

УДК 577.4:591.524.12

DOI: 10.7868/S3034606125040021

Посвящается 100-летию со дня рождения
основателя российской школы нейроэндокринологов
чл.-корр. АН СССР А. Л. Поленова (1925–1996)

ЦИТОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ РОЛИ НОНАПЕПТИДЕРГИЧЕСКОЙ ГИПОТАЛАМО-ГИПОФИЗАРНОЙ НЕЙРОСЕКРЕТОРНОЙ СИСТЕМЫ В ИНТЕГРАЦИИ РАЗМНОЖЕНИЯ РЫБ

П. Е. Гарлов^{1, 2,*}, А. Н. Денисенко¹

¹ Санкт-Петербургский государственный аграрный университет, Санкт-Петербург, 196605, Российская Федерация

² Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, 194064, Российская Федерация

* E-mail: garlov@mail.ru

Аннотация. Целью обзора является выяснение степени участия и функциональной роли нонапептидергических нейросекреторных клеток (НСК) и в целом всех клеточно-тканевых элементов гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы (ГНС) в процессе размножения ценных видов промысловых рыб с различными биологическими особенностями размножения. Участие ГНС в осуществлении нерестового процесса было показано с применением цито- и гистоморфологической, иммуногистохимической, электронно-микроскопической и ультрацитохимической методик. Активация процессов синтеза и выведения нонапептидных нейрогормонов из НСК в начале нерестового процесса и последующее снижение функциональной активности ГНС после его завершения выявлена у каждого изученного вида рыб, независимо от сезона нереста (весенние, осенние и зимние нерестующие: осетровые, лососевые, тресковые). Подобная реакция НСК и ГНС прослеживается и в условиях экспериментального гипертонического стресса у взрослых осетровых рыб (рода *Acipenser*). Поэтому двухфазная реакция НСК и ГНС, соответствующая стадиям тревоги и резистентности стресса, рассматривается как отражение их участия в обеспечении защитно-приспособительных реакций организма на физиологический стресс, возникающий в период размножения полициклических рыб. У моноциклических видов сразу после нереста происходит блокада выведения нейрогормонов из заднего нейрогиофиза, соответствующая запредельному торможению системы при дистрессе. На основе анализа цитоморфологических механизмов участия нонапептидергических НСК и ГНС в нересте обсуждается функциональная роль нонапептидных нейрогормонов в осуществлении репродуктивных процессов. В обзоре представлены конструктивные схемы участия нейросекреторных элементов ГНС в осуществлении процесса нереста.

Ключевые слова: нонапептидергические нейросекреторные клетки, гипоталамо-гипофизарная нейросекреторная система, нейроэндокринная регуляция размножения рыб

Принятые сокращения: ГНС — гипоталамо-гипофизарная нейросекреторная система; КНС — каплевидный нейросекрет; НП-НГ — нонапептидные (НП) нейрогормоны; НСК — нейросекреторные клетки; НСМ — нейросекреторный материал; НТ — нейросекреторные терминали; ПЯ — преоптическое ядро; сзг — стадия зрелости гонад; ЦНС — центральная нервная система.

Благодарности. Выражаем глубокую благодарность нашему коллеге, ученику А.Л. Поленова Ю.В. Алтуфьеву (1943–2020; Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства, Астрахань) и бывшим сотрудникам этого института за помощь в совместной работе.

Финансирование. Работа выполнена за счет средств бюджета Института животноводства и аквакультуры им. В.И. Наумова СПбГАУ и Института цитологии РАН. Никакого дополнительного финансирования на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

Соблюдение этических стандартов. Работа не включала участие животных или людей в качестве объектов исследования.

Конфликт интересов. Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

Ссылка для цитирования: Гарлов П. Е., Денисенко А. Н. Цитоморфологический анализ функциональной роли нонапептидергической гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы в интеграции размножения рыб. Цитология / Cell and Tissue Biology, 2025, том 67, № 4, с. 222. doi: 10.7868/S3034606125040021

Поступила в редакцию 23.06.2025
После доработки 07.09.2025
Принята 10.09.2025

УДК 577.4:591.524.12

DOI: 10.7868/S3034606125040021

Cytomorphological Analysis of the Functional Role of Hypothalamo-Hypophysial Neurosecretory System in the Integration of Fish Reproduction

P. E. Garlov^{1, 2,*}, A. N. Denisenko¹

¹ St. Petersburg State Agrarian University, St. Petersburg, 196605, Russian Federation

² Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 194064, Russian Federation

* e-mail: garlov@mail.ru

Abstract. The aim of the study is to elucidate the participation and functional role of the preoptic-hypophysial neurosecretory system (PHNS) in the process of reproduction of valuable commercial fish species with various biological features of spawning. The participation of the PHNS in fish breeding implementation was shown by histomorphological, immunohistochemical and electronic-microscopical researches with the use of quantitative morphometry. The activation of nonapeptide neurohormones discharge into blood circulation from posterior neurohypophysis at the beginning of spawning and the following decrease of functional activity of system after it are revealed in every one-time spawning fish species independently on its season (spring-, autumn- and winter-spawning genera: *Acipenser*, *Oncorhynchus*, *Lota*). The similar reaction of neurosecretory system is observed morphologically under the experimental stress –impacts of hypertonic medium on adult acipenseridae fish. The diphasic reaction of neurosecretory system conforming to stages of an alarm and a resistance of stress, is considered to be the reflection of its participation in protective-adaptive reactions of an organism to a physiological stress arising at breeding period of one-time spawning polycyclic fishes. At monocyclic species at once after spawning there becomes the blockage of function of releasing of neurohormones from posterior neurohypophysis corresponding to supernatural inhibition of system at distress. Discussion of the functional role of nonapeptide neurohormones in implementation of reproduction is based on the analysis of morpho-functional mechanisms of neurosecretory system participation in spawning. The constructive schemes of neurosecretory system participation at all phases of spawning are provided.

Keywords: preoptical-hypophysial neurosecretory system of fish, nonapeptide neurohormones, neuroendocrine regulation of reproduction, principles of reproduction control, spawning as physiological stress

Acknowledgments. We express our deep gratitude to our colleague, student of A. L. Polenov, Yu. V. Altufyev (1943—2020; Federal State Budgetary Scientific Institution Caspian Fisheries Research Institute, Astrakhan, Russia) and former employees of this Institute for their assistance in our joint work.

Funding. This work was supported by ongoing institutional funding. No additional grants to carry out or direct this particular research were obtained.

Ethics approval and consent to participate. This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Conflict of interest. The authors of this work declare that they have no conflicts of interest.

For citation: P. E. Garlov, A. N. Denisenko. Cytomorphological Analysis of the Functional Role of Hypothalamo-Hypophysial Neurosecretory System in the Integration of Fish Reproduction. Tsitologiya / Cell and Tissue Biology, 2025, vol. 67, no. 4, p. 223. doi: 10.7868/S3034606125040021

Received June 6, 2025
Revised September 7, 2025
Accepted September 10, 2025

Андрей Львович Поленов основал отечественную школу нейроэндокринологов и до конца своих дней успешно ее возглавлял. В основе этой успешной работы, как и его многочисленных учеников и последователей лежит оригинальное творческое эколого-гистофизиологическое направление (или метод) исследований и его наиболее перспективная область — нейроэндокринология, являющаяся основой заключительных конструктивных биотехнологических разработок. Эту научно-методическую основу он получил и унаследовал от своего выдающегося учителя заведующего кафедрой ихтиологии профессора Николая Львовича Гербильского (1900—1967), которому он посвятил свой основополагающий труд «Гипоталамическая нейросекреция» (Поленов, 1968).

Целью эколого-гистофизиологического направления исследований является выяснение роли клеточных и тканевых структур в реализации важнейших филогенетических адаптаций, обеспечивающих биологической прогресс вида путем анализа адаптивных механизмов разного уровня организации, рассматриваемых как результат эксперимента, поставленного самой природой (Гербильский, 1956; Поленов, 1968; Гарлов, 2022).

Закономерно, что явление нейросекреции было открыто на рыбах, стоящих у истоков наземной жизни позвоночных (Поленов, 1968; Scharrer, 1990). У них наиболее ярко представлены первичные для всего ряда позвоночных признаки и четко выражены адаптивные реакции, характерные для пойкилотермных животных (Garlov, 2005). Поэтому большинство работ эколого-гистофизиологического направления, особенно А. Л. Поленова и многих его учеников, выполнено на рыбах, поскольку они являются наилучшей моделью для научных и прикладных исследований (Bolis et al., 2001; Garlov, 2005; Гарлов, 2022). Соавтору настоящей статьи (П. Е. Гарлову) крайне повезло учиться и работать на кафедре ихтиологии ЛГУ (ныне СПбГУ) под руководством Н. Л. Гербильского и продолжать работу в том же направлении под руководством его лучшего ученика А. Л. Поленова, начиная с аспирантуры и далее (1967—1996 гг.). И если до начала нашей работы считалось, что нонапептидергические нейросекреторные клетки (НП-НСК) и в целом гипоталамо-гипофизарная нейросекреторная система (ГГНС) выполняет лишь широко известные специализированные функции регуляции водно-солевого обмена и тонуса гладкой мускулатуры сосудов и органов репродуктивной системы, то к настоящему времени установлено их участие в реализации важнейших биологических процессов видового уровня, таких как метаморфоз, миграции и размножение, причем впервые на рыбах (Polenov, Garlov, 1971; Polenov et al., 1976; Гарлов, Поленов, 1996; Garlov, 2005; Гарлов, Кузик, 2022).

