

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

А. И. ПРИХИМОВИЧ

**СРАВНИТЕЛЬНО-ВИДОВОЙ АНАЛИЗ ГИСТОЛОГИЧЕСКОЙ  
ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ И ФУНКЦИИ ГИПОФИЗАРНО-ТИРОИДНОГО  
КОМПЛЕКСА У ЛИЧИНОК *ANURA***

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 23 IV 1947)

Личиночное развитие у отдельных видов амфибий протекает с различной скоростью. Однако, как было ранее установлено нами (3,5), скорость развития в соответствующие периоды у головастиков разных видов неодинакова. В первый период личиночного развития (от выклева из оболочек до появления почки задних конечностей) у всех исследованных нами видов колебания во времени незначительны. Наибольшие различия имеют место во второй период развития (от момента появления задних конечностей до выхода наружу передних конечностей), когда у личинок наступает морфологическая и гистологическая дифференцировка гипофиза и щитовидной железы; в конце этого периода указанные железы начинают функционировать. Ранее нашими исследованиями (6) было показано, что у головастиков *Rana temporaria* на стадии появления задних конечностей (I стадия) в передней доле гипофиза появляются ацидофильные клетки, а в фолликулах щитовидной железы быстро накапливается коллоид и объем их увеличивается. На следующей II стадии, когда задняя конечность дифференцирована на отдельные части, в передней доле обнаруживаются в небольшом количестве базофильные клетки. На следующих стадиях (III и IV) число их в гипофизе увеличивается. С III стадии личиночного развития (начало укорочения кишечника) начинают, хотя еще в малой степени, функционировать гипофиз и щитовидная железа. Аналогичные картины гистологической дифференцировки гипофиза у трех других видов *Anura* были описаны Д'Анжело (2).

Перед нами естественно возник вопрос, чем обусловлены различия в скорости развития личинок у отдельных видов: наследственными ли свойствами ткани животных, или особенностями дифференцировки и функции гипофизарно-тироидного комплекса, который может оказать влияние на темп личиночного развития. С этой целью было предпринято настоящее исследование, в котором мы провели сравнительный анализ гистологической дифференцировки и функции вышеуказанных эндокринных органов в связи с развитием личинок разных видов амфибий.

Исследование было проведено на головастиках *Rana temporaria*, *R. arvalis*, *R. esculenta*, *R. ridibunda*, *Bufo bufo*, *Bufo viridis* и *Pelobates fuscus*. Для исследования материал добывали в природе и фиксировали в ценкер-формоле область гипофиза и щитовидной железы головастиков на отдельных стадиях развития. Срезы производили толщиной в 4—5  $\mu$  и окрашивали азокармином и по Маллори. В гипофизах подсчитывали на сериальных срезах (в сагиттальной

плоскости) число ацидофильных и базофильных клеток в передней доле. В щитовидных железах измеряли высоту эпителиальных клеток фолликулов.

У *Rana arvalis* происходит ряд изменений в гипофизе и щитовидной железе, сходных с изменениями у *R. temporaria*. На I стадии развития в гипофизе присутствуют только ацидофилы, в щитовидной железе накапливается коллоид. На следующей стадии в передней доле появляются базофилы, количество которых увеличивается на III стадии. Фолликулы щитовидной железы на этих стадиях увеличиваются в объеме, эпителий их уплощается; коллоид в фолликулах уплотняется и в отношении окрашивания становится ацидофильным. В III стадии, когда наступает резорбция кишечника, начинают функционировать гипофиз и тироид. Наибольшей активности эти железы достигают на IV стадии, т. е. в момент выхода наружу передних конечностей. Как можно видеть, изменения гистологических картин и вместе с тем секреторной активности желез у *R. arvalis* имеют сходство с таковыми у *R. temporaria*. Головастики обоих видов развиваются одинаковое время и превращаются приблизительно в одинаковые сроки. Ареал обитания обоих видов простирается в СССР на север дальше, чем у других видов *Anura*.

