

ORGANITZACIÓ, EVOLUCIÓ I FUNCIÓ DE LA PITUITÀRIA DELS VERTEBRATS

Comunicació presentada el dia 30 de gener de 1978
a les I Jornades d'Endocrinologia de la S.C.B.

per

SÍLVIA ZANUY i DOSTE i MANUEL CARRILLO ESTÉVEZ *

Institut d'Investigacions Pesqueres. Passeig Nacional, s/n. Barcelona-3

INTRODUCCIÓ

La glàndula hipofisària és, tant pel que fa a la seva estructura com a la seva funció, el més complex dels òrgans de secreció interna. Apareix a tots els vertebrats. La seva morfologia general presenta notables similituds en tots plegats però estructuralment s'observa una alta especialització, de manera que hi ha considerables diferències entre unes classes i unes altres i fins i tot entre espècies estretament relacionades (fig. 1).

De manera general, s'accepta que les glàndules endocrines dels craniats, han evolucionat de dues maneres: per transformació de glàndules exocrines o bé per concentració d'illots cel·lulars dispersos. Això sembla que és aplicable a la pituitària que ha evolucionat a partir de dues fonts diferents (fig. 2): una evaginació de l'ectoderm de l'epiteli oral (bossa de Rathke) que ha originat l'adenohipòfisi o lòbul glandular i un procés ventral enfonsat del diencèfal que dóna origen a la neurohipòfisi o lòbul nerviós. Aquest doble origen és molt aparent en algunes espècies de teleostis i holocèfals que conserven un conducte buco-hipofisari durant la fase larvària i fins i tot durant l'estat adult (SATHYANESAN, 1963, 1965 i OLSSON, 1974). Durant el procés evolutiu, les diferències entre uns grups i uns altres es fan molt marcades. Per a esmentar algun exemple, si es comparen les hipòfisis del crosopterigi *Latimeria* i de l'actinopterigi

* Adreça actual: Institut d'Aqüicultura de Torre de la Sal. Ribera de Cabanes. Plana Alta (País Valencià).

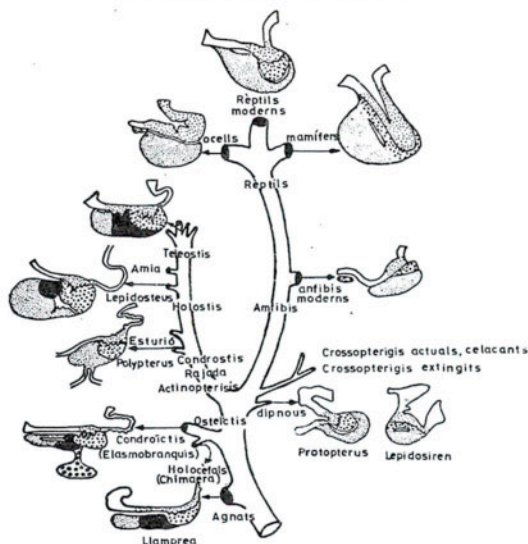


FIG. 1.— Representació esquemàtica de les relacions evolutives entre els diferents grups de vertebrats i l'estructura de la glàndula hipofisària en cadascun d'ells. Tall sagital - puntejat mitjà: lòbul neural; cercles tancats: *pars intermèdia*; creus; *pars tuberalis*; puntejat fi: *pars distalis* (dipnous, *Polypterus* i tetràpodes) o *pars distalis* rostral (peixos) i cercles oberts: lòbul ventral dels elasmobranquis (pres de GORBMAN i BERN, A. *textbook of Comparative Endocrinology*, New York; John Wiley & Sons (1962)).

Tilapia, dos grups d'osteïctis separats evolutivament per 310 milions d'anys, s'observa que, en el primer, una part de l'adenohipòfisi és formada per illots cel·lulars separats per teixit connectiu i dispersos al llarg d'un cordó que s'estén gairebé fins a la boca, mentre en el segon, els diversos elements són distribuïts en una glàndula compacta.

Tal vegada l'origen de la glàndula hipofisària s'hauria de buscar entre els protocordats i més concretament en l'amfiox (fig. 3). En el sostre de la cavitat oral d'aquest animal hi ha un diverticle asimètric (cavitat de *Hatschek*) en el que es troben cèl·lules cil·liars i glandulars i que és en contacte amb els vasos sanguinis; algunes evidències embriològiques, permeten suposar que aquest diverticle podria ser l'homòleg de la bossa de *Rathke* dels vertebrats i, per tant, el precursor de l'adenohipòfisi. En el mateix amfiox, hom ha suggerit també una possible manifestació de l'origen de la neurohipòfisi; en el terra de la vesícula cerebral, existeixen cèl·lules allargassades amb un o dos flagels a la part apical i en contacte amb fibres nervioses per la part basal que formen allò que s'anomena òrgan infundibular (fig. 3), aquest òrgan conté grànuls que s'acolorixen amb l'hematoxilina cròmico-alumínica que es creu que són secretats a la cavitat de la vesícula on contribueixen a la formació de la

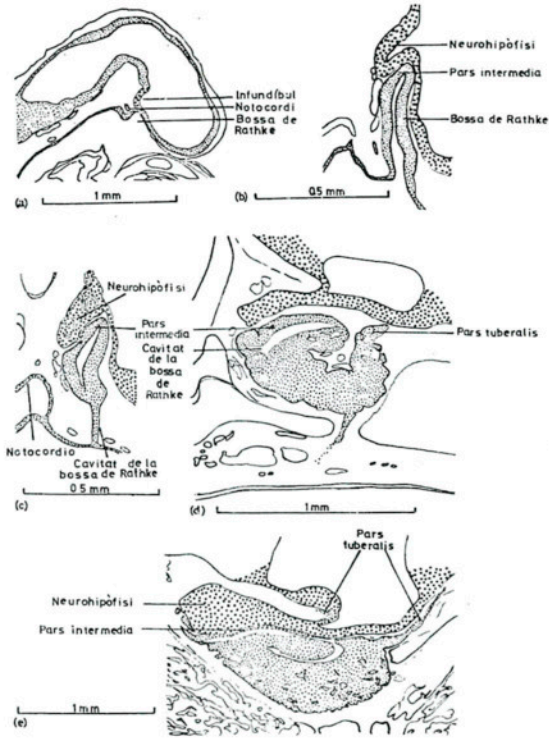


FIG. 2.—Desenvolupament de la glàndula hipofisària del conill (*Oryctolagus cuniculus*). Secció sagital. a) Cap d'un embrió de deu dies, b) regió hipofisària d'un embrió de tretze dies, c) d'un embrió de quinze dies, d) de vint dies i e) de trenta dies [simplificat; pres de ATWELL, *Am. J. Anat.*, 24 (1918)].

