

PECULIARITIES OF CORTICO-CORTICAL IPSI LATERAL CONNECTIONS OF THE PRIMA- RY, SECONDARY AND TERTIARY SENSOMO- TOR ZONES OF CAT CEREBRAL CORTEX

N.M. Ipekchyan

Relative distribution of the efferent association fibers of the primary motor — MI (area 4y), secondary — SMII (2pri) and tertiary — SMIII (area 5) sensorimotor zones of cerebral cortex were studied in 30 cats using Nauta-Gigax method. The projection of insignificant number of associative fibers to the primary

cortical sensory zone — CI (area 1, 2, 3a, 3b) was demonstrated. Massive bilateral connections of MI with SMII (2pri) and SMIII (area 5) were shown. It was suggested that the restoration of the motor functions after local destruction of CMI, CMII and CMIII is due to the demonstrated multiple horizontal associative connections between the functional units of the mentioned sensorimotor centers.

Key words: *brain, sensorimotor cortex, association connections, cat*

Laboratory of Physiology of the Autonomic Nervous System, L.A. Orbeli Institute of Physiology, Armenian National Academy of Sciences, Yerevan

© Е.В. Пуцина, 2010
УДК 611.811:612.823.5:597.554.3

Е.В. Пуцина

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И ХОДОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВОСХОДЯЩЕЙ ДОФАМИНЕРГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ ГОРЧАКА (КАРПООБРАЗНЫЕ)

Лаборатория цитофизиологии (зав. — канд. биол. наук М.А. Ващенко), Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, г. Владивосток

Методами иммунофлуоресцентного маркирования тирозингидроксилазы (ТГ) в сочетании с мечением волокон карбоцианиновым красителем DiI (1,1'-диоктадецил-3,3,3',3'-тетраметилиндокарбоцианин перхлорат) исследованы распределение катехоламинергических (КЕ) нейронов и их восходящие проекции на головной мозг Амурского обыкновенного горчака *Rhodeus sericeus*. Выявлен высокоспециализированный комплекс КЕ-клеток в промежуточном мозгу. Шесть популяций ТГ-иммунопозитивных нейронов обнаружены в области заднего бугорка, в двух из них найдено двойное маркирование, свидетельствующее о наличии дофаминергических проекций на вентральную часть конечного мозга (полосатое тело). В заднетуберальной области идентифицированы две популяции КЕ-клеток (мелкие округлые и крупные грушеобразные), возможно, соответствующие популяциям сенсорных и лимбических клеток млекопитающих.

Ключевые слова: *головной мозг, nigro-стриатная система, тирозингидроксилаза, карпообразные*

Дофаминергическая иннервация дорсального и вентрального компонентов полосатого тела (ПТ) является одной из наиболее существенных черт организации базальных ганглиев (БГ) тетрапод [12]. Дофаминергические нейроны вентральной области покрышки среднего мозга (ВОП) и компактной зоны черного вещества (ЧВ) амниот участвуют в регуляции двигательных и мотивацион-

ных аспектов поведения, а также имеют широкий спектр регуляторных влияний при нейрофизиологических расстройствах. Вопрос о том, гомологична ли дофаминергическая иннервация базальной части конечного мозга амниот и анамний, долгое время оставался неразрешенным. Недавно была предложена гипотеза, согласно которой у предков тетрапод уже существовали группы дофаминер-

