



Промысловые виды и их биология

Половые стероидные гормоны и стероидсекреторные клетки в гонадах у круглоротых и рыб

О.В. Зеленников, М.В. Мосягина

Санкт-Петербургский государственный университет (ФГБОУ ВО «СПбГУ»), Университетская наб., 7/9, г. Санкт-Петербург, 199034
E-mail: oleg_zelennikov@rambler.ru

Цель работы: обобщение данных о содержании половых стероидных гормонов у круглоротых и рыб в связи с различным состоянием гонад, а также о локализации и ультраструктурной организации стероидсекреторных клеток (СК).

Используемый метод: обобщение данных литературы.

Новизна: впервые в масштабе обзора литературы представлены данные о развитии СК в гонадах у молодых рыб; показаны изменения в их локализации и функциональной активности.

Результаты: большинство данных о стероидогенной функции гонад у рыб были получены в связи с исследованием дифференцировки (инверсии) пола и полового созревания (нереста). Однако даже в рамках этих направлений есть противоречия, объясняемые, в первую очередь, использованием разных методик. В работе рассмотрены вопросы синтеза половых стероидных гормонов и их молекулярного строения, содержание в крови при различном состоянии гонад, а также локализация и ультраструктурная организация СК. Отмечено, что СК появляются в гонадах задолго до дифференцировки пола и могут присутствовать среди клеток стромы, гранулёзы и теки. У видов со сменой пола инверсии гонад предшествует высокая активность СК. У круглоротых и рыб – ювенильных протогинических гермафродитов в гонадах генетических самцов СК не появляются в оболочках вокруг ооцитов периода превителлогенеза, что определяет у них дефицит гормонов эстрогенов и, как следствие, инверсию пола. При индуцированной инверсии пола развитие стероидогенной функции гонад идёт в направлении, противоположном её естественному развитию: у самцов появляются ооциты и стероидная активность из стромы гонад смещается в гранулёзу и теку; у самок, напротив, снижается секреторная активность в фолликулярных оболочках и усиливается в строме гонад.

Практическая значимость: результаты анализа дадут представления о природе половых стероидных гормонов, их динамике в крови и роли в реализации различных процессов гонадо- и гаметогенеза перед их практическим применением в условиях рыбоводных хозяйств.

Ключевые слова: рыбы, половые стероидные гормоны, тестостерон, эстрадиол, гонадогенез, оогенез, сперматогенез.

Sex steroid hormones and steroid secretory cells in the gonads of cyclostomes and fish

Oleg V. Zelennikov, Marina V. Mosyagina

St. Petersburg State University («PSbSU»), 7/9, University emb., St. Petersburg, 199034, Russia

The purpose of this work is to generalize data on the content of sex steroid hormones in cyclostomes and fish in connection with the different state of the gonads, as well as on the localization and ultrastructural organization of steroid secretory cells (SCs).

Method used: generalization of literature data.

Novelty: for the first time, data on the development of SC in the gonads of juvenile fish are presented on the scale of a literature review; changes in their localization and functional activity are shown.

Results: Most of the data on the steroidogenic function of the gonads in fish were obtained in connection with the study of sex differentiation (inversion) and sexual maturation (spawning). The issues of the synthesis of sex steroid hormones and their molecular structure, blood levels in various states of the gonads, as well as the localization and ultrastructural organization of SCs are considered. It has been noted that SCs appear in the gonads long before sex differentiation and can be present among stromal, granulosa, and theca cells. In cyclostomes and fish – juvenile protogynous hermaphrodites in the gonads of genetic males, SCs do not appear in the membranes around the oocytes of the previtellogenesis period, which determines their deficiency of estrogen hormones and, as a result, sex inversion. With induced sex reversal, the development of the steroidogenic function of the gonads proceeds in the opposite direction to its natural development: in males, oocytes appear and steroid activity shifts from the stroma of the gonads into granulosa and theca; in females, on the contrary, secretory activity in the follicular membranes decreases and increases in the stroma of the gonads.

Practical significance: the results of the analysis will give insight into the nature of sex steroid hormones, their dynamics in the blood, and their role in the implementation of various processes of gonadogenesis and gametogenesis before their practical use in fish farms.

Keywords: fish, sex steroid hormones, testosterone, estradiol, gonadogenesis, oogenesis, spermatogenesis.

ВВЕДЕНИЕ

К настоящему времени хорошо известно, что комплекс регуляторных механизмов развития воспроизводительной системы у рыб, как и у всех позвоночных животных, организован по принципу «нейроэндокринного каскада», в котором центральное место занимает ось: гипоталамус – гипофиз – гонады [Поленов 1968; Idler, 1969; Donaldson, 1973; de Vlaming, 1974; Баранникова, 1984; Jalabert et al., 2000; Devlin, Nagahama, 2002; Yang et al., 2017; Рендаков, 2018]. Впервые в ряду позвоночных животных все элементы гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы формируются уже у круглоротых [Яковлева, 2000].

Помимо этой оси, в регуляции работы репродуктивной системы участвует ещё целый ряд эндокринных желёз: эпифиз [Kavaliers, 1980; Shedpure, Pati, 1996; Srivastava, 1999], щитовидная железа [Лагунова, 1977; Youngson, Webb, 1993], интерреналовая железа [Дюбин, 1979; Young, 1993; Pottinger et al., 1995; Платик и др., 1999; Nuner, Trant, 1999], хромаффинная ткань головной почки [Межнин, 1972; Bahr et al., 1974; Bonga, 1997], урофиз [Саенко, 1993; Berlind, 1973; Gopesh, Srivastava, 2003], печень [Kime, 1978; Lembke et al., 1989; Pierantoni et al., 2002]. Таким образом, в регуляции репродуктивной функции у рыб принимают участие различные гормоны, находящиеся в сложном взаимодействии. При этом наиболее важную роль играют гонадотропные гормоны гипофиза и половые стероидные гормоны гонад [Баранникова, 1975]. А поскольку рецепторы самих гонадотропных гормонов на мембранах половых клеток, а следовательно, и возможность их прямого воздействия, обнаружены только у ооцитов человека [Meduri et al., 2002; Patsoula et al., 2003], то ключевая роль в непосредственной регуляции развития половых желёз у рыб принадлежит именно половым стероидным гормонам и соответственно стероидсекреторным клеткам.

Половые стероидные гормоны: синтез, функция и концентрация в крови при различном состоянии гонад

Половые стероидные гормоны синтезируются непосредственно в гонадах. Эти группы циклических соединений, относящиеся к классу липидов, различаются биологическим действием, которое определяется последовательностью и количеством углеродных атомов в их молекулах [Журавлева и др., 1976; Сергеев, 1984; Baroiler et al., 1999]. Стероидные гормоны, молекулы которых содержат больше всего углеродных атомов (21), являются прогестинами или гестагенами. К этой группе относятся такие половые гормоны, как

прогестерон, прегненолон, $17\alpha,20\beta$ -дигидроксипрогестерон. Стероидные гормоны с меньшим количеством атомов углерода, так называемые C_{19} -стероиды, обладают андрогенной активностью (андростендион, тестостерон, 11-кетотестостерон). И, наконец, стероидные гормоны, содержащие всего 18 атомов углерода в молекуле, являются эстрогенами (эстриол, эстрон, эстрадиол- 17β). В отличие от многих других циклических соединений, характеризующихся плоской пространственной структурой, стероидные молекулы реализуют биологическое действие через трёхмерную структуру. Показано, что для стероидных гормонов характерна стереоспецифичность действия, связанная с различными видами изомерии – оптической, геометрической и конформационной, а также наличием или отсутствием боковых заместителей [Сергеев, 1984; Теппермен, Теппермен, 1989; Фаллер, Шилдс, 2004].

Синтез стероидных гормонов – это цепь метаболических превращений молекулы холестерина, который синтезируется гепатоцитами печени и клетками эпителия кишечника. Другие клетки получают его из крови [Теппермен, Теппермен, 1989]. В клетках холестерина накапливается в микросомах, оттуда проникает в митохондрии, где и превращается в прегненолон. Дальнейшее преобразование прегненолона в прогестерон идёт при участии фермента 3β -гидроксистероид дегидрогеназы (3β -ГСДГ) [Hoar, 1969; Kagawa et al., 1981; Kobayashi et al., 1996]. При полном окислительном отщеплении боковой цепи в молекуле холестерина образуются стероиды, обладающие андрогенной активностью [Borg, 1994; Nakamura et al., 1998]. Первоначальные этапы биосинтеза эстрогенов происходят идентично соответствующим этапам биосинтеза андрогенов. Превращение андрогенов в эстрогены заключается в ароматизации тестостерона и осуществляется при участии ароматазы и цитохрома P-450, которые наряду с 3β -ГСДГ являются ключевыми ферментами стероидного синтеза [Piferrer et al., 1994; Morrey et al., 1998; Baroiler et al., 1999].

Биосинтез тестостерона может идти двумя путями: через прогестерон, 17α -гидроксипрогестерон и андростендион – так называемый Δ^4 -путь, и через прегненолон, 17α -гидроксипрегненолон, дегидроэпандростерон – Δ^5 -путь. У разных видов соотношение этих путей синтеза тестостерона различно [Colombo, Colombo Belvedere, 1977; Fostier et al., 1983; Devlin, Nagahama, 2002]. Для большинства изученных видов рыб показано, что синтез прогестина, андрогенов и эстрогенов идёт как по Δ^5 -пути, так и по Δ^4 -пути. Причём, Δ^5 -путь преобладает, как правило, у молодёжи [Iwasaki, 1973; Lambert, Pot, 1975]. У взрослых особей стероидный метаболизм может изменяться

на протяжении полового цикла. Например, у радужной форели *Parasalmo mykiss* во время вителлогенеза баланс сдвигается в сторону стероидов Δ^4 -пути [Van Bohemen, Lambert, 1979]. Таким образом, практически каждое соединение, образующееся в ходе стероидного синтеза, с одной стороны, является предшественником для другого соединения и, одновременно, обладает самостоятельным биологическим действием.

Взаимодействие стероидного гормона с клеткой-мишенью начинается со специальных рецепторов на цитоплазматической мембране [Сергеев, 1984]. Попав внутрь клетки, стероид вызывает перестройки в ядре клетки-мишени, следствием чего является синтез новых белков, в том числе и ферментов. Кроме этого, изменяется активность уже существующих ферментов [Журавлева и др., 1976; Розен, 1981].

Необходимо отметить, что помимо гонад, как основного источника половых стероидных гормонов, отдельные этапы стероидного синтеза могут осуществляться и в некоторых других тканях и органах. Так, в интерреналовой железе и печени синтезируются прогестины, которые, попадая в гонады, могут использоваться как субстрат в дальнейшем синтезе стероидов [Idler, Truscot, 1972; Kime, 1978; Sangalang, Freeman, 1988; Devlin, Nagahama, 2002]. Процесс ароматизации стероидных гормонов с образованием эстрогенов показан многими исследователями в головном мозге рыб, однако он целиком зависит от соединений-предшественников, которые синтезируются в гонадах [Callard et al., 1981; Lambert, Oordt, 1982; Mayer et al., 1991]. Таким образом, помимо прямых и обратных связей в оси гипоталамус-гипофиз-гонады, такой периферический метаболизм стероидов является дополнительным механизмом регуляции уровня половых гормонов в организме.

Взаимодействие половых стероидов гонад с тканями- и органами-мишенями у рыб можно разделить на три типа: внутригонадные, периферические и находящиеся за пределами организма (феромональные) [Баранникова и др., 1991; Colombo et al., 1979; Stacey, 2003]. Внутригонадные действия направлены непосредственно на половые клетки. Для оказания двух других типов влияния половые стероиды или продукты их метаболизма разносятся с током крови по организму, причём в случае феромонального эффекта выводятся затем во внешнюю среду [Colombo et al., 1979; Stacey, 2003]. Транспортируются стероидные гормоны кровью в связанном виде, что обеспечивает регуляцию уровней их свободных фракций, доступных для взаимодействия с мишенями, а также скорости метаболического выведения стероидов из организма [Freeman, Idler, 1971; Fostier, Breton, 1975;

Wingfield, 1980; Pottinger, 1988; Foucher et al., 1991; Laidley, Thomas, 1997]. Транспорт осуществляется как специальными белками, так и неспецифическими транспортными системами – эритроцитами и сывороточными альбуминами [Freeman, Idler, 1966; Martin, 1980; Queralt et al., 2003]. Таким образом, концентрация половых стероидных гормонов в периферической крови рыб является одним из важных показателей развития воспроизводительной системы.

Динамика содержания стероидных гормонов у рыб хорошо изучена лишь у взрослых особей на завершающих этапах созревания и в период нереста [Fostier et al., 1978; Lambert et al., 1978; Freeman et al., 1983; Буковская, 1986; Andersen et al., 1991; Бурлаков и др., 1995; Баюнова, 2001; Груслова, 2004]. Вместе с тем, нам известно лишь очень ограниченное количество работ, где подобные исследования проводились на молоди, причём, преимущественно на осетровых рыбах [Ахундов, 1997; Ахундов, Фёдоров, 1997; Фёдоров, 1997; Zelennikov et al., 1999]. Именно молодь осетровых рыб служит удобным модельным объектом для изучения гормональных механизмов регуляции хода раннего гамето- и гонадогенеза [Webb, Doroshov, 2011], так как процессы раннего развития гонад у них идут медленнее, чем у молоди многих видов костистых рыб и при той массе тела, которая позволяет проводить анализ содержания стероидных гормонов не только в тканях тела, но и в сыворотке крови.

Результаты первых экспериментальных исследований влияния экзогенных половых стероидных гормонов на дифференцировку пола у молоди рыб [Ashby, 1957; Yamamoto, 1962; Reinboth, 1962; Hishida, 1964] легли в основу предположения о том, что эти гормоны являются индукторами определения пола [Yamamoto, 1969]: андрогены определяют развитие гонад по пути семенников, а эстрогены – яичников. Однако, дальнейшие гистохимические исследования на медаке *Oryzias latipes* [Hishida, 1969; Kawahara, Yamashita, 2000], гуппии *Poecilia reticulata* [Takahashi, Iwasaki, 1973], черной моллинезии *Mollienisia latipinna* [Van den Hurk, 1974] выявили активность 3β -ГСДГ только после дифференцировки пола. Эти факты, казалось бы, ставили под сомнение гипотезу о полоопределяющем действии стероидных гормонов. Однако позже в результате исследования гонад молоди радужной форели [Van den Hurk et al., 1982] были получены гистохимические свидетельства синтеза прогестерона ещё на индифферентном этапе их развития. Кроме этого, в гонадах тиляпии *Oreochromis niloticus* с помощью иммуно-гистохимических реакций была обнаружена активность не только 3β -ГСДГ, но также

и ароматазы, что свидетельствует о синтезе эстрогенов ещё до начала дифференцировки пола [Nakamura et al., 1998]. Экспериментальное подавление синтеза эстрадиола у личинок с использованием ингибиторов ароматазы приводило к маскулинизации у рыб [Piferrer et al., 1994; Guiguen et al., 1999; Kitano et al., 2000]. В исследованиях *in vitro* на таймене *Hucho perryi* [Higashino et al., 2003] эстрадиол-17 β способствовал увеличению количества митозов гониев, но инициация первых мейотических преобразований в ооцитах происходила только в присутствии прогестина – 17 α ,20 β -дигидрокси-4-прегнен-3-она. Таким образом, к настоящему времени накопленные данные в целом, подтверждают гипотезу о том, что половые стероидные гормоны синтезируются в гонадах на стадии дифференцировки пола и выступают в роли половых индукторов.

Исследования динамики содержания половых стероидных гормонов в эмбриональный и личиночный период у рыб являются единичными [Rothbard et al., 1987; Feist et al., 1990]. Самые большие концентрации тестостерона и эстрадиола обнаружены в оплодотворенной икре. Так, в экстрактах икры кижуча *Oncorhynchus kisutch* содержание тестостерона составило 22–25 нг, а эстрадиола – 1,2–1,3 нг на икринку [Feist et al., 1990], что можно объяснить высоким содержанием стероидов в овариальной жидкости, а также хорошей проницаемостью оболочек икры для этих соединений. В ходе дальнейшего развития эмбрионов концентрации гормонов снижаются. Второй подъём концентраций половых стероидных гормонов – тестостерона до 0,8–0,9 нг, а эстрадиола до 0,25–0,30 нг на эмбрион наблюдали во время вылупления уже за счёт синтеза эндогенных стероидов. В это время гонады у эмбрионов кижуча находятся ещё на индифферентном этапе развития и повышение уровня гормонов можно объяснить их ролью природных индукторов определения пола. Однако после вылупления концентрация половых стероидных гормонов у них непрерывно снижалась, и позднее, уже у мальков на всех этапах дифференцировки гонад не было обнаружено половых отличий в содержании стероидных гормонов у самок и самцов [Feist et al., 1990]. Вместе с тем, в отличие от кижуча, у личинок тилляпии было установлено бимодальное распределение концентрации тестостерона с началом мейотических преобразований оогониев в яичниках [Rothbard et al., 1987].

У молоди осетровых рыб также отмечали отсутствие половых различий в содержании стероидных гормонов в сыворотке крови во время дифференцировки пола и после её завершения [Ахундов, 1997; Zelennikov et al., 1999]. При этом у молоди обоих по-

лов концентрация андрогенов в крови всегда была выше, чем концентрация эстрогенов – соотношение эстроген/тестостерон составляло в среднем 1:7–1:8 [Ахундов, 1991]. Например, содержание эстрадиола-17 β у молоди русского осетра *Acipenser guldenstadti* варьировало в пределах 0,038–0,375 нг/мл, а тестостерона – 0,07–5,6 нг/мл [Zelennikov et al., 1999].

Первые половые различия в содержании гормонов были обнаружены только с началом вителлогенеза у самок. При этом концентрация тестостерона у самцов увеличивалась значительно быстрее, чем у самок. Например, у самцов севрюги *Acipenser stellatus* к возрасту 10–12 месяцев соотношение эстрадиол/тестостерон было – 1:29, тогда как у самок оно изменилось незначительно [Ахундов, 1997].

Повышение концентрации эстрадиола-17 β в крови с началом периода вителлогенеза ооцитов было показано у самок многих видов рыб [Schreck, Norwood, 1974; Yaron et al., 1977; Scott et al., 1980; Idler et al., 1981; Баранникова и др., 2000]. Так, содержание этого гормона в крови при переходе ооцитов к вителлогенезу возрастает у радужной форели в среднем с 1,5–2 до 11–12 нг/мл [Breton et al., 1983], у самок атлантического лосося *Salmo salar* – с 0,7–0,9 до 4–5 нг/мл [Христофоров, Мурза, 1998], у самок севрюги – с 0,02–0,03 до 0,41–0,43 нг/мл [Баюнова, 2001]. Хорошо известно, что на этой стадии гаметогенеза эстрадиол-17 β участвует в стимуляции синтеза и секреции печенью предшественника желтка – вителлогенина [Emmersen et al., 1979; Wallas, 1985; Lazier et al., 1985; Sun, Pankhurst, 2003], а также кальциевого обмена [Mugiya, Ichii, 1981] и метаболизма жиров [de Vlaming et al., 1977]. Уровни содержания эстрадиола в крови у взрослых самок рыб многократно превышают концентрации этого гормона у самцов, что характерно для представителей разных видов позвоночных [Чернышева, 1995].

