

Промысловые виды и их биология

УДК 577.4:591.524.12

Функциональная роль гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы в миграциях и нересте рыб*П.Е. Гарлов*

Санкт-Петербургский государственный аграрный университет (ФГБОУ ВО «СПбГАУ»),
Санкт-Петербург
E-mail: garlov@mail.ru.

Изложены результаты эколого-гистофизиологического исследования гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы (ГНС) рыб с применением морфометрических методов световой и электронной микроскопии и сопоставительного анализа результатов. В начале миграций у представителей проходных видов осетровых и лососевых установлена активация синтеза нейросекреторных продуктов в нейросекреторных клетках (НСК) и транспорт их в дендриты и по аксонам в нейрогипофиз (НГ), где, однако, происходит их массовая аккумуляция. Такое состояние «мобилизации ГНС» отражает прекращение умеренного «нормального» уровня выведение нонапептидных нейрогормонов (НП-НГ) в кровотока, нарушающее водно-солевой гомеостаз организма. Одновременно наблюдается выведение НП-НГ из дендритов и аксонов в ликвор III желудочка мозга, обеспечивающее их нейротропный эффект в поведенческих центрах ЦНС. В итоге, ГНС оказывает решающий двойной синхронный эффект, во-первых нарушающий длительно адаптированный «нагульный» тип осморегуляции, который вероятно и является основным физиологическим стимулом смены среды обитания и, во-вторых включающий поведенческие центры ЦНС. В результате возникает доминантное состояние возбуждения, исходно определённое как «миграционный импульс». Обсуждается взаимодействие НП- и люлиберинергических центров гипоталамуса в последующих навигационных механизмах хоминга и импринтинга. В начале нереста независимо от его сезона у единовременно нерестующих рыб установлена сильная активация ГНС с последующим снижением её функциональной активности. Выявленная двухфазная реакция ГНС, рассматривается как отражение её участия в защитно-приспособительных реакциях организма на физиологический стресс. Обсуждается ключевая роль ГНС в интеграции процессов миграции и нереста.

Ключевые слова: осетровые и лососёвые рыбы, миграции и нерест, нейроэндокринная регуляция размножения рыб, гипоталамо-гипофизарная нейросекреторная система рыб.

DOI: 10.36038/2307-3497-2020-182-27-47

ВВЕДЕНИЕ

Размножение рыб является важнейшим для существования вида этапом жизненного цикла особи. У проходных рыб он включает процессы нерестовых миграций и нереста. К настоящему времени отечественными ис-

следованиями детально изучены биология, систематика и рыбохозяйственное значение миграций рыб [Мантейфель, 1987; Ходоревская и др., 2007; Павлов, Скоробогатов, 2014]. Изучение морфо-функциональных механизмов осуществления миграций

было начато в нашей стране эколого-гистофизиологическими исследованиями школы профессора Н.Л. Гербильского [1956, 1965]. К тому времени было известно, что нонапептидергическая гипоталамо-гипофизарная нейросекреторная система (ГНС, на которой и было открыто явление нейросекреции) является верхним звеном нейро-эндокринной регуляции ЦНС ряда важных функций организма: водно-солевого обмена, нерестового поведения рыб, тонуса гладкой мускулатуры [Поленов, 1968; Баранникова, 1975]. Исходно, этой наиболее мощной в нейроэндокринном комплексе мозга системе, вырабатывающей 2 нонапептидных нейрогормона (НП-НГ): аргинин-вазотоцин (ВТ) и изотоцин (ИТ, у костистых рыб) предположительно отводилась ведущая роль в детерминации миграционного поведения. Однако изменения морфо-функционального состояния ГНС в этот период онтогенеза были установлены только в связи с сезонными изменениями температур, а её чёткая активация была установлена только после смены среды обитания, независимо от типа нерестовой миграции [Баранникова, 1975; Поленов и др., 1993; Яковлева, 2000]. Поэтому, как единственный основной механизм осуществления миграций рыб принято рассматривать экологические и морфо-функциональные особенности ольфакторного импринтинга и хоминга [Zohar et al., 2010; Ueda, 2012, 2019] и воздей-

ствия геомагнитных полей на рецепторные системы [Lohmann et al., 2008; Putman et al., 2014; Салменкова, 2016], т. е. процессы навигационного назначения. В итоге, вопрос о функциональной роли ГНС в миграциях и происхождении так называемого «миграционного импульса» до сих пор остаётся открытым [Фонтен, 1972; Баранникова, 1975; Поленов и др., 1993; Гарлов и др., 2019].

Предварительно нами были изучены все основные типы строения ГНС у рыб на примере их принципиальных различий у русского осетра, горбуши и налима (рис. 1). У осетровых в отличие от костистых рыб в ГНС чётко выражен передний нейрогипофиз или проксимальная нейросекреторная контактная область (ПНКО), откуда осуществляется гипоталамическая регуляция аденогипофиза трансденогипофизарным путям (рис. 1 а). В заднем нейрогипофизе (НГ), который имеет трубчатое строение, наиболее выражены аксо-вазальные контакты нейросекреторных терминалей (НТ) с сосудами общего кровотока и в меньшей степени аксо-вентрикулярные контакты гигантских НТ (до 50 мкм) — тел Герринга (ТГ) с полостями гипофизарных бухт III желудочка мозга. У многих костистых рыб, например у горбуши, НГ чаще всего пронизывает все доли гипофиза и НТ формируют только лишь аксо-вазальные нейросекреторные контакты (рис. 1 б). У налима НГ представлен компактным нейропрое-

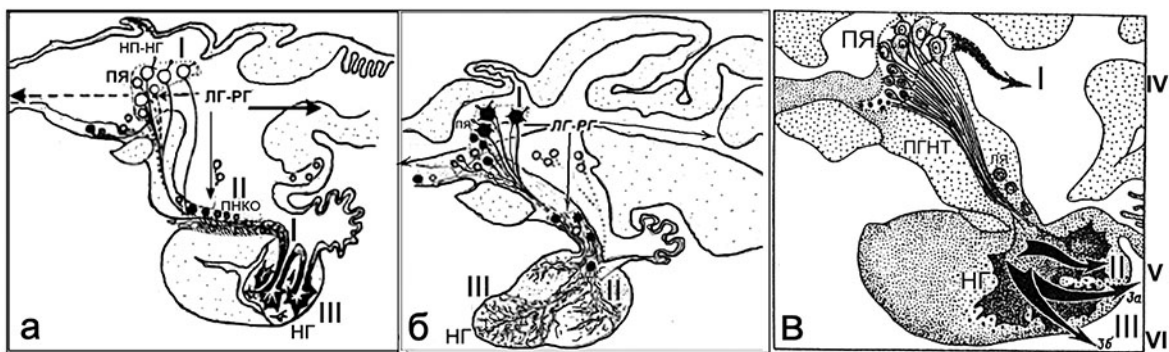


Рис. 1. Схемы локализации нонапептидергических (в ПЯ) и люлиберинергических (ЛГ-РГ, мелкие светлые кружки) нейросекреторных центров в гипоталамусе рыб и пути выведения НП-НГ:

I - Трансвентрикулярный путь: нейротропный эффект НП-НГ, II — Трансденогипофизарный путь: аденогипофизотропный эффект НП-НГ, III — Парааденогипофизарный путь: висцеротропный эффект НП-НГ; а — у осетровых и б, в — у костистых рыб (б — горбуша, в — налим; IV, V, VI — стадии зрелости гонад, СЗГ).

Пояснения в тексте

жучочным комплексом и НТ образуют здесь как аксо-вазальные, так и аксо-аденарные нейросекреторные контакты с железистыми клетками аденогипофиза, осуществляя их регуляцию (рис. 1 в).

Исследованиями школы чл.- корр. АН СССР А.Л. Поленова, ученика Н.Л. Гербильского были разработаны объективные количественные методы исследования ГГНС, которыми было установлено, что её НП-НГ воздействуют на органы-мишени трансвентрикулярным, трансаденогипофизарным и парааденогипофизарным путями (на рис. 1 а-в обозначены: I., II., III.). Они оказывают здесь нейротропные эффекты (в областях сомато-, дендро- и аксо-вентрикулярных нейросекреторных контактов), аденогипофизотропные (в области аксо-аденарных контактов) и висцеротропные эффекты (в области аксо-вазальных контактов), генерализованные и пролонгированные, в отличие от действий других узко специализированных нейропептидов ЦНС [Поленов и др., 1993; Гарлов, Поленов, 1996]. Изучение механизмов нейроэндокринного контроля размножения рыб в основном ограничиваются изучением непосредственно процесса репродукции (нереста и живорождения) на уровне гипоталамо-гипофизарно-гонадной оси — взаимодействия либерин- и статиnergических нейросекреторных систем гипоталамуса с гипофизом и гонадами [Zohar et al., 2010; Ueda, 2012; Blanco, 2020]. До наших работ была известна важная роль ГГНС в защитно-приспособительных реакциях организма позвоночных на стресс [Поленов, 1968]. Участие ГГНС в осуществлении процесса нереста независимо от его сезона впервые было установлено на промысловых видах осетровых и костистых рыб [Garlov, 1976; 2005].

Целью настоящего исследования явилось выяснение механизмов участия и функциональной роли ГГНС в осуществлении миграций и размножения рыб, сложных последовательных процессов, которые включают как эндокринный аппарат организма, так и комплекс висцеральных органов и систем, выполняющих вегетативные функции. Основной задачей работы явился экологи-

гистофизиологический и экспериментальный анализ участия ГГНС в осуществлении миграций и нереста ценных видов промысловых рыб с различным сезоном и биологическими особенностями этих процессов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучено морфо-функциональное состояние ГГНС у зрелых производителей наиболее ценных видов весенненерестующих рыб: русского осетра *Acipenser güldenstädti* Brandt, 1833 и севрюги *A. stellatus* Pallas, 1771, горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum, 1792), как осенненерестующего моноциклического вида с наиболее коротким и биологически ярким жизненным циклом (среди их рода) и налима *Lota lota* (L., 1758), как единственного зимненерестующего вида тресковых наших внутренних водоёмов. Дополнительно для проверки и обобщения результатов изучены производители белуги *Huso huso* (L., 1758), стерляди *A. ruthenus* L., 1758 и кеты *O. keta* (Walbaum, 1792) [Гарлов и др., 2018].

