

УДК [597: (591.147 + 612.453)]: 574.2

М. В. Причепя, О. С. Потрохов

ГОРМОНАЛЬНЕ РЕГУЛЮВАННЯ АДАПТИВНИХ ПРОЦЕСІВ У РИБ ЗА ДІЇ АБІОТИЧНИХ ЧИННИКІВ

Проаналізовані літературні дані стосовно функціонального значення деяких гормонів у житті різних груп риб. Показано, що пролактин бере активну участь у адаптації риб до прісноводного середовища, кортизол і гормон росту сприяють адаптації до морської води та регулюють життєво важливі процеси: ріст, утворення ікри, імунітет. Розглянута взаємодія цих гормонів при змінах солоності води. Проаналізована адаптивна роль гормонів щитоподібної та інтерренальної залози у розвитку стресових реакцій різних видів риб при зміні умов існування шляхом корекції обмінних процесів у організмі.

Ключові слова: адаптація, кортизол, пролактин, соматотропін, осморегуляція, тиреоїдні гормони, інсулінподібний ростовий чинник I, стрес.

Водна екосистема — це середовище, в якому в організмі риб динамічно відбуваються різні процеси, тісно пов'язані з нейрогуморальною системою. Саме від вчасної сигналізації нейрогуморальної системи залежить їх фізіологічний стан у мінливих (інколи критичних) умовах навколишнього середовища. Відомо, що гормони беруть участь у підтримці гомеостазу організму і є спільними для всіх хребетних тварин, хоч їх конкретні функції і тканини-мішені змінювались у процесі еволюції [87, 97].

За участі гормонального регулювання вдосконалюється система детоксикації, осморегуляції та імунно-захисна функція риб [86, 94]. Гормони беруть активну участь у процесах їх росту та розвитку, визначають статеву і сезонну циклічність [20, 48, 55, 56, 87, 97]. До групи гормонів, що відповідають за адаптацію риб до змін у навколишньому середовищі, належать гормони гіпофізу — пролактин і соматотропін, гормон інтерренальної залози — кортизол, гормони щитоподібної залози — тироксин і трийодтиронін.

Дослідження останніх років вказують на те, що однією з найголовніших функцій, яку виконують гормони у водних тварин, є осморегуляція [10, 13, 33, 48, 49, 56, 63, 76]. Йонний та водний транспорт, через який відбувається осморегуляція у риб, безпосередньо залежить від їх фізіологічного стану і абіотичних та антропогенних чинників середовища [21, 24, 60, 64, 80]. Процес адаптації риб розділений на два етапи: перший — зміна рефлекторної поведінки, що включає стрес-реакцію організму відносно певного чинника, другий — зміна біохімічних показників, що визначається геномною дією,

© М. В. Причепя, О. С. Потрохов, 2016

яка спричиняє синтез нових білків та диференціацію хлоридних клітин [87]. У цих процесах активно задіяні інтерренальні та гіпофізні гормони [50, 59, 78].

У анадромних риб ці механізми закріплені у процесі філогенезу генетично. У деяких видів вони набуті у процесі адаптації. Саме під час заселення нетипових екологічних ніш залучаються такі гормони, як соматотропін (зміна прісного середовища на морське), пролактин (зміна морського на прісне) і кортизол, який відповідає як за стрес-реакцію організму, так і за аклімацію до морського середовища [23, 47, 54, 85]. Завдяки взаємодоповнюючій функції різних гормонів відбувається активація метаболічних і фізіологічних змін [22, 50], що підвищує опірність організму до діючого чинника [7, 33, 76]. Низка авторів вважає, що саме гормони інтерренальної та щитоподібної залози сприяють біохімічній адаптації, яка дозволяє рибі витримувати стресові умови [5, 38, 61, 66, 93, 94]. Нещодавно було встановлено, що кортикостероїди можуть впливати на тиреоїдну активність [65]. Пролактин і соматотропін виконують насамперед осморегулюючу роль [19, 69, 78], кортизол сприяє толерантності до підвищеного вмісту токсичних сполук у водному середовищі [35, 36, 58, 74]. Інформація стосовно впливу абіотичних та антропогенних чинників довкілля на вміст різних гормонів у різні сезони і за різних умов існування вкрай обмежена. Проведення таких досліджень може пролити світло на розуміння перебігу основних фізіолого-біохімічних процесів у риб під час адаптації до середовища і дозволить з'ясувати причини розповсюдження одних та скорочення чисельності інших видів риб.

Роль соматотропіну та інсулінпогібного ростового чинника 1 (ІПР 1) у адаптації риб. Соматотропін — плуріпотентний гормон, який у кісткових риб продукується залозами гіпофізу [73, 97]. Він регулює ріст, обмін речовин, сприяє розвитку гонад, визначає тип живлення, бере активну участь у контролі осморегуляторної та імунної систем. Останнім часом проводились дослідження щодо різних аспектів фізіологічної дії соматотропіну на різних представниках родин корошових, лососевих, смаридових та цихлових [22, 47, 49, 56, 76, 97]. Соматотропін корегує такі життєво важливі процеси, як йонний, осмотичний, ліпідний, білковий і вуглеводний обмін, ріст скелетної та сполучної тканин, розмноження та імунну систему. Нещодавні дослідження вказують на те, що гормон росту впливає на етологію риб, включаючи їх живлення, міграцію, агресію та уникнення хижаків [19, 57, 69, 73, 97].

Відомо, що надходження екзогенного ІПР 1 стимулює ріст риб, але його дія пов'язана не лише з ростом, а й з іншими фізіологічними процесами — обміном речовин, розвитком, розмноженням та осморегуляцією у морській воді [19, 75, 83, 85].

Гормон росту виконує важливу участь у осморегуляції кісткових риб [47—50, 76—78]. Введення екзогенного соматотропіну збільшує темпи росту у кумжі (*Salmo trutta*) і підвищує її стійкість до морської води. Подальші дослідження виявили подвійний вплив цього гормону, тобто сприяння збільшенню кількості та розмірів хлоридних клітин і регулювання активності Na^+ , K^+ -АТФ-ази, йонних транспортерів і котранспортерів, залучених

у сольову секрецію [49, 53, 76, 83]. Участь соматотропіну в адаптації до підвищеної солоності та механізмах сольової секреції не обмежується лососевими рибами [54, 76]. Цей ефект виявлено і у інших евригалінних груп, зокрема цихлових та карпозубих [48, 49, 79, 97]. Певна дія соматотропіну відбувається безпосередньо через ІПР 1. Відмічено, що під дією ІПР 1 збільшується стійкість до високої солоності у райдужної форелі, атлантичного лосося та карпозубих [47]. Зростання вмісту соматотропіну виявлено у плазмі крові каналного сома, якого витримували при солоності 12‰ [85]. Система соматотропін/ІПР 1 важлива у передадаптаційному періоді, коли відбувається перетворення молодих смолтів у анадромних лососів [55, 77—78, 87]. У деяких видів спостерігається зменшення його вмісту при зниженні солоності води [82]. Як відомо, морська аклімація є енерговитратним процесом, що пов'язано зі значними змінами інтенсивності обміну речовин, плазмового осмотичного тиску та вмісту йонів і перерозподілом енергетичних резервів [47, 77]. Взаємодіючи соматотропін і кортизол регулюють кількість зябрових кортизолових рецепторів [48, 49, 87]. Крім того, соматотропін діє антагоністично до пролактину, чим забезпечує стійкість риб до підвищеної мінералізації води [87].