Незадолго перед нерестом у самок происходит снижение содержания эстрадиола в крови, как показано, например, на осетровых рыбах [Баранникова и др., 2000; Грускова, 2004], радужной форели [Fostier et al., 1978; Scott et al., 1980], атлантическом лососе [Христофоров, Мурза, 1998], кижуче [Jalabert et al., 1978; Sower, Schreck, 1982]. При этом возрастает концентрация 17 α ,20 β -дигидроксипрогестерона, который известен как «гормон созревания» у самок. Например, у радужной форели за две недели до овуляции концентрация эстрадиола в сыворотке крови снижается с 19–20 до 2–2,5 нг/мл, а концентрация 17 α ,20 β -дигидроксипрогестерона за этот же период возрастает с очень малых концентраций (на грани определения) до 290–310 нг/мл [Fostier, Jalabaert, 1982]. Считается,

что именно этот гормон вызывает смещение ядра ооцитов к микропиле, дезорганизацию ядерной оболочки, завершение мейоза и овуляцию [Nagahama, 1989; Bhattacharya et al., 1994; Senthilkumaran et al., 2003].

Концентрации тестостерона в крови самок некоторых видов рыб достигают максимума к концу вителлогенеза [Campbell et al., 1980; Wingfield, Grimm, 1977; Scott et al., 1980], либо, как у самок форели [Fostier, Jalabert, 1982; Scott et al., 1983] и атлантического лосося [Христофоров, Мурза, 1998], непосредственно перед овуляцией. Например, у самок севрюги в период нагула в море (II стадия зрелости гонад) концентрации тестостерона в крови составляет 1,5–4,2 нг/мл, а при заходе в Волгу (IV стадия) – 160–170 нг/мл [Баюнова, 2001].

Содержание в крови самок другого андрогена – 11-кетотестостерона, незначительно по сравнению с его содержанием у самцов. Так у самок атлантического лосося на протяжении всех стадий развития яичников концентрация этого гормона в крови не превышает 0,7 нг/мл [Христофоров, Мурза, 1998]. Вероятно, это связано с тем, что 11-кетотестостерон не участвует в реакции ароматизации, в отличие от тестостерона, который служит соединением-предшественником для эстрогенов. Предполагается, что 11-кетотестостерон у самок играет важную роль в регуляции превителлогенного роста ооцитов. Показано, в частности, что при воздействии экзогенным 11-кетотестостероном в различных дозах на незрелых самок японского угря *Anguilla japonica* достоверно увеличивается диаметр ооцитов периода превителлогенеза и количество липидных включений в них [Matsubara et al., 2003].

В литературе существует несколько предположений, объясняющих высокое содержание тестостерона в крови у самок рыб. Во-первых, продукция эстрадиола резко снижается перед овуляцией, а следовательно, накапливается избыток соединения-предшественника, т. е. тестостерона [Campbell et al., 1976]. Во-вторых, андрогены вместе с эстрадиолом-17 β и гормоном роста участвуют в регуляции синтеза вителлогенина [Hori et al., 1978; Le Menn et al., 1980; Wiegand, Peter, 1980; Kwon et al., 2003].

Содержание эстрогенов в крови самцов рыб остаётся предельно низким в течение всего репродуктивного цикла. В некоторых случаях обнаруживали лишь следы эстрадиола-17 β [Schreck, Norwood, 1974; Whitehead et al., 1978; Fostier et al., 1983]. Показано, что эстрадиол-17 β участвует в регуляции митотических делений сперматогониев на ранних этапах развития семенников, до начала активного сперматогенеза [Bouma et al., 2003; Miura, 2003].

Концентрация андрогенов в крови самцов начинает увеличиваться за несколько месяцев до созревания. Так, содержание тестостерона в крови у гольца *Salvelinus fontinalis* с 0,45 нг/мл с началом мейотических делений гониев увеличивается до 2,5 нг/мл [Sangalang, Freeman, 1974]. У самцов атлантического лосося концентрация тестостерона в крови достигает 22 нг/мл [Stuart-Kregor et al., 1981], а 11-кетотестостерона – 34,5 нг/мл [Христофоров, Мурза, 1998]. При этом у большинства изученных видов костистых рыб ведущую роль среди андрогенов играет именно 11-кетотестостерон [Заки и др., 1994; Pavlidis et al., 1994]. У самцов осетровых рыб также наблюдается тенденция к повышению концентраций тестостерона за несколько месяцев до полового созревания, в то время как уровень 11-кетотестостерона повышается непосредственно перед нерестом. После завершения нереста отмечается существенное снижение концентрации обоих андрогенов [Баюнова, 2001; Груслова, 2004]. Например, у самцов белуги *Huso huso* содержание тестостерона и 11-кетотестостерона в сыворотке крови перед половым созреванием в среднем достигает 109,7 и 100,6 нг/мл соответственно, а после нереста снижается до 16,4 и 21,7 нг/мл.

На завершающих этапах сперматогенеза усиливается синтез 17 α ,20 β -дигидроксипрогестерона, который рассматривается рядом исследователей как важнейший гормон, вовлеченный в регуляцию спермиации у рыб [Nagahama, 1989]. Показано, что 17 α ,20 β -дигидроксипрогестерон ответственен за приобретение способности сперматозоидов к движению, в то время как ни тестостерон, ни 11-кетотестостерон не влияют на подвижность спермиев [Miura et al., 1992; Miura, 2003].

У видов-гермафродитов и видов со сменой пола в онтогенезе андрогенам отводится важная роль в регуляции естественной инверсии пола [Colombo, Colombo Belvedere, 1976; Bhandari et al., 2003; Higa et al., 2003]. У протандрических – морского карася *Acanthopagrus schlegeli* (сем. Sparidae), серебристого пагеля *Pagellus acarne* (сем. Sparidae), рифовой рыбы *Amphiprion melanopus* (сем. Pomacentridae), и протогинических гермафродитов – рыбы-попугая *Sparisoma viride* (сем. Scaridae), красного групера *Epinephelus morio* (сем. Serranidae), чёрного окуня *Centropristis striatus* (сем. Serranidae), некоторых видов губановых рыб *Pseudolabrus japonicus* и *Thalassoma duperrey* (сем. Labridae), также как и у видов с прямым определением пола, пик содержания половых стероидных гормонов наблюдается перед сезоном нереста. При этом содержание 11-кетотестостерона выше в плазме крови у самцов, а эстрадиола – у самок [Reinboth et al.,

1986; Chang, Yueh, 1990; Cochran, Grier, 1991; Guiguen et al., 1993, 1995; Godwin, 1994; Morita et al., 1997; Johnson et al., 1998; Kroon, Liley, 2000]. При инверсии семенников в яичники у протандрических гермафродитов происходит снижение концентраций всех андрогенов. При инверсии яичников в семенники у протогинических гермафродитов резко возрастает концентрация 11-кетотестостерона и одновременно снижается концентрация эстрадиола [Cardwell, Liley, 1991; Sunobe et al., 2005].

Ультраструктурная организация стероидсекреторных клеток в гонадах у круглоротых и рыб

Стероидсекреторные клетки (СК) как основные источники половых стероидных гормонов описаны в гонадах у многих видов рыб [Guraya, 1976a, б; Fostier et al, 1983; Семенов 1989, 1996; Devlin, Nagahama, 2002]. В половых железах они располагаются поодиночке или небольшими группами, не образуя отдельного органа или ткани [Oota, Yamamoto, 1966; Nagahama et al., 1982; Guraya, 1994]. Исключение описано для бычков рода *Gobius*, в семенниках которых стероидсекреторные клетки образуют желеподобные структуры, четко ограниченные от семенных трубочек [Stanley et al., 1965; Belsare, 1973; Colombo, Burighel, 1974; Lofts, 1987; Pierantoni et al., 2002]. Стероидсекреторные клетки гонад появились вследствие специализации структур мезодермального происхождения [Поленов, Кулаковский, 1993]. В отличие от них, большинство других эндокринных желёз в онтогенезе образовались в результате инвагинации и перемещения вглубь зародыша эктодермальных железистых элементов выстилки ротовой полости, глотки и желудочно-кишечного тракта, т. е. посредством преобразования функции первично экзокринных клеток [Pickford, Atz, 1957; Уголев, 1985; Лейбсон, 1987]. В раннем онтогенезе клетками-предшественниками стероидсекреторных клеток у рыб являются фибробласты соединительной ткани гонад [Yamamoto, Onozato, 1968; Nicholls, Graham, 1972; Lambert, Oordt, 1974; Nagahama et al., 1982; Devlin, Nagahama, 2002]. Регуляция функции СК осуществляется гонадотропными гормонами через специальные рецепторы на их мембранах [Nagahama, 1989, 1999; Bhattacharya et al., 1994]. Впрочем, описана и прямая иннервация СК у рыб, например, в семенниках одного из видов морских уток *Sicyases sanguineus* [Perez et al., 1983] и яичниках тилапии [Nakamura et al., 1996].

Для ультраструктурной организации функционально зрелых стероидсекреторных клеток характерно наличие трех основных признаков – митохондрий

с трубчато-везикулярными кристами, агранулярного эндоплазматического ретикулума и липидных включений [Christensen, Gillim, 1969; Lofts, Bern, 1972].

Митохондрии с трубчато-везикулярными кристами. Как известно, размеры, форма и структура митохондрий сильно варьируют. Они могут расти в длину, сжиматься, ветвиться, делиться [Айзенштадт, 1984; Attardi, Schatz, 1988; Заварзин и др., 1992]. Количество и размеры митохондрий, а также их крист, увеличиваются при усилении функциональной активности клетки. Кроме этого, меняется форма митохондриальных крист – из пластинчатых они переходят в трубчатые, в связи с чем увеличивается площадь поверхности внутренней мембраны. При уменьшении функциональной нагрузки кристы вновь становятся ламелярными [Polenov, Garlov, 1974; Заварзин, Харазова, 1982; Фаллер, Шилдс, 2004]. В клетке митохондрии располагаются в тех участках, где расходуется энергия, или около скоплений субстрата, например, липидных капель [Заварзин и др., 1992; Фаллер, Шилдс, 2004]. В цитоплазме функционально активных стероидсекреторных клеток митохондрии присутствуют исключительно с трубчатыми кристами [Lofts, Bern, 1972; Devlin, Nagahama, 2002].

Агранулярный эндоплазматический ретикулум. Основной функцией агранулярной эндоплазматической сети в стероидсекреторных клетках гонад у рыб является синтез стероидных гормонов [Sugimoto, Takahashi, 1979; Nakamura et al., 1998]. В онтогенезе агранулярная сеть возникает в клетках на относительно поздних этапах развития тогда, когда они уже обладают хорошо развитой гранулярной сетью. У функционально активных СК агранулярная сеть представлена системой густо расположенных и переплетающихся трубчатых структур с ферментами стероидного синтеза, о чём свидетельствуют результаты цитохимической реакции на 3b-ГСДГ [Berchthold, 1977; Семенов, 1989; Бурлаков, 1997].

Липидные включения. Количество липидных включений в СК может сильно варьировать. Так, в клетках, локализованных в составе теки фолликулов ооцитов половозрелой горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, отмечены лишь единичные липидные включения [Nagahama et al., 1978], в то время как в гонадах стерляди *Acipenser ruthenus* в крупных секреторных клетках цитоплазма заполнена липидными включениями [Ахундов, 1997]. Есть различные предположения о возможном функциональном значении процесса накопления липидов в цитоплазме СК. Не-

которые исследователи рассматривали это как депонирование предшественника стероидных гормонов – холестерина [Christensen, Gillim, 1969], другие отмечали, что накопление липидных включений не коррелирует с повышением функциональной активности клеток [Nicholls, Maple, 1972]. Есть мнение [Follenius, Porte, 1960], что появление липидных включений в цитоплазме клеток свидетельствует о начале их дегенеративного перерождения. Например, было описано появление жировых капель в цитоплазме клеток Лейдига в семенниках горбуши в посленерестовый период, что наряду с увеличением числа лизосомоподобных телец рассматривается как результат их дегенерации [Арбузова, 1995]. Показано, что у самок осетровых [Дюбин, 1986], лососевых [Nagahama, 1989] и окунёвых рыб [Lang, 1981] цитоплазма фолликулярных клеток постовуляторных фолликулов заполняется липидными каплями, после чего они дегенерируют. Суммируя приведённые данные, можно предположить, что по мере заполнения цитоплазмы СК липидными включениями происходит снижение их синтетической активности. На определённом этапе этот процесс может приобретать необратимый характер, т. е. происходит своеобразное старение клеток и их последующая дезорганизация.

Локализация клеток, обладающих таким набором ультраструктурных признаков, в яичниках и семенниках взрослых половозрелых рыб хорошо изучена. Так, у самок СК могут располагаться в составе соединительно-тканной оболочки фолликулов ооцитов (теки) – так называемые «специальные клетки теки», в составе собственно фолликулярного эпителия ооцитов (гранулёзы), а также в строме яичника между ооцитами – интерстициальные клетки [Guraya, 1976 а, б, 1994; Fostier et al., 1983; Devlin, Nagahama, 2002]. Однако одновременно во всех трёх возможных местах СК в яичниках не обнаруживали. Их расположение изменяется в зависимости от стадии полового цикла.

Например, у молоди радужной форели, одного из наиболее изученных видов рыб в плане репродуктивной биологии, в период, когда в яичниках присутствовали ооциты периода превителлогенеза, СК обнаруживали только в составе интерстициальной ткани [Uradhuay et al., 1978]. У половозрелых самок форели основными клеточными источниками стероидов в яичнике по одним данным, являются СК в интерстициальной ткани яичников и специальные клетки теки [Van den Hurk, Peute, 1979], а максимальная активность, судя по результатам гистохимической реакции на 3β-ГСДГ, обнаруживается во время овуляции. Однако, по другим данным СК в яичниках форели располагаются в составе интерстициальной ткани и в составе

клеток гранулёзы. При этом максимальная активность СК в гранулёзе приходится на период вителлогенеза [Lambert et al., 1978].

Расположение СК в яичниках, по всей видимости, существенно различается у рыб разных видов. Например, у карпа *Cyprinus carpio* [Guraya, Kaur, 1982] и нильской тилляпии [Nakamura, Nagahama, 1985; Nakamura et al., 1996, 1998] СК обнаруживали в составе интерстициальной ткани яичника и теки фолликулов ооцитов, а у кижуча, горбуши, золотой рыбки *Carassius auratus* и данио *Brachydanio rerio* – только в составе теки фолликулов ооцитов [Yamamoto, Onozato, 1968; Nagahama et al., 1976, 1978; Hoar, Nagahama, 1978; Kagawa et al., 1981]. В свою очередь, у симы *Oncorhynchus rhodurus* и гольца *Salvelinus leucomaenis* СК обнаруживали в составе теки и гранулёзы предовуляторных фолликулов ооцитов [Nagahama et al., 1982]. Здесь, впрочем, надо отметить, что стероидогенная активность клеток в составе гранулёзы отмечена многими авторами, главным образом, по результатам гистохимических реакций на ферменты стероидного синтеза, а также в опытах по культивированию оболочек ооцитов *in vitro*. При этом ультраструктурные признаки стероидного синтеза в этих клетках выражены слабо [Yamamoto, Onozato, 1968; Nicholls, Maple, 1972; Fostier et al., 1983; Nakamura et al., 1996, 2005]. Не исключено, что разные методические приёмы в ходе исследований в немалой степени могли быть причиной различий в полученных результатах. Например, активность 3β-ГСДГ, основного фермента стероидного синтеза в яичниках миноги, была отмечена в составе гранулёзы ооцитов, тогда, как в клетках теки стероидогенной активности не обнаруживали [Hardisty, Barnes, 1968]. Однако ультраструктурные исследования на ручьевой миноге показали присутствие органелл, характерных для стероидсекреторных клеток именно в составе теки, а не в клетках, локализованных в составе фолликулярного эпителия [Busson-Mabillot, 1967; Chieffi, Pierantoni, 1987].

Специальные клетки теки и СК в составе гранулёзы овариальных фолликулов яичников действуют как последовательные звенья единой системы стероидогенеза. Согласно двухступенчатой модели («two cell-type» model) в ответ на действие гонадотропных гормонов специальными клетками теки фолликула синтезируется прогестерон и трансформируется в тестостерон, часть которого транспортируется в клетки гранулёзы. Здесь тестостерон подвергается ароматизации и превращается в эстрогены, главным образом, в эстрадиол-17β [Kagawa et al., 1982; Young et al., 1984, 1986; Nagahama, 1987a, 1987b, 1989]. Синтезировать стероидные гормоны «de novo» клетки, ло-

кализованные в составе гранулёзы, не могут [Devlin, Nagahama, 2002].

В семенниках главным источником стероидных гормонов считаются интерстициальные клетки – гомологи клеток Лейдига высших позвоночных [Oota, Yamamoto, 1966; Van den Hurk et al., 1974, 1978; Nagahama et al., 1978; Арбузова, 1995; Devlin, Nagahama, 2002; Pierantoni et al., 2002]. К стероидсекреторным клеткам семенников в разное время у разных видов рыб относили также: пограничные клетки семенных долек, клетки Сертоли и эпителиальные клетки семявыводящих канальцев [Hoar, 1969; Lofts, Bern, 1972; Van den Hurk, 1973; Guraya, 1976 b; Nagahama et al., 1978, 1982; Теппермен, Теппермен, 1989]. Термин пограничные клетки долек – «lobule boundary cells» [Marshall, Lofts, 1956], был впоследствии признан некорректным, поскольку показано [Grier, 1981], что эти клетки лежат на внешней стороне базальной мембраны, ограничивающей семенные канальцы, т. е. в интерстициальной ткани, там же, где и клетки Лейдига. Положительная гистохимическая реакция на 3β -ГСДГ в клетках Сертоли [Bara, 1969; O'Halloran, Idler, 1970; Billard et al., 1972; Van den Hurk et al., 1978; Fostier et al., 1983] и клетках эпителия выводных протоков и семяпроводов [Van den Hurk, 1973, 1974; Lofts, 1987; Lahnsteiner et al., 1993] была обнаружена только на завершающих этапах спермиогенеза, когда в семенниках появлялись сперматозоиды. Помимо синтеза и метаболизма стероидов, в этих клетках синтезируются моносахариды, белки, кислая и щелочная фосфатаза, протеазы, глюкуронидаза и другие ферменты, важные для завершения созревания спермиев, регуляции состава семенной жидкости и уничтожения спермиев, оставшихся в семенниках после нереста [Van den Hurk, 1973; Lahnsteiner et al., 1993; Pierantoni et al., 2002]. Таким образом, только интерстициальные клетки (кл. Лейдига) в семенниках имеют характерную ультраструктурную организацию стероидсекреторных клеток, и только в них обнаружена положительная реакция на ферменты стероидного синтеза практически у всех изученных видов рыб на разных стадиях развития семенников [Lofts, 1987; Kobayashi et al., 1996; Morrey et al., 1998; Nagahama, 1999; Devlin, Nagahama, 2002; Pierantoni et al., 2002].