Для гистологического исследования мозг с гипофизом рыб фиксировали в жидкости Буэна, их срезы окрашивали паральдегид-фуксином (ПАФ) по Гомори-Габу с докраской «азаном» по Гейденгайну по стандартной методике [Микодина и др., 2009]. Динамику функциональной активности ГГНС определяли количественными морфометрическими методиками оценки параметров и содержания гомориположительного нейросекреторного материала (НСМ) в нейросекреторных клетках (НСК) и нейросекреторных терминалях (НТ) в нейрогипофизе (НГ) по 5-балльной шкале, состояния глии и сосудов. С целью идентификации эргичности НСК проведено иммуноцитохимическое исследование с использованием пероксидазно-антипероксидазного метода выявления немеченных антител с помощью антисывороток к ВТ и мезотоцину, позволяющих выявлять ВТ- и ИТ- (эргические) структуры [Sternberger, Joseph, 1979]. Цитоспектрофотометрию гистологических препаратов проводили на анализаторах микроизображений «Морфоквант» и «Видеотест», используя программы «Ansell» и «Videotest». Для электронной микроскопии материал,

фиксированный глютаральдегидом по Сабатини и четырёхокисью осмия по Колфилду, заключали в араддит, эпон, контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца и изучали в электронном микроскопе JEM-100b. На электронограммах подсчитывали процентные соотношения перикарионов НСК и НТ в различных фазах их секреторного и экструзионного циклов активности, которые систематизировали в виде схем и таблиц. Для конструктивной характеристики участия ГНС в осуществлении размножения проходных рыб был использован графический метод формализованного сопоставительного анализа её крайних альтернативных состояний, применяемый ранее в области оценки новизны изобретений и открытий [Garlov, 2005; Гарлов и др., 2018].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Во всех предшествующих исследованиях участия нонапептидергической ГНС в миграциях проходных рыб применялись только качественные методы оценки её функциональных состояний и поэтому в динамике их изменений не было установлено какой-либо чёткой закономерности [Баранникова, 1975; Polenov et al., 1976; Поленов и др., 1993]. Однако в самом морфо-функциональном состоянии ГНС была установлена одна общая нередко повторяющаяся и чётко выраженная обратная корреляция в содержании НСМ в перикарионах НСК и их НТ в НГ, или иначе в центральном и дистальном отделах системы. На нашем материале в начале нерестовой миграции в дельте и низовье рек в ПЯ у осетра и горбуши наиболее часто наблюдается активация секреторной активности НСК (рис. 2 а, в).

В наиболее дифференцированной дорзальной крупноклеточной части ПЯ у самок осетра в низовье Волги и у производителей горбуши в дельте рек Найбы и Умбы (Южный Сахалин, Кольский п-ов) большинство НСК представлены их гипертрофированными активными «светлыми» формами в состояниях «выведения» и «опустошения» от НСМ (рис. 2 а). Все клеточно-тканевые элементы ПЯ (НСК, сосуды, нейроглия) так же сильно гипертрофированы, т. е. более актив-

ны по сравнению с его вентральной частью. Иммуноцитохимическое исследование клеточного состава ПЯ показало значительное преобладание ВТ-иммуноположительных НСК (рис. 2 б, ВТ-НСК — чёрные стрелки) над ИТ-НСК (светлые стрелки). На горизонтальных срезах мозга видно, что многие ВТ-НСК симметричных частей ПЯ тесно примыкают к полости III желудочка мозга, причём, их апикальные поверхности либо дендриты непосредственно контактируют со спинно-мозговой жидкостью (ликвором), формируя здесь сомато-вентрикулярные и дендро-вентрикулярные нейросекреторные контакты значительно чаще чем ИТ-НСК (5:1).

Электронномикроскопически в большинстве НП-НСК наблюдаются картины активного синтеза НП-НГ: в комплексе Гольджи происходит массовое формирование элементарных нейросекреторных гранул, которые не аккумулируются в перинуклеарной зоне цитоплазмы, а направляются в отростки — дендриты и аксоны (рис. 2 в). Подсчёт процентных соотношений различных функциональных состояний НСК показывает, что в состояниях высокой секреторной активности («начала выведения НП-НГ» и «активного выведения НП-НГ») их находится в среднем 78%. Все эти результаты в целом доказывают, что в ПЯ преобладают процессы активного синтеза нейросекреторных продуктов и транспорта их в отростки. Активность транспорта НСМ морфологически заметно выражена только в ПГНТ, например, у осетра (рис. 2 е), либо у горбуши, где по результатам цитоспектрофотометрии уровень его содержания в аксонах достигает $0,24 \pm 0,05$ ед. оптической плотности по сравнению с его последующим снижением на нерестилищах до $0,15 \pm 0,06$. Однако при активном транспорте НСМ у обоих видов в этот период, в НГ наблюдается его массовая аккумуляция и все клеточно-тканевые его элементы (НТ, синусоидные капилляры, питуициты) находятся в неактивном функциональном состоянии, т. е. полного отсутствия выведения НП-НГ в общий кровоток (рис. 2 д, з). Эти данные полностью подтверждены количественным морфометрическим анализом всех

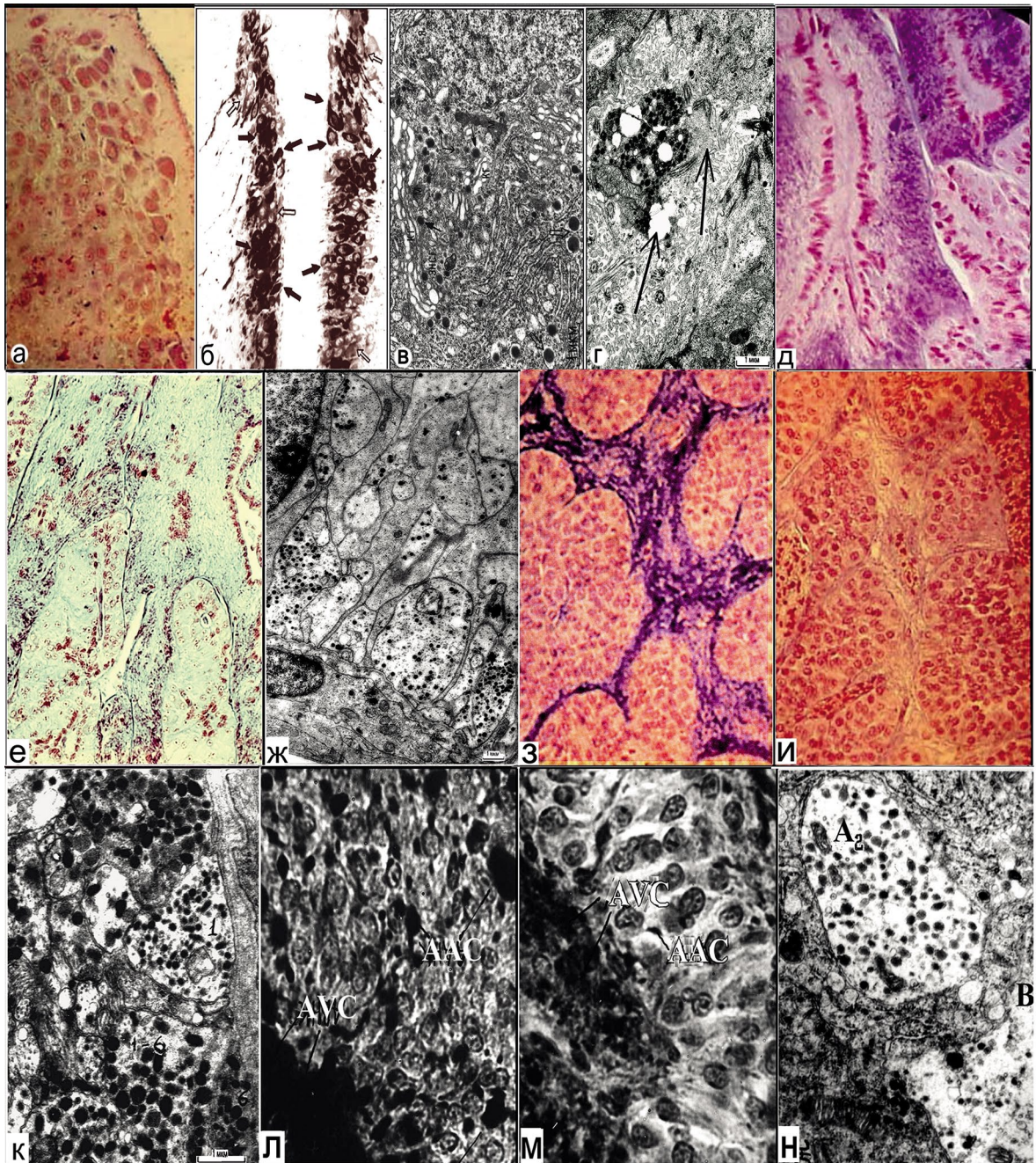


Рис. 2. Состояния НСК ПЯ (а-в) и НГ (г-н) осетра, горбуши и налива в процессе миграций и нереста: а — в начале нерестового хода (а-д, з) в ПЯ горбуши преобладают активные светлые НСК; б — ВТ-эргические НСК массово контактируют с полостью III желудочка мозга, формируя сомато- и дендро-вентрикулярные нейросекреторные контакты; в — в комплексе Гольджи происходит оформление нейросекреторных гранул, которые не скапливаются в перинуклеарной зоне НСК; г — разрушение фрагмента ТГ и выход мелкозернистого содержимого в полость гипофизарной бухты; д — в начале нерестового хода осетра, горбуши (з) и перед нерестом налива (л) неактивное состояние ГНС характеризуется накоплением в корнях НГ гомори-положительного НСМ (NSM). В начале и после нереста у осетра (е, ж; VI СЗГ), горбуши (и; V СЗГ) и налива (м, н; V, VI СЗГ) активация ГНС характеризуется опустошением НГ от НСМ. К концу нереста и особенно перед гибелью горбуши (к) в НГ наблюдается аккумуляция НСМ. Световая микроскопия (а, д, е, з, и, л, м): окраска ПАФ + азан по Гейденгайну. Иммуноцитохимическая реакция на ВТ-НСК (б) (а, б: ок. x10, об. x20). Электронная микроскопия (в, г, ж, к, н) (пояснения см. в тексте)

структур и ультраструктур НГ на этом же материале [Polenov et al., 1976; Garlov, 2005; Гарлов и др., 2018]. Выведение НП-НГ из НГ в этот период у проходных рыб наблюдается только электронномикроскопически из ТГ в области их аксо-вентрикулярных нейросекреторных контактов, например, с полостями гипофизарных бухт у осетровых (рис. 1 а, 2 г). В полости гипофизарной бухты видны вакуолизация содержимого, разрушение фрагмента ТГ и выход мелкозернистого продукта распада нейросекреторных гранул в спинномозговую жидкость (стрелки) по типу макроапокриновой секреции, впервые описанной здесь у осетровых [Гарлов, 1969; Polenov, Garlov, 1971; Баранникова, 1975; Garlov, 2005]. Таким образом мы установили, что в начале речного периода нерестовой миграции в ГГНС осетра и горбуши происходит активация синтеза, транспорта и выведения НП-НГ в полость мозга трансвентрикулярным путём (нейротропный эффект НП-НГ на рис. 1 а-в: I, 2 а-в).

Для вскрытия новых закономерностей участия ГГНС в миграциях рыб на более обширном материале мы применили метод формализованного количественного сопоставительного анализа, ранее позволившего нам установить принцип структурно-функциональной организации центров интеграции биологических систем — «триады равновесной системы» [Garlov, 2005; Гарлов и др., 2018]. В данной работе мы формализовали крайние (альтернативные) морфо-функциональные состояния ГГНС, важнейшие в эколого-гистофизиологическом аспекте, чётко определив их функциональный смысл, идентифицировали их в собственном материале и детально сопоставили с обширными (исключительно светооптическими) данными литературы, первоисточников и обзоров [Баранникова, 1975; Polenov et al., 1976; Ota et al., 1996; Hiraoka et al., 1997; Garlov, 2005; Гарлов и др., 2019 и др.]. Затем, проанализировав последовательность (и усреднённую степень) и установив динамику этих состояний, обобщили результаты в единой графической форме — в виде гистограммы на основе их проявлений в этапности онтогене-

за. Напомним, что в самом состоянии ГГНС многими авторами установлена одна общая чётко выраженная обратная корреляция в содержании НСМ в перикарионах НСК и их НТ в НГ. Поэтому прежде всего необходимо учесть, что функциональная активность ГГНС в смысле влияния её НП-НГ на висцеральные функции организма чётко выражена в 2-х альтернативных формах (рис. 1 а, б; 2 а, в, д-к):

1. Накопление в заднем нейрогипофизе (НГ) нейросекреторного материала (НСМ); аккумуляция нейросекреторных продуктов в НГ, т. е. прекращение выведения НП-НГ в общий кровоток) и опустошение НСК от НСМ в ПЯ (т. е. активация синтеза НП-НГ в НСК и транспорта его в НГ), обозначенное нами как «**состояние мобилизации ГГНС**», латентное, исключающее висцеротропное действие НП-НГ на органы-мишени (рис. 1 а, 2 д, з).