Варто зазначити важливу роль гормону росту у регуляції метаболічних процесів. У деяких кісткових риб він виконує ліполітичну, діабетичну та протеїн-анаболічну роль [97].

Відомо, що у відповідь на дію стресових чинників середовища у плазмі крові риб підвищується вміст не лише кортизолу, а й соматотропіну [97]. Крім специфічного відгуку на стрес, соматотропін також сприяє адаптації риб до середовища, яке постійно підлягає дії антропогенного забруднення, тобто як регулятор енергетичних процесів виконує важливу роль під час довготривалої адаптації [58]. У судака і окуня, які мешкають у водоймі, забрудненій комунальними і господарськими стоками, відмічено підвищення вмісту соматотропіну у плазмі крові. Це свідчить про його важливу роль у забезпеченні гомеостазу організму за дії абіотичних і антропогенних чинників середовища, особливо при корегуванні обмінних процесів за незначних змін гідрохімічних параметрів [5].

За дії екзогенного соматотропіну зменшується синтез глікогенсинтетази та знижується вміст глікогену у печінці тилапії. У адаптованих до прісної води риб цей гормон збільшує вміст глюкози у плазмі крові, зменшує гліколітичну активність та транспорт глюкози з печінки в інші органи та тканини, впливає на вуглеводний обмін в цілому [29, 41]. Дія соматотропіну на вуглеводний обмін у риб вивчена ще недостатньо. Насамперед це стосується змін у різних тканинах, що пов'язані з вуглеводним обміном [97].

Встановлено, що соматотропін може знижувати кількість білків та молочної кислоти у плазмі крові, збільшує вміст глюкози у печінці та спрямованість метаболізму ліпідів, стимулюючи зябровий та нирковий обмін глюкози та гліколітичну активність [40, 81]. Він впливає на проліферацію і диференціацію багатьох типів тканин, включаючи хрящову, м'язову та ембріональну [87, 97].

У евригаліних риб зростання вмісту соматотропіну під час переміщення з прісної води у морську корелює з активацією імунної системи [95]. Модуляція імунної системи у риб цим гормоном спрямована переважно на процес фагоцитозу [96], хоча він регулює і гуморальний захист. Інформація щодо впливу соматотропіну на продукування антитіл чи специфічну імунну реакцію у риб вкрай обмежена. Є дані про його безпосередню дію на модуляцію імунної системи [97]. Зябра у риб не лише респіраторний і осморегулюючий орган, а й місце захоплення та переробки антигенів. Соматотропін може модулювати індукцію імунних відповідей на проникнення чи захоплення патогенів через зябра. Таким чином, система соматотропін/ІПР 1 відіграє важливу роль в імунній системі кісткових риб [97].

Роль кортизолу в адаптаційних процесах риб. Кортизол — це кортикостероїдний гормон, що утворюється в інтерренальній залозі хребетних тварин. Він виконує функції, пов'язані з осморегуляцією, ростом, обміном речовин, стресом та імунною системою [3, 9, 18, 26, 40, 61, 94]. Він зменшує вміст іонів та осмолярність у плазмі крові риб у морському середовищі і сприяє їх адаптації в цих умовах [40]. Введення рибам кортизолу викликає зростання розмірів та кількості зябрових хлоридних клітин [48, 50, 71]. Крім того, він сприяє збільшенню активності зябрової Na^+ , K^+ -АТФази у різних видів [54, 56, 78]. У кишковому тракті кортизол активує Na^+ , K^+ -АТФазу, йонну і водну абсорбцію, що дозволяє адаптуватися до середовища з високою солоністю води [77]. Додаткове введення цього гормону в організм призводить до посилення споживання води при підвищенні її солоності [40]. Висунута гіпотеза стосовно подвійної ролі кортизолу в осморегуляції: з одного боку у взаємодії з соматотропіном та ІПР 1 у гіперосмотичному середовищі він стимулює екскрецію іонів, а з іншого — у взаємодії з пролактином у гіпоосмотичному середовищі збільшує їх сорбцію [56]. У більшості евригаліних кісткових риб кортизол регулює транспорт іонів натрію та калію. Показано, що його взаємодія з гормоном росту важлива для збільшення сольової секреції зябрами [48]. Також кортизол відіграє роль у підтриманні транспорту протеїнів, що важливо для поглинання іонів [56].

Однією з головних ендокринних реакцій на стрес у риб є послідовне вивільнення кортизолу [14, 18, 21, 26, 35, 36, 94]. У багатьох видів цей гормон регулює водно-сольові та обмінні процеси, посилює проліферацію збагачених мітохондріями клітин зябрового епітелію [7, 13, 32, 74, 79]. Мобілізація енергетичних субстратів, зокрема глюкози, у відповідь на стрес сприяє адаптації риб на біохімічному рівні [38, 52, 59, 98]. У деяких видів стрес-реакція змінюється залежно від попередньої температурної аклімації. Так, описані зміни у вмісті кортизолу у плазмі крові райдужної форелі залежно від пори року [52]. Крім того, активність живлення також може впливати на швидкість розвитку стрес-реакції. Печінка є ключовим органом передачі кортизолу з гепато-біліарної системи як головного біохімічного шляху виведення кортизолу з організму [38]. Встановлено, що він сприяє підвищенню стійкості організму у післястресовий період [84]. Відомо, що стресорні чинники впливають на споживання енергоємних речовин, таким чином змінюючи ростові та обмінні процеси [9, 45, 52]. Головними мішенями кортизолу є зябра, кишечник та печінка, що відображає дві головні адаптивні функції: осморегуляційну та метаболічну. Гормон бере активну участь у мобілізації

