

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ГУМОРАЛЬНОЙ РЕГУЛЯЦИИ В ФИЛОГЕНЕЗЕ ЖИВОТНЫХ (ОБЗОР)

Криштофорова Б.В., д.вет.н., профессор

Олейников Д.А., магистрант

ЮФ НУБиП Украины «Крымский агротехнологический университет»

Проведен анализ современных исследований, изложенных в литературе о филогенезе, морфологии и процессах эндокринной регуляции у животных. Показана главная закономерность на примере лактатного шунта о возможных процессах эндокринной регуляции. Освещены особенности филогенеза эндокринных образований.

Ключевые слова: *филогенез, гуморальная регуляция, лактатный шунт, эндокринные образования.*

Гуморальная регуляция — один из эволюционно наиболее ранних механизмов регуляции процессов жизнедеятельности в организме, осуществляемый через жидкие среды организма (кровь, лимфу, межклеточную жидкость) с помощью гормонов и биологически активных веществ, выделяемых клетками и тканями. У высокоразвитых животных, включая человека, гуморальная регуляция соподчинена нервной системе и образует с ней единую систему нейрогуморальной регуляции. Наряду с гормонами важную роль в гуморальной регуляции играют продукты промежуточного обмена. В процессе филогенеза животного мира способствовали гуморальной регуляции воздействие факторов внутренней и внешней среды: рН, концентрация минеральных веществ (особенно микроэлементов), наличие свободных аминокислот, продукты обмена и многие другие.

По классификации Б. В. Алешина эндокринные железы животных и человека делятся на:

1. Центральные: гипоталамус, гипофиз, эпифиз.
2. Периферические: щитовидная железа, паращитовидная железы и надпочечные железы.
3. Объединяющие эндокринные и неэндокринные функции (смешанной функции): поджелудочная железа; гонады; плацента, тимус, почки, печень, диффузная эндокринная система (ДЭС).
4. Единичные / диффузные гормонопродуцирующие клетки: нейроэндокринные клетки (нервного происхождения); гормонпродуцирующие клетки (не нервного происхождения) [1].

В процессе филогенеза выявляются гормон-синтезирующие структуры, которые представлены не только у животных, но и у одноклеточных, растений и колониальных организмов. На уровне одноклеточных микроорганизмы активно обмениваются друг с другом информацией. Для

этого они используют разнообразные «каналы связи». Среди них: контактная коммуникация (обмен сигналами через межклеточные контакты, в том числе цитоплазматические мостики - плазмодесмы) и дистантная химическая (обмен сигнальными веществами - ауторегуляторами, аутоиндукторами, феромонами) [2]. У граматрицательных микроорганизмов феромонами служат ацилированные гомосеринлактоны, а у грамположительных - особые пептиды. Некоторые эукариоты в ходе эволюции научились мимикрировать под прокариотические сигналы и выделять похожие вещества. Важную роль в микробной коммуникации выполняют также биогенные амины - вещества, которые у животных взяли на себя функции гормонов и нейромедиаторов: серотонин, норадреналин, дофамин, гистамин [2].

Следующими на эволюционной лестнице являются колониальные организмы, для морфологии которых характерным является широко известный вольвокс. Он развивается из одной дочерней клетки, а после, формируя взрослую особь, образует либо диск, либо шар. В процессе своей жизнедеятельности клетки вольвокса распределяются на 2 типа: генеративные и двигательные. Генеративные находятся в центре (внутреннем слое клеток), а двигательные снаружи. При экспериментальном переносе клеток из одного слоя в другой они утрачивают предшествующие способности и становятся соответствующими данному слою [3, 4]. Таким образом, помимо, сохранившихся от одноклеточных, специфических медиаторов гуморальной регуляции, влияет на реализацию функции клеток удаленность их от питающего элемента (обеспечивают продукты обмена близлежащих к источнику энергии клеток, которые осуществляют гуморальную регуляцию формирования последующего слоя), что в последствии и приводит к специализации [5].

У многоклеточных организмов гуморальная регуляция выявляет структуры и механизмы предшествующих эволюционных ступеней. Особенностью является более обширная система, в которой необходимо поддерживать состояние гомеостаза, что приводит к появлению, помимо межклеточного субстрата, активно циркулирующей транспортной жидкости (переходящей на высших этапах эволюции животных в систему крово- и лимфообращения). Ввиду усложнения морфологии и взаимоотношений между комплексами клеток в организме, появляется больше специализированных медиаторов и систем тканей, органов.

