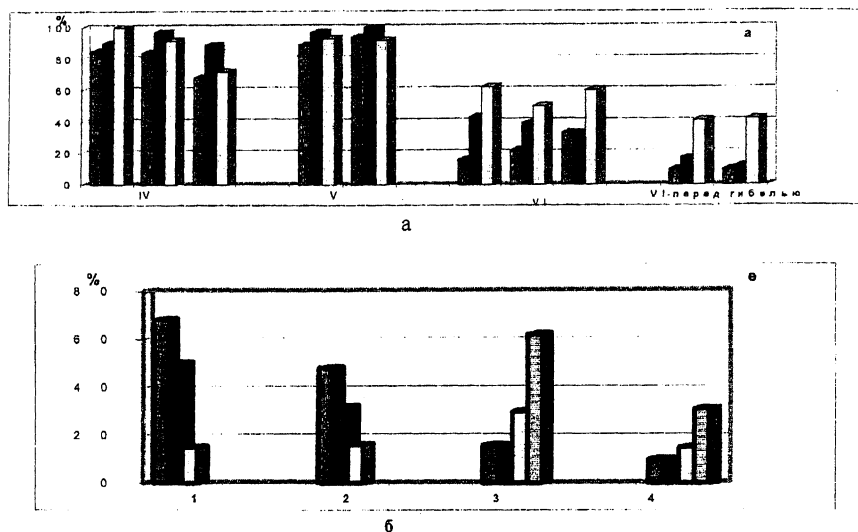
График 2. Соотношения активных форм всех видов НТ в ЗНГ осетра в период нереста. а. Процентное содержание активных форм НТ вида  $A_1$  (серые колонки),  $A_2$  (темные) и Б (светлые) по группам рыб. б. Процент активных форм всех видов НТ перед нерестом (серые), вскоре после него (темные) и продолжительные сроки спустя после нереста (светлые колонки).

У зимненерестующего налима впервые установлена двухступенчатая реакция ПГНС - в начале нереста происходит снижение активности ПЯ и ЗНГ в области АВНК с активацией

выброса НП-НГ' в области ААНК и последующая яркая активация всех отделов ПГНС после нереста. Все они заметно гиперемированы, а в ПЯ достоверно увеличиваются размеры ядер НСК, их ядрышек, а также ядер нейроглиальных клеток (59). Электронномикроскопически установлено, что в начале нереста значительная часть НП-НГ в области их "прямых" (синаптоидного типа) ААНК сильно опустошена от ЭНГ и богата синаптическими пузырьками, зернистыми и остаточными гранулами. Только после нереста установлена массовая активация всех видов НТ уже в области обеих форм нейросекреторных контактов (аксо-вазальных и аксо-аденарных), которая в области ААНК особенно усиливается.

**У моноциклической осенненерестующей горбуши** яркая активация всех отделов ПГНС, прежде всего массовый выброс НП-НГ из ЗНГ в начале нереста, наоборот, сменяется снижением активности всех отделов ПГНС и блокадой функции выведения НП-НГ из ЗНГ, возрастающей к моменту гибели. Иммуногистохимически показано, что вскоре после нереста постоянно и ярко выражены картины накопления иммуноположительного НСМ и переполнения им гипертрофированных корней ЗНГ особенно к моменту гибели. Скопления иммунореактивных НТ, переполняют дистальные отделы и обнаруживаются даже в средних отделах ЗНГ. Количество ТГ увеличивается, большинство из них ВТ-иммунореактивны. Электронномикроскопически установлено, что в ПЯ на всех этапах нереста преобладают светлые НСК в состояниях высокой активности и депонирования нейросекрета. Вскоре после нереста особенно возрастает содержание НСК в состоянии репарации органоидов и впервые появляются - в состоянии массовой их деградации (фазы 5, 6. Схема 2). В функционально активных НСК наблюдается некоторое увеличение количества ЭНГ и лизосом, чаще встречаются картины аутофагии органоидов и кринофагии. Все эти процессы нарастают к моменту гибели рыб, когда соотношения разных состояний НСК в ПЯ достигают близкого к исходному, перед нерестом, уровню. Количественных ультраструктурный анализ показал, что реакция всех видов НТ протекает синхронно и однонаправленно и выражена в их активации в начале нереста и резком снижении активности вскоре после нереста и блокаде выведения из них нейрогормональных продуктов, прогрессирующей вплоть до гибели особей (График 3). И, наконец, анализ изменений процентного содержания НТ в наиболее динамичных и функционально различных состояниях (Схема 2: 1 и 2 фазы) показывает их прогрессивное снижение в состоянии "начала выведения НГ", вплоть до полного исчезновения к моменту гибели (График 3б, гистограммы 1, 2). В то же время содержание НТ в состоянии "депонирования ЭНГ" после снижения в начале нереста прогрессивно увеличивается вплоть до гибели рыб, а сразу после нереста появляются и к моменту гибели резко возрастают в числе "темные" НТ в 6-м состоянии - "переполнения полиморфными секреторными гранулами", которые, как правило, несколько крупнее основной их массы (График 3б, гистограммы 3, 4). В таком же состоянии находятся и единичные крупные НТ, которые выявляются

иммуногистохимически. Таким образом, перед гибелью происходит полная инактивация всех видов НТ, причем снижение числа их активных состояний и исчезновение их к моменту гибели рыб синхронизировано с появлением и резким возрастанием количества темных НТ в 6-м состоянии. Все это доказывает, что блокада функции выведения НГ из ЗНГ происходит в результате нарушения экструзионного цикла нейросекреторных терминалей. Синхронные изменения активности всех видов НТ указывают на функциональную корреляцию между ними, что согласуется с представлением о двойном (НП и МА) нейрогормональном контроле функций висцеральных органов (60).



**График 3.** Процентное содержание НТ в различных фазах секреторного цикла (различных функциональных состояний) в ЗНГ горбуши на всех этапах нереста и перед гибелью:

а - активные фазы НТ, б - наиболее динамичные, активные и неактивные, совмещенные на одной гистограмме, суммарно по всем особям. а - процентное содержание активных состояний НТ (2-4 фазы) для каждого вида НТ, по индивидуальным показателям: А<sub>1</sub> (серые колонки), А<sub>2</sub> (черные) и Б (светлые) в IV, V, VI СЗГ и VI - перед гибелью. б - динамика изменений в процессе нереста (по СЗГ) содержания активных НТ (во 2-й фазе: «начала выведения НГ»): НП-НТ (А<sub>1</sub>+А<sub>2</sub> - 1 по оси абсцисс) и П- и МА-НТ (Б - 2 по оси абсцисс), а также содержания НТ в неактивных состояниях (в 1 фазе: «депонирования ЭНГ» и б - «переполнения полиморфными гранулами»): НП-НТ (3 - по оси абсцисс) и для вида Б (4 - по оси абсцисс).

Таким образом, количественными методиками на уровне световой и электронной микроскопии установлено, что у полициклических осетра и налима прогрессивно возрастает активность всех отделов ПГНС в течение всего нереста, а у моноциклической горбуши (как и у кеты) после кратковременной активации в начале нереста происходит синхронное снижение активности всех отделов ПГНС сразу после нереста с ярко выраженной блокадой функции ЗНГ,

прогрессирующей вплоть до гибели. Наиболее типичным внутриклеточным процессом в НСК в начале нереста является массовое растворение КН в перикарионах, накопленного у весенненерестующих рыб зимой, обилие которого наблюдается в НСК даже у осенненерестующей горбуши вплоть до нереста (63). Известно, что именно в период размножения резко уменьшается количество капель у рыб и амфибий. У горбуши, например, в связи с особо напряженным секреторным процессом в НСК отмечено 2 пути массового растворения капель и деградация органоидов, сопровождающаяся активацией лизосомального аппарата и кринофагией ЭНГ. Более высокая степень морфо-функциональной устойчивости КН по сравнению с ЭНГ, способствующая длительному депонированию больших масс НСМ (при сезонных задержках наступления сроков нереста), может иметь важное адаптивное значение в обеспечении эколого-физиологической пластичности размножения некоторых видов рыб. По-видимому первым фактом, указывающий на участие ПГНС в нересте, и явилось обнаружение КН у рыб, т.е. само открытие явления нейросекреции у позвоночных.

Сопоставление наших данных с литературными показывает, что независимо от сезона нереста подобная активация ПГНС происходит у многих рыб, но только у видов с четко выраженным единовременным нерестом, как например у изученных нами осетра, налима, горбуши. Степень ее выраженности находится в прямой зависимости от «интенсивности» протекания нереста и в обратной - от его кратности, снижаясь к растянутому и порционному нересту (66). Установленная динамика количественных изменений функциональных состояний всех видов НГ совпадает с результатами количественного эколого-гистофизиологического анализа (Графики 1-3) и, в целом, с иммуногистохимическими данными. Активное состояние НГ (особенно А<sub>2</sub>, т.е. вазотодинергических, ВТ-НГ) перед нерестом, отражающее высокий уровень выведения НП-НГ, по-видимому, связано с влиянием НП-НГ (преимущественно ВТ) на нерестовое поведение, его инициацию и развитие (23, 24). Тем более, что трансвентрикулярный путь влияния НП-НГ на ЦНС у горбуши (с ее особенно коротким и "биологически ярким" жизненным циклом) морфологически не выражен из-за отсутствия сомато-, дендро- и аксо-вентрикулярных нейросекреторных контактов (30). Мы предполагаем, что у рыб инициация нерестового поведения обеспечивается выведением НП-НГ (перед нерестом и в начале его), как в ликвор III желудочка мозга (в области дендро-, сомато-, и аксо-вентрикулярных нейросекреторных контактов, в виде массового растворения КН у костистых и опустошения ПГ у осетровых), так и в общий кровоток (например у горбуши) (59, 66). Поскольку нерестовое поведение тесно связано с приобретением и развитием брачной окраски, естественно, что НП-НГ участвуют и в активной регуляции функций ПрДГ, составляющей с ЗНГ единый нейропромежуточный комплекс (ЗНГ-ПрДГ).