глюкози, ліпідів, жирних кислот, підтримуючи певну стабільність організму та впливаючи на проміжний обмін при реакції на стрес [21, 45, 74]. Зміни в енергетичному обміні — одна з головних причин розвитку стрес-реакцій, які покращують фізіологічний стан риб під час впливу стресових чинників [91]. Показано, що феноли і нафтопродукти, потрапляючи до тканин риб, здатні порушувати діяльність ендокринної системи, що у подальшому впливає на синтез кортизолу [8, 9, 91]. Збільшення його вмісту викликає посилення енергетичних витрат на адаптацію, завдяки чому підвищується активність ферментів енергетичного та фосфорного обміну у плазмі крові [6]. Відомо, що цей гормон є важливою складовою у розвитку механізмів адаптації риб до дії високих концентрацій аллохтонного азоту. Його вміст зростає у період активної детоксикації та екскреції надлишкового аміаку з організму, що вказує на значні енергозатрати на цей процес [7, 86, 94]. Кортизол впливає на обмін ліпідів, вуглеводів та білків, сприяє інтенсифікації глюконеогенезу у печінці та збільшенню вмісту жирних кислот у плазмі крові [26, 38, 52]. Вплив кортизолу на плазмову глюкозу та глікоген печінки залежить від його концентрації та вгодованості риб. Введення екзогенного гормону райдужній форелі зменшує вміст глікогену у печінці, а велика доза посилює гіперглікемію і стимулює глюконеогенез. У процесі міграцій окремі лососеві демонструють високу інтерренальну активність, що характеризується інтенсивною мобілізацією жирів і вуглеводів, а інколи продукуванням лактату [52]. Кортизол відіграє важливу роль у регуляції продукування глюкози за стресових умов [38, 94, 98]. Завдяки вчасній корекції обмінних процесів цим гормоном відбувається рівномірний розподіл енергетичних ресурсів за тканинами-мішенями при виникненні критичних умов існування. Особливо це важливо при зниженні вмісту кисню у зимовий період. Погіршення умов зимівлі, насамперед кисневого режиму, викликає збільшення вмісту кортизолу. Було показано, що за його участі у плазмі крові та інших тканинах риб використовуються запаси глікогену для підтримання енергетичного обміну, при цьому підвищується активність лактатдегідрогенази, що у свою чергу сприяє розвитку адаптаційних процесів в умовах нестабільності середовища. Відзначено позитивну кореляцію між вмістом лактатдегідрогенази і кортизолу у плазмі окуня, а також зворотна кореляція між вмістом кортизолу у плазмі та вмістом глікогену у печінці. Варто зазначити, що гіпоксія спричинює зростання вмісту кортизолу як у плазмі крові, так і м'язах і зябрах. У плазмі його вміст вищий, що пояснюється її кращою провідністю [4, 72]. Цьому гормону належить важлива роль у остаточному дозріванні ооцитів. Крім того, у деяких видів ін'єкція збільшує гонадосоматичний та гепатосоматичний індекси [84]. Гормон кортизол — важливий показник змін у гіпоталамогіпофізарно-інтерренальній осі. Секреція кортизолу характеризує у кісткових риб всі форми зовнішнього стресу [61]. Він сприяє підвищенню метаболічної активності через залучення гепатичних клітин впродовж переднерестового періоду, підтримуючи продукування енергії для репродуктивної активності [87]. Відомо, що постійне зростання вмісту кортизолу активує імунітетні органи, зокрема селезінку [3].

У повзучого окуня *Anabas testudineus* підвищений вміст нітритів викликає розвиток стрес-реакції і, як наслідок, активацію інтерренальної системи

та порушення обмінних і осмотичних процесів. Це вказує на захисну роль кортизолу у розвитку стійкості до впливу нітритів у цього виду риб [94].

Відзначено важливу роль кортизолу у регуляції імунних процесів у плазмі крові. Він збільшує вміст еритроцитів, тромбоцитів, а також змінює лейкоцитарну формулу залежно від ступеня дії стрес-чинників [3]. Кортизол сприяє швидкому вивільненню пролактину з гіпофізу теляпії [49]. Введення кортизолу і пролактину підтримує іонний баланс у прісноводних риб [40]. Встановлено, що вони діють синергічно [77, 87]. Синергічна дія соматотропіну та кортизолу підвищує стійкість до зростання солоності води та здатність до іонної секреції у різних видів риб. Це безпосередньо посилює активність зябрової Na^+, K^+ -АТФази у хлоридних клітинах [25, 87]. Встановлена сумісна дія ІПР і кортизолу на кількість хлоридних клітин та регуляцію ними активності Na^+, K^+ -АТФази [83, 87]. Інша можлива взаємодія цих гормонів виявилась у антиапоптичному впливі солоності води на зяброві хлоридні клітини, що дозволяє визначити повну або часткову диференціацію хлоридних клітин [78].

Вищезазначені функції кортизолу свідчать про його важливе пристосувальне значення за різних умов існування. Від його вчасного виділення у плазму крові та активацію ним метаболічних процесів залежить виживання окремих особин у популяціях та екосистемах.

Роль пролактину у процесах адаптації риб. Пролактин — плуріпотентний гормон, що виділяється залозами гіпофізу [46, 49]. Він є важливим регулятором активності та спрямованості метаболічних процесів у хребетних тварин [27]. Зокрема, шляхом зниження йонної та водної проникності мембран він відіграє важливу роль у процесах обміну йонів при осморегуляції. У кісткових риб цей гормон посилює утворення первинної сечі [34, 72, 82, 87]. Наприклад, евригаліний *Fundulus heteroclitus* негативно реагує на пересадку з морської води у прісну, але введення екзогенного пролактину стимулює адаптивні процеси, завдяки чому підвищується його виживання [31]. Відмічено, що синтез, секреція і вміст пролактину у плазмі крові зростають під час адаптації риб до прісної води [23, 35]. Вивільнення пролактину залежить від виду, статі і фізіологічного стану. Активну участь при аклімації риб до змін навколишнього середовища беруть клітини слизової кишечника [46, 78]. У шлунково-кишковому тракті евригалієвих риб підвищений вміст пролактину загалом зменшує сольову та водну абсорбцію, змінюючи проникливість мембран клітин. Встановлено, що пролактин пригнічує поділ хлоридних клітин морських риб [33], сприяючи проникненню йонів у клітини [23, 87]. Абсорбція води зябрами, кишечником та нирками взагалі нижча у прісноводно аклімованих, ніж у пристосованих до морської води риб. Активну участь у цих процесах бере пролактин [50]. Встановлено, що ін'єкція пролактину в аклімовану до морської води теляпцію призводить до зменшення розмірів хлоридних клітин прісноводного типу. Виявлено, що під його дією змінюються розміри та кількість хлоридних клітин у морського ляща *Sparus sarba* залежно від навколишньої солоності. Кількість та розміри хлоридних клітин під дією пролактину зменшуються у гіпоосмотичному середовищі, в той час як у морській воді він не дієвий. Гормон корегує активність зябрової Na^+, K^+ -АТФази у риб, у більшості з яких її активність вища у

морській воді [34, 46, 48]. Нещодавно у риб було виявлено пролактин-вивільняючий пептид [75], що синтезується у гіпоталамному нейроні з аксоновими закінченнями, близькими до пролактинових клітин у гіпофізі [29]. Цей пептид стимулює пролактинові клітини, активує синтез та вивільнення гормону до системи крові [75]. Пролактин відіграє головну роль у аклімації кісткових риб до прісної води, його вплив протилежний до дії соматотропіну при адаптації до морської води [49, 78]. Сумісна дія пролактину та кортизолу значно підвищує проникність йонів у клітину, що було відзначено на каналному сомі з видаленим гіпофізом [50, 71]. Відомо, що кортизол сприяє зменшенню вивільнення пролактину з гіпофізу кісткових риб [49].