У беспозвоночных впервые эндокринные железы появляются у кольчатых червей. Как правило, железы внутренней секреции у этих животных располагаются на переднем конце тела. У ракообразных имеются У-органы, которые вызывают смену кутикулы. Кроме этих желез, у ракообразных в глазных стебельках имеются синусовые железы, регулирующие процессы метаморфоза их организма [6].

У насекомых на переднем конце тела находятся эндокринные железы, управляющие метаморфозом и стимулирующие энергетический обмен. Они контролируются головной железой внутренней секреции, а последняя -

головным нервным узлом, таким образом эндокринная система насекомых напоминает гипоталамо-гипофизарную систему позвоночных [6].

Эндокринные железы позвоночных играют более важную роль в регуляции систем органов, чем у беспозвоночных. Кроме шести обособленных желез внутренней секреции (гипофиз, надпочечники, щитовидная железа, паращитовидные железы, тимус, эпифиз), у позвоночных гормоны вырабатываются в ряде органов, несущих и другие функции: половые железы, поджелудочная железа, некоторые клетки желудка и кишечника и других органов [7, 8, 9].

Для понимания процессов гуморальной регуляции необходимо выяснить морфологию и процессы, протекающие на межклеточном (межклеточной жидкости) и организменном (система транспортировки представлена крово- и лимфообращением) уровнях.

Большинство взаимосвязей между клетками представлены как донорно-акцепторные – одни клетки накапливают субстрат и другие, утилизирующие его, таким образом, происходит взаимная регуляция жизнедеятельности клеток, а медиаторами служат продукты обмена. В процессе метаболизма многих макро- и микроорганизмов одним из самых широко распространенных является лактат. Он играет одну из важнейших ролей в межклеточных связях, что проявляется во взаимоотношении нейрона и астроглии как трафарета связи между собой двух клеток, а такой принцип поддержки астроцитами нейрона присутствует почти на всех этапах развития нервной системы, а так же в межклеточном обмене информацией.

Роль астроцитов в поддержании метаболизма нейронов описывается гипотезой лактатного транспорта из астроцитов по направлению к нейронам, предложенной Пеллерин (Pellerin) и Магистретти (Magistretti) в 1994 г.(рис.1).

Основные количества АТФ в нейронах образуются при метаболизме пирувата в митохондриях. При истощении запасов пирувата (неэффективность гликолиза), снижается образование АТФ и НАДН в митохондриях. Всё это стимулирует захват нейронами лактата из внеклеточной среды, который лактатдегидрогеназой (ЛДГ) (в условиях высокой концентрации НАД) превращается в пируват. Главным продуцентом внеклеточного лактата являются астроциты, которые в ответ на повышенную нейрональную активность поглощают с помощью натрий-зависимого котранспорта молекулы глутамата из синаптической щели. Интенсификация синаптической передачи вызывает увеличение энергетических трат у астроцитов, что стимулирует поглощение ими глюкозы из внеклеточной среды и производство пирувата. Пируват в астроцитах под влиянием ЛДГ (при этом также происходит образование НАД из НАДН) трансформируется в лактат, который выделяется во внеклеточную среду и захватывается активно работающими нейронами [7, 18].