гических клеток, являющиеся возможно гомологами, компактной части ЧВ (группа А9), и ВОП (группа А10) амниот [5]. Наличие у всех тетрапод высокоорганизованных дофаминергических проекций на дорсальный и вентральный отделы ПТ свидетельствует о существовании консервативного механизма, модулирующего функции ПТ [12]. У млекопитающих модулирование кортикальной или таламической сигнализации, направленной на проекционные нейроны ПТ, является одной из основных функций дофаминергической системы [12]. Вероятно, что независимо от происхождения и природы других стриатных эфферентных волокон, дофаминергическая импульсация в ПТ может выполнять сходные функции у всех позвоночных [4, 5, 8, 12]. Восходящие эфферентные волокна дофаминергических клеток базальной части среднего мозга млекопитающих участвуют в формировании трех проекционных систем [12]. Нейроны ЧВ, проецирующиеся на хвостатое ядро и скорлупу, формируют мезостриатную систему. Клетки, проецирующиеся на прилегающее ядро, образуют мезолимбическую систему, а нейроны, проецирующиеся на кору, — мезокортикальную проекционную систему. Исследования [5] показали, что БГ тетрапод являются морфологически более однородными, чем это предполагалось ранее. У амфибий [4] обнаружены 2 кластера дофаминергических нейронов — один расположен в базальной части среднего мозга, а другой — в промежуточном мозгу (задний бугорок). Оба кластера проецируются на ПТ. У костистых рыб в среднем мозгу не обнаружено дофаминергических клеток, но дофаминергические клеточные группы найдены в перивентрикулярных ядрах промежуточного мозга: преоптических ядрах, заднетуберальном ядерном комплексе и ядрах медиобазального гипоталамуса [1, 6, 11].

Исследование проекций переднемозговой дофаминергической системы карпообразных актуально, так как они являются наиболее высокоорганизованными представителями зутелеостей, с дифференцированными структурами головного мозга. Исследования на модельном объекте *Danio rerio* и обнаруженные у него особенности организации дофаминергических ядер промежуточного мозга [11] нуждаются в подтверждении на других видах карпообразных, для выяснения природы таких отличий.

Цель настоящей работы — исследование связей вентральной части конечного мозга Амурского обыкновенного горчака *Rhodeus sericeus* и проверка гипотезы наличия проекционных катехоламинергических нейронов в промежуточном и

стволовом отделах мозга у представителя карпообразных.

Материал и методы. С использованием метода иммунофлюоресцентного маркирования тирозингидроксилазы (ТГ) в сочетании с ретроградным мечением нейронов карбоцианиновым красителем — DiI (1,1'-диоктадецил-3,3,3',3'-тетраметилиндокарбоцианин перхлорат) (Aldrich, Sigma, США) исследован мозг 5 горчаков (*Rhodeus sericeus*). Материал фиксировали в 4% параформальдегиде в течение 1 сут, затем в вентральную часть конечного мозга вводили кристаллы красителя (рисунок, а). Препараты инкубировали в 4% растворе параформальдегида с добавлением 0,01% этилендиаминтетра-ацетата (ЭДТА) при комнатной температуре 1 сут. Изготавливали фронтальные, сагиттальные и горизонтальные вибротомные срезы, толщиной 50 мкм, которые инкубировали с первичными моноклональными антителами мыши против ТГ (Vector Laboratories, Burlingame, США) в разведении 1:1000 при 4 °С в течение 2 сут. Далее срезы инкубировали с вторичными флюоресцентными антителами, конъюгированными с Alexa 546 (Invitrogen Molecular Probes, США) в разведении 1:300 в течение ночи. Локализацию ТГ исследовали с помощью флюоресцентного микроскопа Leica DM 4500 (Германия). Для визуализации маркированной ТГ и карбоцианиновой метки использовали конфокальную лазерную систему Leica TSC SPE (Германия). Микрофотографии препаратов, маркированных DiI, получали с помощью цифровой камеры 3CCD camera Panasonic NV-GS70E (Япония).

Результаты исследования. DiI был введен (см. рисунок, а) в центральную часть вентральных и дорсальных ядер вентральной части конечного мозга, расположенных ростральнее передней комиссуры, и возможно также частично затрагивал переднюю часть супракомиссурального ядра (см. рисунок, б). Ретроградно маркированные тела клеток были обнаружены в центральной, дорсальной и медиальной зонах дорсальной части (см. рисунок, б; *Дц, Дд, Дм*), а также в вентральном, дорсальном и супракомиссуральном ядрах вентральной части конечного мозга (см. рисунок, б; *Вв, Вд, Вс*). Клетки, маркированные DiI, были выявлены в преоптическом регионе (см. рисунок, в), включающем супрахиазматическое ядро, и в заднем бугорке (перивентрикулярное ядро заднего бугорка, заднетуберальное ядро). ТГ-иммунофлюоресцентные (ТГ-ИФ) нейроны были выявлены в заднетуберальном ядре и каудальной зоне перивентрикулярного гипоталамуса (см. рисунок, д, ж). Субпопуляции ретроградно маркированных клеток и волокон были выявлены в дорсальной, вентральной и каудальной зонах перивентрикулярного гипоталамуса и в латеральном гипоталамическом ядре (см. рисунок, е).

