

УДК 612.432:612.433:612.616

Б. Г. Новиков

ГИПОТАЛАМИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ СЕЗОННОЙ ЦИКЛИЧНОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ПТИЦ

Современные исследования показывают, что биология размножения животных осуществляется на базе глубокого взаимодействия нейроэндокринных факторов и условий светового режима. Этот сложный механизм обладает значительной эволюционной пластичностью, благодаря чему достигаются различные формы приспособлений размножения животных к меняющимся условиям среды. Из внутренних факторов ведущую роль в регуляции размножения играет гипоталамус. Нейроцитами соответствующих ядер этого образования головного мозга синтезируются биологически активные вещества пептидной природы или гонадолиберины, которые по системе портальных сосудов поступают в паренхиму аденогипофиза и контролируют в ней гормональную функцию гонадотропоцитов. Исследования гипоталамических механизмов размножения долгое время проводились на полиэстральных млекопитающих, тогда как моноэстральные животные и, в частности, птицы оставались в этом плане недостаточно изученными. Далее будут изложены особенности гипоталамической регуляции размножения птиц, которые в последние годы исследовались в нашей лаборатории.

Гипоталамический контроль развития гонад у птиц в постэмбриональный период. С помощью методов перерезки системы портальных сосудов и электролитического разрушения срединного возвышения в нашей лаборатории было показано, что функциональные связи в системе гипоталамус — гипофиз — гонады устанавливаются у уток с трехчетырех месячного возраста, и ростовая фаза в развитии половой железы, связанная только с увеличением ее веса, протекает по независимому от гонадолиберинов типу. Вместе с тем, по данным световой и электронной микроскопии, у уток, гусей и кур процесс полового созревания связан с прогрессивным усилением функции обоих типов гонадотропоцитов, нейроцитов аркуатного ядра и области супраоптических ядер медиальной группы. Зависимость перехода гонад в функциональную фазу, связанную с активацией их гормональной деятельности и гаметогенеза, от гипоталамуса в еще более отчетливой форме проявляется в экспериментах с угнетением в нем синтеза гонадолиберинов под воздействием фармакологических веществ или блокады их поступления в аденогипофиз при хирургическом вмешательстве. При разрушении у птенцов уток срединного возвышения или перерезке портальных сосудов гонады не переходят в функциональную фазу и в течение всей жизни птицы сохраняют инфантильный характер. Если же указанная операция производилась на птицах в период размножения, то в этом случае наступают дегенеративные изменения в гонадотропоцитах и всей половой системе самцов и самок. Сходный результат достигался нами при имплантации в соответствующие зоны гипоталамуса микротрубочек с актиномицином D [4] и под воздействием радиочастотных раздражений [15].

Гипоталамические области, ответственные за продукцию у птиц гонадолиберинов. Исследование топографии зон, ответственных за продукцию гонадолиберинов, представляет значительные трудности из-за сложности функциональных связей между гипоталамическими ядрами и широким распространением этих веществ в различных тканях.