Однако в мировой литературе на важнейшем (для вида) этапе онтогенеза размножении были изучены только лишь специализированные механизмы нейроэндокринной регуляции непосредственно процесса нереста. Функциональную роль и степень участия ведущего звена нейроэндокринного комплекса мозга нонапептидергической ГГНС в размножении рыб до наших работ определяли, основываясь на результатах исследований процессов репродукции на уровне взаимодействия либерин- и статинергических нейросекреторных систем гипоталамуса с гипофизом и гонадами (Ueda, 2012; Blanco, 2020; Zohar, 2020). Поэтому результаты были ограничены лишь анализом механизмов влияния нейроэндокринного комплекса

на тропные функции аденогипофиза и на эндокринную и генеративную функции гонад. Регуляторные механизмы поведения и регуляция функций висцеральных систем организма со стороны НСК и ГГНС в период нерестовых миграций и нереста были исследованы в меньшей степени (Поленов, 1968; Гарлов, Поленов, 1996; Гарлов, Кузик, 2008, 2022). В связи с этим изучение механизмов участия ГГНС в процессах размножения, включающих нерестовые миграции и непосредственно процесс нереста, потребовало особого внимания.

Эколого-гистофизиологическими исследованиями ГГНС осетровых и костистых рыб школы Гербильского было установлено лишь ее косвенное участие в виде активации осморегуляторных механизмов при смене среды обитания и в связи с сезонными изменениями температур в процессе нерестовых миграций (Гербильский, 1965; Поленов и др., 1993). Исследованиями нейроэндокринологов (уже школы Поленова) были разработаны и применены объективные количественные методы оценки функционального состояния НСК, ГГНС и показано их участие в обеспечении защитно-приспособительных реакций организма на стрессорные воздействия (Поленов и др., 1993; Гарлов, Поленов, 1996). К настоящему времени установлено воздействие нонапептидных (НП) нейрогормонов, синтезируемых НП-НСК на органы-мишени транс-вентрикулярным, транс-аденогипофизарным и пара-аденогипофизарным путями и показаны их генерализованные и пролонгированные нейротропные, висцеротропные, аденогипофизотропные, метаболические и иммунотропные эффекты (Поленов и др., 1993; Gozdowska et al., 2006; O'Connell, Hofmann, 2012; Shahjahan et al., 2014).

Со стороны ГГНС в меньшей степени исследована регуляция поведения, особенно в связи с нерестовыми миграциями, и наименее всего — регуляция функций висцеральных систем организма в процессе размножения. При этом количественные методы оценки функциональной активности ГГНС не были использованы, либо исследовался только один из ее отделов и поэтому ее участия в процессах репродукции, имеющих важнейшее значение для существования вида, не было установлено (Pierantoni et al., 2002; Zohar et al., 2010; Zohar, 2020). Были представлены лишь отдельные схемы нейроэндокринных взаимоотношений в связи с регуляцией нерестового поведения общетеоретического плана (Valment et al., 2006; Zohar et al., 2010; Maximino et al., 2013).

Особо важными в научном и прикладном аспектах оказались исследования на уровне взаимодействия либеринергических, статинергических и моноаминергических систем и их взаимосвязь с репродуктивной системой (Ueda, 2012; Blanco, 2020; Zohar et al., 2020). Значительная активация НСК и ГГНС в целом была впервые установлена у нерестующих особей осетровых и лососевых рыб на основе внешних катаболических изменений организма, наступающих в процессе нереста, и было сделано предположение о том, что повышение уровня их функциональной активности является результатом состояния естественного напряжения — физиологического стресса (Polenov, Garlov, 1971; Polenov et al., 1976; Гарлов, Поленов, 1996; Гарлов, 2005; Гарлов, 1922). Наконец, на основе результатов морфофункциональных исследований участия ГГНС в размножении рыб, включающего нерестовые миграции и нерест, был установлен основной стартовый механизм нерестовых миграций (предварительного этапа

размножения) проходных рыб в форме, «миграционного импульса» (Гарлов, Кузик, 2022). Однако сам процесс нереста рыб до сих пор освещен менее подробно и требует более углубленного анализа (Гарлов, Поленов, 1996; Garlov, 2005; Гарлов, 1922).

Целью нашего обзора явилось выяснение степени участия и функциональной роли НСК и ГГНС в размножении рыб — в сложных последовательных процессах, которые включают как эндокринный аппарат организма, так и комплекс висцеральных органов и систем, выполняющих вегетативные функции. Основной задачей обзора является основанный и на экспериментальных данных эколого-гистофизиологический анализ участия нейросекреторных элементов ГГНС в осуществлении всех этапов размножения рыб с его различными сезонами и биологическими особенностями.

ЭКОЛОГО-ГИСТОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ УЧАСТИЯ НОНАПЕПТИДЕРГИЧЕСКИХ НСК И ГГНС В ОСУЩЕСТВЛЕНИИ НЕРЕСТА

Эколого-гистофизиологические исследования проводились на видах с различными сезонами нереста, у которых в различные периоды жизненного цикла четко выражены морфофункциональные изменения НСК и ГГНС, особенно в заднем нейрогипофизе (Гарлов, 2022; Polenov et al., 1976; Garlov, 2005). Изучена динамика изменений функциональной активности всех отделов ГГНС в нерестовый период у весенненерестующих осетровых рыб из низовьев Волги [русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii Brandt* (Linne, 1833), белуги *Huso huso* (Linnaeus, 1758), севрюги *Acipenser stellatus* (Pallas, 1771) и стерляди *Acipenser ruthenus* (Linnaeus, 1758)], осенненерестующих моноциклических тихоокеанских лососевых рыб (горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) и кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) из низовьев и нерестилищ рек Найбы и Умбы (Южный Сахалин, Кольский полуостров) и зимненерестующего налима *Lota lota* (Linnaeus, 1758) из Финского залива и Ладожского озера. У этих видов представлены все основные типы строения ГГНС и структурной (и ультраструктурной) организации НСК и нейрогипофиза рыб (Гарлов, Кузик, 2008). Изучены состояния ГГНС перед нерестом — в IV стадии зрелости гонад (сзг) (IV сзг), в начале нереста — в моменты овуляции и спермиации (V сзг), вскоре (до недели) после нереста (VI сзг) и спустя значительные сроки (до одного месяца) после нереста (VI—II сзг). Причем особенно детально (вплоть до гибели) изучены у короткоциклового (живущей до полутора лет) горбуши. Исследования выполнены с применением световой микроскопии, включая иммуногистохимию, электронную микроскопию, включая ультрагистохимию, с количественной морфометрией и статистической обработкой результатов, что подробно описано в нашей предыдущей работе (Гарлов, Кузик, 2022). (Иллюстративные материалы приведены в наших статьях, цитируемых в тексте.)

Исследования заднего нейрогипофиза у ювенильной молоди русского осетра из моря показали максимальное содержание нейросекреторного материала (НСМ; 4—5 баллов), соответствующее 0—20 % функциональной активности органа (степени активности выведения НП-нейрогормонов в общий кровоток). В реке у рыб, далеких от созревания (II—III сзг) и у половозрелых рыб, мигрирующих на нерест (с III по IV сзг) показано

умеренное либо значительное количество НСМ (3—4 балла: Polenov, Garlov, 1971; Polenov et al., 1976). Максимальное количество НСМ (4.5—5 баллов) было обнаружено в нейрогипофизе у «озимых» рыб осенью (III—IV и IV сзг) и у большинства зрелых самок весной перед нерестом (4.0 ± 0.12 балла; IV сзг). НСК у них находятся в относительно активном функциональном состоянии накопления и выведения НСМ, их содержание к весне увеличивается с 34.6 ± 8.0 до 45.8 ± 9.4 %. В нейрогипофизе отмечено большое количество гомори-положительного НСМ, неактивное состояние питуицитов и умеренная степень гиперемии органа. После нереста (VI сзг) в нейрогипофизе осетра НСМ практически отсутствует, наблюдается активация процессов выведения НП-НГ из нейрогипофиза в общий кровоток. Терминальные отделы нейросекреторных волокон на границе с синусоидными капиллярами опустошены, а электронно-микроскопически большинство из них опустошены от нейросекреторных гранул.

В более поздние посленерестовые сроки (VI—II сзг) происходит снижение активности процессов выведения НП-НГ из нейрогипофиза и усиление процессов нейрогормонального синтеза в НП-НСК.

Большинство НТ, формирующих аксо-вазальные контакты с синусоидными капиллярами общего кровотока, находятся в относительно неактивном функциональном состоянии накопления элементарных нейросекреторных гранул, что характерно только для нонапептидгергических НТ вида A_1 с гранулами 160—250 нм, (носителями изотоцина — ИТ у костистых рыб, либо окситоциноподобного нейрогормона у осетровых) и вида A_2 (с гранулами размером 110—160 нм), которые являются носителями вазотоцина (ВТ).

У моноциклической осенненерестующей горбуши в начале нереста выявлена яркая активация всех отделов ГГНС, особенно нейрогипофиза (Гарлов и др., 2019). Терминальные отделы нейросекреторных волокон на границе с синусоидными капиллярами опустошены от НСМ, а электронно-микроскопически большинство из них — от нейросекреторных гранул. Вскоре после нереста и особенно перед гибелью рыб в нейрогипофизе содержится большое количество НСМ (4—5 баллов), а нейросекреторные терминалы (НТ) переполнены нейросекреторными гранулами. Подсчет динамики соотношений различных фаз экструзионного цикла НТ в процессе нереста показывает исчезновение активных форм НТ к моменту гибели рыб: самок — до 1—2 недель, самцов — до 1 мес. после нереста. Это доказывает наступление блокады выведения нейрогормонов в кровоток после нереста у моноциклических форм лососей, усиливающейся к моменту гибели, особенно самок.

