

УДК 591.16.147

Б. Г. Новиков, А. Г. Никоненко

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПТИЦ

Переход к половому созреванию и размножению является важным этапом онтогенетического развития животных. Он связан не только с морфофункциональными изменениями самой воспроизводительной системы, но и с существенными преобразованиями ростовых и формообразовательных процессов. Ведущую роль в регуляции воспроизводительной функции играет гипоталамическая область центральной нервной системы. К гипоталамическим структурам, ответственным за продукцию гонадолиберина, контролирующего гонадотропную функцию аденогипофиза, относятся преоптическая и медиобазальная области гипоталамуса (Flerko, Szentagothai, 1957; Barraclough, Gorski, 1961). Характерно, что морфологическая дифференцировка гипоталамуса, гипофиза и гонад осуществляется в ранний период онтогенеза, но сроки полового созревания и размножения наступают значительно позже. Среди птиц, например, у японского перепела яйцекладка на длинном световом дне начинается в 35—45-дневном возрасте (Сметнев, 1978). Крупные же дневные хищники (Falconiformes), кивиобразные (Apterygiformes) и гусиные (Anseriformes) начинают размножаться в 3-летнем возрасте. Половая зрелость у фламинговых (Phoenicopteri) и пингвинообразных (Sphenisciformes) наступает только в 4—6-летнем возрасте (Дементьев, 1940; Карташев, 1974).

При анализе механизмов полового созревания естественно возникает вопрос о характере морфофункциональной дифференцировки в онтогенезе отдельных компонентов системы гипоталамус — гипофиз — гонады. Стимулом к исследованиям роли гипоталамуса в системе механизмов полового созревания послужили известные эксперименты Гарриса и Якобсона (Harris, Jacobsohn, 1952), которыми было установлено, что при пересадке гипофизэктомированным взрослым крысам под срединное возвышение гипофизов от неполовозрелых крысят восстаивался эстральный цикл, спаривание и нормальное развитие плода. Эти эксперименты, естественно, поставили вопрос о том, не следует ли разгадку механизмов полового созревания искать в особенностях морфологической и функциональной дифференцировки гипоталамических структур, ответственных за продукцию гонадолиберина.

Было установлено, что начальный период дифференцировки гипоталамических ядер связан со сгущением клеточных элементов. Аркуатное ядро у крыс закладывается на 16—17-й день пренатального периода развития, преоптическая область на 14-й, а супраоптическое ядро на 18-й день. Срединное возвышение прослеживается с 15-го дня развития. Гонадолиберин удается выделить уже у 18-дневных зародышей (Мицкевич, 1978).

Гипоталамические структуры, с которыми связывают регуляцию гонадотропной функции гипофиза, претерпевают в ходе онтогенеза значительные изменения. Исследованиями различных авторов установлено, что электрофизиологические показатели нейроцитов гипоталамуса изменяются параллельно с их морфологической дифференцировкой. По данным Бабичева (1981), у крыс в нейроцитах преоптической и аркуатной областей устойчивая фоновая активность возникает в 7—8-дневном возрасте. Автор допускает, что в этом возрасте завершается и цитологическая дифференцировка отдельных нейронов. К 14-му дню в указанных

областях встречается уже до 50 % нейронов с устойчивой фоновой активностью. Аналогичным возрастным изменениям подвержено и процентное содержание в гипоталамусе нейронов, чувствительных к половым гормонам. Последнее явление, по-видимому, связано с формированием гипоталамических рецепторов половых гормонов (Kato et al., 1974). Многие исследователи считают, что половое созревание связано с образованием в нейронах рецепторов половых стероидов (Kato, 1977; Бабичев, Перышкова, 1978).

У самок крыс специфические к эстрогену рецепторы начинают формироваться между 12-м и 20-м днями жизни и в количественном отношении достигают к 22-му дню такого же уровня, как и у взрослых животных (Ginsburg et al., 1972). Высокий уровень связывания эстрадиола ядрами нейроцитов гипоталамуса наблюдается у 24-дневных самок крыс (Plapinger, McEwen, 1973). К этому возрасту повышается содержание в крови свободного эстрадиола. Резников (1982) считает, что специфические эстрадиол-связывающие рецепторы формируются у крыс к 21—24-му дню постнатального периода развития. По данным Бабичева и др. (1983), высокий уровень связывания эстрогенов ядерной фракцией клеток гипоталамуса имеет место на 7—14-й день жизни, затем он заметно снижается, а к 42-му дню вновь возрастает.

Количественное соотношение ядерных и цитоплазматических рецепторов тестостерона у самцов с возрастом существенно не изменяется, и только у 7-дневных крысят в ядерной фракции их содержится значительно больше (Бабичев и др., 1983). В гипоталамусе самцов, по-видимому, содержатся и рецепторы эстрогенов. Действительно, эффектором тестостерона может быть и эстрадиол, который образуется в гипоталамусе в результате ароматизации тестостерона.

Большое значение в процессе полового созревания имеет становление механизмов обратных связей, которое, в свою очередь, связано с изменениями концентрации в клетках соответствующих ядер гипоталамуса рецепторов и количества половых стероидов (Бабичев, Перышкова, 1978).

* * *

Гипофиз, как известно, обладает весьма сложным в морфофункциональном отношении нейрогормональным компонентом, ответственным за регуляцию процессов размножения. Его развитию, строению и физиологии посвящена почти необозримая литература (Мицкевич, 1978). В плане настоящего сообщения интерес представляют вопросы развития гипофиза, становления его функциональных связей с гипоталамусом и гонадами.

В состав паренхимы аденогипофиза входят ацидофилы, содержащие гранулы простого белка. Среди другого типа клеток, получивших название мукоидных, различают тиреотропоциты, продуцирующие тиреотропный гормон, фоллитропоциты, секретирующие фолликулостимулирующий гормон (ФСГ) и лютропоциты, продуцирующие лютеинизирующий гормон (ЛГ). Цитоплазма фоллитропоцитов содержит относительно мелкие гранулы и отличается меньшей электронной плотностью. Лютропоциты содержат гранулы различной величины. Цитоплазматический ретикулум образован системой трубочек и содержит хорошо развитый комплекс Гольджи. У зародышей кролика по данным электронной микроскопии начальные стадии цитодифференцировки гонадо- и тиреотропоцитов наблюдаются с 16-го дня развития (Schechter, 1971).

С началом цитологической дифференцировки в аденогипофизе начинают синтезироваться и тропные гормоны. У зародышей крыс присутствие гонадотропинов в аденогипофизе и в крови определяется радиоиммунологическим методом уже на 16—17-й день развития (Chowdhury Steinberger, 1976). По данным этих авторов, у самок уровни гонадотро-

пинов существенно превышают аналогичные показатели у самцов вплоть до 30-го дня постнатального развития.