Поэтому нами изучены **основные ультраструктурные особенности железистых клеток (ЖК) ПрДГ, как мишеней действия НП-НГ трансаденогипофизарным путем.** У

осетровых обнаружено 2 типа ЖК, различающихся по размерам секреторных гранул (230-270 и 350-470 нм), а у изученных костистых в них содержатся только гранулы размером 150-250 нм (Схема 1). Последние, наиболее часто выявляемые ЖК (у осетровых – I типа), по-видимому являются меланотропоцитами (45, 46). У горбуши и налима некоторая часть ЖК может быть носителем не только  $\alpha$ -MSH (и других гормонов опиоидного ряда), но и соматолактинна, обнаруженного у костистых рыб. Проникновение НГ к ЖК ПрДГ происходит прежде всего путем диффузии через соединительно-тканые прослойки, а у налима – также и в области многочисленных "синаптоидных" аксо-аденарных нейросекреторных контактов. Поэтому мы считаем, что сильное опустошение НП-НТ в области этих контактов у налима в начале нереста, усиливающаяся к его концу (График 1), связано с активной стимуляцией в первую очередь меланотропоцитов ПрДГ. Некоторое повышение активности и НТ вида "Б" в начале нереста (График 3) может быть также связано и с усилением гипофизотропных функций П-НГ, особенно с усилением выброса кортиколиберина (КРГ), стимулирующего тропные функции ПрДГ (40). Мы считаем также, что НП-НГ, обладая КРГ-подобной активностью и являясь его синергистами, оказывают стимулирующее действие и на все функции ПрДГ, включая и меланотропную, и поэтому динамика изменений функциональной активности ПГНС и отражает ее участие в развитии брачного наряда (59, 60).

Максимальная активность ПГНС в начале нереста, в частности активация НП-НТ в ЗНГ (особенно ИТ-НТ вида А<sub>1</sub>, графики 2, 3) связана с тем, что в моменты овуляции (и спермиации) возрастает потребность в НП-НГ, стимулирующих сокращения гладкой мускулатуры гонад. Показана ведущая роль в этих процессах ИТ, обладающего десятикратно большей активностью, чем ВТ, с чем согласуется и заметно большая активность выброса НП-НГ из ЗНГ у самок по сравнению с самцами (31, 36).

Все это подтверждается и анализом состояния **клеток соединительно-тканной оболочки (теки) фолликулов яичника осетровых (осетра и севрюги), как мишеней действия НП-НГ (парааденогипофизарными путем) в период нереста (51, 69)**. По ультраструктуре они обнаруживают прежде всего типичные черты гладкомышечных элементов: в их цитоплазме содержится сеть из 3-х типов миофиламентов (тонких, промежуточных и толстых), элементы саркоплазматической сети и многочисленные кавеолы, органоиды концентрируются у полюсов клетки, а на плазмалемме выявляются плотные тельца. Однако в них выражены, хотя и слабо, также структуры, типичные для стероидпродуцирующих элементов - редкий агранулярный эндоплазматический ретикулум (АЭР), небольшое число митохондрий с трубчато-везикулярными кристами, единичные липидные капли. Для выяснения способности их к продукции стероидов проведена ультрацитохимическая реакция выявления в них ключевого фермента стероидогенеза - **3 $\beta$ -ГСДГ** (69). Продукты реакции в виде небольших

скопления мелких электронноплотных гранул (5-15 нм) обнаружены в клетках теки (фолликулов зрелых и превителлогенных ооцитов), преимущественно вдоль плазмалеммы и реже - среди пучков миофиламентов, вблизи единичных канальцев АЭР и липидных капель. В настоящее время уже установлено, что в клетках теки у рыб в результате последовательных превращений холестерина в прегненолон, из последнего при участии 3 $\beta$ -ГСДГ синтезируется 17 $\alpha$ -гидроprogестерон а также, после двух ступеней превращений, тестостерон, который ароматизируется (уже в клетках гранулезы) до эстрадиола-17 $\beta$  (Э<sub>2</sub>), являющегося медиатором роста ооцитов (Схема 3, по: 69). 17 $\alpha$ -гидроprogестерон, превращается уже в клетках гранулезы (при участии 20 $\beta$ -ГСДГ) в 17 $\alpha$ , 20 $\beta$ -диОН-proгестерон, который является индуктором созревания ооцитов. Таким образом, удалось доказать сочетание в одной и той же клетке теки стероидпродуцирующей и мышечной функций и мы обозначаем их как "**миоидно-секреторные (стероидсекретирующие) клетки**" (МСК) (51, 69). Они как и все другие, уже известные элементы, сочетающие сократительную и секреторную функции (описанные в юкстагломерулярном аппарате почки, и в кардиомиоцитах предсердий млекопитающих) имеют мезодермальную природу. Описаны основные этапы их морфогенеза.

В преовуляторный период МСК "умеренно" активны (признаки миоидной и стероидсекретирующей функций выражены в них слабо) и лишь после овуляции обе формы активности в них морфологически ярко выражены. В постовуляторных фолликулах в таких МСК теки особенно гипертрофированы структуры, связанные с мышечной функцией. На усиление же секреторной функции МСК после нереста указывает появление многочисленных вакуолей по периферии цитоплазмы и особенно - своеобразных макроапокриновых выступов на ее поверхности. В самое последнее время установлено, что прямое влияние НП-НГ (на МСК) обеспечивается ВТ и ИТ рецепторами (типа V<sub>1</sub>), обнаруженными на них (и клетках гранулезы) у рыб, амфибий и млекопитающих. На основе этих данных, и особенно - корреляции между активацией МСК и массовым выбросом НП-НГ в общий кровоток после нереста, проанализированы возможные пути нейро-эндокринной регуляции стероидогенеза у рыб в связи с размножением (69) (Схема 3).

Не менее важно и участие НП-НГ в обеспечении водно-солевого гомеостаза организма, учитывая прогрессивное оводнение мышц в процессе миграции и нереста лососей. И, наконец предполагается участие их в целом в защитно-приспособительных реакциях организма на физиологический стресс, которым является нерест у многих видов рыб, особенно у лососевых (1, 14, 23). Для проверки гипотезы об участии ПГНС в реакции организма именно на стресс в период нереста и изучения цитоморфологических механизмов активации ПГНС в типично стрессорных условиях нами использовано сочетание эколого-гистофизиологического и экспериментального подходов.

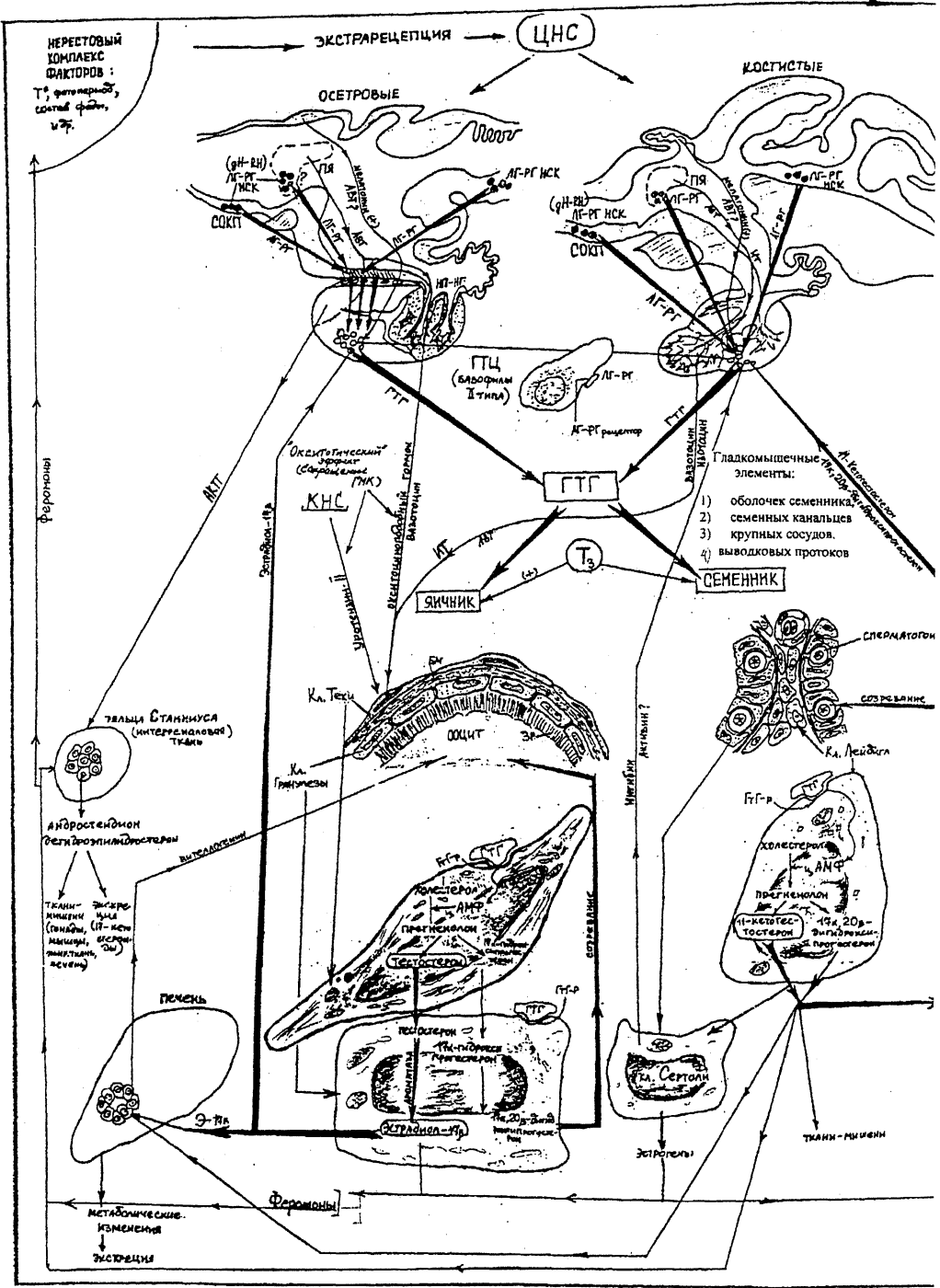
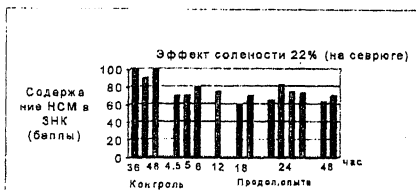
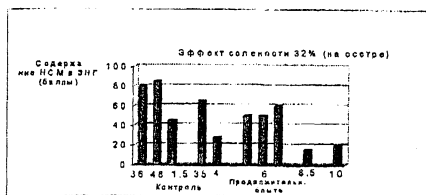


Схема 3. Пути регуляции стероидогенеза у рыб в связи с репродукцией (69).

