

С. М. ШАЛГИМБАЕВА

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ МЕЖЧЕЛЮСТНОЙ ЖЕЛЕЗЫ У ОЗЕРНОЙ (*Rana redibunda*) И ШПОРЦЕВОЙ (*Xenopus laevis*) ЛЯГУШЕК

(Казахский национальный университет им. аль-Фараби, г. Алматы)

Изучены морфология и развитие межчелюстных желез у двух видов бесхвостых амфибий озерной лягушки (*Rana ridibunda*) и шпорцевой лягушки (*Xenopus laevis*). Установлено, что эмбриологическим материалом межчелюстной железы является обонятельный эпителий вомероназального органа. В течение метаморфоза происходит рост трубчатой вомероназальной железы, которая занимает межчелюстное пространство у озерной лягушки и в крыше ротовой полости у шпорцевой лягушки.

Работ по морфологии и развитию межчелюстной железы бесхвостых амфибий сравнительно немного, имеющиеся же данные нередко противоречивы. Верхнемежчелюстные железы имеются у многих бесхвостых амфибий – жерлянки, чесночницы, квакши, лягушек, но отсутствуют у шпорцевой лягушки, для которой отмечается наличие только небной слюнной железы [1]. Это непарная многоклеточная трубчатая железа, располагающаяся за межчелюстными костями в предчелюстном или подносовом пространстве. Предполагается, что межчелюстная железа является производным эпителия крыши ротовой полости [2-4]. Некоторые исследователи верхнемежчелюстную железу относят к

главной слюнной железе, имеющей трубчатое строение и открывающуюся в крышу ротовой полости между хоанальными отверстиями. Она отсутствует у некоторых бесхвостых и неотенических форм хвостатых амфибий [5].

Шпорцевая лягушка относится к вторично водным животным, все жизненные циклы которой связаны с водной средой. Озерная лягушка околоводное животное, выходящее на берег для кормежки.

Целью настоящей работы было изучить морфологию и развитие межчелюстной железы у озерной лягушки и шпорцевой лягушки в зависимости от их экологии и сравнить полученные данные с литературными.

Материал и методы исследований

Материал был собран по озерной лягушке в водоемах Алматы и Алма-Атинской области в период 1998-2002 годов: в районе пос. Бурунрай, в ущелье Тай-Тургень, Кийкбай, а также в пригороде Семипалатинска. Стадии развития озерной лягушки сравнивали с нормальным развитием *Rana temporaria* L., по таблице составленной Н. В. Дабагян и Л. А. Слепцовой [6]. Всего было исследовано свыше 50 экземпляров личинок на разных стадиях развития. Материал по шпорцевой лягушке был получен в результате скрещивания взрослых *Xenopus laevis* и особей выращенных нами в лабораторных условиях в водопроводной воде. Личинки скормливались вареными листьями крапивы с небольшим добавлением дрожжей. Стадии эмбрионов и личинок были разбиты на этапы по таблице Т. А. Детлаф и Т. Б. Рудневой [7].

Материал фиксировали в 10% нейтральном формалине и жидкости Буэна. Определение стадий развития личинок проводили под микроскопом МБС-11. Личинок и головы лягушек целиком заключали в парафиновые блоки и изготавливали серию фронтальных, сагиттальных и поперечных срезов, толщиной 6-7 мкм. Окраска срезов производилась гематоксилином-эозином, полихромной окраской по Массону, и реактивом ШИФФа.

*a*

Результаты исследования и их обсуждение

У дефинитивных форм озерных лягушек имеется крупная межчелюстная железа (*glandula intermaxillaris*). Она расположена в межчелюстном пространстве, которое представлено срединной и боковыми ямками, сразу за предчелюстными костями.

Межчелюстная железа относится к трубчато-альвеолярному типу. Протоки открываются на слизистой неба впереди хоан, в передней части крыши ротовой полости. Железа состоит из призматических клеток, ядра которых расположены в базальной части. Апиакальная цитоплазма железистых клеток светлая, практически не окрашивается на кислые и нейтральные мукополисахариды.

У личинок до начала метаморфоза межчелюстные железы отсутствуют. Как показывают наши исследования межчелюстная железа появляется к концу метаморфоза, что связано с формированием черепа и появлением межчелюстного пространства. Морфогенетическим материалом межчелюстной железы является обонятельный эпителий вомероназального органа.