В стероидсекреторных клетках, расположенных как в семенниках, так и в яичниках рыб с возрастом происходят изменения в ультраструктурной организации и функциональной активности [Larsen, 1965; Loir et al., 1989; Schulz et al., 1997], так же как у высших позвоночных и человека [Luo et al., 1996; Munor et al., 1997; Rosenstrauch et al., 1998]. По мере дифференцировки СК увеличивается относительный объём

агранулярной эндоплазматической сети в цитоплазме, растёт число митохондрий, происходит изменение формы митохондриальных крист на трубчатые. Эти изменения хорошо показаны на СК в составе клеток гранулёзы фолликулов при переходе ооцитов к вителлогенезу и коррелируют с уровнем гонадотропных и половых стероидных гормонов в крови [Nicholls, Maple, 1972; Kagawa, Takano, 1979; Fostier et al., 1983; Поленов, Гарлов, 1989; Devlin, Nagahama, 2002]. Рост стероидсекреторных клеток и увеличение их числа, а также изменение их ультраструктурной организации (увеличение объёма агранулярной сети, числа и размеров митохондрий, количества крист) были показаны при экспериментальном воздействии хорионическим гонадотропином на рыб [Sugimoto, Takahashi, 1979], птиц [Rosenstrauch et al., 1998] и млекопитающих [Mendishandagama, 1997]. У рыб после нереста [Loir et al., 1989; Арбузова, 1995], а у высших позвоночных с возрастом [Rosenstrauch et al., 1998] при снижении уровня половых гормонов происходит уменьшение числа СК в гонадах, а также изменение в их ультраструктурной организации (тёмный матрикс, редкие пластинчатые кристы, одиночные канальцы эндоплазматической сети и др.). Происходит ли восстановление дегенерировавших СК в гонадах полициклических рыб или они заново дифференцируются из клеток-предшественников, пока не понятно. По-видимому, клеточного цикла, подобного циклу, описанному для нейросекреторных клеток гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы [Гарлов, Поленов, 1996], у СК не существует. У крыс [Dombrowicz et al., 1996] с помощью иммуноцитохимических реакций были выявлены стероидогенные ферменты не только в клетках Лейдига семенников, но также и в мезенхимных, эндотелиальных лимфатических и миоидных клетках. При действии на самцов крыс [Miyano et al., 1997] химическим соединением, избирательно разрушающим стероидсекреторные клетки гонад, восстановление их идёт за счёт митотических делений клеток-предшественников. Причём, количество этих клеток, по-видимому, не ограничено. Можно предположить, что и у рыб пополнение и увеличение числа стероидсекреторных клеток в гонадах происходит за счёт дифференцировки клеток-предшественников, а не восстановления и деления уже существующих.

Стероидсекреторные клетки в гонадах у молодых рыб

Согласно гипотезе о полоопределяющей функции стероидов, предполагалось, что стероидсекреторные клетки должны появляться в гонадах ещё до начала дифференцировки пола. Однако гистологиче-

ские и ультраструктурные исследования гонад у медаки [Sato, 1974; Kanamori et al., 1985], радужной форели [Van den Hurk et al., 1982], кижуча, горбуши [Nagahama et al., 1978], симы [Nakamura, Nagahama, 1993] первоначально позволили обнаружить СК только после начала или даже завершения дифференцировки пола. В более поздних работах на тилапии [Nakamura, Nagahama, 1985, 1989; Nakamura et al., 1998], молоди осетровых рыб [Семенов, 1989, 1995, 1996; Фёдоров и др., 1990] и вновь радужной форели [Мосягина, 1998] СК были обнаружены уже на индифферентном этапе развития гонад. Но это были клетки в состоянии дифференцировки и ультраструктурные признаки стероидного синтеза в них были выражены слабо. СК располагались прямо в стромах гонад как у будущих самок, так и у будущих самцов [Мосягина, 1998; 2006], поскольку на индифферентном этапе развития гонад половые клетки у тех и других были представлены исключительно гониями.

Наиболее дифференцированные стероидсекреторные клетки на индифферентном этапе развития гонад были выявлены у молоди осетровых рыб, причём сразу нескольких типов. При этом клетки с разной структурной организацией и локализацией последовательно появлялись в ходе раннего онтогенеза [Ахундов, 1991, 1997; Семенов, 1989, 1996]. Так, клетки I типа окружали гонии и содержали практически полный набор признаков стероидного синтеза: в их цитоплазме начинали накапливаться липидные включения, формировались цистерны агранулярного ретикула и небольшое число мелких митохондрий с трубчатыми кристами. Именно в этих клетках была обнаружена положительная реакция на фермент стероидного синтеза – 3β -ГСДГ [Семенов, 1989]. Эти клетки концентрировались в центральной части гонады, формируя единый тяж, состоящий из половых и секреторных клеток. СК II типа располагались в основном в составе эпителия гонад и в отличие от СК I типа не содержали липидных включений. В период появления анатомических признаков пола у осетровых рыб проявлялись и половые различия в структуре и разнообразии секреторных клеток [Ахундов, 1997; Семенов и др., 1997]. У самок помимо СК первых двух типов появлялись СК III типа, которые располагались у кровеносных сосудов и содержали гранулы белкового секрета. Таким образом, полученные факты, во-первых, подтверждали, что эндогенные стероидные гормоны действуют как природные индукторы дифференцировки пола, а, во-вторых, свидетельствовали, что даже СК, не имеющие полного набора ультраструктурных признаков, уже обладают способностью к стероидному синтезу.

Увеличение числа и активности стероидсекреторных клеток совпадало с началом мейотических делений половых клеток, что было показано на молоди осетровых рыб [Семенов, 1996; Семенов и др., 1997; Ахундов, 1997], чёрной молинезии [Van den Hurk, 1973], медаки [Kanamori et al., 1985] и тилапии [Nakamura, Nagahama, 1985; Nakamura et al., 1998].

У самок при развитии яичников после завершения дифференцировки пола стероидсекреторные клетки выявляли практически повсеместно – в покровном эпителии и стромах гонад, в составе гранулёзы и теки превителлогенных ооцитов. При этом клетки могли быть выявлены сразу в трёх из четырёх перечисленных мест локализации. В целом же у самок разных видов рыб: речной миноги, радужной форели, горбуши с появлением и дальнейшим развитием ооцитов периода превителлогенеза наблюдается смещение локализации стероидного синтеза в направлении «строма → оболочки ооцитов» [Мосягина, Зеленников, 2015, 2019]. Отметим, что дефинитивные СК у взрослых самок находятся именно в оболочках овариальных фолликулов [Guray, 1976 a; Fostier et al., 1983; Devlin, Nagahama, 2002; Nakamura et al., 2005]. С появлением активных секреторных клеток в оболочках ооцитов периода превителлогенеза, СК в стромах практически исчезают. Помимо общей тенденции, весь процесс дифференцировки СК, по-видимому, имеет видоспецифические черты. Например, в гонадах тилапии наблюдали постепенное развитие СК и увеличение их количества [Nakamura et al., 1998], а у молоди осетровых рыб в процессе дифференцировки пола происходит полная замена одних типов СК другими [Семенов, 1996].

В ходе подавления оогенеза у молоди рыб при помощи экзогенного тестостерона или эстрадиола происходят процессы прямо противоположные тем, которые наблюдали при естественном ходе развития яичников – понижение активности СК в составе теки фолликулов превителлогенных ооцитов и одновременное усиление активности СК в стромах яичников [Мосягина, Зеленников, 2012]. Вероятно, увеличение синтеза андрогенов секреторными клетками, расположенными в стромах, приводило к торможению развития ооцитов и функционирования СК в гранулёзе и теке. Это предположение подтверждают результаты комплексного исследования половых и стероидсекреторных клеток в гонадах, а также содержания половых стероидных гормонов в сыворотке крови. Так, у самок стерляди, чем выше была концентрация тестостерона в крови, тем меньше СК было в составе теки фолликулов превителлогенных ооцитов, а у особи с самым большим содержанием тестостерона

(22,5 нг/мл) СК были расположены только в строме яичника [Мосягина, Зеленников, 2016].

В семенниках у молоди всех видов круглоротых и рыб, как и при индифферентном состоянии гонад, стероидсекреторные клетки обнаруживали в составе эпителия и стромы. При этом активность и количество СК в составе эпителия семенников по мере развития половых желёз снижались, а в строме семенников – возрастали. Таким образом, уже в раннем возрасте, до начала в семенниках мейотических делений СК оказываются исключительно в строме, то есть там, где и у взрослых половозрелых самцов [Van den Hurk, 1973; Guraya, 1976 б, 1994; Арбузова, 1995].

У видов с непрямой определением пола развитие стероидсекреторных клеток в семенниках происходит несколько сложнее. В отличие от самок, у самцов эти клетки присутствовали только в строме и не появлялись в оболочках ооцитов периода превителлогенеза [Мосягина и др., 2003]. Можно полагать, что это обстоятельство определяет дефицит гормонов эстрогенов, и, как следствие, неизбежную резорбцию ооцитов и инверсию яичника в семенник. Это предположение было проверено экспериментально. Даже однократная инъекция эстрадиола зародышам горбуши предотвращала дальнейшую инверсию гонад на любом этапе реализации этого процесса и стимулировала дальнейшее развитие яичников [Зеленников, 2021]. Если при помощи гормонального воздействия стимулировали феминизацию гонад, то сначала наблюдали увеличение количества стероидсекреторных клеток в строме семенников, затем возрастание их активности, а с появлением ооцитов периода превителлогенеза и расположение активных СК в составе гранулёзы. Таким образом, развитие стероидной функции при направленной инверсии семенников в яичники происходило так же, как и в яичниках у обычных самок [Мосягина, Зеленников, 2012].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на то, что о концентрации и функции половых стероидных гормонов, а также о локализации и ультраструктурной организации стероидсекреторных клеток в гонадах у рыб к настоящему времени накоплено много научных данных, эти сведения в значительной степени остаются, как противоречивыми, так и недостаточными. Противоречивость объясняется сразу тремя совокупными обстоятельствами.

Во-первых, хорошо известно, что половые стероидные гормоны являются многофункциональными. В результате при внешне сходном состоянии половых желёз может выявляться их весьма различная концен-

трация, а также различная ультраструктурная организация стероидсекреторных клеток.

Во-вторых, стероидогенная функция у рыб исследуется с применением весьма различных методических приёмов, среди которых иммуноферментный или радиоиммунный анализ концентрации самих гормонов в крови или тканях, биохимическое исследование активности ферментов, цитоморфологическое исследование ультраструктурной организации секреторных клеток и другие. Ясно, что данные, полученные в методически разноплановых исследованиях, могут определить и разные выводы.

В-третьих, хорошо известна видовая специфика как динамики самих половых стероидных гормонов, так и ультраструктурной организации стероидсекреторных клеток [Мосягина, Зеленников, 2019], особенно с учётом того, что в эволюции рыб сформировалось большое разнообразие репродуктивных стратегий [Tokarz et al., 2015]

В свою очередь, недостаточность данных определяется тем, что практически все накопленные сведения о стероидогенной функции гонад посвящены исследованию только двух тем, имеющих, впрочем, самое важное практическое применение. Это дифференцировка (инверсии) пола при исследовании молоди рыб и половое созревание (нерест) при исследовании взрослых особей. Если в данных, посвящённых этим темам и есть противоречия, то они связаны с исторической этапностью получения сведений и, соответственно, с последовательностью в развитии научных представлений. Накопленные данные положены в основу управления половым созреванием и нерестом рыб в условиях рыбных хозяйств, а также разработки биотехники искусственного получения однополых поколений для многих видов рыб – объектов аквакультуры [Chang et al., 1999; Luchenbach et al., 2003; Tzchori et al., 2004; Haugen et al., 2011; и др.]. При этом воздействие на рыб половыми стероидными гормонами в зависимости от практической потребности позволяет получить популяции, состоящие, как исключительно из самцов [Tuan et al., 1999; Afonso, Leboutte, 2003], так и только из самок [Pongthana et al., 1999; Vinas et al., 2013].

Вместе с тем до настоящего времени без должного внимания остаются другие направления, особенно в области раннего гаметогенеза, по которым имеются очень немногочисленные данные, например, особенности и темп роста ооцитов периода превителлогенеза [Matsubara et al., 2003; Мосягина, Зеленников, 2006; Lokman et al., 2007], формирование численности ооцитов [Maruska et al., 2009], становление цикличности воспроизводства. Единичными остаются

ся сведения совокупного анализа содержания стероидных гормонов и состояния стероидсекреторных клеток. Более многочисленными, хотя и по-прежнему недостаточными, оказываются данные о стероидогенной функции у рыб в связи с антропогенным и в частности токсическим воздействием [Knudsen, Pottinger, 1999; Phillips, Xi, 2000; Shappell et al., 2010; Zhao et al., 2015], особенно с учётом значительного разнообразия токсикантов, оказывающихся уже не только в пресных, но и морских водах.

Благодарности

Авторы благодарят своих коллег Л.В. Баянову, К.Е. Фёдорова, П.Е. Гарлова за ценные советы при подготовке рукописи.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Представленная работа является обзором литературы; в процессе её выполнения опыты с живыми животными не проводили.

Финансирование

Работа не имела дополнительного спонсорского финансирования.

ЛИТЕРАТУРА

- Айзенштадт Т.Б. 1984. Цитология оогенеза. М.: Наука. 247 с.
- Арбузова Л.Л. 1995. Морфофункциональная характеристика клеток Лейдига семенников горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в период нерестовой миграции // Морфология. Т. 108. № 3. С. 72–75.
- Ахундов М.М. 1991. Влияние экологических факторов на ранний гамет- и гонадогенез осетровых рыб. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку. Ин-т физиологии. 22 с.
- Ахундов М.М. 1997. Пластичность дифференцировки пола у осетровых рыб. Баку. Элм. 200с.
- Ахундов М.М., Фёдоров К.Е. 1997. Влияние гипофизарных инъекций на развитие половых желёз у молоди стерляди // Труды БиНИИ. Вып. 44. С. 117–126.
- Баранникова И.А. 1975. Гонадотропные и половые гормоны и их роль в регуляции функции воспроизводительной системы у пойкилотермных животных // Труды ВНИРО. Т. 61. С. 34–54.
- Баранникова И.А. 1984. Гормональная регуляция репродуктивной функции у рыб с различной экологией // Биологические основы рыбоводства. М.: Наука. С. 186–202.
- Баранникова И.А., Буковская О.С., Боев А.А., Дюбин В.П. 1991. Гормональная регуляция репродуктивной функции рыб (теоретические и практические аспекты) // Эндокринология репродукции. СПб.: Наука. С. 147–190.
- Баранникова И.А., Дюбин В.П., Баянова Л.В., Семенкова Т.Б. 2000. Стероиды в регуляции репродуктивной функции рыб // Российский физиологический журнал им. Сеченова. Т. 86. № 8. С. 968–978.
- Баянова Л.В. 2001. Роль стероидных гормонов в осуществлении жизненного цикла севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas) в природе и при искусственном воспроизводстве. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб: СПбГУ. 17 с.
- Буковская О.С. 1986. Роль гонадотропина и половых гормонов в регуляции заключительных этапов репродуктивного цикла севрюги и осетра. Автореф. ...дисс. канд. биол. наук. Л.: СПбГУ. 22 с.
- Бурлаков А.Б., Емельянова Н.Г., Годович П.Л. 1995. Изменение гормонального статуса самок белого толстлобика *Hypophthalmichthys molitix* в перднерестовый период // Вопросы ихтиологии. Т. 35. № 1. С. 105–113.
- Бурлаков А.Б. 1997. Половая специфичность гипофизарных гонадотропинов у икромечущих рыб. М.: Изд-во МГУ. 208 с.
- Гарлов П.Е., Поленов А.Л. 1996. Функциональная цитоморфология преопитико-гипофизарной нейросекреторной системы рыб // Цитология. Т. 38. № 3. С. 275–299.
- Грулова А.Б. 2004. Стероидные гормоны в осуществлении репродуктивной функции русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Br.) в природе и в искусственных условиях. Автореф. ... дисс. канд. биол. наук. СПб.: СПбГУ. 16 с.
- Дюбин В.П. 1979. Изучение интерреналовой железы осетровых (сем. Acipenseridae) в связи с регуляцией уровня ионов в крови. Автореф. ... дисс. канд. биол. наук. Л.: ЛГУ. 20 с.
- Дюбин В.П. 1986. Гистохимическое исследование стероидогенной ткани гонад русского осетра // Цитология. Т. 26. № 4. С. 448–451.
- Журавлева Т.Б., Прочуханов Р.А., Иванова Г.В., Ковальский Г.Б., Ростовцева-Байдаченко Т.И. 1976. Функциональная морфология нейроэндокринной системы. Л.: Наука. 198 с.
- Заварзин А.А., Харазова А.Д. 1982. Основы общей цитологии. Л.: Изд-во ЛГУ. 240 с.
- Заварзин А.А., Харазова А.Д., Молитвин М.Н. 1992. Биология клетки: общая цитология. СПб: Изд-во СПбГУ. 320 с.
- Заки М.И., Эль-Гарабави М.М., Камиль С.С. 1994. Сезонные изменения гонадотропного и половых стероидных гормонов в сыворотке крови лобана *Mugil cephalus* в лагуне Эль-Бардавилль Средиземного моря // Вопросы ихтиологии. Т. 34. Вып. 6. С. 827–830.
- Зеленников О.В. 2021. Влияние процессов раннего оогенеза на развитие воспроизводительной системы у рыб. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО. 43 с.
- Лагунова В.С. 1977. Щитовидная железа и нейрогипофиз молоди севрюги и осетра в период её миграции из реки в море // Физиология и биохимия онтогенеза. Л.: Наука. С. 109–113.
- Лейбсон Л.Г. 1987. Происхождение и эволюция эндокринной системы // Эволюционная физиология. Л.: Наука. ч. 2. С. 3–52.
- Межнин Ф.И. 1972. Интерреналовая и хромафинная ткань пресноводных рыб // Вопросы ихтиологии. Т. 12. Вып. 4. С. 733–747.
- Мосягина М.В., Кузнецова И.В., Зеленников О.В., Гарлов П.Е. 2003. Морфо-функциональный анализ состояния сте-