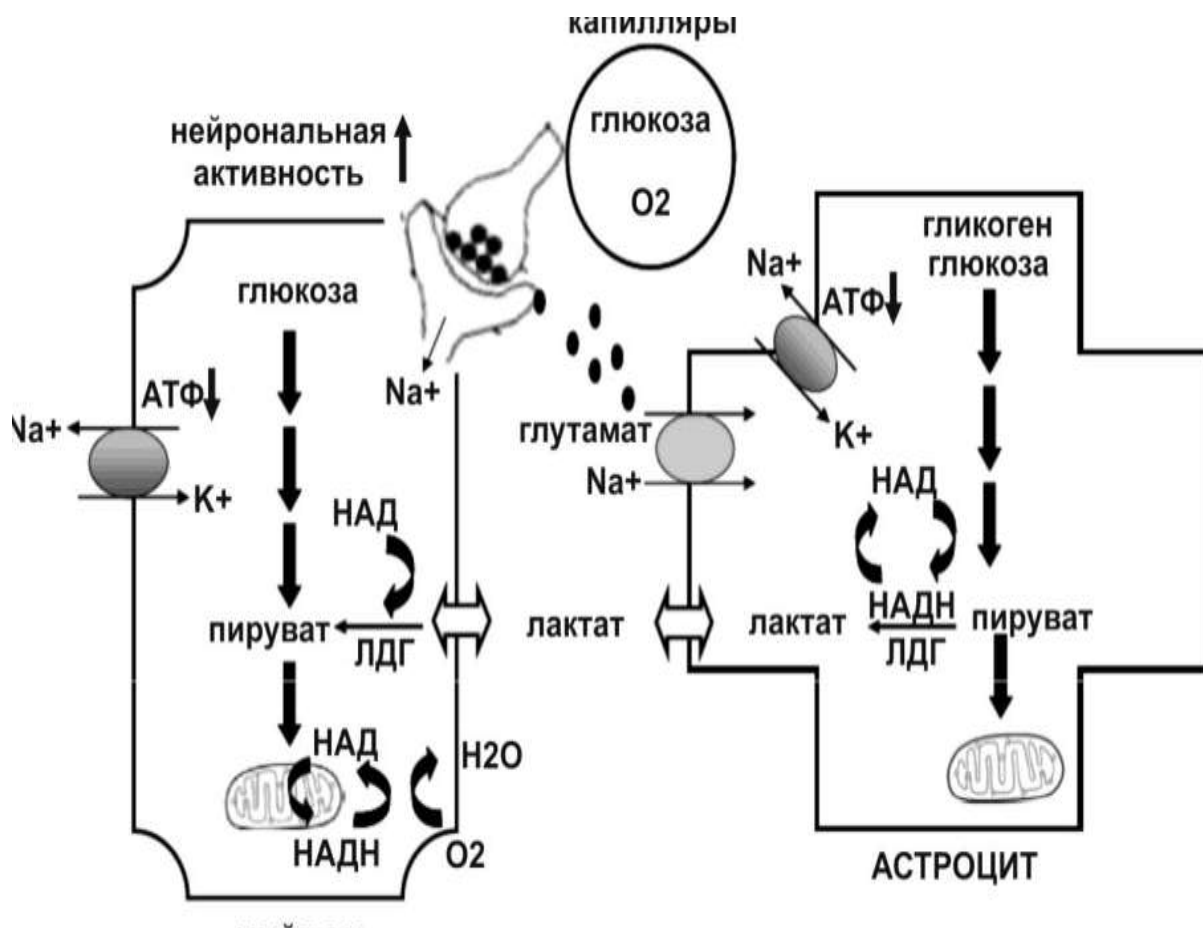


Рис.1. Лактатный транспорт по Пеллерин (Pellerin) и Магистретти (Magistretti) 1994 г

Среди хордовых только у бесчерепных эндокринная система существует в виде отдельных клеток и клеточных комплексов, которые находятся в разных отделах тела, объединенных друг с другом за счет гуморального взаимодействия. У позвоночных в основании промежуточного мозга развивается гипоталамус — нейросекреторное образование, осуществляющее связь между двумя системами интеграции организма в единое целое: нервной и эндокринной. Вместе с гипофизом гипоталамус образует единую гипоталамо-гипофизарную систему.

Эволюционным предшественником гипоталамуса является так называемый инфундибулярный вырост ланцетника, состоящий из нейросекреторных клеток и находящийся на вентральной стороне переднего конца нервной трубки. Начиная с рыб гипоталамус дифференцируется на многочисленные ядра, клетки которых с помощью отростков контактируют как с нейронами мозга, так и с клетками гипофиза.

Гипофиз - соединен с гипоталамусом его выростом — воронкой, через которую проходят отростки нейронов гипоталамуса и кровеносные сосуды, обеспечивающие их гуморальное взаимодействие.

Доли гипофиза имеют разное происхождение. Передняя доля развивается из выпячивания эктодермального эпителия крыши ротовой полости, так называемого кармана Ратке, который растет в сторону

промежуточного мозга. Задняя доля развивается из задней части воронки. Клетки, входящие в ее состав, по происхождению являются глиальными. Промежуточная доля — производная от передней. У хрящевых рыб во взрослом состоянии сохраняется первоначальная связь передней доли гипофиза с эпителием ротовой полости. За счет ее задней части формируется также средняя доля. У костных рыб и личинок земноводных имеются передняя и промежуточная доли, а у взрослых амфибий, переходящих к наземному существованию, появляется также задняя, регулирующая водный обмен [8, 17].

Эпифиз развивается как участок промежуточного мозга и филогенетически с момента появления практически не изменен [19, 20].