2. Опустошение НГ от НСМ (активное выведение нейрогормональных продуктов из НГ в общий кровоток для осуществления стресс-реакций) — общеизвестное **состояние активации ГГНС на уровне организма** (на рис. 1: III, 2 е, и).

Результаты идентификации и анализа этих состояний ГГНС у изученных ценных видов проходных рыб позволяют впервые представить следующую динамику их изменений на основных этапах онтогенеза (рис. 3).

Как следует из представленной гистограммы, начальным детерминирующим состоянием является функциональная мобилизация ГГНС и оно является общим для различных форм миграции. Ведущим функциональным механизмом такого состояния ГГНС служит нарушение участия НП-НГ в обеспечении нормального (для среды нагула) длительно адаптированного уровня водно-солевого баланса организма. Главную роль в этом механизме нарушения водно-солевого гомеостаза организма выполняет ВТ, который функционально эффективнее ИТ [Wendelaar, 1997; Balment et al., 2006]. Но синхронная и продолжительная активация в ПЯ синтеза и транспорта НП-НГ указывает на выведение нейросе-

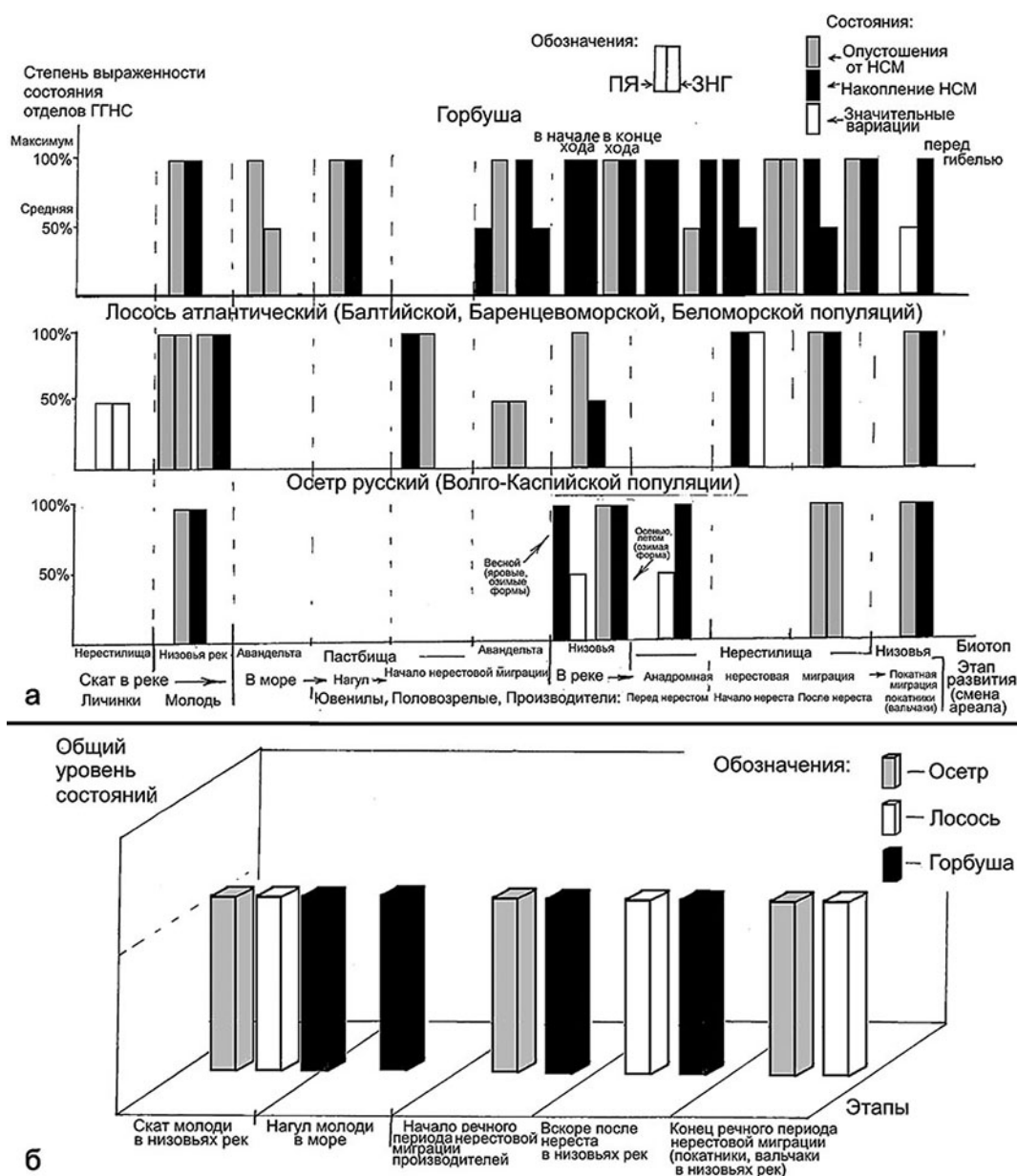


Рис. 3. Динамика изменений функциональных состояний ГНС в процессе миграций, нагула и нереста у изученных ценных видов рыб — а; состояние функциональной мобилизации ГНС в разные периоды миграций изученных видов проходных рыб — б. Обозначения: ПЯ — преоптическое ядро, ЗНГ — нейрогипофиз, НСМ — нейросекреторный материал

креторных продуктов, которое осуществляется: 1) из перикарионов НСК в области их сомато-вентрикулярных нейросекреторных контактов (рис. 1 а-в, 2 б), 2) из дендритов НСК в области дендро-вентрикулярных нейросекреторных контактов (рис. 1, 2 б), 3) из ТГ в области их аксо-вентрикулярных нейросекреторных контактов в НГ, особенно выраженных у осетровых (рис. 2 г). Активное выведение НП-НГ здесь из ТГ отмечено

у них в начале речного периода нерестовой миграции [Polenov, Garlov, 1971; Баранникова, 1975]. Такой трансвентрикулярный путь выведения НП-НГ указывает на их переключение с висцеротропного эффекта воздействия на новый, более совершенный нейротропный эффект на ЦНС (с III на I на рис. 1). НП-НГ ГНС активно воздействуют здесь на центры регуляции поведения лимбической системы мозга, расположенные в его

амигдаллярной и гиппокампальной областях. Таким образом ГГНС оказывает решающий двойной синхронный эффект, который вероятно и является основным физиологическим стимулом смены среды обитания: 1) нарушение длительно адаптированного «нагульного» типа осморегуляции (гиперлибо гипоосмотического) и 2) включение «поведенческих» центров ЦНС. Последний эффект доминантного состояния возбуждения ЦНС вероятно и является первичным «миграционным импульсом», включающим филогенетические навигационные механизмы видоспецифического воздействия геомагнитных полей на рецепторные системы и ЦНС, которые ещё малоизучены [Lohmann et al., 2008; Ueda, 2012; Putman et al., 2014; Салменкова, 2016]. При этом нонапептидергическая ГГНС тесно взаимодействует с люлиберинергическими (ЛГ-РГ) нейросекреторными центрами (рис. 1) и ведущее значение каждого из них динамично меняется соответственно их функциональной роли в разные периоды этапа размножения. Так механизмы ольфакторного и генетически не закреплённого хоминга включаются по достижении мигрантами границ распространения химизма родной реки [Hasler, Scholz, 1983; Ueda et al., 2012, 2019]. Ведущую роль в осуществлении процессов импринтинга и хоминга выполняют люлиберинергические (гонадолиберинергические) нейросекреторные центры, которые представлены небольшими скоплениями нейросекреторных клеток (ЛГ-РГ-НСК) [Kudo et al., 1996; Zohar et al., 2010]. Они локализуются вблизи «зрительных и обонятельных» центров переднего и промежуточного мозга, преимущественно в 3-х его отделах (рис. 1):

1. В ганглии терминального нерва (вблизи сосудистого органа концевой пластинки — СОКП, *organum vasculosum laminae terminalis*), между обонятельными луковицами и передним мозгом (*Nucleus olfactorius* — «NOR»);

2. Вблизи ПЯ (*N. anterior periventricularis* — «NAP»);

3. В передней части латерального ядра серого бугра гипоталамуса («NLT» anterior), а у некоторых видов также в области по-

крышки (*tegmentum*) среднего мозга [Anglade et al., 1993; Parhar et al., 2003]. Установлено, что импринтинг формируется уже у личинок рыб с переходом на активное питание, как, например, у кижуча и осетра [Hasler, Scholz, 1983; Voiko, 2002]. У мигрирующих на нерест нерки и кеты показана различная динамика синтетической активности ЛГ-РГ-НСК в разных отделах мозга: в низовьях рек происходит усиление синтеза в области обонятельного нерва (в NOR), а на нерестилищах в период нереста — смещение пика активности синтеза в преоптическую область (в NAP) [Kudo et al., 1996; Ueda, 2012]. Таким образом установлено дифференцированное участие разных форм ЛГ-РГ в разные периоды размножения: в процессах импринтинга и хоминга участвуют формы синтезированные в «NOR» (у обонятельного нерва), а в процессах полового созревания и нереста — в «NAP» (у ПЯ), т. е. в соответствии с биологической значимостью хемо- и фоторецепции.

В итоге, инициирующий миграции генерализованный и пролонгированный физиологический эффект оказывает НП-ГГНС. Этот двойной синхронный эффект заключается как в нарушении адаптированного типа осморегуляции, что является основным физиологическим стимулом смены среды обитания, так и во включении поведенческих центров ЦНС, которые определяют последующие специализированные навигационные механизмы импринтинга и хоминга. Таким образом функция ГГНС выполняет ключевую роль в детерминации миграционных процессов, соответствующую исходному понятию «миграционный импульс» как доминантному состоянию ЦНС [Гербильский, 1956, 1965].

Участие ГГНС в осуществлении процесса нереста впервые было установлено нашими эколого-гистофизиологическими исследованиями на основе наблюдений о её активации и явно катаболических изменений организма в этот период у осетровых и лососёвых рыб [Garlov, 1976; 2005]. В период нереста установлена двухфазная реакция ГГНС у всех изученных видов рыб, которая особенно выражена в НГ и соответствует

стадиям тревоги и резистентности стресса (рис. 2 е, ж, и, н; 4). У всех производителей непосредственно перед нерестом установлено умеренно активное состояние ГНС: в корнях НГ обнаружено относительно большое количество НСМ ($3,38 \pm 0,05$ балла) и умеренная степень гиперемии [Polenov et al., 1976].