- роидсекреторных клеток гонад молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum)) в норме и при воздействии эстрадиолом // Цитология. Т. 45. № 5. С. 450–455.
- Мосягина М.В., Зеленников О.В. 2006. О роли стероидсекреторных клеток в регуляции развития гонад у молоди тихоокеанских лососей // Вопросы ихтиологии. Т. 46. № 2. С. 272–277.
- Мосягина М.В., Зеленников О.В. 2012. Экспериментальный анализ влияния половых стероидных гормонов на состояние стероидсекреторных клеток у молоди лососевых рыб // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Вып. 4. С. 3–19.
- Мосягина М.В., Зеленников О.В. 2015. Развитие стероидсекреторных клеток у молоди горбуши и миноги в период дифференцировки пола // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Вып. 3. С. 36–45.
- Мосягина М.В., Зеленников О.В. 2016. Состояние стероидсекреторных клеток и концентрация половых стероидных гормонов в плазме крови сибирского осетра *Acipenser baerii* и стерляди *A. rutenus* (Acipenseridae) в период дифференцировки пола // Вопросы ихтиологии. Т. 56. № 1. С. 95–101.
- Мосягина М.В., Зеленников О.В. 2019. Особенности ультраструктурной организации стероидсекреторных клеток в гонадах у молоди круглоротых и рыб // Труды ЗИН. Т. 323. № 4. С. 442–450.
- Поленов А.Л. 1968. Гипоталамическая нейросекреция. Л.: Наука. 159 с.
- Поленов А.Л. 1975. Гипоталамический контроль процессов размножения у рыб // Труды ВНИРО. Т. 61. С. 54–68.
- Поленов А.Л., Гарлов П.Е. 1989. О миоидно-секреторных (стероидогенных) клетках соединительнотканной оболочки (теки) фолликулов яичника половозрелых осетровых рыб // Цитология. Т. 31. № 2. С. 161–168.
- Поленов А.Л., Кулаковский Э.Е. 1993. Происхождение и эволюция нейроэндокринных клеток и нейрогормональной регуляции у Metazoa // Нейроэндокринология. СПб. Ч. 1. кн. 1. С. 13–31.
- Рендаков Н.Л. 2018. Некоторые аспекты стероидной регуляции у костистых рыб // Труды Карельского научного центра РАН. № 6. С. 3–21. DOI: 10.17076/eb777.
- Розен В.Б. 1981. Рецепция гормонов клеткой и принцип саморегуляции в инициации гормонального эффекта // Механизмы гормональных регуляций и роль обратных связей в явлениях развития и гомеостаза. М.: Наука. 332 с.
- Саенко И.И. 1993. Каудальная нейросекреторная система рыб // Нейроэндокринология. Ч. 1. кн. 1. С. 123–139.
- Семенов В.В. 1989. Возможное происхождение, структура и локализация стероидсекретирующих клеток в яичнике молоди осетровых рыб // Цитология. Т. 31. № 1. С. 34–41.
- Семенов В.В. 1995. Пополнение фонда половых и секреторных клеток в гонадах половозрелых самок русского осетра *Acipenser gueldenstaedti* // Вопросы ихтиологии. Т. 35. № 4. С. 487–495.
- Семенов В.В. 1996. Развитие половых и секреторных клеток яичника в раннем онтогенезе осетровых рыб // Цитология. Т. 38. № 4/5. С. 445–455.
- Семенов В.В., Фёдоров К.Е., Ахундов М.М. 1997. Ультраструктурный анализ закладки и половой дифференцировки гонад у стерляди и ленского осетра // Труды БиНИИ. Вып. 44. С. 7–17.
- Сергеев Т.В. 1984. Стероидные гормоны. М.: Наука. 240 с.
- Теппермен Дж., Теппермен Х. 1989. Физиология обмена веществ и эндокринной системы. М.: Мир. 653 с.
- Уголев А.М. 1985. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л.: Наука. 544 с.
- Фаллер Дж.М., Шилдс Д. 2004. Моллекулярная биология клетки. М.: Бином-пресс. 272 с.
- Фёдоров К.Е. 1997. Гормональные аспекты регуляции раннего гамето- и гонадогенеза рыб // Труды БиНИИ. Вып. 44. С. 100–117.
- Фёдоров К.Е., Зубова С.Э., Семенов В.В., Бурлаков А.Б. 1990. Стероидсекреторные клетки в гонадах молоди стерляди *Acipenser ruthenus* L. в период дифференцировки пола // Вопросы ихтиологии. Т. 30. Вып. 1. С. 65–75.
- Христофоров О.Л., ЛеГак Ф., Мурза И.Г. 1994. Гормональный статус анадромных мигрантов атлантического лосося летней и осенней биологических групп // Мат. V Всерос. совещ. «Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб». СПб. Изд-во ГосНИОРХ. С. 206–208.
- Христофоров О.Л., Мурза И.Г. 1998. Репродуктивная функция и её контроль у атлантического лосося // Атлантический лосось. СПб.: Наука. С. 75–127.
- Чернышева М.П. 1995. Гормоны животных. Введение в физиологическую эндокринологию: учебное пособие. СПб.: Изд-во Глаголь. 296 с.
- Яковлева И.В. 2000. Нейроэндокринологические аспекты раннего онтогенеза круглоротых и рыб. СПб.: ООО Изд-во Петрополис. 132 с.
- Afonso L.O.B., Leboute E.M. 2003. Sex reversal in Nile tilapia: Is it possible to produce all male stocks through immersion in androgens? // World Aquaculture Inc. Aquacult. Eur. V. 34. № 3. P. 16–19.
- Andersen O., Skibeli V., Haug E., Gautvik K.M. 1991. Serum prolactin and sex steroids in Atlantic salmon (*Salmo salar*) during sexual maturation // Aquaculture. V. 95. P. 169–178.
- Ashby K.R. 1957. The effect of steroid hormones on the brown trout (*Salmo trutta*) during the period of gonadal differentiation // J. of Embryology and Experimental Morphology. V. 3. P. 225–249.
- Attardi G., Schatz G. 1988. Biogenesis of mitochondria // Annual Review of Cell Biology. V. 4. P. 289–333.
- Bahr J., Kao L., Nalbandov A.V. 1974. Role of catecholamines and nerves in ovulation // Biology of Reproduction. V. 10. P. 273–290.
- Bara G. 1969. Histochemical demonstration of 3 β -, 11 β - and 17 β -hydroxy-steroid dehydrogenases in the testis of *Fundulus heteroclitus* // General Comparative Endocrinology. V. 13. P. 189–200.
- Baroiller J.-F., Guiguen Y., Fostier A. 1999. Endocrine and environmental aspects of sex differentiation in fish // Cellular and Molecular Life Sciences. V. 55. P. 910–931.
- Belsare D.K. 1973. On the evolution of testicular endocrine tissue in some teleosts // Zeitschrift fur Mikroskopisch-Anatomische Forschung. V. 87. P. 610–618.
- Berchtold J.P. 1977. Ultracytochemical demonstration and probable localization of 3 β -hydroxysteroid dehydrogenase activity with a ferricyanide technique // Histochemistry. V. 50. P. 175–190.

- Berlind A. 1973. Caudal neurosecretory system: a physiologist view // *American Zoologist*. V. 13. P. 759–770.
- Bhandari R.K., Higa M., Komuro H., Nakamura S., Nakamura M. 2003. Aromatase inhibitor induces complete sex change in protogynous honeycomb grouper (*Epinephelus merra*) // *Abstr. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish*. Mie. Japan. P. 40.
- Bhattacharya S., Halder S., Manna P.R. 1994. Current status of endocrine aspects of fish reproduction // *Proceedings of the Indian National Science Academy*. V. 60. P. 33–44.
- Borg B. 1994. Androgens in teleost fishes. Mini review // *Comparative Biochemistry and Physiology*. V. 109. № 3. P. 219–245.
- Bouma J., Cloud J.G., Nagler J.J. 2003. Estradiol-17b causes proliferation of interstitial cells in the pre-spermatogenic rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) testis // *Abstr. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish*. Mie. Japan. P. 52.
- Breton B., Fostier A., Zohar Y., Le Bail P.Y., Billard R. 1983. Gonadotropine glycoproteique et estradiol-17b pendant le cycle reproducteur chez la truite fario (*Salmo trutta*) femelle // *General and Comparative Endocrinology*. V. 49. P. 220–231.
- Busson-Mabillot S. 1967. Structure ovarienne de la lamproie adulte (*Lampetra planeri* Bloch). II. Les enveloppes de l'ovocyte: cellules folliculaires et stroma ovarienne // *J. of Microscopie*. V. 6. P. 807–838.
- Callard G.V., Petro Z., Ryan K.J. 1981. Biochemical evidence for aromatization of androgen to estrogen in the pituitary // *General and Comparative Endocrinology*. V. 44. P. 359–364.
- Campbell C.M., Walsh J.M., Ilder D.R. 1976. Steroids in the plasma of the winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* W. A seasonal study and investigation of steroid involvement in oocyte maturation // *General and Comparative Endocrinology*. V. 29. P. 14–20.
- Campbell C.M., Fostier A., Jalabert B., Truscott B. 1980. Identification and quantification of steroids in the serum of spermiating or ovulating rainbow trout // *J. of Endocrinology*. V. 85. P. 371–378.
- Cardwell J.R., Liley N.R. 1991. Hormonal control of sex and color change in the stoplight parrotfish, *Sparisoma virida* // *General and Comparative Endocrinology*. V. 81. № 1. P. 7–20.
- Chang C.F., Yueh W.S. 1990. Annual cycle of gonadal histology and steroid profiles in the juvenile males and adult females of the protandrous black porgy *Acanthopagrus schlegelii* // *Aquaculture*. V. 91. P. 179–196.
- Chang C.F., Hung C.Y., Chiang M.C., Lan S.C. 1999. The concentrations of plasma sex steroids and gonadal aromatase during controlled sex differentiation in grey mullet, *Mugil cephalus* // *Aquaculture*. V. 173. № 1–4. P. 37–45.
- Chieffi G., Pierantoni R. 1987. Regulation of ovarian steroidogenesis // *Hormones and reproduction in fishes, amphibians, and reptiles*. Plenum Press. New York and London. P. 117–144.
- Christensen A.K., Gillim S.W. 1969. The correlation of fine structure and function in steroid-secreting cells, with emphasis on those of the gonads // *The gonads*. / McKerns K. W. (ed.). Noth-Holland Publ. Co., Amsterdam. P. 415–488.
- Cochran R.C., Grier H.J. 1991. Regulation of sexual succession in the protogynous black sea bass *Centropristis striatus* Osteichthyes Serranidae // *General and Comparative Endocrinology*. V. 82. P. 69–77.
- Colombo L., Colombo Belvedere P. 1976. Steroid biosynthesis by the ovary of the European eel, *Anguilla anguilla* L. at the silver stage // *General and Comparative Endocrinology*. V. 28. P. 371–385.
- Colombo L., Colombo Belvedere P., Andrea M. 1979. Biochemical and functional aspects of gonadal biosynthesis of steroid hormones in teleost fishes // *Hormonal Steroids Fish: Proc. Satellite Symp. New Delhi*. P. 443–451.
- de Vlaming V.L. 1974. Environmental and endocrine control of teleost reproduction / In.: *Control of sex in fishes*. Ed. C.B. Schreck. Extension Division. Virginia (USA). P. 13–83.
- de Vlaming V.L., Shing J., Paquette G., Vuchs R. 1977. In vivo and in vitro effects of oestradiol-17b on lipid metabolism in *Notemigonus crysoleucas* // *J. of Fish Biology*. V. 10. № 3. P. 273–285.
- Devlin R.H., Nagahama Y. 2002. Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological, and environmental influences // *Aquaculture*. V. 208. P. 191–364.
- Dombrowicz D., Sente B., Reiter E., Closset J., Hennen G. 1996. Pituitary control of proliferation and differentiation of Leydig cells and their putative precursors in immature hypophysectomized rat testis // *J. of Andrology*. V. 17. № 6. P. 639–650.
- Donaldson E.M. 1973. Reproductive endocrinology of fishes // *American Zoologist*. V. 13. № 3. P. 909–931.
- Emmersen J., Korsgaard B., Petersen I. 1979. Dose response kinetics of serum vitellogenin, liver DNA, RNA, protein and lipid after induction by estradiol-17b in male flounders (*Platichthys flesus* L.) // *Comparative Biochemistry and Physiology*. B. V. 63. P. 1–6.
- Feist G., Schreck C.B., Fitzpatrick M.S., Redding J.M. 1990. Sex steroid profiles of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) during early development and sexual differentiation // *General and Comparative Endocrinology*. V. 80. P. 299–313.
- Follenius E., Porte A. 1960. Cytologie fine des cellules interstitielles du testicule de poisson *Leistes reticulatus* R. // *Experientia*. V. 16. P. 190–192.
- Fostier A., Breton B. 1975. Binding of steroids by plasma of a teleost: The rainbow trout *Salmo gairdneri* // *J. of Steroid Biochemistry*. V. 6. P. 345–351.
- Fostier A., Weil C., Terqui M., Breton B., Jalabert B. 1978. Plasma estradiol-17b and gonadotropin during ovulation in rainbow trout *Salmo gairdneri* // *Ann. Biol. Anim., Biochem., Biophys.* V. 18. P. 929–936.
- Fostier A., Jalabert B. 1982. Physiological basis of practical means to induce ovulation in fish // *Proc. Int. Symp. Reprod. Physiol. Fish. Wageningen. Netherlands*. P. 164–173.
- Fostier A., Jalabert B., Billard R., Breton B. 1983. The gonadal steroids // *Fish physiology*. V. IXA. P. 277–372.
- Foucher J.L., de Niu P., Mourot B., Vaillant C., Le Gac F. 1991. In vivo and in vitro studies on sex steroid binding protein sbp regulation in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* influenc of sex steroid hormones and of factors linked to

- growth and metabolism // J. of Steroid Biochemistry. V. 39. P. 975–986.
- Foucher J.L., Le Bail P.Y., Le Gac F. 1992. Influence of hypophysectomy castration fasting and spermiation on Spb concentration in male rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // General and Comparative Endocrinology. V. 84. P. 101–110.
- Freeman H.C., Idler D.R. 1966. Transcortin binding of cortisol in Atlantic salmon (*Salmo salar*) plasma // General and Comparative Endocrinology. V. 7. № 1. P. 37–43.
- Freeman H.C., Idler D.R. 1971. Binding affinities of blood proteins for sex hormones and corticosteroids in fish // Steroids. V. 17. № 2. P. 233–250.
- Freeman H.C., Sangalang G.B., Burn G., Menemy M. Mc. 1983. The blood sex hormone levels in sexually mature male Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Westfield River (pH 4,7) and the Medway River (pH 5,6), Nova Scotia // The Science of the Total Environment. V. 32. P. 87–91.
- Godwin J. 1994. Behavioural aspects of protandrous sex change in the anemonefish, *Amphiprion melanopus*, and endocrine correlates // Animal Behaviour. V. 48. P. 551–567.
- Gopesh A., Srivastava P. 2003. Caudal neurosecretory system in an exotic species of catfish *Clarias gariepinus* // National Academy of Sciences, India. Science Letters. V. 26. № 1–2. P. 47–48.
- Grier H.J. 1981. Cellular organisation of the testis and spermatogenesis in fishes // American Zoologist. V. 21. P. 345–357.
- Guiguen Y., Jalabert B., Thouard E., Fostier A. 1993. Changes in plasma and gonadal steroid hormones in relation to the reproductive cycle and the sex inversion process in the protandrous seabass *Lates calcarifer* // General and Comparative Endocrinology. V. 92. P. 327–338.
- Guiguen Y., Jalabert B., Benett A., Fostier A. 1995. Gonadal in vitro androstenedione metabolism and changes in some plasma and gonadal steroid hormones during sex inversion of the protandrous seabass, *Lates calcarifer* // General and Comparative Endocrinology. V. 100. P. 106–118.
- Guiguen Y., Baroiller J.F., Ricordel M.J., Iseki K., McMeel O.M., Martin S.A.M., Fostier A. 1999. Involvement of estrogens in the process of sex differentiation in two fish species: the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and a Tilapia (*Oreochromis niloticus*) // Molecular Reproduction and Development. V. 54. P. 154–162.
- Guraya S.S. 1976 a. Recent advances in the morphology, histochemistry, and biochemistry of steroid-synthesizing cellular sites in the non-mammalian vertebrate ovary // International Review of Cytology. V. 44. P. 365–409.
- Guraya S.S. 1976 b. Recent advances in the morphology, histochemistry, and biochemistry of steroid-synthesizing cellular sites in the testes of nonmammalian vertebrates // International Review of Cytology. V. 47. P. 99–136.
- Guraya S.S. 1994. Gonadal development and production of gametes in fish // Proceedings of the Indian Academy of Sciences. Section B. V. 60. P. 15–32.
- Hardisty M.W., Barnes K. 1968. Steroid 3 β -ol-dehydrogenase activity in the cyclostome gland // Nature. V. 218. P. 880.
- Haugen T., Andersson E., Norberg B., Taranger G.L. 2011. The production of hermaphrodites of Atlantic cod (*Gadus morhua*) by masculinization with orally administered 17 α -metgyltestosterone, and subsequent production of all-female populations // Aquaculture. V. 311. № 1–4. P. 148–154.
- Higa M., Ogasawara K., Sakaguchi A., Nagahama Y., Nakamura M. 2003. Role of steroid hormones in sex change of protogynous wrasse // Abstr. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish. Mie. Japan. P. 42.
- Higashino T., Miura T., Miura C., Yamauchi K. 2003. Effects of several sex steroid hormones on early oogenesis in Japanese huchen (*Hucho perryi*) // Abstr. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish. Mie. Japan. P. 86.
- Hishida T.O. 1964. Reversal of sex-differentiation in genetic males of the medaka (*Oryzias latipes*) by injecting estrone-16-C¹⁴ and diethylstilbestrol-(monoethyl-1-C¹⁴) into the egg // Embryologia. V. 8. P. 234–246.
- Hishida T.O. 1969. Hydroxysteroid dehydrogenase in larval gonad of the medaka, *Oryzias latipes* // Zool Mag. Tokyo. V. 78. P. 25.
- Hoar W.S. 1969. Reproduction // Fish physiology. V. 3. P. 1–72.
- Hoar W.S., Nagahama Y. 1978. The cellular sources of sex steroids in teleost gonads // Ann. biol. anim. biochim. biophys. V. 18. P. 893–898.
- Hori S.H., Kodama T., Tanamasmi K. 1978. Induction of vitellogenin synthesis in goldfish by massive doses of androgens // General and Comparative Endocrinology. V. 37. P. 306–320.
- Idler D.R. 1969. Steroidogenesis in fish // Fish research. N.-Y.: Acad. Press. P. 121–133.
- Idler D.R., Truscott B. 1972. Corticosteroids in fish. In: Steroids in Nonmammalian Vertebrates. Ac. Pr., New-York. P. 127–252.
- Iwasaki Y. 1973. Histochemical detection of D⁵-3 β -hydroxysteroid dehydrogenase in the ovary of medaka, *Oryzias latipes*, during annual reproductive cycle // Bulletin of Fisheries Sciences, Hokkaido University. V. 23. P. 177–184.
- Jalabert B., Goetz F.W., Breton B., Fostier A., Donaldson E. 1978. Precocious induction of oocyte maturation and ovulation in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* // J. of Fisheries Research Board Canada. V. 35. P. 1423–1429.
- Jalabert B., Baroiller J.-F., Breton B., Fostier A., Le Gas F., Guiguen Y., Monod G. 2000. Main neuro-endocrine, endocrine and paracrine regulation of fish reproduction, and vulnerability to xenobiotics // Ecotoxicology. V. 9. № 1–2. P. 25–40.
- Johnson A.K., Thomas P., Wilson Jr.R.R. 1998. Seasonal cycles of gonadal development and plasma sex steroid levels in *Epinephelus morio*, a protogynous grouper in the eastern Gulf of Mexico // J. of Fish Biology. V. 52. P. 502–518.
- Kagawa H., Takano K. 1979. Ultrastructure and histochemistry of granulosa cells of pre- and post-ovulatory follicles in the ovary of the medaka, *Oryzias latipes* // Bulletin of Fisheries Sciences, Hokkaido University. V. 30. P. 191–204.
- Kagawa H., Takano K., Nagahama Y. 1981. Correlation of plasma estradiol-17 β and progesterone levels with ultrastructure and histochemistry of ovarian follicles in the white-spotted char, *Salvelinus leucomaenis* // Cell and Tissue Research. V. 218. P. 315–329.
- Kagawa H., Young G., Adachi S., Nagahama Y. 1982. Estradiol-17 β production in amago salmon *Oncorhynchus rhodurus*