Примерно те же темпы развития, от I до IV стадии включительно, имеют место у головастиков *Bufo bufo* и *Bufo viridis*, но ткани личинок жаб более чувствительны к тироидному гормону, чем у *Rana temporaria* и *R. arvalis*. Поэтому интересно было сравнить процессы гистологической дифференцировки и функции гипофизарно-тироидного комплекса у головастиков жаб и травяной лягушки. Оказалось, что у обоих видов *Bufo* базофильные клетки появляются, хотя и в небольшом количестве, в передней доле гипофиза уже на I стадии развития. Щитовидная железа имеет на этой стадии сходную картину с тироидом *R. temporaria*. Очевидно, базофильные клетки еще не функционируют; действительно, они еще слабо окрашиваются, как и их ядра; в протоплазме базофилов не видно никаких гранул и вакуолей, она гомогенна. На следующих стадиях число базофильных клеток постепенно увеличивается, окраска их становится интенсивней. В связи с указанными отличиями в их гипофизе представляло интерес состояние щитовидной железы. В противоположность тироиду *R. temporaria* у головастиков *Bufo bufo* и *Bufo viridis* высота эпителия от стадий к стадии мало варьирует, т. е. эпителий не становится столь плоским, как у *R. temporaria* на II и III стадиях, но и не достигает той высоты на IV стадии, как это имеет место в щитовидной железе личинок травяной лягушки. В коллоиде фолликулов нет вакуолизации. Щитовидная железа головастиков обоих видов жаб начинает функционировать раньше, чем у *R. temporaria*, но не достигает той степени активности, как у последней. Вероятно, концентрация гормона в организме жабьих личинок нарастает постепенно и достигает пороговых величин чувствительности отдельных частей организма к тироидному гормону, что и приводит к последовательному осуществлению ряда процессов метаморфоза. Следует еще отметить, что чувствительность тканей у них выше, чем у *R. temporaria*. Это и другие обстоятельства могли привести к иной форме дифференцировки гипофиза и функции гипофизарно-тироидного комплекса. Укорочение кишечника у головастиков жабы наступает в конце II стадии, а у других видов на III стадии, так как чувствительность к тироидному гормону у последних ниже. Как можно видеть, продолжительность развития у сравниваемых видов почти одинакова, но наступление метаморфоза достигается разными способами. У *R. temporaria* гипофиз начинает функционировать позже, но активней, и это ведет к гиперфункции щитовидной железы.

У личинок жаб передняя доля раньше продуцирует, но не столь активно, тиреотропный гормон, и соответственно щитовидная железа раньше начинает функционировать, не снижая активности до состояния покоя и не повышая ее до состояния гиперфункции, и таким образом постепенно увеличивая содержание гормона в организме.

Еще больший интерес, конечно, представляло исследование гистологической дифференцировки и функции гипофиза и щитовидной железы у головастиков *Rana ridibunda* и *Pelobates fuscus*, т. е. у таких видов *Anura*, у которых все личиночное развитие почти в два раза превышает продолжительность такового у *R. temporaria* и *Bufo bufo*. У головастиков *Rana ridibunda* и *Pelobates fuscus* гистологическая дифференцировка передней доли обнаруживает те же картины, которые описаны нами для гипофиза *R. temporaria*. На I стадии появляются ацидофильные клетки, а на II — базофильные, число которых увеличивается на следующих стадиях. Однако здесь можно отметить следующие особенности. На I стадии развития, которая длится в 2 раза дольше, чем у *Rana temporaria*, головастики *R. ridibunda* и *Pelobates fuscus* интенсивно растут. Так, в начале I стадии общая длина *Pelobates fuscus* равна в среднем 37 мм, *R. ridibunda* 34 мм и *R. temporaria* 30 мм; при переходе во II стадию размер личинок чесночницы уже равен 70 мм, прудовой лягушки 60 мм, а травяной 36 мм. В течение этой стадии у *R. temporaria* медленно начинают дифференцироваться базофильные клетки и на II стадии они уже хорошо различимы, хотя появляются в небольшом количестве. У *Pelobates fuscus* и *R. ridibunda* в течение относительно длительной I стадии никаких признаков дифференцировки базофильных клеток не наблюдается, но на следующей II стадии число их значительно выше, чем у *R. temporaria* (табл. 1). У головастиков травяной лягушки число базофилов увеличивается постепенно и достигает максимума на IV стадии, а у *Pelobates fuscus* и *R. ridibunda* на II стадии в короткое время образуется большое число базофилов и в дальнейшем число их увеличивается уже незначительно. Возможно, что описанные у них особенности дифференцировки гипофиза при некоторых условиях ведут к задержке в развитии и даже перезимовке головастиков

Таблица 1

Число ацидо- и базофилов в гипофизе и высота эпителия щитовидной железы на отдельных стадиях развития