У весенненерестующего осетра в начале и после нереста (V, VI стадии зрелости гонад: СЗГ) происходит активация ГНС в виде снижения содержания НСМ во всех её отделах, особенно в НГ (рис. 2 е, ж), увеличения степени их гиперемии и объёма всех клеточных структур — перикарионов НСК и нейроглии, их ядер и ядрышек. Такое активное выведение НП-НГ из НГ в общий кровоток в дальнейшем (VI–II СЗГ) снижается до преднерестового уровня (рис. 4)

У зимненерестующего налима в НГ более совершенного строения (рис. 1 в) выявлена уже двухступенчатая реакция ГНС:

1. В начале нереста (V СЗГ) происходит активация выброса НП-НГ из НГ в области аксо-аденарных нейросекреторных контактов (на рис. 1 в: II, 2 м: ААС, 4 а: 2) и одновременно здесь снижается активность НСК в ПЯ и НТ в области аксо-вазальных нейросекреторных контактов НГ (на рис. 1 в: III, 4 а: 1).

2. После нереста (VI СЗГ) наблюдается активация всех отделов ГНС, наибольшая в НГ (рис. 2 н, 4 а). Эти последовательные 2 пути (трансаденогипофизарный и парааденогипофизарный) выведения НП-НГ являются удобной природной моделью для конструктивного анализа функции ГНС в состоянии физиологического стресса (табл. 1).

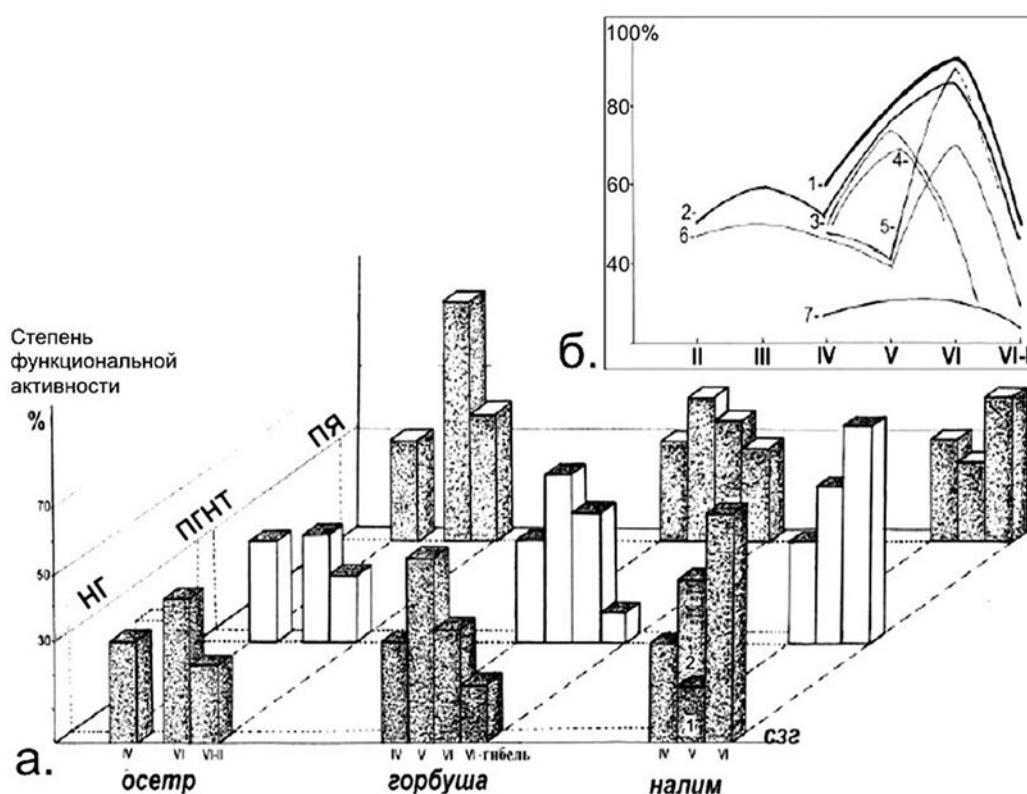


Рис. 4. Функциональная активность ГНС у разносезонно нерестующих видов рыб:

а. — гистограмма показателей степени функциональной активности всех отделов ГНС на разных стадиях зрелости гонад (сзг) по данным цитофотометрии результатов светооптических и электронно-микроскопических комплексных исследований. Обозначения: НГ — нейрогипофиз, ПГНТ — преоптико-гипофизарный нейросекреторный тракт, ПЯ — преоптическое ядро; б. — динамика изменений степени функциональной активности ГНС:

1 — белуга, 2 — осётр, 3 — горбуша, 4 — кета, 5 — налим, 6 — стерлядь, 7 — севрюга

Таблица 1. Морфометрические характеристики функционального состояния всех отделов ГГНС налима в процессе нереста

Структуры ГГНС	Показатели	Стадии зрелости гонад (СЗГ)				
		IV	Различия IV и V (p)	V	Различия V и VI (p)	VI
Преоптическое ядро (ПЯ)						
НСК в дорзальной части ПЯ	Объём ядрышек (мкм ³):	23,26±1,44	>0,05	21,23±0,86	<0,05	26,34±0,57
	Объём ядер:	138,15±71,37	>0,05	121,78±26,63	<0,05	148,57±51,34
Нейроглия	Объём ядер	99,89±2,60	<0,05	68,57±1,33	<0,05	124,53±6,62
Просвет сосудов	Площадь (мкм ²)	32,86±1,83	>0,05	28,83±2,90	<0,05	43,10±2,33
Преоптико-гипофизарный нейросекреторный тракт (ПГНТ)						
ПГНТ (транспорт НСМ)	Концентрация НСМ (ед. оптич. плотности)	20,46±0,88	>0,05	14,36±1,33	<0,05	10,05±0,197
Нейрогипофиз (НГ)						
Нейросекреторные контакты: Аксо-вазальные	Концентрация НСМ (ед. оптич. плотности)	43,20±1,40	<0,05	59,10±1,50	<0,05	34,60±2,60
Аксо-аденарные	Количество на ед. площади	584,7±25,1	<0,05	360,0±22,5	<0,05	149,52±11,16
Ядра питуицитов	Объём (мкм ³)	12,6±0,50	>0,05	12,89±1,56	<0,05	9,42±1,53
Просвет капилляров (мкм)	Площадь (мкм ²)	34,82±1,70	>0,05	29,59±1,54	<0,05	66,88±2,91

У осенненерестующей моноциклической горбуши яркая активация всех отделов ГГНС, особенно в виде массового опустошения НГ от НСМ в начале нереста, наоборот, сменяется резким снижением активности системы — максимально возрастающим накоплением НСМ в НГ к моменту гибели (рис. 2 к, 4) (табл. 2).

Для анализа функционального значения выявленной динамики изменений состояния ГГНС в НГ электронно-микроскопически подсчитаны количественные соотношения НТ в различных состояниях экструзионного (выведения НП-НГ) цикла секреторной активности НСК (табл. 3).

Установлено, что к моменту гибели практически исчезают НТ в активных фазах экструзионного цикла НТ (фазы: 2, 3), возрастает содержание неактивных (фазы: 1, 5) и возникает их новый II тип, обнаруженный только у моноциклических рыб, горбуши и кеты (фаза 6; рис. 2к). Такое нарушение нормального экструзионного цикла НТ (характерное для полициклических рыб) чёт-

ко указывает на состояние блокады функции выведения НП-НГ из НГ в общий кровоток, т. е. на выключение функции ГГНС [Garlov, 2005].

К настоящему времени уже у многих видов рыб с единовременным нерестом независимо от его сезона установлена активация ГГНС, выраженная в опустошении от НСМ разных её отделов, гиперемии, активации нейроглии, но качественными методами и «в процессе нереста», без учёта его этапов в виде стадий зрелости гонад (СЗГ) [см. обзор: Гарлов и др., 2018]. Важно, что степень и продолжительность такой активации ГГНС находится в прямой зависимости от «напряжённости» нереста (материально-энергетических затрат, особенно у крупнотелых форм), поскольку она максимальна у белуги и минимальна по продолжительности у туводной короткоциклового стерляди (рис. 4 б) и в обратной зависимости — от его кратности, уменьшаясь к растянутому и порционному нересту.

Таблица 2. Морфометрическая характеристика основных отделов ГНС горбуши в процессе нереста и перед гибелью по данным световой микроскопии

Функциональные состояния НСК	Стадии зрелости гонад						
	IV	IV-V(p)	V	V-VI (p)	VI	VI-VI-	VI
	Перед нерестом	Уровень различий	В начале нереста		Вскоре после нереста	Гибель (p)	Перед гибелью
1. Покой	8,2±1,74	<0,01	5,8±1,77	0,05	6,8±1,80	>0,05	8,2±3,21
2. Накопление	34,6±8,01	<0,01	12,8±5,4	0,01	23,3±7,65	<0,01	39,5±7,47
3. Выведение	45,8±9,45	<0,01	57,7±3,15	>0,05	54,3±5,58	<0,01	43,3±5,28
4. Опустошение	11,4±4,71	<0,01	23,8±7,35	0,05	14,8±8,10	<0,05	8,8±3,24
Ширина просвета сосудов (мкм)	7,6±0,57	<0,05	8,7±0,88	0,05	8,4±0,86	>0,05	7,7±0,8
2. Характеристики структур проксимального (ПГНТ) и дистального отделов НГ							
2.1. Концентрация НСМ в проксимальных отделах НГ по результатам цитофотометрии (характеристика транспорта НСМ в дистальные отделы НГ)							
НСМ (единицы оптической плотности)	0,24±0,05	<0,05	0,15±0,06	>0,05	0,21±0,58	<0,05	0,32±0,08
2.2. Характеристики структур дистальных отделов НГ (степень активности выведения НП-НГ в кровотоки: величина обратная накоплению НСМ)							
НСМ (баллы): ♀	4,0±0,12	<0,05	2,4±0,26	<0,05	3,8±0,26	<0,05	4,5±0,11
♂	3,8±0,13	<0,05	2,8±0,28	<0,05	3,6±0,34	>0,05	4,0±0,26
♀+♂ (среднее)	3,9±0,09	<0,05	2,6±0,18	<0,05	3,7±0,26	<0,05	4,2±0,23
Диаметр ядер питуицитов (мкм)	4,73±0,10	<0,05	6,24±0,17	<0,05	5,23±0,12	>0,05	5,49±0,17
Ширина просвета капилляров (мкм)	15,94±0,45	<0,05	16,64±1,51	<0,05	12,51±0,86	>0,05	13,78±0,83

Таблица 3. Процентные соотношения нонапептидергических нейросекреторных терминалей (НП-НТ) в различных фазах экструзионного цикла в нейрогипофизе (НГ) горбуши в процессе нереста и перед гибелью

Функциональные состояния или фазы экструзионного цикла НТ	Стадии зрелости гонад (IV-VI СЗГ), вид НТ (A ₁ , A ₂)* /							
	IV		V		VI		VI — перед гибелью	
	A ₁	A ₂	A ₁	A ₂	A ₁	A ₂	A ₁	A ₂
I типа: «Светлые» НТ								
1 — депонирование элементарных нейросекреторных гранул	17	7	7	2	20	16	40	45
2 — начало выведение НП-НГ	58	70	54	45	8	13	-	1
3 — активное выведение НП-НГ	20	20	33	47	9	16	1	3
4 — истощение после выведения	4	2	4	6	8	9	9	10
5 — накопление элементарных нейросекреторных гранул	1	1	2	-	41	39	26	33
II типа: «Тёмные» НТ								
6 — переполнение полиморфными секреторными гранулами	-	-	-	-	14	7	24	8

* — НП-НТ вида A₁ с наиболее крупными гранулами (160–250 нм) являются носителями ИТ, вида A₂ (с гранулами 110–160 нм) — носителями ВТ (рис. 2 ж, к, н).

