

В. Н. ВЕРЕЙСКАЯ

РАЗВИТИЕ И ГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ РЕЗОНАТОРОВ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ

(Представлено академиком К. И. Скрябиным 11 XI 1949)

Настоящее исследование было проведено по инициативе В. В. Попова с целью исследования эволюционной пластичности кожи и ее производных на примере участия кожи в образовании резонаторов бесхвостых амфибий. Данные по гистологии и развитию резонаторов почти полностью отсутствуют. Далеко неполные сведения о гистологии внутреннего шара и развитии его мускулатуры имеются лишь

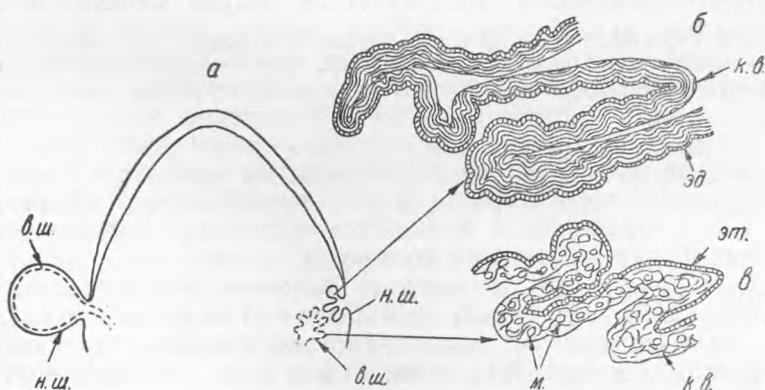


Рис. 1. Схема расположения и строения резонаторов: в. ш. — внутренний шар, н. ш. — наружный шар, к. в. — коллагеновые волокна, эп. — эпидермис, эт. — эпителий, м. — мышца

у Лиу⁽¹⁾. Поэтому возникла необходимость в предварительном проведении гисто-эмбриологического исследования, которое сообщается ниже. Исследование было проведено на озерных лягушках (*Rana ridibunda*) следующих возрастов: метаморфозирующие особи, сеголетки и лягушки 1-, 2- и 3-летнего возрастов. Исследуемый материал фиксировался жидкостью Хелли или 10% раствором формалина. Срезы 6—12 μ , окраска по Маллори (с кислым фуксином).

Резонаторы представляют собой вторичные половые признаки самцов и получили широкое развитие в отряде бесхвостых. Так, из 554 их видов 470 обладают этими органами. Некоторые авторы^(2, 3) пытались систематизировать резонаторы, но их способ классификации, основанной на расположении отверстий и их форме, был слишком односторонен.

Лиу разработал новую классификацию, основанную на морфологических и некоторых гистологических признаках резонаторов. Эта классификация построена в порядке постепенного усложнения признаков. По этой системе резонаторы озерной лягушки относятся к типу парных, наружных, боковых. Такой тип является наиболее совершенным.

Каждый резонатор состоит из двух мешков, вложенных один в другой и названных мной внутренним и наружным (рис. 1, а). Наружные шары резонаторов расположены по бокам головы у углов рта. Они сильно пигментированы, прикрыты кожной складкой, играющей защитную роль. Внутренние шары расположены под наружными шарами и имеют вид непигментированного мешковидного образования. Они соединяются с глоткой круглым отверстием. Оба шара функцио-

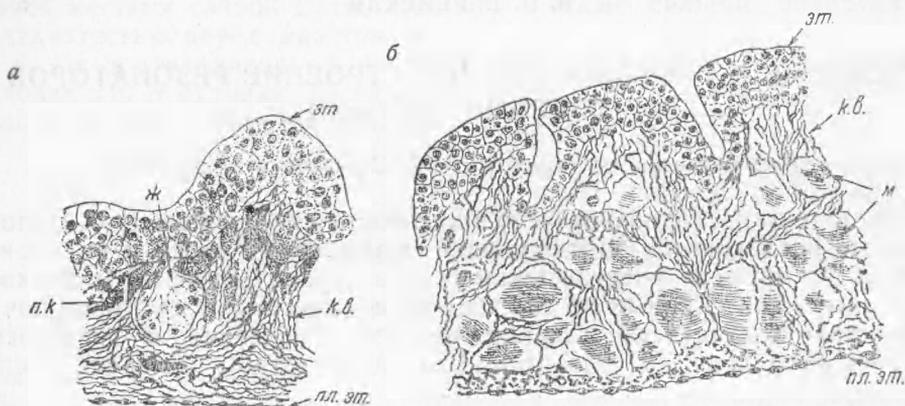


Рис. 2. Строение резонаторов в спавшемся состоянии: а) — наружного и б) — внутреннего шаров. *ст.* — эпителий, *к. в.* — коллагеновые волокна, *пл. эп.* — плоский эпителий, *п. к.* — пигментные клетки, *м.* — мышцы, *ж.* — железы

нируют всегда одновременно и контактируют только в момент крика при раздувании резонаторов. Но у некоторых особей разделения нет, и шары соединены в спавшемся состоянии. Соединение может быть в одной или нескольких точках.

Имея в виду, что в природе резонаторы наблюдаются либо спавшимися либо раздутыми, они были подвергнуты исследованию в этих двух состояниях. Анализ гистологического строения органа в спавшемся состоянии был проведен методом сравнения внутреннего шара со слизистой оболочкой зева, а наружного — с кожей животного. Это было сделано в связи с предположением, что наружный шар имеет кожное происхождение, а внутренний является производным слизистой оболочки рта.