У зимненерестующего налима установлена двухступенчатая реакция ГГНС.

1. В начале нереста происходит активация процессов выведения НП-НГ в области аксо-аденарных нейросекреторных контактов НТ с железистыми клетками промежуточной доли гипофиза. Одновременно снижаются синтетическая активность НСК из преоптического ядра (ПЯ) и экструзионная — из НТ в нейрогипофизе в области их аксо-вазальных нейросекреторных контактов с синусоидными капиллярами.

2. После нереста происходит активация выведения нейросекреторных продуктов уже из всех отделов ГГНС.

Таким образом, в процессе нереста у всех изученных видов рыб отмечена двухфазная реакция ГГНС, наиболее выраженная в нейрогипофизе, которая характерна для стадии тревоги и резистентности стресса. Именно эти два последовательных пути выведения НП-НГ — трансденогипофизарный в области аксо-аденарных нейросекреторных контактов и парааденогипофизарный в области аксо-вазальных нейросекреторных контактов (особенно выраженные у налима) характерны для стресса (Гарлов, Поленов, 1996; Garlov, 2005). Процессы активации выведения НП-НГ из всех отделов ГГНС, сопровождающиеся их гиперемией и активацией нейроглии, характерны для костистых рыб с единовременным нерестом в начале и вскоре после нереста.

До наших работ характеристика морфофункционального состояния и степени активации ГГНС были определены непосредственно только для самого процесса овуляции без учета динамики всего нерестового процесса и вне зависимости от его этапов (в частности, сзг). Причем процесс выведения нейрогормонов из нейрогипофиза в кровотока в начале нереста (при овуляции) был установлен только у золотой рыбки и карпа, причем на электронно-микроскопическом уровне (Polenov et al., 1986). У большинства видов с четко выраженным единовременным нерестом, как, например, у русского осетра, налима, горбуши, белуги, кеты, стерляди, севрюги активация ГГНС проходит в начале нереста, независимо от сезона размножения и проявляется в виде выведения НСМ из всех отделов ГГНС, активации глии и усиленной их гиперемии (Гарлов, 1922). Для начальных этапов нереста характерно усиление процессов синтеза нейросекреторных продуктов и их транспорт в нейрогипофиз, откуда из нейросекреторных терминалей они выводятся в общий кровоток. В посленерестовый период наступает относительный баланс синтеза и выведения нейросекреторных продуктов, при этом наблюдается постепенное снижение активности процессов как выведения, так и синтеза, морфофункциональное состояние ГГНС достигает преднерестового уровня (Garlov, 2005).

Результаты этих исследований на основных промысловых видах осетровых в период нереста выявили активацию НСК и их нейросекреторных терминалей в нейрогипофизе у всех из них. Степень выраженности и продолжительность функциональной активности ГГНС максимальна у белуги и минимальна у пресноводной короткоциклового стерляди. Таким образом, прослеживается прямая зависимость реакции ГГНС от крупнотелости животного и энергоёмкости — физиологической «напряженности» нереста (Гарлов, 1922).

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ НП-НСК И ГГНС В ОСУЩЕСТВЛЕНИИ НЕРЕСТА

Активация нерестового поведения. На основании представленных данных о том, что НП-НГ вызывают нерестовый рефлекс у рыб, можно считать, что первоначально они участвуют в активации нерестового поведения, вызывая эффект доминантного состояния возбуждения ЦНС (Goodson, Bass, 2001; Balment et al., 2006; Munakata, Kobayashi, 2010; Godwin, Thompson, 2012). Инициирование нерестового поведения (сексуальной и социальной формы) перед нерестом у рыб обеспечивается поступлением нонапептидов, преимущественно в ликвор III желудочка

мозга, эволюционно наиболее древним трансвентрикулярным путем (Polenov, Garlov, 1971; Гарлов, Поленов, 1996; Garlov, 2005). НП-НГ наряду с гонадолиберинном оказывают нейротропный эффект на поведенческие центры лимбической системы мозга в амгдалной и гиппокампальной областях (Urano, Ando, 2003; Balment et al., 2006; Rodriguez et al., 2017; Butler et al., 2021). Из тел НСК преоптического ядра НП-НГ выводятся в области дендро- и сомато-вентрикулярных нейросекреторных контактов тел НСК с ликвором III желудочка мозга. Рецепторы к вазотоцину обнаружены в отделах лимбической системы мозга, ответственных за проявления сексуальных и социальных форм поведения (у *Teleostei* и *Tetrapods*; Urano, Ando, 2003; Munakata, Kobayashi, 2010; Godwin, Thompson, 2012; Butler et al., 2021). Результатом нейротропных эффектов НП-НГ является доминирующее состояние возбуждения ЦНС (Greenwood et al., 2008; Almeida, Oliveira, 2015; Rodriguez-Santiano et al., 2017). Оно особенно выражено (наряду с соматическими перестройками) у самцов и в меньшей степени у самок (Altmieme et al., 2019; Sokolowska et al., 2020), особенно у моноциклических лососевых (Гарлов, 2022). У большинства видов рыб все сложные формы нерестового поведения (брачное, родительское, агонистическое и др. социальные формы) сохраняются до конца нереста, с чем, видимо, связана как исходная в начале нереста, так и последующая активация ГГНС (Гарлов, Поленов, 1996; Rose, Moore, 2002; Mennigen et al., 2022).

Морфологически «нейротропные» пути выведения НП-НГ в период нереста особенно ярко выражены в опустошении перикарионов НСК от НСМ и капель нейросекрета, а также тел Герринга — в области их аксо-вентрикулярных нейросекреторных контактов в нейрогипофизе, т. е. в редукции особых форм массового накопления нейросекреторного материала (Polenov, Garlov, 1971; Polenov et al., 1990; Гарлов и др., 1995; Garlov, 2005; Гарлов, 2022).

Каплевидный нейросекрет (КНС, colloid droplets размером от 1.5 до 20 мкм) в нонапептидергических НСК (НП-НСК) из ПЯ является более древней формой, чем гранулярный нейросекрет (Moitra, Sarkar, 1976; González, Rodríguez, 1980; Garlov, 2005; Гарлов, 2022). Причем КНС отмечен только в локально расширенных каналах гранулярного эндоплазматического ретикула перикарионов НСК и в начальных отделах их отростков. При активации НСК содержимое капель в перикарионах «растворяется» внутри теряющих рибосомы канальцев гранулярной эндоплазматической сети и транспортируется в их отростки в неструктурированной форме. При этом происходит прогрессивное уменьшение размеров капель и разрыхление их содержимого по ходу аксонов. В НСК иммуноцитохимически установлено наличие экстрагранулярного пула нейрогормонов в канальцах агранулярной эндоплазматической сети, которые образуют систему непрерывной сети от перикарионов НСК к терминалям их аксонов — НТ (Alonso, 1984; Castel et al., 1984; Garlov, 2005). Количество такого не гранулярного нейросекреторного продукта прямо пропорционально секреторной активности НСК. Транспортировка капель нейросекрета по канальцам агранулярной эндоплазматической сети осуществляется путем «расплавления» капель в своеобразные каплевидные (полиморфные, «кляксообразные») структуры (Гарлов и др., 1995). У некоторых видов костистых рыб последние обнаруживаются

в полостях сильно расширенных канальцев гранулярного эндоплазматического ретикулума в перикарионах и проксимальных отделах аксонов НСК (Garlov, 2005; Garlov, Кузик, 2008, Garlov, 2022). Содержимое «растворившихся» внутри гранулярного эндоплазматического ретикулума капель перемещается в нейросекреторные терминалы по канальцам агранулярной эндоплазматической сети. От последних отщуровываются мелкие пузырьки, которые изливают свое содержимое за пределы плазмалеммы путем экзоцитоза.

Пути образования, транспорта и выведения каплевидного нейросекрета из перикарионов и отростков НСК видимо, универсальны для многих секреторных формаций, поскольку морфологически подобные же структуры (colloid droplets) отмечены в клетках Дальгрена, пинеалоцитах, ганглиях насекомых (Polenov et al., 1990; Schaffer, 1990; Гарлов и др., 1995; Гарлов, Поленов, 1996; Garlov, 2005; Heng, Rui, 2008; Гарлов, 2022).

Цитохимические свойства КНС существенно отличаются от гранулярного секрета и, хотя капли всегда гомориположительны, у некоторых видов рыб они ПАФ-положительны и воспринимают кислые красители. Иммуноцитохимически показано, что у рыб нейросекреторные капли могут быть вазотоцин- или изотоцин-иммунноположительными только после предварительной обработки срезов трипсином (Гарлов и др., 1995; Гарлов, Поленов, 1996; Гарлов, 2022). Это доказывает, что в каплях содержится пронеурогормон (с соответствующим белком-носителем), поскольку в каскаде ферментативных (протеолитических) реакций процессинга участвуют трипсин-подобные пептидазы (Acher et al., 1988; Khanna, Waisman, 1988). КНС является, очевидно, ферментативно наиболее устойчивой формой нейросекрета, поскольку он не содержит ряда «дестабилизирующих» веществ, присоединяемых к нейрогормональному продукту (комплексу: нейрогормон—нейрофизин) в комплексе Гольджи. Прежде всего это олигосахаридный компонент и кислая фосфатаза, содержащаяся под липопротеиновой оболочкой в нейросекреторных гранулах (Castel et al., 1984; Rothman, Wieland, 1996; Garlov, 2005; Гарлов, 2022). Как наиболее крупная форма нейросекрета КНС является наименее реактивной формой его аккумуляции, которая обеспечивает массивное выведение нейрогормонального продукта. Однако часть капель в перикарионах НСК посредством лизиса подвергается кринофагии, что более характерно для КНС, чем для нейросекреторных гранул. Вероятно, это особая древняя форма массового депонирования пронеурогормонов, необходимых для обеспечения процесса размножения. На это указывает сезонная динамика появления капель и их редукция у пойкилотермных животных при переходе к активной жизни и размножению (Поленов и др., 1993; Гарлов и др., 1995; Гарлов, Поленов, 1996). Следовательно, высокая способность КНС к длительному депонированию в период размножения может иметь важное адаптивное значение в механизмах, обеспечивающих его эколого-физиологическую пластичность (Гарлов и др., 1995; Bolis et al., 2001; Garlov, 2005; Heng, Rui, 2008; Гарлов, 2022).

