

УДК 575:633.11

C. M. ШАЛГИМБАЕВА, С. Т. НУРТАЗИН, С. С. КОБЕГЕНОВА

МОРФОЛОГИЯ И РАЗВИТИЕ МЕЖЧЕЛЮСТНОЙ ЖЕЛЕЗЫ У СЕМИРЕЧЕНСКОГО ЛЯГУШКОЗУБА (*Ranodon sibiricus* Kessler, *Hynobiidae, Urodea*)

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

Рассматривается морфология и развитие многоклеточной трубчатой железы, расположенной в межчелюстном пространстве. Показано, что данную железу можно отнести к межчелюстной только по ее топографическому положению, так как развивается из рецепторного эпителия каудальной части вомероназального органа и является собственно вомероназальной, или якобсоновой железой. Разрастаясь в течение раннего онтогенеза, якобсонова железа продвигается рострально и с формированием межчелюстного пространства заполняет его. Концевые отделы желез прорываются в срединной части крыши ротовой полости между сошниковых kostями.

Семиреченский лягушкозуб является классическим объектом при изучении сравнительно-морфологических преобразований различных структур, в частности развития черепа [1, 2], органов обоняния [3], развития языка [4] и др., с целью выяснения филогенетических связей современных групп амфибий и определения путей эволюции наземных позвоночных.

Семиреченский лягушкозуб (*Ranodon sibiricus* Kessler) относится к примитивному семейству углозубовых (*Hynobiidae*) отряда хвостатых амфибий (*Urodea*). Это редкий, эндемичный вид фауны Казахстана, ареал которого ограничен Джунгарским Алатау.

Работ по морфологии и развитию межчелюстной железы хвостатых амфибий сравнительно немного, имеющиеся же данные нередко противоречивы. Большинство исследователей отмечают в крыше ротовой полости лягушкозуба наличие непарной многоклеточной трубчатой межчелюстной железы, которую в функциональном плане относят к слизистым железам. Предполагается, что межчелюстная железа является производным эпителия крыши ротовой полости [1, 5–7].

Целью настоящей работы было изучить морфологию и развитие межчелюстной железы у семиреченского лягушкозуба и сравнить полученные данные с имеющимися литературными данными по другим видам хвостатых и бесхвостых амфибий.

Материалом для данной работы послужил коллекционный материал кафедры зоологии по лягушкозубу на разных стадиях развития. Опре-

деление стадий развития проводили по таблицам, предложенными [1, 2].

Материал фиксировали в 10% нейтральном формалине и жидкости Буэна. Личинок на стадии 1–7, целиком обезвоживали, пропитывали парафином и заливали в блоки из парафина и воска (при температуре 60°C). Головы предметаморфозных, метаморфозных и взрослых особей лягушкозуба декальцинировали в 7–14 % азотной кислоте, дальнейшую обработку материала проводили традиционными методами гистологической техники [8, 9]. Изучение морфологии и развития железистых структур головы проводили на серийных поперечных и продольных срезах, толщиной от 6 до 7 мкм, которые окрашивали гематоксилином-эозином, полихромной окраской по Массону [10] и на слизь кислые и нейтральные мукополисахариды реактивом ШИФФа с докраской альциановым синим [11].

Результаты исследований и их обсуждение

Межчелюстная железа является одной из крупных желез головы у семиреченского лягушкозуба. Это простая трубчатая железа стенки, которой состоят из одного слоя цилиндрических клеток. Железистые клетки содержат белково-слизистый секрет. Между железами находятся кровеносные сосуды и прослойки соединительной ткани. Выводные протоки железы образованы небным эпителием и открываются между передними краями сошниковых костей.