Ін'єкція пролактину викликає збільшення вмісту йонів натрію у плазмі крові. Гормон зменшує ступінь окислення ліпідів у печінці і збільшує надходження глюкози до нирок та мозку [80]. Він викликає швидкий ріст епітеліальних клітин тканини, проте на відміну від кортизолу не викликає апоптоз епітелію кишечника [78].

Процес адаптації до зростання солоності та температури води пов'язаний як зі зменшенням вмісту пролактину та синтезу гормону росту, так і змінами інших фізіолого-біохімічних показників у тканинах риб. Так, у морського ляща пристосування до води з низькою солоністю активується пролактином [31, 48, 50], у той час як соматотропін сприяє аклімації до підвищеної солоності [54, 76]. За його впливу зростає вміст глюкози у плазмі крові, активність та вміст Na^+ , K^+ -АТФази у зябрах, м'язах і печінці [50, 81]. Зміни вмісту гіпофізарного соматотропіну і пролактину лежать в основі підтримки водно-сольового гомеостазу при анандромних міграціях риб [46]. Крім того, показана можлива роль пролактину у розвитку стійкості морських риб, наприклад фугу (*Takifugu rubripes*), до низької солоності, а також у активації пролактинових рецепторів у осморегуляційних органах [43, 50]. Клітинна проліферація та диференціація є важливими механізмами, через які пролактин приводить у дію осморегуляційний механізм [78], завдяки чому відбувається адаптація риб до пониженої мінералізації води на молекулярному рівні.

Зменшення вмісту плазматичного пролактину вказує на деструкцію пролактинових клітин внаслідок дії важких металів [28]. Вплив стресора на організм риби активує гіпоталамо-гіпофізарно-інтерренальну вісь. Це спричиняє вивільнення гіпофізарного пролактину і адренкортикотропіну [21], тому гормон одним з перших реагує на зовнішній подразник і часто виступає в якості детоксиканта при порушенні обміну речовин [74]. Відмічено неоднозначну роль пролактину за токсичного впливу на організм: при експозиції лососевих риб до сублетальних концентрацій свинцю вміст пролактину знижувався, його секреція залозами гіпофіза пригнічувалась [100], а дія інших токсикантів посилювала його синтез [74, 86]. Тому пролактин разом з кортизолом ефективно використовують у якості біомаркерів амонійної токсичності водного середовища, завдяки вирішальній ролі у системі детоксикації при надходженні до організму токсичних сполук [74]. Зі зростанням антропогенного навантаження на водний об'єкт вміст пролактину у плазмі крові риб знижується. Відзначено різницю у вмісті пролактину між попу-

ляціями окуня, що мешкають в озерних та річкових екосистемах з незначним рівнем евтрофікації. Окунь активно пристосовується до змін навколишнього середовища завдяки адекватним модифікаціям обмінних процесів [5].

Аклімація до гіпоосмотичного середовища включає зміни в енергетичному обміні риб [43, 46]. Вплив пролактину на енергетичне забезпечення цього процесу з'ясована недостатньо. Гормон корегує інтенсивність ліпідного обміну у морського ляща при осмотичній аклімації [81]. Пролактин разом із соматолактином відіграють важливу роль у кальцієвому обміні у кісткових риб [39]. Відомо, що у них гормон виконує гіперкальцемічну роль, сприяючи активному захопленню іонів кальцію зябровими клітинами [99]. Під час зміни прісного середовища на морське у мозамбіцької тилапії за активної участі пролактину вміст імуноглобулінів та лізоциму у плазмі не змінюється [96]. Крім того, ін'єкція пролактину сприяє активації фагоцитозу. Імунна функція пролактину виявляється у мітотичній активності відносно лейкоцитів у кети та підтримці рівня імуноглобулінів у райдужної форелі [95]. Виявлена його гемопоетична та імуномодуляційна дія [96]. Варто зазначити важливу роль пролактину у процесах сперматогенезу, вітологенезу і овуляції. Рівень гормону зростає протягом ікрометання у нільської та мозамбіцької тилапії. Крім того, пролактин безпосередньо стимулює продукування тестостерону у самців мозамбіцької тилапії. Відмічена його важлива роль у регулюванні шлюбної поведінки окремих представників цихлових та бичкових риб [89].

Роль тироксину та трийодтироніну в адаптації риб. Гормони щитоподібної залози відіграють важливу роль у морфологічній адаптації риб до оточуючого середовища [1, 20]. Трийодтиронін та тироксин залучені у біологічні процеси, пов'язані зі статевим розвитком, осморегуляцією, метаморфозом, температурною аклімацією, рухом, споживанням кисню та обміном речовин [20, 24, 44, 51]. Показано, що при введенні цих гормонів посилюється ріст та життєстійкість костистих риб [2]. Найчастіше це відображається на зміні пропорцій тіла, прискоренні розвитку шкіри, кісток та луски. Ймовірним механізмом стимуляції росту риб гормонами щитоподібної залози є їх синергізм із соматотропіном та стероїдними гормонами [20, 67, 90]. Проте відомий і їх безпосередній вплив на соматичний ріст хрящових та сполучних тканин [15]. Відомо, що у риб тиреоїдні гормони залучені у метаболічні процеси, які направлені на подолання стресу [60, 62, 68, 70]. Їх метаболічна роль полягає у стимуляції окислювальних процесів та регуляції ліпідного обміну [65, 92], що сприяє адекватному відгуку риб на надходження токсикантів у організм [66, 93]. Оскільки гормони щитоподібної залози сприяють адаптації до змін умов існування і демонструють високу лабільність відносно дії антропогенних чинників, їх можна використовувати як біомаркери хронічного стресу [37, 64, 65]. Однак деякі токсиканти викликають руйнування залози, а це, у свою чергу, впливає на вміст тироксину та трийодтироніну у плазмі крові [17, 62], тобто відмічена негативна залежність між вмістом токсичних речовин і радіоактивних сполук та вмістом гормонів. За дії дихромату калію та фенолу на організм окуня та йоржа вміст тироксину знижується. Адаптивна роль зниження вмісту тироксину полягає у уповільненні енерговитрат і обміну речовинами між зовнішнім середови-

щем і тканинами риб [6]. Загалом, вміст гормонів лежить в основі температурної адаптації. За дії різних температурних режимів змінюється рівень тироксину та трийодтироніну у плазмі крові кісткових риб [1, 12, 90]. Підвищення вмісту гормонів щитоподібної залози відбувається пропорційно зміні мінералізації воли [10, 11, 42], що вказує на їх важливе значення у регуляції процесів осморегуляції [63]. Підвищення вмісту тиреоїдних гормонів відбувається у період анадромних міграцій та смолтифікації лососевих [88]. У особин природних популяцій концентрація трийодтироніну варіює в значних межах (0,2—50 нг/мг) [15]. У деяких корошових риб вміст трийодтироніну зростає у літній період при підвищенні температури води, харчової активності та активації анаболізму [1]. Найнижчий вміст гормону відмічено взимку та раною весною у переднерестовий період. Ін'єкція статевих гормонів плідникам каналного сома суттєво підвищує вміст тироксину на пізніх стадіях дозрівання гонад [16]. Залежно від сезону вміст тироксину та трийодтироніну у плазмі крові підвищується або знижується відповідно до енергозалежності осморегуляторної активності риб. Тобто, залежно від дії абіотичних чинників на організм відбувається диференційна відповідь на рівні гормонів щитоподібної залози для задоволення енергетичних потреб, пов'язаних з осморегуляторною діяльністю організму [30].