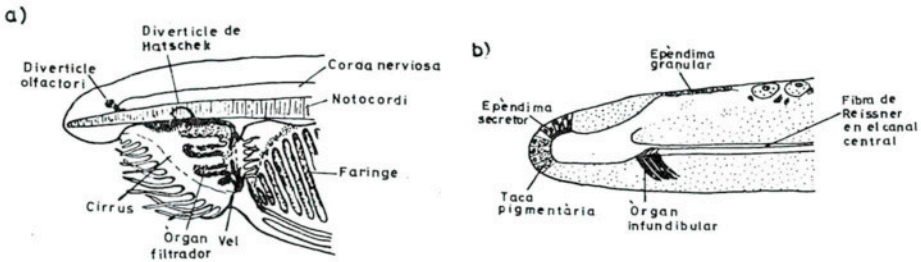


FIG. 3.—Costat esquerra del cap d'un amfiox juvenil on es mostra la cavitat de Hatschek; b) extrem anterior del sistema nerviós de l'amfiox [pres de GOODRICH, Q., *Jl. Microscop. Sci.*, 62 (1971) i WINGSTRAND, *Univ. Bergen Arb.*, 14 (1954), respectivament].

fibra de *Reissner*, estructura característica de la canal central del sistema nerviós dels vertebrats. Aquesta i altres característiques suggereixen que les cèl·lules neurosecretores de l'hipotàlem, es podrien haver originat d'aquesta manera, essent primer secretores i posteriorment neurosecretores.

Segons la nomenclatura que defineix més satisfactòriament tant la manera de desenrotllar-se la glàndula com la seva diferenciació funcional, l'adenohipòfisi es compon de tres regions: *pars distalis*, *pars intermedia* i *pars tuberalis* (fig. 4). A la primera trobem cèl·lules secretores de somatotropina, prolactina, corticotropina, tireotropina i gonadotropines (una o dues, depèn dels casos), a la segona es troba com a mínim una categoria cel·lular que secreta hormona estimuladora dels melanòcits. La *pars tuberalis*, que es desenrotlla a partir dels lòbuls laterals de la bossa de *Rathke*, proporciona suport vascular per al sistema portal hipofisari, però no sembla que tingui funció secretora.

La neurohipòfisi es diferencia en tres regions: l'eminència mitjana, a la base del diencèfal, la tija infundibular que, amb la *pars tuberalis*, forma la tija hipofisària i el procés infundibular, que donarà origen al lòbul neural.

La identificació de les diferents categories cel·lulars s'ha establert mitjançant tant tècniques citològiques com histofisiològiques (OLIVE-REAU, 1967; CARRILLO, 1977). Recentment, els processos immunohistoquímics han permès la localització intracel·lular (DOERR-SCHOTT, 1976) de les hormones específiques i el radioinmunoassaig llur determinació quantitativa.

CICLÒSTOMS

El terme peixos, comprèn diversos grups de vertebrats que presenten diferències fonamentals entre ells. Els vertebrats vivents més primitius, molt diferents dels veritables peixos, són les llamprees i les mixines que representen una etapa de l'evolució anterior a l'aparició de les mandíbules i de les aletes parells. L'ur glàndula hipofisària és, per tant, una de les més antigues que es coneixen.

L'adenohipòfisi de la mixina, quasi sempre és completament separada de la neurohipòfisi, la qual sembla estar ben desenrotllada (fig. 5). Aquesta segona part, rep el producte de fibres neurosecretores que provenen del nucli preòptic, bé que part d'aquest producte és alliberat en el terra de l'hipotàlem. El gran nombre de plects i la vascularització en aquesta zona, podria suggerir l'esbós d'una eminència mitjana. La porció glandular, es compon d'illots cel·lulars separats per teixit con-

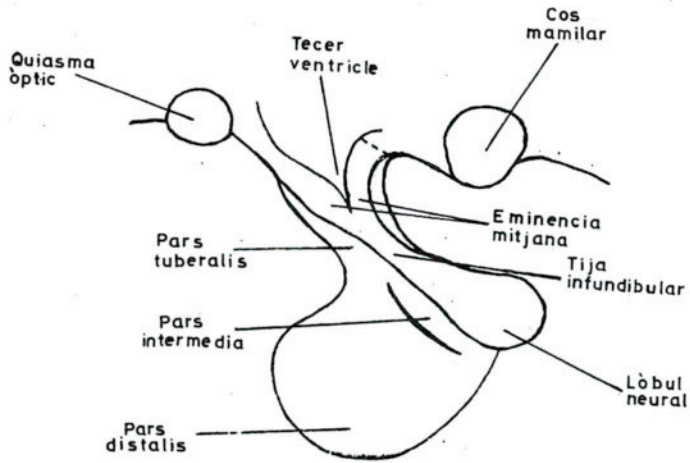


FIG. 4.—Parts de la glàndula hipofisària dels mamífers (pres de GREEN i HARRIS, *J. Endocrin.*, 5, 1947).

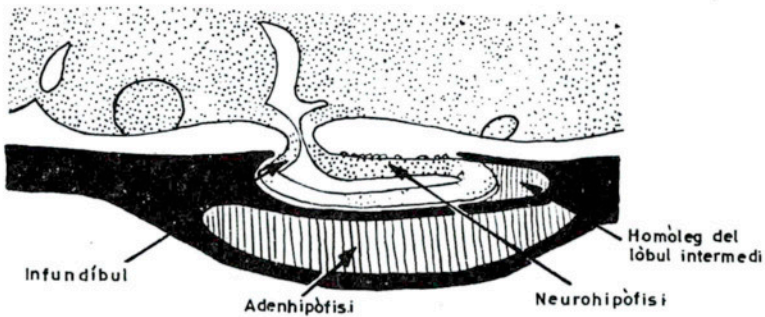


FIG. 5.—Secció sagital mitjana de la hipòfisi de la mixina. L'adenhipòfisi està completament separada de la neurohipòfisi per teixit connectiu (negre) (pres d'ADAM, *Verh. Deut. Zool. Ges. [Munster]*, 157-171, 1959).

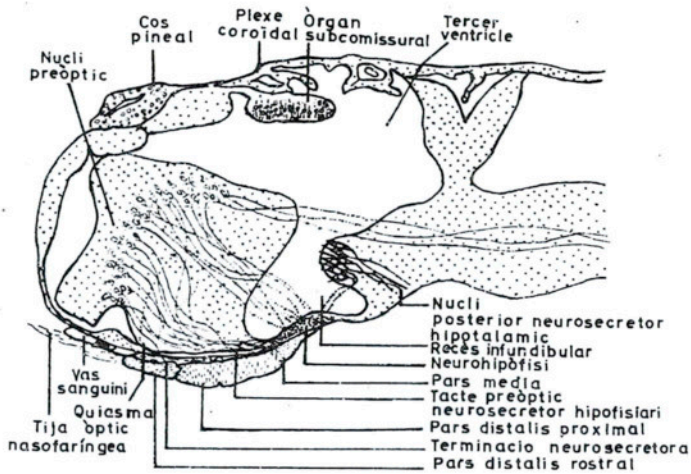


FIG. 6. — Secció sagital de la regió hipofisària d'una larva de llamprea pre-metamòrfica. Sense estar indicades les relacions neurosecretores (pres d'OTZAN i GORBMAN, *J. Morph.*, 106, 1960).

nectiu. Aquesta aparença lobulada tan característica, és deguda a una invasió secundària al posterior desenvolupament del teixit connectiu. No existeix lòbul intermedi pròpiament dit. Els tipus cel·lulars són difícils de caracteritzar tot i alguns intents que se n'han fet (ALER *et al.*, 1971; FERNHOLM, 1972).