- ovarian follicles: role of thecal and granulosa cells // General and Comparative Endocrinology. V. 44. P. 440–448.
- Kanamori A., Nagahama Y., Egami N. 1985. Development of the tissue architecture in the gonads of the medaka *Oryzias latipes* // Zoological Science. V. 2. P. 695–706.
- Kavaliers M. 1980. The pineal organ and circadian rhythms of fishes / Environmental physiology of fishes. New-York. London. P. 631–645.
- Kawahara T., Yamashita I. 2000. Estrogen-independent ovary formation in the medaka fish, *Oryzias latipes* // Zoological Science. V. 17, № 1. P. 65–68.
- Kime D.E. 1978. The hepatic catabolism of cortisol in teleost fish – adrenal origin of 11-oxotestosterone precursors // General and Comparative Endocrinology. V. 35. P. 327–328.
- Kitano T., Takamune K., Nagahama Y., Abe S-I. 2000. Aromatase inhibitor and 17 α -methyltestosterone cause sex-reversal from genetical females to phenotypic males and suppression of P450 aromatase gene expression in Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) // Molecular Reproduction and Development. V. 56. P. 1–5.
- Kobayashi T., Chang X-T., Nakamura M., Kajiura H., Nagahama Y. 1996. Fish 3 β -hydroxysteroid dehydrogenase D⁵-D⁴isomerase: Antibody production and their use for the immunohistochemical detection of fish steroidogenic tissues // Zoological Science. V. 13. P. 909–914.
- Kroon F.J., Liley N.R. 2000. The role of steroid hormones in protogynous sex change in the blackeye goby, *Coryphopterus nicholsi* (Teleostei: Gobiidae) // General and Comparative Endocrinology. V. 118. P. 273–285.
- Kwon H.C., Choi Y.U., Kim S.O., Kwon J.Y. 2003. Involvement of androgens and growth hormone in the synthesis of vitellogenin in Japanese eel (*Anguilla japonica*) // Abstr. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish. Mie. Japan. P. 89.
- Lahnsteiner F., Patzner R.A., Weismann T. 1993. The spermatid ducts of salmonid fishes (Salmonidae, Teleostei). Morphology, histochemistry and composition of the secretion // J. of Fish Biology. V. 18. P. 79–93.
- Laidley C.W., Thomas P. 1997. Changes in plasma sex steroid binding protein levels associated with ovarian recrudescence in the spotted seatrout (*Cynoscion nebulosus*) // Biology of Reproduction. V. 56. P. 931–937.
- Lambert J.G.D., Oordt P.G.W.J. 1974. Ovarian hormones in teleosts // Fortschritte der Zoologie. V. 22. P. 340–349.
- Lambert J.G.D., Pot M.G.E. 1975. Steroidogenesis in ovarian tissue of a viviparous teleost, the Guppy *Poecilia reticulata* // Comparative Biochemistry Physiology. V. 50B. P. 585–589.
- Lambert J.G.D., Bosman G.I.C.G.M., Van den Hurk R., Oordt P.G.W.J. 1978. Annual cycle of plasma oestradiol-17 β in the female trout *Salmo gairdneri* // Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys. V. 18. № 4. P. 923–927.
- Lambert J.G.D., Oordt P.G.W.J. 1982. Catecholestrogens in the brain of the female trout *Salmo gairdneri* // General and Comparative Endocrinology. V. 46. P. 401.
- Lang I. 1981. Electron microscopic and histochemical study of the postovulatory follicles of *Perca fluviatilis* L. (Teleostei) // General and Comparative Endocrinology. V. 45. № 2. P. 219–233.
- Larsen L.O. 1965. Effects of hypophysectomy in the cyclostome, *Lampetra fluviatilis* (L.) Gray // General and Comparative Endocrinology. V. 5. P. 16–30.
- Lazier C.B., Loergan K., Mommsen T.P. 1985. Hepatic estrogen receptors and plasma estrogen-binding activity in the Atlantic salmon // General and Comparative Endocrinology. V. 57. P. 234–245.
- Lembke P.J., Schulz R., Blum V. 1989. Liver and head kidney androgens in male rainbow trout // General and Comparative Endocrinology. V. 74. № 2. P. 297–298.
- Le Menn F., Rochefort H., Garcia M. 1980. Effect of androgen mediated by the estrogen receptor of fish liver: Vitellogenin accumulation // Steroids. V. 35. P. 315–328.
- Lofts B., Bern H.B. 1972. The functional morphology of steroidogenic tissue // Steroids in Nonmammalian Vertebrates. / Idler D.R. (ed.) Academic Press. New York. P. 37–125.
- Lofts B. 1987. Testicular function // Hormones and Reproduction in Fishes, Amphibians and Reptiles / D.O. Norris, R.E. Jones, Eds. Plenum Press. New York. P. 283–326.
- Loir M., Cinne M., Chantal C. 1989. Leydig cells in *Myleus ternetzi* testes // Aquatic Living Resources. V. 2. № 2. P. 57–61.
- Lokman P.M., George K.A.N., Divers S.L., Algie M., Young G. 2007. 11-Ketotestosterone and IGF-1 increase the size of previtellogenic oocytes from shortfinned eel, *Anguilla australis*, in vitro // Reproduction. V. 133. № 5. P. 955–967.
- Luchenbach J.A., Godwin J., Daniels H.V., Borski R.J. 2003. Gonadal differentiation and effects of temperature on sex determination in southern flounder (*Paralichthys lethotigma*) // Aquaculture. V. 216. № 1–4. C. 315–327.
- Luo L.D., Chen H.L., Zirkin B.R. 1996. Are Leydig cell steroidogenic enzymes differentially regulated with aging // J. of Andrology. V. 17. № 5. P. 509–515.
- Marshall A.J., Lofts B. 1956. The leydig-cell homologue in certain teleost fishes // Nature. V. 177. P. 704–705.
- Martin B. 1980. Steroid-protein interactions in non-mammalian vertebrates: distribution, origin, regulation, and physiological significance of plasma steroid binding proteins // Steroids and their Mechanism of Action in Nonmammalian Vertebrates / Delrio G., Brachet J. eds. Raven Press, New York. P. 63–83.
- Maruska K.P., Koznan W.J., Mensinger A.F. 2009. Individual, temporal, and population-level variations in circulating 11-ketotestosterone and 17 β -estradiol concentrations in the oyster toadfish *Opsanus tau* // Comparative Biochemistry and Physiology A. 1009. V. 152. № 4. P. 569–578.
- Matsubara H., Lokman P.M., Senaha A., Kazeto Y., Ijiri S., Kambegawa A., Hirai T., Young G., Adachi S., Yamauchi K. 2003. Synthesis and possible function of 11-ketotestosterone during oogenesis in eel (*Anguilla* spp.) // Abst. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish. Mie. Japan. P. 90.
- Mayer I., Borg B., Berglund I., Lambert J.G.D. 1991. Effects of castration and androgen treatment on aromatase activity in the brain of mature male Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr // General and Comparative Endocrinology. V. 82. P. 86–92.
- Meduri G., Charnaux N., Driancourt M.A., Combettes L., Granet P., Vannier B., Loosfelt H., Milgrom E. 2002. Follicle-

- stimulating hormone receptors in oocytes? // J. of Clinical Endocrinology and Metabolism. V. 87. № 5. P. 2266–2276.
- Mendishandagama S.M.L.C. 1997. Luteinizing hormone on leydig cell structure and function // Histology and Histopathology. V. 12. № 3. P. 869–882.
- Miura T., Yamauchi K., Takahashi H., Nagahama Y. 1992. The role of hormones in the acquisition of sperm motility in salmonid fish // J. of Experimental Zoology. V. 261. № 3. P. 359–363.
- Miura T. 2003. Molecular control mechanisms of fish spermatogenesis // Abst. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish. Mie. Japan. P. 51.
- Miyano M., Ito Y., Fujihira S., Matsuo T., Ueno H., Mori H. 1997. Restoration of Leydig cells after repeated administration of ethane dimethanesulfonate in adult rats // Pathology International. V. 47. № 7. P. 478–488.
- Morita S., Matsuyama M., Kashiwagi M. 1997. Seasonal changes of gonadal histology and serum steroid hormone levels in the bambooleaf wrasse *Pseudolabrus japonicus* // Bulletin of Japanese of Society Science Fisheries. Nippon suissan Gakkaishi. V. 63. P. 694–700.
- Morrey C.E., Nakamura M., Kobayashi T., Gau E.G., Nagahama Y. 1998. P450SCC-like immunoreactivity throughout gonadal restructure in the protogynous hermaphrodite *Thalassoma duperrey* // International J. of Developmental Biology. V. 42. P. 811–816.
- Mugiya Y., Ichii T. 1981. Effects of estradiol-17b on brachial and intestinal calcium uptake in the rainbow trout *Salmo gairdneri* // Comparative Biochemistry Physiology. A. V. 70. P. 97–101.
- Munor E., Fogal T., Dominguer S., Scardapane L., Gazman J., Piezzi R.S. 1997. Seasonal changes of the Leydig cells of Vicacha (*Lagostomus maximus maximus*) – a light and electron microscopy study // Tissue Cell. V. 29. № 1. P. 119–128.
- Nagahama Y., Chan K., Hoar W.S. 1976. Histochemistry and ultrastructure of pre- and postovulatory follicles in the ovary of the goldfish *Carassius auratus* // Canadian of J. Zoology. V. 54. P. 1128–1139.
- Nagahama Y., Clarke W.C., Hoar W.S. 1978. Ultrastructure of putative steroid-producing cells in the gonads of coho (*Oncorhynchus kisutch*) and pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Canadian of J. Zoology. V. 56. P. 2508–2519.
- Nagahama Y., Kagawa H., Young G. 1982. Cellular sources of sex steroids in teleost gonads // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Science. V. 39. P. 56–64.
- Nagahama Y. 1987 a. Endocrine control of oocyte maturation // Hormones and reproduction in fishes, amphibians, and reptiles. / Eds. Norris D.O., Jones R.E. New York: Plenum Press. P. 171–202.
- Nagahama Y. 1987 b. 17a,20b-Dihydroxy-4-pregnen-3-one: a teleost maturation inducing hormone // Develop Growth Differ. V. 29. № 1. P. 1–12.
- Nagahama Y. 1989. Regulation of gametogenesis in teleosts // Zoological Science. (Jap.). V. 5. P. 1071.
- Nagahama Y. 1990. Endocrine control of oocyte maturation in teleosts / Progress in comparative endocrinology. Wiley; Liss. P. 385–392.
- Nakamura M., Nagahama Y. 1985. Steroid producing cells during ovarian differentiation of tilapia, *Sarotherodon niloticus* // Dev. Growth Differ. V. 25. № 6. P. 701–708.
- Nakamura M., Nagahama Y. 1989. Differentiation and development of Leydig cells, and change of testosterone levels during testicular differentiation in tilapia *Oreochromis niloticus* // Fish Physiology and Biochemistry. V. 7. P. 211–251.
- Nakamura M., Nagahama Y. 1993. Ultrastructural study on the differentiation and development of steroid-producing cells during ovarian differentiation in the amago salmon *Oncorhynchus rhodurus* // Aquaculture. V. 112. P. 237–251.
- Nakamura M., Speker J., Nagahama Y. 1996. Innervation of steroid-producing cells in the ovary of tilapia *Oreochromis niloticus* // Zoological Science. V. 13. P. 603–608.
- Nakamura M., Kobayashi T., Chang X.-T., Nagahama Y. 1998. Gonadal sex differentiation in teleost fish // J. of Experimental Biology. V. 281. P. 362–372.
- Nakamura I., Evans J.C., Kusakabe M., Nagahama Y., Young G. 2005. Changes in steroidogenic enzyme and steroidogenic acute regulatory protein messenger RNAs in ovarian follicles during ovarian development of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // General and Comparative Endocrinology. V. 144 (3). P. 224–231.
- Nicholls T.J., Maple G. 1972. Ultrastructural observations on possible sites of steroid biosynthesis in the ovarian follicular epithelium of two species of Cichlid fish, *Cichlasoma nigrofasciatum* and *Haplochromis multicolor* // Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie. V. 128. P. 317–335.
- Nuner S., Trant J.M. 1999. Regulation of interrenal gland steroidogenesis in the Atlantic stingray (*Dasyatis sabina*) // J. of Experimental Biology. V. 284. № 5. P. 517–525.
- O'Halloran M.J., Idler D.R. 1970. Identification and distribution of the leydig cell homolog in the testis of sexually mature Atlantic salmon *Salmo salar* // General and Comparative Endocrinology. V. 15. P. 361–364.
- Oota I., Yamamoto K. 1966. Interstitial cells in the immature testes of the rainbow trout // Annot. Zool. Jpn. V. 39. P. 142–148.
- Patsoula E., Loutradis D., Drakakis P., Michalas L., Bletsas R., Michalas S. 2003. Messenger RNA expression for the follicle-stimulating hormone receptor and luteinizing hormone receptor in human oocytes and preimplantation-stage embryos // Fertility and Sterility. V. 79. № 5. P. 1187–1193.
- Pavlidis M., Dimitron D., Dessypris A. 1994. Testosterone and 17b-estradiol plasma fluctuations throughout spawning period in male and female rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), kept under several photoperiod regimes // Annales Zoologici. V. 31. № 3. P. 319–327.
- Perez F., Fuenzalida A., Mendez E., Cerisola H. 1983. Myoid and Leydig-type interstitial cells are simultaneously innervated in the testes of the clingfish *Sicyases sanguines* (Teleostei) // Archivos de Biología y Medicina Experimentales. V. 16. P. 177.
- Pickford G.E., Atz J.W. 1957. The physiology of the pituitary gland of the fishes // Zool. Soc. New-York. 310 p.
- Pierantoni R., Cobellis G., Meccariello R., Fasano S. 2002. Evolutionary aspects of cellular communication in the

- vertebrate hypothalamo-hypophysio-gonadal axis // International Review of Cytology. V. 218. P. 69–141.
- Piferrer F., Zanuy S., Carrukko M., Solar I.I., Devlin R.H., Donaldson E.M. 1994. Brief treatment with an aromatase inhibitor during sex differentiation causes chromosomally female salmon to develop as normal, functional males // J. of Experimental Biology. V. 270. P. 255–262.
- 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. № 2. P. 259–275.
- Pongthana N., Penman D.J., Baoprasertkul P., Hussain M.G., Islam M.S., Powell S.F., McAndrew B.J. 1999. Monosex female production in the silver barb (*Puntius gonionotus* Bleeker) // Aquaculture. V. 173. № 1–4. P. 247–256.
- Pottinger T.G. 1988. Seasonal variation in specific plasma- and target-tissue binding of androgens, relative to plasma steroid levels, in the brown trout, *Salmo trutta* L. // General and Comparative Endocrinology. V. 70. P. 334–344.
- Pottinger T.G., Balm P.H.M., Pickering A.D. 1995. Sexual maturity modifies the responsiveness of the pituitary-interrenal axis to stress in male rainbow trout // General and Comparative Endocrinology. V. 98. P. 311–320.
- Queralt S.M., Avvakumov G.V., Blazquez M., Piferrer F., Hammond G.L. 2003. Sea Bass (*Dicentrarchus labrax* L.) sex hormone-binding globulin (SHBG): cloning, characterization and sites of expression // Abstr. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish. Mie. Japan. P. 61.
- Reinboth B. 1962. The effects of testosterone on female *Coris julis* a wrasse with spontaneous sex-inversion // General and Comparative Endocrinology. V. 2. P. 39.
- Reinboth B. 1969. Varying effects with different ways of hormone administration of gonad differentiation in teleost fish // General and Comparative Endocrinology. V. 13. P. 527–528.
- Reinboth R., Becker B., Latz M. 1986. In vitro studies on steroid metabolism by gonadal tissues from ambisexual teleosts: II. Conversion of androstenedione by the heterologous gonadal tissues of the protandric sea bream *Pagellus acarne* (Risso) // General and Comparative Endocrinology. V. 62. P. 335–340.
- Rosenstrauch A., Weil S., Degen A.A., Friedlander M. 1998. Leydig cell functional structure and plasma androgen level during the decline in fertility in aging roaster // General and Comparative Endocrinology. V. 109. № 2. P. 251–258.
- Rothbard S., Moav B., Yaron Z. 1987. Changes in steroid concentrations during sexual ontogenesis in tilapia // Aquaculture. V. 61. P. 59–74.
- Sangalang G.B., Freeman H.C. 1974. Effects of sublethal cadmium on maturation and testosterone and 11-ketotestosterone production in vivo in brook trout // Biol. Reprod. V. 11. P. 429–435.
- Sangalang G.B., Freeman H.C. 1988. In vitro biosynthesis of 17 α -20 β -dihydroxy-4-pregnen-3-one by the ovaries, testes, and head kidneys of the Atlantic salmon *Salmo salar* // General and Comparative Endocrinology. V. 69. P. 230–234.
- Satoh N. 1974. An ultrastructural study of sex differentiation in the teleost *Oryzias latipes* // J. of Embryology and Experimental Morphology. V. 32. P. 195–215.
- Schreck C.B., Hopwood M.L. 1974. Seasonal androgens and estrogens patterns in the goldfish, *Carassius auratus* // Transactions of the American Fisheries Society. V. 2. P. 375–378.
- Schulz R.W., Vanderwind F., Janssendommerholt C., Peute J., Mylonas C.C., Zohar Y., Swanson P., Goos H.J.T. 1997. Modulation of testicular androgen production in adolescent african catfish (*Clarias gariepinus*) // General and Comparative Endocrinology. V. 108. № 1. P. 56–66.
- Scott A.P., Bye V.J., Baynes S.M. 1980. Seasonal variations in sex steroids of female rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson // J. of Fish Biology. V. 17. P. 587–592.
- Scott A.P., Sumpter J.P., Hardiman P.A. 1983. Hormone changes during ovulation in the rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.) // General and Comparative Endocrinology. V. 49. P. 128–134.
- Senthilkumaran B., Yoshiura Y., Oba Y., Sudhakuman C.C., Wang D.S., Kobayashi T., Nagahama Y. 2003. Steroidogenic shift is a critical event for ovarian follicles to undergo final maturation // Abstr. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish. Mie. Japan. P. 79.
- Shappell N.W., Hyndman K.M., Bartell S.E., Schoenfuss H.L. 2010. Comparative biological effects of potency of 17 α - and 17 β -estradiol in fathead minnows // Aquatic toxicology. V. 100. № 1. P. 1–8.
- Shedpure M., Pati A.K. 1996. Do thyroid and testis modulate the effects of pineal and melatonin on haemopoetic variables in *Clarias batrachus* // J. of Biosciences. V. 21. № 6. P. 797–808.
- Sower S.A., Schreck C.B. 1982. Steroid and thyroid hormones during sexual maturation of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in sea water or fresh water // General and Comparative Endocrinology. V. 47. P. 42–53.
- Srivastava S. 1999. Ultrastructural evidence for the presence of secretory cells in the pineal parenchyma of *Heteropneustes fossilis* // J. of Biosciences. V. 24. № 2. P. 193–198.
- Stacey N.E. 2003. Hormones, pheromones, and reproductive behavior // Abstr. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish. Mie. Japan. P. 65.
- Stanley H., Chieffi G., Botte V. 1965. Histological and histochemical observations on the testis of *Gobius paganellus* // Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie. V. 65. P. 350–362.
- Stuart-Kregor P.A.C., Sumpter J.P., Dodd J.M. 1981. The involvement of gonadotropin and sex steroids in the control of reproduction in the parr and adults of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // J. of Fish Biology. V. 18. P. 59–72.
- Sugimoto Y., Takahashi H. 1979. Ultrastructural changes of testicular interstitial cells of silver Japanese eels *Anguilla japonica*, treated with human chorionic gonadotropin // Bulletin of Faculty Fisheries, Hokkaido University. V. 30. P. 23–33.
- Sun B., Pankhurst N.W. 2003. Correlation between oocyte development and plasma levels of steroids and vitellogenin in greenback flounder *Rhombosolea tapirine* // Abstr. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish. Mie. Japan. P. 95.
- Sun P., You F., Liu M., Wu Z., Wen A., Li J., Xu Y., Zhang P. 2010. Steroid sex hormone dynamics during estradiol-17 β induced gonadal differentiation in *Paralichthys olivaceus*