У крыс к моменту рождения обнаруживаются отчетливо выраженные половые различия в содержании гонадотропинов. Вундер (1980) связывает более высокий уровень ЛГ в крови новорожденных самок со слабым развитием фолликулярного аппарата и секреции эстрогенов. У новорожденных же самцов, напротив, значительные количества в крови тестостерона сдерживают продукцию гонадотропинов. У вылупившегося цыпленка яичник угнетает секрецию ЛГ сильнее, чем семенник (Sharp, 1975).

Существуют отчетливо выраженные возрастные изменения содержания в крови гонадотропинов. Исследования, проведенные на собаках (Mieno et al., 1974), крысах (Eichner et al., 1975), курах (Sharp et al., 1977), японских перепелах (Bicknell, Follett, 1977), утках (Иванова и др., 1982) показали, что у всех этих животных половое созревание связано с существенным повышением продукции ЛГ и ФСГ. В гипофизе перепела, например, содержание ЛГ и ФСГ за период полового созревания повышается в 5 и 60 раз соответственно (Bicknell, Follett, 1977).

Секреция гипофизом ЛГ подвержена отчетливо выраженным половым различиям. У самок крыс продукция гонадотропинов выше, нежели у самцов (Kamberi et al., 1980). Выделение гипофизом ЛГ у самок носит циклический, а у самцов тонический характер. Эти различия связаны с половой дифференцировкой гипоталамуса, которая, по-видимому, детерминируется мужским половым гормоном у разных видов млекопитающих в конце зародышевого или в начале постнатального периода развития. У птиц, обладающих иной генетической структурой пола, половая дифференцировка гипоталамуса устанавливается, очевидно, под детерминирующим влиянием эстрогена (Иванова и др., 1982). У самок и самцов крысы возрастающая с первых дней постнатального развития концентрация ЛГ в крови особенно увеличивается на 18-й и 22-й дни жизни. У самцов уровень этих пиков и общее содержание гормона относительно ниже. На более поздних стадиях развития оно постепенно снижается и вновь возрастает у самцов на 30—37-й день, а у самок перед открытием влагалища. С открытием влагалища концентрация этого гормона резко падает, что, по-видимому, связано с усиленной утилизацией ЛГ органами-мишенями (Бабичев, Озоль, 1975; Бабичев и др., 1977).

У кур и петухов начальный пик ЛГ имеет место через неделю после вылупления. У самцов после этого уровень ЛГ в крови стабилизируется, а с 16—18-й недели жизни его содержание в крови начинает постепенно возрастать, и вместе с этим начинается рост гребня. У самок кур пубертатному пику лютропина предшествует чередование повышенного и пониженного содержания этого гормона в крови (Sharp, 1975).

Амплитуда препубертатного пика ЛГ у уток Хаки-Кемпбелл значительно выше, чем у кур. Концентрация гормона за несколько недель до начала откладки яиц у уток возрастает в 27 раз (Wilson, Morris, 1982), а у кур за это время имеет место 3—4-кратное увеличение уровня ЛГ (Wilson, Sharp, 1975).

По данным световой микроскопии у пекинских уток и гусей переход к яйцекладке связан с резким увеличением количества лютропоцитов в аденогипофизе, коррелирующее с возрастанием уровня лютеинизирующего гормона в крови (Новиков, Феликс, 1970; Новиков, Данилова, 1973).

Уровень ФСГ в крови самцов крыс высок в начале постнатального периода развития, затем его содержание в крови к 30-му дню понижается, вновь возрастая в более позднем возрасте (Lee et al., 1975). Новое понижение уровня фоллитропина в крови наступает к моменту созревания сперматозоидов. Свердлофф (Swerdloff et al., 1971) связывает это явление с образованием в семеннике ингибитора секреции гонадотропи-

на. Во время полового созревания, индуцированного длинным фотопериодом, содержание ФСГ в крови японского перепела возрастает в 12 раз (Follett, 1976). У уток резкое повышение концентрации в крови ФСГ наступает с 6—7-месячного возраста с началом полового созревания. У самцов ФСГ образуется в 4 раза больше, чем у самок (Иванова и др., 1982). Возрастные изменения секреции гонадотропинов связаны с изменениями функции соответствующих ядер гипоталамуса.

* * *

Важнейшим компонентом системы механизмов перехода к половому созреванию является развитие рецепторных систем гонадотропоцитов к гонадолиберину. Исследования различных авторов показали, что чувствительность этих клеток к гонадотропин-рилизинг гормону (Гн-РГ) подтверждена существенным возрастным изменениям.

По данным Ватанабэ (Watanabe, 1981), у зародыша крысы только что дифференцировавшиеся гонадотропоциты уже на 17—18-й день развития способны освобождать ЛГ в ответ на воздействие синтетическим гонадолиберином. У крысят обоего пола под воздействием Гн-РГ на первый же день жизни уменьшается содержание гонадотропинов в гипофизе, но существенно повышается содержание ЛГ в крови (Root et al., 1975). Достигая в определенный момент пика, реакции гонадотропоцитов гипофиза на Гн-РГ у самки крысы (Andrews, Ojeda, 1978) и у курицы (Bonney et al., 1974) снижается до момента достижения особью половой зрелости. Минимальный ответ у крыс наблюдается перед первой овуляцией, но во время преовуляторной волны гонадотропинов чувствительность гипофиза к рилизинг-гормону резко возрастает (Castro-Vazquez et al., 1977). У самца крысы увеличение реакции лютропоцитов на Гн-РГ, индуцированное возрастанием уровня тестостерона, является одним из компонентов нормальной инициации полового созревания (Nazian, Mahesh, 1980). Сходное влияние оказывает тестостерон и у японского перепела, по крайней мере в ходе начальной фазы роста гонад (Davies, Bicknell, 1976). В процессе пубертатной сенсбилизации гипофиза к действию гонадолиберина у женской особи важную роль играют эстрогены и прогестерон (Wilson, Sharp, 1975; Ojeda, 1976). Кемол и Крей (Kamol, Grey, 1982) отмечают, что в условиях культуры ткани под влиянием тестостерона понижается чувствительность гонадотропоцитов аденогипофиза к гонадолиберину.

* * *

Гонады способны секретировать половые гормоны уже у эмбрионов. Это было показано для зародышей крысы (Warren et al., 1975), курицы (Stoll, Magaud, 1956), голубя (Bhujle et al., 1979). В неонатальный период концентрация половых гормонов в крови незначительна. Так, содержание тестостерона в этот период у человека (Forest, 1979) и петуха (Sharp et al., 1977) составляет половину уровня, характерного для взрослой особи, а у крысы всего лишь 1/10 (Forest, 1979). В ходе же полового созревания содержание половых гормонов в крови животных значительно повышается. Это увеличение отмечалось исследователями у крысы (Бабичев и др., 1977), морской свинки (Rigaudiere et al., 1976), петуха (Sharp et al., 1977), кольчатой горлицы (Peczely, Pethes, 1979) и японского перепела (Follett, 1976).