A diferència del que passa a la mixina, l'adenohipòfisi de la llamprea és ben en contacte amb la neurohipòfisi (fig. 6). Ambdues regions estan separades per teixit connectiu pel que recorren vasos sanguinis que irriguen la part ventral de la neurohipòfisi i que penetren a l'adenohipòfisi; donada la manca d'eminència mitjana, aquests vasos podrien proporcionar una comunicació química entre ambdues regions, cosa que implicaria una regulació neural de la *pars distalis*. La localització de les diferents categories cel·lulars hipofisàries, encara és en discussió. Hi ha evidències de l'existència de cèl·lules cyanòfiles a la *pars distalis* rostral que es creu que tenen funció gonadotropa i cèl·lules carminòfiles a la *pars intermedia* que secreten hormona estimuladora dels melanòfors; l'existència de la resta de les hormones hipofisàries no està completament aclarida. En algunes llamprees, s'ha sospitat la presència de cèl·lules corticotropes (LARSEN & ROTHWELL, 1972; FONTAINE & OLIVEREAU, 1975), tot i que els tests immunohistoquímics han donat resultats negatius per a la corticotropina (BARRINGTON, 1975). Les experiències dutes a terme no han aportat evidències suficients per a permetre sospitar l'existència de cèl·lules tireotropes (BARRINGTON, 1975) mentre, finalment, ALER *et al.* (1971) tampoc detectaren presència de prolactina.

PEIXOS

Condroïctis

L'adenohipòfisi dels elasmobranquis, es divideix en quatre lòbuls: rostral, mitjà, ventral i neurointermediari, aquest darrer anomenat així a causa de la profunda interdigitació existent entre la neurohipòfisi i l'extremitat de la bossa de Rathke (fig. 7). L'organització funcional de la

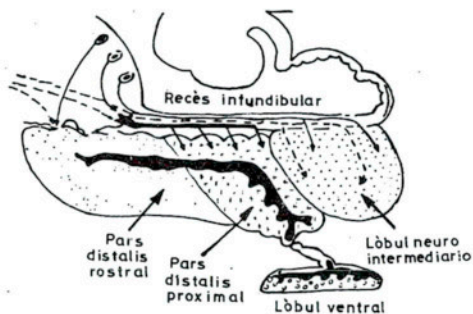


FIG. 7. — Representació esquemàtica d'una secció sagital mitjana de la hipòfisi d'un selaci (pres de FONTAINE i OLIVEREAU, 1975).

pars distalis, és indubtablement més avançada que en els ciclòstoms. Estudis experimentals recents, suggereixen una divisió funcional entre aquestes regions glandulars, amb localització de la producció de gonadotrofina i tireotrofina al lòbul ventral (DOOD *et al.*, 1960; SCANES *et al.*, 1972) i de la de corticotrofina i prolactina al lòbul rostral (GRANT & WATERMAN, 1962; MELLINGER, 1972); en diferents selacis, s'ha trobat també activitat corticotropa en el lòbul neurointermediari (DEROOS & DEROOS, 1967). HOLMES & BALL (1974), presenten una detallada enumeració dels tipus cel·lulars i de llurs possibles secrecions. La *pars intermedia*, és innervada per fibres, tant de tipus A com B, procedents del lòbul neural, que presenten unions secretomotrius amb cèl·lules que presumiblement segreguen MSH (hormona estimuladora dels melanòcits). El control de l'adenohipòfisi és, en principi, semblant al dels mamífers. Existeix una petita eminència mitjana associada a un sistema portal, cosa que implica que les funcions de la *pars distalis* siguin regulades per factors neurohumorals tot i que se'n desconeix encara la natura.

En alguns holocèfals, com *Hydrolagus collii* i *Chimaera monstrosa*, la pituitària es divideix en *pars distalis* rostral, *pars distalis* proximal, lòbul neurointermediari i un lòbul oral o faringi d'estructura folicular (anomenat també *rachendahypophysis*), que s'ha volgut comparar al lò-

bul ventral dels selacis (SATHYANESAN, 1965); s'ha vist, però, que en el cas de la guineu de mar (*Chimaera monstrosa*) jove l'esmentada estructura és connectada amb el cap del lòbul dorsal mitjançant un cordó epitelial (HOMMA, 1969) i en el de *Hidrolagus cellii*, està format per una evaginació de la part oral de la bossa de Rathke. L'adenohipòfisi posseeix cèl·lules que responen a diferents reaccions tintorials (de vegades PAS+, de vegades AF+) però encara no es coneix la funció específica de cada una. S'observa la presència d'eminència mitjana.

Osteïctis

Els dos únics gèneres vivents de paleoniscoïdes, *Polypterus* i *Calamoichthys*, posseeixen una hipòfisi dividida en les tres parts típiques (*pars distalis* rostral, *pars distalis* proximal i *pars intermedia*), però hi és remarcable el fet que en el adult encara persisteix una part de la regió ventral de la bossa de Rathke (fig. 8) en forma de canal o conducte hipofisari que s'obre ventralment en el sostre bucal i dorsalment en la part antero-ventral de la *pars distalis* rostral; per altra banda el tercer ventricle, es continua amb la neuhipòfisi i amb el sac vasculós. A més de les cèl·lules del conducte hipofisari, descrites com a cromòfobes (KERR, 1968), a la *pars distalis* rostral, hi ha un tipus (KERR, 1968), o dos (LAGIOS, 1968), de basòfiles PAS+, AB+ però AF—; a la *pars distalis* proximal, s'han distingit dos tipus de basòfiles i un d'acidòfiles. La *pars intermedia*, presenta un sol tipus de cèl·lules APS+. Ambdós gèneres posseeixen

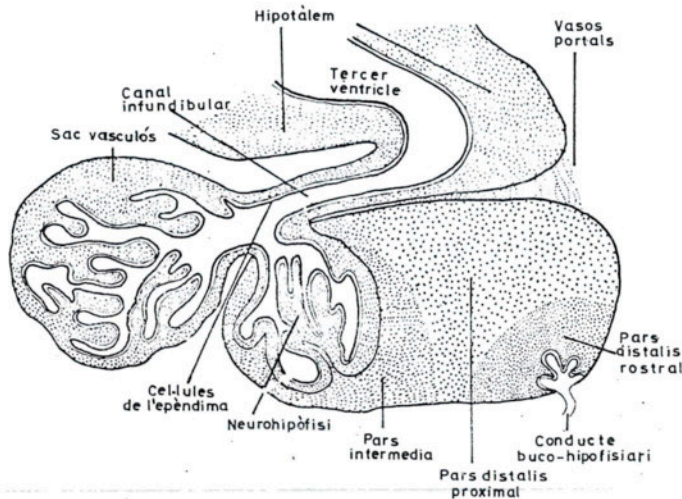


FIG. 8.— Secció sagital de la pituitària i sac vasculós de *Polypterus ornatipinnis*, pres de MARQUET *et al.*, *J. Morph.*, 137, 1972).