Методами иммунофлюоресцентного маркирования ТГ в сочетании с мечением DiI были исследованы особенности организации проекций заднетуберальной области промежуточного мозга на вентральную часть конечного мозга.

Несколько ТГ-иммунопозитивных клеточных популяций обнаружены в ядрах промежуточного мозга (см. рисунок, д, ж), но ТГ-ИФ-клетки не были найдены в среднем мозгу. Популяции ТГ-иммунопозитивных нейронов у горчака были выявлены в области заднего бугорка и в некоторых из них отмечено двойное маркирование (см. рисунок, г, з).

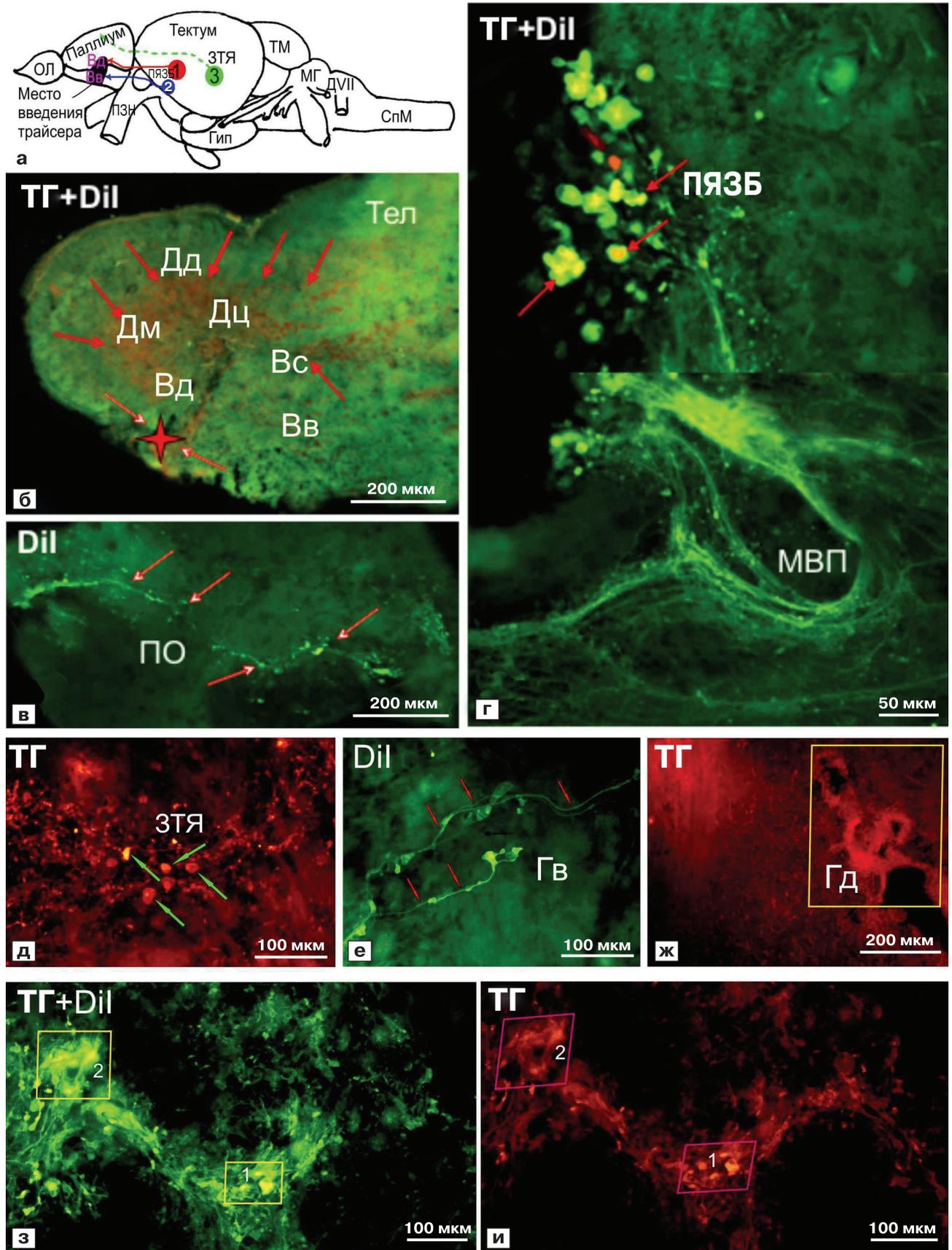
В двух популяциях клеток заднего бугорка было обнаружено двойное маркирование, т.е. клетки, ретроградно маркированные при введении DiI в вентральную часть конечного мозга, были одновременно и ТГ-ИФ. Двойное маркирование было обнаружено в мелких клетках перивентрикулярного ядра заднего бугорка (см. рисунок, а, ж; популяция 1). Такие бимаркированные псевдоуниполярные нейроны (ТГ-ИФ-клетки первого типа) располагались среди мономаркированных DiI- и ТГ-ИФ-клеток. Двойное маркирование было выявлено также в крупноклеточной популяции (ТГ-ИФ-клетки второго типа), расположенной рядом с перивентрикулярным ядром заднего бугорка, но не в составе ядра, а непосредственно за ним (см. рисунок, а, з, и; популяция 3). Двойное маркирование было обнаружено в ростральной и каудальной популяциях крупных клеток (см. рисунок, з, и), но нельзя исключить вероятности транснейронального маркирования крупных нейронов (популяция 2 на рисунке, а). Каудальнее, в области сопровождающих паравентрикулярный орган крупных нейронов с двойным маркированием выявлено не было. В заднетуберальном ядре (ЗТЯ) двойного маркирования в ТГ-ИФ-нейронах также выявлено не было. В центральной части ЗТЯ располагались маркированные DiI-клетки, а ТГ-маркированные нейроны встречались ростродорсально непосредственно за ЗТЯ. Таким образом, DiI+ТГ-маркирование было выявлено в двух популяциях нейронов, расположенных в составе