У исследованных нами личинок на ранней 3 стадии (длина личинок от 15–17 см) и на 5 стадии

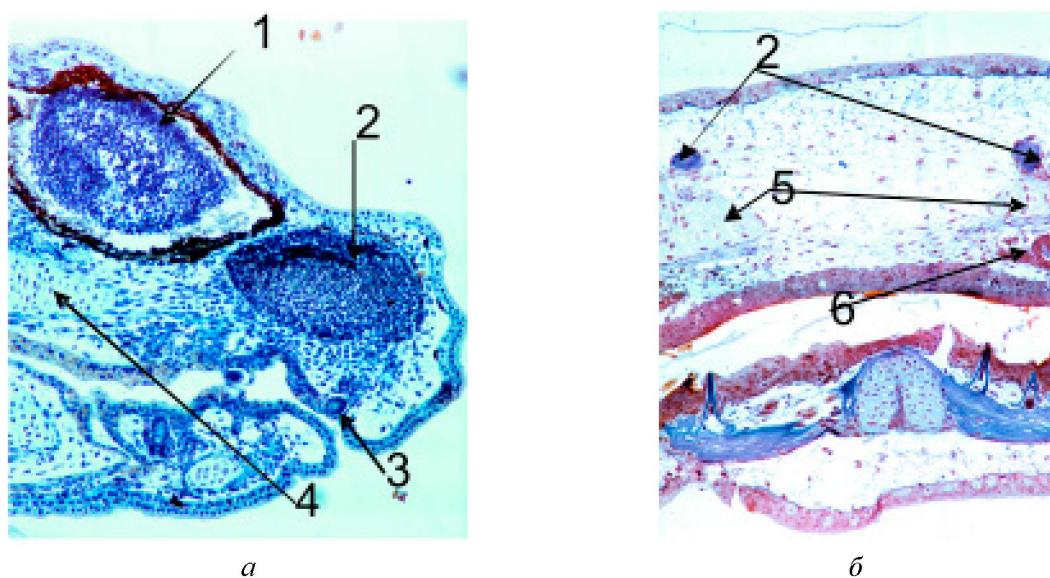


Рис. 1. *a* – продольный срез через голову личинки семиреченского лягушкозуба на 3 стадии. Окраска по Массону.

Ув. х 10. 1 – глаз; 2 – главный обонятельный мешок; 3 – закладка зуба; 4 – хорда.

б – поперечный срез через голову личинки семиреченского лягушкозуба на 5 стадии. Окраска по Массону.

Ув. х 10. 2 – обонятельные мешки; 5 – отростки трабекулярного хряща; 6 – предчелюстные кости

(длина личинок 20–22 мм) межчелюстная железа отсутствует (рис. 1, *a*, *б*).

На предметаморфозной стадии у личинок длиной 28 мм на дорсолатеральной стенке главного обонятельного органа закладываются трубчатые железы. Они возникают из углублений, образуемых сенсорным эпителием вомерона-зального обонятельного отдела. Вначале формируется короткая одиночная трубка Якобсоновой железы, которая располагается рядом с трубкой слезно-носового протока под кожей.

К началу метаморфоза, на стадии 9 за счет разрастания обонятельных капсул вперед, отмечается появление межчелюстного пространства с межчелюстными железами (*glandula intermaxillaris*). На этой стадии тело железы располагается в передней части крыши ротовой полости; а к концу метаморфоза, на 12 стадии все межчелюстное пространство заполняют рас- тущие трубки железы, которые теперь занимают и межносовое пространство (рис. 2).

У взрослого животного ростральная часть межчелюстной железы с дорсо-латеральной стороны ограничена носовыми костями *naso-postrostrale*, с вентро-латеральной стороны ее закрывает предчелюстная кость *prae-maxillare* со своими восходящими отростками. Сверху железа

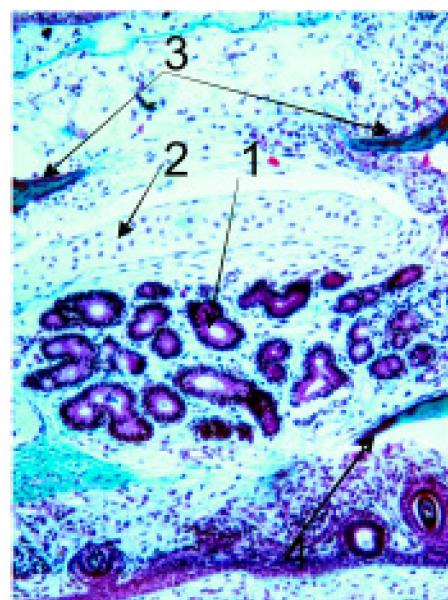


Рис. 2. Поперечный срез через голову семиреченского лягушкозуба на 12 стадии. Окраска по Массону. Ув. х 10.