Сравнительный анализ морфо-функциональных особенностей активации всех структурных компонентов ПГНС (нейросекреторных элементов, глии и сосудов) при нересте и в условиях осмотического стресса, вызванного содержанием половозрелых осетровых в гипертонических растворах NaCl различной концентрации (17, 22 и 32%), показал их сходство (График 4). Однако степень активации структур и ультраструктур ЗНГ в опытах была выражена более ярко и в виде массового зернистого распада ЭНГ в НТ, повышения концентрации в них МЛТ, миграции тел таницитов к пкп и увеличения на них числа активных синапсов и десмосом, гипертрофии базальных отростков нейроглии, пкп и эндотелия.

а. Осетр 32% б.

б. Севрюга 22 и 17%



в.

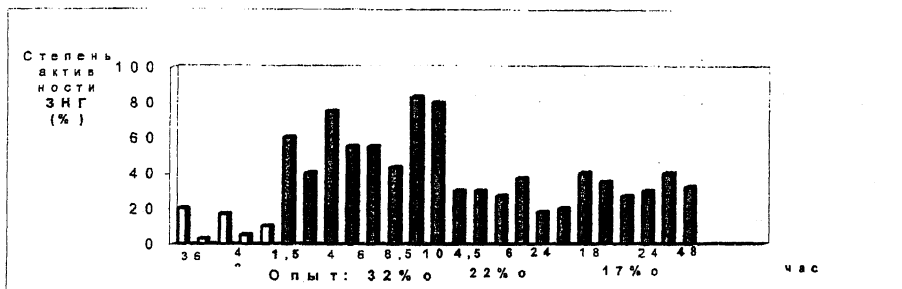


График 4 (по: 22). Содержание НСМ в ЗНГ осетра (а) и севрюги (б), у контрольных и подопытных рыб. в. – Степень активности ЗНГ (выведения НСМ из ЗНГ, в %).

Светооптическая оценка НСМ - светлые колонки, сопоставление световой и электронной микроскопии – серые колонки.

Патологические изменения в ЗНГ и, в частности, в НТ установлены только у подопытных рыб в сублетальном состоянии (при 32%, через 6-10 час.) и выражены в виде разрушения многих НТ с появлением в них митохондрий с трубчатými кристами, массовой ламеллизации ультраструктур и превращения их в МЛТ. Результаты опытов подтвердили, таким образом, известное представление о прямой зависимости степени активации ПГНС от интенсивности и продолжительности воздействия (15, 22).



процессе нереста и в целом 2 (посленерестовые) фазы в реакции ПГНС у полициклических видов, характерные для состояния стресса, сходны с широко изученными у рыб и других позвоночных. Поэтому активацию ПГНС при нересте у изученных видов мы рассматриваем как результат естественного физиологического напряжения - стресса (1, 24, 66). Блокада функции ЗНГ после нереста у моноциклических видов, возможно соответствует состоянию запредельного торможения в условиях дистресса. Важно, что блокаде выведения НГ из ЗНГ у горбуши до самой гибели сопутствуют процессы активного синтеза НСМ в НСК и, в значительной мере, его транспорта в ЗНГ, характерные для полициклических рыб (56). В связи с этим функциональную блокаду ЗНГ, наступающую "одномоментно" и быстро развивающуюся после нереста у горбуши, мы рассматривали как верхнее звено в механизме дезинтеграции нейро-эндокринных взаимоотношений. Повидимому такой механизм является общим и для других видов дальневосточных лососей (р. *Oncorhynchus*), поскольку начало блокады функции ЗНГ вскоре после нереста отмечено и у кеты, хотя и в меньшей степени чем у горбуши (56). Предполагается, что НП-НГ в условиях стресса-нереста снижают степень функциональной активности желез-мишеней (11, 24), например щитовидной и адреналовой желез после их гиперфункции, завершая, таким образом, нерест (19, 33). Более того, как мы и предполагали (11, 16), НП-НГ оказывают и прямое антигонадотропное действие (28, 35, 48, 70), причем даже на уровне подавления функции долиберинергических (ЛГ-РГ) центров (49). На основе общего представления о двойном нейрогормональном контроле функций периферических эндокринных желез (60) можно предполагать, что поддержание оптимального метаболического равновесия организма при стрессе-нересте осуществляется путем динамического взаимодействия всего комплекса НП- и катехоламиновых НГ. Следует учесть и возможную множественность путей и механизмов влияния НП-НГ на железы-мишени, поскольку, например, их синергист- КРГ вырабатывается в ПЯ также и самими НП-НСК, в виде колоколизации с НП-НГ (60, 66). Поэтому основные взаимосвязанные состояния, выражающие нарушение нейроэндокринных взаимоотношений - блокаду функции ЗНГ и гиперадренортицизм, максимально усиливающиеся к моменту гибели, мы и рассматриваем как единый функциональный механизм реализации важнейшей видовой адаптации - моноциклии (23, 66). В целом функция ПГНС, способствующая (у полициклических рыб) преодолению физиологического стресса, имеет важное адаптивное значение на разных уровнях биологической организации, например организменном, либо видовом (у моноциклических), направленное на достижение биологического прогресса вида (9, 25, 65). При этом особенно важны влияния НП-НГ на различные звенья гипоталамо-гипофизарно-гонадной системы (49, 66, 70): 1. На уровне ЦНС НП-НГ изменяют характер обмена моноаминов, тормозя при этом выброс и метаболизацию ЛГ-РГ, стимулируют половое поведение. 2. На уровне аденогипофиза НП-НГ изменяют

чувствительность гонадотропоцитов к ЛГ-РГ, а также их реакцию на половые гормоны. 3. На уровне гонад НП-НГ стимулируют базальные и стимулированные гонадотропинами метаболические, эндокринные и генеративные функции овариальных фолликулов, изменяют характер стероидогенеза в семенниках, снижая их чувствительность к гонадотропинам. И, наконец, НП-НГ стимулируют сокращения гладких мышц гонад и половых путей, ускоряя выход половых продуктов, а в больших количествах вызывают также и резорбцию половых продуктов (70). В этих процессах они оказывают как специализированное ("узкое") влияние (например на ЛГ-РГ и аденотропоциты гипофиза, на гладкомышечные элементы гонад и половых путей, на нерестовое поведение), так и генерализованное влияние на функции многих органов и систем транс- и парааденогипофизарными путями, поддерживают гомеостаз и создают метаболический фон для осуществления размножения. Мы полагаем, что в поддержании именно метаболического равновесия после овуляции и нереста, особо важное значение приобретает ингибирующее действие НП-НГ прежде всего на синтез ЛГ-РГ, т.е. их яркий антигонадотропный эффект (28, 66, 70). Последний и подтверждается экспериментально, результатами наших рыбохозяйственных разработок, представленными в следующей - III главе. На основании вышеизложенных представлений нами последовательно были разработаны схемы возможного участия ПГНС в осуществлении размножения (инициирующего и завершающего, по принципу саморегуляции) на примере осетровых (11, 16) и костистых (59, 65). Мы пытаемся в них отразить пути влияния НП-НГ и динамику развития участия ПГНС в нересте (по этапам нереста - СЗГ) с целью возможной разработки принципов управления процессами размножения рыб (Схема 4).

### **Глава III. СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ И РАЗРАБОТКА МЕТОДОВ БИОТЕХНИКИ УПРАВЛЕНИЯ РАЗМНОЖЕНИЕМ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА ВЕДУЩИХ МЕХАНИЗМОВ НЕИРОЭНДОКРИННОЙ РЕГУЛЯЦИИ ЭТОГО ПРОЦЕССА**

На основе общего представления о стимулирующем и тормозящем (транс- и парааденогипофизарном) влияниях НП-НГ на периферические эндокринные железы в условиях стресса и анализа основы вышеприведенной рабочей схемы гипоталамической регуляции нереста (по принципу саморегуляции) нами было предложено (16): 1- удалять нейропромежуточный комплекс - ЗНГ-ПрДГ из целых гипофизов, при массовой их заготовке для улучшения качества созревания производителей, а также выяснить возможность стимуляции их полового созревания экстрактами вентрального гипоталамуса (области серого бугра или ПНКО осетровых, содержащими т. наз. "рилизинг-факторы"), 2- использовать среду "критической" солености - 5 - 8‰ (по Хлебовичу, 1971) для задержки созревания производителей и 3- управлять сроками созревания, воздействуя комплексом экологических факторов на организм, в первую очередь, температурами и критической соленостью, как