перивентрикулярного ядра заднего бугорка и в прилегающей области.

Обсуждение полученных данных. В результате настоящего исследования после введения карбоцианинового красителя DiI в область вентральной части конечного мозга в ряде отделов головного мозга выявлены ретроградно маркированные клеточные группы. Полученные данные рассматриваются в контексте ранее описанной нейроанатомической идентификации дофаминергических скоплений клеток в конечном и промежуточном мозгу горчака [1]. Первая группа содержит мелкие округлые клетки в перивентрикулярном ядре заднего бугорка, и две дополнительные группы образованы крупными грушеобразными клетками, расположенными непосредственно за указанным ядром. Отличительной особенностью этих нейронов у горчака следует считать их ростральное местоположение по отношению к заднетуберальной области, поскольку у данио [11] и амфибий [5] такие нейроны встречаются каудальнее заднего бугорка. У амфибий отсутствует пространственное разделение сенсомоторных и лимбических клеток [4, 5]. У горчака в заднетуберальной области были идентифицированы две популяции ТГ-ИФ-клеток, и дальнейшие исследования призваны ответить на вопрос, могут ли популяции этих клеток представлять мезостриатную и мезолимбическую системы у костистых рыб. К сожалению, в настоящее время прилегающее ядро у костистых рыб не идентифицировано. Предполагаемым источником восходящих мезокортикальных проекций в мозгу карпообразных рыб является ЗТЯ. Это ядро у карпообразных рыб проецируется на паллиальную область конечного мозга и содержит тела ТГ-иммунопозитивных нейронов [11]. За исключением ЗТЯ у костистых рыб ТГ-иммунопозитивные нейроны, проецирующиеся на конечный мозг, нигде не описаны. Таким

Тирозингидроксилазо (ТГ)- и DiI-позитивные нейроны в структурах головного мозга горчака *Rhodeus sericeus* (*Cyprinidae*).