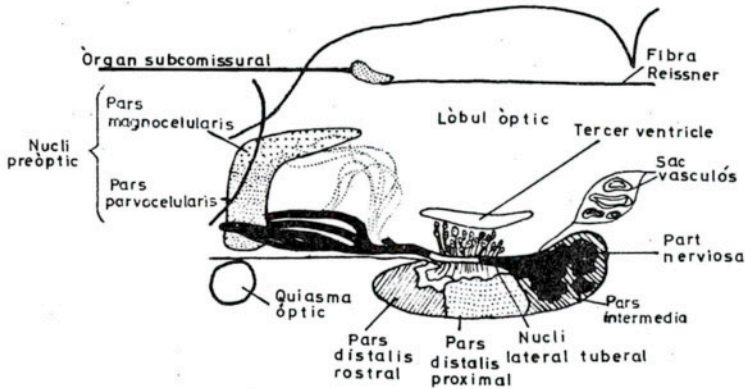


FIG. 9. — Hipotàlem i glàndula hipofisària de l'anguila. Els tractes neurosecretors del nucli preòptic es mostren en negre i amb línies de punts (pres de PERKS, 1961, a *Fish Physiology*, vol. 2; eds. HOAR i RANDALL, Academic Press, New-York).

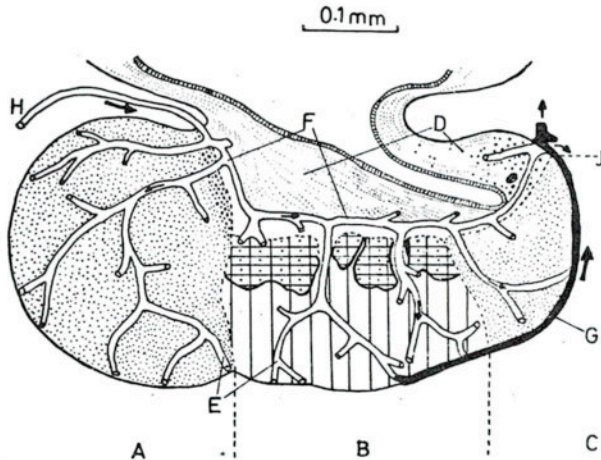


FIG. 10. — Irrigació sanguínia de la glàndula hipofisària d'un ciprinodòntid: A) *pars distalis* rostral, B) *pars distalis* proximal, C) *pars intermèdia*, d) neurohipòfisi. La sang entra en la glàndula per l'artèria hipofisària i passa al plexe longitudinal (f) de la neurohipòfisi, des d'on es distribueix a l'adenhipòfisi pel segon plexe centrífug (E) i és recollida per una xarxa venosa superficial (en negre) (G) des d'on passa a la vena hipofisària (modificat de FOLLENIUS, 1965, a *Fish Physiology*, vol. 2, eds. HOAR i RANDALL, Academic Press, New-York, 1969).

una eminència mitjana típica i un sistema portal més o menys desenvolupat.

En els acipensèrids, es distingeixen també les tres parts típiques, però anatòmicament, cal remarcar l'àmplia cavitat central adenhipofisària. Igual que en grup precedent i a diferència del que passa en els teleostis existeix eminència mitjana; la seva xarxa de capillars penetra

en l'infundíbul i es continua en petits vasos portals que descarreguen en la *pars distalis*. Han estat identificades cèl·lules tireotropes, gonadotropes (FONTAINE & OLIVEREAU, 1975) i corticotropes (BARANIKOVA, 1974, 1976); recentment, HANSEN & HANSEN (1975) han trobat activitat LTH en les cèl·lules acidòfiles tant a la *pars distalis* rostral com a la *pars distalis* proximal en *Acipenser guldenstaedti*; els mateixos autors han trobat activitat STH en les anfòfiles de la *pars distalis* proximal.

L'adenohipòfisi dels teleostis, és constituïda per tres lòbuls: un lòbul rostral (*pars distalis* rostral), un altre ventral (*pars distalis* proximal) i un lòbul intermedi (*pars intermedia*) amb un ampli contacte amb la neurohipòfisi (fig. 9). En els teleostis, igual que en els peixos en general, s'observa la presència del sac vasculós que deriva de l'infundíbul; de moment no se li coneix cap mena de funció endòcrina. En canvi, a diferència del que passa en altres vertebrats, no es poden identificar per separat (en el sentit d'una vascularització independent) un procés infundibular, una tija i un lòbul neural. Per altra banda en contrast amb el que passava amb els altres grups de peixos examinats, no hi ha, en els teleostis eminència mitjana a la regió anterior de la hipòfisi i, a més, si es comparen les hipòfisis dels actinoptèrigis més primitius amb les dels teleostis es té la impressió de què en aquests, la regió de l'eminència mitjana s'ha invaginat en la *pars distalis*. Això determina que tota la sang de l'adenohipòfisi passi en primer lloc pels capil·lars de la neurohipòfisi i que d'allí es distribueixi a la *pars distalis* i a la *pars intermedia* (fig. 10); aquesta organització, que no es troba en cap altre grup de vertebrats, podria fer pensar en una reducció en la precisió del sistema regulador, però això es veu compensat, en gran part, pel fet que les cèl·lules de la *pars distalis* posseeix una innervació directa de fibres de tipus A (peptidèrgiques) i del tipus B (adrenèrgiques).

Pel que fa a la identificació de les diferents categories cel·lulars, localització, funció i secreció, existeixen incontables cites bibliogràfiques que d'alguna manera es troben reunides a SAGE & BERN (1971), CARRILLO (1975), FONTAINE & OLIVEREAU (1975) i DOERR-SCHOT (1976).

La regió rostral de la hipòfisi dels teleostis, conté cèl·lules més o menys eritrosinòfiles secretores de prolactina (fig. 11) la reacció més característica de les quals, si exceptuem el cas dels salmònids (BALL, 1969), és la reducció de llur activitat en aigua de mar i llur activació en aigua dolça. A la zona interna de la regió rostral, especialment pel que fa als àpodes i als salmònids, es troba una capa de cèl·lules en palissada, que es tenyeix fàcilment amb el blau alizarina i que ha estat posada de manifest en més de 30 espècies amb l'hematoxilina de plom. Es tracta de cèl·lules corticotropes (FONTAINE & OLIVEREAU, 1975) (fig. 11) que també han estat identificades per mètodes immunohistoquímics per Mc-