1 – якобсоновы железы в межчелюстном пространстве;
2 – носовой хрящ; 3 – носовые кости;
4 – предчелюстная кость

лишь частично закрывается отростками преце- ребральной хрящевой пластиинки, а от ротовой полости ее отделяет плотная волокнистая соеди- нительная ткань и частично межносовой хрящ (*planum internasale*).

Каудальная часть железы располагается под узкой прецеребральной хрящевой перегородкой, между передними краями медиальных сторон сошниковых костей, где она открывается в ротовую полость. К концу метаморфоза начинается резорбция носового хряща под формирующими предлобными, слезными и носовыми костями и между ними возникает открытый пространство, не закрывающееся даже у взрослых животных. И растущие трубки якобсоновых желез заполняют их своими концевыми частями (рис. 3).

Далее якобсоновы железы, из-за отсутствия ограничивающих факторов, вытягиваются в трубку и, заполняя пустоты между покровными костями носа, оказываются вне хрящевой обонятельной капсулы, в межчелюстном пространстве, отделенной от покровного эпителия плотной волокнистой соединительной тканью (рис. 4, а–в).

К концу метаморфоза якобсонова железа занимает межчелюстное пространство, продолжая расти в длину. Поскольку объем межчелюстного пространства ограничен, тела желез сильно изгибаются и выглядят на гистологических препаратах в виде альвеол. Протоки желез открываются на небе между медиальными сторонами сошниковых костей (рис. 5).

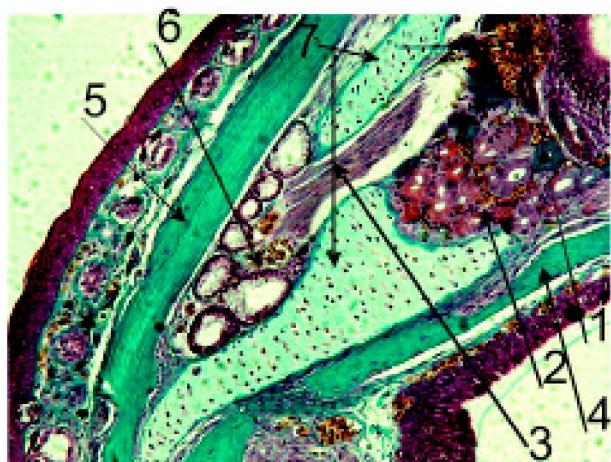


Рис. 3. Продольный срез через межчелюстную железу взрослого семиреченского лягушкозуба на уровне восходящего отростка предчелюстной кости. Окраска по Массону. Ув. х 10. 1 – боуменовы железы; 2 – якобсоновы железы в обонятельной капсule; 3 – волокна обонятельного нерва; 4 – сошник; 5 – восходящий отросток предчелюстной кости; 6 – якобсоновы железы в межчелюстном пространстве; 7 – носовые хрящи

У личинок семиреченского лягушкозуба орган обоняния устроен относительно просто и представлен трубкой, один конец которой открывается наружным отверстием (наружное