Гигантские формы нейросекреторных терминалей — тела Герринга — размером от 10 до 40 мкм выявляются во всех отделах ГНС, даже в области ПЯ у рыб и амфибий, а также в каудальной нейросекреторной системе рыб (Polenov, Garlov, 1971; Saksena, 1979; Ugrumov, 2002;

Garlov, 2005). Тела Герринга могут напрямую контактировать с ликвором III желудочка мозга, формируя у рыб аксо-вентрикулярные нейросекреторные контакты. Аксо-вентрикулярные контакты, таким образом, могут обеспечивать выведение большого количества НП-НГ в спинномозговую жидкость. Можно отметить следующие морфологические особенности тел Герринга (Polenov, Garlov, 1971):

1) наличие двух зон: центральной, содержащей преимущественно органоиды, и периферической, содержащей в основном различные формы нейросекреторных гранул или вакуолей;

2) наличие деструктивно измененных митохондрий, канальцев агранулярной эндоплазматической сети, нейротрубочек и нейросекреторных гранул;

3) наличие разного количества мультиламеллярных телец, образующихся вследствие деградации органоидов и гранул;

4) преобразование нейросекреторных гранул в зернистые гранулы и выведение их содержимого в нейроплазму;

5) отсутствие «синаптических» пузырьков и

6) разрушение дистальных участков плазмалеммы с отторжением периферической зоны нейроплазмы и излиянием ее содержимого в экстрацеллюлярное пространство; причем центральная зона тела Герринга сохраняется, являясь «колбой роста» последующих регенеративных процессов.

Данные особенности позволили выявить прохождение телами Герринга своеобразного секреторного, точнее экструзионного цикла (Polenov, Garlov, 1971; Trifaro et al., 2000; Garlov, 2005; Gozdowska et al., 2013). Соответственно, функциональными особенностями тел Герринга можно считать наиболее значимую среди нейросекреторных терминалей выраженность всех экструзионных, дегенеративных и регенеративных процессов, меньшую реактивность при экстрезии нейросекреторного продукта и то, что выведение комплекса нейрогормон—нейрофизин происходит не только посредством его диффузии через плазмалемму, но и по макроапокриновому типу. Выведение в спинномозговую жидкость в основном происходит трансвентрикулярным путем.

Все представленные особенности связаны с тем, что тела Герринга происходят от «стареющих» высокодифференцированных НСК (Гарлов, Поленов, 1996; Ugrumov, 2002; Garlov, 2005) и их массовые образования проходят при местной регенерации (Khanna, Waisman, 1988; Abramova et al., 2000). Количество тел Герринга возрастает у проходных рыб и в период миграций в них ярко выражены все экструзионные процессы, затухающие к концу нереста с образованием их остаточных (опустошенных) форм (Garlov, 2005; Гарлов, Кузик, 2008, 2022; Heng, Rui, 2008). Нейрогормоны, массово аккумулярованные в телах Герринга, выявляются также и в клетках Дальгрена каудальной нейросекреторной системы рыб (McCrohan et al., 2007; Heng, Rui, 2008; Gozdowska et al., 2013). При выведении в ликвор мозга они оказывают длительные нейротропные эффекты, последовательно обеспечивающие миграционные и нерестовые (социальные и сексуальные) формы поведения (Гарлов, 2022).

Приобретение и сохранение нерестовой окраски брачного наряда до конца размножения обеспечивается стимулирующим влиянием НП-НГ на функцию

меланотропоцитов промежуточной доли гипофиза, с которым нейрогипофиз составляет единый нейропромежуточный комплекс (neurointermediate lobe) гипофиза (Garlov, 2005). Этот процесс синхронно взаимосвязан как с развитием миграционного поведения, так с нерестом. Морфологически наиболее ярко активация ГГНС выражена в нейрогипофизе налима в начале и после нереста в виде прогрессирующего выведения НП-НГ из НТ в области аксо-аденарных, а затем и аксо-вазальных нейросекреторных контактов (Гарлов, 2022). Это согласуется и с данными о четкой положительной корреляции сезонной мРНК-экспрессии вазотоцина с половым диморфизмом окраски тела при инверсии пола у дорады (*Sparus aurata* L.) (Reyes-Tomassini et al., 2017). Причем было установлено, что экспрессия вазотоцина в головном мозге, особенно в НСК в ПЯ, максимально сниженная во время покоя гонад, усиливается в процессе смены пола, достигая пика к нересту, особенно у самок, брачный наряд у которых более выражен, чем у самцов. Ведущую роль в этом процессе, вероятно, также выполняет вазотоцин как синергист кортиколиберина при стрессе, стимулирующий выброс гормонов опиоидного ряда из нейропромежуточной доли гипофиза, в частности адренотропный и α -меланоцитстимулирующий гормоны, в целом вызывая кортиколибериноподобный эффект (Wendelaar Bonga, 1997; Habib et al., 2001; Gesto et al., 2014; Backstrom et al., 2021).

Стимуляции сокращения гладкой мускулатуры гонад. Активация НП-НСК особенно выражена в моменты овуляции и спермации (V сзг), когда возникает потребность в стимуляции сокращения гладкой мускулатуры гонад, особенно в изотоцине, который обладает десятикратно большей тонической активностью, чем вазотоцин (Гарлов, Поленов, 1996; Wendelaar Bonga, 1997; Гарлов, Мосягина, 1998; Zohar et al., 2020). При нересте изотоцин выполняет важную роль в сокращении яйцеводов, оказывая дозозависимое влияние на сократительную способность оболочки яйцеводов (tunica albuginea), как, например, установлено (*in vitro*) у самок дорады (Piccinno et al., 2014). При этом изотоцин стимулирует выведение лютеинизирующего и соматотропного гормонов гипофиза, действуя как анорексигенный фактор. Вероятно, он оказывает противоположное влияние на потребление пищи и размножение, поскольку подобное действие изотоцина характерно для млекопитающих (Mennigen et al., 2017). При овуляции главной мишенью НП-НГ являются клетки теки фолликулов особенно крупных ооцитов яичника осетровых и лососевых рыб (Поленов, Гарлов, 1989; Гарлов, Поленов, 1996). Установлено, что у осетровых рыб клетки теки фолликулов яичника, в которых имеются все признаки гладкомышечных элементов (три типа миофиламентов: тонкие, промежуточные и толстые, саркоплазматическая сеть и плотные тельца на плазмалемме), являются основной клеточной мишенью воздействия НП-НГ (Гарлов, Мосягина, 1998). *Клетки теки фолликула являются, по-видимому, миоидно-стероидсекретирующими элементами, поскольку ультрацитохимически в их цитоплазме четко выявляется ключевой фермент стероидогенеза 3- β -гидрокси-стероиддегидрогеназа* (Гарлов, Мосягина, 1998; Piccinno et al., 2014; Reyes-Tomassini et al., 2017). Однако морфологические признаки стероидогенеза (агранулярная эндоплазматическая сеть, митохондрии

с трубчато-везикулярными кристами, липидные капли) у них выражены относительно слабо. Установлена корреляция уровней экспрессии аргинин-вазотоцина с двумя ключевыми стероидогенными ферментами гонад (ароматазы *cyp11b2* и особенно *cyp19a1*), что указывает на их взаимосвязь (Reyes-Tomassini et al., 2017).

В семенниках рыб такими мишенями НП-НГ являются гладкомышечные элементы семенных канальцев, выводковых протоков, оболочек и крупных сосудов семенника (Гарлов, 2022). Все элементы семенных канальцев находятся в состоянии синхронной активации в моменты спермации в начале нереста (Piccinno et al., 2014; Reyes-Tomassini et al., 2017). Стимуляция как процессов овуляции, так и спермации со стороны гипоталамуса осуществляется комплексно гонадолиберинами и НП-НГ двумя путями — трансденогипофизарным и параденогипофизарным, причем в процессе спермации ведущим является путь прямого стимулирующего влияния изотоцина (у осетровых: окситоциноподобного нейрого르몬а) на семенник (Гарлов, Поленов, 1996; Piccinno et al., 2014; Mennigen et al., 2017; Zohar et al., 2020; Гарлов, 2019, 2022).

Участие НП-НГ в поддержании осмотического равновесия организма в период нереста особенно важно, поскольку в процессе речной миграции и нереста происходит прогрессирующая гидратация мышц, наиболее выраженная у лососей (Warne et al., 2002; Makino et al., 2007; Kulczykowska, 2019; Гарлов, Кузик, 2022). В механизмах осуществления процессов регуляции и поддержания осмотического равновесия и ионного баланса организма хлорид-секретирующими клетками респираторного эпителия жабр участвуют два различных рецептора к вазотоцину, типов V₁ и V₂ (Olson, 2002; Marshall, 2003; Guibbolini, Avella, 2003). Ведущую роль в этом механизме, направленном на преодоление нарушения водно-солевого обмена, выполняет вазотоцин (Saito et al., 2001; Balment et al., 2006; Kulczykowska, 2019).