Висновки

За літературними даними висвітлено важливу роль деяких гормонів у життєдіяльності різних груп риб. Відмічено, що кортизол регулює водно-сольовий обмін, активує обмін речовин у розвитку стрес-реакцій на дію зовнішніх чинників, особливо на токсичне забруднення та зростання мінералізації води. Показана захисна роль цього гормону у постстресовій реабілітації риб. Пролактин сприяє розвитку вчасної та адекватної адаптації до зменшення солоності води. Відмічена важлива роль соматотропіну у регуляції фагоцитозу та гуморального захисту. Він викликає апоптоз хлоридних клітин і тим самим сприяє секреції солей зябрами. Варто відзначити важливу взаємодію між вищезгаданими гормонами та фізіологічним станом риб. Кортизол у взаємодії з соматотропіном у гіперосмотичному середовищі призводить до секреції йонів, а при взаємодії з пролактином сприяє їх абсорбції з гіпоосмотичного середовища. Тиреоїдні гормони залучені у регуляцію обмінних процесів при температурній і сольовій адаптації і сприяють розвитку захисної реакції риб за дії на них токсинів. З даного огляду стає очевидним, що у сучасному вивченні гормональної регуляції дослідження природних популяцій кісткових риб недостатнє, хоча воно може пролити світло на розуміння нейрогуморального регулювання основних життєво важливих процесів у риб різних водних екосистем.

**

На основі літературних даних розглянуто функціональне значення деяких гормонів у життєдіяльності риб. Показано, що пролактин приймає активне участь у їх адаптації до морської середовища, а соматотропін і кортизол сприяють адаптації до прісної середовища. Також розглянуто взаємодію цих гормонів при зміні солоності води. Крім того, проаналізовано адаптивну роль гормонів щитоподібної залози та інтерренальної залози в процесі розвитку стрес-

совых реакций различных видов рыб при изменении условий обитания путем коррекции обменных процессов в организме.

**

On the basis of literature sources the functional significance of selected hormones in the vital activity of fishes was considered. It was shown that prolactin is actively involved in fish adaptation to freshwater environment, cortisol and growth hormone promote fish adaptation to saline water and regulate processes associated with growth, forming of eggs and immunity. Joint effects of these hormones over changes of water salinity were analyzed. Adaptive role of hormone of thyroid and interrenal glands in the development of stress reactions of different fishes to changes of habitat conditions was considered.

**

1. Болотовский А.А., Левин В.А. Сезонная изменчивость уровня трийодтиронина у трех видов карповых рыб из Рыбинского водохранилища, бассейн Волги // Материалы Всерос. конф. с междунар. участием, Борок, 12 сент. 2012 г. — Борок, 2012. — С. 54—57.
2. Зензеров В.С. Тироксин как стимулятор роста молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) Баренцева моря // Докл. РАН. — 2006. — Т. 410, № 2. — С. 278—280.
3. Микряков О.В., Микрякова В.А., Силкина И.И. Изменение морфофизиологических показателей иммунопозитивных органов карпа (*Cyprinus carpio*) под влиянием гормона стресса // Вопр. ихтиологии. — 2007. — Т. 47, № 3. — С. 418—424.
4. Причена М.В., Потрохов О.С. Фізіолого-біохімічний статус окуня *Perca fluviatilis* L. як показник несприятливої зими́влі риб // Матеріали VI Міжнар. іхтіологічної наук-практ. конф. «Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології». Тернопіль, 9—11 жовтня 2013 р. — Тернопіль, 2013. — С. 225—228.
5. Причена М.В., Потрохов О.С. Вміст деяких гормонів у плазмі крові окуня та судака різних популяцій // VII Міжнар. наук. конф. «Біорізноманіття і роль тварин в екосистемах», Дніпропетровськ, 22—25 жовт. 2013 р. — Дніпропетровськ, 2013. — С. 109—111.
6. Причена М.В., Потрохов О.С., Зиньковський О.Г. Метаболічні стрес реакції в окуня *Perca fluviatilis* L. та йоржа *Gymnocephalus cernua* L. за дії фенолу та біхромату калію // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. Сер. Біологія. — 2014. — № 1. — С. 44—55.
7. Романенко В.Д., Потрохов А.С., Зиньковський О.Г. Гормональний механізм енергообеспечения адаптации рыб к воздействию минерального азота // Гидроб. журн. — 2010. — Т. 46, № 6. — С. 58—67.
8. Aly S.M., Zaki M.S., Genrity E.L. Pathological, biochemical and hormonal changes in catfish exposed to lead pollution // J. Ejupt. Vet. Med. Assoc. — 2012. — Vol. 63. — P. 331—342.
9. Alesander A., Verna O.P., Mathur A. Evaluation of changes in metabolic parameters and enzymes involved in metabolic pathways in *Clarias batrachus* after expose to phenolic compounds // Asian J. Biomed. Pharmaceut. Sci. — 2013. — Vol. 3, N 21. — P. 60—67.