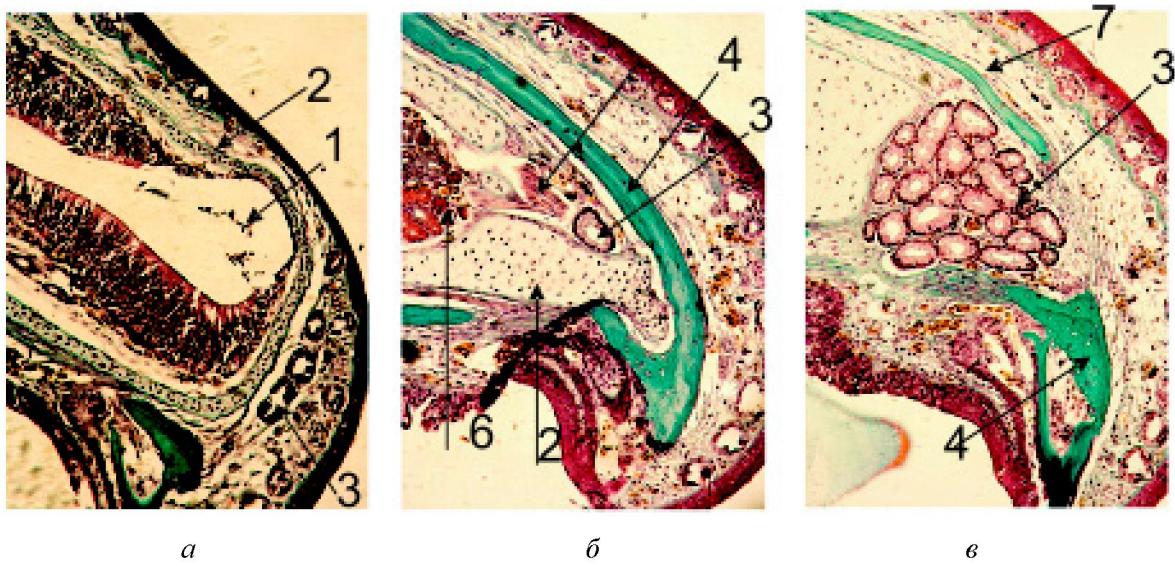


Рис. 4. Продольный срез через межчелюстную железу взрослого семиреченского лягушкозуба. Окраска по Массону. Ув. X 10.

a – на уровне главного обонятельного мешка: 1 – главная обонятельная полость; 2 – хрящевая обонятельная капсула; 3 – якобсоновы железы в межчелюстном пространстве. *б* – на уровне предчелюстной кости с восходящим отростком: 3 – якобсоновы железы в межчелюстном пространстве; 4 – восходящий отросток предчелюстной кости; 5 – ветвь обонятельного нерва; 6 – якобсоновы железы в обонятельной капсule. *в* – на уровне предчелюстной кости: 3 – якобсоновы железы в межчелюстном пространстве; 4 – предчелюстная кость; 7 – носовая кость

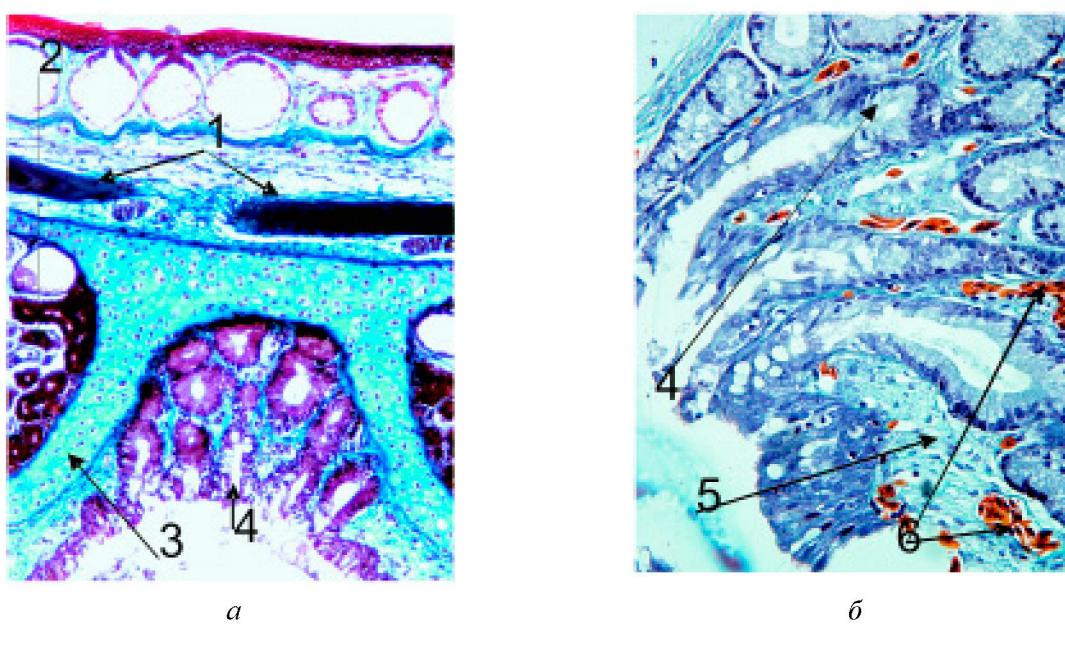


Рис. 5. Поперечный срез желез с протоками в межносовом пространстве взрослого семиреченского лягушкозуба на уровне медиальных сторон сошниковых костей. Окраска по Масону. *а*: 1 – носовые кости; 2 – якобсоновы железы в обонятельной хрящевой капсуле; 3 – межносовые хрящи; 4 – якобсоновы железы, открывающиеся протоками в ротовую полость. Ув. х 10. *б*: 4 – якобсоновы железы открывающиеся протоками в ротовую полость; 5 – волокнистая ткань; 6 – кровеносные сосуды. Ув. х 20

носовое отверстие), другой – в ротовую полость (хоана).