Антигонадотропное действие НП-НГ является их важнейшим эффектом в период нереста, вызванным максимальным усилением висцеротропной активности ГГНС в виде массового выведения нейрого르몬ов из нейрогипофиза в общий кровоток. У рыб оно осуществляется прямым ингибированием секреции гонадолиберина при синергизме НП-НГ с дофамином, стимуляцией секреции адренотропного гормона в аденогипофизе при синергизме с кортиколиберином и, наконец, тормозящим влиянием НП-НГ на эндокринные и генеративные функции гонад, т. е. на всех уровнях гипоталамо-гипофизарно-гонадной оси нейро-эндокринных взаимоотношений (Parhar et al., 2003; Garlov, 2005; Balment et al., 2006; Zohar et al., 2010; Гарлов, 2022). В некоторых люлиберинергических НСК из вентральной (мелкоклеточной) части ПЯ у костистых рыб показано наличие его двух форм (форма лосося и форма цыпленка), модулирующих электрическую активность вазотоцинергических НСК (Saito et al., 2003; Zohar et al., 2010; Hasunuma et al., 2013). Секреторная активность НП-НСК и взаимодействие НП-НГ (преимущественно вазотоцина) с аденогипофизотропными гормонами обеспечивают сложные механизмы их влияния на репродуктивные процессы, стресс и «метаболические регуляторные пути» (Balment et al., 2006; Zohar, 2020).

Многолетними опытно-производственными испытаниями эффективности гонадостимулирующего действия препаратов изолированных передней и задней долей гипофиза на овуляцию и спермиацию производителей осетра и севрюги было установлено, что НП-НГ в физиологических дозах либо тормозят, либо нарушают эти процессы, а их повышенные дозы вызывают четкий антигонадотропный эффект (Гарлов, Поленов, 1996; Garlov, 2005; Balment et al., 2006; Zohar et al., 2010). Длительная задержка наступления процессов овуляции и резорбции их половых продуктов в солоноватой воде «критической» солености (4–8‰), очевидно также является результатом повышенного содержания НП-НГ в крови (Гарлов, 2022). Поэтому можно полагать, что сохранение метаболического равновесия организма в период нереста в значительной степени обеспечивается антигонадотропным эффектом действия НП-НГ, в особенности вазотоцина (Wendelaar Bonga, 1997; Pierantoni et al., 2002; Garlov, 2005; Shahjahan et al., 2014). При этом НП-НГ участвуют в регуляции гипоталамо-гипофизарно-гонадной оси нейро-эндокринных взаимоотношений, причем особенно активно в период размножения (Foran, Bass, 1999; Garlov, 2005; Balment et al., 2006; Mennigen et al., 2022; Гарлов, 2022).

Таким образом, инициирующее нерест нейротропное действие НП-НГ в виде нерестового поведения сменяется на висцеротропное действие НП-НГ к его завершению и направлено на торможение функций всех звеньев гипоталамо-гипофизарно-гонадной оси нейроэндокринных взаимоотношений. В регуляции углеводного обмена вазотоцин может участвовать напрямую, поскольку он стимулирует гликогенолиз в печени форели и угря, воздействуя на вазорецепторы (типа V_1) в гепатоцитах (Guibbolini et al., 2000; Balment et al., 2006). При этом и вазо-, и изотоциновые рецепторы выявлены во многих органах рыб: почке, печени, яичнике, гипофизе, жабрах, сердце, мышцах, селезенке, боковой линии, мочевом пузыре, кишечнике (Gozdowska et al., 2006; O'Connell, Hofmann, 2012; Gozdowska et al., 2013). Возможно, что именно этот возмущающий нерест метаболический эффект, генерализованный и пролонгированный, является ведущим физиологическим механизмом смены энергетического «репродукционного» обмена на пластический энергосберегающий «нагульный» (Garlov, 2005; Гарлов, Кузик, 2008; Shahjahan et al., 2014; Гарлов, 2022).

НП-НГ активно участвуют в обеспечении защитно-приспособительных реакций организма на физиологический стресс, которым, по нашему представлению, является нерест (Polenov, Garlov, 1971; Polenov et al., 1976; Гарлов, Поленов, 1996; Garlov, 2005; Zohar et al., 2010; Sokolowska et al., 2020). Следовательно, активацию ГГНС при нересте можно рассматривать как показатель первичного стрессорного эффекта. Двухфазная реакция ГГНС в период нереста, соответствующая стадиям тревоги и резистентности стресса, отражает её участие в защитно-приспособительных реакциях организма на естественный (аутогенный) физиологический стресс, что было показано экспериментально в солевых растворах различной концентрации путем моделирования на половозрелых особях осетра и севрюги всех трех форм стресса: эустресса, стресса и дистресса (Polenov, Garlov, 1974; Гарлов, 2022).

Степень активации структур и ультраструктур нейрогипофиза в экспериментах выражена более ярко, причем

после месяца содержания самок севрюги в критической солености (5‰), оказывающей биостимулирующий эффект, наблюдается умеренно активное выведение НП-НГ в кровотоке, близкое к контролю. При солености 17 и 22‰ установлено активное выведение нейрогормонов в кровотоке в виде опустошения нейрогипофиза от HCM при гипертоническом стрессе, а при максимальной концентрации солевого воздействия (32‰) вызывающего дистресс, отмечены уже патологические изменения (деструкция) ультраструктур, особенно НТ (Polenov, Garlov, 1974; Гарлов, Поленов, 1996).

Результаты этих экспериментов подтвердили известное представление о прямой зависимости степени активации ГГНС от интенсивности и продолжительности воздействия. Следовательно, активацию ГГНС при нересте у исследованных видов рыб можно рассматривать как результат естественного физиологического стресса (Polenov, Garlov, 1971; Polenov et al., 1976; Wendelaar Bonga, 1997; Sokolowska et al., 2013). При стрессе большие количества НП-НГ снижают степень функциональной активности желез-мишеней, обеспечивая водно-солевой и в целом метаболический гомеостаз, препятствуя, таким образом, «внутреннему старению организма» (Гарлов, Поленов, 1996; Garlov, 2005; Гарлов, 2022). С этим согласуются и данные о снижении функциональной активности интерренальной ткани и уменьшение содержания кортикостероидов в крови после нереста у осетра по сравнению с преднерестовым состоянием. Активность щитовидной железы у самок осетра после нереста также снижается (Polenov et al., 1976; Елифанов и др., 1987; Поленов и др., 1993).

Однако блокада функции выведения НП-НГ из нейрогипофиза при высокой функциональной активности НП-НСК, наступающая после нереста у моноциклических видов, видимо, соответствует состоянию запредельного торможения или шока в условиях сверхсильного стресса — дистресса. В основе дезинтеграции нейроэндокринных взаимоотношений лежит нарушение механизмов саморегуляции в гипоталамо-гипофизарно-адреналовой системе. Известное состояние гипердренокортицизма, развивающееся в процессе нереста у моноциклических лососей рода *Oncorhynchus*, видимо, и является одной из причин такой блокады выведения НП-НГ (Гарлов, Поленов, 1996; Garlov, 2005; Гарлов, 2022). Последовательные дисфункции ГГНС и конечное выключение влияния НП-НГ, возможно, выполняют инициирующую роль в ускорении процессов старения организма и быстрой гибели рыб, являясь ключевым механизмом в реализации важнейшей видовой адаптации лососей — моноциклии (Гарлов, 2022). Таким образом, характер участия НП-НГ в защитно-приспособительных реакциях организма в ответ на физиологический стресс в период нереста, определяется координацией взаимоотношений секреторного цикла (перикарионов НП-НСК из ПЯ) и экстраузионного (НТ в нейрогипофизе), которая осуществляется по принципу «согласованность—разобщенность» и имеет приспособительное значение соответственно на организменном либо (у моноциклических видов) на популяционно-видовом уровне. Пути влияния НП-НГ и функциональная роль НП-НСК и ГГНС у рыб в период нереста представлены на схеме (рис. 1а, б).