10. Arjona F.J., Vargas-Chacoff L., Martin del Rio M.P. et al. The involvement of thyroid hormones and cortisol in the osmotic acclimation of *Solea senegalensis* // Gen. Comp. Endocrinol. — 2008. — Vol. 155. — P. 796—803.
11. Arjona F.J., Vargas-Chacoff L., Martin del Rio M.P. et al. Effects of cortisol and thyroid hormone on peripheral outer ring deiodination and osmoregulatory parameters in the Senegalese sole (*Solea senegalensis*) // J. Endocrinol. — 2011. — Vol. 208. — P. 323—330.
12. Arjona F.J., Ruiz-Jarabo I., Vargas-Chacoff L. et al. Acclimation of *Solea senegalensis* to different ambient temperatures: implications for thyroidal status and osmoregulation // Mar. Biol. — 2010. — Vol. 157. — P. 1325—1335.
13. Babitha G.S., Peter M.C.S. Cortisol promotes and integrates the osmotic competence of the organs in North African catfish (*Clarias gariepinus* Burchell). Evidence from *in vivo* and *in situ* approaches // Gen. Comp. Endocrinol. — 2009. — Vol. 168. — P. 14—21.
14. Barreto R.E., Volpato G.L. Stress responses of the fish Nile tilapia subjected to electroshock and social stressors // Brazil. J. Med. Biol. Res. — 2006. — Vol. 39. — P. 1605—1612.
15. Bau F., Parent J.P. Seasonal variations of thyroid hormone levels in wild fish // Sci. de la Vie. (Life Sci.). — 2000. — Vol. 323. — P. 365—372.
16. Blanton M.L., Specker J.L. The hypothalamic-pituitary-thyroid (HPI) axis in fish and its role in fish development and reproduction // Critical Rev. Toxicol. — 2007. — Vol. 37. — P. 97—115.
17. Brown S.B., Evans R.E., Vandenbyllardt L., et al. Altered thyroid status in lake trout (*Salvelinus namaycush*) exposed to co-planar 3,3,4,4,5-pentachlorobiphenyl // Aquat Toxicol. — 2004. — Vol. 67. — P. 75—85.
18. Brown C., Gardner C., Braithwaite V.A. Differential stress responses in fish from areas of high and low-predation pressure // J. Comp. Physiol. Biochem. B. — 2005. — Vol. 175. — P. 305—312.
19. Canosa C.P., Chana J.F., Peter R.E. Neuroendocrine control of growth hormone in fish // Gen. Comp. Endocrin. — 2007. — Vol. 151. — P. 1—26.
20. Chang J., Wang M., Gui W., Zhao et al. Changes in thyroid hormone levels during zebrafish development // Zool. Sci. — 2012. — Vol. 29. — P. 181—184.
21. Chezian A., Senthalselvan D. Hormonal responses in freshwater fish *Cyprinus carpio* var. *communis* (Linnaeus) exposed to ammonia toxicity // Int. J. Environ Biol. — 2012. — Vol. 2. — P. 142—145.
22. Davidson M.B. Effect of growth hormone on carbohydrate and lipid metabolism // Endocrine Rev. — 1987. — Vol. 8. — P. 115—231.
23. Eckert S.M., Yada T., Shepherd B.S. et al. Hormonal control of osmoregulation in the channel catfish *Ictalurus punctatus* // Gen. Comp. Endocrinol. — 2001. — Vol. 122. — P. 270—286.
24. El-Badawi. A.A. Effect of hypoxia on some plasma hormones, metabolite and electrolyte concentrations of pigface bream fish, *Lethrinus lentjan* // World J. Fish Mar. Sci. — 2014. — Vol. 6, N 1. — P. 30—39.
25. Evans D. H. Cell signaling and ion transport across the fish gill epithelium // J. Exp. Biol. — 2002. — Vol. 293. — P. 333—349.
26. Fast M.D., Hosoya S., Johnson S.C. et al. Cortisol response and immune related effects of Atlantic Salmon (*Salmo salar* Linnaeus) subjected to short- and

- long-term stress // *Fish and Shellfish Immunol.* — 2008. — Vol. 24. — P. 194—204.
27. *Fiess J.C., Kunkel-Patterson A., Mathias L. et al.* Effects of environmental salinity and temperature on osmoregulatory ability, organic osmolytes and plasma hormone profiles in Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*) // *Gen. Comp. Endocrinol.* — 2006. — Vol. 149. — P. 285—293.
 28. *Filk G., Van der Velden J.A., Seepers H.C.M. et al.* Prolactin cell activity and sodium fluxes in tilapia, *Oreochromis mossambicus* after long-term acclimation to acid water // *Ibid.* — 1989. — Vol. 15. — P. 39—45.
 29. *Fujimoto M., Sakamoto T., Kanetoh T. et al.* Prolactin-releasing peptide is essential to maintain the prolactin level and osmotic balance in freshwater teleost fish // *Ibid.* — 2006. — Vol. 147. — P. 3—8.
 30. *Gupta B. B. P.* A Preliminary study on the effects of hyperosmotic stress on plasma levels of thyroid hormones in male catfish, *Clarias gariepinus* // *J. Biol. Life Sci.* — 2011. — Vol. 2, N 1. — P. 78—91.
 31. *Harris J., Stanford P.M., Oakes S.R. et al.* Prolactin and the prolactin receptor: new target of an old hormone // *Annals in Medicine.* — 2004. — Vol. 36. — P. 414—426.
 32. *Haukenes A.H., Barton B.A., Bolligs H.* Cortisol responses of pallid sturgeon and yellow perch following challenge with lipopolysaccharide // *J. Fish Biol.* — 2008. — Vol. 72, N 1. — P. 780—784.
 33. *Herndon T.M., McCormick S.D., Bern H.A.* Effects of prolactin on chloride cells in opercular membrane of seawater-adapted tilapia // *Gen. Comp. Endocrinol.* — 1991. — Vol. 83. — P. 283—289.
 34. *Hirano T.* The spectrum of prolactin action in teleost // *Prog. Clin. Biol. Res.* — 1986. — Vol. 205. — P. 53—74.
 35. *Hontela A., Gagnon A., Jumarie C.* Effects of Cu on plasma cortisol and cortisol secretion by adrenocortical cells of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // *Aquat. Toxicol.* — 2001. — Vol. 78. — P. 59—65.
 36. *Iwana G.K., Afonso L.O.B., Vijayan M.M.* Stress in fish. // *The Physiology of fishes.* — Boca Raton: CRC Press, 2006. — P. 319—342.
 37. *Iwanowicz L.R., Blazer V.S., Hitt N.P. et al.* Histologic, immunologic and endocrine biomarkers indicate contaminant effect in fishes of the Asthabula River // *Ecotoxicology.* — 2012. — Vol. 12. — P. 165—182.
 38. *Jentoft S., Aastveit A.H., Torjesen P.A.* Effects of stress on growth, cortisol and glucose levels in non-domesticated Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) and domesticated rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Comp Biochem. Physiol. A.* — 2005. — Vol. 141, N 2. — P. 353—358.
 39. *Kaneko T., Hirano T.* Role of prolactin and somatolactin in calcium regulation in fish // *J. Exp. Biol.* — 1993. — Vol. 184. — P. 31—45.
 40. *Laiz-Carrión R., Martín del Río M.P., Míguez J.M. et al.* Influence of cortisol on osmoregulation and energy metabolism in gilthead sea bream *Sparus aurata* // *J. Exp. Zool.* — 2003. — Vol. 298. — P. 105—118.
 41. *Kulgren A.* Environmental, nutritional and endocrine regulation of metabolic processes in fish. — University of Gothenburg, Department of zoology faculty of science, 2011. — 44 p.
 42. *Kulezykowska E., Sokolowska E., Takwam B. et al.* Influence of exogenous thyroxin on plasma melatonin in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Comp. Biochem. Physiol.* — 2004. — Vol. 137B. — P. 43—47.