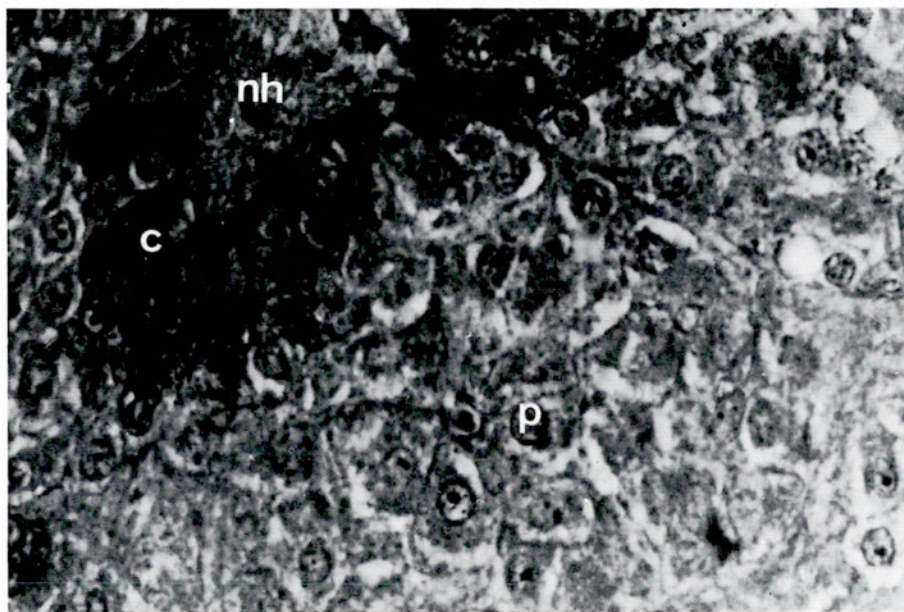


FIG. 11. — *Pars distalis* rostral de la hipòfisi de *Tilapia mossambica*. c) cèl·lules corticotropes; p) cèl·lules de prolactina; nh) neurohipòfisi.

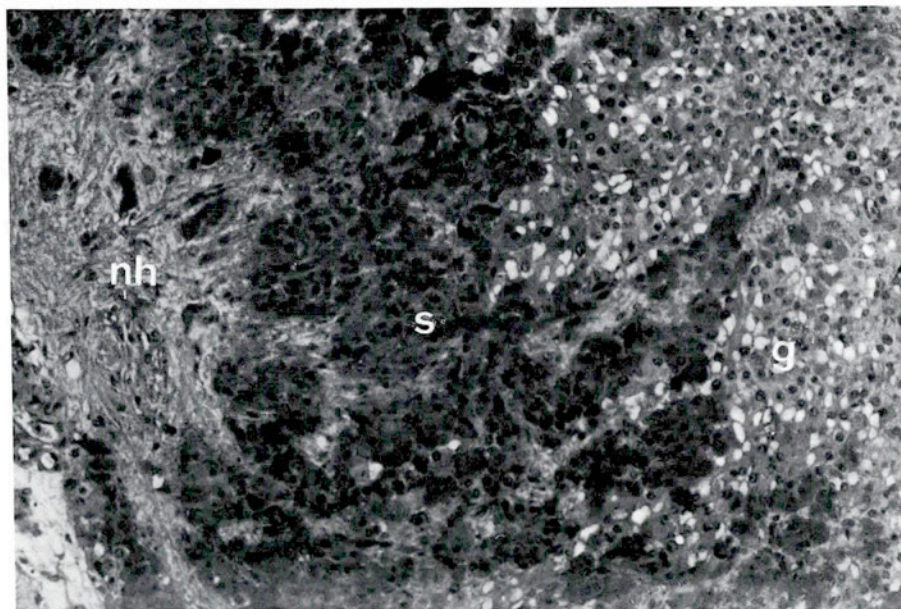


FIG. 12. — *Pars distalis* proximal de la hipòfisi de *Tilapia mossambica*. s) cèl·lules somatotropes; g) cèl·lules gonadotropes; nh) neurohipòfisi.

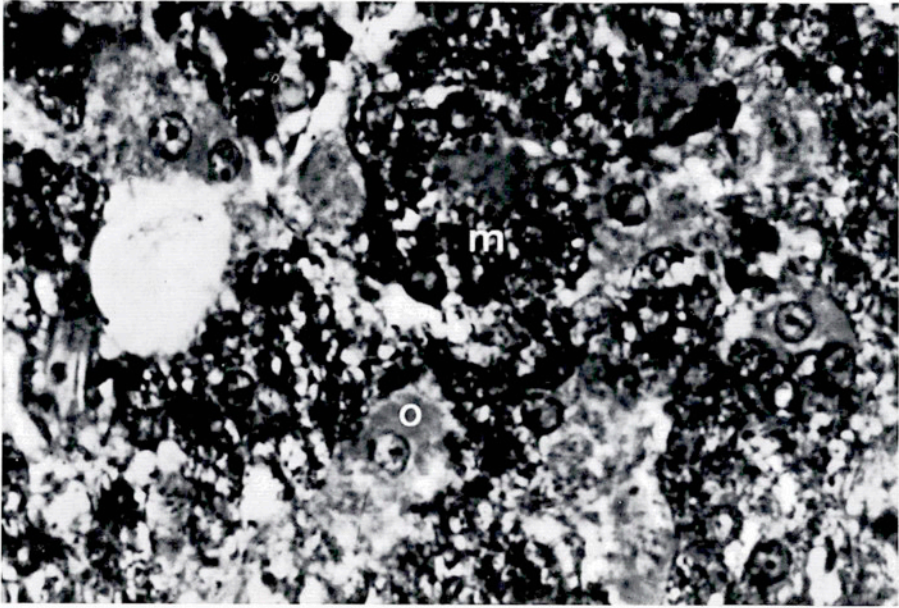


FIG. 13.—*Pars intermèdia* de la hipòfisi de *Tilapia mossambica*. o) cèl·lules osmoreguladores; m) cèl·lules melanocito-estimulants.

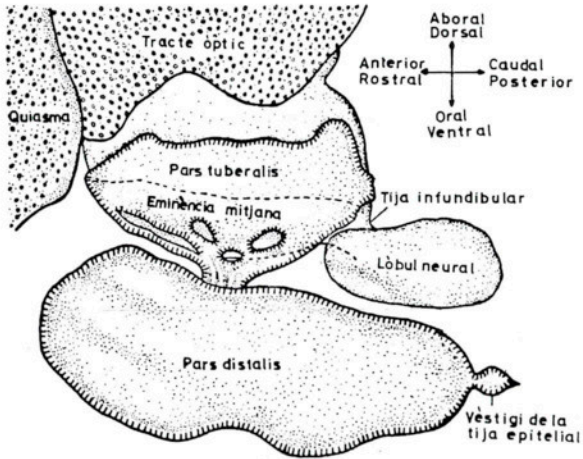


FIG. 14.—Dibuix de la glàndula pituitària de l'oca que mostra les relacions entre les diferents parts de la glàndula (pres de WINGSTRAND, 1951, a *The Structure and Development of the Avian Pituitary*. Lund: Gleerup).