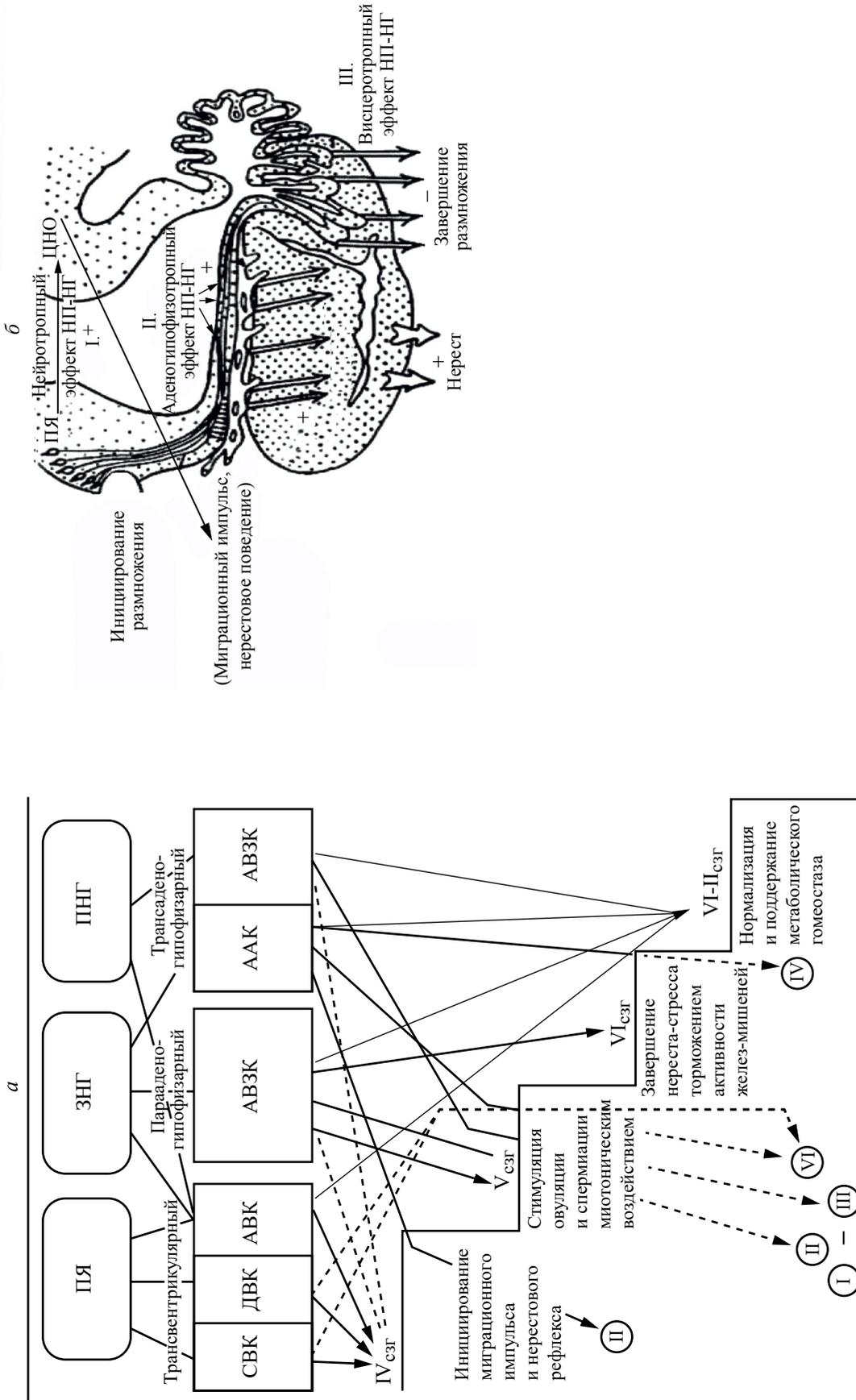


Рис. 1. Схема механизмов участия нейроэндокринных клеток (НСК) и ГГНС, а также функциональных роли синтезируемых нонапептидных нейромодуляторов в размножении рыб: *а* — участие нонапептидных НСК перед нерестом (IV сзг) заключается в инициировании миграционного и нерестового поведения в начале нереста (V сзг), стимуляции овуляции и спермации после нереста (VI, VII сзг), защитно-приспособительных реакциях организма на преодоление физиологического стресса. *Обозначения:* ПЯ — преоптический ядро; ЗНГ — задний нейрогипофиз; ПНГ — передний нейрогипофиз; СВК, ДВК, АВК — аксо-аленарные нейросекреторные контакты; сзг — стадия зрелости гонад. Выделено кружками: I — инициирование нерестового поведения, II — приобретение и сохранение нерестовой окраски, III — стимуляция сокращения гонад, IV — участие в защитно-приспособительных реакциях организма на физиологический стресс; *б* — схема функциональной роли нонапептидных нейромодуляторов в интеграции размножения рыб; инициирование размножения путем перевода организма на энерготратный энергетический тип метаболизма и заключение нереста путем перевода организма на энергосберегающий пластический тип метаболизма (нейротропный (+) и висцеротропный (-) эффекты действия НПГ).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, стресс, возникающий при нересте, можно рассматривать как конечное звено последовательных этапных процессов, обеспечивающих явление прогрессирующего снижения степени эврибионтности проходных рыб в процессе полового созревания, миграции и нереста (Гербильский, 1965; Гарлов, Поленов, 1996; Гарлов, 2022; Гарлов, Кузик, 2022). При осуществлении дальнейших исследований, представляющих большой интерес как в научном, так и в прикладном аспектах, возможно руководствоваться предлагаемой нами краткой рабочей гипотезой о нейроэндокринных механизмах снижения степени эврибионтности рыб при размножении (Гарлов, 2022).

НП-НГ в комплексе с половыми гормонами играют важную роль в детерминации нерестового миграционного поведения, создавая в ЦНС «половую доминанту» (Гарлов, Поленов, 1996; Garlov, 2005; Balment et al., 2006; Гарлов, 2022). Инициирование нерестового поведения под влиянием нонапептидов, преимущественно вазотоцина, связано с эмоциональным стрессом, особенно ярко выраженным у самцов (Ota et al., 1999; Maximino et al., 2013; Гарлов, 2022). В период нереста НП-НГ, главным образом изотопин (либо окситоциноподобный нейрогормон у осетровых), способствует овуляции и спермиации, стимулируя сокращения гладкомышечных элементов как самих гонад, так и их регуляторных кровеносных сосудов (помимо нейропроводниковых механизмов регуляции). При этом НП-НГ потенцируют действие половых гормонов (тормозят выброс гонадолиберина и увеличивают чувствительность к нему гонадотропцитов), участвуют в регуляции генеративной и эндокринной функций гонад, стимулируют секрецию адренкортикотропина и тиротропина, пролактиноподобного гормона (Mennigen et al., 2017, 2022; Altmiet al., 2019).

Функция ГНС в реализации физиологического стресса — нереста особенно ярко проявляется под широким влиянием НП-НГ на комплекс висцеральных органов: выделятельную систему, гладкую мускулатуру сосудов периферических эндокринных желез и пищеварительного тракта, депо жиров и углеводов. Степень выраженности активации ГНС находится в прямой взаимозависимости от интенсивности нереста (энергетической нагрузки) и в обратной — от его кратности, снижаясь к растянутому и порционному нересту (Гарлов, Поленов, 1996; Гарлов, 2022). Таким образом, последовательные реакции ГНС параллельно с гипоталамо-гипофизарно-гонадной, гипоталамо-гипофизарно-адреналовой,

гипоталамо-гипофизарно-тироидной и гипоталамо-гипофизарно-соматомединовой системами отражают ее участие как в поэтапном снижении степени эврибионтности (энергоёмкие эффекты влияния НП-НГ на репродукционное поведение), так и в поддержании метаболического равновесия организма (висцеротропный энергосберегающий эффект НП-НГ). Вероятно, регуляция такой циклической динамики изменений степени эврибионтности организма в онтогенезе особи осуществляется, в основном, по принципу саморегуляции на фоне истощения организма в результате миграций и нереста.

Антигонадотропный эффект НП-НГ оказывается решающим для сохранения метаболического равновесия организма после нереста, поскольку он радикально влияет на характер обменных процессов путем их возможного переключения с энергоёмкого «энергетического» типа обмена на энергосберегающий «пластический». Этот механизм, по-видимому, отражает общий принцип комплексного участия НП-НГ в размножении позвоночных животных: триггерный (запускающий репродуктивное поведение) и терминальный (комбинированный: «утеротонический» эффект с метаболическим). Последний можно рассматривать как своеобразный ключевой механизм реверсии или функциональной обратимости обменных процессов, отсутствующий у моноциклических форм. Сходный принцип реверсионного механизма — «триады равновесной системы» — в котором альтернативные процессы аккумуляции и расходования материально-энергетических ресурсов находятся под управлением центра саморегуляции, лежит в основе структурно-функциональной организации ключевых звеньев биологических интеграционных систем, что установлено благодаря применению метода формализованного сопоставительного анализа (cross-analysis) (Garlov, 2005, Гарлов, 2022).

На представленной схеме (см. рис. 1) участия ГНС в размножении рыб показаны функциональная роль (а) и основной принцип нейроэндокринной интеграции размножения рыб, где ГНС выполняет ключевую роль (б). На ее основе разработана система управления биотехникой воспроизводства популяций ценных видов рыб путем комплексного воздействия на центры интеграции важнейших биологических процессов (эколого-физиологическими факторами с целью изменения уровня секреции — «дозирования»), либо моделирования их эффектов, конкретных биотехнологических решений, защищенных 12 свидетельствами об изобретениях (Гарлов, 2022).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гарлов П. Е. 2022. Нейроэндокринная регуляция миграций и нереста рыб и система управления их воспроизводством. Санкт-Петербург: СПбГАУ, 382 с. (Garlov P. E. 2022. Neuroendocrine regulation of fish migrations and spawning and the system for managing their reproduction. Ministry of Agriculture of the Russian Federation, St. Petersburg State Agrarian University. St. Petersburg, 2022. 382 p.).
2. Гарлов П. Е., Поленов А. Л. 1996. Функциональная цитоморфология гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы рыб. Цитология. Т. 38. № 3. С. 275—299. (Garlov P. E., Polenov A. L. 1996. Functional cytology of fish preoptico-hypophysial neurosecretory system. Tsitologiya. V. 38. P. 275—299).
3. Гарлов П. Е., Поленов А. Л., Хутинаев А. С. 1995. Иммунологический и ультраструктурный анализ каплевидного нейросекреторного материала в нейросекреторных клетках преоптического ядра горбуши