К настоящему времени поставленный вопрос наиболее тщательно исследован у млекопитающих, у которых установлена тоническая и циклическая выработка различными структурами гипоталамуса гонадолиберинов. В нашей лаборатории локализацию в гипоталамусе структур, ответственных за регуляцию гонадотропной функции гипофиза, исследовали методами гистофизиологии, локальной электроагрегации различных зон гипоталамуса и имплантации в них веществ, ингибирующих синтез гонадолиберинов [1, 2, 3]. В результате установлено, что у самцов и самок уток функция обоих типов гонадотропоцитов угнетается при раздельном или одновременном разрушении аркуатного ядра и области супраоптических ядер медиальной группы. Характерно, что сезонный переход гонад в состояние повышенной функциональной активности связан с гипертрофией нейроцитов именно этих ядер гипоталамуса. В последнее время в нашей лаборатории гистофизиологическими методами было показано, что к регуляции гонадотропной функции гипофиза в аркуатном ядре имеют отношение клетки основной группы. Синтез гонадотропинов угнетается и при имплантации в аркуатную область микротрубочек с актиномицином Д или половыми стероидами. Все эти эксперименты показывают, что в регуляции гонадотропной функции аденогипофиза у птиц принимают участие структуры вентральной части передней области гипоталамуса с расположенным в ней ядрами преоптической зоны и клетки супраоптического (СО) ядра медиальной группы, а также средней области, включающей аркуатное ядро основной группы. Участие аркуатной зоны в регуляции размножения у птиц установлено и другими исследователями на перепелах и цыплятах [13, 14]. При решении вопроса об участии крупноклеточных ядер в регуляции размножения у птиц известный интерес представляют исследования морфологических связей этих образований со срединным возвышением. В отличие от млекопитающих, у птиц в срединном возвышении хорошо различимы передний и задний отделы. В обоих отделах заканчиваются аксоны мономинергических нейроцитов. У птиц, кроме того, в палисадную зону переднего отдела срединного возвышения поступают и аксоны, содержащие альдегидфуксинофильные гранулы, которые являются отростками нейроцитов СО ядер [13]. Характерно также, что от капилляров ростральной части срединного возвышения берут начало портальные сосуды, дrenирующие паренхиму периферической области аденогипофиза. Все эти данные дают дополнительные доказательства в пользу заключения, что в регуляции гонадотропной функции у птиц принимают участие мелко- и крупноклеточные ядра гипоталамуса. По данным Стетсона [15], у японских перепелов при повреждении передней и вентральной области гипоталамуса наступают регressive изменения в семенниках и яичниках. Этот автор допускает, что секреция гипофизом лютеинизирующего (ЛГ) гормона контролируется медиобазальным и задним отделами инфундибулярного ядерного комплекса. При повреждении же передних отделов этого комплекса угнетается выход фолликулостимулирующего гормона (ФСГ). Девис и Фолле [8] наблюдали угнетение секреции ЛГ у перепелов при повреждении ядерного комплекса туберального гипоталамуса.

Зависимость возрастных изменений продолжительности циклов размножения от особенностей работы гипоталамо-гипофизарной системы.

В природной обстановке, как ских групп приступают к У большинства воробышных, в дичном возрасте, тогда как дные и фламинговые приступают трех- четырех-, пяти- и шестнадцатилетние возрастные размножения. У домашних птиц максимума только на третьем году жизни, у их диких предков только на гусей в первый и второй сезоны соответственно 70 и 80 %. Использование и самок в период размножения значительно большего веса, и в это время они переходят в активное состояние. Яйцекладка начинается в мае, втором же году жизни она приостанавливается.

Если цикличность размножения физиологической системой, можно доказать, что длительности связанны с центрального регуляторного вопрос решался методами спайковой динамики функциональных ядер гипоталамуса и гонад. Показано, что у годовалых самцов и самок СО ядра находят высокую активности с февраля по март, вергается и функциональное состояние микроскопические исследования секрета клетками этого периода. Течение указанного времени, находятся в активном состоянии, что приводит к увеличению количества гормонов Гонадотропин-Гонадолиберин. Клетки, секретирующие Гонадотропин-Гонадолиберин, на месяц позже. У двухлетних птиц состояния с октября по март октавьи переходят в состояние с марта. В ноябре у самцов и в декабре у самок этого ядра быстро повышается активность с января по конец марта, аденогипофиза, вырабатывающего гормон Гонадотропин-Гонадолиберин. Клетки, секретирующие Гонадотропин-Гонадолиберин, повышенному секреторному акту с марта по апрель включителем.

Приведенные данные показывают, что циклы размножения у соответствующим удлинением гонадотропина СО, аркуатных ядер и гонад.