- (Teleostei) // Chinese J. of Oceanology and Limnology. V. 28. № 2. P. 254–259.
- Sunobe T., Nakamura M., Kobayashi Y., Kobayashi T., Nagahama Y. 2005. Aromatase immunoreactivity and the role of enzymes in steroid pathways for inducing sex change in the hermaphrodite gobiid fish *Trimma okinawae* // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Molecular & Integrative Physiology. V. 141 (1). P. 54–59.
- Takahashi H., Iwasaki Y. 1973. The occurrence of histochemical activity of 3 β -hydroxysteroid dehydrogenase in the developing testes of *Poecilia reticulata* // Development Growth & Differentiation. V. 15. P. 241–253.
- Tokarz J., Möller G., Hrabě de Angelis M., Adamski J. 2015. Steroids in teleost fishes: A functional point of view // Steroids. V. 103. P. 123–44. DOI: 10.1016/j.steroids.2015.06.011. 0039–128X.
- Tuan P.A., Mair G.C., Little D.C., Beardmore J.A. 1999. Sex determination and the feasibility of genetically male tilapia production in the Thai-Chitralada strain of *Oreochromis niloticus* (L) // Aquaculture. V. 173. № 1–4. P. 257–269.
- Tzchori I., Degani G., Elisha R., Eliyahu R., Hurvitz A., Vaya J., Moav B. 2004. The influence of phytoestrogens and oestradiol-17 β on growth and sex determination in the European eel (*Anguilla anguilla*) // Aquaculture Research. V. 35. № 13. C. 1213–1219.
- Upadhyay S.N., Breton B., Billard R. 1978. Ultrastructure studies on experimentally induced vitellogenesis in juvenile rainbow trout *Salmo gairdneri* // Ann. Biol. Anim., Biochim., Biophys. V. 18. P. 1019–1026.
- Van Bohemen C.G., Lambert J.G.D. 1979. Steroidogenesis in the ovary of the rainbow trout, *Salmo gairdneri* // J. of Endocrinology. V. 80. P. 37–38.
- Van den Hurk R. 1973. The localization of steroidogenesis in the testes of oviparous and viviparous teleosts // Proc. K. Ned. Akad. Wet., Ser. C. V. 76. P. 270–279.
- Van den Hurk R. 1974. Steroidogenesis in the testis and gonadotropic activity in the pituitary during postnatal development of the black molly *Mollienisia latipinna* // Proc. K. Ned. Akad. Wet., Ser. C. V. 77. P. 193–200.
- Van den Hurk R., Meek J., Peute J. 1974. Ultrastructural study of the testis of the black molly *Mollienisia latipinna*. II. Sertoli cells and Leydig cells // Proc. K. Ned. Akad. Wet., Ser. C. V. 77. P. 470–476.
- Van den Hurk R., Lambert J.G.D., Peute J. 1982. Steroidogenesis in the gonads of rainbow trout fry (*Salmo gairdneri*) before and after the onset of gonadal sex differentiation // Reprod. Nutr. Develop. V. 22. № 2. P. 413–425.
- Van den Hurk R., Vermeij J.A.J., Stegenga J., Peute J., Oordt P.G.W.J. 1978. Cyclic changes in the testis and vas deferens of the rainbow trout *Salmo gairdneri* with special reference to sites of steroidogenesis // Ann. Biol. Anim., Biochim., Biophys. V. 18. P. 899–904.
- Van den Hurk R., Peute J. 1979. Cyclic changes in the ovary of the rainbow trout, *Salmo gairdneri*, with special reference to sites of steroidogenesis // Cell and Tissue Research. V. 199. P. 289–306.
- Vinas J., Asensio E., Canavate J.P., Piferrer F. 2013. Gonadal sex differentiation in the Senegalese sole (*Solea senegalensis*) and first data on the experimental manipulation of its sex ratios // Aquaculture. V. 384–387. P. 74–81.
- Wallace R.A. 1985. Vitellogenesis and oocyte growth in nonmammalian vertebrates // Developmental Biology. V. 1. P. 127–177.
- Webb M.A.H., Doroshov S.I. 2011. Importance of environmental endocrinology in fisheries management and aquaculture of sturgeons. Gen. Comp. Endocrinol., 170(2): 313–321. DOI: 10.1016/j.ygcen.2010.11.024
- Wiegand M.D., Peter R.E. 1980. Effects of testosterone, oestradiol-17b and fasting on plasma free fatty acids in the goldfish, *Carassius auratus* // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A. V. 66. P. 323–326.
- Wingfield J.C., Grimm A.S. 1977. Seasonal changes in plasma cortisol, testosterone and oestradiol-17b in the plaice, *Pleuronectes platessa* L. // General and Comparative Endocrinology. V.31. P. 1–11.
- Whitehead C., Bromage N.R., Foster J.R. 1978. Seasonal changes in reproductive function of the rainbow trout *Salmo gairdneri* // J. of Fish Biology. V. 5. P. 227–230.
- Wingfield J.C. 1980. Sex steroid-binding proteins in vertebrate blood // Hormones, adaptation and evolution. / Eds. Ishii S., Hirano T., Wada M. Tokyo: Jap. Sci. Press; Berlin: Springer Verlag. P. 135–144.
- Yamamoto T. 1962. Hormonic factors affecting gonadal sex differentiation in fish // General and Comparative Endocrinology. Suppl. 1. P. 341–345.
- Yamamoto T., Onozato H. 1968. Steroid producing cells in the ovary of the zebrafish, *Brachydanio rerio* // Annot. Zool. Jpn. V. 41. P. 119–128.
- Yamamoto T. 1969. Sex differentiation // Fish Physiology. V. 3. P. 117–158.
- Yang Q., Yang X., Liu J., Ren W. et al. 2017. Exposure to bisphenol B disrupts steroid hormone homeostasis and gene expression in the hypothalamic-pituitary-gonads axis of zebrafish // Water, Air, and Soil Pollution. V. 228, № 3. P. 112/1–112/12.
- Yaron Z., Terkatin-Shimony A., Shaham Y., Salser H. 1977. Occurrence and biological activity of estradiol-17b in the intact and ovariectomized *Tilapia aurea* (*Cichlidae teleostei*) // General and Comparative Endocrinology. V. 33. P. 45–52.
- Young G., Kagawa H., Nagahama Y. 1984. Role of ovarian thecal and granulosa cells in the production of maturation-inducing steroid by ovarian follicles of salmonid fishes // General and Comparative Endocrinology. V. 53. P. 455.
- Young G. 1993. Effects of hypophysectomy on coho salmon interrenal: maintenance of steroidogenic pathway and restoration of in vitro responsiveness to adrenocorticotropin after handling // General and Comparative Endocrinology. V. 92. P. 428–438.
- Youngson A.F., Webb J.H. 1993. Thyroid hormone levels in Atlantic salmon (*Salmo salar*) during the return migration from the ocean to spawn // J. of Fish Biology. V. 42. № 2. P. 293–300.
- Zelennikov O.V., Mosyagina M.V., Fedorov K.E. 1999. Oogenesis inhibition, plasma steroid levels, and morphometric changes in the hypophysis in Russian sturgeon (*Acipenser gueldenstaedti* Brandt) exposed to low environment pH // Aquatic Toxicology. V. 46. P. 33–42.

REFERENCES

- Aizenshtadt T.B. 1984. Cytology of oogenesis. M.: Nauka. 247 p.
- Arbuzova L.L. 1995. Morphofunctional characteristics of Leydig cells in the testes of pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* during spawning migration // J. of Morphology. V. 108. № 3. P. 72–75.
- Akhundov M.M. 1991. Influence of environmental factors on early gametogenesis and gonadogenesis in sturgeons. PhD abstr. in biol. Baku. 22 pp.
- Akhundov M.M. 1997. Plasticity of sex differentiation in sturgeons. Baku: Elm. 200 pp.
- Akhundov M.M., Fedorov K.E. 1997. Influence of pituitary injections on the development of the gonads in sterlet fry // Proceedings of the Biological Institute. V. 44. P. 117–126.
- Barannikova I.A. 1975. Gonadotropic and sex hormones and their role in the regulation of the function of the reproductive system in poikilothermic animals // Trudy VNIRO. V. 61. P. 34–54.
- Barannikova I.A. 1984. Hormonal regulation of reproductive function in fish with different ecology // Biological bases of fish farming. Moscow: Nauka. P. 186–202.
- Barannikova I.A., Bukovskaya O.S., Boev A.A., Dyubin V.P. 1991. Hormonal regulation of the reproductive function of fish (theoretical and practical aspects) // Endocrinology of reproduction. SPb.: Nauka. P. 147–190.
- Barannikova I.A., Dyubin V.P., Bayunova L.V., Semenkova T.B. 2000. Steroids in the regulation of the reproductive function of fish // Russian Physiological Journal. V. 86. № 8. P. 968–978.
- Bayunova L.V. 2001. The role of steroid hormones in the life cycle of stellate sturgeon (*Acipenser stelatus* Pallas) in nature and during artificial reproduction. PhD abstr. in biol. St-Petersburg. SPbSU. 17 pp.
- Bukovskaya O.S. 1986. The role of gonadotropin and sex hormones in the regulation of the final stages of the reproductive cycle of stellate sturgeon and Russian sturgeon. PhD abstr. in biol. St-Petersburg. SPbSU. 22 pp.
- Burlakov A.B., Emelyanova N.G., Godovich P.L. 1995. Changes in the hormonal status of female silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* during the spawning period // J. of Ichthyology. V. 35. № 1. P. 105–113.
- Burlakov A.B. 1997. Sex specificity of pituitary gonadotropins in spawning fish. Moscow: Moscow State University Publish. 208 p.
- Garlov P.E., Polenov A.L. 1996. Functional cytomorphology of the preoptic-pituitary neurosecretory system of fish // Cytology. V. 38. № 3. P. 275–299.
- Gruslova A.B. 2004. Steroid hormones in the implementation of the reproductive function of the Russian sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii* Br.) in nature and in artificial conditions. PhD abstr. in biol. St-Petersburg. PSbSU. 16 pp.
- Dyubin V.P. 1979. Study of the interrenal gland of sturgeons (family Acipenseridae) in connection with the regulation of the level of ions in the blood. PhD abstr. in biol. L.: LSU. 20 pp.
- Dyubin V.P. 1986. Histochemical study of the steroidogenic tissue of the Russian sturgeon gonads // Cytology. V. 26. № 4. P. 448–451.
- Zhuravleva T.B., Prochukhanov R.A., Ivanova G.V., Kovalsky G.B., Rostovtseva-Baidachenko T.I. 1976. Functional morphology of the neuroendocrine system. Leningrad: Nauka. 198 p.
- Zavarzin A.A., Kharazova A.D. 1982. Fundamentals of general cytology. Leningrad: Leningrad State University Publish. 240 pp.
- Zavarzin A.A., Kharazova A.D., Molitvin M.N. 1992. Cell biology: general cytology. St. Petersburg: St. Petersburg State University Publish. 320 pp.
- Zaki M.I., El-Gharabawi M.M., Kamil S.S. 1994. Seasonal changes in gonadotropic and sex steroid hormones in the blood serum of the striped mullet *Mugil cephalus* in the El Bardaville lagoon of the Mediterranean Sea // J. of Ichthyology. V. 34. № 6. P. 827–830.
- Zelennikov O.V. 2021. Influence of early oogenesis processes on the development of the reproductive system in fish. Dis. Doctor of science in biol. Moscow: VNIRO. 43 pp.
- Lagunova V.S. 1977. Thyroid gland and neurohypophysis of juvenile stellate sturgeon and sturgeon during its migration from the river to the sea // Physiology and biochemistry of ontogenesis. Leningrad: Nauka. P. 109–113.
- Leibson L.G. 1987. Origin and evolution of the endocrine system // Evolutionary physiology. Leningrad: Nauka. Part 2. P. 3–52.
- Mezhnin F.I. 1972. Interrenal and chromaffin tissue of freshwater fish // J. of Ichthyology. V. 12. № 4. P. 733–747.
- Mosyagina M.V., Kuznetsova I.V., Zelennikov O.V., Garlov P.E. 2003. Morpho-functional analysis of the state of steroid-secretory cells of the gonads of juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum)) in the norm and under the influence of estradiol // Cytology. V. 45. № 5. P. 450–455.
- Mosyagina M.V., Zelennikov O.V. 2006. On the role of steroid secretory cells in the regulation of gonadal development in juvenile Pacific salmon // J. of Ichthyology. V. 46. № 2. P. 272–277.
- Mosyagina M.V., Zelennikov O.V. 2012. Experimental analysis of the effect of sex steroid hormones on the state of steroid secretory cells in juvenile salmon // Vestnik of St. Petersburg State University. Ser. 3. № 4. P. 3–19.
- Mosyagina M.V., Zelennikov O.V. 2015. Development of steroid secretory cells in juvenile pink salmon and lamprey during the period of sex differentiation // Vestnik of St. Petersburg State University. Ser. 3. № 3. P. 36–45.
- Mosyagina M.V., Zelennikov O.V. 2016. The state of steroid secretory cells and the concentration of sex steroid hormones in the blood plasma of the Siberian sturgeon *Acipenser baerii* and sterlet *A. ruthenus* (Acipenseridae) during the period of sex differentiation // J. of Ichthyology. V. 56. № 1. P. 95–101.
- Mosyagina M.V., Zelennikov O.V. 2019. Features of the ultrastructural organization of steroid secretory cells in the gonads of juvenile cyclostomes and fish // Proceedings of the Zoological Institute. V. 323. № 4. P. 442–450.
- Polenov A.L. 1968. Hypothalamic neurosecretion. Leningrad: Nauka. 159 p.
- Polenov A.L. 1975. Hypothalamic control of reproductive processes in fish // Trudy VNIRO. T. 61. P. 54–68.

- Polenov A.L., Garlov P.E.* 1989. On myoid-secretory (steroidogenic) cells of the connective tissue membrane (theca) of ovarian follicles in sexually mature sturgeons // *Cytology*. V. 31. № 2. P. 161–168.
- Polenov A.L., Kulakovskiy E.E.* 1993. Origin and evolution of neuroendocrine cells and neurohormonal regulation in Metazoa // *Neuroendocrinology*. SPb. Part 1. Book. 1. P. 13–31.
- Rendakov N.L.* 2018. Some aspects of steroid regulation in bony fish // *Proceedings of the Karelian scientific center of the RAS*. № 6. P. 3–21. DOI: 10.17076/eb777.
- Rosen V.B.* 1981. Reception of hormones by the cell and the principle of self-regulation in the initiation of the hormonal effect // *Mechanisms of hormonal regulation and the role of feedback in the phenomena of development and homeostasis*. Moscow: Nauka. 332 p.
- Saenko I.I.* 1993. Caudal neurosecretory system of fish // *Neuroendocrinology*. Part 1. Book. 1. P. 123–139.
- Semenov V.V.* 1989. Possible origin, structure and localization of steroid-secreting cells in the ovary of sturgeon fry // *Cytology*. V. 31. № 1. P. 34–41.
- Semenov V.V.* 1995. Replenishment of the fund of sex and secretory cells in the gonads of mature females of the Russian sturgeon *Acipenser gueldenstaedti* // *J. of Ichthyology*. V. 35. № 4. P. 487–495.
- Semenov V.V.* 1996. Development of germ and secretory cells of the ovary in the early ontogenesis of sturgeons // *Cytology*. V. 38. № 4/5. P. 445–455.
- Semenov V.V., Fedorov K.E., Akhundov M.M.* 1997. Ultrastructural analysis of the anlage and sexual differentiation of gonads in sterlet and Lena sturgeon // *Proceedings of the Biological Institute*. V. 44. P. 7–17.
- Sergeev T.V.* 1984. Steroid hormones. Moscow: Nauka. 240 p.
- Tepperman J., Tepperman H.* 1989. Physiology of metabolism and the endocrine system. Moscow: Mir. 653 p.
- Ugolev A.M.* 1985. Evolution of digestion and principles of evolution of functions. Leningrad: Nauka. 544 p.
- Fuller D.M., Shields D.* 2004. Molecular biology of the cell. Moscow: Binom-press. 272 p.
- Fedorov K.E.* 1997. Hormonal aspects of the regulation of early gameto- and gonadogenesis in fish // *Proceedings of the Biological Institute*. V. 44. P. 100–117.
- Fedorov K.E., Zubova S.E., Semenov V.V., Burlakov A.B.* 1990. Steroid secretory cells in the gonads of the juvenile sterlet *Acipenser ruthenus* L. during the period of sex differentiation // *J. of Ichthyology*. V. 30. № 1. P. 65–75.
- Khristoforov O.L., LeGak F., Murza I.G.* 1994. Hormonal status of anadromous migrants of Atlantic salmon of summer and autumn biological groups // V Russian meeting «Systematics, biology and biotechnics of breeding salmon fish». SPb.: GosNIORKh Publish. P. 206–208.
- Khristoforov O.L., Murza I.G.* 1998. Reproductive function and its control in Atlantic salmon // *Atlantic salmon*. SPb.: Nauka. P. 75–127.
- Chernysheva M.P.* 1995. Animal hormones. Introduction to physiological endocrinology: a textbook. St. Petersburg: Glagol Publishing House. 296 p.
- Yakovleva I.V.* 2000. Neuroendocrinological aspects of early ontogenesis of cyclostomes and fish. St. Petersburg: Petropolis Publish. 132 p.
- Afonso L.O.B., Leboutte E.M.* 2003. Sex reversal in Nile tilapia: Is it possible to produce all male stocks through immersion in androgens? // *World Aquaculture Inc. Aquacult. Eur. V.* 34. № 3. P. 16–19.
- Andersen O., Skibeli V., Haug E., Gautvik K.M.* 1991. Serum prolactin and sex steroids in Atlantic salmon (*Salmo salar*) during sexual maturation // *Aquaculture*. V. 95. P. 169–178.
- Ashby K.R.* 1957. The effect of steroid hormones on the brown trout (*Salmo trutta*) during the period of gonadal differentiation // *J. of Embryology and Experimental Morphology*. V. 3. P. 225–249.
- Attardi G., Schatz G.* 1988. Biogenesis of mitochondria // *Annual Review of Cell Biology*. V. 4. P. 289–333.
- Bahr J., Kao L., Nalbandov A.V.* 1974. Role of catecholamines and nerves in ovulation // *Biology of Reproduction*. V. 10. P. 273–290.
- Bara G.* 1969. Histochemical demonstration of 3 β -, 11 β - and 17 β -hydroxy-steroid dehydrogenases in the testis of *Fundulus heteroclitus* // *General Comparative Endocrinology*. V. 13. P. 189–200.
- Baroiller J.-F., Guiguen Y., Fostier A.* 1999. Endocrine and environmental aspects of sex differentiation in fish // *Cellular and Molecular Life Sciences*. V. 55. P. 910–931.
- Belsare D.K.* 1973. On the evolution of testicular endocrine tissue in some teleosts // *Zeitschrift fur Mikroskopisch-Anatomische Forschung*. V. 87. P. 610–618.
- Berchtold J.P.* 1977. Ultracytochemical demonstration and probable localization of 3 β -hydroxysteroid dehydrogenase activity with a ferricyanide technique // *Histochemistry*. V. 50. P. 175–190.
- Berlind A.* 1973. Caudal neurosecretory system: a physiologist view // *American Zoologist*. V. 13. P. 759–770.
- Bhandari R.K., Higa M., Komuro H., Nakamura S., Nakamura M.* 2003. Aromatase inhibitor induces complete sex change in protogynous honeycomb grouper (*Epinephelus merra*) // *Abstr. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish*. Mie. Japan. P. 40.
- Bhattacharya S., Halder S., Manna P.R.* 1994. Current status of endocrine aspects of fish reproduction // *Proceedings of the Indian National Science Academy*. V. 60. P. 33–44.
- Borg B.* 1994. Androgens in teleost fishes. Mini review // *Comparative Biochemistry and Physiology*. V. 109. № 3. P. 219–245.
- Bouma J., Cloud J.G., Nagler J.J.* 2003. Estradiol-17 β causes proliferation of interstitial cells in the pre-spermatogenic rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) testis // *Abstr. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish*. Mie. Japan. P. 52.
- Breton B., Fostier A., Zohar Y., Le Bail P.Y., Billard R.* 1983. Gonadotropine glycoproteique et estradiol-17 β pendant le cycle reproducteur chez la truite fario (*Salmo trutta*) femelle // *General and Comparative Endocrinology*. V. 49. P. 220–231.
- Busson-Mabillot S.* 1967. Structure ovarienne de la lamproie adulte (*Lampetra planeri* Bloch). II. Les enveloppes de