Вомероназальный или Якобсонов орган является выпячиванием обонятельного органа и появляется у личинок озерной лягушки после

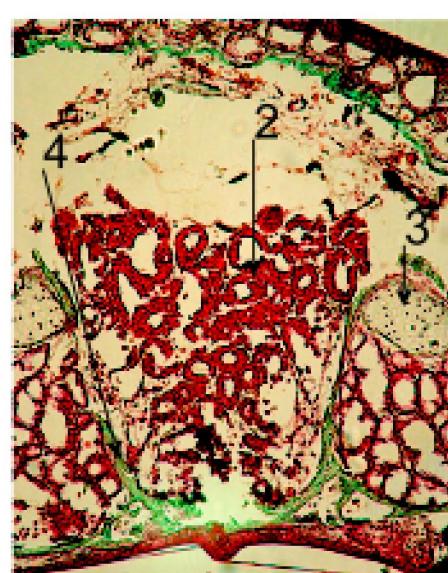
*b*

Рис. 1. Поперечный срез через голову озерной лягушки. окраска по Массону. Ув. х 10. *а* – Поперечный срез через голову лягушки на 49 стадии личиночной. 1 – главный обонятельный мешок; 2 – якобсоновы железы; 3 – носовые хрящи. *б* – Поперечный срез через голову озерной лягушки на стадии метаморфоза. 2 – якобсоновы железы в межчелюстном пространстве; 3 – носовые хрящи; 4 – восходящие отростки предчелюстной кости

прорывания хоан к 45 стадии и состоит из медиальной и латеральной части. Медиальная часть вомероназального органа находящаяся между crista intramedialis и solum nasi выстлана обонятельным эпителием и находится более рострально, чем его нижняя полость (recessus lateralis), представленная индифферентным эпителием. У личинок на 45 стадии мы видим появление желез формирующихся из эпителия медиального отдела вомероназального органа. Железы погружены в подстилающий обонятельный эпителий соединительнотканый пласт. Это закладки вомероназальных или якобсоновых желез. В течение метаморфоза Якобсоновы железы glandula medialis удлиняются и располагаются ростромедиально. В дальнейшем трубы желез продвигаются вперед и к концу метаморфоза заполняют межчелюстное пространство.

Таким образом, наши исследования показывают, что межчелюстная железа (glandula intermaxillaris) представляет собой очень длинные трубчатые образования, развивающиеся из обонятельного эпителия вомероназального органа, выводные протоки которых открываются на крыше ротовой полости впереди хоан.

Известно, что вомероназальный орган впервые появляется у земноводных и гомологичен

вомероназальному органу пресмыкающихся и млекопитающих. Он иннервируется собственной ветвью обонятельного нерва, идущей в дополнительную обонятельную луковицу [8,9]. У шпорцевой лягушки на 41 стадии развития дорсомедиальная часть обонятельного отдела формирует маленькую трубку - зародыш вомероназального органа (ВНО). На 50 стадии (стадии 45-55 поздние личиночные) ВНО представляет собой плоский мешок, который медиально простирается от переднемедиальной стенки основной обонятельной полости [10]. Якобсоновы железы формируются от каудального конца ВНО [10]. К концу метаморфоза ВНО представляет собой узкое расширение мешка, расположенное поперечно вентрально к основной обонятельной полости. К этому времени уже сформированы большие трубчатые Якобсоновы железы, которые, по мнению Хансен с соавт. [10], со ссылкой на Фоске [11], впадают в вомероназальный орган. По мнению этих исследователей, Якобсоновы железы развиваются из рецепторного эпителия вомероназального органа и открываются в него же, однако не указывается в какую его часть. У некоторых амниот, в отличие от земноводных, якобсонова железа вомероназальной системы напрямую связана с ротовой полостью. У чешуйчатых рептилий