У гусей, как известно, снижается оплодотворяемость яиц, данные позволяют связать э

В природной обстановке, как известно, птицы различных таксономических групп приступают к размножению в неодинаковом возрасте. У большинства воробыниных, куриных половое созревание наступает в годичном возрасте, тогда как дневные хищники, гусиные, пингвинообразные и фламинговые приступают к размножению соответственно в трех-, четырех-, пяти- и шестицелтнем возрасте. Наблюдаются также значительные возрастные различия и самой продолжительности цикла размножения. У домашних гусей, например, яйценоскость достигает максимума только на третьем году жизни, т. е. в том возрасте, в котором у их диких предков только наступает половое созревание. У домашних гусей в первый и второй сезоны размножения яйценоскость достигает соответственно 70 и 80 %. Исследования показали, что у двухлетних самцов и самок в период размножения и сами гонады достигают значительно большего веса, и в течение более продолжительного срока находятся в активном состоянии. У молодых гусей крупной серой породы яйцекладка начинается в марте и заканчивается в средине мая. На втором же году жизни она протекает с конца февраля по вторую половину мая.

Если цикличность размножения контролируется гипоталамо-гипофизарной системой, можно допустить, что возрастные изменения ее продолжительности связаны с возрастными особенностями работы этого центрального регуляторного механизма. В нашей лаборатории этот вопрос решался методами световой и электронной микроскопии сезонной динамики функционального состояния мелко- и крупноклеточных ядер гипоталамуса и гонадотропоцитов аденогипофиза. Исследования показали, что у годовалых самцов и самок гусей крупной серой породы нейроциты СО ядра находятся в состоянии повышенной функциональной активности с февраля по май. Сходным сезонным изменениям подвергается и функциональное состояние аркуатного ядра. Электронно-микроскопические исследования показали, что процессы синтеза и выведения секрета клетками этого ядра протекают на высоком уровне в течение указанного времени. Гонадотропоциты, продуцирующие ФСГ, находятся в активном состоянии с января по май. В это время значительного развития достигает гранулярная эндоплазматическая сеть, увеличивается количество митохондрий и гипертрофируется комплекс Гольджи. Клетки, секрециирующие ЛГ, в активное состояние переходят на месяц позже. У двухлетних гусей клетки СО ядра находятся в активном состоянии с октября по май. Нейроциты же аркуатного ядра с мая по октябрь переходят в состояние пониженной секреторной активности. В ноябре у самцов и в декабре у самок функциональная активность клеток этого ядра быстро повышается и достигает наибольшей выраженности с января по конец апреля. Функциональная активность клеток аденогипофиза, вырабатывающих ФСГ, особенно высока в период с января по конец апреля. У самок эти клетки находятся в состоянии высокой гормональной активности с февраля по май включительно. Клетки, секрециирующие ЛГ, у двухлетних самцов переходят в состояние повышенной секреторной активности с февраля по апрель, а у самок — с марта по апрель включительно.

Приведенные данные показывают, что увеличение продолжительности цикла размножения у двухлетних гусей действительно связано с соответствующим удлинением периода активного состояния нейроцитов СО, аркуатных ядер и гонадотропоцитов аденогипофиза.

У гусей, как известно, в конце сезона размножения значительно снижается оплодотворяемость яиц. Полученные в нашей лаборатории данные позволяют связать это явление с половой асинхронностью цик-

лов активного состояния центрального регуляторного механизма размножения. У самцов сезонное снижение функциональной активности гипоталамо-гипофизарной системы наступает раньше, чем у самок.

Гипоталамо-гипофизарные механизмы овуляции и кладки яиц. Исследования показывают, что процессы овуляции и акт кладки яиц связаны с суточной ритмикой работы гипоталамо-гипофизарной системы. На основании количественного определения в плазме крови гонадотропинов Фрапс [10] установил, что у кур овуляция связана с циклическим выведением в кровь ЛГ. Одни авторы считают, что у кур это происходит за 6—8, а другие — за 4—6 ч до овуляции. Противоречивый характер носят и данные о количестве циклов выведения этого гормона в кровь на протяжении суток. По данным различных авторов, у кур наблюдается два [12], три [6] и даже четыре суточных цикла эвакуации в кровь ЛГ.