Вилочковая железа (тимус) у рыб развивается за счет эпителиальных выступов, формирующихся на стенках всех жаберных карманов. Эти выступы позже отшнуровываются и образуют две узкие полоски, состоящие из лимфоидной ткани, с просветом внутри.

У амфибий и рептилий количество зачатков, из которых развивается тимус, значительно уменьшается. - они берут начало из второй и третьей пары жаберных карманов. У млекопитающих - из трех пар жаберных карманов, но преимущественно из второй пары [12, 13].

Околощитовидные железы впервые появились у земноводных. У взрослых тетрапод имеется 1 – 3 пары околощитовидных желез, располагающихся в различных местах. Из эпителия глотки в области III-V жаберных карманов у позвоночных развиваются мелкие эндокринные образования, связанные по месту окончательного положения с щитовидной железой. Это паращитовидные железы и ультимобранхиальные тельца. Первые, выделяя гормон паратиреоидин, повышающий содержание ионов кальция в крови и уменьшающий их количество в костях, развиваются как самостоятельные железы только у наземных позвоночных, а у земноводных — лишь после метаморфоза. Клетки вторых выделяют кальцитонин, являющийся антагонистом паратиреоидина. Таким образом, паращитовидные железы и ультимобранхиальные тельца являются регуляторами кальциевого обмена. Значение их наиболее велико у наземных позвоночных. В филогенетическом ряду позвоночных они постепенно перемещаются из глоточной области в сторону щитовидной железы, а у млекопитающих даже срастаются с ней. Паращитовидные железы еще сохраняют самостоятельность, а клетки ультимобранхиальных телец мигрируют между фолликулами щитовидной железы и сохраняются под названием парафолликулярных клеток [12, 13].

Надпочечники в эволюции сформировались из двух независимых групп желез, имевших разное происхождение и функции. У млекопитающих пара компактных надпочечников располагается вблизи переднего конца почек. Тело железы разделяется на более поверхностную часть – кору, образованную так называемой интерренальной тканью, и расположенное в глубине мозговое вещество – хромоаффинную ткань. Возможно, у древнейших позвоночных хромоаффинная ткань возникла из нервных клеток симпатических ганглиев,

специализировавшихся на выработке и выведении в кровь нервных медиаторов.

Интерренальная ткань у древних позвоночных располагалась, вероятно, в целомическом эпителии вблизи воронок целомодуков (органов выделения), и первичной эндокринной функцией этих клеток была регуляция состава и осмотического давления целомической (полостной) жидкости.

Позднее интерренальная ткань стала участвовать в регуляции белкового, углеводного, жирового и минерального обмена. Ее гормонами является комплекс стероидных соединений, объединяемых под названием кортикостероидов. Гормоны коры надпочечников воздействуют на рост и дифференцировку тканей, развитие органов половой системы и вторичных половых признаков, на половой цикл.

У низших позвоночных – круглоротых – интерренальная ткань в виде отдельных железок неправильной формы располагается вдоль задних кардинальных вен, а хромаффинная ткань разбросана вдоль передних и задних кардинальных вен и спинной аорты, а также в стенках сердца. У хрящевых рыб интерренальная ткань формирует непарную интерренальную железу между почками; хромаффинная ткань представлена парными адреналовыми тельцами, расположенными около симпатических ганглиев вдоль позвоночника. У костных рыб интерренальная и хромаффинная железы могут либо сохранять независимое положение, либо перемешиваться друг с другом в общую ткань, окружающую задние кардинальные вены. Объединение интерренальной и хромаффинной ткани в компактные парные надпочечники характерно для наземных позвоночных, что связано с участием обоих компонентов в реакции организма на стрессовые воздействия (адреналин обеспечивает немедленную « реакцию тревоги », кортикостероиды мобилизуют ресурсы организма при длительном воздействии стрессовых факторов). При объединении интерренальная ткань окружает хромаффинную у хвостатых амфибий, змей, птиц и млекопитающих, а у ящериц эти компоненты просто прилежат друг к другу; у черепах они перемешаны [12, 13].

Щитовидная железа. Первое обнаружение органа, гомологичного по своей функции к щитовидной железе высших форм, было сделано у представителей типа полухордовых, занимающих промежуточное положение между беспозвоночными и позвоночными животными. У UROCHORDATA и cephalochordata эту роль выполняет эндостиль — желоб на дне глотки, выстланный секреторным и реснитчатым эпителием. Принципиальным в филогенетическом аспекте являлось установление тканевого распределения мест йодирования и его межвидовых различий. Эндостиль секретирует слизистый секрет, который поступает в полость глотки и затем в пищеварительный канал, где предположительно, из него высвобождаются йодированные аминокислоты [8, 12].