## Возможные пути влияния НП-НГ и функциональная роль ПГНС у рыб в период размножения

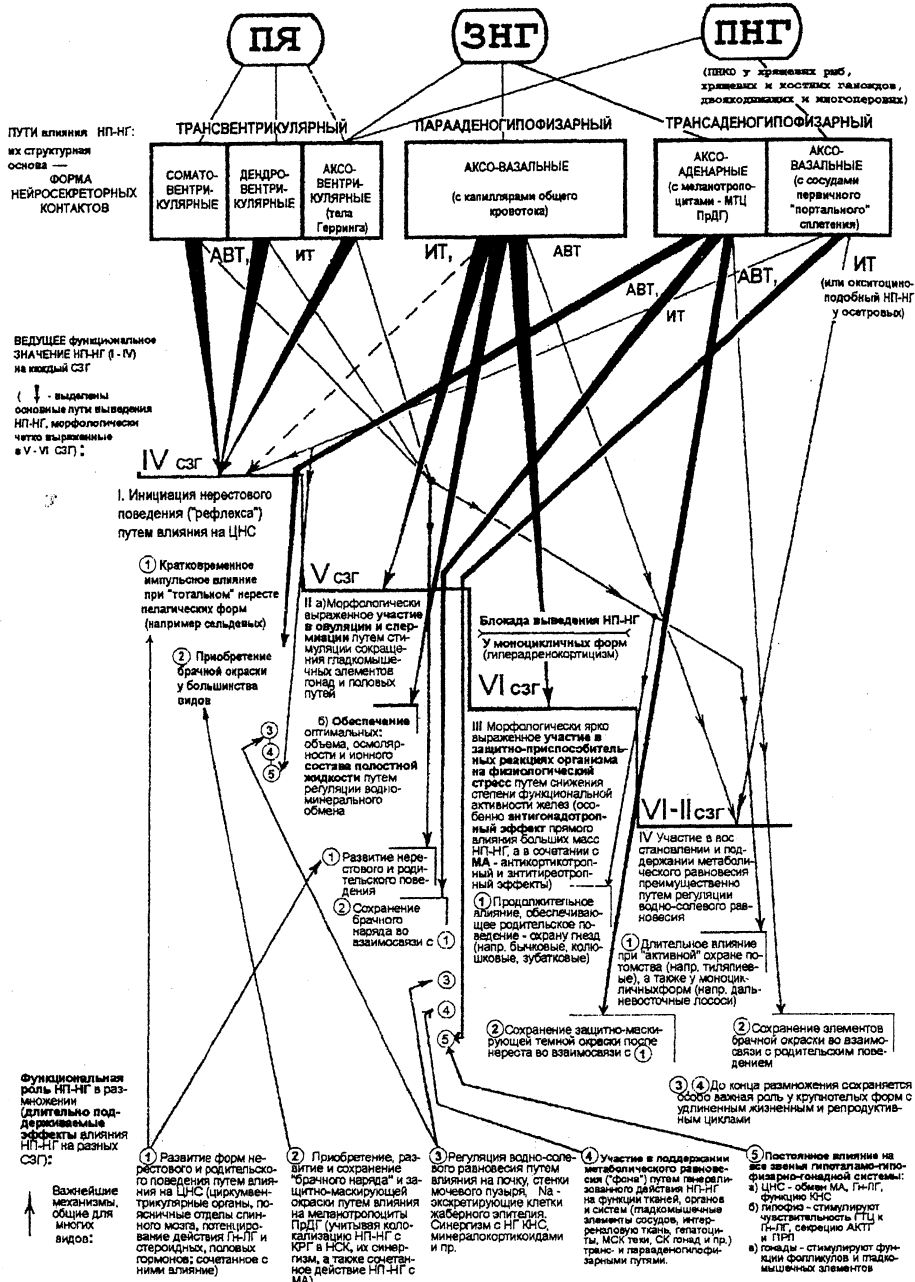


Схема 4.

физиологически адекватной средой, пороговой для созревания гамет водных животных.

Главной целью излагаемых ниже биотехнических разработок (защищенных 5 авторскими свидетельствами в 1976-1983гг.) явилось повышение эффективности существующих и разработка новых методов управления размножением хозяйственно-ценных видов рыб на основе комплексного сочетания гормональных и экологических факторов. Для этого мы последовательно выполняли следующие этапы рыбохозяйственных исследований, соответствующие основным их задачам.

## К СОВЕРШЕНСТВОВАНИЮ БИОТЕХНИКИ СТИМУЛЯЦИИ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ

### Препарат изолированной передней доли гипофиза (ИПД).

Метод гипофизарных инъекций - МГИ (Гербильский, 1941) до настоящего времени остается основным методом стимуляции полового созревания производителей рыб в отечественном осетроводстве. Для улучшения качества созревания производителей (учитывая возможное тормозящее влияние НП-НГ на функции гонад), предложено удалить из целого гипофиза его нейропромежуточный комплекс и использовать для инъекций только изолированную переднюю долю гипофиза - ИПД (16). Известные данные о локализации гонадотропной функции в мезоаденогипофизе (Баранникова, 1949) и анатомическая разобщенность двух долей гипофизарной полости позволили предложить препарат ИПД (29) и разработать методику (53), его приготовления (Схема 5).

Сравнительный количественный гистоморфологический анализ ИПД и отделенной задней доли гипофиза (ЗДГ) показал сохранность клеточного состава вентральной зоны ИПД и, таким образом, чистоту отделения ЗДГ, что доказывает пригодность конечной методики приготовления препарата ИПД для промышленного использования (53).

### Приготовление ИПД (А- из ацетонированного, Б- из свежего гипофиза)

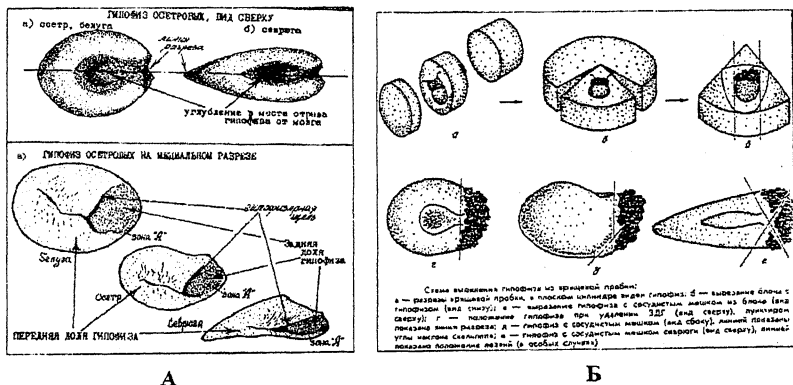


Схема 5.

Производственная проверка эффективности использования препарата ИПД проведена на 285 самках осетра и 295 - севрюги (все в IV завершённой СЗГ) на (Александровском, Бертиольском, Икрянинском и Сергиевском осетровых рыбоводных заводах Нижней Волги), освоенных воспроизводством биологических групп осетровых: яровом осетре, яровой севрюге весенне-летнего хода и озимом осетре осеннего хода (37, 48), таблица 1.

Таблица 1 (сводная, по: 48).

<b>А.. Результаты стимуляции созревания самок раннего ярового осетра препаратами ИПД и гипофиза</b>												
Препарат	Доза мг на рыбу	Число самок, экз			Степень Рыбоводного использования Самок, в %	Дружность созревания, в %	Продолжительность созревания, Час.	Показатели качества икры			Вылупление в %	Число партий
		Иггидированных шт.	Созревших шт.	Продуровш. Рыбоводно-продуктив. икры в %				Оплодотворение в %	Масса одной икринки, мг	Число икринок в 1г		
Всего: ИПД	15-40	121	115	98	81.0	47.8±0.7	23.5	73.4±1.3	22.17±0.4	45	71.1	По 8 партиям
Гипофиз	30-50	102	90	68	66.8	30.2±1.0	24.7	21.74±1.3	21.74±0.4	46	72.2	" - "
<b>Б. Результаты стимуляции созревания самок раннего озимого осетра препаратами ИПД и гипофиза</b>												
ИПД	23-30	31	29	23	74.2	32±1.5	20.6	80.5±2.6	22.4±0.9	45	-	3
Гипофиз	30-35	31	24	19	61.3	32±1.8	21.0	81.4±2.3	22.8±0.8	44	-	3
<b>В. Результаты стимуляции созревания самок яровой севрюги препаратами ИПД и гипофиза</b>												
ИПД	25-35	54	41	37	68.5	54.3±0.7	21.1	79.1±1.5	11.80±0.35	84	-	8
Гипофиз	25-40	148	107	84	56.7	41.3±1.5	20.4	80.5±1.2	11.90±0.51	84	69.0	22

Устойчивый положительный эффект (повышение степени рыбоводного использования и дружности созревания самок в среднем на 15%) получен при равных с гипофизом и повышенных дозах препарата ИПД. Указанная эффективность применения препарата ИПД установлена и при сравнении его с наиболее совершенной методикой drobных инъекций тестированного глицеринового препарата гипофиза, позволявшей существенно улучшать рыбоводно-производственные результаты в осетроводстве. Вышеприведенные результаты (37, 47, 48, 67) документированы актами производственных проверок эффективности препарата ИПД указанных осетроводных заводов. Препарат приготавливается централизованно по нашей технологии (53) в лаборатории заготовки гипофизов СевКаспрыбвода (Астрахань), откуда он поступает на осетроводные предприятия.

#### Препарат изолированной задней доли гипофиза (ЗДГ).

35-40% всех гипофизов расходуется для стимуляции созревания самцов рыб. С целью экономии расхода гипофизов в указанном объеме разработан способ (44), который заключается в стимуляции созревания самцов, близких к спермации (т.е. в IV завершённой СЗГ), препаратом ЗДГ. Возможность такой полной "утилизации" гипофиза была установлена нами логическим и опытным путем на основе известного эффекта стимуляции НП-НГ гладкомышечных элементов гонад (Схемы 3, 4) (28, 44).

Опытнo-производственная проверка способа, проведенная на самцах осетровых (65 особей) и карповых (27 особей карпа), позволила установить, что рыбоводно-биологические показатели созревания, качество созревших половых продуктов, полученных от стимуляции ЗДГ, не отличались от контрольных, а средний расход исходного препарата целого гипофиза (на одну родительскую пару) значительно сокращается (44, 50, 55). Наибольший эффект экономии препарата гипофиза осетровых получен при использовании препарата ЗДГ в дозе 5 мг для 1 самца и 25 мг ИПД для 1 самки. Именно это соотношение препаратов получено при их приготовлении из одной (средней) дозы целого гипофиза, принятой в производстве для 1 самки - 30 мг, в то время как в осетроводстве на одну родительскую пару (севрюги) затрачивают в среднем 50 мг гипофизов. Поэтому использование способа в принципе позволяет снизить расход гипофизов в вышеуказанном объеме, применявшемся для созревания самцов.