* * *

Регуляция системы гипоталамус — гипофиз — гонады, как известно, осуществляется по принципу обратных связей. Возникает вопрос об особенностях их становления в онтогенезе. У самца и самки обратные связи

между гипоталамо-гипофизарным комплексом и гонадами устанавливаются в различном возрасте. У мальчиков обратные связи в этой системе устанавливаются еще в эмбриональном периоде (Grumbach, 1980). У самок крыс обратные связи обнаруживаются уже в постнатальном периоде, коррелируя со значительным повышением в крови уровня эстрогенов (Ojeda, 1976). У морских свинок отрицательные обратные связи устанавливаются в период с 10-го по 30-й день жизни, а положительный эффект эстрогенов проявляется между 30-м и 46-м днями (Nass, Terogawa, 1981).

В процессе полового созревания чувствительность гипоталамо-гипофизарного комплекса к отрицательному действию половых стероидов с возрастом снижается (Ramirez, McCann, 1963). Помимо отрицательного действия на секрецию ЛГ, тестостерон, по-видимому, оказывает эффект аналогичной направленности и на секрецию ФСГ, причем этот эффект уменьшается с увеличением возраста самцов крыс (Sharpe, Shahmanesh, 1974).

Нашими ранними исследованиями (Новиков, Феликс, 1970) было показано, что сезонные изменения структуры гонадотропоцитов и их секреторная активность протекают сходно у кастрированных и интактных пекинских уток. Интересны данные Нельсона и др. (Nelson et al., 1965) и Шарпа (Sharpe, 1975), которые привели к выводу о том, что у петухов пубертатное возрастание в крови уровня гонадотропинов не зависит от уменьшения чувствительности гипоталамо-гипофизарного комплекса к обратному действию половых стероидов.

Гипоталамо-гипофизарно-гонадный комплекс к началу пубертатного периода представляет собой сбалансированную систему, в которой уровни гонадотропинов уравновешены половыми стероидами по принципу обратных связей. В то же время это относительное равновесие может быть нарушено, и возможно — биогенными аминами.

Моноаминергические системы, по-видимому, медируют обратное действие стероидов на гипоталамические структуры. Гонадэктомия и у млекопитающих, и у птиц повышает содержание и обмен катехоламинов (Knight et al., 1981). Общепринятым является мнение о том, что у млекопитающих изменение обратного действия стероидных гормонов можно рассматривать в качестве одного из компонентов системы механизмов полового созревания. У птиц, однако, рассмотренные механизмы обратных связей имеют меньшее значение. В период полового созревания у птиц, по-видимому, большее значение имеет увеличение продукции гонадотропинов.

* * *

В последние годы начала получать подтверждение гипотеза о том, что в гонадах образуется белковое вещество, которое до определенной стадии онтогенеза задерживает развитие воспроизводительной системы. Такое вещество белковой природы было выделено из гонад и получило название ингибина. «Мужской» ингибин синтезируется в семенниках в клетках Сертоли, а «женский» ингибин вырабатывается клетками гранулезы овариального фолликула. Ингибин, по-видимому, представляет собой полипептид с молекулярным весом 10 000 дальтон (Hafez, 1980).

Ингибин играет важную роль в регуляции синтеза и секреции ФСГ (Sheth et al., 1982). Свое действие он осуществляет через гипоталамо-гипофизарную систему (Franchimont et al., 1980). Под воздействием ингибина в аденогипофизе угнетается связывание гонадолиберина рецепторами, а также снижается их количество (Sheth et al., 1982).

Вальтон и др. (Walton et al., 1980) считают, что клетки Сертоли продуцируют ингибин до тех пор, пока они делятся и дифференцируются. Механизм действия ингибина у самок, по-видимому, иной. Интересными являются эксперименты на гонадэктомированных крысах обоих полов,

которым инъецировалась фолликулярная жидкость, предварительно освобожденная от стероидных гормонов. В результате было установлено, что у самцов крыс чувствительность секреции ФСГ к ингибину, содержащемуся в фолликулярной жидкости, в ходе полового созревания падает, у самок же она, напротив, увеличивается (Hermans et al., 1979). Вопрос о наличии ингибина у птиц все еще остается открытым, и он до сих пор не выделен из гонад (Follett, Robinson, 1980).

* * *

Многие исследователи связывают половое созревание с деятельностью эпифиза. Исследования роли этой железы в половом созревании животных имеют длительную историю, но до последнего времени этот вопрос еще окончательно не решен, и результаты исследований часто носят противоречивый характер. При решении этой проблемы возникает вопрос о проводниковых связях эпифиза с центральными механизмами, регулирующими развитие и функции воспроизводительной системы животных.

В методически сложных экспериментах Новохатский (1969) наблюдал, что у кроликов при освещении сетчатки глаза в гипоталамической области возникают электрические потенциалы, и наибольшую амплитуду они имеют при отведении от мамиллярных тел и супраоптических ядер. Супраоптическая же область играет важную роль в системе механизмов регуляции размножения. При помощи методов ретроградной дегенерации и радиоактивных изотопов у морской свинки были установлены прямые связи сетчатки с супраоптическими ядрами (Barry et al., 1964). Часть волокон идет к переднему отделу паравентрикулярных ядер и в ретикулярную формацию ствола мозга. Не обнаружены, однако, волокна, идущие от глаз к эпифизу. Мейер (Meier, 1979) методом внутриглазных инъекций проследил транспортировку у птиц меченных пролина и глицина и установил, что эти вещества поступают только в супраоптическую область. Рассмотренные эксперименты показывают, что гонадостимулирующее действие света едва ли поступает в эпифиз и от него — к гипоталамусу, хотя наличие проводниковых связей гипоталамуса с эпифизом, по-видимому, исключать нельзя (Чазов, Исаченков, 1974).

Неоднозначно решается различными исследователями вопрос о функциональных связях между эпифизом и гонадами. С одной стороны, существуют данные о том, что при гонадэктомии заметно снижается функциональное состояние эпифиза (Satodake et al., 1970). С другой стороны эксперименты Бостельмана (Bostelman, 1969) показывают, что при удалении гонад наступает активация эпифиза. Удаление эпифиза у селезней вне периода спаривания не влияет на вес гонад и синтез андрогенов. Эпифизэктомия же в период размножения оказывает угнетающее действие на репродуктивную систему (Cardinali et al., 1971). Ускоренное развитие семенников у крыс наблюдал при экстирпации эпифиза Баум (Baum, 1968). У хомяков удаление пинеальной железы предотвращает наступление течки (Herbert, 1969).