43. Lee K.M., Kaneko T., Katoh F. et al. Prolactin gene expression and gill chloride cell activity in fugu *Takifugu rubripes* exposed to a hypoosmotic environment // Life Sci. — 2006. — Vol. 79, N 19. — P. 1873—1880.
44. Leena S., Oommen O.V. Hormonal control on enzymes of osmoregulation in a teleost, *Anabas testudineus* (Bloch): an *in vivo* and *in vitro* study // Endocrinol. Res. — 2000. — Vol. 26. — P. 169—187.
45. Levesque H., Dorval J., Van der Klark G., Campbell P.G.C. Hormonal morphological and physiological responses of yellow perch *Perca flavescens* to chronic environmental metal exposure // J. Toxicol. Environ. Health. — 2003. — Vol. 66. — P. 657—676.
46. Manzon L.A. The role of prolactin in fish osmoregulation: a review // Gen. Comp. Endocrinol. — 2002. — Vol. 125. — P. 19—310.
47. Mancera J.M., McCormick S.D. Evidence for growth hormone/insulin-like growth factor I axis regulation of seawater acclimation in the euryhaline teleost *Fundulus heteroclitus* // Ibid. — 1998. — Vol. 101 — P. 103—112.
48. Mancera J.M., McCormick S.D. Influence of cortisol, growth hormone, insulin-like growth factor I and 3,3,5—triiodo-L-thyronine on hypoosmoregulatory ability in the euryhaline teleost *Fundulus heteroclitus* // J. Fish Physiol. Biochem. — 1999. — Vol. 21. — P. 25—33.
49. Mancera, J.M., Laiz-Carrión R., Martín del Río M.P. Osmoregulatory action of PRL, GH, and cortisol in the gilthead seabream *Sparus aurata* L. // Gen. Comp. Endocrinol. — 2002. — Vol. 129. — P. 95—103.
50. Mancera J.M., McCormick S.D. Role of prolactin, growth hormone, insulin-like growth factor I and cortisol in teleost osmoregulation // Fish Osmoregulation. — New Delhi: Science Publishers, 2007. — P. 498—515.
51. Marshall W.S., Grosell M. Ion transport, osmoregulation and acid-base balance // The Physiology of Fishes. — Boca Raton: CRC Press, 2006. — P. 117—230.
52. Martínez-Porchas M., Martínez-Córdova L.R., Ramos-Enríquez R. Cortisol and glucose: reliable indicators of fish stress // Pan-Amer. J. Aquatic Sci. — 2009. — Vol. 4, N 2. — P. 158—178.
53. McCormick S.D. Hormonal control of gill Na⁺K⁺-ATPase and chloride cell function // Fish Physiol. — 1995. — Vol. 14. — P. 285—315.
54. McCormick S.D. Effects of growth hormone and insulin-like growth factor I on salinity tolerance and gill Na⁺,K⁺-ATPase in Atlantic salmon (*Salmo salar*): Interaction with cortisol // Gen. Comp. Endocrinol. — 1996. — Vol. 101. — P. 3—11.
55. McCormick S.D., Moriyama S., Björnsson B.T. Low temperature limits photoperiod control of smolting in Atlantic salmon through endocrine mechanism // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. — 2000. — Vol. 278. — P. 1352—1361.
56. McCormick S.D., Stephen D. Endocrine control of osmoregulation in teleost fish // Amer. Zool. — 2001. — Vol. 41. — P. 781—794.
57. McCormick S.D. Hormonal control of metabolism and ionic regulation // Encyclopedia of fish physiology. — San Diego: Academic Press, 2011. — P. 1466—1473.
58. Miller L.L., Rasmussen J.B., Palace V.P., Hontela A. Physiological stress response in white suckers from agricultural drain waters containing pesticides

- and selenium // *Ecotoxicol. Environ. Safety.* — 2009. — Vol. 72, N 1. — P. 1249—1256.
59. *Mommsen T.P., Vijayan M.M., Moon. T.W.* Cortisol in teleost: dynamics, mechanisms of action, and metabolic regulation // *Rev. Fish Biol. Fisheries.* — 1999. — Vol. 9. — P. 211—268.
60. *Nahed S. G., Saad S.* Effect of environmental pollution by phenol on some physiological parameters of *Oreochromis niloticus* // *Global Veterinaria.* — 2008. — Vol. 2, N 3. — P. 312—319.
61. *Norris D.O., Hobbs S.L.* The HPA axis and functions of corticosteroids in fishes // *Fish Endocrinology.* — Enfield: Science Publishers, 2006. — P. 721—765.
62. *Oliveira M., Pacheco M., Santos M.A.* Fish thyroidal and stress responses in contamination monitoring — an integrated biomarker approach // *Ecotoxicol. Environ. Sci.* — 2011. — Vol. 74, N 5. — P. 1265—1270.
63. *Peter M.C.S., Lock R.A.C., Wendelaar Bonga S.E.* Evidence for an osmoregulatory role of thyroid hormones in the freshwater Mozambique tilapia *Oreochromis mossambicus* // *Gen. Comp. Endocrinol.* — 2000. — Vol. 120. — P. 157—167.
64. *Peter M.C.S., Anand S.B., Peter V.S.* Stress tolerance in fenvalerate-exposed air-breathing perch: thyroidal and ionoregulatory responses // *Proc. Indian. Env. Congress.* — 2004. — P. 294—298.
65. *Peter V.S., Joshua E.K., Wendelaar Bonga S.E. et al.* Metabolic and thyroidal response in air-breathing perch (*Anabas testudineus*) to waterborne kerosene // *Gen. Comp. Endocrinol.* — 2007. — Vol. 152. — P.198—205.
66. *Peter M.C.S., Leji J., Rejitha V., Ignatius J.* Physiological responses of African catfish (*Clarias gariepinus*) to water-borne ferric iron: effects on thyroidal, metabolic and hydromineral regulations // *J. Endocrinol. Reprod.* — 2008. — Vol. 12. — P. 24—30.
67. *Peter V.S.* Stress response in Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*): temporal and inverse interaction of cortisol and thyroid hormone when confined to net // *Ibid.* — 2009. — Vol. 2. — P. 87—96.
68. *Peter M.C.S., Joshua E. K., Rejitha V., Peter V. S.* Thyroid hormone modifies the metabolic response of air-breathing perch (*Anabas testudineus* Bloch) to nimbecidine exposure // *Ibid.* — 2009. — Vol. 1 — P. 27—36.
69. *Perez-Sanchez J., Collner J.A., Mnyrro M. et al.* Over new of fish growth hormone family. New insights in genomic organic and of growth hormone receptors // *Fish Physiol. Biochem.* — 2002. — Vol. 27. — P. 243 — 258.
70. *Peter M.C.* The role of thyroid hormones in stress response of fish // *Gen. Comp. Endocrinol.* — 2011. — Vol. 172. — P. 198—210.
71. *Prunet P., Sturm A., Milla S.* Multiple corticosteroid receptors in fish: from old ideas to new concepts // *Ibid.* — 2006. — Vol. 147. — P. 17—23.
72. *Prychepa M.V., Potrokhov O.S.* Physiological-biochemical state of the river perch *Perca fluviatilis* under different conditions of wintering // *Hydrobiol. J.* — 2014. — Vol. 50, N 5. — P. 71—77.
73. *Rainecke M., Bjornssen B.T., Picktoft W.W. et al.* Growth hormone and insulin-like growth factors in fish. Where we are and where to go // *Gen. Comp. Endocrinol.* — 2005. — Vol. 142. — P. 20—24.