Первоначально НП-НГ участвуют в инициации нерестового поведения, вызывая у производителей перед нерестом и в начале его «нерестовый рефлекс» [Demski, Sloan, 1985; Rose, Moore, 2002; Balment et al., 2006]. НП-НГ выводятся в ликвор III желудочка мозга из НСК ПЯ — в области дендро- и сомато-вентрикулярных нейросекреторных контактов, а из переднего и заднего НГ — в области аксо-вентрикулярных контактов (рис. 1, 2 г), где они оказывают нейротропное влияние на вышеуказанные поведенческие центры ЦНС [Goodson, Bass, 2001; Pierantoni et al., 2002]. Эти трансвентрикулярные пути выведения НП-НГ выражены в виде редукции особо крупных форм накопления нейросекреторных продуктов, специализированных для реализации размножения, т. е. в массовом опустошении НСК от капель нейросекрета и тел Герринга от НСМ в разных отделах ГНС [Garlov, 2005]. При этом ВТ по нейротропной активности десятикратно превышает ИТ [Wendelaar, 1997; Balment et al., 2006]. Нерестовое поведение у многих видов рыб может сохраняться почти до конца нереста и с этим могут быть связаны как исходная, так и последующие активации ГНС (Rose and Moore, 2002). В регуляции нерестового поведения НП-НГ тесно взаимодействуют с ЛГ-РГ [Ueda, 2012]. Причём, в модуляцию репродуктивного поведения при нересте, особенно его социальных форм (например, агрессии у самцов) вовлекаются все формы ЛГ-РГ, что определяется отрицательной обратной связью с уровнем содержания андрогенов: тестостерона и 11-кето-тестостерона [Soma et al., 1996; Goodson, Bass, 2001].

Биологически взаимосвязанное и синхронное с нерестовым поведением возникновение и сохранение яркой нерестовой окраски, «брачного наряда» также тесно связано со стимулирующим влиянием НП-НГ на функцию меланотропоцитов промежуточной доли гипофиза, с которой НГ составляет у большинства рыб единый нейропромежуточный комплекс гипофиза (neurointermediate lobe) с обилием аксоаденарных нейросекреторных контактов (рис. 1 в, 2 л-н). Прогрессивная активация

выведения НП-НГ из НГ в этой области у налима в начале и после нереста и отражает их участие в стимуляции меланотропной функции гипофиза (рис. 1 в: П, 2 м, н, 4 а). ВТ в этом процессе также выполняет ведущую роль, поскольку он является синергистом кортиколиберина, стимулируя выброс основных гормонов опиоидного ряда (адренотропного и α -меланоцитстимулирующего) и вызывая при стрессе кортиколибериноподобный эффект [Wendelaar et al., 1997; Habib et al., 2001].

Активация ГНС особо выражена в моменты овуляции и спермиации (V СЗГ), когда возникает потребность в стимуляции сокращения гладкой мускулатуры гонад, особенно в ИТ, который обладает десятикратно большей тонической активностью, чем ВТ [Wendelaar et al., 1997; Zohar et al., 2010]. При овуляции главной мишенью НП-НГ являются клетки теки фолликулов яичника, по-видимому, миоидно-секреторные (стероидсекретирующие), поскольку электронномикроскопически в них хорошо выражены все признаки гладкомышечных элементов и в меньшей степени — стероидогенных [Гарлов и др., 2019]. Но ультрацитохимически в них чётко выявляется ключевой фермент стероидогенеза — 3 β -гидроксистероиддегидрогеназа (3 β -ГСДГ) [Гарлов, Мосягина, 1998]. В семенниках рыб мишенями действия НП-НГ являются гладкомышечные клетки семенных канальцев, выводковых протоков, оболочек и крупных сосудов семенника [Гарлов и др., 2018]. В моменты спермиации все они синхронно активированы прямым стимулирующим влиянием на них НП-НГ, особенно ИТ [Habib et al., 2001; Zohar et al., 2010]. Это подтверждено и чётким массовым эффектом спермиации зрелых самцов севрюги и карпа, инъецированных экстрактом нейропромежуточного комплекса гипофиза [Гарлов и др., 1983]. Не менее важно и участие НП-НГ в поддержании водно-солевого баланса организма, поскольку в процессе миграции и нереста проходных рыб, особенно у лососей происходит прогрессивное оводнение мышц [Donaldson, 1990; Warne et al., 2002; Makino et al., 2007].

И, наконец, в механизме завершения процесса нереста рыб ГГНС выполняет особую важную (ключевую) роль в осуществлении защитно-приспособительных реакций организма, направленных на преодоление физиологического стресса — состояния напряжения, возникающего у многих видов одновременно нерестующих рыб в период нереста [Гарлов, 2001]. Это было доказано результатами сравнительного анализа динамики и морфо-функциональных механизмов активации ГГНС при нересте и при относительно адекватном для проходных рыб стрессе, вызванном содержанием половозрелых осетров и севрюг в растворах морской воды и поваренной соли различной концентрации, причём, были смоделированы все 3 вида стресса: эустресс (в 5‰), стресс (в 17 и 22‰) и дистресс (в 32‰) [Polenov, Garlov, 1974; Garlov, 2005; Гарлов, 2013]. При обратимых формах стресса (до 17‰) была установлена активация ГГНС, морфологически сходная с состоянием при нересте, прямо зависящая от продолжительности и интенсивности воздействия, степень которой можно оценить как среднюю при остром стрессе [Wendelaar, 1997; Garlov, 2005]. При всех видах стресса НП-НГ в больших количествах снижают степень функциональной активности желёз и органов-мишеней после их гиперфункции и, препятствуя «внутреннему старению организма», выполняют важную роль в обеспечении его метаболического гомеостаза [Garlov, 1976, 2005]. Об этом свидетельствуют и данные о снижениях функциональной активности щитовидной железы, интерренальной ткани, уровня содержания кортикостероидов в крови у самок осетра после нереста, синхронных с активацией ГГНС [Баранникова, 1975; Polenov et al., 1976; Поленов и др., 1993].

Наиболее важно, что сохранение метаболического равновесия в этот период может обеспечиваться ярким антигонадотропным эффектом действия НП-НГ, особенно ВТ [Foran, Bass, 1999; Гарлов, 2001; Garlov, 2005; Balment et al., 2006]. Этот эффект доказан и результатами многолетних производственных испытаний эффективности применения препаратов изолированных передней и зад-

ней долей гипофиза для стимуляции полового созревания (овуляции и спермиации) производителей осетра и севрюги, которыми было установлено, что повышенные (но физиологические) дозы НП-НГ вызывают чёткий антигонадотропный эффект, а большие и запредельные дозы значительно нарушают процесс овуляции [Гарлов и др., 2018]. Установлено, что эффекты длительной задержки овуляции и предотвращения резорбции половых продуктов с повышением рыбного качества производителей рыб при их промышленном резервировании в солоноватой среде «критической» солёности 5–7‰ также вызваны повышенным содержанием НП-НГ [Гарлов, 2013]. Основным механизмом антигонадотропного действия НП-НГ заключается в торможении секреции гонадолиберина (синергизме с дофамином), стимуляции секреции аденокортикотропина (синергизме с кортиколиберином), наконец в прямом влиянии НП-НГ на генеративные и эндокринные функции гонад [Pierantoni et al., 2002; Zohar et al., 2010].

Этот завершающий нерест антигонадотропный эффект НП-НГ оказывается решающим для сохранения метаболического равновесия организма, поскольку он принципиально изменяет характер обменных процессов, переключая их с генеративного «энергосзатратного» типа обмена на пластический «энергосберегающий» [Гарлов, 2001; Гарлов и др., 2018].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В размножении рыб и прежде всего в детерминации нерестового миграционного поведения важную роль играют НП-НГ, инициируя доминантное состояние возбуждения в ЦНС в форме «миграционного импульса» и создавая в комплексе с половыми гормонами «половую доминанту» [Гарлов, Поленов 1996; Гарлов 2001]. Последующее инициирование нерестового поведения, вызванное влиянием НП-НГ (преимущественно ВТ в сочетании с ЛГ-РГ и половыми стероидами) на ЦНС связано с эмоциональным стрессом, особенно выраженным у самцов. Овуляции и спермиации способствуют НП-НГ (преимущественно ИТ, либо

окситоциноподобный НП-НГ у осетровых), стимулирующие (помимо нейропроводниковых механизмов регуляции) сокращения гладкомышечных элементов гонад и их кровеносных сосудов. При этом НП-НГ потенцируют действие половых гормонов, увеличивая чувствительность гонадотропоцитов к ЛГ-РГ и тормозя его выброс, стимулируют секрецию адренокортикотропина, тиротропина, пролактиноподобного гормона, наконец, участвуют в регуляции генеративной и эндокринной функций гонад [Поленов и др., 1993; Гарлов, Поленов, 1996]. Возникающий при нересте физиологический стресс оказывается конечным звеном в последовательных этапных процессах, которые обеспечивают прогрессирующее снижение степени эврибионтности проходных рыб в процессе полового созревания, миграции и нереста [Гербицкий, 1956, 1965; Donaldson, 1990; Garlov, 2005]. В реализации физиологического стресса-нереста функция ГНС проявляется особенно ярко в связи с генерализованным и пролонгированным влиянием НП-НГ на комплекс висцеральных органов — выделительную систему, гладкую мускулатуру сосудов периферических эндокринных желёз, пищеварительного тракта, депо жиров и углеводов. Рассмотренные выше последовательные реакции ГНС с одной стороны отражают её участие в поэтапном снижении степени эврибионтности в виде нейротропного и висцеротропного влияния НП-НГ на ЦНС и репродуктивную систему и, с другой стороны, её важную роль в поддержании метаболического равновесия организма в виде висцеротропного тормозящего эффекта НП-НГ. Регуляция такой циклической динамики изменений степени эврибионтности рыб в процессе размножения осуществляется при ведущем участии ГНС по принципу саморегуляции, на фоне истощения организма в результате миграций и нереста [Garlov, 2005; Гарлов и др., 2018].

Таким образом, общий принцип комплексного участия ГНС в размножении рыб заключается в осуществлении 2-х альтернативных путей влияния НП-НГ на функции их главных мишеней: 1) инициирующего, запускающего миграционные

механизмы комбинированным эффектом нарушения осмотического равновесия и возбуждения поведенческих центров в ЦНС (преимущественно ВТ), далее — нерестовое поведение (собственно, нерест) и 2) завершающего нерест их комбинированного эффекта — «утеротонического» (преимущественно ИТ) с последующим генерализованным — метаболическим [Гарлов, 2001]. Эти функции ГНС составляют главный реверсионный механизм саморегуляции метаболических процессов (отсутствующий у моноциклических рыб), и он является основой структурно-функциональной организации (и, соответственно, функции) ключевых звеньев биологических интеграционных систем — «триады равновесной системы», в которой, например, 2 разнонаправленных альтернативных состояния: секреции и аккумуляции нейросекреторных продуктов находятся под управлением центра саморегуляции или механизма реверсии — НСК [Garlov, 2005; Гарлов и др., 2018].