При исследовании участия эпифиза в регуляции полового созревания известный интерес представляют эксперименты по выяснению роли синтезирующегося в железе мелатонина и других биологически активных веществ. Систематические инъекции мелатонина задерживают развитие гонад, а также приводят к заметному угнетению уровня лютропина в крови у хомяков (Reiter et al., 1981). Механизм подобного угнетающего действия мелатонина заключается, по-видимому, в избирательном влиянии его на секреторный ответ гонадотропоцитов гипофиза на гонадолиберин (Martin, Sattler, 1982). Аналогичным, но гораздо более выраженным действием характеризуется и другой эпифизарный фактор — аргинин-вазотонин (Yamashita et al., 1979). По данным Александера и др. (Alexander et al., 1970), активность фермента, принимающего участие

в синтезе мелатонина, наиболее высока у самок японского перепела в 25—30-дневном возрасте и далее она снижается вплоть до начала откладки яиц. Угнетение развития гонад наблюдается также при имплантации в III желудочек гипоталамуса уток серотонина (Руднева и др., 1978).

Несмотря на то, что последние годы принесли значительное количество фактических данных о функциональной активности эпифиза и ее онтогенетических изменениях, эти данные, однако, часто носят противоречивый характер и не позволяют еще отвести пинеальной железе важное место в системе механизмов, регулирующих половое созревание и размножение животных. Правда, некоторые исследователи все же считают, что эпифиз может оказывать воздействие на гонады опосредованно через гипоталамические структуры (Reiter et al., 1981).

* * *

В регуляции процессов размножения и полового созревания большое значение имеют биогенные амины. Установлено, что моноаминергические системы гипоталамуса принимают участие в контроле гонадотропной функции аденогипофиза. Многие исследователи считают, что норадренергические системы оказывают стимулирующее влияние на секрецию ЛГ у млекопитающих и птиц (Tima, Flegko, 1974; Новиков и др., 1981; Rabin et al., 1981). Гипоталамические структуры, продуцирующие серотонин, по-видимому, ингибируют секрецию лютеинизирующего гормона (Новиков и др., 1981), и, возможно, стимулируют ее у молодых птиц (Buonomo et al., 1981). У неполовозрелых крыс, по данным Кордона и Гловинского (Kordon, Glowinski, 1972), повышение уровня эндогенного серотонина угнетает суперовуляцию, а введение этого индоламина в III гипоталамический желудочек гонадэктомированным крысам приводит к отчетливому угнетению посткастрационного повышения уровня лютропина в крови (Schneider, McCann, 1970).

Катехоламинергические системы гипоталамуса, напротив, активируют гонадотропную функцию гипофиза. По данным Бехтеревой (1976), введение предшественника катехоламинов ДОФА ускоряет у крыс открытие влагалища. Первому преовуляторному пику лютропина у крыс предшествует усиление обмена норадреналина и снижение обмена дофамина в гипоталамических структурах (Advis et al., 1978). Под воздействием блокатора синтеза норадреналина у молодых и половозрелых петухов уровень лютропина в крови снизился соответственно на 62,3 и 24,1 % (Buonomo et al., 1981). Эти данные привели авторов к заключению о том, что у молодых птиц секреция лютеинизирующего гормона в большей степени зависит от влияний норадренергической системы гипоталамуса.

* * *

Важное место в системе факторов, детерминирующих процесс полового созревания, занимает изменение чувствительности гонад к действию гонадотропинов. В ряде экспериментов, проведенных на крысах, было показано, что по мере созревания животного, чувствительность секреции половых гормонов к действию гонадотропинов постепенно увеличивается (Odell et al., 1974). Максимальная чувствительность секреции половых гормонов к гонадотропному влиянию гипофиза у самок крыс наблюдается в день первой преовуляторной волны гонадотропинов (Advis et al., 1979).

Чувствительность клеток, секретирующих половые стероиды, к гонадотропинам коррелирует, по-видимому, с количеством участков связывания гонадотропных гормонов на мембранах этих клеток (Purvis, Hansson, 1978). Связывание лютропина в гонадах увеличивается в про-

цессе полового созревания (Sharpe et al., 1973). Связывание же ФСГ, клетками-мишенями которого в семенниках являются клетки Сертоли, по мере созревания особи уменьшается. Эти изменения количества связывающих участков коррелируют со стероидогенной активностью этих клеток и их чувствительностью к фоллитропину (Salhanick, Wiebe, 1980). С другой стороны, в ходе полового созревания у японского перепела наблюдается увеличение числа рецепторов этого гормона на клетках Сертоли (Tsutsui, Ishii, 1981). Авторы показали, что количество рецепторов ФСГ в семенниках перепела регулируется самим фоллитропином, который действует синергично тестостерону. Считают, что самопотенцирующий механизм действия этого гормона делает возможным исключительно быстрое развитие семенников у фотостимулированных птиц.

Результаты экспериментов Оделла и Свердлофа (Odell, Swerdloff, 1976) показали, что у крыс секреторный ответ семенников на лютеинизирующий гормон детерминирован предварительным влиянием ФСГ. Возможно, что у птиц, как и у млекопитающих, фоллитропин стимулирует формирование в гонадах рецепторов ЛГ (Follett, Robinson, 1980).

* * *

Для объяснения механизмов полового созревания предложено немало гипотез. Так, Оделл и Свердлоф (Odell, Swerdloff, 1976) считают ключевым событием в половом созревании самца крысы — изменение чувствительности семенников к лютеинизирующему гормону. Вследствие этого гонады в ответ на константные дозы лютропина секретируют все большие количества полового гормона. Причиной изменения чувствительности авторы считают модуляцию фоллитропином количества рецепторов ЛГ в семенниках. Возможно, что подобный эффект имеет место и у японского перепела (Follett, Robinson, 1980), хотя окончательных доказательств этому еще не представлено. Эксперименты по пересадке гонад, однако, показали, что степень их развития не влияет на сроки наступления состояния половой зрелости (Döcke et al., 1981; Птица, 1982). Результаты, полученные этими авторами, показывают, что изменение чувствительности гонад к гонадотропинам не является, по-видимому, определяющим фактором в процессе полового созревания.

Согласно другой гипотезе, предложенной для объяснения полового созревания у самца, начальное событие созревания — это уменьшение чувствительности гипоталамуса к обратному негативному действию половых стероидов (Negro-Vilar et al., 1973). Изменение чувствительности приводит к увеличению уровней гонадотропинов в крови, так как преупербертатные уровни полового гормона недостаточны для угнетения гонадотропной функции гипофиза по принципу обратных связей. Возросшие концентрации лю- и фоллитропина приводят в свою очередь к увеличению продукции тестостерона и инициируют сперматогенез. Повышенный уровень тестостерона способствует продукции зрелых сперматозоидов и индуцирует развитие первичных и вторичных половых признаков. В определенный момент возрастающая концентрация полового гормона достигает новой ключевой точки гипоталамического «гонадостата» и концентрации в крови гонадотропных и полового гормонов устанавливаются на уровнях, характерных для взрослых животных.