Обонятельный эпителий обонятельного мешка включает клетки 3-х типов – рецепторные, опорные и базальные [12]. Рецепторные клетки перемежаются с опорными клетками. Обонятельный эпителий отделен базальной мембраной от подлежащего слоя соединительной ткани. В соединительнотканном слое среди фибробластов и рыхло расположенных коллагеновых волокон проходят веточки обонятельного нерва и густая сеть кровеносных капилляров (рис. 3). Простая трубчатая якобсонова железа сформировавшись из сенсорного эпителия vomeronazального органа, начинает расти и выходит из хрящевой обонятельной капсулы через дорсальное окно, затем продвигается рострально в межчелюстное пространство и далее, в межносовое, открываясь протоками на слизистой неба между передними концами сошников перед сошниковых зубами (рис. 5).

Предполагается, что межчелюстная железа закладывается в виде парных впячиваний эпителия крыши ротовой полости. Е. Д. Регель [1], со ссылкой на ряд исследователей [13–15], считает, что у хвостатых и бесхвостых амфибий межчелюстная железа образуется на предметамор-

фозных стадиях из парных выростов эпителия крыши ротовой полости, расположенных сразу за предчелюстными костями. Дальнейшее развитие межчелюстной железы ею не рассматривалось, так как целью исследований было изучение развития осевого черепа у лягушкозуба, а не желез головы. Других же данных по развитию межчелюстной железы в литературе нами не обнаружено.

На серийных продольных и поперечных срезах головы на разных стадиях развития нами не обнаружено закладки и дальнейшего развития межчелюстной железы из крыши эпителия ротовой полости. На ранних предметаморфозных и метаморфозных стадиях развития у лягушкозуба наблюдалась инвагинация либо утолщение эпителия сразу за предчелюстными костями и на нёбе, однако в дальнейшем они приводили к образованию нёбного кармана, либо представляли собой зачатки сошниковых зубов. Вместе с тем, клетки межчелюстной железы включают отростки нейронов, формирующие нервное волокно (рис. 3 и 4, б), направляющееся в дополнительную зону обонятельной луковицы, как это характерно для иннервации vomeronazальной системы [16].

Вомероназальный орган обнаружен только у четвероногих животных и относительно его фун-

кции еще много неясного. У амфибий вомерона-зальный, или якобсонов орган представлен дивертикулом главной носовой полости. У высших позвоночных – амниот, он может быть напрямую связан с носовой полостью, либо косвенно связан с ротовой полостью с помощью носонёбного протока [17]. Рецепторный эпителий вомерона-зального органа на своем каудальном конце [18] формирует очень крупную железу – якобсонову, которая располагается медиально от носовых хрящевых капсул, или у некоторых видов выходит за пределы носовых капсул, располагаясь медиального под носовым пространством [3]. По мнению некоторых исследователей, якобсонова железа открывается в вомероназальный орган [3, 19]. Это предполагает, что якобсонова железа замкнута только вомероназальной системой и её функция ограничивается выделением слизи для смачивания этого органа. Однако, вомероназальный орган со своими железами, имеется не только у наземных форм, но и у полностью водных, например у шпорцевой лягушки.

Считается, что вомероназальная система специализируется на обнаружении нелетучих сигналов. Доступ пахучих веществ к вомероназальному органу в сухопутных условиях осуществляется напрямую посредством насосных механизмов обонятельного отдела. У чешуйчатых рептилий язык используется для отбора химических веществ из окружающей среды, которые затем передаются в вомероназальный орган. Наши исследования показывают, что у семиреченского лягушкозуба вомероназальная система, включающая якобсонову железу, участвует в тестировании химических веществ не только посредством насосного механизма обонятельного отдела, но и через ротовую полость, посредством контакта их с якобсоновой железой.