В нашей лаборатории суточную ритмичность работы adenогипофиза исследовали не только на курах, но и на гусях методами количественного определения в крови ФСГ и ЛГ. Кроме того, дополнительно методами световой и электронной микроскопии изучали суточные изменения функциональной активности обоих типов гонадотропоцитов. Проведенные наблюдения показали, что у откладывающих яйца гусынь и кур функциональное состояние гонадотропоцитов подвержено закономерным изменениям на протяжении суток. По данным световой и электронной микроскопии, у кур непосредственно перед кладкой яйца гонадотропоциты, синтезирующие ЛГ, высвобождаются от гликопротеидных гранул, и через 5 ч их гормональная активность значительно снижается. Вечером и ночью активность этих клеток повышается. Сходным суточным изменениям рассматриваемые клетки подвержены и у гусей. У них перед кладкой яйца значительно гипертрофируется гранулярная эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, увеличивается количество и размеры митохондрий. В цитоплазме рассматриваемых гонадотропоцитов в это время значительно повышается содержание гликопротеидных гранул. Перед овуляцией цитоплазма почти полностью высвобождается от этих гранул секрета. Вечером в большинстве гонадотропоцитов, синтезирующих ЛГ, вновь повышается содержание гранул секрета, которые ночью выводятся в кровь. Синхронно с рассмотренными функциональными изменениями гонадотропоцитов на протяжении суток варьирует и количественное содержание в крови ЛГ. У кур-несушек количество этого гормона в плазме крови резко возрастает перед овуляцией ($12, 48 \text{ мкг}/100 \text{ мл}$). После овуляции содержание этого гормона снижается и вновь повышается ночью. Этот второй «пик» секреции ЛГ выражен слабее, чем утром перед овуляцией. У гусей содержание в крови ЛГ точно так же значительно возрастает перед овуляцией и ночью. В течение длительного времени после овуляции количество ЛГ в крови снижается на 40%. Характерно, что у кур и гусей в интервале между сериями кладки яиц суточная ритмичность в изменении структурной организации гонадотропоцитов и секреции ими ЛГ не наблюдается. Она отсутствует и у самок, не откладывающих яица.

В период кладки яиц суточная циклическая секреторной деятельности отчетливо проявляется и у гонадотропоцитов, синтезирующих ФСГ. У кур перед овуляцией увеличивается объем ядер этих клеток, и резко уменьшается содержание в их цитоплазме секреторных гранул. В последующие 6 ч наблюдается депонирование секрета, который примерно за 5 ч до выхода яйцеклетки из яичника выводится в кровь. Наиболее высокое содержание в крови ФСГ у кур наблюдается через 0,5—1 ч после кладки яйца. У гусей количество этого гормона в крови

также возрастает за 1—2 ч ляции. Однако, в это время овуляцией. В период между снижается, и в это время выведения из гипофиза. О яиц количество его в крови веденные данные показывают, что связанны не только с ум отдельные авторы, но и снимом, и так называемым определенным количеством дукция которых контролируется

Регуляция формирована гипоталамо-гипофизом (ГГНС). Уже давно установлено резким увеличением в крови физа [9, 16]. Однако, данная патология самого нейрогипофиза. Для выяснения роли ГГНС в акте кладки яиц предстоит установить суточной ритмичности ее работы и электронной микроскопии, что у кур и гусей кладка изменяется функционально и щитовидной железы. Кладка нейросекрета из нейроцитов гипофиза. В это время особенно увеличивается транспортный тракт и срединное возвышение ронной микроскопии, кладка депонированием в кровь депонирована. Второй, менее выраженный падает ночью. После кладки усиливается синтез нейросекрета и депонирование в задней доле яйца снижается гормональной физиологии и щитовидной железы вновь начинает повышаться. Что инъекции курам за 3—4 часа или вазопрессина вызывают прессина, окситоцина не ускелдователей и проведенные инъекции адреналина ингибируют яйца. В опытах с инъекциями вполне сформированного яйца воронки. Эти данные дополняют связей между кладкой яиц в акте кладки яиц принимают участие

Гипоталамические механизмы фазы. У подавляющего болюса после активации в весенне-глубокой функциональной верхушке значительным видом сезонная циклическая разница при содержании птиц