KEOWN & VAN OVERBEEKE (1969, 1971) i per FOLLENIUS & DUBOIS (1976) entre altres. La tercera categoria celular d'aquesta part, conté cèl·lules glicoproteiques secretores de TSH, tot i que en algunes espècies aquestes cèl·lules es troben a la *pars distalis* proximal. A la zona proximal (*pars distalis* proximal) es troben cèl·lules orangeòfiles, no glicoproteiques i de granulacions fines que per norma general són considerades com a secretores de somatotrofina (fig. 12) (McKEOWN & VAN OVERBEEKE, 1971) i que responen amb una forta estimulació enfront el dejuni (OLIVEREAU, 1970; MICHELE, 1973). Les cèl·lules secretores de gonadotrofines, es troben també en aquesta zona, i es caracteritzen perquè posseeixen granulacions glicoproteiques AF+, PAS+ i AB+. De vegades, sobretot quan s'acosta l'època de posta, poden envair la zona rostral o bé formar una capa entorn del lòbul neurointermediari (CARRILLO, 1975). Encara és objecte d'ampli debat si hi ha un tipus celular de gonadotropes o dos i si la LH i la FSH són realment dues entitats separades en els vertebrats inferiors, qüestions per a les que existeix tota una sèrie de possibles respostes (HAIDER & BLUM, 1977; BURZAWA-GERARD *et al.*, 1976; OLIVEREAU, 1977). La *pars intermedia* conté dues categories cel·lulars (figura 13), una d'elles, que es tenyeix amb l'hematoxilina de plom, secreta MSH (OLIVEREAU, 1971, 1972; BAKER, 1972; FREMBERG & OLIVEREAU, 1973; ROMAIN, 1974; FOLLENIUS & DUBOIS, 1974; MALO-MICHELE, 1977; etc.). L'altra és PAS+ i hi ha evidències que posseeix funció osmoreguladora (OLIVEREAU, 1967, 1969; CARRILLO, 1975).

Tot i que els dipnous han seguit una línia independent d'evolució, la seva glàndula hipòfisi és pròxima a la dels tetràpodes, amb l'organització de la qual es poden establir paral·lelismes en molts aspectes, fins al punt que la hipòfisi dels dipnous és més semblant a la dels amfibis que a la dels peixos. Té un lòbul neural molt marcat, una eminència mitjana molt clara, no hi ha sac vasculós i les cèl·lules de la *pars distalis*, presenten una distribució en mosaic. Aspectes que en canvi la fan assemblar-se a la dels peixos són: l'elaborada interdigitació entre el lòbul neural i elements intermedis, la innervació directa de la *pars distalis*, l'absència de *pars tuberalis* i la fissura entre la *pars intermedia* i la *pars distalis*. Pel que fa als tipus cel·lulars, n'han distingit cinc, la *pars distalis* (KEER & VAN OORDT, 1966): dos acidòfils a la part més caudal, que presumiblement secreten STH i LTH, i tres de basòfils (presumiblement cèl·lules tireotropes, gonadotropes i corticotropes) un dels quals està restringit a la part posterior de la *pars distalis*. La *pars intermedia* posseeix dos tipus cel·lulars (KEER & VAN OORDT, 1966) un dels quals, segons algunes evidències secretaria MSH, secreció que estaria sota el control hipotalàmic (BALL & BAKER, 1969); ZAMBRANO & ITURRIZA (1973) observaren que, en *Lepidosiren*, ambdós tipus cel·lulars estaven innervats per fibres de tipus A i unes poques de tipus B.

AMFIBIS

L'adenohipòfisi dels amfibis es compon d'una *pars distalis* compacta i un lòbul neurointermediari. Les cèl·lules adenohipofisàries han arribat a una etapa de diferenciació citològica comparable a l'existent en els mamífers o en els teleostis. A la *pars distalis*, es distingeixen cinc tipus cel·lulars: dos de cèl·lules acidòfiles (A1 i A2) que es creu que secreten respectivament LTH i STH i tres de basòfiles (B1, B2 i B3) per als quals s'han trobat evidències que demostren que secreten tireotrofina, gonadotrofina i corticotrofina, respectivament (HOLMES & BALL, 1974 i DOERR-SCHOTT, 1976). Tanmateix no hi ha total acord sobre si són dues les categories de gonadotropes ni sobre si les basòfiles identificades per alguns autors com a secretores d'ACTH ho són o no (FONTAINE & OLIVE-REAU, 1975). En els amfibis, la neurohipòfisi dóna origen al lòbul neural, en el sentit d'esdevenir una regió que rep irrigació sanguínia independent de la de l'adenohipòfisi. Existeix una eminència mitjana ben caracteritzada amb un plexe capil·lar primari del qual surten vasos portals que es dirigeixen a la *pars distalis*. S'ha vist, tanmateix, que els vasos del lòbul neural posseeixen un cert grau de comunicació amb aquest plexe secundari. Per altra banda, tal com passa en els mamífers, existeixen evidències de que l'eminència mitjana és involucrada en la transmissió de senyals químiques a la *pars distalis*. El control de la *pars intermedia* dels amfibis, tal com passa en els teleostis i possiblement en les llamprees és neural, en notable contrast amb el cas dels mamífers en què el control és humoral (BARRINGTON, 1975).

RÈPTILS

La glàndula hipofisària dels rèptils s'assembla molt per una banda a la dels amfibis i per una altra a la dels ocells; s'hi troben la *pars distalis*, amb una regió rostral i una altra caudal, la *pars intermedia* i, sovint, una *pars tuberalis*. WINKSTRAND (1966, a, b), ha donat una descripció completa de la glàndula completada més recentment per SAINT-GIRONS (1967, 1970). Es creu que la condició més primitiva, es presenta en *Sphenodon*, tortugues i cocodrils, amb una *pars intermedia* molt ben desenrotllada i una *pars tuberalis* i una *pars distalis* lleugerament diferenciades. En aquesta darrera, tal com passa en els ocells, es distingeixen dos lòbuls: un rostral i un altre caudal. La *pars tuberalis* és reduïda o absent en els llargardaixos i mai no es desenrotlla en les serps; en tots dos grups, els vasos portals passen des de l'eminència mitjana a la *pars distalis*. Pel que fa a les categories cel·lulars, tant llur funció com

llur localització resten un xic confuses i varien segons les espècies però s'ha comprovat l'existència de cèl·lules tireotropes a la part ventral (DEL CONTE, 1972) i a la caudal (HERLAT & GRIGNON, 1961; LICHT & ROSENBERG, 1969), la de dues categories de gonadotropes disperses a la *pars distalis* (FONTAINE & OLIVIEREAU, 1975), de cèl·lules eritrosinòfiles a la zona rostral (HERLAT & GRIGNON, 1961; LICHT & NICOLL, 1969), de cèl·lules somatotropes a la part caudal (SAINT-GIRONS, 1961; LICHT & ROSENBERG, 1969), de cèl·lules corticotropes a la regió rostral (DEL CONTE, 1969 i LICHT & ROSENBERG, 1961) i finalment d'una categoria cel·lular a la *pars intermedia* (HOLMES & BALL, 1974 i DOERR-SCHOTT, 1976 b).

OCELLS

La glàndula pituitària dels ocells ha estat descrita en detall per WINGSTRANS (1951). La característica més essencial, és l'absència de *pars intermedia* (fig. 14); en efecte el lòbul aboral de la bossa de Rathke està separat de la neurohipòfisi per una capa de teixit connectiu, per tant el lòbul neural està completament separat de la *pars distalis*. Aquesta està dividida en dues regions o lòbuls, el cefàlic i el caudal, formats a partir dels lúmens oral i aboral de la bossa de Rathke respectivament. La *pars tuberalis*, que sempre és present, pot presentar diferents graus de desenrotllament i serveix com a pont entre l'eminència mitjana i la *pars distalis*. La irrigació sanguínia d'aquesta part, és completament independent de la del lòbul neural. Tot i l'absència de *pars intermedia*, a la regió cefàlica de la *pars distalis*, hi ha cèl·lules PBH+ que secreten MSH (TOUGARD, 1971). S'han identificat gairebé tots els tipus cel·lulars tant al microscopi òptic com a l'electrònic en particular cèl·lules productores de prolactina, ACTH, STH, TSH i gonadotrofines (FONTAINE & OLIVIEREAU, 1975), aquestes darreres distribuïdes al llarg de tota la *pars distalis* (RAVONA *et al.*, 1973 i SHARP, 1974).