Для птиц также свойственно уменьшение чувствительности гипоталамуса к негативному обратному действию полового гормона в ходе полового созревания (Davies et al., 1976), однако, по-видимому, это проявляется у них не в той степени, как у млекопитающих. Как считает ряд авторов, изменения чувствительности к негативному обратному действию половых стероидов у птиц существуют лишь как дополнение к ключевым событиям полового созревания (Sharp, 1975; Urbanski, Follett, 1982).

Эндокринная ситуация, наблюдаемая во время полового созревания

крысы (Negro-Vilar et al., 1973) и перепела (Follett, 1976), характеризуется значительным сходством, хотя, по-видимому, механизмы, детерминирующие эти процессы, отличаются.

В том случае, если состояние половой зрелости достигается животным через несколько лет после рождения, можно предположить, что данный процесс лишь растягивается во времени по сравнению с половым созреванием, например, крысы или японского перепела, в основном сохраняя аналогичные черты. С этим, однако, контрастируют результаты, полученные Кэмпбеллом и др. (Campbell et al., 1978) на белых гусях (*Anser caerulescens*). Авторы показали, что у неполовозрелых и половозрелых птиц концентрация лютеинизирующего гормона в крови весной увеличивается аналогичным образом. Но несмотря на очевидную стимуляцию, гонады молодых птиц не достигают зрелого состояния. Авторы предполагают, что у этих птиц ключевую роль в развитии гонад играет фоллитропин, уровень которого они, однако, не смогли определить. Результаты, полученные на белых гусях, тем более удивительны, что у неполовозрелых особей серебристой чайки, репродуктивная зрелость у которой наступает в возрасте 3 лет, весеннее повышение уровня ЛГ в крови было по сравнению со взрослыми особями незначительным (Scanes et al., 1974).

* * *

Приведенные данные показывают, что основные компоненты воспроизводительной системы у птиц и млекопитающих формируются в конце эмбрионального и в начале постэмбрионального развития. Уже в этот ранний период онтогенеза они начинают продуцировать специфические гормональные вещества. Устанавливаются характерные для работы нейроэндокринной системы гуморальные механизмы и формируются соответствующие рецепторные системы. Активное развитие, однако, эти процессы получают непосредственно в процессе полового созревания особи. Асинхронность в морфологической и физиологической дифференцировке репродуктивной системы определяется, по-видимому, особенностями функционального состояния гипоталамуса (Новиков и др., 1982).

Тем не менее до последнего времени все еще остаются недостаточно полно изученными механизмы перехода уже сформированной репродуктивной системы в дефинитивное состояние, характерное для периода размножения. Можно только предположить, что в системе целостного организма существуют ингибирующие факторы, которые задерживают этот переход до определенного момента онтогенеза. Имеющиеся к настоящему времени данные позволяют допустить, что в регуляции полового созревания важную роль выполняют биогенные амины. Сроки созревания репродуктивной системы в известной мере могут зависеть от условий внешней среды и, прежде всего, от фотопериодизма.

Половое созревание носит, следовательно, многофазный комплексный характер, и представляет собой цепь последовательно включающихся в работу нейрогормональных процессов, механизмы инициации которых нуждаются в дальнейшей расшифровке.

Бабичев В. Н. Нейроэндокринология пола. — М.: Наука, 1981, с. 12—13.

Бабичев В. Н., Озоль Л. Ю. Динамика изменения содержания лютеинизирующего гормона в гипофизе и крови в ходе постнатального развития у самцов крыс. — Пробл. эндокринолог., 1975, 21, № 2, с. 66—69.

Бабичев В. Н., Озоль Л. Ю., Михайлова Н. В. Динамика изменения содержания лютеинизирующего гормона в гипофизе и плазме крови и эстрогенов в крови у самок крыс в ходе полового созревания. — Онтогенез, 1977, 8, № 1, с. 34—39.

Бабичев В. Н., Перишкова Т. А. Динамика изменения содержания рецепторов к эстрадиолу в цитозоле гипоталамуса самок крыс в ходе постнатального развития. — Пробл. эндокринолог., 1978, 24, № 6, с. 55—59.