Стадии развития	<i>Rana temporaria</i>			<i>Bufo bufo</i>			<i>Pelobates fuscus</i>		
	% ацидофилов	% базофилов	Высота эпителия в $\mu$	% ацидофилов	% базофилов	Высота эпителия в $\mu$	% ацидофилов	% базофилов	Высота эпителия в $\mu$
I . . . . .	45,5	—	6,5	59,0	41,0	7,5	42,7	—	6,6
II . . . . .	77,4	22,6	4,3	52,2	47,8	9,2	45,5	54,5	4,5
III . . . . .	72,5	27,5	6,5	48,2	51,8	7,8	43,9	56,1	5,3
IV . . . . .	44,4	55,6	12,2	47,1	52,9	10,5	32,8	67,2	8,3
V . . . . .	40,0	60,0	6,0	46,6	53,4	9,8	34,4	65,6	6,4

Очевидно, что первую стадию развития можно назвать, как это сделал Д'Анжело для других видов (1), „критической“ стадией развития. Если головастики пройдут I стадию, дальнейшее развитие их протекает нормально; в случае же задержки развития на I стадии личинки дальше не развиваются до следующего года. Нами наблю-

дались подобные явления у головастика *Pelobates fuscus*. Принесенные в лабораторию на I стадии в августе они не превращались и зимовали подобно тому, как это имело место в природе, тогда как личинки, взятые из водоема на II стадии (задняя конечность дифференцирована на отдельные части), развивались дальше и превращались. Гистологические исследования гипофиза „зимовавших“ головастиков *Pelobates fuscus* как в природе, так и в лаборатории показали, что в передней доле отсутствовали базофильные клетки. Итак, в отличие от *Rana temporaria* у личинок *R. ridibunda* и *Pelobates fuscus* базофильные клетки появляются значительно позже (во времени) и число их быстро возрастает. В щитовидной железе у них следует отметить значительное увеличение фолликулов в объеме по сравнению с величиной фолликулов у *R. temporaria*. Кроме того, на IV стадии развития, в отличие от тироида травяной лягушки у описываемых двух видов *Anura* щитовидная железа не достигает столь высокой степени активности; эпителий фолликулов ниже и коллоид слабо вакуолирован.

Описанные выше особенности гистологической дифференцировки гипофиза и изменения в щитовидной железе у отдельных видов связаны прежде всего с темпом их развития. Можно предполагать, что более интенсивное развитие эндокринных желез и их гиперфункция на определенных стадиях развития являются приспособлением для преодоления метаморфогенных процессов во время превращения. Однако не это связано с различным характером развития и функции гипофизарно-тиреоидного комплекса у отдельных видов. У *R. temporaria* ткани более чувствительны к гормону, чем у *Pelobates fuscus* и *R. ridibunda* (4), и все же степень активности щитовидной железы у последних двух видов ниже, чем у головастиков *R. temporaria*. Очевидно, образование различных по своей зависимости корреляций между гипофизом и тироидом, с одной стороны, и между щитовидной железой и тканями, с другой, направлено к осуществлению различных темпов личиночного развития, так как последнее обстоятельство является важным приспособлением для дальнейшей жизни и выживания превратившихся сеголеток.

Сеголетки у *Rana temporaria*, *Bufo bufo* и других видов, взрослые формы которых обитают вдали от водоема, через несколько дней после метаморфоза уходят далеко от воды. Необходимость приспособления к новым условиям жизни и питания, чтобы пережить первую зимнюю „спячку“, требует более длительного времени, чем для таких видов, как *R. ridibunda* или *R. esculenta*, лягушата которых не порывают с водоемами и остаются в них до зимовки. Такое приспособление к различным условиям жизни будущих лягушат связано с продолжительностью личиночного развития. Последнее же связано с такими важными внутренними факторами, как железы внутренней секреции. Безусловно, для развития личинок имеют важное значение и внешние условия — их роль важна во влиянии на внутренние факторы развития, но связь внешних и эндокринных факторов развития, под углом зрения сравнительного видового анализа, требует отдельного исследования.

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

Поступило  
23 IV 1947

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> S. A. D'Angelo, A. S. Gordon and H. A. Charipper, *Anat. Rec.*, **72**, 40 (1938). <sup>2</sup> S. A. D'Angelo, *Amer. J. Anat.*, **69**, No. 3 (1941). <sup>3</sup> А. И. Ирихимович, ДАН, **27**, № 1 (1940). <sup>4</sup> А. И. Ирихимович, Бюлл. эксп. биол. и мед., **10**, в. 6 (1940). <sup>5</sup> А. И. Ирихимович, Тр. Ин-та эксп. морфогенеза, **7**, 233 (1940). <sup>6</sup> А. И. Ирихимович, ДАН, **30**, № 6 (1941).