В итоге разработана рабочая схема последовательного участия ГНС в интеграции размножения рыб по принципу саморегуляции (рис. 5).

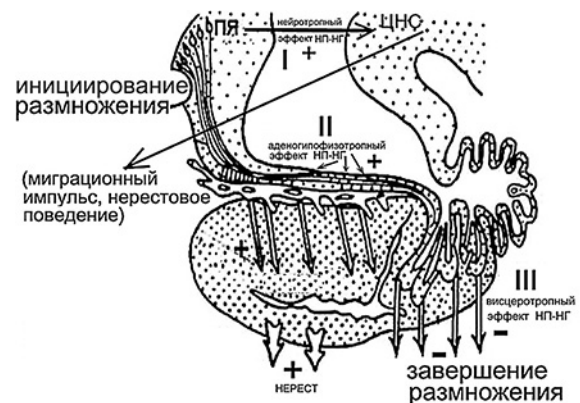


Рис. 5. Основной принцип участия ГНС в интеграции размножения рыб (стимулирующее действие НП-НГ: +, тормозящее действие НП-НГ: -)

Эта упрощённая рабочая схема интеграции размножения рыб как разнонаправленного процесса оказалась достаточно конструктивной для демонстрации принципа и разработки необходимых методов управления размножением рыб путём сочетания

гормональных и экологических воздействий [Гарлов и др., 2018].

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

ВТ — вазотоцин, аргинин-8-вазотоцин
 ВТ-НСК –вазотоцинергические нейросекреторные клетки
 ГНС — гипоталамо-гипофизарная нейросекреторная система
 ИТ — изотоцин
 ИТ-НСК — изотоцинергические нейросекреторные клетки
 ЛГ-РГ — люлиберин, гонадолиберин
 НП- — нонапептидергические, нонапептидные
 НГ — нейрогипофиз, задний нейрогипофиз
 НП-НГ — нонапептидные нейрогормоны
 НСК — нейросекреторные клетки
 НСМ — нейросекреторный материал
 НТ — нейросекреторные терминали
 ПНКО — проксимальная нейросекреторная контактная область
 ПЯ — преоптическое ядро
 СЗГ — стадии зрелости гонад
 ТГ — тело Герринга
 ЦНС — центральная нервная система

ЛИТЕРАТУРА

- Баранникова И.А. 1975. Функциональные основы миграций рыб. Л.: Наука. 210 с.
- Гарлов П.Е. 1969. Ультроструктурная организация нейрогипофиза у осетровых // ДАН СССР. Т. 189. № 6. С. 1374–1377.
- Гарлов П.Е. 2001. Стресс как состояние «видовой» физиологической нормы, возникающее при единовременном нересте у некоторых видов рыб. // Экологические проблемы онтогенеза рыб (физиолого-биохимические аспекты). М.: МГУ. С. 266–282.
- Гарлов П.Е. 2013. Среда «критической» солёности как перспективная модель для изучения эустресса и развития аквакультуры // Пятьдесят лет концепции критической солёности / Под ред. Н.В. Аладина и А.О. Смурова. СПб.: ЗИН РАН. С. 75–84.
- Гарлов П.Е., Мосягина М.В. 1998. Структура и функция миоидно-секреторных (стероидсекретирующих) клеток теки фолликулов яичника осетровых рыб в период нереста // Цитология. Т. 40. № 6. С. 502–513.
- Гарлов П.Е., Мосягина М.В., Рыбалова Н.Б. 2019. Эколого-гистофизиологический обзор участия гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы в размножении рыб. // Труды ЗИН. Т. 323. № 4. С. 476–497. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2019.323.4.476>.
- Гарлов П.Е., Нечаева Т.А., Мосягина М.В. 2018. Механизмы нейроэндокринной регуляции размножения рыб и перспективы искусственного воспроизводства их популяций. СПб.: Проспект науки. 336 с.
- Гарлов П.Е., Поленов А.Л., Алтуфьев Ю.В., Попов О.П., Буренин О.К. 1983. Способ стимуляции полового созревания самцов рыб. Авторское свидетельство СССР № 1163817. Бюлл. Госкомизобретений и открытий, № 24, с. 5.
- Гарлов П.Е., Поленов А.Л. 1996. Функциональная цитоморфология преоптико-гипофизарной нейросекреторной системы рыб // Цитология. Т. 38. № 3. С. 275–299.
- Гербельский Н.Л. 1965. Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения рыб // Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения животных. М.-Л.: Наука. С. 23–32.
- Гербельский Н.Л. 1956. Вопрос о миграционном импульсе в связи с анализом внутривидовых биологических групп // Труды совещания по физиологии рыб. М.: Наука. С. 143–152.
- Мантейфель Б.П. 1987. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М.: Наука. 272 с.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А., Микулин А.Е., Пьянова С.В., Полуэктова О.Г. 2009. Гистология для ихтиологов. Опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО. 112 с.
- Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. 2014. Миграции рыб в зарегулированных реках. М.: Товарищество научных изданий КМК. 413 с.
- Поленов А.Л. 1968. Гипоталамическая нейросекретция. Л.: Наука. 156 с.
- Поленов А.Л., Константинова М.С., Гарлов П.Е. 1993. Гипоталамо-гипофизарный нейроэндокринный комплекс // Основы современной физиологии (нейроэндокринология). Кн. 1. Ч. 1. СПб.: Наука. С. 139–187.
- Салменкова Е.А. 2016. Механизмы хоминга лососевых рыб // Успехи современной биологии. Т. 136. № 6. С. 593–607.
- Фонтен М. 1972. Эндокринные железы и различные формы поведения рыб // Труды ЦНИЛ по воспроизводству рыбных запасов Главрыбвода МРХ СССР и ЛГУ «Осетровые и проблемы осетрового хозяйства». М.: Пищевая промышленность. С. 158–166.
- Ходоревская Р.П., Рубан Г.И., Павлов Д.С. 2007. Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна. М.: Товарищество научных изданий КМК. 241 с.

- Яковлева И.В. 2000. Нейроэндокринологические аспекты раннего онтогенеза круглоротых и рыб. СПб.: ООО «Петрополис». 132 с.
- Anglade J., Landbergen T., Kah O. 1993. Origin of the pituitary innervation in the goldfish. // *Cell Tissue Research*. V. 273. № 2. P. 345–355.
- Balment, R.J., Lu, W., Weybourne, E., Warne, J.M. 2006. Arginine vasotocin a key hormone in fish physiology and behaviour: a review with insights from mammalian models // *General and Comparative Endocrinology*. V. 147(1). P. 9–16.
- Blanco A.M. 2020. Hypothalamic- and pituitary-derived growth and reproductive hormones and the control of energy balance in fish // *Gen Comp Endocrinol*. V. 287. 1 February 2020. Article 113322 doi: 10.1016/j.ygcen.2019.113322.
- Boiko N.E. 2003. Hexachloran and oil contaminations alters memorisation of odors in sturgeon, *Acipenser güldenstädtii* Brandt // *J. Environmental Protection and Ecology*. V. 4. № 1. P. 134–140.
- Demski L.S., Sloan H.E. 1985. A direct magnocellular-preopticospinal pathway in goldfish: implications for control of sex behaviour // *Neurosci. Letters*. V. 55. № 2. P. 283–288.
- Donaldson E.M. 1990. Reproductive induces as measures of the effects of environmental stressors in fish // *Amer. Fish. Soc. Symp.* № 8. P. 109–122.
- Foran C.M. and Bass A.H. 1999. Preoptic GnRH and AVT: axes for sexual plasticity in teleost fish // *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 116. P. 141–152.
- Garlov P.E. 1976. 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. P. 61.
- Garlov P.E. 2005. Plasticity of nonapeptidergic neurosecretory cells in fish hypothalamus and neurohypophysis // *International Review of Cytology*. V. 245. P. 123–170. DOI:10.1016/S0074-7696(05)45005-6.
- Goodson J.L., Bass A.H. 2001. Social behavior functions and related anatomical characteristics of vasotocin/vasopressin systems in vertebrates // *Brain Res. Rev.* V. 35. P. 246–265.
- Habib K.E., Gold P.W., Chrousos G.P. 2001. Neuroendocrinology of stress // *Endocrinol. Metab. Clin. North. Amer.* V. 30. P. 695–728. DOI:10.1016/S0889-8529(05)70208-5.
- Hasler A.D., Scholz A. T. 1983. Olfactory imprinting and homing in salmon. Investigations into the mechanism of the imprinting process. Berlin; Heidelberg; N-Y; Tokyo; Springer Verlag. 134p.
- Hiraoka, S., Ando, H., Ban, M., Ueda, H., and Urano, A. 1997. Changes in expression of neurohypophysial hormone genes during spawning migration in chum salmon, *Oncorhynchus keta* // *J. Mol. Endocrinol.* V. 18. P. 49–55.
- Kudo H., Hyodo S., Ueda H., Hiroi O., Aida K., Urano A., Yamauchi K. 1996. Cytophysiology of gonadotropin-releasing-hormone neurons in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) forebrain before and after upstream migration // *Cell Tiss. Res.* V. 284. № 2. P. 261–267. <https://doi.org/10.1007/s004410050586>.
- Lohmann K.J., Putman N.F., Lohmann C.M. 2008. Geomagnetic imprinting: A unifying hypothesis of long-distance natal homing in salmon and sea turtles. *Proc Natl Acad Sci USA*. V. 105. № 49. P. 96–101. doi: 10.1073/pnas.0801859105.
- Makino K., Onuma T.A., Kitahashi T., Ando H., Ban. M., Urano A. 2007. Expression of hormone genes and osmoregulation in homing chum salmon: a minireview // *Gen Comp Endocrinol*. V.152. № 2. P. 304–309. DOI:10.1016/j.ygcen.2007.01.010.
- Ota Y., Ando H., Ban M., Urano A. 1996. Sexually different expression of neurohypophysial hormone genes in the preoptic nucleus of pre-spawning chum salmon // *Zool. Sci.* V. 13. № 4. P. 593–601. <https://doi.org/10.2108/zsj.13.593>.
- Parhar Ishwar S., Satoshi Ogawa, Tomohiro Hamada, Yasuo Sakuma. 2003. Single-Cell Real-Time Quantitative Polymerase Chain Reaction of Immunofluorescently Identified Neurons of Gonadotropin-Releasing Hormone Subtypes in Cichlid Fish // *Endocrinology*. V. 144. № 8. P. 3297–3300. <https://doi.org/10.1210/en.2003-0386>.
- Pierantoni R., Cobellis G., Meccariello R., Fasano S. 2002. Evolutionary aspects of cellular communication in the vertebrate hypothalamo-hypophysio-gonadal axis // *Internat. Rev. Cytol.* V. 218. P. 69–141. [http://dx.doi.org/10.1016/s0074-7696\(02\)18012-0](http://dx.doi.org/10.1016/s0074-7696(02)18012-0).
- Polenov A.L., Garlov P.E. 1971. The hypothalamo-hypophysial system in Acipenseridae. I. Ultrastructural organization of large neurosecretory terminals (Herring bodies) and axoventricular contacts // *Z. Zellforsch.* V. 116. P. 349–374.
- Polenov A.L., Garlov P.E. 1974. 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.* Bd 148. N 2. S.259–275. <https://doi.org/10.1007/BF00224587>.
- Polenov A.L., Garlov P.E., Koryakina E.D., Faleeva T.I. 1976. The Hypothalamo-Hypophysial System in Acipenseridae. V. Ecological-histophysiological analysis of the neurohypophysis of the female sturgeon *Acipenser güldenstädti* Brandt during up-stream migration and after spawning // *Cell Tiss. Res.* V. 170. № 1. P. 113–128. DOI:10.1007/bf00220114.
- Polenov A.L., Pavlovich M., Garlov P.E. 1972. Preoptic Nucleus and Neurohypophysis in Sturgeons (*Acipenser güldenstädti* Brandt) at Different stages of their Life Cycle and in experiments // *Gen. Compar. Endocrinol.* V. 18. P. 617.
- Putman N.F., Jenkins E.S., Michielsens C.G., Noakes D.L. 2014. Geomagnetic imprinting predicts spatio-