а — схема локализации восходящих ТГ-иммунопозитивных систем головного мозга. 1, 2, 3 — популяции ТГ-иммунопозитивных клеток, ретроградно маркированных DiI; ОЛ — обонятельные луковицы; Вд, Вв — вентральное и дорсальные ядра вентральной части конечного мозга (место введения трайсера); ПЗН — перекрест зрительных нервов; ПЯЗБ — перивентрикулярное ядро заднего бугорка; ЗТЯ — заднетуберальное ядро; Гип — гипоталамус; ТМ — тело мозжечка; МГ — мозжечковый гребень; ДVII — доля лицевого нерва; СпМ — спинной мозг; б — дорсальные (Дд, Дм и Дц) и вентральные (Вд, Вв и Вс) скопления клеток конечного мозга горчака, маркированные ТГ (показаны красными стрелками); звездочка — место введения DiI; в — волокна, ретроградно маркированные DiI (показаны стрелками) в преоптической области (ПО); г — двойное маркирование в клетках первого типа (показаны стрелками); МВП — медиальный волокнистый пучок; д — отдельные популяции ТГ-иммунопозитивных (зеленые стрелки) и DiI-маркированных (ярко желтые) клеток ЗТЯ; е — ретроградно маркированные DiI-волокна (красные стрелки) и тело клетки (ярко желтое) вентрального гипоталамуса (Гв); ж — ТГ-иммунопозитивные клетки (ограничены желтым прямоугольником) дорсального гипоталамуса (Гд); з — двойное маркирование в ростральной крупноклеточной популяции ТГ-иммунопозитивных нейронов второго (2) типа (ограничены желтым квадратом) и каудальной популяции ТН-иммунопозитивных нейронов первого (1) типа (ограничены желтым прямоугольником в центре); и — популяции ТГ-иммунопозитивных клеток, расположенных за перивентрикулярным ядром заднего бугорка: ростральная — с ТГ-иммунопозитивными клетками второго (2) типа и каудальная — с ТГ-иммунопозитивными клетками первого (1) типа (ограничены розовым контуром). б, в, з, и — сагиттальные срезы, г — ж — фронтальные срезы. д, ж, и — метод маркирования ТГ; в, е — мечение нейронов красителем DiI; б, г, з — двойное маркирование.



образом, ЗТЯ может выступать в качестве потенциального источника мезокортикальной системы.

Восходящая дофаминергическая мезенцефалическая система амниот, в которую входят компактная область ЧВ и ВОП, может быть подразделена на 3 анатомические подсистемы [12]. Несмотря на то, что сенсомоторная мезостриатная система начинается в вентральном скоплении клеток ЧВ и иннервирует дорсолатеральную часть хвостатого ядра, мезолимбическая система образована эфферентными волокнами клеток дорсального скопления ЧВ/ВОП и иннервирует прилежащее ядро. Источником восходящей кортикальной (паллиальной) иннервации также являются клетки дорсального скопления, образующие мезокортикальную систему. Идентификация системы ЧВ/ВОП у амниот значительно затруднена, поскольку в этой группе позвоночных скопления дофаминергических клеток не ограничиваются средним мозгом, а распространяются также в базальную область промежуточного мозга (в том числе заднетуберальный регион). Нейрохимическая идентификация прилежащего ядра в ПТ амфибий позволила установить источники дофаминергических проекций как из базальных мезенцефалических, так и из заднетуберальных групп промежуточного мозга. Таким образом, у амфибий доказано наличие мезостриатной и мезолимбической систем [4, 5]. Дофаминергические клетки, образующие эти две системы, пространственно не разделены между собой и располагаются как в среднем мозгу, так и в заднетуберальном регионе. У хрящевых рыб выявлены дофаминергические клеточные группы в среднем и промежуточном мозгу, а у голоцентрид представлена только заднетуберальная дофаминергическая группа [13]. Данные о двойном маркировании проекций дофаминергических клеточных групп у хрящевых рыб отсутствуют, а у круглоротых показано, что дофаминергические нейроны заднего бугорка проецируются на ПТ [8]. Наши исследования, проведенные на горчаке, показывают наличие ТГ-ИФ-клеток заднетуберальной области, проецирующихся на вентральную часть конечного мозга ПТ, что подтверждает данные, полученные при исследовании данио [11]. Эти данные пока не позволяют окончательно определить клеточные скопления ПТ горчака, но результаты проведенного исследования согласуются с ранее высказанной гипотезой [11], согласно которой дорсальное ядро у карпообразных рыб занимает лишь небольшую часть ПТ. Является ли вентральное ядро вентральной области конечного мозга также частью БГ или его можно рассматривать как функциональный аналог септума, могут прояснить дальнейшие исследования.