- Бабичев В. Н., Перышкова Т. А., Шишкина И. В., Озоль Л. Ю. Динамика изменения содержания рецепторов к тестостерону и эстрадиолу в гипоталамусе самцов крыс в ходе полового развития.— *Онтогенез*, 1983, 14, № 1, с. 57—63.
- Бехтерева Э. П. Влияние 1-ДОФА на гонадотропную функцию гипофиза.— *Пробл. эндокринологии*, 1976, 22, № 4, с. 50—54.
- Вундер П. А. Эндокринология пола.— М.: «Наука», 1980, с. 107—113.
- Дементьев Г. П. Руководство по зоологии.— М.; Л.: Сов. наука, 1940.— Т. 6. Птицы, с. 21—92.
- Иванова Л. С., Новиков Б. Г., Булдакова А. Н. Механизмы регуляции полового диморфизма в секрети гонадотропинов у птиц.— *Докл. АН СССР*, 1982, 263, № 3, с. 746—749.
- Карташев Н. Н. Систематика птиц.— М.: Высшая школа, 1974, с. 84, 93, 126, 133, 141.
- Мицкевич М. С. Гормональные регуляции в онтогенезе животных.— М.: Наука, 1978, с. 73—82.
- Новиков Б. Г., Данилова О. В. Возрастная динамика клеточных структур аденогипофиза у гусей.— *Цитология и генетика*, 1973, 7, № 4, с. 306—310.
- Новиков Б. Г., Руднева Л. М., Карпезо Н. А., Никоненко А. Г. Значение биогенных аминов в регуляции гонадо- и тиреотропной функции гипофиза птиц.— В кн.: *Актуальные вопросы современной эндокринологии*. М.: Наука, 1981, с. 147—151.
- Новиков Б. Г., Руднева Л. М., Никоненко А. Г. Влияние экзогенного люлиберина на секрецию гонадотропинов и тестостерона у молодых птиц.— *Докл. АН УССР*. Сер. Б., 1982, № 5, с. 98—100.
- Новиков Б. Г., Феликс Л. С. Сезонная динамика клеточных структур аденогипофиза у диких и пекинских уток.— *Цитология и генетика*, 1970, 4, № 4, с. 312—316.
- Новохатский А. С. О вызванном световым раздражением сетчатки потенциале гипоталамуса.— В кн.: *Проблемы физиологической оптики*. Л.: Наука, 1969, 15, с. 96—101.
- Птица А. Н. Нейрогуморальные механизмы компенсаторной гипертрофии эндокринных желез.: Автореф. дис. ... докт. наук.— Киев, 1982.— с. 21—23.
- Резников А. Г. Половые гормоны и дифференциация мозга.— Киев: Наук. думка, 1982, с. 27.
- Руднева Л. М., Новиков Б. Г., Дзержинский Н. Э. Влияние серотонина на гонадотропную функцию гипофиза у птиц.— *Докл. АН УССР*, 1978, № 5, с. 471—474.
- Сметнев С. И. Птицеводство.— М.: Колос, 1978, с. 270—271.
- Чазов Е. И., Исаченков В. А. Эпифиз: место и роль в системе нейроэндокринной регуляции.— М.: Наука, 1974, с. 109—126.
- Advis J. P., Andrews W. W., Ojeda S. R. Changes in ovarian steroidal and prostaglandin E responsiveness to gonadotrophins during the onset of puberty in the female rat.— *Endocrinology*, 1979, 104, N 2, p. 653—658.
- Advis J. P., Simpkins J. W., Chen H. T., Meites J. Relation of biogenic amines to onset of puberty in the female rat.— *Ibid.*, 1978, 103, N 1, p. 11—17.
- Alexander B., Dowd A. J., Wolfson A. Pineal hydroxyindole-o-methyltransferase (HIOMT) activity in female japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*).— *Neuroendocrinol.*, 1970, 6, N 4, p. 236—246.
- Andrews W. W., Ojeda S. R. Control of luteinizing hormone release in prepubertal rats: evidence for an enhanced ability of the hypothalamus to release luteinizing hormone-releasing hormone as the pituitary responsiveness to luteinizing hormone-releasing hormone declines.— *J. Endocrinol.*, 1978, 78, N 2, p. 281—282.
- Barracough C. A., Gorski R. A. Evidence that the hypothalamus is responsible for androgen-induced sterility in the female rat.— *Endocrinology*, 1961, 68, N 1, p. 68—79.
- Barry J., Lefranc G., Leonardelli J. Recherches sur la différenciation sexuelle de l'hypothalamus chez le cobaye femelle.— *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, 1964, 158, N 11, p. 2082—2084.
- Baum M. E. Pineal gland influence on development of copulation in male rat.— *Science*, 1968, 162, N 3853, p. 586—587.
- Bhujle B. V., Nadkarni V. B., Appaswami R. M. Steroid-synthesizing cells in the embryonic and adult gonads of the domestic pigeon, *Columba livia* (Gmelin).— *Gen. Compar. Endocrinol.*, 1979, 38, 2, p. 153—161.
- Bicknell R. J., Follett B. K. Quantitative bioassay of luteinizing hormone-releasing activity in the quail hypothalamus during photostimulated sexual development.— *Ibid.*, 1977, 31, N 5, p. 466—474.
- Bonney R. C., Cunningham F. J., Furr B. J. A. Effect of synthetic luteinizing hormone-releasing hormone on plasma luteinizing hormone in the female domestic fowl, *Gallus domesticus*.— *J. Endocrinol.*, 1974, 63, N 3, p. 539—547.
- Bostelman W. Der Einfluß der bilateralen Kastration auf die Feinstruktur der Zirbeldrüse.— *Endokrinologie*, 1969, 54, N 1/2, p. 56—65.
- Buonomo F. C., Rabii J., Scanes C. G. Aminergic involvement in the control of luteinizing hormone in the domestic fowl.— *Gen. Compar. Endocrinol.*, 1981, 45, N 2, p. 162—166.
- Campbell R. R., Ashton S. A., Follett B. K., Leatherland J. F. Seasonal changes in plasma concentrations of LH in the lesser snow goose (*Anser caerulescens caerulescens*).— *Biol. Reprod.*, 1978, 18, N 4, p. 663—668.
- Cardinali D. P., Guello A. E., Tramezzani J. H., Rosner J. M. Effect of pinealectomy on the adult male duck.— *Endocrinology*, 1971, 89, N 3, p. 1082—1093.

- Castro-Vazquez A., Ojeda S. R.* Changes in pituitary responsiveness to LH—RH during puberty in the female rat: initiation of the priming effect.—*Neuroendocrinol.*, 1977, 23, N 1, p. 88—98.
- Chowdhury M., Steinberger E.* Pituitary and plasma levels of gonadotrophins in fetal and newborn male and female rats.—*J. Endocrinol.*, 1976, 69, N 3, p. 381—384.
- Davies D. T., Bicknell R. J.* The effect of testosterone on the responsiveness of the quail's pituitary to LH-RH during photoperiodically induced testicular growth.—*Gen. Compar. Endocrinol.*, 1976, 30, N 5, p. 487—499.
- Davies D. T., Goulden L. P., Follett B. K., Brown N. L.* Testosterone feedback on LH secretion during a photoperiodically induced breeding cycle in Japanese quail.—*Ibid.*, 1976, 30, N 5, p. 477—486.
- Döcke F., Rohde W., Dörner G.* Failure to demonstrate a significant influence of ovarian maturity on the onset of puberty in female rats.—*Endokrinologie*, 1981, 77, N 3, p. 269—272.
- Eichner M., Rager K., Gupta D.* Concentration of luteinizing hormone and follicle-stimulating hormone in pituitary and serum of male rats and the influence of luteinizing hormone-releasing hormone to sexual maturation.—*J. Endocrinol.*, 1975, 65, N 3, p. 7—8.
- Flerko B., Szentagothai J.* Oestrogen sensitive nervous structures in the hypothalamus.—*Acta Endocrinol.*, 1957, 126, p. 121—127.
- Follett B. K.* Plasma follicle-stimulating hormone during photoperiodically induced sexual maturation in male Japanese quail.—*J. Endocrinol.*, 1976, 69, N 1, p. 117—126.
- Follett B. K., Robinson J. E.* Photoperiod and gonadotropin secretion in birds.—*Prog. Reprod. Biol.*, 1980, 5, p. 39—91.
- Forest M. G.* Plasma androgens (testosterone and 4-androstenedione) and 17-hydroxyprogesterone in the neonatal, prepubertal and peripubertal periods in the human and the rat: differences between species.—*J. Steroid Biochem.*, 1979, 11, N 1B, p. 543—548.
- Franchimont P., Demoulin A., Vestraelen-Proyard J., Hazee-Hagelstein M. T., Bourguignon J. P.* Inhibin: new gonadal hormone.—In: *Regulation of male fertility* / Eds. Cunningham G. R., Schill W.-B., Hafez E. S. E. London: Martinus Nijhoff Publ., 1980, p. 15—24.
- Ginsburg M., MacLusky N. J., Morris I. D., Thomas P. J.* Ontogenesis of high affinity binding of oestradiol in hypothalamic and pituitary cytosol.—*J. Endocrinol.*, 1972, 55, p. 20—21.
- Grumbach M. M.* Neuroendocrinology of puberty.—*Hosp. Pract.*, 1980, 15, p. 51—64.
- Hafez E. S. E.* Male and female inhibin.—*Arch. Androl.*, 1980, 5, N 2, p. 131—158.
- Harris G. W., Jacobsohn D.* Functional grafts of the anterior pituitary gland.—*Proc. Roy. Soc. B.*, 1952, 139, N 895, p. 263—276.
- Herbert J.* The pineal gland and light-induced oestrus in ferrets.—*J. Endocrinol.*, 1969, 43, N 4, p. 625—636.
- Hermans H., De Jong F. H., Welchen R.* FSH response in prepubertal male and female rats to inhibin-like activity as present in follicular fluid.—*Ann. Biol. Anim. Biochem. Biophys.*, 1979, 19, N 4B, p. 1387—1390.
- Kamberi I. A., De Vellis J., Bacleon E. S., English D.* Hormonal patterns of the hypothalamo-pituitary-gonadal axis in the rat during postnatal development and sexual maturation.—*Endokrinologie*, 1980, 75, N 2, p. 129—140.
- Kamel F., Krey L. C.* Gonadal steroid modulation of LH-RH—stimulated LH secretion by pituitary cell cultures.—*Mol. and Cell. Endocrinol.*, 1982, 26, N 1/2, p. 151—154.
- Kato J.* Steroid hormone receptors in brain hypothalamus and hypophysis.—In: *Receptors and mechanism of action of steroid hormones* / Ed. Pasqualini J. B. New York: Marcel Dekker, 1977, p. 2, p. 603—671.
- Kato J., Atsumi Y., Inaba M.* Estradiol receptors in female rat hypothalamus in the developmental stages and during pubescence.—*Endocrinology*, 1974, 94, N 1, p. 309.
- Knight P. G., Gladwell R. T., Cunningham F. J.* Effect of gonadectomy on the concentrations of catecholamines in discrete areas of the diencephalon of the domestic fowl.—*J. Endocrinol.*, 1981, 89, N 3, p. 389—397.
- Kordon C., Glowinski J.* Role of hypothalamic monoaminergic neurones in the gonadotropin release regulating mechanisms.—*Neuroendocrinol.*, 1972, 11, N 1, p. 153—162.
- Lee V. W. K., Kretser D. M., de Hudson B., Wang C.* Variations in serum FSH, LH and testosterone levels in male rats from birth to sexual maturity.—*J. Reprod. Fert.*, 1975, 42, N 1, p. 121—126.
- Martin E. J., Sattler C.* Selectivity of melatonin pituitary inhibition for luteinizing hormone-releasing hormone.—*Neuroendocrinol.*, 1982, 34, N 2, p. 112—116.
- Meier B. E.* Autoradiographic evidence for a direct retino-hypothalamic projection in the avian brain.—*Brain Res.*, 1979, 53, N 2, p. 417—421.
- Mieno M., Amano J., Koba H., Shimizu T.* Interstitial cell-stimulating hormone activities in the pituitary gland and peripheral blood of immature and mature male dogs.—*Acta Med. Nagasak.*, 1974, 18, 1/4, p. 35—37.
- Nass T. E., Terasawa E.* Maturation changes in the negative and positive feedback LH release by ovarian steroids in female guinea pigs.—*Biol. Reprod.*, 1981, 24, Suppl. 1, p. 68.
- Nazian S. J., Mahesh V. B.* Hypothalamic, pituitary, testicular and secondary organ functions and interactions during the sexual maturation of the male rat.—*Arch. Androl.*, 1980, 4, 4, p. 283—303.