- temporal variation in homing migration of pink and sockeye salmon // *J. of The Royal Society Interface*. V. 11. № 99. P. 1–10. doi: 10.1098/rsif.2014.0542.
- Rose J.D., Moore F.L. 2002. Behavioral neuroendocrinology of vasotocin and vasopressin and the sensorimotor processing hypothesis // *Neuroendocrinology*. V. 23. P. 317–341. DOI:10.1016/s0091-3022(02)00004-3.
- Soma K.K., Francis R.C., Wingfield J.C., Fernald R.D. 1996. Androgen regulation of hypothalamic neurons containing gonadotropin-releasing hormone in a cichlid fish — integration with social cues // *Horm. Behav.* V. 30. № 3. P. 216–226. DOI:10.1006/hbeh.1996.0026.
- Sternberger L.A., Joseph F.A. 1979. The unlabeled antibody method. Contrasting colour staining of paired pituitary hormones without antibody removal // *J. Histochem. Cytochem.* V. 29. № 12. P. 1424–1429. <https://journals.sagepub.com/doi/pdf/10.1177/27.11.92498>.
- Ueda H. 2012. Physiological mechanisms of imprinting and homing migration in Pacific salmon *Oncorhynchus* spp. // *J. Fish Biol.* V. 81. № 2. P. 543–558. doi: 10.1111/j.1095-8649.2012.03354.
- Ueda H. 2019. Sensory mechanisms of natal stream imprinting and homing in *Oncorhynchus* spp. // *J. Fish Biol.* V. 95. P. 293–303. DOI: 10.1111/jfb.13775.
- Warne J.M., Harding K.E., Balment R.J. 2002. Neurohypophysial hormones and renal function in fish and mammals // *Comp. Biochem. Physiol. B. Biochem. Mol. Biol.* V. 132. P. 231–237. DOI:10.1016/s1096-4959(01)00527-9.
- Wendelaar Bonga S.E. 1997. The stress response in fish (Review) // *Physiol. Rev.* Vol. 77. P. 591–625. DOI:10.1152/physrev.1997.77.3.591.
- Zohar Y., Muñoz-Cueto J.A., Elizur A., Kah O. 2010. Neuroendocrinology of reproduction in teleost fish // *Gen. Compar. Endocrinol.* Vol. 165. № 3. P. 438–455. DOI: 10.1016/j.ygcen.2009.04.017.

Поступила в редакцию 02.07.2020 г.
Принята после рецензии 15.07.2020 г.

Commercial species and their biology**The functional role of hypothalamo-hypophysial neurosecretory system in fish migrations and spawning***P.E. Garlov*

St-Petersburg State Agrarian University (FSBEI HE «PSbSAU»), St-Petersburg, Russia

The results of the ecological-histophysiological study of the hypothalamo-hypophysial neurosecretory system (HHNS) by use of light- and electron-microscopical morphometric methods and comparative analysis of the results are presented. At the beginning of migrations a state of "HHNS mobilization" has been established. It is expressed in the form of the strong synthesis activation of neurosecretory products in neurosecretory cells (NSC) and their transport in dendrites and axons to neurohypophysis (NH), where, their mass accumulation, however, occurs. This completion of moderate "normal" level of excretion of nonapeptide neurohormones (NP-NH) into the bloodstream disrupts the body's water-salt homeostasis. The synchronized transventricular direction of the NP-NH excretion from dendrites and axons into the brain liquor of III ventricle provides their neurotropic effect in the behavioral centers of Central Nervous System (CNS). As a result, HHNS has a decisive double synchronous effect, which disrupts the long-adapted "pasture" type of osmoregulation (hyper- or hypoosmotic), which is probably the main physiological stimulus of habitat change and, at the same time, it includes the behavioral centers of the CNS, which causes a dominant state, originally defined as a "migration impulse." The interactions of nonapeptide- and lulliberinergic centers of the hypothalamus in the navigational mechanisms of homing and imprinting are discussed. At the beginning of spawning, regardless of its season a strong activation of HHNS, followed by a decrease in its functional activity, was discovered in fish of continuous spawning. The detected two-phase reaction of the HHNS seems to be a reflection of its participation in the body's protective and adaptive responses to physiological stress. The key role of the HHNS in integrating migration and spawning processes is discussed.

Keywords: sturgeon and salmon fish, migration and spawning, neuroendocrine regulation of fish reproduction, hypothalamo-hypophysial neurosecretory system.

DOI: 10.36038/2307-3497-2020-182-27-47

REFERENCES

- Barannikova I.A.* 1975. Funkcional'nye osnovy migracij ryb. L.: Nauka. 210 s.
- Garlov P.E.* 1969. Ul'trastrukturnaya organizaciya nejrogipofiza u osetrovyh // DAN SSSR. T. 189. № 6. S. 1374–1377.
- Garlov P.E.* 2001. Stress kak sostoyanie «vidovoj» fiziologicheskoy normy, voznikayushchee pri edinovremennom nereste u nekotoryh vidov ryb // Ekologicheskie problemy ontogeneza ryb (fiziologo-biohimicheskie aspekty). M.: MGU. S. 266–282.
- Garlov P.E.* 2013. Sreda «kriticheskoy» solenosti kak perspektivnaya model' dlya izu-cheniya eustressa i razvitiya akvakul'tury // Pyat' desyat let koncepcii kriticheskoy solenosti / pod red. N.V. Aladina i A.O. Smurova. SPb.: ZIN RAN. S. 75–84.
- Garlov P.E., Mosyagina M.V.* 1998. Struktura i funkciya mioidno-sekretornyh (steroidsekretyruyushchih) kletok teki follikulov yaichnika osetrovyh ryb v period neresta // Citologiya. T. 40. № 6. S. 502–513.
- Garlov P.E., Mosyagina M.V., Rybalova N.B.* 2019. Ekologo-gistofiziologicheskij ob-zor uchastiya

- gipotalamo-gipofizarnoj nejrosekretornoj sistemy v razmnozhenii ryb. // Trudy ZIN RAN. T. 323. № 4. S. 476–497. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2019.323.4.476>
- Garlov P.E., Nechaeva T.A., Mosyagina M.V. 2018. Mekhanizmy nejroendokrinoj regulyatsii razmnozheniya ryb i perspektivy iskusstvennogo vosproizvodstva ih populyatsij. SPb.: Prospekt nauki. 336 s.
- Garlov P.E., Polenov A.L., Altuf'ev Yu.V., Popov O.P., Burenin O.K. 1983. Sposob stimulyatsii polovogo sozrevaniya samcov ryb. Avtorskoe svidetel'stvo SSSR № 1163817, Byull. Goskomizobretenij i otkrytij, № 24, s. 5.
- Garlov P.E., Polenov A.L. 1996. Funkcional'naya citomorfologiya preoptiko-gipofizarnoj nejrosekretornoj sistemy ryb // Citologiya. T. 38. № 3. C. 275–299.
- Gerbil'skij N.L. 1965. Biologicheskoe znachenie i funkcional'naya determinatsiya migracionnogo povedeniya ryb // Biologicheskoe znachenie i funkcional'naya determinatsiya migracionnogo povedeniya zhivotnyh. M.-L.: Nauka. S. 23–32.
- Gerbil'skij N.L. 1956. Vopros o migracionnom impul'se v svyazi s analizom vnutrividovyh biologicheskikh grupp // Trudy soveshchaniya po fiziologii ryb. M.: Nauka. S. 143–152.
- Mantejfel' B.P. 1987. Ekologicheskie i evolyucionnye aspekty povedeniya zhivotnyh. M.: Nauka. 272 s.
- Mikodina E.V., Sedova M.A., Chmilevskij D.A., Mikulin A.E., P'yanova S.V., Poluektova O.G. 2009. Gistologiya dlya ihtiologov. Opyt i sovety. M.: VNIRO. 112 s.
- Pavlov D.S., Skorobogatov M.A. 2014. Migratsii ryb v zaregulirovannyh rekah. M.: Tovarishestvo nauchnyh izdanij KMK. 413 s.
- Polenov A.L. 1968. Gipotalamicheskaya nejrosekreciya. L.: Nauka. 156 s.
- Polenov A.L., Konstantinova M.S., Garlov P.E. 1993. Gipotalamo-gipofizarnyj nejroendokrinnij kompleks // Osnovy sovremennoj fiziologii (nejroendokrinoj). Kn. 1. Ch. 1. SPb.: Nauka. S. 139–187.
- Salmenkova E.A. 2016. Mekhanizmy hominga lososevyh ryb // Uspekhi sovremennoj biologii. T. 136. № 6. S. 593–607.
- Fonten M. 1972. Endokrinnye zhelezy i razlichnye formy povedeniya ryb // Trudy CNIL po vosproizvodstvu rybnyh zapasov Glavrybvoda MRH SSSR i LGU "Osetrovye i problemy osetrovogo hozyajstva". M.: Pishchevaya promyshlennost'. S. 158–166.
- Hodorevskaya R.P., Ruban G.I., Pavlov D.S. 2007. Povedenie, migratsii, raspredelenie i zapasy osetrovyyh ryb Volgo-Kaspijskogo bassejna. M.: Tovarishestvo nauchnyh izdanij KMK. 241 s.
- Yakovleva I.V. 2000. Nejroendokrinojologicheskie aspekty rannego ontogeneza kruglorotyh i ryb. SPb.: OOO «Petropolis». 132 s.
- Anglade J., Landbergen T., Kah O. 1993. Origin of the pituitary innervation in the goldfish. // Cell Tissue Research. V. 273. № 2. P. 345–355.
- Balment R.J., Lu, W., Weybourne E., Warne J.M. 2006. Arginine vasotocin a key hormone in fish physiology and behaviour: a review with insights from mammalian models // General and Comparative Endocrinology. V. 147(1). P. 9–16.
- Blanco A.M. 2020. Hypothalamic- and pituitary-derived growth and reproductive hormones and the control of energy balance in fish // Gen Comp Endocrinol. V. 287. 1 February 2020. Article 113322 doi: 10.1016/j.yggen.2019.113322.
- Boiko N.E. 2003. Hexachloran and oil contaminations alters memorisation of odors in sturgeon, Acipenser güldenstädtii Brandt // J. Environmental Protection and Ecology. V. 4. № 1. P. 134–140.
- Demski L.S., Sloan H.E. 1985. A direct magnocellular-preopticospinal pathway in goldfish: implications for control of sex behaviour // Neurosci. Letters. V. 55. № 2. P. 283–288.
- Donaldson, E.M. 1990. Reproductive induces as measures of the effects of environmental stressors in fish // Amer. Fish. Soc. Symp. № 8. P. 109–122.
- Foran, C.M., and Bass, A.H. 1999. Preoptic GnRH and AVT: axes for sexual plasticity in teleost fish // Gen. Comp. Endocrinol. V. 116. P. 141–152.
- Garlov P.E. 1976. 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. P. 61.
- Garlov P.E. 2005. Plasticity of nonapeptidergic neurosecretory cells in fish hypothalamus and neurohypophysis // International Review of Cytology. V. 245. P. 123–170. DOI:10.1016/S0074-7696(05)45005-6.
- Goodson, J.L., Bass, A. H. 2001. Social behavior functions and related anatomical characteristics of vasotocin/vasopressin systems in vertebrates // Brain Res. Rev. V. 35. P. 246–265.
- Habib, K.E., Gold, P.W., Chrousos, G.P. 2001. Neuroendocrinology of stress // Endocrinol. Metab. Clin. North. Amer. V. 30. P. 695–728. DOI:10.1016/S0889-8529(05)70208-5.
- Hasler A.D., Scholz A.T. 1983. Olfactory imprinting and homing in salmon. Investigations into the mechanism of the imprinting process. Berlin; Heidelberg; N-Y; Tokyo; Springer Verlag. 134p.
- Hiraoka S., Ando H., Ban M., Ueda H. and Urano A. 1997. Changes in expression of neurohypophysial hormone genes during spawning migration in chum salmon, *Oncorhynchus keta* // J. Mol. Endocrinol. V. 18. P. 49–55.
- Kudo H., Hyodo S., Ueda H., Hiroi O., Aida K., Urano A., Yamauchi K. 1996. Cytophysiology of gonadotropin-releasing-hormone neurons in chum salmon