Несмотря на то, что у костистых рыб отсутствуют дофаминергические клетки в среднем мозгу, уместно предположение о наличии функциональных эквивалентов мезостриатной, мезолимбической и мезокортикальной систем, поскольку у телеостей не было обнаружено прилежащего ядра, характерного для ПТ наземных позвоночных. При фармакологическом воздействии на дофаминергическую систему цихлид в сочетании с экспериментальным удалением обоих полушарий конечного мозга наблюдалось изменение уровня их локомоторной активности, что было показано так же и на млекопитающих после разрушения мезолимбической системы [7]. Такие факты, в целом, указывают на наличие функционального аналога мезолимбической системы у костистых рыб. Введение нейротоксина МРТР (methylphenyltetrahydropyridin) золотой рыбке приводило к возникновению паркинсоноподобного синдрома, что также может указывать на существование функционального аналога мезостриатной системы [2]. После введения МРТР было показано снижение количества ТГ-иммунопозитивных клеток и волокон [2], но происхождение дофаминергической иннервации авторы связывали с дофаминергическими клетками, расположенными в базальной части конечного мозга. Проведенные ранее исследования на горчаке показали наличие ТГ-иммунопозитивных клеток и волокон в вентральной и дорсальной областях конечного мозга [1]. Однако результаты настоящего исследования указывают, что, наряду с дофаминергическими клетками в конечном мозгу у горчака, существует альтернативный источник дофаминергической иннервации конечного мозга — нейроны заднего бугорка (крупные клетки, расположенные вентральнее перивентрикулярного ядра заднего бугорка, и мелкие округлые клетки). Обнаружение у различных костистых рыб дофаминергических и/или ТГ-иммунопозитивных волокон в дорсальной области конечного мозга позволяет предположить, что эти рыбы имеют эквиваленты мезокортикальной (мезопаллиальной) системы. У европейского угря была обнаружена мРНК для белков рецепторов дофамина не только в субпаллиальных ядрах, занимающих большую часть ПТ, но и в двух паллиальных областях [3], но источники этой дофаминергической иннервации все еще не установлены. Могут ли эти восходящие системы быть гомологичными у разных позвоночных, несмотря на их локализацию в различных регионах среднего и промежуточного мозга? В настоящее время все большее подтверждение получает концепция нейромерной организации мозга [10]. Показано, что катехоламинергические

(КЕ) системы развиваются параллельно с сегментами головного мозга [9, 10]. В соответствии с этими представлениями кластеры ранних КЕ клеточных групп, расположенные у птиц и млекопитающих в базальной области среднего мозга и промежуточном мозгу, имеют сегментарную организацию. Возможно, что для анцестрального варианта развития КЕ-системы мозга характерна первоначальная переизбыточность дофаминергических клеток вдоль сегментов базальной области среднего мозга и промежуточного мозга. Впоследствии у различных групп позвоночных субпопуляции таких ранних КЕ-клеток, расположенных вдоль rostro-каудальной оси, могут сохраняться во взрослом состоянии и являться источником дофаминергической иннервации конечного мозга. У костистых рыб возможны существенные отклонения от представленного выше варианта развития, при котором во время онтогенеза дофаминергические клетки среднего мозга могут отсутствовать. Учитывая непрерывность эволюционной истории позвоночных с момента возникновения восходящих дофаминергических систем, они могут рассматриваться как гомологи, несмотря на отличия в локализации КЕ-клеток у взрослых представителей.

Таким образом, проведенные исследования позволяют предполагать, что заднетуберальная область промежуточного мозга горчака может рассматриваться в качестве морфофункционального эквивалента нигростриатной системы млекопитающих.