MAMÍFERS

Donada la gran abundància de treballs existents sobre la pituitària dels mamífers, així com llur complexitat, no és possible fer-ne una revisió objectiva en tan poc espai. A la introducció d'aquest treball s'exposen alguns punts sobre l'origen, l'organització i la funció de la glàndula dels mamífers; una excel·lent revisió general és la de BARRINGTON (1975).

Per a un coneixement més detallat, les revisions de HOLMES & BALL (1975) i de HARRIS & DONOVAN (1966), són excel·lents; mentre per una altra banda FONTAINE & OLIVEREAU (1975) fan una revisió d'alguns dels aspectes de més gran controvèrsia pel que fa a la identificació de les categories cel·lulars.

BIBLIOGRAFIA

- AGE, M., i BERN, H. A. — *Cytophysiology of the Teleost Pituitary*. Int. Rev. Cytol., 31: 339-376 (1971).
- ALER, G., BAGE, B., i FERNHOLM, B. — *On the existence of prolactin in Cyclostomes*. Gen. Comp. Endocrinol., 16: 498-503 (1971).
- BAKER, B. I. — *The cellular source of melanocyte stimulating hormone in Anguilla pituitary*. Gen. Comp. Endocrinol., 19: 515-521 (1972).
- BALL, J. N. — *Prolactin (fish prolactin or paralactin) and growth hormone*. In «Fish Physiology» (ed. W. S. HOAR i D. J. RANDALL). Academic Press. New York, 2: 207-240 (1969).
- BALL, J. N., i BAKER, B. I. — *The pituitary gland: Anatomy and histophysiology*. In «Fish Physiology» (ed. W. S. HOAR i D. J. RANDALL), 2: 1-110. Academic Press. London, New-York (1969).
- BARANIKOVA, I. A. — *Identification of corticotropin-producing cells and pituitary-interrenal axis of Chondrostei*. Gen. Comp. Endocrinol., 22: 367 (1974).
- BARANIKOVA, I. A. — *The role of pituitary-interrenal axis in the reproductive cycle of Chondrostei*. Gen. Comp. Endocrinol., 29 (2): 270 (1976).
- BARRINGTON, E. J. W. — *An introduction to general and Comparative Endocrinology*. Clarendon Press. Oxford (1975).
- BURZAWA-GERARD, E., GONCHAROV, B., i FONTAINE, Y. A. — *Further biochemical studies on carp gonadotropin (C-GTH) biochemical and biological comparison of C-GTH and gonadotropin from Acipenser stellatus. Pall. (Chondrostei)*. Gen. Comp. Endocrinol., 29: 498-505 (1976).
- CARRILLO, M. — *Histofisiologia de la glándula hipòfisis de Spicara chryselis, C.V. Inv. Pesq., 41 (2): 385-440 (1977)*.
- DEL CONTE, E. — *The corticotroph cells of the anterior pituitary gland of a reptile: Cnemidophorus l.lemniscatus (Sauria, Teiidae)*. Experientia, 25: 1330-1332 (1969).
- DEL CONTE, E. — *Effects of metopirone on the structure of endocrine glands in the male lizard, Cnemidophorus l.lemniscatus (L.)*. Z. Zellforsch., 135: 27-43 (1972).
- DEROOS, R., i DEROOS, C. — *Presence of corticotropin activity in the pituitary gland of Chondrichthyan fish*. Gen. Comp. Endocrinol., 9: 267-274 (1967).
- DOERR-SCHOTT, J. — *Immunohistochemical detection, by light and electron microscopy, of pituitary hormones in cold-blooded vertebrates. I. Fish and amphibians*. Gen. Comp. Endocrinol., 28: 487-512 (1976 a).
- DOERR-SCHOTT, J. — *Immunohistochemical detection, by light and electron microscopy of pituitary hormones in cold-blooded vertebrates. II. Reptiles*. Gen. Comp. Endocrinol., 28: 513-529 (1976 b).
- DODD, J. M., EVENNETT, P. J., i GODDARD, C. K. — *Reproductive endocrinology in Cyclostomes and Elasmobranchs*. Symp. Zool. Soc. London, 1: 77-103 (1960).
- FERNHOLM, B. — *The ultrastructure of the adenohypophysis of Myxine glutinosa*. Z. Zellforsch., 132: 451-472 (1972).
- FOLLENIUS, E., i DUBOIS, M. P. — *Localisation immunocytologique de l'activité MSH dans la metadenohypophyse de l'Epinache Gasterosteus aculeatus L.* C. R. Acad. Sci. ser. D. (Paris), 278: 759-760 (1974).
- FOLLENIUS, E., i DUBOIS, M. P. — *Immunocytologic detection of the corticotropic cells in the pituitary of five species of Teleost fishes*. Gen. Comp. Endocrinol., 29 (2): 26 (1976).