также возрастает за 1—2 ч после кладки яйца и через 3—4 ч после овуляции. Однако, в это время его содержится на 27% меньше, чем перед овуляцией. В период между сериями кладок концентрация в крови ФСГ снижается, и в это время не проявляется суточная цикличность его выведения из гипофиза. Однако, в интервалы между сериями кладки яиц количество его в крови выше, чем у неразмножающихся птиц. Приведенные данные показывают, что интервалы между сериями кладок яиц связаны не только с уменьшением секреции ЛГ, как это допускают отдельные авторы, но и снижением концентрации в крови СФГ. Понятому, и так называемый «овуляторный стимул» у птиц создается определенным количественным соотношением в крови ЛГ и ФСГ, продукция которых контролируется гипоталамическими механизмами.

Регуляция формирования яйцевых оболочек и акта кладки яиц осуществляется гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системой (ГГНС). Уже давно установлен факт, что акт кладки яйца сопряжен с резким увеличением в крови содержания гормонов задней доли гипофиза [9, 16]. Однако, данные, полученные при изучении влияния экстери-пации самого нейрогипофиза, все еще носят противоречивый характер. Для выяснения роли ГГНС системы в формировании яйцевых оболочек и акте кладки яиц представляют интерес исследования особенностей суточной ритмичности ее работы. Методами спектрофотометрии, световой и электронной микроскопии в нашей лаборатории было установлено, что у кур и гусей кладка яйца связана с закономерными суточными изменениями функционального состояния ГГНС системы, adenогипофиза и щитовидной железы. Кладка яйца связана с интенсивным выведением нейросекрета из нейроцитов, срединного возвышения и задней доли гипофиза. В это время особенно сильно реагируют СО ядра. Значительно увеличивается транспорт секрета через гипоталамо-гипофизарный тракт и срединное возвышение. По данным спектрофотометрии и электронной микроскопии, кладка яйца сопровождалась интенсивным выведением в кровь депонированного в задней доле гипофиза нейросекрета. Второй, менее выраженный цикл эвакуации нейросекрета наступает ночью. После кладки яйца и во второй половине ночи значительно усиливается синтез нейросекрета в нейроцитах СО и ПВ ядер и его депонирование в задней доле гипофиза. У кур и гусей с момента кладки яйца снижается гормональная активность тиреотропоцитов adenогипофиза и щитовидной железы. Функциональная активность этой системы вновь начинает повышаться через 5 ч после кладки яйца. Характерно, что инъекции курам за 3—4 ч до кладки очередного яйца питуитрина или вазопрессина вызывают ее уж через 2—8 мин. В отличие от вазопрессина, окситоцин не ускоряет кладку яиц. По данным различных исследователей и проведенных в нашей лаборатории наблюдений, инъекции адреналина ингибируют выход нейросекрета и задерживают кладку яиц. В опытах с инъекциями адреналина удается наблюдать наличие вполне сформированного яйца в нижнем отделе яйцевода и желтка в его воронке. Эти данные дополнительно указывают на отсутствие причинных связей между кладкой яйца и овуляцией. Имеются также указания, что в акте кладки яиц принимают участие простагландины [7, 11].

Гипоталамические механизмы перехода гонад в фотопрекратерную фазу. У подавляющего большинства птиц в средних и северных широтах после активации в весенне-летний период гонады переходят в состояние глубокой функциональной депрессии, продолжительность которой подвержена значительным видовым изменениям. Из внешних факторов эта сезонная цикличность размножения связана с фотопериодизмом. Однако при содержании птиц в течение круглого года в оптимальных для

размножения условиях светового режима годичная цикличность работы гонад только смешается во времени, но не устраняется. После активации светом через характерный для каждого вида срок половая железа автоматически переходит в фоторефрактерное состояние. Можно допустить, что это явление связано с циклическими изменениями реактивных свойств к свету каких-то компонентов внутреннего механизма, ответственного за регуляцию размножения. Данные наших исследований и наблюдения других авторов уже давно показали, что фоторефрактерный период не связан с сезонными изменениями чувствительности половой железы к гонадотропинам или клеток гипофиза к гипоталамическим гонадолиберинам. Некоторые авторы связывают фоторефлектерный период с задержкой на длительный срок транспорта в портальные сосуды депонированных в срединном возвышении и нейроцитах гонадолиберинон.