- и леща. Цитология. Т. 37. № 3. С. 193—201. (*Garlov P. E., Polenov A. L., Khutinaev A. S.* 1995. Immunological and ultrastructural analysis of teardrop-shaped neurosecretory material in neurosecretory cells of the preoptic nucleus of pink salmon and bream. *Tsitologiya*. 1995. V. 37. P. 193—201).
4. *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. (Structure and function of myoid-secretory (steroid-secreting) theca cells of sturgeon ovarian follicles during spawning. *Tsitologiya* V. 40. P. 502—513.)
 5. *Гарлов П. Е., Кузик В. В.* 2008. Нейроэндокринная регуляция размножения рыб. Санкт-Петербург: Аграф. 292 с. (*Garlov P. E., Kuzik V. V.* 2008. Neuroendocrine regulation of fish reproduction. St. Petersburg: Agraf. 292 p.)
 6. *Гарлов П. Е., Кузик В. В.* 2022. Функциональная роль нонапептидергической гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы рыб в нерестовых миграциях. Ж. эвол. биохим. физиол. Т. 58. № 3. С. 240—254. (*Garlov P. E., Kuzik V. V.* 2022. Functional role of fish nonapeptidergic preoptical-pituitary neurosecretory system in spawning migrations. *J. Evol. Biochem. Physiol.* V. 58. № 3. P. 240—254.)
<https://doi.org/10.31857/S0044452922030081>
 7. *Гербильский Н. Л.* 1956. Специфика и задачи экологической гистофизиологии как одного из направлений гистологических исследований. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. Т. 13. № 12. С. 14. (*Gerbilsky N. L.* 1956. Specifics and tasks of ecological histophysiology as one of the directions of histological research. *Archive Anat. Histol. Embryol.* V. 13. P. 14.)
 8. *Гербильский Н. Л.* 1965. Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения рыб. В кн.: Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения животных. АН СССР: Наука. С. 23. (*Gerbilsky N. L.* 1965. Biological significance and functional determination of migratory behavior of fish. In: *Biological significance and functional determination of fish migratory behavior*. AS USSR: Nauka. P. 23.)
 9. *Поленов А. Л.* 1968. Гипоталамическая нейросекреция. Л.: Наука, 1968. 156 с. (*Polenov A. L.* 1968. Hypothalamic neurosecretion. Leningrad: Nauka. 156 p.)
 10. *Поленов А. Л., Гарлов П. Е.* 1989. О миоидно-секреторных (стероидогенных) клетках соединительно-тканной оболочки (теки) фолликулов яичника половозрелых осетровых рыб. Цитология. Т. 31. № 2. С. 161. (*Polenov A. L., Garlov P. E.* 1989. On myoid-secretory (steroidogenic) cells of the connective tissue membrane (theca) of ovarian follicles of sexually mature sturgeon fish. *Tsitologiya*. V. 31. P. 161.)
 11. *Abramova M., Calas A., Thibault J., Ugrumov M.* 2000. Tyrosine hydroxylase in vasopressinergic axons of the hypophysial posterior lobe of rats under salt-loading as a manifestation of neurochemical plasticity. *Neural. Plast.* V. 7. Art. ID: 179.
<https://doi.org/10.1155/NP.2000.179>
 12. *Acher R., Chauvet J., Chauvet M. T.* 1988. The proceeding of neurohypophysial hormone neurophysin precursors: a conformation-directed stepwise maturation. *Recent progress in posterior pituitary hormones*. Amsterdam: Excerpta Medic. 419 p.
 13. *Almeida O., Oliveira R. F.* 2015. Social status and arginine vasotocin neuronal phenotypes in a cichlid fish. *Brain Behav. Evol.* V. 85. P. 203.
<https://doi.org/10.1159/000381251>
 14. *Altmieme Z., Jubouri M., Touma K., Coté G., Fonseca M., Julian T., Mennigen J. A.* 2019. A reproductive role for the nonapeptides vasotocin and isotocin in male zebrafish (*Danio rerio*). *Comp. Biochem. Physiol. Biochem. Mol. Biol.* V. 238. Art. ID: 110333.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2019.110333>
 15. *Alonso G.* 1984. The smooth endoplasmic reticulum. *Handb. Neurochem.* V. 2. P. 161.
<https://doi.org/10.1007/978-1-4684-4586-26>
 16. *Backström T., Thörnqvist P. O., Winberg S.* 2021. Social effects on AVT and CRF systems. *Fish Physiol. Biochem.* V. 47. P. 1699.
<https://doi.org/10.1007/s10695-021-00995-w>
 17. *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. *Gen. Compar. Endocr.* V. 147. P. 9.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2005.12.022>
 18. *Blanco A. M.* 2020. Hypothalamic- and hypophysial-derived growth and reproductive hormones and the control of energy balance in fish. *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 287. Art. ID: 113322.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2019.113322>
 19. *Bolis C. L., Piccolella M., Dalla Valle A. Z., Rankin J. C.* 2001. Fish as model in pharmacological and biological research. *Pharmacol. Res.* V. 44. P. 265.
<https://doi.org/10.1006/phrs.2001.0845>
 20. *Butler J. M., Anselmo C. M., Maruska K. P. J.* 2021. Female reproductive state is associated with changes in distinct arginine vasotocin cell types in the preoptic area of *Astatotilapia burtoni*. *Comp. Neurol.* V. 529. P. 987.
<https://doi.org/10.1002/cne.24995>

21. *Castel M., Gainer H., Dellmann H. D.* 1984. Neuronal secretory systems. *Int. Rev. Cytol.* V. 88, P. 303—459.
[https://doi.org/10.1016/s0074-7696\(08\)62760-6](https://doi.org/10.1016/s0074-7696(08)62760-6)
22. *Chu P., Weiss L.* 2018. *Modern Immunohistochemistry.* Cambridge Univer. Press. V. 2016. P. 699.
<https://doi.org/10.1017/CBO9781316167366>
23. *Foran C. M., Bass A. H.* 1999. Preoptic GnRH and AVT: axes for sexual plasticity in teleost fish. *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 116. P. 141.
<https://doi.org/10.1006/gcen.1999.7357>
24. *Garlov P. E.* 2005. Plasticity of nonapeptidergic neurosecretory cells in fish hypothalamus and neurohypophysis. *Int. Rev. Cytol.* V. 245. P. 123.
[https://doi.org/10.1016/S0074-7696\(05\)45005-6](https://doi.org/10.1016/S0074-7696(05)45005-6)
25. *Gesto M., Soengas J. L., Rodríguez-Illamola A., Míguez J. M.* 2014. Arginine vasotocin treatment induces a stress response and exerts a potent anorexigenic effect in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Neuroendocrinology.* V. 26. P. 89.
<https://doi.org/10.1111/jne.12126>
26. *Godwin J., Thompson R.* 2012. Nonapeptides and social behavior in fishes. *Horm. Behav.* V. 61. P. 230.
<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2011.12.016>
27. *González C. B., Rodríguez E. M.* 1980. Ultrastructure and immunocytochemistry of neurons in the supraoptic and paraventricular nuclei of the lizard *Liolaemus cyanogaster*. Evidence for the intracisternal location of the precursor of neurophysin. *Cell Tissue Res.* V. 207. P. 463.
<https://doi.org/10.1007/BF00224620>
28. *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.
[https://doi.org/10.1016/S0165-0173\(01\)00043-1](https://doi.org/10.1016/S0165-0173(01)00043-1)
29. *Gozdowska M., Kleszczyńska A., Sokołowska E., Kulczykowska E.* 2006. Arginine vasotocin (AVT) and isotocin (IT) in fish brain: diurnal and seasonal variations. *Comp. Biochem. Physiol.* V. 143. P. 330.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2005.12.004>
30. *Gozdowska M., Ślebioda M., Kulczykowska E.* 2013. Neuropeptides isotocin and arginine vasotocin in urophysis of three fish species. *Fish Physiol. Biochem.* V. 39. P. 863.
<https://doi.org/10.1007/s10695-012-9746-6>
31. *Greenwood A. K., Wark A. R., Fernald R. D., Hofmann H. A.* 2008. Expression of arginine vasotocin in distinct preoptic regions is associated with dominant and subordinate behaviour in an African cichlid fish. *Proc. Biol. Sci.* V. 275. P. 2393.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0622>
32. *Guibbolini M. E., Avella M.* 2003. Neurohypophysial hormone regulation of Cl⁻ secretion: evidence for V receptors in sea bass gill respiratory cells in culture. *J. Endocrinol.* V. 176. Art. ID: 111.
<https://doi.org/10.1677/joe.0.1760111>
33. *Guibbolini M. E., Pierson P. M., Lahlou B.* 2000. Neurohypophysial hormone receptors and second messengers in trout hepatocytes. *J. Endocrinol.* V. 167. Art. ID: 137.
<https://doi.org/10.1677/joe.0.1670137>
34. *Gurvich V., Naumova M.* 2021. logical contradictions in the one-way ANOVA and Tukey–Kramer multiple comparisons tests with more than two groups of observations. *Symmetry.* V. 13. Art. ID: 1387.
<https://doi.org/10.3390/sym13081387>
35. *Habib K. E., Gold P. W., Chrousos G. P.* 2001. Neuroendocrinology of stress. *Endocrinol. Metab. Clin. North Am.* V. 30. P. 695.
[https://doi.org/10.1016/s0889-8529\(05\)70208-5](https://doi.org/10.1016/s0889-8529(05)70208-5)
36. *Hasunuma I., Toyoda F., Okada R., Yamamoto K., Kadono Y., Kikuyama S.* 2013. Roles of arginine vasotocin receptors in the brain and hypophysial of submammalian vertebrate. *Int. Rev. Cell. Mol. Biol.* V. 304. P. 191.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-407696-9.00004-X>
37. *Khanna A. S., Waisman D. M.* 1988. Metabolism and intracellular processing of protein hormones. In: *Cooke B.A. et al.* (Eds), *Hormones and their action. Part 1:* Elsevier, Amsterdam. P. 117.
38. *Kulczykowska E.* 2019. Arginine vasotocin and isotocin: towards their role in fish osmoregulation. *Fish Osmoregulation* (Enfield, NH: Sci Publ). P. 151.
<https://doi.org/10.1201/9780429063909-6>
39. *Luo Y., Kaur C., Ling E. A.* 2002. Neuronal and glial response in the rat hypothalamus-neurohypophysis complex with streptozotocin-induced diabetes. *Brain Res.* V. 925. P. 42.
[https://doi.org/10.1016/s0006-8993\(01\)03258-9](https://doi.org/10.1016/s0006-8993(01)03258-9)
40. *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. Endocr.* V. 152. P. 304.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2007.01.010>