- l'ovocyte: cellules folliculaires et stroma ovarienne // J. of Microscopie. V. 6. P. 807–838.
- Callard G.V., Petro Z., Ryan K.J. 1981. Biochemical evidence for aromatization of androgen to estrogen in the pituitary // General and Comparative Endocrinology. V. 44. P. 359–364.
- Campbell C.M., Walsh J.M., Idler D.R. 1976. Steroids in the plasma of the winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* W. A seasonal study and investigation of steroid involvement in oocyte maturation // General and Comparative Endocrinology. V. 29. P. 14–20.
- Campbell C.M., Fostier A., Jalabert B., Truscott B. 1980. Identification and quantification of steroids in the serum of spermiating or ovulating rainbow trout // J. of Endocrinology. V. 85. P. 371–378.
- Cardwell J.R., Liley N.R. 1991. Hormonal control of sex and color change in the stoplight parrotfish, *Sparisoma virida* // General and Comparative Endocrinology. V. 81. № 1. P. 7–20.
- Chang C.F., Yueh W.S. 1990. Annual cycle of gonadal histology and steroid profiles in the juvenile males and adult females of the protandrous black porgy *Acanthopagrus schlegelii* // Aquaculture. V. 91. P. 179–196.
- Chang C.F., Hung C.Y., Chiang M.C., Lan S.C. 1999. The concentrations of plasma sex steroids and gonadal aromatase during controlled sex differentiation in grey mullet, *Mugil cephalus* // Aquaculture. V. 173. № 1–4. P. 37–45.
- Chieffi G., Pierantoni R. 1987. Regulation of ovarian steroidogenesis // Hormones and reproduction in fishes, amphibians, and reptiles. Plenum Press. New York and London. P. 117–144.
- Christensen A.K., Gillim S.W. 1969. The correlation of fine structure and function in steroid-secreting cells, with emphasis on those of the gonads // The gonads. / McKerns K. W. (ed.). Noth-Holland Publ. Co., Amsterdam. P. 415–488.
- Cochran R.C., Grier H.J. 1991. Regulation of sexual succession in the protogynous black sea bass *Centropristis striatus* Osteichthyes Serranidae // General and Comparative Endocrinology. V. 82. P. 69–77.
- Colombo L., Colombo Belvedere P. 1976. Steroid biosynthesis by the ovary of the European eel, *Anguilla anguilla* L. at the silver stage // General and Comparative Endocrinology. V. 28. P. 371–385.
- Colombo L., Colombo Belvedere P., Andrea M. 1979. Biochemical and functional aspects of gonadal biosynthesis of steroid hormones in teleost fishes // Hormonal Steroids Fish: Proc. Satellite Symp. New Delhi. P. 443–451.
- de Vlaming V.L. 1974. Environmental and endocrine control of teleost reproduction / In.: Control of sex in fishes. Ed. C.B. Schreck. Extension Division. Virginia (USA). P. 13–83.
- de Vlaming V.L., Shing J., Paquette G., Vuchs R. 1977. In vivo and in vitro effects of oestradiol-17b on lipid metabolism in *Notemigonus crysoleucas* // J. of Fish Biology. V. 10. № 3. P. 273–285.
- Devlin R.H., Nagahama Y. 2002. Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological, and environmental influences // Aquaculture. V. 208. P. 191–364.
- Dombrowicz D., Sente B., Reiter E., Closset J., Hennen G. 1996. Pituitary control of proliferation and differentiation of Leydig cells and their putative precursors in immature hypophysectomized rat testis // J. of Andrology. V. 17. № 6. P. 639–650.
- Donaldson E.M. 1973. Reproductive endocrinology of fishes // American Zoologist. V. 13. № 3. P. 909–931.
- Emmersen J., Korsgaard B., Petersen I. 1979. Dose response kinetics of serum vitellogenin, liver DNA, RNA, protein and lipid after induction by estradiol-17b in male flounders (*Platichthys flesus* L.) // Comparative Biochemistry and Physiology. B. V. 63. P. 1–6.
- Feist G., Schreck C.B., Fitzpatrick M.S., Redding J.M. 1990. Sex steroid profiles of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) during early development and sexual differentiation // General and Comparative Endocrinology. V. 80. P. 299–313.
- Follenius E., Porte A. 1960. Cytologie fine des cellules interstitielles du testicule de poisson *Leistes reticulatus* R. // Experimentia. V. 16. P. 190–192.
- Fostier A., Breton B. 1975. Binding of steroids by plasma of a teleost: The rainbow trout *Salmo gairdneri* // J. of Steroid Biochemistry. V. 6. P. 345–351.
- Fostier A., Weil C., Terqui M., Breton B., Jalabert B. 1978. Plasma estradiol-17b and gonadotropin during ovulation in rainbow trout *Salmo gairdneri* // Ann. Biol. Anim., Biochem., Biophys. V. 18. P. 929–936.
- Fostier A., Jalabert B. 1982. Physiological basis of practical means to induce ovulation in fish // Proc. Int. Symp. Reprod. Physiol. Fish. Wageningen. Netherlands. P. 164–173.
- Fostier A., Jalabert B., Billard R., Breton B. 1983. The gonadal steroids // Fish physiology. V. IXA. P. 277–372.
- Foucher J.L., de Niu P., Mourot B., Vaillant C., Le Gac F. 1991. In vivo and in vitro studies on sex steroid binding protein sbp regulation in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* influenc of sex steroid hormones and of factors linked to growth and metabolism // J. of Steroid Biochemistry. V. 39. P. 975–986.
- Foucher J.L., Le Bail P.Y., Le Gac F. 1992. Influence of hypophysectomy castration fasting and spermiation on Spb concentration in male rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // General and Comparative Endocrinology. V. 84. P. 101–110.
- Freeman H.C., Idler D.R. 1966. Transcortin binding of cortisol in Atlantic salmon (*Salmo salar*) plasma // General and Comparative Endocrinology. V. 7. № 1. P. 37–43.
- Freeman H.C., Idler D.R. 1971. Binding affinities of blood proteins for sex hormones and corticosteroids in fish // Steroids. V. 17. № 2. P. 233–250.
- Freeman H.C., Sangalang G.B., Burn G., Menemy M. Mc. 1983. The blood sex hormone levels in sexually mature male Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Westfield River (pH 4,7) and the Medway River (pH 5,6), Nova Scotia // The Science of the Total Environment. V. 32. P. 87–91.
- Godwin J. 1994. Behavioural aspects of protandrous sex change in the anemonefish, *Amphiprion melanopus*, and endocrine correlates // Animal Behaviour. V. 48. P. 551–567.
- Gopesh A., Srivastava P. 2003. Caudal neurosecretory system in an exotic species of catfish *Clarias gariepinus* // National

- Academy of Sciences, India. Science Letters. V. 26. № 1–2. P. 47–48.
- Grier H.J. 1981. Cellular organisation of the testis and spermatogenesis in fishes // American Zoologist. V. 21. P. 345–357.
- Guiguen Y., Jalabert B., Thouard E., Fostier A. 1993. Changes in plasma and gonadal steroid hormones in relation to the reproductive cycle and the sex inversion process in the protandrous seabass *Lates calcarifer* // General and Comparative Endocrinology. V. 92. P. 327–338.
- Guiguen Y., Jalabert B., Benett A., Fostier A. 1995. Gonadal in vitro androstenedione metabolism and changes in some plasma and gonadal steroid hormones during sex inversion of the protandrous seabass, *Lates calcarifer* // General and Comparative Endocrinology. V. 100. P. 106–118.
- Guiguen Y., Baroiller J.F., Ricordel M.J., Iseki K., McMeel O.M., Martin S.A.M., Fostier A. 1999. Involvement of estrogens in the process of sex differentiation in two fish species: the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and a Tilapia (*Oreochromis niloticus*) // Molecular Reproduction and Development. V. 54. P. 154–162.
- Guraya S.S. 1976 a. Recent advances in the morphology, histochemistry, and biochemistry of steroid-synthesizing cellular sites in the non-mammalian vertebrate ovary // International Review of Cytology. V. 44. P. 365–409.
- Guraya S.S. 1976 b. Recent advances in the morphology, histochemistry, and biochemistry of steroid-synthesizing cellular sites in the testes of nonmammalian vertebrates // International Review of Cytology. V. 47. P. 99–136.
- Guraya S.S. 1994. Gonadal development and production of gametes in fish // Proceedings of the Indian Academy of Sciences. Section B.V. 60. P. 15–32.
- Hardisty M.W., Barnes K. 1968. Steroid 3 β -ol-dehydrogenase activity in the cyclostome gland // Nature. V. 218. P. 880.
- Haugen T., Andersson E., Norberg B., Taranger G.L. 2011. The production of hermaphrodites of Atlantic cod (*Gadus morhua*) by masculinization with orally administered 17 α -metgyltestosterone, and subsequent production of all-female populations // Aquaculture. V. 311. № 1–4. P. 148–154.
- Higa M., Ogasawara K., Sakaguchi A., Nagahama Y., Nakamura M. 2003. Role of steroid hormones in sex change of protogynous wrasse // Abstr. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish. Mie. Japan. P. 42.
- Higashino T., Miura T., Miura C., Yamauchi K. 2003. Effects of several sex steroid hormones on early oogenesis in Japanese huchen (*Hucho perryi*) // Abstr. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish. Mie. Japan. P. 86.
- Hishida T.O. 1964. Reversal of sex-differentiation in genetic males of the medaka (*Oryzias latipes*) by injecting estrone-16-C¹⁴ and diethylstilbestrol-(monoethyl-1-C¹⁴) into the egg // Embryologia. V. 8. P. 234–246.
- Hishida T.O. 1969. Hydroxysteroid dehydrogenase in larval gonad of the medaka, *Oryzias latipes* // Zool Mag. Tokyo. V. 78. P. 25.
- Hoar W.S. 1969. Reproduction // Fish physiology. V. 3. P. 1–72.
- Hoar W.S., Nagahama Y. 1978. The cellular sources of sex steroids in teleost gonads // Ann. biol. anim. biochim. biophys. V. 18. P. 893–898.
- Hori S.H., Kodama T., Tanamasmi K. 1978. Induction of vitellogenin synthesis in goldfish by massive doses of androgens // General and Comparative Endocrinology. V. 37. P. 306–320.
- Idler D.R. 1969. Steroidogenesis in fish // Fish research. N.-Y.: Acad. Press. P. 121–133.
- Idler D.R., Truscott B. 1972. Corticosteroids in fish. In: Steroids in Nonmammalian Vertebrates. Ac. Pr., New-York. P. 127–252.
- Iwasaki Y. 1973. Histochemical detection of D⁵-3 β -hydroxysteroid dehydrogenase in the ovary of medaka, *Oryzias latipes*, during annual reproductive cycle // Bulletin of Fisheries Sciences, Hokkaido University. V. 23. P. 177–184.
- Jalabert B., Goetz F.W., Breton B., Fostier A., Donaldson E. 1978. Precocious induction of oocyte maturation and ovulation in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* // J. of Fisheries Research Board Canada. V. 35. P. 1423–1429.
- Jalabert B., Baroiller J.-F., Breton B., Fostier A., Le Gas F., Guiguen Y., Monod G. 2000. Main neuro-endocrine, endocrine and paracrine regulation of fish reproduction, and vulnerability to xenobiotics // Ecotoxicology. V. 9. № 1–2. P. 25–40.
- Johnson A.K., Thomas P., Wilson Jr.R.R. 1998. Seasonal cycles of gonadal development and plasma sex steroid levels in *Epinephelus morio*, a protogynous grouper in the eastern Gulf of Mexico // J. of Fish Biology. V. 52. P. 502–518.
- Kagawa H., Takano K. 1979. Ultrastructure and histochemistry of granulosa cells of pre- and post-ovulatory follicles in the ovary of the medaka, *Oryzias latipes* // Bulletin of Fisheries Sciences, Hokkaido University. V. 30. P. 191–204.
- Kagawa H., Takano K., Nagahama Y. 1981. Correlation of plasma estradiol-17 β and progesterone levels with ultrastructure and histochemistry of ovarian follicles in the white-spotted char, *Salvelinus leucomaenis* // Cell and Tissue Research. V. 218. P. 315–329.
- Kagawa H., Young G., Adachi S., Nagahama Y. 1982. Estradiol-17 β production in amago salmon *Oncorhynchus rhodurus* ovarian follicles: role of thecal and granulosa cells // General and Comparative Endocrinology. V. 44. P. 440–448.
- Kanamori A., Nagahama Y., Egami N. 1985. Development of the tissue architecture in the gonads of the medaka *Oryzias latipes* // Zoological Science. V. 2. P. 695–706.
- Kavaliers M. 1980. The pineal organ and circadian rhythms of fishes / Environmental physiology of fishes. New-York. London. P. 631–645.
- Kawahara T., Yamashita I. 2000. Estrogen-independent ovary formation in the medaka fish, *Oryzias latipes* // Zoological Science. V. 17, № 1. P. 65–68.
- Kime D.E. 1978. The hepatic catabolism of cortisol in teleost fish – adrenal origin of 11-oxotestosterone precursors // General and Comparative Endocrinology. V. 35. P. 327–328.
- Kitano T., Takamune K., Nagahama Y., Abe S.-I. 2000. Aromatase inhibitor and 17 α -methyltestosterone cause sex-reversal from genetical females to phenotypic males and suppression of P450 aromatase gene expression in Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) // Molecular Reproduction and Development. V. 56. P. 1–5.
- Kobayashi T., Chang X.-T., Nakamura M., Kajiura H., Nagahama Y. 1996. Fish 3 β -hydroxysteroid dehydrogenase D⁵-D⁴isomerase: Antibody production and their use for the

- immunohistochemical detection of fish steroidogenic tissues // *Zoological Science*. V. 13. P. 909–914.
- Kroon F.J., Liley N.R. 2000. The role of steroid hormones in protogynous sex change in the blackeye goby, *Coryphopterus nicholsi* (Teleostei: Gobiidae) // *General and Comparative Endocrinology*. V. 118. P. 273–283.
- Kwon H.C., Choi Y.U., Kim S.O., Kwon J.Y. 2003. Involvement of androgens and growth hormone in the synthesis of vitellogenin in Japanese eel (*Anguilla japonica*) // *Abstr. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish*. Mie. Japan. P. 89.
- Lahnsteiner F., Patzner R.A., Weismann T. 1993. The spermatid ducts of salmonid fishes (Salmonidae, Teleostei). Morphology, histochemistry and composition of the secretion // *J. of Fish Biology*. V. 18. P. 79–93.
- Laidley C.W., Thomas P. 1997. Changes in plasma sex steroid binding protein levels associated with ovarian recrudescence in the spotted seatrout (*Cynoscion nebulosus*) // *Biology of Reproduction*. V. 56. P. 931–937.
- Lambert J.G.D., Oordt P.G.W.J. 1974. Ovarian hormones in teleosts // *Fortschritte der Zoologie*. V. 22. P. 340–349.
- Lambert J.G.D., Pot M.G.E. 1975. Steroidogenesis in ovarian tissue of a viviparous teleost, the Guppy *Poecilia reticulata* // *Comparative Biochemistry Physiology*. V. 50B. P. 585–589.
- Lambert J.G.D., Bosman G.I.C.G.M., Van den Hurk R., Oordt P.G.W.J. 1978. Annual cycle of plasma oestradiol-17b in the female trout *Salmo gairdneri* // *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.* V. 18. № 4. P. 923–927.
- Lambert J.G.D., Oordt P.G.W.J. 1982. Catecholestrogens in the brain of the female trout *Salmo gairdneri* // *General and Comparative Endocrinology*. V. 46. P. 401.
- Lang I. 1981. Electron microscopic and histochemical study of the postovulatory follicles of *Perca fluviatilis* L. (Teleostei) // *General and Comparative Endocrinology*. V. 45. № 2. P. 219–233.
- Larsen L.O. 1965. Effects of hypophysectomy in the cyclostome, *Lampetra fluviatilis* (L.) Gray // *General and Comparative Endocrinology*. V. 5. P. 16–30.
- Lazier C.B., Loergan K., Mommsen T.P. 1985. Hepatic estrogen receptors and plasma estrogen-binding activity in the Atlantic salmon // *General and Comparative Endocrinology*. V. 57. P. 234–245.
- Lembke P.J., Schulz R., Blum V. 1989. Liver and head kidney androgens in male rainbow trout // *General and Comparative Endocrinology*. V. 74. № 2. P. 297–298.
- Le Menn F., Rochefort H., Garcia M. 1980. Effect of androgen mediated by the estrogen receptor of fish liver: Vitellogenin accumulation // *Steroids*. V. 35. P. 315–328.
- Lofts B., Bern H.B. 1972. The functional morphology of steroidogenic tissue // *Steroids in Nonmammalian Vertebrates*. / Idler D.R. (ed.) Academic Press. New York. P. 37–125.
- Lofts B. 1987. Testicular function // *Hormones and Reproduction in Fishes, Amphibians and Reptiles* / D.O. Norris, R.E. Jones, Eds. Plenum Press. New York. P. 283–326.
- Loir M., Cinne M., Chantal C. 1989. Leydig cells in *Myleus ternetzi* testes // *Aquatic Living Resources*. V. 2. № 2. P. 57–61.
- Lokman P.M., George K.A.N., Divers S.L., Algie M., Young G. 2007. 11-Ketotestosterone and IGF-1 increase the size of previtellogenic oocytes from shortfinned eel, *Anguilla australis*, in vitro // *Reproduction*. V. 133. № 5. P. 955–967.
- Luchenbach J.A., Godwin J., Daniels H.V., Borski R.J. 2003. Gonadal differentiation and effects of temperature on sex determination in southern flounder (*Paralichthys lethotigma*) // *Aquaculture*. V. 216. № 1–4. C. 315–327.
- Luo L.D., Chen H.L., Zirkin B.R. 1996. Are Leydig cell steroidogenic enzymes differentially regulated with aging // *J. of Andrology*. V. 17. № 5. P. 509–515.
- Marshall A.J., Lofts B. 1956. The leydig-cell homologue in certain teleost fishes // *Nature*. V. 177. P. 704–705.
- Martin B. 1980. Steroid-protein interactions in non-mammalian vertebrates: distribution, origin, regulation, and physiological significance of plasma steroid binding proteins // *Steroids and their Mechanism of Action in Nonmammalian Vertebrates* / Delrio G., Brachet J. eds. Raven Press, New York. P. 63–83.
- Maruska K.P., Koznan W.J., Mensinger A.F. 2009. Individual, temporal, and population-level variations in circulating 11-ketotestosterone and 17 β -estradiol concentrations in the oyster toadfish *Opsanus tau* // *Comparative Biochemistry and Physiology A*. 1009. V. 152. № 4. P. 569–578.
- Matsubara H., Lokman P.M., Senaha A., Kazeto Y., Ijiri S., Kambegawa A., Hirai T., Young G., Adachi S., Yamauchi K. 2003. Synthesis and possible function of 11-ketotestosterone during oogenesis in eel (*Anguilla* spp.) // *Abst. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish*. Mie. Japan. P. 90.
- Mayer I., Borg B., Berglund I., Lambert J.G.D. 1991. Effects of castration and androgen treatment on aromatase activity in the brain of mature male Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr // *General and Comparative Endocrinology*. V. 82. P. 86–92.
- Meduri G., Charnaux N., Driancourt M.A., Combettes L., Granet P., Vannier B., Loosfelt H., Milgrom E. 2002. Follicle-stimulating hormone receptors in oocytes? // *J. of Clinical Endocrinology and Metabolism*. V. 87. № 5. P. 2266–2276.
- Mendishandagama S.M.L.C. 1997. Luteinizing hormone on leydig cell structure and function // *Histology and Histopathology*. V. 12. № 3. P. 869–882.
- Miura T., Yamauchi K., Takahashi H., Nagahama Y. 1992. The role of hormones in the acquisition of sperm motility in salmonid fish // *J. of Experimental Zoology*. V. 261. № 3. P. 359–363.
- Miura T. 2003. Molecular control mechanisms of fish spermatogenesis // *Abst. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish*. Mie. Japan. P. 51.
- Miyano M., Ito Y., Fujihira S., Matsuo T., Ueno H., Mori H. 1997. Restoration of Leydig cells after repeated administration of ethane dimethanesulfonate in adult rats // *Pathology International*. V. 47. № 7. P. 478–488.
- Morita S., Matsuyama M., Kashiwagi M. 1997. Seasonal changes of gonadal histology and serum steroid hormone levels in the bambooleaf wrasse *Pseudolabrus japonicus* // *Bulletin of Japanese of Society Science Fisheries*. Nippon suissan Gakkaishi. V. 63. P. 694–700.
- Morrey C.E., Nakamura M., Kobayashi T., Gau E.G., Nagahama Y. 1998. P450SCC-like immunoreactivity throughout gonadal

