

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

А. И. ПРИХИМОВИЧ

**СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЛИЧИНОЧНОГО РАЗВИТИЯ
РЫБ И АМФИБИЙ В СВЯЗИ С РАЗВИТИЕМ И ФУНКЦИЕЙ
ГИПОФИЗАРНО-ТИРЕОИДНОГО КОМПЛЕКСА**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 23 III 1948)

В предыдущем нашем сообщении (⁴) описано личиночное развитие леща и севрюги и приведено описание развития их щитовидной железы и гипофиза. Если сравнить развитие личинок рыб и амфибий, то бросается в глаза резкое различие характера развития тех и других.

Для рыб характерно постепенное изменение как внешних частей, так и внутренних органов, от ранних стадий личиночного развития до превращения в молодую рыбку. Морфогенетические процессы текут последовательно, обеспечивая, с одной стороны, жизнь личинки, а с другой — превращение во взрослое животное. Иной характер имеет личиночное развитие у амфибий. В настоящем сообщении приводится для сравнения описание развития личинки *Triton taeniatus*. После выклева личинка имеет некоторый запас питательного материала, который расходуется в несколько первых дней. У вышедшей из оболочек личинки имеются передние конечности. Через несколько дней личинка переходит на самостоятельное питание (размер ее 10—12 мм общей длины). Через 1½—2 недели у нее появляются задние конечности (18—20 мм длины). В дальнейшем до наступления метаморфоза происходит лишь увеличение в размерах, т. е. рост, но никаких изменений в отдельных частях или органах нет. Во время метаморфоза водная личинка превращается в животное, приспособленное к жизни на земле. В это время животное не растет и не питается. Дальнейший рост наступает после метаморфоза.

Такое различие в развитии личинок рыб и амфибий (в данном случае *Urodela*) связано с тем, что сформировавшаяся молодая рыбка остается в той же среде, условия ее жизни изменяются незначительно. У амфибий имеет место резкая смена среды: водной на наземную. Резкая смена среды обитания ведет к тому, что процессы перестройки организма из личинки во взрослое животное сосредоточены в конце личиночного развития и протекают в относительно короткое время по сравнению со всем периодом личиночной жизни. В случае амфибийного типа развития необходимо, чтобы процессы текли быстро, последовательно и согласованно во времени. Эти условия оказались возможными потому, что процессы превращения во взрослое животное находятся под контролем гормона щитовидной железы.

В литературе имеется ряд исследований (^{1, 2, 5}), авторы которых считают, что тиреоидный гормон влияет на процессы развития личинок рыб, подобно таковому у амфибий. Такой вывод одни авторы делают, исходя из гистологических картин щитовидной железы, другие — на том основании, что тироксин ускоряет некоторые процессы развития личинок (у вьюна, у севрюги). Так, В. И. Олифан (⁵), Н. Л. Гербильский

и М. Г. Закс ⁽¹⁾ нашли в фолликулах тиреоида личинки севрюги вакуоли и решают, что щитовидная железа у нее активна и гормон ее оказывает влияние на процессы развития. М. Г. Закс и М. А. Замкова ⁽²⁾, помещая личинок выюна в раствор тироксина, наблюдали у них ускорение некоторых процессов развития. Н. Л. Гербильский и М. Г. Закс в аналогичных опытах наблюдали ускорение дифференцировки жучек у личинок севрюги и делают вывод о влиянии собственной щитовидной железы на эти процессы. Нам кажется, что такой вывод можно делать, проследив развитие не только тиреоида, но и гипофиза, так как от функции последнего зависит степень активности первого органа. Мы попытаемся в настоящей работе сравнить развитие гипофизарно-тиреоидного комплекса у рыб и амфибий и сопоставить их с различиями в характере их личиночного развития.

Для такого сравнительного анализа приведем наши исследования по развитию щитовидной железы и гипофиза у личинок *Triton taeniarus*.

У личинки тритона (общая длина 10—12 мм) в момент перехода на самостоятельное питание щитовидная железа представляет парный орган. В каждой доле имеется по несколько маленьких фолликулов, образованных 3—5 клетками. Эпителий их высокий. В фолликулах имеются капли ацидофильного коллоида, окрашенного азаном в красный цвет, и неокрашенный светлый коллоид по периферии. Это состояние фолликулов показывает активное накопление коллоида в их полости. Гипофиз на этой стадии состоит из однородных эпителиальных клеток, цитоплазма которых почти не окрашена. Передняя и промежуточная доли еще не разделены.

Через 2 недели у личинок 18—20 мм длины фолликулы щитовидной железы значительно увеличились в размерах (рис. 1). Клетки их довольно высокие, ядра их находятся либо в центре, либо на базальном конце. Границы клеток видны хорошо. В цитоплазме имеются гранулы. Щитовидная железа продолжает накапливать коллоид внутрь фолликулов. Гипофиз в это время состоит из ацидофилов и недифференцированных клеток. Базофильных клеток пока нет и поэтому нельзя говорить о тиреотропной функции гипофиза. Промежуточная доля сформирована и клетки ее дифференцированы.