ЛИТЕРАТУРА

1. Пушина Е.В. Тирозин-гидроксилаза в ядрах конечного и промежуточного мозга горчака *Rhodeus sericeus* (Cyprinidae). Цитология, 2009, т. 51, вып. 1, с. 61–75.
2. Goping G., Pollard H.B., Adeyemo O.M. and Kuijpers G.A. Effect of MPTP on dopaminergic neurons in the goldfish brain: a light and electron microscope study. Brain Res., 1995, v. 687, p. 35–52.
3. Kapsimali M., Vidal B., Gonzalez A. et al. Distribution of the mRNA encoding the four dopamine D₁ receptor subtypes in the brain of the european eel (*Anguilla anguilla*): comparative approach to the function of D₁ receptors in vertebrates. J. Comp. Neurol., 2000, v. 419, p. 320–343.
4. Marin O., Gonzalez A. and Smeets W.J. Evidence for a mesolimbic pathway in anuran amphibians: a combined tract-tracing/immunohistochemical study. Neurosci. Lett., 1995, v. 190, p. 183–186.
5. Marín O., Smeets W.J.A.J. and González A. Evolution of the basal ganglia in tetrapods: A new perspective based on recent studies in amphibians. TINS. 1998, v. 21, p. 487–494.
6. Meek J. Catecholamines in the brains of Osteichthyes (bony fishes). In: Phylogeny and development of catecholamine systems in the CNS of vertebrates. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1994, p. 49–76.
7. Mok E. and Munro A.D. Effects of dopaminergic drugs on locomotor activity in teleost fish of genus *Oreochromis* (Cichlidae): involvement of the telencephalon. Physiol. Behav., 1998, v. 64, p. 227–234.
8. Pombal M.A., Manira A. and Grillner S. Afferents of the lamprey striatum with special reference to the dopaminergic system: a combined tracing and immunohistochemical study. J. Comp. Neurol., 1997, v. 386, p. 71–91.
9. Puelles L. and Medina L. Development of neurons expressing tyrosine hydroxylase and dopamine in the chicken brain: a comparative segmental analysis. In: Phylogeny and Development of Catecholamine Systems in the CNS of Vertebrates. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1994, p. 381–404.
10. Puelles L. and Verney C. Early neuromeric distribution of tyrosine-hydroxylase-immunoreactive neurons in human embryos. J. Comp. Neurol., 1998, v. 394, p. 283–308.
11. Rink E. and Wullmann M.F. The teleostean (zebrafish) dopaminergic system ascending to the subpallium (striatum) is located in the basal diencephalon (posterior tuberculum). Brain Res., 2001, v. 889, p. 316–330.
12. Smeets W.J. and Reiner A. Catecholamines in the CNS of vertebrates: current concepts of evolution and functional significance. In: Phylogeny and development of catecholamine systems in the CNS of vertebrates. Cambridge, Cambridge Univ. Press. 1994, p. 463–488.
13. Stuesse S.L., Cruce R.G. and Northcutt R.G. Localization of catecholamines in the brains of Chondrichthyes (cartilaginous fishes). In: Phylogeny and Development of catecholaminergic system in the CNS of vertebrates. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1994, p. 21–47.

Поступила в редакцию 16.03.10

MORPHO-FUNCTIONAL AND HODOLOGICAL PECULIARITIES OF ASCENDING DOPAMINERGIC SYSTEM OF RHODEUS SERICEUS (CYPRINIDAE)

Ye.V. Pushchina

Using the methods of tyrosine hydroxylase (TH) immunohistochemistry combined with nerve fiber labeling with carbocyanin dye DiI (1,1'-dioctadecyl-3,3,3',3'-tetramethylindocarbocyanine perchlorate), the distribution of catecholaminergic (CE) neurons and their ascending projections to the basal telencephalon were studied in adult Amur cypriniform fish *Rhodeus sericeus*. Highly specialized complex of CE neurons was demonstrated in diencephalon. Six populations of TH-immunopositive neurons were detected in the area of posterior tuberculum, two of them were double-labeled, indicating the presence of dopaminergic projections to the ventral portion of the telencephalon (striatum). In the posteriotuberal area, two populations of CE cells were identified (small round neurons and large pear-shaped cells) which probably could correspond to the populations of sensorimotor and limbic cells in mammals.

Key words: brain, nigro-striatal system, tyrosine hydroxylase, Cyprinidae

Laboratory of Cytophysiology, A.V. Zhirmunskiy Institute of Marine Biology, RAS Far Eastern Branch, Vladivostok