- Nelson D. M., Norton H. W., Nalbandow A. V. Hypophysial and plasma LH levels in intact and castrated cockerels.— *Endocrinology*, 1965, **77**, N 4, p. 731—734.
- Negro-Vilar A., Krulich L., McCann S. M. Changes in serum prolactin and gonadotropins during sexual development of the male rat.— *Ibid.*, 1973, **93**, N 2, p. 660—664.
- Odell W. D., Swerdloff R. S. Etiologies of sexual maturation: A model system based on the sexually maturing rat.— *Recent Prog. Horm. Res.*, 1976, **32**, p. 245—286.
- Odell W. D., Swerdloff R. S., Bain J., Wollesen F., Grover P. K. The effect of sexual maturation on testicular response to LH stimulation of testosterone secretion in the intact rat.— *Endocrinology*, 1974, **95**, N 5, p. 1380—1384.
- Ojeda S. R. Maturation of the control of gonadotropin and prolactin release in the rat.— *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.*, 1976, **16**, N 3, p. 329—343.
- Peczely P., Pethes G. Alterations in plasma sexual steroid concentrations in the collared dove (*Streptopelia decaocto*) during the sexual maturation and reproduction cycle.— *Acta Physiol. Acad. Sci. Hung.*, 1979, **54**, N 2, p. 161—170.
- Plapinger L., McEwen B. S. Ontogeny of oestradiol-binding sites in rat brain I. Appearance of presumptive adult receptors in cytosol and nuclei.— *Endocrinology*, 1973, **93**, N 4, p. 1119—1128.
- Purvis K., Hansson V. Hormonal regulation of Leidig cell function.— *Mol. and Cell. Endocrinol.*, 1978, **12**, N 2, p. 123—138.
- Rabii J., Buonomo F., Scanes C. G. Studies on the hypothalamic regulation of luteinizing hormone secretion in the domestic fowl.— In: *Adv. Physiol. Sci.*, vol. 33, *Recent Advances of Avian Endocrinology* / Eds. Pethes G., Peczely P., Rudas P. Budapest: Akademia Kiado, 1981, p. 25—34.
- Ramirez D. V., McCann S. M. Comparison of the regulation of luteinizing hormone (LH) secretion in immature and adult rats.— *Endocrinology*, 1963, **72**, N 3, p. 452—464.
- Reiter R. J., Vaughan M. K., Chen H. J., Meier A. C., Philo R. C., Dihn D. T., de los Santos R., Guerra H. C. Reproductive consequences of melatonin in mammals.— In: *Melatonin: Curr. Status and Perspect. Proc. Int. Symp.*, Bremen, 1980. Oxford, 1981, p. 151—157.
- Rigaudiere N., Pelardy G., Robert A., Delost P. Changes in the concentrations of testosterone and androstenedione in the plasma and testis of the guinea pig from birth to death.— *J. Reprod. Fert.*, 1976, **48**, N 2, p. 291—300.
- Root A. W., Shapiro B. H., Duckett G. E., Goldman A. S. Effect of synthetic luteinizing hormone-releasing hormone in newborn rats.— *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 1975, **148**, p. 631—633.
- Salthanick A. I., Wiebe J. P. FSH receptors in isolated Sertoli cells: changes in concentration of binding sites at the onset of sexual maturation.— *Life Sciences*, 1980, **26**, p. 2281—2288.
- Satodake R., Sasaki K., Ota M. The pineal gland of intact, hypophysectomized or ovariectomized rats.— *Arch. Neurol.*, **23**, N 3, p. 278—286.
- Scanes C. G., Cheeseman P., Phillips J. G., Follett B. K. Seasonal and age variation of circulating immunoreactive luteinizing hormone in captive Herring gulls, *Larus argentatus*.— *J. Zool.*, 1974, **174**, N 3, p. 369—375.
- Schechter J. The cytodifferentiation of the rabbit pars distalis: an electron microscopic study.— *Gen. and Compar. Endocrinol.*, 1971, **16**, N 1, p. 1—20.
- Schneider H. P. G., McCann S. M. Mono- and indolamines and control of LH secretion.— *Endocrinology*, 1970, **86**, p. 1126—1133.
- Sharp P. J. A comparison of variation in plasma luteinizing hormone concentrations in male and female domestic chickens (*Gallus domesticus*) from hatch to sexual maturity.— *J. Endocrinol.*, 1975, **67**, N 2, p. 211—223.
- Sharp P. J., Culbert J., Wells J. W. Variations in stored and plasma concentrations of androgens and luteinizing hormone during sexual development in the cockerel.— *Ibid.*, 1977, **74**, N 3, p. 467—476.
- Sharpe R. M., Shahmanesh M. Influence of age and duration of treatment on the effects of testosterone on serum and pituitary follicle-stimulating hormone levels in male rats.— *Ibid.*, 1974, **63**, N 3, p. 571—578.
- Scharpe R. M., Hartog M., Ellwood M. G., Brown P. S. Age-dependent differences in the binding of [¹²⁵I] LH by rat testis homogenates.— *J. Reprod. Fert.*, 1973, **35**, p. 529—532.
- Sheth P. R., Dandekar S. P., Seethalakshmi N., Sheth A. R. Inhibin interaction with LH-RH receptors at the pituitary level.— *Arch. Androl.*, 1982, **8**, N 3, p. 185—188.
- Stoll R., Maraoud R. Existence d'hormones steroïdiques dans l'organisme de l'embryon de poulet en cours de sa différenciation sexuelle.— *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 1956, **242**, p. 1235—1237.
- Swerdloff R. S., Walsh P. C., Jacobs H. S., Odell W. D. Serum LH and FSH during sexual maturation in the male rat: effect of castration and cryptorchidism.— *Endocrinology*, 1971, **88**, N 1, p. 120—128.
- Tima L., Flerko B. Ovulation induced by the intraventricular infusion of norepinephrine in rats made anovulatory by neonatal administration of various doses of testosterone.— *Endokrinologie*, 1975, **66**, N 2, p. 218—220.
- Tsutsui K., Ishii S. [Регуляция гормонами рецепторов ФСГ в семенниках перепела].— *Folia Endocrinol. Jap.*, 1981, **57**, N 2, p. 170—174.
- Urbanski H. F., Follett B. K. Photoperiodic modulation of gonadotrophin secretion in castrated Japanese quail.— *J. Endocrinol.*, 1982, **92**, N 1, p. 73—83.