41. Marshall W.S. 2003. Rapid regulation of NaCl secretion by estuarine teleost fish: coping strategies for short-duration fresh water exposures. *Biochim. Biophys. Acta. Biomembranes*. V. 1618. P. 95.
<https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2003.10.015>
42. Maximino C., Lima M. G., Oliveira K. R., Batista E. de J., Herculano A. M. 2013. “Limbic associative” and “autonomic” amygdala in teleosts: a review of the evidence. *J. Chem. Neuroanat.* V. 48—49. P. 1.
<https://doi.org/10.1016/j.jchemneu.2012.10.001>
43. McCrohan C. R., Lu W., Brierley M. J., Dow L., Balment R. J. 2007. Fish caudal neurosecretory system: a model for the study of neuroendocrine secretion. *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 153. P. 243.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2006.12.027>
44. Mennigen J. A., Ramachandran D., Shaw K., Chaube R., Joy K. P., Trudeau V. L. 2022. Reproductive roles of the vasopressin/oxytocin neuropeptide family in teleost fishes. *Front Endocrinol.* V. 13. Art. ID: 1005863.
<https://doi.org/10.3389/fendo.2022.1005863>
45. Mennigen J. A., Volkoff H., John P., Chang J. P., Trudeau V. L. 2017. The nonapeptide isotocin in goldfish: Evidence for serotonergic regulation and functional roles in the control of food intake and pituitary hormone release. *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 254. P. 38.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2017.09.008>
46. Moitra S. K., Sarkar S. K. 1976. The morpho-histology of the pituitary glands in two freshwater major carps of India, *Labeo rohita* (Ham.) and *Cirrhinus mrigala* (Ham.). *Anat. Anz.* V. 139. P. 421.
<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/984440/>
47. Munakata A., Kobayashi M. 2010. Endocrine control of sexual behavior in teleost fish. *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 165. P. 456. PMID:19393660.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.04.011>
48. O’Connell L. A., Hofmann H. A. 2012. Evolution of a vertebrate social decision-making network. *Science.* V. 336 P. 1154.
<https://doi.org/www.science.10.1126/science.1218889>
49. Olson K. R. 2002. Gill circulation: regulation of perfusion distribution and metabolism of regulatory molecules. *J. Exp. Zool.* V. 293. P. 320.
<https://doi.org/10.1002/jez.10126>
50. Ota Y., Ando H., Ueda H., Urano A. 1999. Seasonal changes in expression of neurohypophysial hormone genes in the preoptic nucleus of immature female masu salmon. *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 116. P. 31.
<https://doi.org/10.1006/gcen.1999.7343>
51. Parhar I. S., Satoshi O., Tomohiro H., Yasuo S. 2003. Single-cell real-time quantitative polymerase chain reaction of immunofluorescently identified neurons of gonadotropin-releasing hormone subtypes in cichlid fish. *Endocrinology.* V. 144. P. 3297.
<https://doi.org/10.1210/en.2003-0386>
52. Piccinno M., Zupa R., Corriero A., Centoducati G., Passantino L., Rizzo A., Sciorsci R. L. 2014. In vitro effect of isotocin on ovarian tunica albuginea contractility of gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) in different reproductive conditions. *Fish Physiol. Biochem.* V. 40. P. 1191.
<https://doi.org/10.1007/s10695-014-9915-x>
53. 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.
[http://dx.doi.org/10.1016/s0074-7696\(02\)18012-0](http://dx.doi.org/10.1016/s0074-7696(02)18012-0)
54. Polenov A. L., Chetverukhin V. K., Onischenko L. S. 1990. The hypothalamo-hypophysial system of the frog *Rana temporaria* (L.). Light- and electron microscopic analysis of the structure of droplet-like material in neurosecretory cells of the preoptic nucleus. *Z. Mikrosk.-Anat. Forsch.* V. 104. P. 561.
55. 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.
<https://doi.org/link.springer.com/article/10.1007%2FBF00330633>
56. 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.* V. 148. P. 259.
<https://doi.org/10.1007/BF00224587>
57. Polenov A. L., Garlov P. E., Koryakina E. D., Faleeva T. I. 1976. 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.* V. 170. P. 113.
<https://doi.org/10.1007/BF00220114>
58. Polenov A. L., Kornienko G. G., Belenky M. A. 1986. The hypothalamo-hypophysial system of the wild carp, *Cyprinus carpio* L. III. Changes in the anterior and posterior neurohypophysis during spawning. *Z. Mikrosk.-Anat. Forsch.* V. 100. P. 990.

59. Reyes-Tomassini J. J., Wong T. T., Zohar Y. 2017. Seasonal expression of arginine vasotocin mRNA and its correlations to gonadal steroidogenic enzymes and sexually dimorphic coloration during sex reversal in the gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Fish Physiol. Biochem.* V. 43. P. 823.
<https://doi.org/10.1007/s10695-017-0338-3>
60. Rodriguez-Santiago M., Nguyen J., Winton L. S., Weitekamp C. A., Hofmann H. A. 2017. Arginine vasotocin preprohormone is expressed in surprising regions of the teleost forebrain. *Front. Endocrinol.* V. 14. Art. ID: 195.
<https://doi.org/10.3389/fendo.2017.00195>
61. Rose J. D., Moore F. L. 2002. Behavioral neuroendocrinology of vasotocin and vasopressin and the sensorimotor processing hypothesis. *Neuroendocrinology.* V. 23. P. 317.
[https://doi.org/10.1016/S0091-3022\(02\)00004-3](https://doi.org/10.1016/S0091-3022(02)00004-3)
62. Rothman J. E., Wieland F. T. 1996. Protein sorting by transport vesicles. *Science.* V. 272. Art. ID: 227.
<https://doi.org/10.1126/science.272.5259.227>
63. Saito D., Hasegawa Y., Urano K. 2003. Gonadotropin-releasing hormone modulate electrical activity of vasotocin and isotocin neurons in the brain of rainbow trout. *Neurosci. Lett.* V. 351. P. 107.
<https://doi.org/10.1016/j.neulet.2003.08.017>
64. Saito D., Ota Y., Hiraoka S., Hyodo S., Ando H., Urano K. 2001. Effect of oceanographic environments on sexual maturation, salinity tolerance, and vasotocin gene expression in homing chum salmon. *Zool. Sci.* V. 18. Art. ID: 389.
<https://doi.org/10.2108/zsj.18.389>
65. Saksena D. N. 1979. The hypothalamo-neurohypophysial system in Indian fresh-water goby, *Glossogobius giurus* (Ham.). *Z. Mikrosk. Anat. Forsch.* V. 93. P. 1137.
66. Shahjahan M. D., Kitahashi T., Parhar I. S. 2014. Central pathways integrating metabolism and reproduction in teleosts. *Front Endocrinol.* V. 5. Art. ID: 36.
<https://doi.org/10.3389/fendo.2014.00036>
67. Scharrer B. 1990. The neuropeptide saga. *Amer. Zool.* V. 30. P. 887.
68. Sokołowska E., Gozdowska M., Kulczykowska E. 2020. Social context affects aggression and brain vasotocin and isotocin level in the round goby. *Fish Physiol. Biochem.* V. 46. P. 641.
<https://doi.org/10.1007/s10695-019-00741-3>
69. Sokołowska E., Kleszczyńska A., Kalamarz-Kubiak H., Arciszewski B., Kulczykowska E. 2013. Changes in brain arginine vasotocin, isotocin, plasma 11-ketotestosterone and cortisol in round goby, *Neogobius melanostomus*, males subjected to overcrowding stress during the breeding season. *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* V. 165. P. 237.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2013.03.018>
70. Trifaro J. M., Rose S. D., Marcu M. G. 2000. Ca²⁺-dependent actin filament severing protein that controls cortical actin network dynamics during secretion. *Neurochem. Res.* V. 25. P. 133.
<https://doi.org/10.1023/a:1007503919265>
71. Ueda H. 2012. Physiological mechanisms of imprinting and homing migration in Pacific salmon *Oncorhynchus* spp. *J. Fish Biol.* V. 81. P. 543.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03354.x>
72. Ugrumov M. V. 2002. Magnocellular vasopressin system in ontogenesis: development and regulation. *Microsc. Res. Tech.* V. 56. P. 164.
<https://doi.org/10.1002/jemt.10021>
73. Urano A., Ando H. 2003. Quantitative analyses of the levels of hormonal mRNAs in the salmon neuroendocrine system. *Aquatic Genomics.* Springer. Tokyo. P. 225.
https://doi.org/10.1007/978-4-431-65938-9_20
74. 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.
[https://doi.org/10.1016/s1096-4959\(01\)00527-9](https://doi.org/10.1016/s1096-4959(01)00527-9)
75. Wendelaar Bonga S. E. 1997. The stress response in fish (Review). *Physiol. Rev.* V. 77. P. 591.
<https://doi.org/10.1152/physrev.1997.77.3.591>
76. Zohar Y., Muñoz-Cueto J. A., Elizur A., Kah O. 2010. Neuroendocrinology of reproduction in teleost fish. *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 165. P. 438.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.04.017>
77. Zohar Y. 2020. Fish reproductive biology — Reflecting on five decades of fundamental and translational research. *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 300. Art. ID: 113544.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2020.113544>