## К СОВЕРШЕНСТВОВАНИЮ БИОТЕХНИКИ ЗАДЕРЖКИ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ И РЕЗЕРВАЦИИ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ

### Резервация производителей рыб в среде "критической" солености.

Оптимизация условий заводского содержания производителей рыб представляет особую важность в связи с максимальным снижением жизнестойкости производителей в период нереста и может быть основой повышения эффективности рыбоводных работ на этом этапе (55, 68). Для снижения, в первую очередь отхода производителей и задержки их полового созревания нами предложена резервация их в среде "критической" солености - 4-8‰, в частности, в растворах поваренной соли низкой концентрации - 5-7‰ (16, 34). Мы исходно предполагали, что критическая соленость, пороговая для созревания гамет морских и пресноводных организмов и определяющая предел их физиологической устойчивости позволит сохранить благоприятное физиологическое состояние и рыбоводное качество производителей даже при обычных нерестовых температурах (16, 28). При этом активация ПГНС в виде длительного повышения выброса НП-НГ в этой среде должна вызвать торможение функций желез-мишеней и, в частности, гонад (11, 16). Более того, мы посчитали, что возможна замена морской воды на наиболее реальный для промышленного использования "искусственный" раствор поваренной соли, поскольку при столь низкой солености (до 7‰) несбалансированность ионного состава среды не окажет токсического действия на организм рыб (34, 38). Предварительные опыты (1976-1977гг.) на наиболее доступном массовом объекте - вобле (*Rutilus rutilus caspicus* (Jak), более 300 особей), а также на 35 самках севрюги, как в растворах морской воды, так и поваренной соли (5-7‰) при нерестовых температурах и выше (15-17<sup>0</sup>, 22-24<sup>0</sup>, 26-27<sup>0</sup>) позволяли нам установить возможность резервации производителей (т.е. длительного сохранения их рыбоводного качества) в обоих средах (28, 40).

на самках севриги на базе Икрянинского ОРЗ (Табл. 2).

Таблица 2 (сводная, по: 42, 50)

Количество созревших самок, шт.	Продолжительность созревания час.	Количество полученной икры, кг	Оплодотворение, %	Количество оплодотворенной икры, тыс. шт.		Продолжительность резервации, суток	Выход личинок	
				всего	живой		Тыс.шт.	%
Опыт 5-7‰ NaCl, I партия (5 самок)								
5	24 - 26	11.0	69.1	815.6	569.2	21	315.7	55.4
Опыт 5-7‰ NaCl, II партия (5 самок)								
5	26 - 31,5	10.0	53.0	813.0	532.2	30	221.6	41.6
Контроль в речной воде (5 самок)								
1*	30	2,3	32	156,4	50,0	30	13,5	26,3

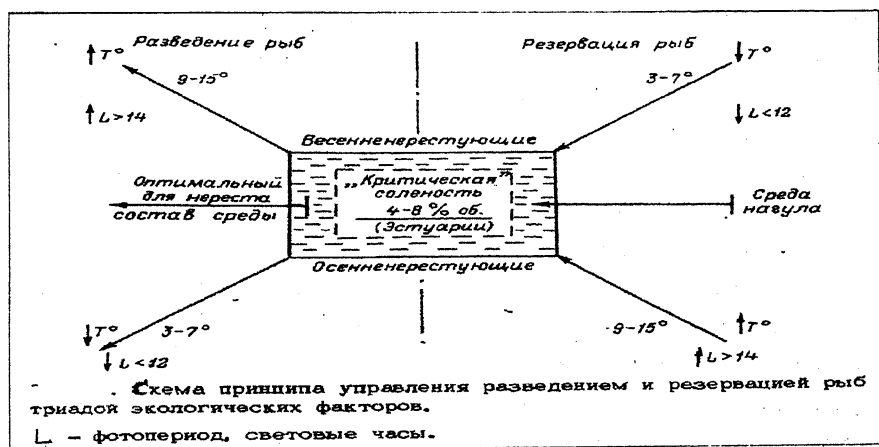
\* в контроле 1 самка погибла на 25-е сутки резервации

Результаты показывают, что критическая соленость действительно позволяет резервировать производителей рыб в конце нерестового сезона, даже при верхних нерестовых (пороговых) температурах. Как мы и предполагали (16), содержание производителей в этой среде оказывает комплексный физиологический эффект - задержку полового созревания (прежде всего овуляции и наступления резорбции) на фоне длительного сохранения благоприятного физиологического состояния организма. Предварительное изучение ЗНГ у резервированных в этой среде (4-8‰) самок севриги показало умеренную активацию выброса НП-НГ в кровотоки примерно в течение 15 суток, после чего содержание НСМ восстанавливается здесь к 30 суткам до исходного уровня (35, 38). На важное значение, выделяемых при этом в кровотоки умеренных количеств НП-НГ, стимулирующих функции желез-мишеней (60), указывает и минимальный уровень снижения осмолярности сыворотки крови производителей осетровых при резервации в этой среде по сравнению с контролем в пресной воде (40). После содержания в критической солености (до 30 суток) осмолярность сыворотки крови у самок севриги составила  $164.4 \text{ мосМ/л}$  (6,2‰) и овариальной жидкости  $196.0 \text{ мосМ/л}$  (7,7‰), что заметно выше, чем в контроле (соответственно  $153.0 \text{ мосМ/л} = 5,8‰$  и  $171.0 \text{ мосМ/л} = 6,6‰$ ). При этом осмолярность мочи у подопытных рыб ( $122.0 \text{ мосМ/л} = 4,5‰$ ), наоборот, снижена по сравнению с контролем ( $155.0 \text{ мосМ/л} = 5,9‰$ ), что указывает на взаимосвязь этих физиологических показателей с рыбоводным качеством самок. Биостимулирующий эффект влияния критической солености мы объясняем, с одной стороны оптимальным осмотическим градиентом между внутренней и внешней средой, а с другой - динамическим равновесием между выбросом НП-НГ в кровотоки и их синтезом в ПГНС, обеспечивающим, прежде всего, оптимальный водно-солевой гомеостаз организма в этой среде (40, 50).

# ЗАВОДСКОЕ ВОСПРОИЗВОДСТВО ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ В ЕСТЕСТВЕННЫХ ВОДОЕМАХ

## Способ воспроизводства популяции рыб

Основной задачей заводского воспроизводства рыбных запасов является поддержание численности популяций промысловых рыб, что возможно только при сохранении их генетического разнообразия. Поэтому разработанный способ воспроизводства популяции рыб (32) направлен на сохранение ее численности путем заводского разведения всех элементов популяционной структуры в их естественных соотношениях. Сущность способа заключается в синхронизации сроков получения гетерогенного потомства различных биологических рас в едином нерестовом рыбоводном сезоне, путем (разнонаправленного) управления сроками размножения производителей. Конкретный биотехнический метод управления сроками созревания рыб с разной сезонностью размножения осуществляется разнонаправленным воздействием адекватного комплекса (триадой) экологических факторов (55), определяющих как сезонные физиологические циклы, так и в целом физиологическое равновесие организма со средой (оптимальный осмотический градиент), схема 6:



Экологический принцип управления заключается в резервации производителей в видоспецифических преднерестовых пороговых условиях сигнального значения (температуры и освещенности) на фоне универсального для разных видов содержания в критической солености, и в последующей стимуляции их созревания путем плавного перевода в нерестовый экологический комплекс (32, 55). Например, резервацию весенненерестующих видов (объектов заводского воспроизводства) осуществляют при температуре на  $1-2^{\circ}$  ниже нижнего нерестового порога (для данного вида и расы) и затемнении, а резервацию осенненерестующих - на  $1-2^{\circ}$  выше верхнего нерестового порога и при адекватном фотопериоде. Понятно, что указанный комплекс воздействий весьма условен и может быть скорректирован опытным путем, с



использованием различных сочетаний предложенных (и иных видоспецифических) факторов (55). Эколого-физиологической основой способа, разработанного логическим путем (16, 32), является прежде всего естественная способность рыб к вынужденной задержке полового созревания и нереста при запаздывании наступления нерестового сезона.

## УПРАВЛЕНИЕ ТЕМПЕРАТУРОЙ И СОСТАВОМ ВОДЫ НА РЫБОВОДНЫХ ЗАВОДАХ ДЛЯ ВОСПРОИЗВОДСТВА ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ

### **Система водоснабжения рыбоводных заводов для круглогодичного кондиционирования среды содержания и выращивания рыб**

Управление условиями среды на всех этапах заводского рыборазведения необходимо не только для внедрения большинства современных методов биотехники, направленных на максимальную реализацию видовых приспособительных возможностей производственных объектов, но и также для защиты продукции от прогрессирующего нарушения гидрологического режима естественных водоемов (55). Как наиболее надежное и экономичное решение, принципиально новое для рыбоводства, предлагается система оборотного водоснабжения рыбоводных заводов (р/з), позволяющая круглогодично кондиционировать большие запасы воды любого температурного режима и состава, дополнительно к имеющейся речной (43). Ее сущность состоит в том, что водоснабжение р/з дополнительно обеспечивается системой подземных резервуаров-отстойников большого объема, позволяющих в изолированных от климата условиях согласовать решения проблем теплоэнергосатрат и очистки воды. Основной принцип работы системы заключается в круглогодичном оборотном водоснабжении р/з комбинированного типа, например осетрово-белорыбьего, холодной" водой (3-7<sup>0</sup>С, для разведения осенненерестующих и резервации весенненерестующих, см. Схему 6). и "теплой" (9-15<sup>0</sup>С, для разведения весенненерестующих рыб и резервации осенненерестующих) в соответствующие сезоны года по 2-м системам замкнутой циркуляции воды. Рассмотрены и возможные варианты управления составом воды и длительной межсезонной термостабилизации ее системой заглубленных теплообменников. Расчетами показано, что с увеличением объема резервуаров пропорционально возрастает продуктивность системы и эффективность ее работы, принципы которой основаны на следующих установленных нами закономерностях (43, 55): 1) совпадение диапазонов температур разведения весенненерестующих рыб с температурами резервации осенненерестующих видов и наоборот. 2) совпадение температур почв и грунтовых вод (ниже промерзания) с сезонными нерестовыми для разводимых рыб местного климатического пояса (например на юге - 9-15<sup>0</sup>, а на севере - 2-7<sup>0</sup> круглогодично).