- Walton J. S., Waites G. M., Evins J. D., Hillard M. A. Feedback control of the secretion of follicle-stimulating hormone in prepubertal rams.— In: Testicular development, structure and Function / Eds. Steinberger A., Steinberger E. New York: Raven Press, 1980, p. 337—341.
- Warren D. W., Haltmeyer G. C., Eik-Nes K. B. The effect of gonadotrophins on the fetal and neonatal rat testis.— *Endocrinology*, 1975, **96**, N 4, p. 1226—1229.
- Watanabe Y. G. Immunohistochemical study of the responsiveness of the LH cells of fetal rats to synthetic LH-RH in vitro.— *Cell Tiss. Res.*, 1981, **221**, N 1, p. 59—66.
- Wilson S. C., Morris T. R. Concentrations of luteinizing hormone and progesterone in plasma during sexual development of the Khaki Campbell duck.— *J. Endocrinol.*, 1982, **93**, N 1, p. 47—53.
- Wilson S. A., Sharp P. J. Effects of progesterone and synthetic luteinizing hormone-releasing hormone on the release of luteinizing hormone during sexual maturation in the hen (*Gallus domesticus*).— *Ibid.*, 1975, **67**, N 3, p. 359—369.
- Yamashita K., Mieno M., Yamashita E. Suppression of the luteinizing hormone releasing effect of luteinizing hormone-releasing hormone by arginine-vasotocin.— *Ibid.*, 1979, **81**, N 1, p. 103—108.

Киевский университет им. Т. Г. Шевченко

Получено 03.06.83

ЗАМЕТКИ

О статусе и распространении *Rhynocoris rubricus* (Germar) (Heteroptera, Reduviidae). Более ста лет *Rhynocoris rubricus* (Gm.) 1816 считался одной из форм *Rh. iracundus* (Poda), 1761. Пересмотрев признаки взрослой фазы Бенедек (Benedek, 1969) сохранил за ней внутривидовой (подвидовой) ранг, но Ригер (Rieger, 1972) восстановил ее видовой статус. Изучение преимагинальных фаз подтвердило последнюю точку зрения. Перед испарительными площадками личинок *Rh. rubricus* размещено по белому пятнышку, как и у личинок *Rh. punctiventris*, от которых они отличаются крупными черными пятнами бокового ряда низа брюшка, сливающимися в продольную полосу (у *Rh. punctiventris* эти пятна маленькие, в поперечнике значительно короче разделяющих их светлых промежутков). У личинок *Rh. iracundus* светлых пятнышек перед испарительными площадками нет. Яйца *Rh. rubricus* сходны с яйцами *Rh. cuspidatus* и *Rh. punctiventris* остроконечной, а не косоусеченной, как у *Rh. iracundus*, насадкой крышки и небольшим отверстием воротника. Крышка с насадкой у них в 1,2—1,7 раза выше ширины у основания и в среднем выше, чем у *Rh. cuspidatus*, но ниже, чем у *Rh. punctiventris*. *Rh. rubricus* (Gm.) обитает на Балканском и Аппенинском п-вах, проникая местами на юг Средней Европы. Встречаемость его в СССР (Dispons, Stichel, 1959 и др.) не подтвердилась, а нахождение в Турции (Horvath, 1905) крайне сомнительно.— П. В. Пучков (Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР, Киев).

Agriades pyrenaicus (Boisduval) (Lepidoptera, Lycaenidae) на территории Украинской ССР. 12 ♂ *A. pyrenaicus ergane* Higgins были собраны на крутых меловых склонах в окр. с. Ефремовка Волчанского р-на Харьковской обл. 11—16.V 1983 (С. Гамаюнова, коллекция Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР [ИЗШ]). Подвид был описан по двум экземплярам (♂ и ♀) из окр. Воронеж (VII 1980, коллектор не указан — L. G. Higgins, *Entomologist's Gaz.*, 1980, 32: 231, fig. 4). Серия этих бабочек из окр. пос. Губкино Белгородской обл. РСФСР, 8.VI 1980 (П. Козлов) имеется в Зоологическом музее МГУ; ♂ и ♀ из этой серии любезно переданы Е. М. Антоновой в ИЗШ.— Ю. П. Некрутенко, И. П. Плющ (Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР, Киев).