- FONTAINE, M., i OLIVEREAU, M. — *Some aspects of the organization and evolution of the vertebrate pituitary*. Amer. Zool., 15 (supl. 1): 61-79 (1975).
- FREMBERG, M., i OLIVEREAU, M. — *Melanophore responses and intermediate lobe activity in the eel Anguilla after injection of 6 - OH - dopamine*. Acta. Zool., 54: 231-239 (1973).
- GRANT, W. C., i WATERMAN, A. J. — *The Elasmobranch thyroid-pituitary system*. Bull. Mt. Desert. Isl. Biol. Lab., 4: 36 (1962).
- HAIDER, S. G., i BLUM, V. — *On the evolution of the pituitary gonadotropin system in lower vertebrates*. Inv. Pesq., 41 (1): 185-204 (1977).
- HANSEN, G. W., i HANSEN, B. L. — *Immunohistochemical localization of growth hormone and prolactin in the pituitary of Acipenser guldenstaedti Brandt (Chondrostei)*. Acta. Zool., 56: 29-41 (1975).
- HARRIS, G. W., i DONOVAN, B. T. — (Edit.) *The Pituitary Gland*. Vols. 1, 2, 3 (1966).
- HERLANT, M., i GRIGNON, M. — *Le lobe glandulaire de l'hypophyse chez la tortue terrestre (Testudo mauritanica Dumer)*. Etude histochimique et histophysiologique. Arch. Biol., 72: 97-151 (1961).
- HOLMES, R. L., i BALL, J. N. — *The Pituitary Gland. A Comparative account*. Cambridge University Press.
- HOMMA, Y. — *Some evolutionary aspects of the morphology and role of the adenohypophysis in fishes*. Gunma. Symp. Endocrinol., 6: 19-37 (1969).
- KEER, T. — *The pituitary in Polypterines and its relationship to other fish pituitaries*. J. Morphol., 124: 23-36 (1968).
- KEER, T., i VAN OORDT, P. G. W. J. — *The pituitary of the african lungfish Protopterus Sp. Gen. Comp. Endocrinol., 7: 549-558 (1966)*.
- LAGIOS, M. D. — *Tetrapod-like organization of the pituitary gland of the Polypteriformed fishes, Calamoichthys calabaricus and Polypterus palmas*. Gen. Comp. Endocrinol., 11: 300-315 (1968).
- LARSEN, L. O., i ROTHWELL, B. — *Adenohypophysis en «The Biology of Lampreys»*. Edit. per M. W. HARDISTY i S. C. POTTER. Academic Press. New-York (1972).
- LICHT, P., i NICOLL, C. S. — *Localization of prolactin in the reptilian pars distalis*. Gen. Comp. Endocrinol., 12: 526-535 (1969).
- LICHT, P., i ROSENBERG, L. L. — *Presence and distribution of gonadotropin and thyrotropin in the pars distalis of the lizard Anolis Carolinentis*. Gen. Comp. Endocrinol., 13: 439-454 (1969).
- MALO-MICHELE, M. — *Etude histologique de la pars intermedia de l'hypophyse de la rascasse, Scorpaena sp. (poisson Téléostéen Marin) au cours de l'adaptation sur fond noir ou blanc*. Bull. Zood. France, 102 (1): 19-24 (1977).
- MCKEOWN, B. A., i VAN OVERBEEKE, A. P. — *Immunohistochemical localization of ACTH and prolactin in the pituitary gland of adult migratory sockeye salmon (Oncorhynchus nerka)*. J. Fish. Res. Board. Can., 6: 1837-1846 (1969).
- MCKEOWN, B. A., i VAN OVERBEEKE, A. P. — *Immunohistochemical identification of pituitary hormone producing cells in the sockeye salmon (Oncorhynchus nerka, Walbaum)*. Z. Zellforsch., 112: 350-362 (1971).
- MELLINGER, J. — *Types cellulaires et fonction de l'adenohypophyse de la torpille Torpedo marmorata*. Gen. Comp. Endocrinol., 18: 608 (1972).
- MICHELE, M. — *Reactions cytologiques de l'adenohypophyse de la saupe Boops salpa L. (Téléostéen Sparidae) à certaines conditions expérimentales (variations de la salinité, thiourée, métopirone et jeûne)*. C. R. Soc. Biol., 167: 1202-1206 (1973).
- OLIVEREAU, M. — *Réactions observées chez l'anguille maintenue dans un milieu privé d'électrolytes, en particulier au niveau du système hypothalamo-hypophysaire*. Z. Zellforsch., 80: 264-285 (1967).
- OLIVEREAU, M. — *Observations sur l'hypophyse de l'anguille femelle en particulier lors de la maturation sexuelle*. Z. Zellforsch., 80: 286-306 (1967).
- OLIVEREAU, M. — *Complexe neuro-intermédiaire et osmorégulation. Comparaison chez l'anguille européenne et chez l'anguille japonaise d'élevage au cours du transfert en eau de mer*. Z. Zellforsch., 99: 389-410 (1969).
- OLIVEREAU, M. — *Stimulation des cellules somatotropes de l'hypophyse de la carpe après un jeûne prolongé*. C. R. Acad. Sci., 270: 2343-2346 (1970).

- OLIVIEREAU, M. — *Elaboration d'intermédiaire par les cellules colorées avec l'hématoxyline au plomb dans la pars intermedia de l'anguille: preuves nouvelles et contrôle hypothalamique*. C. R. Acad. Sc. Serv. D. (Paris), 272: 102-105 (1971).
- OLIVIEREAU, M. — *Action de la réserpine chez l'anguille. II Efect sur la pigmentation et le lobe intermédiaire. Comparaison avec l'effet de l'adaptation sur un fond noir*. Z. Anat. Entwicklungsgesch., 137: 30-46 (1972).
- OLIVIEREAU, M. — *Données récentes sur le contrôle endocrinien de la reproduction chez les Téléostéens*. Inv. Pesq., 41 (1): 69-94 (1977).
- OLSSON, R. — *Fine structure of the pituitary eta cells of larval Chanos chanos (Teleostei)*. Gen. Comp. Endocrinol., 22: 364 (1974).
- RAVONA, H., SNAPIR, N., i PEREK, M. — *Histological changes of the pituitary gland in cockerels bearing basal hypothalamic lesions and demonstration of its anti-HCG immunofluorescence reacting cells*. Gen. Compt. Endocrinol., 20: 490-497 (1973).
- ROMAIN, R. — *Etude expérimentale de la cytophysiologie des corrélations hypophyso-interrénales et hypophyso-pigmentaires chez la tanche (Tinca tinca L.)*. Citat per FONTAINE i OLIVIEREAU (1975).
- SAINT-GIRONS, H. — *Particularités anatomiques et histologiques de l'hypophyse chez les Squamata*. Arch. Biol., 72: 210-299 (1961).
- SAINT-GIRONS, H. — *Morphologie comparée de l'hypophyse chez les Squamata*. Annls. Sci. Nat. (Zool.). Paris. 12 ser. 9: 229-308 (1967).
- SAINT-GIRONS, H. — *The pituitary gland*. In «Biology of Reptilia». (Ed. C. GANS i T. S. PARSONS), 3: 135-199. Academic Press. New York (1970).
- SATHYANESAN, A. G. — *On the structural peculiarities of the pituitary in some Clupeoid fishes with a note on their probable evolutionary significance*. Anat. Rec., 146: 109-115 (1963).
- SATHYANESAN, A. G. — *The hypophysis and hypothalamo-hypophysae system in the himaeroid fish Hydrolagus collei (LAY and BENNETT) with a note on their vascularization*. J. Morphol., 116: 413-450 (1965).
- SCANES, C. G., DOBSON, S., FOLLET, B. K., i DOOD, J. M. — *Gonadotrophic activity in the pituitary gland of the dogfish (Scyliorhinus canicula)*. J. Endocrinol., 54: 343-344 (1972).
- SHARP, P. J. — *Immunofluorescent localization of pituitary cells in poultry using antichickens LH sera*. Gen. Comp. Endocrinol., 22: 365-366 (1974).
- TOUGARD, C. — *Recherches sur l'origine cytologique de l'hormone mélanophorotrope chez les oiseaux*. Z. Zellforsch., 116: 375-390 (1971).
- WINGSTRAND, K. G. — Citat per HOLMES i BALL, 1974 (1951).
- WINGSTRAND, K. G. — *Comparative anatomy and evolution of the hypophysis*. In «The Pituitary Gland» (Ed. G. W. HARRIS i B. T. DONOVAN), 1: 58-126. London. Butterworths (1966a).
- WINGSTRAND, K. G. — *Microscopic anatomy nerve supply and blood supply of the pars intermedia*. In «The Pituitary Gland» (Ed. G. W. HARRIS i B. T. DONOVAN), 3: 1-27. London. Butterworths (1966).
- ZAMBRANO, D., i ITURRIZA, I. C. — *Hypothalamo-hypophyséal relationships in the south american lungfish, Lepidosalen paradoxa*. Gen. Comp. Endocrinol., 20: 256-273 (1973).