Одним из наиболее ранних представителей позвоночных, обладающих структурными элементами примитивной щитовидной железы, является. Открытая тубулярная структура в гипофаринксе этого организма

концентрирует йодиды и включает их в состав белкового соединения, родственного тиреоглобулину, с последующим высвобождением Т3 и Т4 в просвет органа [8].

Отметим здесь же ряд морфологических изменений, сопровождающих эволюцию щитовидной железы. У взрослых форм представителей круглоротых и костных рыб железа находится в неинкапсулированной форме. Фолликулы располагаются в свободном состоянии, одиночно или малыми кластерами в подглоточной соединительной ткани, особенно много их по ходу вентральной аорты и в почках. Интересным представляется факт высокой частоты эктопического расположения щитовидной железы у рыб. Так, например, наиболее частой является почечная локализация фолликулов, реже - в структурах глазного яблока, мозга, сердца, пищевода и селезенки. У хрящевых рыб щитовидная железа впервые приобретает собственную соединительнотканную капсулу, а у высших позвоночных форм представлена одно- или двудольной инкапсулированной структурой. У костистых рыб она охватывает брюшную аорту в области передних дуг. У двудышащих намечается разделение ее на две половины. У амфибий щитовидная железа является парной и лежит в области подъязычного аппарата (у хвостатых — позади второй дуги, а у бесхвостых — под задними рожками). Щитовидная железа рептилий непарная, но часто поделена на две лопасти и располагается под трахеей, а у птиц пара желез лежит у основания бронхов. У млекопитающих щитовидная железа двулопастная, но иногда также распадается на пару отдельных желез. Обыкновенно она располагается в области гортанных хрящей [6, 8, 9, 10].

Половые железы (гонады). У всех позвоночных и у многих беспозвоночных первичные половые клетки находятся сначала вне соматической части гонады. У лягушки они лежат в вентральной энтодерме, затем мигрируют в дорсальную стенку кишки, а оттуда вверх по брыжейке к закладкам половых желез, находящимся в стенке целома в виде половых складок.

У млекопитающих первичные половые клетки сначала можно обнаружить во внезародышевой энтодерме, в области аллантаоиса или желточного мешка. У птиц первичные половые клетки также пассивно транспортируются по сосудам желточного мешка от краевой энтодермы зародышевого диска к закладке половой железы.

Соматическая часть гонад у зародышей закладывается бисексуально. Ее корковый слой, который может развиваться в яичник, окружает мозговое вещество, ответственное за развитие семенника. В какую сторону пойдет дальнейшее развитие, определяют хромосомные факторы. Первичные половые клетки, расположенные в корковом слое, превращаются в оогонии, а затем в яйцеклетки; те же из них, что находятся в пролиферирующей мозговой части, развиваются в сперматогонии и спермии. Таким образом, пол гонады в целом определяется полом первичных половых клеток. Бисексуальны закладки не только гонад, но и их выводных протоков. Гормональные вещества, выделяемые корковым слоем или мозговым веществом

эмбриональной гонады, определяют дальнейшую судьбу этих протоков. Если ответственные за пол гены или половые гормоны не дают ясного «указания», то на основе бисексуальной закладки может развиваться интерсексуальный организм.

Самцы жаб обычно имеют остатки коркового слоя. Если у самца удалить семенники, то он может с успехом оставить потомство уже как самка. У самок птиц развивается только левый яичник. После его удаления оставшаяся на бисексуальной стадии правая рудиментарная гонада преобразуется в гермафродитную железу или в функционирующий семенник [11, 15, 16].

Список использованных источников:

1. Руководство эндокринологии / Алёшин Б. В., Генес В. Г., Вогралик В. Г. — 1-е изд. — М.: Медицина, 1973. — 512 с.
2. Олескин А.В. Биосоциальность одноклеточных (на материале исследований прокариот)/ Олескин А. В. // Журнал Общей биологии. 2009.- Т- 70. - № 3. - С. 225-238
3. David L. Twelve-step program for evolving multicellularity and a division of labor / David L., Kirk A. // BioEssays. - 2005. - V.27. - P. 299–310.
4. Nishii I. A kinesin inv A plays an essential role in volvox morphogenesis / I. Nishii, S. Ogihara, D. L. Kirk // Cell. 2003. 113(6): 743-753.
5. Заренков Н.А. Неевклидов вольвокс, или Почему не следует преподавать вольвокса в курсе зоологии / Н.А. Заренков // Журнал Общей биологии. 2006.- Т- 63. - № 1. - С. 62-68.
6. Вержиковская Н.В. Щитовидная железа. Железы внутренней секреции в процессе старения. / Н.В.Вержиковская. - К: Изд-во Здоров'я, 1983. - С. 22-42.
7. Смирнов В.М. Нормальная физиология: Учебник / Под ред. В.М. Смирнова. – М.: Издательский центр Академия, 2010. – 480 с.
8. Глумова.В.А. Сравнительный анализ закономерностей эмбрионального становления щитовидной железы некоторых позвоночных / В.А. Глумова // Тр. Крым, мед. ин-та : сб. тр.- Изд-во Крым. мед. ин-та, 1983. Т. 101. - С. 97 - 99.
9. Глумова, В.А. Репаративная регенерация щитовидной железы степной черепахи / В.А.Глумова, Ю.В.Погорелов. // Арх. анат.гист.эмбр. 1978. -Т.75. - №7. - С. 6-71.
10. Антонова В.А. Развитие желез внутренней секреции у птиц и незрелорождающих млекопитающих / В.А. Антонова, В.В. Козлов // Архив АГЭ. - 1985. - № 9. - С. 43-49.
11. Everett N.V. Observational and experimental evidence srelating to the origin and differentiation of the definitive germ cells in mice / N.V. Everett // Exp. Zool. – 1943. – V.92. – P. 49-91.
12. Слоним А.Д. Экологическая физиология животных. – М.: Высшая школа, 1971. – 448 с.

13. Слоним А.Д. Экологическая физиология животных / Под. ред. А.Д. Слонима. – Ч. 1. – Л.: Наука, 1979. – С. 3-21.

14. Слоним А.Д. Экологическая физиология животных / Под. ред. А.Д. Слонима. – Ч. III. – Л.: Наука, 1982. – С. 41-47.

15. Seasonal and stress related changes in plasma gonadotropins, sex steroids and corticosterone in the bullfrog, *Rana catesbeiana* / [Licht P., McCreery B.R., Barnes R., Pang R.] // Gen. Comp. Endocrinol. – 1983. - V. 50. - P. 124-145.

16. Ganzhorn D. Regulation of seasonal gonadal cycles by temperature in the painted turtle *Chrysemys picta* / Ganzhorn D., Licht P. // Copeia - 1983. – P. 347-358.

17. Annual cycles in levels of pituitary and plasma gonadotropin, gonadal steroids, and thyroid activity in the Chinese cobra (*Naja naja*) / [Bona-Gallo A., Licht P., MacKenzie D.S., Lofts B.] // Gen. Comp. Endocrinol. – 1980. – V.42. – P. 477-493.

18. Brooks G.A. Lactate shuttles in nature / Brooks G.A. // Biochem. Soc. Trans. - 2002. - Vol. 30. - P. 258-264.

19. Effect of melatonin and lighting schedule on energy metabolism in broiler chickens / [Apeldoorn E.J., Scharma J.W., Mashaly M.M., Parmentier H. K.] // Poult Sci. – 1999. – V. 78. – P. 223-229.

20. Zeman M. Role of melatonin in the control of growth and growth hormone secretion in poultry / Zeman M., Buyse J. // Domest. Anim. Endocrinol. – 1999. – V. 7. – P. 199-207.

**Криштофорова Б.В., Олійников Д.А.
Порівняльна морфологія гуморальної
регуляції в філогенезі тварин (огляд)**

Проведений аналіз сучасних досліджень викладених у літературі про філогенез, морфологію та процеси ендокринної регуляції у тварин. Показана головна закономірність на прикладі лактатного шунту щодо можливих процесів ендокринної регуляції. Висвітлені особливості філогенезу ендокринних утворень.

Ключові слова: філогенез, гуморальна регуляція, лактатний шунт, ендокринні утворення.

**Krishtoforova B.V., Oleynikov D.A.
Comparative morphology of humours
regulation in phylogenesis of animals
(review)**

There is an analysis of literature sources about phylogenesis, morphology and processes of endocrine regulation in animals. It is shown the main consistent pattern of possible processes of endocrine regulation on lactate shuttle. Also there is features of phylogenesis of endocrine structures.

Key words: phylogenesis, humours regulation, lactate shuttle, endocrine structures.