Исходя из выше изложенного, вызывает сомнение предположение о том, что межчелюстная железа имелась у древних лопастеперых рыб – рипидистий, и развивалась, как ядовитая железа в совокупности с зубами и унаследована современными земноводными от своих предков [5].

ЛИТЕРАТУРА

- Регель Д.Е. Развитие осевого хрящевого черепа и его связей с верхним отделом челюстной дуги у *Ranodon sibiricus* (Нупобиidae, Amphibia) Морфология низших позвоночных животных // Труды зоологического института. Т. XLVI. Л.: Наука, 1968. С. 5-86.
- Лебедкина Н.С. Эволюция черепа амфибий (к проблеме морфологической интеграции). М.: Наука, 1979. С. 286.
- Медведева И.М. Орган обоняния амфибий и его филогенетическое значение. Л.: Наука, 1975. 174 с.
- Северцов А.С. Об образовании языка Нупобиidae // Доклады Академии наук СССР. 1964. Т. 154, № 3. С. 731-734.
- Шмальгаузен И.И. Происхождение наземных позвоночных. М.: Наука, 1964. С. 39-54.
- Герловин Е.Ш. Секреторная клетка // Физиология пищеварения. Л.: Наука, 1974. С. 26-45.
- Gabe M. et Saint-Girons H. Contribution a la morphologie comparative des fosses nasales et de leur annexes chez les Lepidosauriens; Met. Mus. Nat. Hist. Nat. A. 1998. 1-87.
- Ромейс Б. Микроскопическая техника. М.: ИЛ, 1954. 731 с.
- Меркулов Г.А. Курс патологистологической техники. Л.: Медицина, 1969. 375 с.
- Martoja R., Martoja-Pierson U. Unitition aux techniques de l'histologie animale. Paris: Masson, 1967. 345 p.
- Horobin R.W., Kevill-Davies, I.M. A mechanistic study of the histochemical reactions between aldehydes and basic fuchsin in acid alcohol used as a simplified for Schiff's reagent // Histochem. J. 1971. 3(5): 371-378.
- Бронштейн А.А. Обонятельные рецепторы позвоночных. Л.: Наука, 1977. 160 с.
- Stadtmauer F. Studien am Urodelen Schadel. I. Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskelettes der Salamandra maculosa. Z. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1924. V. 75. P. 149-225.
- Fahrenholz C. Drusen der Mundhöhle // Handb. Vergl. Anat. Wirbeltiere, L. Bolk, E. Goppert, E. Kallius, W. Lubosch. Berlin, 1937. V. 3: 115-210 (Amphibia; 133-140).
- Paterson N.F. 1939. The head of *xenopus laevis* // Quart. J. Micr. Sci. 81, 2: 161-234.
- Карамян Я.Н. Эволюция конечного мозга позвоночных. Л.: Наука, 1976. С. 63-108.
- Eisthen, H.L. 1997. Evolution of vertebrate olfactory systems // Brain, Behaviour, and Evolution 50:222-233.
- Foske H. 1934: Das geruchsorgan von *Xenopus laevis*. Z. Anat. Entwicklungsgesch. 103. 519-550

Резюме

Құйрықты амфибия: жетісу аяқтыбалықтың (*Ranodon sibiricus*) жәк аралық көп клеткалы түтікті бездің да-мұы және морфологиясы қарастырылған. Бұл без тек то-пографиялық орналасуына байдланысты жәк аралық болып келед, негізі ол вомероназальды мүшениң каудальды белімінің сезгіш эпителийнен дамиды яғни бұл без вомероназальды немесе якобсон безі болып келеді. Ерте онто-генез мезгілінде якобсон безі өсіп ростральды жылжып қалыптасқан жәк аралық кеңістікте орналасады. Бездің артқы белімдері таңдайтын ортаның беліміндегі ере сүйектердің арасында орналасып ауыз күйесінде ашылады.

Summary

Morphology and development of multicellular tubular gland, which located in intermandibular space, was study. It was shown that this gland is intermandibular only owing to topographic location, so far as it developed from the receptor epithelium of caudal part of vomeronasal organ and it is proper vomeronasal or Jacobson gland. During early ontogenesis the Jacobson gland is advances rostral and fills intermandibular space when it is forming. Acines is burst out in the middle part of roof of buccal cavity between vomerine bone.