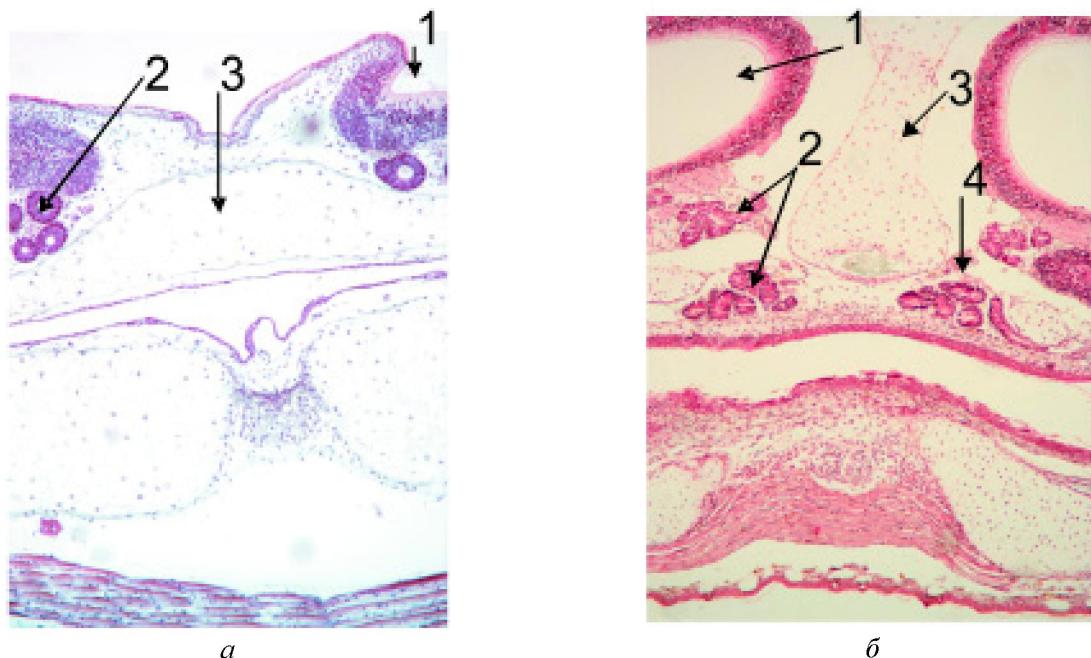


Рис. 2. Поперечный срез через голову шпорцевой лягушки. окраска по Массону. Ув. х10. *а* – Поперечный срез через голову шпорцевой лягушки на личиночной 56 стадии. 1 – главный обонятельный мешок; 2 – якобсоновы железы. 3 – носовой хрящ. *б* – Поперечный срез через голову шпорцевой лягушки на стадии метаморфоза. 1 – главный обонятельный мешок; 2 – якобсоновы железы; 3 – носовой хрящ (межносовая септа); 4 – волокна обонятельного нерва

тестирование окружающей среды осуществляется языком, который передает полученные запахи в вомероназальный орган [10].

По-видимому, молекулы пахучих веществ, попавших в ротовую полость, адсорбируется слизью вомероназальных желез, и информация о них попадает в головной мозг.

У взрослых шпорцевых лягушек межчелюстные железы образованы длинными извитыми трубками, которые на гистологических препаратах выглядят в виде многочисленных альвеол. Открываются железы в передней части крыши ротовой полости. Стенки желез состоят из призматических клеток с ядрами в базальной части; апикальная цитоплазма клеток светлая и практически не окрашиваются на слизь.

Наши исследования показали, что межверхнечелюстная железа, появляется у личинок шпорцевой лягушки, как парное образование, на 56 стадии развития. Расположена она несколько дальше в каудальном направлении, под межносовой пластинкой. Морфологически клетки, образующие эти железы, очень сходны с клетками вомероназальных трубчатых желез, лежащих в полости носовых капсул. Каудальнее хрящевые носовые капсулы на вентральной стороне образует окна, через которые трубчатые носовые железы распространяются на нёбо. Продвигаясь по нёбу в краиальном направлении, они представлены в слизистой крыши ротовой полости в виде непарного образования. На этой стадии развития трубы межчелюстной железы короткие, на 57 стадии появившиеся ранее межчелюстные железы образованы одной-двумя трубками с каждой стороны. В них сформированы протоки. Рост желез происходит в каудальном направлении. Пространство в передней части крыши ротовой полости, где размещаются межчелюстные железы, ограничено. По мере роста желез трубы сильно изгибаются и на поперечных срезах протоки желез не просматриваются, а сами они располагаются в слизистой в виде альвеол. Таким образом, межчелюстные железы шпорцевой лягушки, также как и у озерной лягушки развиваются в ходе метаморфоза из рецепторного эпителия вомероназального органа и, по сути, являются железами этого органа.