Таким образом, на основе принципиальных схем (Схемы 3-6) разработана система управления сроками полового созревания проходных рыб с различным сезоном нереста для их круглогодичного заводского воспроизводства. Она основана на сочетании (комплексов) гормональных и экологических воздействий, адекватных видоспецифическим адаптационным возможностям объекта. В диссертации рассмотрены возможные перспективы

усовершенствования и внедрения этих разработок в рыбохозяйственных и природоохранных областях (50, 52, 57, 58, 64, 67).

## ВЫВОДЫ

1. Уровень организации ПГНС соответствует таксономическому положению изученных видов осетровых и костистых рыб. Их наиболее существенные различия в строении ПГНС, отражают особую близость осетровых к основному стволу эволюции позвоночных. Они выражены в наличии у осетровых двух нейрогемальных отделов, гомологичных переднему и заднему нейрогипофизу наземных позвоночных, отсутствии анатомической связи последнего с аденогипофизом, а также в трехслойном строении этих отделов, обеспечивающим выведение нейрогормонов не только в кровотоки и, но и в спинномозговую жидкость.

2. Важная функциональная роль ПГНС в организме определяется ее высокой пластичностью, основанной на способности к интенсивному секреторному образованию и к восстановлению исходного умеренного уровня функционирования в виде аккумуляции и депонирования нейросекреторных продуктов. На разных структурных уровнях ПГНС у рыб морфологически особенно ярко выражен целый ряд важнейших признаков ее высокой пластичности:

Способность к образованию и аккумуляции в НП-НСК 2-х форм нейросекреторного материала: гранулярной и каплевидной – особой формы массового накопления пронеурогормонов, специализированной для реализации при размножении рыб.

Разнообразие путей превращений элементарных нейросекреторных гранул в процессе экструзии нейросекреторного продукта из нейросекреторных терминалей.

Способность к массовому образованию тел Герринга, морфологические особенности которых связаны как с происхождением их от аксонов высокодифференцированных, возможно "стареющих" НСК, так и с выведением нейрогормональных продуктов из них преимущественно путем макроапокринии в спинномозговую жидкость.

Разнообразие форм функциональной активности ПГНС, определяемых соотношением интенсивности процессов синтеза, транспорта, накопления и выведения нейрогормонального продукта, т.е. взаимоотношениями секреторного и экструзионного циклов НСК.

3. Установлено участие ПГНС в размножении, выраженное в активации выведения нонашпитидных нейрогормонов из заднего нейрогипофиза в общий кровоток в период нереста у всех изученных видов рыб и в последующем снижении функциональной активности системы до исходного преднерестового уровня у полициклических рыб.

У моноциклической осененерестующей горбуши яркая активация всех отделов ПГНС в начале нереста, наоборот, сменяется снижением функциональной активности всех ее отделов и блокадой функции выведения нейрогормонов из заднего нейрогипофиза вскоре после нереста,

возрастающей к моменту гибели. Доказано, что это явление происходит в результате нарушения экстрозионного цикла нейросекреторных терминалей и носит всеобщий характер, охватывая все виды пептид- и моноаминергических элементов.

Данные литературы показывают, что активация ПГНС в период нереста происходит у многих видов одновременно нерестующих рыб, независимо от среды обитания и сезона нереста. Степень ее выраженности находится в прямой зависимости от "интенсивности" протекания нереста и в обратной от его кратности, снижаясь к растянутому и порционному нересту.

4. Анализ современных данных показывает, что такая активация отражает важную полифункциональную роль ПГНС и, прежде всего, ее участие в защитно-приспособительных реакциях организма, направленных на преодоление естественного физиологического стресса. Это доказано результатами сопоставления эколого-гистофизиологического и экспериментального исследований, показавшего сходство в состоянии ПГНС осетровых после нереста и в условиях осмотического стресса. При этом у полициклических рыб двухфазная реакция ПГНС в процессе нереста соответствует 2-м фазам протекания стресса - тревоги и резистентности.

Различная динамика участия ПГНС в осуществлении нереста у полициклических и моноциклических видов рыб косвенно указывает на важную роль этой системы в защитно-приспособительных реакциях организма при естественном физиологическом стрессе.

5. Нонапептидные нейрогормоны (НП-НГ, но преимущественно ВТ) участвуют в инициации нерестового поведения и развитии его различных форм, с чем мы связываем, прежде всего, наибольшую степень активности ВТ-НТ (вида  $A_2$ ), массовое растворение каплевидного нейросекрета и опустошение тел Герринга в период нереста. Участие НП-НГ также и в приобретении и развитии брачного наряда наиболее ярко отражает последовательная активация аксо-аденарных нейросекреторных контактов в нейропромежуточном комплексе у налима. В моменты овуляции и спермации НП-НГ (но преимущественно ИТ) стимулируют сокращение гладкомышечных элементов гонад, способствуя выбросу зрелых половых продуктов во внешнюю среду. Это отражает функциональная корреляция между массовым выведением в кровотоки НП-НГ (с наибольшей активацией НТ окситоцинового ряда, вида  $A_1$ ) и активацией функций миоидно-стероидсекретирующих клеток (МСК), описанных нами в теке фолликулов яичника осетровых.

Нерест завершается участием НП-НГ в осуществлении защитно-приспособительных реакций организма, направленных на преодоление естественного физиологического стресса. Важнейшая функциональная роль ПГНС в нересте заключается в ее участии в сохранении метаболического равновесия организма, путем поддержания оптимального уровня функционирования органов-мишеней и особенно гонад.

6. Конструктивная часть представлений - о двойственном регуляторном значении ПГНС в осуществлении нереста, заключающемся в стимулирующем и тормозящем влияниях нейрогормонов на функции гонад, явилась основой разработки новых методов управления размножением промысловых рыб, впервые путем сочетания комплекса адекватных экологических и гормональных факторов.

7. Для усиления гонадостимулирующего действия гипофизарных инъекций разработан, усовершенствован и внедрен в осетроводство препарат изолированной передней доли гипофиза (ИПД). На его основе разработан способ стимуляции созревания самцов рыб (в IV завершенной стадии зрелости гонад) экстрактом изолированной задней доли гипофиза. Оба способа позволяют безотходно повысить степень рыбоводного использования самок в среднем на 15%.

Для заводского воспроизводства природных популяций промысловых рыб разработан способ управления сроками размножения проходных рыб с разной сезонностью нереста, осуществляемый разнонаправленным воздействием адекватного комплекса - триадой экологических факторов. Экологический принцип управления заключается в резервации производителей рыб в универсальной для разных видов "критической" солености при видоспецифических преднерестовых пороговых значениях «сигнальных» факторов (температуры и освещенности) и в последующей стимуляции их созревания путем плавного перевода в комплекс нерестовых экологических условий. На этой основе с целью круглогодичного заводского воспроизводства популяций рыб разработана система водоснабжения рыбоводных заводов.

8. Результаты рыбоводных исследований подтверждают представление о важной функциональной роли ПГНС в размножении и перспективны как для ее анализа, так и в плане дальнейшей разработки и совершенствования методов воспроизводства и сохранения в природе популяций рыб.

#### Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

1. Гарлов П.Е. Экологическая гистофизиология нейрогипофиза волжского осетра *Acipenser guldenstädti Brandt* в речной период жизни // Мат-лы комс.-молодежн. научн. конфер., посв. 50-летию ВЛКСМ. Л.: ИЭФБ им. И.М.Сеченова АН СССР. 1968. С. 4-5.
2. Гарлов П.Е. Предварительные данные по электронной микроскопии проксимальной нейросекреторной контактной области осетра *Acipenser gueldenstaedti Brandt* // Матер. XI конфер. студентов, аспирантов и лаборантов Лен. ВУЗов и НИИ. Л.: 1 ЛМИ. 1968. С. 13-14.
3. (Поленов А.Л., Гарлов П.Е., Яковлева И.В., Трусов В.З.) Polenov A.L., Garlov P.E., Jakovleva I.V., Trusov V.Z.) Ecological histophysiology of the neurohypophysis of *Acipenser guldenstädti Brandt* // Abstr. Congr. European Assoc. Veterinary Anat. Belgrade. 1968. P. 13.
4. Гарлов П.Е. Ультраструктура гигантских нейросекреторных окончаний (тел Герринга) в нейрогипофизе осетра // Мат-лы XII конфер. студентов и аспирантов морфол. кафедр. и лабор. Лен. ВУЗов и НИИ. Л.: Об-во Анат., Гистол. Эмбриол. 1969. С. 12-13.
5. Гарлов. П.Е. Электронномикроскопическое исследование ПНКО у некоторых осетровых // ДАН СССР. 1969. Т. 188, N 1. С. 245-248.