При разработке вопроса о механизмах фоторефрактерного периода в нашей лаборатории был применен метод совместной инкубации в капроновых пакетах в полости тела односторонне кастрированных самцов домового воробья, перешедших в рефрактерную fazу, семенника, гипофиза и гипоталамуса, которые брали от птиц, находящихся на различных стадиях полового цикла, индуцированного длинным фотопериодом. Применение этого метода позволило установить, что активация гонадотропной функции наступала только в тех случаях, когда для совместной инкубации брали гипоталамус от птиц, перешедших в состояние повышенной половой активности. В экспериментах с инкубацией гипоталамуса птиц, перешедших в фоторефрактерную fazу, активация семенника и гипофиза не наступала.

Приведенные данные показывают, что сезонная периодичность размножения птиц связана с годичной цикличностью работы гипоталамуса. Естественно возникает вопрос о механизмах годичной цикличности работы самого гипоталамуса. Наши исследования показывают, что у подавляющего большинства видов птиц ее нельзя объяснить с позиций принципа обратных связей в работе системы гипоталамус — гонады. Наши исследования [5] действительно показали, что у кастрированных самцов воробьев сезонная динамика функциональных изменений гонадотропоцитов и количественного изменения в крови гонадотропинов имеет такую же направленность, как и у интактных птиц. Однако, у птиц с длинным половым циклом (пекинские утки) при кастрации в фоторефрактерный период несколько повышается содержание в крови гонадотропинов; но и у этих птиц общая направленность сезонных изменений в строении клеток гипофиза и содержания в крови ФСГ и ЛГ полностью не нарушается. Значительный интерес представляет вопрос о характере работы гипоталамо-гипофизарной системы у птиц, утративших в процессе эволюции механизмы фоторефракторной реакции.

Сезонную цикличность размножения у птиц, как это уже подробно рассматривалось в наших предыдущих сообщениях [3], пока трудно связать и с особенностями функциональной деятельности эпифиза. Следовательно, вопрос — замыкается ли механизм регуляции рефрактерного периода на уровне гипоталамуса — нуждается в дальнейшей разработке.

Л и т е р а т у р а

- Новиков Б. Г., Руднева Л. М. Зависимость функции яичников у уток от гипоталамуса. — Журн. общ. биол., 1964, № 5, с. 390—393.
- Новиков Б. Г., Руднева Л. М. Гонадотропная функция аденогипофиза при электролитическом повреждении различных зон гипоталамуса. — Пробл. физиол. гипоталамуса, Киев, 1970, № 4, с. 61—71.

- Новиков Б. Г., Руднева Л. М. Сообщение 1. Гипоталамические зоологии, 1974, № 2, с. 3—7.
- Новиков Б. Г., Руднева Л. М. актиномицина-Д на функционал 1976, 229, № 1, с. 241—243.
- Новиков Б. Г., Феликс Л. С. Д при измененном балансе в орган муса, 1972, Киев, № 6, с. 127—13.
- Bullock D. W., Nalbandov A. J. Endocrinol., 1967, 38, N 4, p. 40
- Day S. L., Nalbandov A. V. Pre its physiological role on ovula p. 486—494.
- Davies D. T., Follett B. K. Elect secretion in Japanese quail.—J.
- Douglas D. S., Sturkie P. D. Pl in the hen.—Fed. Proc., 1964, 23,
- Fraps R. M. Neural basis for di mone in fowl.—Proceeding nati
- Hertelendy F. Effect of prostag and other factors on oviposition and Fert., 1974, 40, N 1, p. 87—92
- Katunidi T., Shozo J. Luteinizin egg-laying cycle.—Gen. and Cc
- Oksche A. Discussion in: Fine eminance in regulation to gor shi H.) — Colloq. Int. CNRS, Pa
- Ravona H., Snapir N., Perek M. lytic lesions in various regions crinol., 1973, 20, N 1, p. 112—124
- Stelson M. Recovery of gonada quail.—Gen. and Comp. Endoc
- Tanaka K., Nakao S. Diferenc the laying and non laying hen. 731.