У личинок 38 мм длины щитовидная железа еще больше увеличилась в размерах. В гипофизе появились базофильные клетки. Цитоплазма их гомотенна и невелика по размерам. Если щитовидная железа функционирует, то еще очень слабо. По гистологической картине нельзя еще говорить об ее функции.

В начале метаморфоза в гипофизе значительно увеличилось число базофилов и размеры их цитоплазмы. Цитоплазма теперь не однородная, в некоторых ее частях имеются гранулы. Очевидно, гипофиз продуцирует усиленно тиреотропный гормон. Это можно видеть по состоянию щитовидной железы. Внутри фолликулов и в клетках много резорбционных вакуолей; клетки эпителия высокие, их ядра находятся на базальном крае. В клетках видны капли коллоида и вакуоли. Щитовидная железа находится в состоянии высокой активности. Картина высокой активности щитовидной железы исчезает в конце метаморфоза (рис. 1).

После приведенного описания развития и функции гипофизарно-тиреоидного комплекса можно видеть, что функция щитовидной железы наступает в личиночный период, перед метаморфозом, так как гипофиз уже полностью дифференцирован и продуцирует тиреотропный гормон. Такое же развитие этих желез имеет место у *Anura*, как нами описано в предыдущих сообщениях ⁽³⁾.

Иное соотношение имеет место в развитии гипофиза и щитовидной железы у рыб, как было установлено нами у леща и севрюги ⁽⁴⁾.