6. Полenov А.Л., Яковлева И.В., Гарлов П.Е. Морфология и экологическая гистофизиология гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы у осетровых рыб // Тр. Общ-ва анат. гистол. эмбриол. Л.: ИЛМИ, ЛоОАГЭ. 1969. Вып. 1. С. 133-139.
7. Гарлов П.Е. Некоторые особенности ультраструктурной организации дистальных отделов гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы осетровых // Реф. научн. работ ИЕМ ДВФ СОАН СССР. Владивосток: СОАН СССР. 1969. Вып. 1. С. 49-52.
8. Гарлов П.Е. Ультраструктурная организация нейрогипофиза у осетровых. // ДАН СССР. 1969. Т. 189, N 6. С. 1374-1377.
9. Гарлов П.Е. Эколого-гистофизиологический анализ ультраструктур нейрогипофиза у осетровых // Труды Лен. общ-ва Анаг. Гистол. Эмбриол. 1970. Вып. 2. С. 25-31.
10. (Поленов А.Л., Гарлов П.Е.) Polenov A.L., Garlov P.E. The hypothalamo-hypophysial system in Acipenseridae. I. Ultrastructural organization of large neurosecretory terminals (Herring bodies) and axoventricular contacts // Z. Zellforsch. 1971. Bd 116. S.349-374.
11. Гарлов П.Е. О возможных механизмах участия нейросекреторной системы осетровых в осуществлении нереста. - В сб.: Мат-лы к объединенной научн. сессии ЦНИОРХ и АЗНИИРХ. Астрахань: Минрыбпром. 1971. С. 22-24.
12. Поленов А.Л., Гарлов П.Е., Яковлева И.В., Борисова Е.А. Нейрогипофиз и щитовидная железа у осетровых в условиях чрезвычайного напряжения. - В сб.: Мат-лы к объединенной науч. сессии ЦНИОРХ и АЗНИИРХ. Астрахань: Минрыбпром. 1971. С. 90-92.
13. (Поленов А.Л., Павлович М., Гарлов П.Е.) Polenov A.L., Pavlovich M., Garlov P.E. Preoptic Nucleus and Neurohypophysis in Sturgeons (*Acipenser gueldenstaedti* Brandt) in Different stages of their Life Cycle and in experiments // VI Congr. of Europ. Compar. Endocrinol. (2-7 august 1971). Com. Montpellier. 1971. P. 176.
14. Гарлов П.Е. Эколого-гистофизиологическое исследование нейрогипофиза у русского осетра // Научн. сообщ. Ин-та биологии моря. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1971. Вып. 2. С. 52-55.
15. Гарлов П.Е., Поленов А.Л. Экспериментальное исследование нейрогипофиза у осетровых // Научн. сообщения Ин-та биологии моря. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1971. Вып. 2. С. 56-59.
16. Гарлов П.Е. О регуляторном влиянии гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы осетровых на эндокринные железы и перспективы использования этого явления в рыбоводстве // Тез. отчетн. сессии ЦНИОРХ (6-10 марта 1972). Астрахань: МРХ СССР. 1972. С. 39-40.
17. (Поленов А.Л., Гарлов П.Е., Константинова М.С., Беленький М.А.) Polenov A.L., Garlov P.E., Konstantinova M.S., Belenky M.A. The Hypothalamo-Hypophysial System in Acipenseridae. II. Adrenergic structures of the hypophysial neurointermediate complex // Z. Zellforsch. 1972. Bd. 128. S. 470-481.
18. (Поленов А.Л., Павлович М., Гарлов П.Е.) Preoptic nucleus and neurohypophysis in sturgeons (*Acipenser gueldenstaedti* Brandt) in different stages of their life cycle and in experiments // Gen. Compar. Endocrinol. (Abstracts of papers of the VI Congr. of Europ. Compar. Endocrinol.). 1972. Vol. 18. P. 617.
19. 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 Сб. "Осетровые и проблемы осетрового хозяйства" (Сборник, посвященный памяти научной деятельности проф. Николая Львовича Гербильского). Труды ЦНИЛ по воспроизводству рыбных запасов. Главрыбвод, ЛГУ. М.: Пищевая пром-сть. 1972. С. 263-269.
20. (Поленов А.Л., Гарлов П.Е.) Polenov A.L., Garlov P.E. The hypothalamo-hypophysial system in Acipenseridae. III. The Neurohypophysis of *Acipenser gueldenstaedti* Brandt and *Acipenser stellatus* Pallas // Z. Zellforsch. 1973. Vol. 136. N 3. P. 461-477.
21. (Поленов А.Л., Гарлов П.Е., Яковлева И.В., Павлович М.) Polenov A.L., Garlov P.E., Jakovleva I.V., Pavlovic M. Neuro-endocrine mechanisms of realisation of adaptive reactions in Acipenseridae to changes of water salinity // First Europ. Ichthyol. Congr. Paper Abstr. Sarajevo, Jugoslavija (21-29, IX, 1973). 1973. P. 120.
22. (Поленов А.Л., Гарлов П.Е.) Polenov A.L., Garlov P.E. The hypothalamo-hypophysial system in Acipenseridae. IV. The functional morphology of the neurohypophysis of *Acipenser gueldenstaedti*

- Brandt and *Acipenser stellatus* Pallas after exposure to different salinities // *Z. Zellforsch.* 1974. Bd 148. N 2. S.259-275.
23. Гарлов П.Е. Эколого-гистофизиологическое исследование нейрогипофиза горбуши в период нереста // Тез. докл. IX сесс. Учен. Сов. по пробл. "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера" Петрозаводск: АН СССР. 1974. С. 126-128.
24. (Гарлов П.Е.) Garlov P.E. Morpho-functional analysis of some mechanisms of neurosecretory regulation of reproduction in some fish // Proc. of the VII Internat. Sympos. on Neurosecretion "Evolutionary aspects of neuroendocrinology Leningrad: Scient. Council. of the combined probl. of Physiol. of man and animals, Acad. of Sci. of the USSR. 1976. P. 61.
25. (Поленов А.Л., Гарлов П.Е., Корякина Е.Д., Фалеева Т.И.) Polenov A.L., Garlov P.E., Koryakina E.D., Faleeva T.I. // The Hypothalamo-Hypophysial System in Acipenseridae V. Ecological-histophysiological analysis of the neurohypophysis of the female sturgeon *Acipenser gueldenstaedti* Brandt during up-stream migration and after spawning // *Cell Tiss. Res.* 1976. Vol. 170, N. 1. P. 113-128.
26. (Поленов А.Л., Бельский М.А., Гарлов П.Е., Константинова М.С.) Polenov A.L., Belenky M.A., Garlov P.E., Konstantinova M.S. // The Hypothalamo-Hypophysial System in Acipenseridae VI. The proximal neurosecretory contact region. *Cell Tiss. Res.* 1976. Vol. 170, N. 2. P. 129-144.
27. М.А.Бельский, П.Е. Гарлов. О некоторых особенностях ультраструктуры нейрогипофиза осетра // *Цитология.* 1976. Т. XVIII, N 7. С. 796-799.
28. Гарлов П.Е. О двойственном регуляторном значении нейроэндокринной системы в осуществлении приспособительных реакций организма в связи с созреванием производителей осетровых. - В сб. "Экологическая физиология рыб (Мат-лы. III Всес. конфер) Киев: "Наукова думка. 1976. Ч. 2. С. 157-159.
29. Гарлов П.Е., Поленов А.Л. **Способ приготовления гормонального препарата для стимуляции созревания производителей рыб.** 1976. Авт. свид. СССР N 719571. (Заявители ЛГУ им. А.А.Жданова, ИЭФБ им. И.М.Сеченова АН СССР, 26.10.1976. Оpubл. Бюлл. Госкомизобретений и открытий. 05.03.1980. N 9, С. 13-14.
30. Гарлов П.Е. Ультраструктурная организация нейропромежуточного комплекса горбуши // *ДАН СССР.* 1976. Т.231, N 1. С.208-211.
31. Гарлов П.Е. Морфо-функциональный анализ состояния нейрогипофиза горбуши в связи с экологией размножения. В сб.: "Экология и систематика лососевидных рыб" (Мат-лы I совещ. по изуч. лососевидных рыб). Л.: ЗИН АН СССР. 1976. С. 22-27.
32. Гарлов П.Е. **Способ воспроизводства популяции рыб.** 1977. Авт. свид. СССР N 682197. (Заявители: ГосНИОРХ, ИЭФБ им. И.М.Сеченова АН СССР, 02.06.1977). Оpubл. Бюлл. Госкомизобретений и открытий. 30.08.1979. N 32, С. 11.
33. Гарлов П.Е., Величко А.М., Варнавская Н.А. Взаимоотношения гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы и интерренальной железы горбуши в период нереста // Тез. докл. X сесс. Учен. Сов. по пробл. "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера". Сыктывкар: ВТБО КФ АН СССР. 1977. С. 81-83.
34. Гарлов П.Е., Поленов А.Л., Алтуфьев Ю.В., Деревягина Н.Г. **Способ резервации производителей рыб.** 1977. Авт. свид. СССР N 965409. (Заявители: ГосНИОРХ, ИЭФБ им. И.М.Сеченова АН СССР, ЦНИОРХ МРХ СССР, КаспНИИРХ МРХ РСФСР, 05.12.1977). Оpubл. Бюлл. Госкомизобретений и открытий. 12.10.1982. N 38, С. 6.
35. Гарлов П.Е., Поленов А.Л., Алтуфьев Ю.В., Деревягина Н.Г., Гаврилов В.В. Эффект влияния "критической" солености на состояние промысловых рыб в условиях искусственного рыборазведения // Тез. докл. Всес. симпозиума "Стресс и адаптация". Кишинев: "Штиинца 1978. С.166-167.
36. Гарлов П.Е., Бельский М.А., Поленов А.Л. Количественный ультраструктурный анализ нейросекреторных элементов нейрогипофиза самок осетра (*Acipenser gueldenstaedti* Brandt) в связи с процессом нереста // *Ж. эволюц. биох. и физиол.* 1978. Т. XIV, N 6. С. 566-570.
37. Гарлов П.Е. Первый опыт экспериментально-производственного использования инъекций изолированной передней доли (ИПД) гипофиза в осетроводстве. // Тез. и рефераты II Всес. совещ. по пробл. "Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР". Астрахань: ЦНИОРХ. 1979. С. 53-54.