Считается, что межчелюстные железы у амфибий развиваются из эпителия слизистой рото-

вой полости, в виде парных впячиваний эпителия. В дальнейшем, по мере роста желез, они объединяются и позднее, к концу метаморфоза, в разросшейся межчелюстной железе парность ее образования уже не распознается [3]. Согласно исследованиям этого автора у личинок шпорцевой лягушки, так же была обнаружена закладка парной межчелюстной железы. Наши исследования показывают, что ни на одной из стадий развития не наблюдается инвагинаций эпителия крыши ротовой полости с последующим образованием межчелюстных желез. Железы, называемые межчелюстными, в самом деле, представляют собой парные железнственные трубы, однако развиваются они в онтогенезе у изученных лягушек из рецепторного эпителия вомероназального органа, а открываются они протоками в середине крыши ротовой полости перед хоанами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Шубникова Е.С., Погодина Л.С., Добрякова А.В. Эволюционные и экологические аспекты в изучении слюнных желез бесхвостых амфибий // МГУ. Материалы конфер. 1988.
2. Шмальгаузен И.И. Происхождение наземных позвоночных. М.: Наука, 1964. 271 с.
3. Регель Д.Е. Развитие осевого хрящевого черепа и его связей с верхним отделом челюстной дуги у *Ranodon sibiricus* (Hynobiidae, Amphiibia) Морфология низших позвоночных животных // Труды зоологического института. Л.: Наука, 1968. Т. XLVI. С. 5-86.
4. Герловин Е.Ш. Секреторная клетка // Физиология пищеварения. Л.: Наука, 1974. С. 26-45.
5. Gabe M. et H. Saint-Girons. Donnes histologiques sur les glandes salivaires des Lepidosauriens // Paris: A. Zool. 1969. 58-112.
6. Дабагян Н.В., Слепцова Л.А. Травяная лягушка *Rana temporaria*. Объекты биологии и развития. М.: Наука, 1975. С. 442-462.
7. Демлаф Т.А., Руднева Т.Б. Шпорцевая лягушка *Xenopus laevis* Daudin. Объекты биологии и развития. М.: Наука, 1975. С. 392-440.
8. Медведева И.М. Орган обоняния амфибий и его филогенетическое значение. Л.: Наука, 1975. 174 с.
9. Reiss J.O., Burd. G.D. Metamorphic remodeling of the primary olfactory projection in *Xenopus*: developmental independence of projections from olfactory neuron subclasses // Journal of neurology. 1997. V. 32. P. 213-222.
10. Hansen A., Reis J.O., Gentry G.L., Burd G.D. Ultrastructure of the olfactory organ in the clawed frog, *Xenopus laevis*, during larval development and metamorphosis // J. Comp. Neurol. 1998. V. 398. P. 273-288.
11. Foske, H. Das geruchsorgan von *Xenopus laevis* // Z. Anat. Entwicklungsgesch. 1934. V. 103. P. 519-550.

Резюме

Мақалада құйрықсыз амфибиялардың екі түрі: көл бақа (*Rana ridibunda*) және шпорц бақасының (*Xenopus laevis*) жақ аралық бездерінің құрылымы мен дамуы зерттелді. Вомероназальды мүшегінің иіс сезу эпителі жақ аралық бездердің әмбриологиялық материалы ретінде белгіленді. Метаморфоз кезінде тұтік тәрізді вомероназальды без өседі де, ол көл бақасында жақ аралық кеңістікті, ал шпорц бақасында ауыз күйесінің тәбе үстінде орналасады.

Summary

The morphology and development of the glandula intermaxillares at the two species of the Anura amphibias: *Rana ridibunda* and *Xenopus laevis* has been investigated. It was determined that olfactory epithelia of the vomeronasari organ is the embryology material of the glandula intermaxillares. Growth of the tubular vomeronasali glandula happens at the during of the metamorphosis which takes glandular space of the *Rana ridibunda* and at the roof mouth cavity of the *Xenopus laevis*.