- (*Oncorhynchus keta*) forebrain before and after upstream migration // *Cell Tiss. Res.* V. 284. № 2. P 261–267. <https://doi.org/10.1007/s004410050586>.
- Lohmann K.J., Putman N.F., Lohmann C.M. 2008. Geomagnetic imprinting: A unifying hypothesis of long-distance natal homing in salmon and sea turtles. *Proc Natl Acad Sci USA.* V. 105. № 49. P. 96–101. doi: 10.1073/pnas.0801859105.
- Makino K., Onuma T.A., Kitahashi T., Ando H., Ban M., Urano A. 2007. Expression of hormone genes and osmoregulation in homing chum salmon: a minireview // *Gen Comp Endocrinol.* V.152. № 2. P. 304–309. DOI:10.1016/j.ygcen.2007.01.010.
- Ota Y., Ando H., Ban M., Urano A. 1996. Sexually different expression of neurohypophysial hormone genes in the preoptic nucleus of pre-spawning chum salmon // *Zool. Sci.* V. 13. № 4. P. 593–601. <https://doi.org/10.2108/zsj.13.593>.
- Parhar Ishwar S., Satoshi Ogawa, Tomohiro Hamada, Yasuo Sakuma. 2003. Single-Cell Real-Time Quantitative Polymerase Chain Reaction of Immunofluorescently Identified Neurons of Gonadotropin-Releasing Hormone Subtypes in Cichlid Fish // *Endocrinology.* V. 144. № 8. P. 3297–3300. <https://doi.org/10.1210/en.2003-0386>.
- Pierantoni, R., Cobellis, G., Meccariello R., Fasano S. 2002. Evolutionary aspects of cellular communication in the vertebrate hypothalamo-hypophysio-gonadal axis // *Internat. Rev. Cytol.* V. 218. P. 69–141. [http://dx.doi.org/10.1016/s0074-7696\(02\)18012-0](http://dx.doi.org/10.1016/s0074-7696(02)18012-0).
- Polenov A.L., Garlov P.E. 1974. 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.* Bd 148. N 2. S.259–275. <https://doi.org/10.1007/BF00224587>.
- Polenov A.L., Garlov P.E., Koryakina E.D., Faleeva T.I. 1976. The Hypothalamo-Hypophysial System in Acipenseridae. V. Ecological-histophysiological analysis of the neurohypophysis of the female sturgeon *Acipenser güldenstädti* Brandt during up-stream migration and after spawning // *Cell Tiss. Res.* V. 170. № 1. P. 113–128. DOI:10.1007/bf00220114.
- Polenov A.L., Pavlovich M., Garlov P.E. 1972. Preoptic Nucleus and Neurohypophysis in Sturgeons (*Acipenser güldenstädti* Brandt) at Different stages of their Life Cycle and in experiments // *Gen. Compar. Endocrinol.* V. 18. P. 617.
- Polenov A.L., Garlov P.E. 1971. The hypothalamo-hypophysial system in Acipenseridae. I. Ultrastructural organization of large neurosecretory terminals (Herring bodies) and axoventricular contacts // *Z. Zellforsch.* V. 116. P. 349–374.
- Putman N.F., Jenkins E.S., Michielsens C.G., Noakes D.L. 2014. Geomagnetic imprinting predicts spatio-temporal variation in homing migration of pink and sockeye salmon // *J. of The Royal Society Interface.* V. 11. № 99. P. 1–10. doi: 10.1098/rsif.2014.0542.
- Rose J.D., Moore F.L. 2002. Behavioral neuroendocrinology of vasotocin and vasopressin and the sensorimotor processing hypothesis // *Neuroendocrinology.* V. 23. P. 317–341. DOI:10.1016/s0091-3022(02)00004-3.
- Soma K.K., Francis R.C., Wingfield J.C., Fernald R.D. 1996. Androgen regulation of hypothalamic neurons containing gonadotropin-releasing hormone in a cichlid fish — integration with social cues // *Horm. Behav.* V. 30. № 3. P. 216–226. DOI:10.1006/hbeh.1996.0026.
- Sternberger L.A., Joseph F.A. 1979. The unlabeled antibody method. Contrasting colour staining of paired pituitary hormones without antibody removal // *J. Histochem. Cytochem.* V. 29. № 12. P. 1424–1429. <https://journals.sagepub.com/doi/pdf/10.1177/27.11.92498>.
- Ueda H. 2012. Physiological mechanisms of imprinting and homing migration in Pacific salmon *Oncorhynchus* spp. // *J. Fish Biol.* V. 81. № 2. P. 543–558. doi: 10.1111/j.1095-8649.2012.03354
- Ueda H. 2019. Sensory mechanisms of natal stream imprinting and homing in *Oncorhynchus* spp. // *J. Fish Biol.* V. 95. P. 293–303. doi: 10.1111/jfb.13775.
- Warne, J.M., Harding, K.E., Balment, R.J. 2002. Neurohypophysial hormones and renal function in fish and mammals // *Comp. Biochem. Physiol. B. Biochem. Mol. Biol.* V. 132. P. 231–237. DOI:10.1016/s1096-4959(01)00527-9.
- Wendelaar Bonga, S.E. 1997. The stress response in fish (Review) // *Physiol. Rev.* Vol. 77. P. 591–625. DOI:10.1152/physrev.1997.77.3.591
- Zohar Y, Muñoz-Cueto J.A, Elizur A., Kah O. 2010. Neuroendocrinology of reproduction in teleost fish // *Gen. Compar. Endocrinol.* Vol. 165. № 3. P. 438–455. DOI: 10.1016/j.ygcen.2009.04.017.

TABLE CAPTIONS

Table 1. Morphometric characteristics of all parts of burbot hypothalamo-hypophyseal neurosecretory system (HHNS) functional state during spawning

Table 2. Morphometric characteristic of the main parts of pink salmon HHNS during spawning and before death by light microscopy

Table 3. Percentage ratios of nonapeptidergic neurosecretory terminals (NP-NT) in various phases of their extrusion cycle in pink salmon neurohypophysis (NH) during spawning and before death

FIGURE CAPTIONS

Fig. 1. Schemes of nonapeptidergic (НП-НГ, large circles) and luberinergergic (ЛП-ЛГ, small light circles) neurosecretory centers localization in fish hypothalamus and pathways of nonapeptide neurohormones (NP-NH) excretion (I. — Transventricular pathway: neurotropic effect of NP-NH, II. — Transadenohypophysial: adenohypophysiotropic effect of NP-NH, III. — Paraadenohypophysial: viscerotropic effect of NP-NH) in sturgeon (а), pink salmon (б), burbot (в: IV, V, VI — stages of gonadal maturity, SGM). Explanations in text

Fig. 2. The states of neurosecretory cells (NSC) (а-в) and neurohypophysis (NH) of sturgeon (д-ж), pink salmon (з-к) and burbot (л-н) in the process of migration and spawning: а - at the beginning of the spawning migration (а-д, з) active light NSC are dominated in the preoptic nucleus of pink salmon, б — vasotocinergic NSC are massively contacting with the cavity of the III brain ventricle, forming there somato- and dendro-ventricular neurosecretory contacts, в - in the Golgy complex the formation of neurosecretory granules shells is observed, but granules do not accumulate in the perinuclear zone of NSC, г — the destruction of the Herring body fragment and the release of fine-grained contents from it into the cavity of recessus hypophyseus are observed; д — at the beginning of the spawning migration of sturgeon (д), pink salmon (з) and before spawning of burbot (л) the inactive state of hypothalamo-hypophysial neurosecretory system (HHNS) is characterized by the accumulation of Gomori-positive neurosecretory material (NSM) in the roots of NH. At the beginning and after spawning of sturgeon (е, ж; VI SGM), pink salmon (и; V SGM) and burbot (м, н; V, VI SGM) activation of HHNS is characterized by the devastation of NH from NSM. By the end of pink salmon spawning and especially before death (к) the accumulation of NSM in NH is observed. Light microscopy (а, д, е, з, и, л, м): coloration of paralydehyde PAF and azan by Heidenhain. Immunocytochemical reaction to vasotocinergic (VT-) NSC (б) (а, б: oc. ×10, об. ×20). Electron microscopy (в, г, ж, к, н). Explanations in text

Fig. 3. а. The dynamics of HHNS functional states changing during migrations, foraging and spawning in valuable fish species studied; б. The state of functional mobilization of HHNS at different periods of migrations of passfish studied species. Designations: ПЯ — preoptic nucleus, ЗНГ — posterior neurohypophysis, HCM — neurosecretory material

Fig. 4. Functional activity of HHNS in multi-seasonal spawning fish species: а. — histogram of the functional activity degree of all departments of the HHNS at different stages of gonadal maturity (СЗГ) according to complex: cytomorphometry, light-optical and electro-microscopic studies. Designations: НГ — neurohypophysis, ППНТ — preoptic-pituitary neurosecretory tract, ПЯ — preoptic nucleus; б. — dynamics of changes in the degree of HHNS functional activity: 1 — beluga, 2 — sturgeon, 3 — pink salmon, 4 — keta, 5 — burbot, 6 — sterlet, 7 — sevruga

Fig. 5. The basic principle of the HHNS participation in the integration of fish reproduction (stimulating effect of nonapeptide neurohormones (НП-НГ): +; the inhibiting effect of НП-НГ: -)