74. Ramesh M., Saravanan M., Kavitha C. Hormonal responses of the fish *Cyprinus carpio* to environmental lead exposure // Afr. J. Biotechnol. — 2009 — Vol. 8. — P. 4154—4159.
75. Sakamoto T., Amano M., Hyodo S. et al. Expression of prolactin-releasing peptide and prolactin in the euryhaline mudskippers (*Periophthalmus modestus*): prolactin-releasing peptide as a primary regulator of prolactin // J. Mol. Endocrinol. — 2005. — Vol. 34. — P. 825—834.
76. Sakamoto T., Hirano T. Growth hormone receptors in the liver and osmoregulatory organs of rainbow trout: characterization and dynamics during adaptation to seawater // J. Endocrinol. — 1991. — Vol. 130. — P. 425—433.
77. Sakamoto T., McCormick S.D., Hirano T. Osmoregulatory actions of growth hormone and its mode of action in salmonids: A review // Fish Physiol. Biochem. — 1993. — Vol. 11. — P. 155—164.
78. Sakamoto T., McCormick S.D. Prolactin and growth hormone in fish osmoregulation // Gen. Comp. Endocrinol. — 2006. — Vol. 147. — P. 24—30.
79. Sakamoto T., Uchida K., Yokota S. Regulation of the ion-transporting mitochondrion-rich cell during adaptation of teleost fishes to different salinities // Zool. Sci. — 2001. — Vol. 18. — P. 1163—1174.
80. Sangiao-Alnarells S., Arjona E.J., Martin del Rio M.P. et al. Time course of osmoregulatory and metabolic changes during osmotic acclimation in *Sparus auratus* // J. Exp. Biol. — 2005. — Vol. 208. — P. 4291—4304.
81. Sangiao-Alvarellos S., Arjona F.J., Miguez J.M. et al. Growth hormone and prolactin actions on osmoregulation and energy metabolism of gilthead sea bream (*Sparus auratus*) // Peptides. — 2006. — Vol. 27, N 5. — P. 1104—1109.
82. Seale A.P., Riley L.G., Leedom T.A. et al. Effects of environmental osmolality on release of prolactin, growth hormone and ACTH from the tilapia pituitary // Gen. Comp. Endocrinol. — 2003. — Vol. 128. — P. 91—101.
83. Seidelin M., Madsen S.S., Byrialsen A. Effects of insulin-like growth factor I and cortisol on Na⁺,K⁺-ATPase expression in osmoregulatory tissues of brown trout *Salmo trutta* // Ibid. — 1999. — Vol. 113. — P. 331—342.
84. Shanker D.S., Kulkarni R.S. Effect of cortisol on female freshwater fish *Notopterus notopterus* // J. Environ. Biol. — 2006. — Vol. 27, N 4. — P. 727 — 731.
85. Shepherd B.S., Dremon K., Johnson J. et al. Salinity acclimation affects the somatotrophic axis in rainbow trout // Amer. J. Physiol. — 2005. — Vol. 288. — P. 1385—1395.
86. Sinha A.K., Diricx L.H.L., Kumar M., et al. Combined effects of high environmental ammonia, starvation and exercise on hormonal and ion-regulatory response in goldfish (*Carassius auratus* L.) // Aquatic Toxicol. — 2012. — Vol. 10. — P. 153—164.
87. Stephen D., McCormick S.D., Bradshaw D. Hormonal control of salt and water balance in vertebrates // Gen. Comp. Endocrinol. — 2006. — Vol. 15. — P. 24—30.
88. Takahashi H., Takahashi A., Sakamoto T. In vivo effects of thyroid hormone, corticosteroids and prolactin on cell proliferation and apoptosis in the anterior intestine of the euryhaline mudskipper (*Periophthalmus modestus*) // Comp. Biochem. Physiol. B. — 2006. — Vol. 144, N 4. — P. 491—500.

89. Tacon P., Baroiller J.F., Le Bail P.Y. et al. Effect of egg deprivation on sex steroids, gonadotropin, prolactin and growth hormone profiles during the reproductive cycle of the mouthbrooding cichlid fish *Oreochromis niloticus* // Gen. Comp. Endocrinol. — 2000. — Vol. 117, N 2. — P. 54—65.
90. Van den Burg E.H., Metz J.R., Ross H.A. et al. Temperature-induced changes in thyrotropin-releasing hormone sensitivity in carp melanotropes // J. Neuroendocrinol. — 2003. — Vol. 77, N 1. — P. 15—23.
91. Varadarajan R., Hari Sankar H.S., Jose J. et al. Sublethal effects of phenolic compounds on biochemical, histological and ionoregulatory parameters in a tropical teleost fish *Oreochromis mosambicus* (Peters) / Int. J. Sci. — 2014. — Vol. 4, N 3. — P. 1—12.
92. Varghese S., Oommen O.V. Thyroid hormones regulate lipid metabolism in a teleost *Anabas testudineus* (Bloch) // Comp. Biochem. Physiol. — 1999. — Vol. 124 B. — P. 445—450.
93. Varghese S., Shameena B., Oommen O.V. Thyroid hormones regulate lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities in *Anabas testudineus* (Bloch) // Ibid. — 2000. — Vol. 3 C. — P. 165—171.
94. Vijayasree A.S., Rejitha V., Peter S. et al. Interrenal response in climbing perch *Anabas testudineus* Bloch to nitrate exposure: hydromineral and metabolic considerations // J. Endocrinol. Reprod. — 2008. — Vol. 12, N 2. — P. 73—79.
95. Yada T., Azuma T., Takagi Y. Stimulation of non-specific immune functions in seawater acclimation of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* with reference to the role of growth hormone // J. Comp. Physiol. — 2001. — Vol. 129. — P. 697—701.
96. Yada T., Uchida K., Kajimura S. et al. Immunomodulatory effects of prolactin and growth hormone in the tilapia, *Oreochromis mossambicus* // J. Endocrinol. — 2002. — Vol. 173. — P. 483—492.
97. Yousefian M.S.E. The review of the effect of growth hormone on immune system, metabolism and osmoregulation of fish // Austral J. Basic Appl. Sci. — 2011. — Vol. 5, N 5. — P. 467—475.
98. Wendelaar Bonga S.E. The stress response in fish // Physiol. Rev. — 1997. — Vol. 77. — P. 591—625.
99. Wendelaar Bonga S.E., Lowik C.I., Vander J.C. et al. Effects of external Mg and Ca on branchial osmotic water permeability and prolactin secretion in the teleost fish *Sarotherodon mossambicus* // Gen. Comp. Endocrinol. — 1983. — Vol. 52. — P. 222—227.
100. Waring C.D., Brown J.E., Collins J.E. et al. Plasma prolactin, cortisol and thyroid responses of the brown trout *Salmo trutta* exposed to lethal and sublethal levels of aluminium in acidic soft waters // Ibid. — 1996. — Vol. 102. — P. 377—385.
101. Zaki M.S., Olfar M., Shalaki F.S. Phenol toxicity affecting hematological changes in cat fish (*Clarias lazera*) // Life Sci. J. — 2011. — Vol. 8, N 2. — P. 244—248.