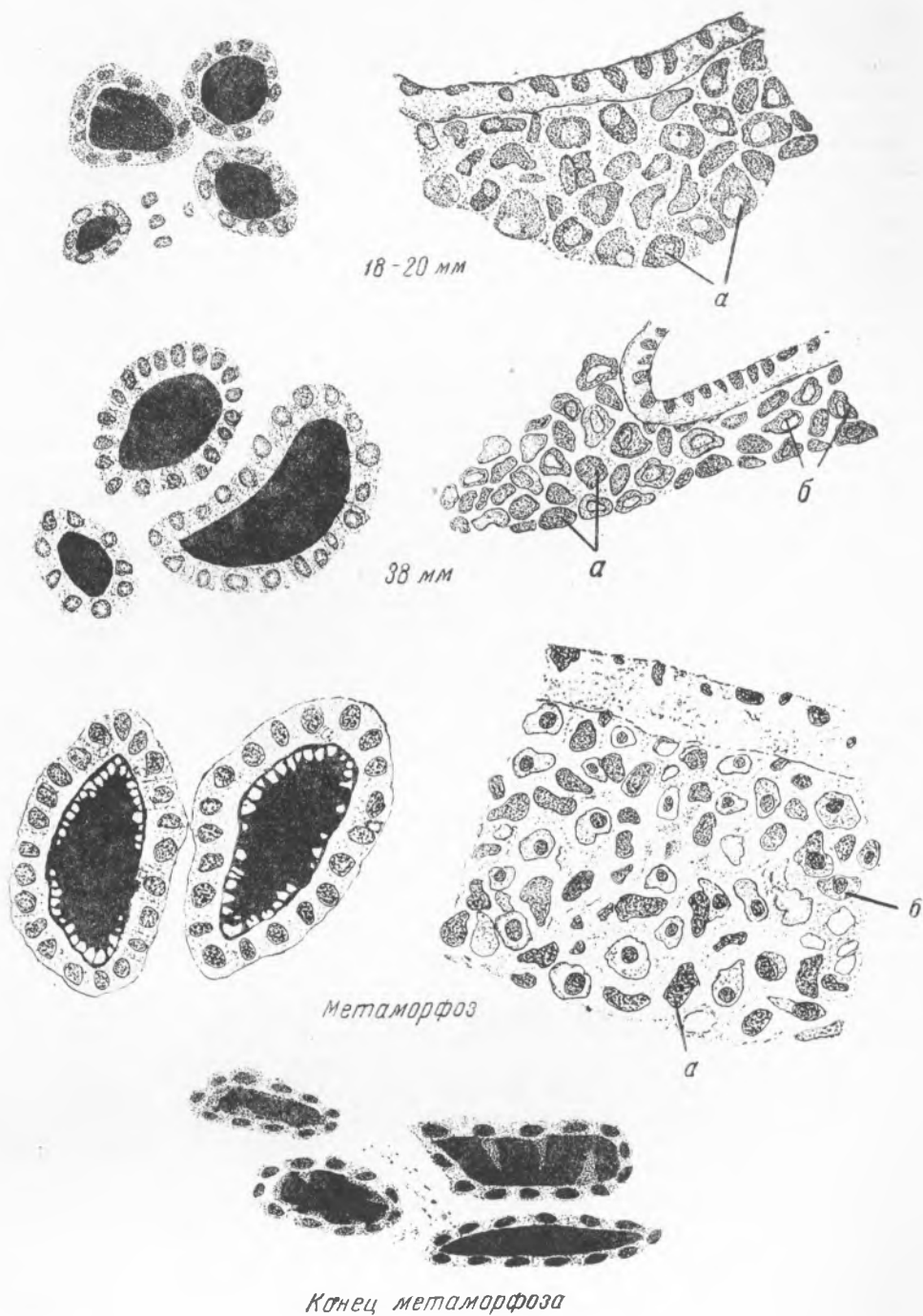


Рис. 1. Развитие щитовидной железы и гипофиза *Triton taeniatus* в личиночный период: а — ацидофильные, б — базофильные клетки

У рыб щитовидная железа формируется и растет в личиночный период, но гипофиз заканчивает свое развитие, особенно гистологическое, лишь у молодой рыбки. Поэтому нельзя говорить о функции щитовидной железы в личиночный период у рыб, а тем самым о влиянии тиреоидного гормона на развитие личинок.

Основное различие в характере личиночного развития сравнивае-

мых групп позвоночных животных заключается во времени окончательной дифференцировки гипофиза у рыб и амфибий. У амфибий в связи с переходом животных из воды на сушу процессы перестройки организма должны совершаться быстро. Скорость течения процессов стимулируется гормоном щитовидной железы. Наличие этого гормона в организме возможно лишь в том случае, если функционирует гипофиз. Это имеет место у личинок амфибий в конце личиночной жизни, перед метаморфозом. У рыб, как нами выше указано, процессы развития протекают в течение всей личиночной жизни. В их превращении нет такого критического момента, т. е. перехода в совершенно иную среду. Следовательно, характер развития рыб вполне сочетается с жизнью в одной и той же среде как личинки, так и сформированного организма. В этом случае нет необходимости в быстроте и согласованности течения процессов. Очевидно, поэтому отсутствует контроль гормонов над процессами развития как приспособительный момент. Действительно, как уже показано нами ⁽⁴⁾, гипофиз у рыб окончательно сформировывается после личиночного периода, у молодой рыбки. Отсюда можно сделать вывод, что щитовидная железа не экскретирует гормон в организм личинки, а следовательно, не может оказывать влияния на процессы личиночного развития.

Как объяснить тогда результаты, полученные рядом авторов при действии тироксином на личинок рыб ^(1, 2)? Очевидно, некоторые ткани способны в известной степени отвечать на воздействие гормона щитовидной железы. Известно, что чувствительность к гормонам в ряде случаев возникает в тканях значительно раньше, чем гормоны оказывают влияние на эти ткани. Наконец, удаление гипофиза у аксолотля не тормозит его роста, тогда как введение аксолотлю гормона роста усиливает этот процесс. Ткани аксолотля могут отвечать на влияние гормона роста, хотя в нормальных условиях растут в отсутствие его.

Наконец, следует указать еще на опыт М. Г. Закса и М. А. Замковой с воздействием тиомочевина на личинок выюна ⁽²⁾. Это вещество у других позвоночных вызывает торможение функции щитовидной железы, выражающееся в гиперплазии и гипертрофии последней. На личинок выюна тиомочевина не действовала. Так должно было быть, так как щитовидная железа и гипофиз у личинок рыб функционируют значительно позднее.

Картины вакуолизации коллоида в фолликулах и увеличение высоты их эпителия могут быть связаны с одной фазой усиленной деятельности щитовидной железы — с накоплением коллоида, а не его эвакуацией из фолликулов. Другая фаза — выведение гормона в кровяное русло — связана с тиреотропной деятельностью гипофиза. Она у личинок рыб отсутствует, так как гипофиз не дифференцирован.

Нам кажется, что гипофизарно-тиреоидный комплекс свое влияние на процессы развития впервые стал оказывать у амфибий, у рыб же взаимосвязь между процессами развития и действием тиреоидного гормона еще отсутствует. Влияние гормонов на процессы развития явилось следующей ступенью в эволюции позвоночных животных, впервые появившейся у амфибий.

Институт эволюционной морфологии
им. А. Н. Северцова Академии Наук СССР

Поступило
16 III 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. Л. Гербильский и М. Г. Закс, ДАН, **55**, № 7 (1947). ² М. Г. Закс и М. А. Замкова, Физиол. журн. СССР, **33**, № 4 (1947). ³ А. И. Ирихимович, ДАН, **30**, № 6 (1941); **58**, № 5 (1947). ⁴ А. И. Ирихимович, ДАН, **60**, № 1 (1948). ⁵ В. И. Олифан, Изв. АН СССР, сер. биол., № 11, 56 (1945).