На срезе обнаруживается два типа складок, которые в дальнейшем изложении названы мной первичными и вторичными. Первичные представляют собой глубокие складки, образуемые изгибами стенки резонатора, а вторичные, более мелкие, возникают на поверхности первичных (рис. 1, б). Благодаря такому строению орган компактен в спавшемся состоянии, а в раздутом допускает значительное увеличение своего объема и поверхности.

Микроскопический анализ показал, что наружный шар имеет большое сходство с кожей (рис. 2, а), но значительно тоньше последней и в нем нет такого упорядоченного строения коллагеновых волокон, как в компактном слое ее. Эпидермис имеет типичное для кожи строение. В наружном шаре встречаются многоклеточные железы, относящиеся к альвеолярному типу и по строению более близкие к слизистым железам кожи, но вместе с тем отличающиеся от них

более мелкими размерами и неправильной полостью. Соединительно-тканый слой состоит из рыхлой соединительной ткани с большим количеством коллагеновых волокон. Коллагеновые пучки располагаются, волнообразно извиваясь и проникая во вторичные складки органа. В соединительной ткани под эпителием много пигментных клеток. Соединительно-тканная часть подостлана однослойным плоским эпителием.

В раздутом состоянии наружный шар обнаруживает иную гистологическую картину. Эпителий из многослойного превращается в двух-трехслойный, волнистость коллагеновых пучков значительно сглажи-

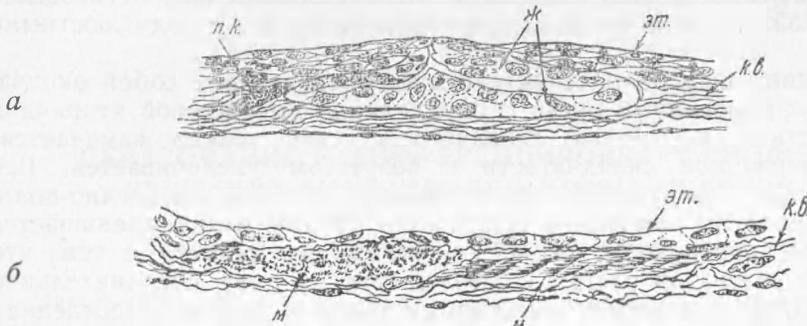


Рис. 3. Строение резонаторов в раздутом состоянии: *а* — наружного, *б* — внутреннего шаров. Обозначения те же, что и на рис. 2

вается, а железы сильно растягиваются в стороны, одновременно уплощаясь в верхне-нижнем направлении. Общая толщина стенки раздутого шара значительно уменьшается.

Внутренний шар резонатора в спавшемся состоянии представляет собой выстланный эпителием мышечный мешок. В нем так же как и в наружном шаре можно различить первичную и вторичную складчатость (рис. 1, *в*). Вторичные складки образуют не плавную волнообразную поверхность, а шероховатую с беспорядочно расположенными впадинами (рис. 2, *б*).

Эпителий внутреннего шара многослойный, глоточного типа, отличающийся неравномерной толщиной. Последняя объясняется непостоянностью числа слоев эпителиальных клеток в разных точках поверхности вторичных складок. Мышцы внутреннего шара поперечно-полосатые, пучки их идут в продольном, перпендикулярном и косом направлениях. Снаружи шар покрыт однослойным эпителием, аналогичным по строению эпителию наружного шара.

При раздувании шара структура его резко меняется. Эпителий становится одно- и двухслойным, коллагеновые пучки размещаются в несколько волнистых рядов, а мышцы располагаются в один ряд отдельными участками (рис. 3, *б*).

Самая ранняя стадия развития резонаторов была замечена у самцов уже метаморфозировавших лягушек. До метаморфоза никаких признаков резонаторов обнаружить не удалось.

На месте будущего наружного шара у самца сеголетки появляется складчатость, которая уже у ранних сеголеток принимает форму, характерную для старших возрастов. Образуется защитная складка. Кожа, примыкающая к ней, имеет альвеолярные железы, почти не отличающиеся от кожных. Число клеточных слоев эпидермиса увеличивается.

У годовалой лягушки в коже будущего резонатора намечается первичная складчатость. Вторичная складчатость, увеличивающаяся с возрастом, появляется у двухлетних лягушек.

В системе подчелюстных мышц сеголеток удалось обнаружить мышечное образование, покрытое сверху обычной соединительнотканной капсулой. То обстоятельство, что это образование у всех сеголеток расположено именно в том месте, где у взрослой формы должен находиться внутренний шар, и особенно то, что оно как будто отсутствует у самок сеголеток, дает основание предположить, что эта группа мышц представляет собой зачаток мускулатуры резонатора. Упоминание о возникновении внутреннего шара из подчелюстных мышц встречается и в работе Лиу.

Таким образом можно допустить, что внутренний шар образовался из слизистой глотки и мышц общего происхождения с подчелюстными мышцами.

Внутренний шар однолетней лягушки представляет собой окончательно сформированный орган с определенно выраженной вторичной складчатостью; первичная складчатость еще только намечается. Глубина первичной складчатости с возрастом увеличивается. Вся толщина соединительнотканного слоя обильно пронизана поперечно-полосатыми мышцами. Плотность прилегания пучков мышц уменьшается с развитием внутреннего шара. Очевидно, это связано с тем, что внутренний резонатор растет и утолщается за счет соединительной ткани, находящейся между мышечными пучками. Число же последних слабо увеличивается или даже остается постоянным, а развивающаяся между мышцами соединительная ткань все более и более разобщает их.

Институт морфологии животных
им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР

Поступило
7 VI 1949

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ Cheng Chao Liu, Proc. Boston Soc. Nat. Hist., 41 (1935). ² G. A. Boulenger, The Tailless Batrachians of Europe, London, 1897. ³ M. C. Dickerson, The Frogbook, No. 4, 1906.