38. Гарлов П.Е., Алтуфьев Ю.В., Деревягина Н.Г., Поленов А.Л. О токсическом и биостимулирующем действии солености среды на рыб в зависимости от концентрации. // Тез. докл. I Всес. конф. "Эндокринная система организма и токсические факторы внешней среды" Л.: АН СССР. 1979. С. 39-40.
39. Гарлов П.Е., Поленов А.Л. О совершенствовании способов регуляции половых циклов промысловых рыб. // Экологическая физиология и биохимия рыб (Мат-лы IV Всес. конфер. "Актуальные вопросы экологической физиологии и биохимии рыб»). Астрахань: ЦНИОРХ МРХ СССР, АН СССР. 1979. Т. 1. С. 7-9.
40. Гарлов П.Е. Сравнительный эколого-гистофизиологический анализ состояния нейрогипофиза осетра и горбуши в период нереста. // Известия ГосНИОРХ, сб. "Качество производителей и половых продуктов рыб (лососевых, сиговых, карповых)». 1979. Вып. 139. С. 81-93.
41. (Поленов А.Л., Бельский, Гарлов П.Е.) Polenov A.L., Belenky M.A., Garlov P.E. The hypothalamo-hypophysial system in Acipenseridae. VIII. Quantitative electron microscopic study of the functional state of neurosecretory terminals in the neurohypophysis of *Acipenser gueldenstaedti* Brandt during upstream migration and after spawning // Cell Tiss. Res. 1979. Vol.203. N 2. P.311-320.
42. Алтуфьев Ю.В., Романов А.А., Гарлов П.Е., Поленов А.Л. Резервирование самок севрюги в растворе поваренной соли 5-7‰ // Рыбное хозяйство. 1981. N 6. С. 54-55.
43. Гарлов П.Е. Система водоснабжения рыбоводных заводов. Авт. свид. СССР N 965409. (Заявитель: ГосНИОРХ МРХ РСФСР, 06.04.1981). Оpubл. Бюлл. Госкомизобретений и открытий. 23.12.1982. N 47, С. 6.
44. Гарлов П.Е., Поленов А.Л., Алтуфьев Ю.В., Попов О.П., Буренин О.К. Способ стимуляции полового созревания самцов рыб. 1983. Авт. свид. СССР N 1163817 (Заявители: Институт цитологии АН СССР, Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М.Сеченова АН СССР, Центральный НИИ осетрового рыбного хозяйства МРХ СССР, КаспНИИРХ МРХ РСФСР, 15.11.1983). Оpubл. Бюлл. Госкомизобретений и открытий. 30.06.1985. N 24, С. 5.
45. Гарлов П.Е. Некоторые особенности организации ультраструктурной организации заднего нейрогипофиза горбуши перед нерестом // Цитология. 1984. T.26, N 5. С.514-519.
46. Гарлов П.Е. Ультраструктурная организация нейромезоэпифиза комплекса гипофиза русского осетра // Осетровое хозяйство в водоемах СССР (Мат-лы Всес. конфер.) ЦНИОРХ. Астрахань: МРХ СССР. 1984. С.75-76.
47. Гарлов П.Е., Поленов А.Л., Дубовская А.В., Алтуфьев Ю.В. Опыт использования препарата ИИД для стимуляции созревания самок осетровых // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань: ЦНИОРХ. 1984. С. 77-78.
48. Гарлов П.Е., Алтуфьев Ю.В., Поленов А.Л., Дубовская А.В. Результаты использования препарата изолированной передней доли гипофиза для стимуляции созревания самок русского осетра *Acipenser gueldenstaedti* и севрюги *Acipenser stellatus*. // Вопросы ихтиологии. 1987. Т. 27, Вып. 5. С. 844-851.
49. Сироткин А.В., Поленов А.Л., Гарлов П.Е. Участие нонапептидных гормонов в регуляции репродуктивной функции животных. // "Итоги науки и техники", М.: изд. ГКНТ, ВИНТИ, АН СССР. 1987. Т. 15: "Нейроэндокринные механизмы воспроизводства диких и сельскохозяйственных животных». С. 21-30.
50. Гарлов П.Е., Поленов А.Л. Разработка новых методов управления размножением промысловых рыб. - В сб.: «Средства автоматизации физиологических исследований». Л.: Наука. 1988. С.220-236.
51. Поленов А.Л., Гарлов П.Е. О миоидно-секреторных (стероидогенных) клетках соединительно-тканной оболочки (теки) фолликулы яичника половозрелых осетровых рыб // Цитология. 1989. T.31, N 2. С.161-169.
52. Гарлов П.Е. Некоторые перспективы разработки и внедрения новых методов управления размножением промысловых рыб на примере осетровых // Тез. Всес. совещ. "Осетровое хозяйство водоемов СССР» (Астрахань, ноябрь, 1989). Астрахань: КаспНИИРХ МРХ СССР. 1989. Ч. 1. С. 57-59.
53. Гарлов П.Е. Приготовление препарата гипофиза осетровых // Рыбное хозяйство. 1990. N 1. С. 51-53.

54. Хутинаев А.С., Гарлов П.Е. О ресничках нейросекреторных клеток преоптического ядра костистых рыб // Цитология. 1990. Т. 32, N 7. С. 684-690.
55. Гарлов П.Е. Новые методы управления размножением промысловых рыб (посвящена памяти профессора Н.Л.Гербильского) // Рыбное хозяйство. 1990. N 11. С. 43-46.
56. Гарлов П.Е., Хутинаев А.С. Эколого-гистофизиологическое исследование преоптико-заднегипофизарной нейросекреторной системы горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) в процессе нереста // Журн. эволюц. биохим. физиол. 1991. Т.27, N 1. С.41-48.
57. Гарлов П.Е. Электростимуляция как перспективное направление поиска дальнейших путей разработки методов стимуляции полового созревания рыб // Мат-лы Всес. совещ. по репродуктивной физиологии рыб. Минск: Ин-т зоологии АН БССР, Ихт. комисс. АН СССР. 1991. С. 19.
58. Гарлов П.Е., Панина С.Н. К разработке экспресс-метода оценки биологической активности гипофизов рыб. - В сб.: «Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов окраинных и внутренних морей СНГ» (Мат-лы II Межгосударственной конференции). Ростов-на-Дону: АЗНИИРХ, ВНИРО, РАН. 1992. С.30-31.
59. Гарлов П.Е. Эколого-гистофизиологический анализ состояния преоптико-заднегипофизарной системы налума *Lota lota* L. в период нереста // Журн. эволюц. биохим. физиол. 1992. Т.28, N 4. С.472-480.
60. Поленов А.Л., Константинова М.С., Гарлов П.Е. «Гипоталамо-гипофизарный нейроэндокринный комплекс». Основы современной физиологии (нейроэндокринология). СПб.: Наука. 1993. Кн.1, Ч.1. С.139-187.
61. Гарлов П.Е. Количественный ультраструктурный анализ и иммуногистохимическая характеристика нейросекреторных терминалей заднего нейрогипофиза горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) в процессе нереста // Журн. эволюц. биохим. физиол. 1994. Т.30, N 1. С.62-72.
62. Гарлов П.Е., Поленов А.Л., Хутинаев А.С. Электронно-микроскопическое и цитохимическое исследование нонапептидергических нейросекреторных клеток гипоталамуса горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walb. в период нереста и перед гибелью // Журн. эволюц. биохим. физиол. 1994. Т.30, N 2. С.249-262.
63. Гарлов П.Е., Поленов А.Л., Хутинаев А.С. Иммуноцитохимический и ультраструктурный анализ кашлевидного нейросекреторного материала в нейросекреторных клетках преоптического ядра горбуши и леща // Цитология. 1995. Т. 37, N 3. С.193-201.
64. Гарлов П.Е. Необходимость создания осетроводного хозяйства для сохранения осетра в Ладожском озере // Тезисы докладов IV Всеросс. Конференц. по нейроэндокринологии («Нейроэндокринология - 95»). СПб.: ИЭФБ им. И.М.Сеченова РАН. 1995. С.30.
65. Гарлов П.Е. Основные принципы нейроэндокринной регуляции нереста рыб. - В сб.: «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря» (материалы докладов). СПб.: ЗИН РАН. 1995. С. 114-115.
66. Гарлов П.Е., Поленов А.Л. Функциональная цитоморфология преоптико-гипофизарной нейросекреторной системы рыб // Цитология. 1996. Т. 38, N 3. С. 275-299.
67. Гарлов П.Е. К разработке биотехники воспроизводства осетровых рыб в условиях северо-запада России // Тезисы докл. I конгресса ихтиологов России (Астрахань, сентябрь 1997). М.: Департамент по рыболовству, минсельхозпрод. РФ, Межвед. ихтиол. комисс., Научн. Совет по пробл. гидробиол. и ихтиологии РАН, ВНИРО. 1997. С. 307-308.
68. Гарлов П.Е. Нейроэндокринные механизмы снижения степени эврибионтности рыб при размножении // Материалы международного симпозиума по экологической физиологии и биохимии рыб (посвященного памяти профессора Андрея Львовича Поленова, Борок, май 1997). Ярославль: Верхневолжское отд. РЭА, НС по экол. физиол. и биохим. рыб Межвед. Ихтиол. комисс., ИБВВ РАН. 1997. С. 21-22.
69. Гарлов П.Е., Мосягина М.В. Структура и функция миоидно-секреторных (стероидсекретирующих) клеток теки фолликулов яичника осетровых рыб в период нереста // Цитология. 1998. Т. 40, N 6. С. 502-513.
70. Гарлов П.Е., Травкина Г.Л. Функциональная роль нейрогормонов задней доли гипофиза в процессах задержки полового созревания и резорбции // Сб.: «Осетровые на рубеже XXI века» Астрахань: КаспНИРХ. 2000. С. 129-131.



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ



ПОЗНАНИЕ

Сверстано и отпечатано  
в Типографском центре **ЗАО «Познание»**  
**191186, Санкт-Петербург, а/я 623**  
Тел./факс (812) 534-3068

E-mail: [poznanie@poznanie.com](mailto:poznanie@poznanie.com)

URL: <http://www.poznanie.com>

Лицензия Серия ЛР № 066739 от 08 июля 1999г.

Сдано в набор **12.11.2000**. Подписано к печати **13.11.2000**.  
Формат 84x108, 1/32. Бумага книжно-журнальная. Гарнитура «Таймс».

Печ. листов 1,5. Тираж **1000** экз.  
Заказ № 129.