- restructure in the protogynous hermaphrodite *Thalassoma duperrey* // International J. of Developmental Biology. V. 42. P. 811–816.
- Mugiya Y., Ichii T. 1981. Effects of estradiol-17b on brachial and intestinal calcium uptake in the rainbow trout *Salmo gairdneri* // Comparative Biochemistry Physiology. A. V. 70. P. 97–101.
- Munor E., Fogal T., Dominguer S., Scardapane L., Gazman J., Piezzi R.S. 1997. Seasonal changes of the Leydig cells of Vicacha (*Lagostomus maximus maximus*) – a light and electron microscopy study // Tissue Cell. V. 29. № 1. P. 119–128.
- Nagahama Y., Chan K., Hoar W.S. 1976. Histochemistry and ultrastructure of pre- and postovulatory follicles in the ovary of the goldfish *Carassius auratus* // Canadian of J. Zoology. V. 54. P. 1128–1139.
- Nagahama Y., Clarke W.C., Hoar W.S. 1978. Ultrastructure of putative steroid-producing cells in the gonads of coho (*Oncorhynchus kisutch*) and pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Canadian of J. Zoology. V. 56. P. 2508–2519.
- Nagahama Y., Kagawa H., Young G. 1982. Cellular sources of sex steroids in teleost gonads // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Science. V. 39. P. 56–64.
- Nagahama Y. 1987 a. Endocrine control of oocyte maturation // Hormones and reproduction in fishes, amphibians, and reptiles. / Eds. Norris D.O., Jones R.E. New York: Plenum Press. P. 171–202.
- Nagahama Y. 1987 b. 17a,20b-Dihydroxy-4-pregnen-3-one: a teleost maturation inducing hormone // Develop Growth Differ. V. 29. № 1. P. 1–12.
- Nagahama Y. 1989. Regulation of gametogenesis in teleosts // Zoological Science. (Jap.). V. 5. P. 1071.
- Nagahama Y. 1990. Endocrine control of oocyte maturation in teleosts / Progress in comparative endocrinology. Wiley; Liss. P. 385–392.
- Nakamura M., Nagahama Y. 1985. Steroid producing cells during ovarian differentiation of tilapia, *Sarotherodon niloticus* // Dev. Growth Differ. V. 25. № 6. P. 701–708.
- Nakamura M., Nagahama Y. 1989. Differentiation and development of Leydig cells, and change of testosterone levels during testicular differentiation in tilapia *Oreochromis niloticus* // Fish Physiology and Biochemistry. V. 7. P. 211–251.
- Nakamura M., Nagahama Y. 1993. Ultrastructural study on the differentiation and development of steroid-producing cells during ovarian differentiation in the amago salmon *Oncorhynchus rhodurus* // Aquaculture. V. 112. P. 237–251.
- Nakamura M., Speker J., Nagahama Y. 1996. Innervation of steroid-producing cells in the ovary of tilapia *Oreochromis niloticus* // Zoological Science. V. 13. P. 603–608.
- Nakamura M., Kobayashi T., Chang X.-T., Nagahama Y. 1998. Gonadal sex differentiation in teleost fish // J. of Experimental Biology. V. 281. P. 362–372.
- Nakamura I., Evans J.C., Kusakabe M., Nagahama Y., Young G. 2005. Changes in steroidogenic enzyme and steroidogenic acute regulatory protein messenger RNAs in ovarian follicles during ovarian development of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // General and Comparative Endocrinology. V. 144 (3). P. 224–231.
- Nicholls T.J., Maple G. 1972. Ultrastructural observations on possible sites of steroid biosynthesis in the ovarian follicular epithelium of two species of Cichlid fish, *Cichlasoma nigrofasciatum* and *Haplochromis multicolor* // Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie. V. 128. P. 317–335.
- Nuner S., Trant J.M. 1999. Regulation of interrenal gland steroidogenesis in the Atlantic stingray (*Dasyatis sabina*) // J. of Experimental Biology. V. 284. № 5. P. 517–525.
- O'Halloran M.J., Idler D.R. 1970. Identification and distribution of the leydig cell homolog in the testis of sexually mature Atlantic salmon *Salmo salar* // General and Comparative Endocrinology. V. 15. P. 361–364.
- Oota I., Yamamoto K. 1966. Interstitial cells in the immature testes of the rainbow trout // Annot. Zool. Jpn. V. 39. P. 142–148.
- Patsoula E., Loutradis D., Drakakis P., Michalas L., Bletsas R., Michalas S. 2003. Messenger RNA expression for the follicle-stimulating hormone receptor and luteinizing hormone receptor in human oocytes and preimplantation-stage embryos // Fertility and Sterility. V. 79. № 5. P. 1187–1193.
- Pavlidis M., Dimitron D., Dessypris A. 1994. Testosterone and 17b-estradiol plasma fluctuations throughout spawning period in male and female rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), kept under several photoperiod regimes // Annales Zoologici. V. 31. № 3. P. 319–327.
- Perez F., Fuenzalida A., Mendez E., Cerisola H. 1983. Myoid and Leydig-type interstitial cells are simultaneously innervated in the testes of the clingfish *Sicyases sanguines* (Teleostei) // Archivos de Biología y Medicina Experimentales. V. 16. P. 177.
- Pickford G.E., Atz J.W. 1957. The physiology of the pituitary gland of the fishes // Zool. Soc. New-York. 310 p.
- Pierantoni R., Cobellis G., Meccariello R., Fasano S. 2002. Evolutionary aspects of cellular communication in the vertebrate hypothalamo-hypophysio-gonadal axis // International Review of Cytology. V. 218. P. 69–141.
- Piferrer F., Zanuy S., Carrukko M., Solar I.I., Devlin R.H., Donaldson E.M. 1994. Brief treatment with an aromatase inhibitor during sex differentiation causes chromosomally female salmon to develop as normal, functional males // J. of Experimental Biology. V. 270. P. 255–262.
- 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. № 2. P. 259–275.
- Pongthana N., Penman D.J., Baoprasertkul P., Hussain M.G., Islam M.S., Powell S.F., McAndrew B.J. 1999. Monosex female production in the silver barb (*Puntius gonionotus* Bleeker) // Aquaculture. V. 173. № 1–4. P. 247–256.
- Pottinger T.G. 1988. Seasonal variation in specific plasma- and target-tissue binding of androgens, relative to plasma steroid levels, in the brown trout, *Salmo trutta* L. // General and Comparative Endocrinology. V. 70. P. 334–344.
- Pottinger T.G., Balm P.H.M., Pickering A.D. 1995. Sexual maturity modifies the responsiveness of the pituitary-interrenal axis to stress in male rainbow trout // General and Comparative Endocrinology. V. 98. P. 311–320.

- Queralt S.M., Avvakumov G.V., Blazquez M., Piferrer F., Hammond G.L. 2003. Sea Bass (*Dicentrarchus labrax* L.) sex hormone-binding globulin (SHBG): cloning, characterization and sites of expression // Abstr. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish. Mie. Japan. P. 61.
- Reinboth B. 1962. The effects of testosterone on female *Coris julis* a wrasse with spontaneous sex-inversion // General and Comparative Endocrinology. V. 2. P. 39.
- Reinboth B. 1969. Varying effects with different ways of hormone administration of gonad differentiation in teleost fish // General and Comparative Endocrinology. V. 13. P. 527–528.
- Reinboth R., Becker B., Latz M. 1986. In vitro studies on steroid metabolism by gonadal tissues from ambisexual teleosts: II. Conversion of androstenedione by the heterologous gonadal tissues of the protandric sea bream *Pagellus acarne* (Risso) // General and Comparative Endocrinology. V. 62. P. 335–340.
- Rosenstrauch A., Weil S., Degen A.A., Friedlander M. 1998. Leidig cell functional structure and plasma androgen level during the decline in fertility in aging roaster // General and Comparative Endocrinology. V. 109. № 2. P. 251–258.
- Rothbard S., Moav B., Yaron Z. 1987. Changes in steroid concentrations during sexual ontogenesis in tilapia // Aquaculture. V. 61. P. 59–74.
- Sangalang G.B., Freeman H.C. 1974. Effects of sublethal cadmium on maturation and testosterone and 11-ketotestosterone production in vivo in brook trout // Biol. Reprod. V. 11. P. 429–435.
- Sangalang G.B., Freeman H.C. 1988. In vitro biosynthesis of 17 α -20 β -dihydroxy-4-pregnen-3-one by the ovaries, testes, and head kidneys of the Atlantic salmon *Salmo salar* // General and Comparative Endocrinology. V. 69. P. 230–234.
- Satoh N. 1974. An ultrastructural study of sex differentiation in the teleost *Oryzias latipes* // J. of Embryology and Experimental Morphology. V. 32. P. 195–215.
- Schreck C.B., Hopwood M.L. 1974. Seasonal androgens and estrogens patterns in the goldfish, *Carassius auratus* // Transactions of the American Fisheries Society. V. 2. P. 375–378.
- Schulz R.W., Vanderwind F., Janssendommerholt C., Peute J., Mylonas C.C., Zohar Y., Swanson P., Goos H.J.T. 1997. Modulation of testicular androgen production in adolescent african catfish (*Clarias gariepinus*) // General and Comparative Endocrinology. V. 108. № 1. P. 56–66.
- Scott A.P., Bye V.J., Baynes S.M. 1980. Seasonal variations in sex steroids of female rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson // J. of Fish Biology. V. 17. P. 587–592.
- Scott A.P., Sumpter J.P., Hardiman P.A. 1983. Hormone changes during ovulation in the rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.) // General and Comparative Endocrinology. V. 49. P. 128–134.
- Senthilkumaran B., Yoshiura Y., Oba Y., Sudhakuman C.C., Wang D.S., Kobayashi T., Nagahama Y. 2003. Steroidogenic shift is a critical event for ovarian follicles to undergo final maturation // Abstr. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish. Mie. Japan. P. 79.
- Shappell N.W., Hyndman K.M., Bartell S.E., Schoenfuss H.L. 2010. Comparative biological effects of potency of 17 α - and 17 β -estradiol in fathead minnows // Aquatic toxicology. V. 100. № 1. P. 1–8.
- Shedpure M., Pati A.K. 1996. Do thyroid and testis modulate the effects of pineal and melatonin on haemopoietic variables in *Clarias batrachus* // J. of Biosciences. V. 21. № 6. P. 797–808.
- Sower S.A., Schreck C.B. 1982. Steroid and thyroid hormones during sexual maturation of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in sea water or fresh water // General and Comparative Endocrinology. V. 47. P. 42–53.
- Srivastava S. 1999. Ultrastructural evidence for the presence of secretory cells in the pineal parenchyma of *Heteropneustes fossilis* // J. of Biosciences. V. 24. № 2. P. 193–198.
- Stacey N.E. 2003. Hormones, pheromones, and reproductive behavior // Abstr. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish. Mie. Japan. P. 65.
- Stanley H., Chieffi G., Botte V. 1965. Histological and histochemical observations on the testis of *Gobius paganellus* // Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie. V. 65. P. 350–362.
- Stuart-Kregor P.A.C., Sumpter J.P., Dodd J.M. 1981. The involvement of gonadotropin and sex steroids in the control of reproduction in the parr and adults of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // J. of Fish Biology. V. 18. P. 59–72.
- Sugimoto Y., Takahashi H. 1979. Ultrastructural changes of testicular interstitial cells of silver Japanese eels *Anguilla japonica*, treated with human chorionic gonadotropin // Bulletin of Faculty Fisheries, Hokkaido University. V. 30. P. 23–33.
- Sun B., Pankhurst N.W. 2003. Correlation between oocyte development and plasma levels of steroids and vitellogenin in greenback flounder *Rhombosolea tapirine* // Abstr. 7th Intern. Symp. on Reproductive Physiology of Fish. Mie. Japan. P. 95.
- Sun P., You F., Liu M., Wu Z., Wen A., Li J., Xu Y., Zhang P. 2010. Steroid sex hormone dynamics during estradiol-17 β induced gonadal differentiation in *Paralichthys olivaceus* (Teleostei) // Chinese J. of Oceanology and Limnology. V. 28. № 2. P. 254–259.
- Sunobe T., Nakamura M., Kobayashi Y., Kobayashi T., Nagahama Y. 2005. Aromatase immunoreactivity and the role of enzymes in steroid pathways for inducing sex change in the hermaphrodite gobiid fish *Trimma okinawae* // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Molecular & Integrative Physiology. V. 141 (1). P. 54–59.
- Takahashi H., Iwasaki Y. 1973. The occurrence of histochemical activity of 3 β -hydroxysteroid dehydrogenase in the developing testes of *Poecilia reticulata* // Development Growth & Differentiation. V. 15. P. 241–253.
- Tokarz J., Möller G., Hrabě de Angelis M., Adamski J. 2015. Steroids in teleost fishes: A functional point of view // Steroids. V. 103. P. 123–44. DOI: 10.1016/j.steroids.2015.06.011. 0039–128X.
- Tuan P.A., Mair G.C., Little D.C., Beardmore J.A. 1999. Sex determination and the feasibility of genetically male tilapia production in the Thai-Chitralada strain of *Oreochromis niloticus* (L) // Aquaculture. V. 173. № 1–4. P. 257–269.
- Tzchori I., Degani G., Elisha R., Eliyahu R., Hurvitz A., Vaya J., Moav B. 2004. The influence of phytoestrogens and

- oestradiol-17 β on growth and sex determination in the European eel (*Anguilla anguilla*) // Aquaculture Research. V. 35. № 13. С. 1213–1219.
- Upadhyay S.N., Breton B., Billard R. 1978. Ultrastructure studies on experimentally induced vitellogenesis in juvenile rainbow trout *Salmo gairdneri* // Ann. Biol. Anim., Biochim., Biophys. V. 18. P. 1019–1026.
- Van Bohemen C.G., Lambert J.G.D. 1979. Steroidogenesis in the ovary of the rainbow trout, *Salmo gairdneri* // J. of Endocrinology. V. 80. P. 37–38.
- Van den Hurk R. 1973. The localization of steroidogenesis in the testes of oviparous and viviparous teleosts // Proc. K. Ned. Akad. Wet., Ser. C. V. 76. P. 270–279.
- Van den Hurk R. 1974. Steroidogenesis in the testis and gonadotropic activity in the pituitary during postnatal development of the black molly *Mollienisia latipinna* // Proc. K. Ned. Akad. Wet., Ser. C. V. 77. P. 193–200.
- Van den Hurk R., Meek J., Peute J. 1974. Ultrastructural study of the testis of the black molly *Mollienisia latipinna*. II. Sertoli cells and leydig cells // Proc. K. Ned. Akad. Wet., Ser. C. V. 77. P. 470–476.
- Van den Hurk R., Lambert J.G.D., Peute J. 1982. Steroidogenesis in the gonads of rainbow trout fry (*Salmo gairdneri*) before and after the onset of gonadal sex differentiation // Reprod. Nutr. Develop. V. 22. № 2. P. 413–425.
- Van den Hurk R., Vermeij J.A.J., Stegenga J., Peute J., Oordt P.G.W.J. 1978. Cyclic changes in the testis and vas deferens of the rainbow trout *Salmo gairdneri* with special reference to sites of steroidogenesis // Ann. Biol. Anim., Biochim., Biophys. V. 18. P. 899–904.
- Van den Hurk R., Peute J. 1979. Cyclic changes in the ovary of the rainbow trout, *Salmo gairdneri*, with special reference to sites of steroidogenesis // Cell and Tissue Research. V. 199. P. 289–306.
- Vinas J., Asensio E., Canavate J.P., Piferrer F. 2013. Gonadal sex differentiation in the Senegalese sole (*Solea senegalensis*) and first data on the experimental manipulation of its sex ratios // Aquaculture. V. 384–387. P. 74–81.
- Wallace R.A. 1985. Vitellogenesis and oocyte growth in nonmammalian vertebrates // Developmental Biology. V. 1. P. 127–177.
- Webb M.A.H., Doroshov S.I. 2011. Importance of environmental endocrinology in fisheries management and aquaculture of sturgeons. Gen. Comp. Endocrinol., 170(2): 313–321. DOI: 10.1016/j.ygcen.2010.11.024
- Wiegand M.D., Peter R.E. 1980. Effects of testosterone, oestradiol-17 β and fasting on plasma free fatty acids in the goldfish, *Carassius auratus* // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A. V. 66. P. 323–326.
- Wingfield J.C., Grimm A.S. 1977. Seasonal changes in plasma cortisol, testosterone and oestradiol-17 β in the plaice, *Pleuronectes platessa* L. // General and Comparative Endocrinology. V. 31. P. 1–11.
- Whitehead C., Bromage N.R., Foster J.R. 1978. Seasonal changes in reproductive function of the rainbow trout *Salmo gairdneri* // J. of Fish Biology. V. 5. P. 227–230.
- Wingfield J.C. 1980. Sex steroid-binding proteins in vertebrate blood // Hormones, adaptation and evolution. / Eds. Ishii S., Hirano T., Wada M. Tokyo: Jap. Sci. Press; Berlin: Springer Verlag. P. 135–144.
- Yamamoto T. 1962. Hormonic factors affecting gonadal sex differentiation in fish // General and Comparative Endocrinology. Suppl. 1. P. 341–345.
- Yamamoto T., Onozato H. 1968. Steroid producing cells in the ovary of the zebrafish, *Brachydanio rerio* // Annot. Zool. Jpn. V. 41. P. 119–128.
- Yamamoto T. 1969. Sex differentiation // Fish Physiology. V. 3. P. 117–158.
- Yang Q., Yang X., Liu J., Ren W. et al. 2017. Exposure to bisphenol B disrupts steroid hormone homeostasis and gene expression in the hypothalamic-pituitary-gonads axis of zebrafish // Water, Air, and Soil Pollution. V. 228, № 3. P. 112/1–112/12.
- Yaron Z., Terkatin-Shimony A., Shaham Y., Salser H. 1977. Occurrence and biological activity of estradiol-17 β in the intact and ovariectomized *Tilapia aurea* (*Cichlidae teleostei*) // General and Comparative Endocrinology. V. 33. P. 45–52.
- Young G., Kagawa H., Nagahama Y. 1984. Role of ovarian thecal and granulosa cells in the production of maturation-inducing steroid by ovarian follicles of salmonid fishes // General and Comparative Endocrinology. V. 53. P. 455.
- Young G. 1993. Effects of hypophysectomy on coho salmon interrenal: maintenance of steroidogenic pathway and restoration of in vitro responsiveness to adrenocorticotropin after handling // General and Comparative Endocrinology. V. 92. P. 428–438.
- Youngson A.F., Webb J.H. 1993. Thyroid hormone levels in Atlantic salmon (*Salmo salar*) during the return migration from the ocean to spawn // J. of Fish Biology. V. 42. № 2. P. 293–300.
- Zelennikov O.V., Mosyagina M.V., Fedorov K.E. 1999. Oogenesis inhibition, plasma steroid levels, and morphometric changes in the hypophysis in Russian sturgeon (*Acipenser gueldenstaedti* Brandt) exposed to low environment pH // Aquatic Toxicology. V. 46. P. 33–42.

Поступила в редакцию 17.04.2023 г.

Принята после рецензии 26.07.2023 г.