Киевский государственный
университет

HYPOTHALAMIC ME OF

Peculiarities of hypothalamic in development of gonads, process duration of sex cycle and photo researches carried out in the labo

State University, Kiev

3. Новиков Б. Г., Руднева Л. М. Механизмы сезонной цикличности размножения птиц. Сообщение 1. Гипоталамический контроль развития и функции гонад.— Вестник зоологии, 1974, № 2, с. 3—7.
4. Новиков Б. Г., Руднева Л. М. Влияние имплантации в гипоталамус эстрадиола и актиномицина-Д на функциональное состояние гонад у птиц.— Доклады АН СССР, 1976, 229, № 1, с. 241—243.
5. Новиков Б. Г., Феликс Л. С. Динамика клеточных структур аденогипофиза у птиц при измененном балансе в организме половых гормонов.— Пробл. физиол. гипоталамуса, 1972, Киев, № 6, с. 127—132.
6. Bullock D. W., Nalbandov A. V. Hormonal control of the hen's ovulation cycle.— J. Endocrinol., 1967, 38, N 4, p. 407—415.
7. Day S. L., Nalbandov A. V. Presence of prostaglandin F (PGF) in hen follicles and its physiological role on ovulation and oviposition.— Biol. reprod., 1977, 16, N 4, p. 486—494.
8. Davies D. T., Follett B. K. Electrical stimulation of the hypothalamus and luteinizing secretion in Japanese quail.— J. Endocrinol. 1975, 67, N 3, p. 431—438.
9. Douglas D. S., Sturkie P. D. Plasma levels of antidiuretic hormone during oviposition in the hen.— Fed. Proc., 1964, 23, p. 150.
10. Fraps R. M. Neural basis for diurnal periodicity in release of ovulation inducing hormone in fowl.— Proceeding nation. Academ. Sci. USA, 1954, 40, p. 348—356.
11. Hertetendy F. Effect of prostaglandins, cyclic AMP, seminal plasma, indomethacin, and other factors on oviposition in the Japanese quail, *Coturnix Japonica*.— J. Reprod. and Fert., 1974, 40, N 1, p. 87—93.
12. Katunidi T., Shozo I. Luteinizing hormone activity of the hens pituitary during the egg-laying cycle.— Gen. and Comp. Endocrinol., 1964, 9, N 2, p. 374—379.
13. Oksche A. Discussion in: Fine structure and adrenergic mechanism of the median eminence in regulation to gonadotropic activity of the adenohypophysis (Kobayashi H.) — Colloq. Int. CNRS, Paris, 1970, N 172.
14. Ravona H., Snapir N., Perek M. The effect on the gonadal axis in cockerels of electrolytic lesions in various regions of the basal hypothalamus.— Gen. and Comp. Endocrinol., 1973, 20, N 1, p. 112—124.
15. Stetson M. Recovery of gonadal function following hypothalamic lesions in Japanese quail.— Gen. and Comp. Endocrinol., 1973, 20, N 1, p. 76—85.
16. Tanaka K., Nakao S. Difference in the neurohypophysial hormone content between the laying and non laying hen.— Poultry Sci., 1963, 42, N 3, p. 729—731, 731.

Киевский государственный
университет

Поступила в редакцию
12.IV 1978 г.

B. G. Novikov

HYPOTHALAMIC MECHANISMS OF SEASONAL RECURRENCE OF BIRD REPRODUCTION

Summary

Peculiarities of hypothalamic regulation of growth and functional phases of birds in development of gonads, processes of ovulation and egg-laying, age changes in the duration of sex cycle and photorefractory period are considered on the basis of the researches carried out in the laboratory and data from literature.

State University, Kiev