



УДК591.477:597.6/9

И.М. Ковалёва, И.П. Закревская

Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15/2, Киев, 01601 Украина

E-mail: irakov2008@ukr.net

E-mail: zakrevskayai@gmail.com

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ КОЖИ *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (RANIDAE, ANURA, AMPHIBIA)

Исследована морфология кожи представителя амфибий *Pelophylax ridibundus*, Pallas, 1771 (Amphibia, Anura, Ranidae). Выявлены особенности морфологического строения кожи из различных участков туловища и конечностей. Строение межпальцевой перепонки имеет отличие от кожи туловища. Обсуждается активное участие кожи, в частности межпальцевых перепонок амфибий, в газообмене, а также видоспецифичность строения кожи амфибий.

Ключевые слова: *Pelophylax ridibundus*, Amphibia, амфибии, экологическая ниша, органы газообмена, кожа, межпальцевая перепонка, кровеносные сосуды.

Введение

Большинство исследователей, оценивая эволюцию респираторных органов у позвоночных, подчеркивает роль жабр, воздушных мешков и лёгких. Эти морфологические структуры позволяют животным активно приспосабливаться к водным и наземным условиям окружающей среды. Напротив, роль кожи как органа газообмена сравнительно мало принимается во внимание.

В этом сообщении, как и в отдельных предыдущих (Ковалёва, 2012; Ковалёва и др., 2013), мы акцентируем внимание на нескольких редко принимаемых во внимание аспектах, касающихся кожи как органа газообмена. Здесь, на примере амфибий, рассмотрены особенности морфологии кожи амфибий и экологическая обусловленность её функциональной роли.

Материал и методы

Использован материал 2М *Pelophylax ridibundus* Pallas, 1771 (Ranidae), добытый в окрестностях г. Киева (р. Нивка, июль 2013 года), хранящийся в фондах отдела эволюционной морфологии позвоночных Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена Национальной академии наук Украины, Киев.

Исследована кожа из различных участков тела (спинная и

брюшная поверхности) и конечностей (внутренняя поверхность бедра, межпальцевая перепонка). Гистологические срезы кожи (толщиной от 5 до 20 мкм), изготовленные по общепринятой методике, окрашивали гематоксилином по методу Ван Гизона. Микропрепараты изучали и фотографировали с помощью светового микроскопа Axio Imager M1 Karl Zeiss (Германия).

Результаты

Межпальцевая перепонка *P. ridibundus* представляет собой складчатую структуру. Средняя толщина межпальцевой перепонки колеблется в пределах 60–110 мкм. На поперечном срезе перепонка состоит из трёх слоев: дорсальный слой эпидермиса, слой дермы и вентральный слой эпидермиса. Особенностью строения кожи межпальцевой перепонки *P. ridibundus* является отсутствие подкожной жировой клетчатки.

Эпидермис межпальцевой перепонки *P. ridibundus* относительно тонкий; его толщина составляет 15–18 мкм (рис. 1). Роговой слой эпидермиса состоит из 1–2 рядов клеток с маленькими ядрами, его толщина не превышает 5–6 мкм. Мальпигиевый слой, объединяющий шиповатый и базальный слои эпидермиса, толщиной 10–12 мкм, состоит из 3–4 рядов клеток овальной формы с крупными ядрами. На границе базального слоя эпидермиса и сосочкового слоя дермы расположены крупные пигментные клетки.

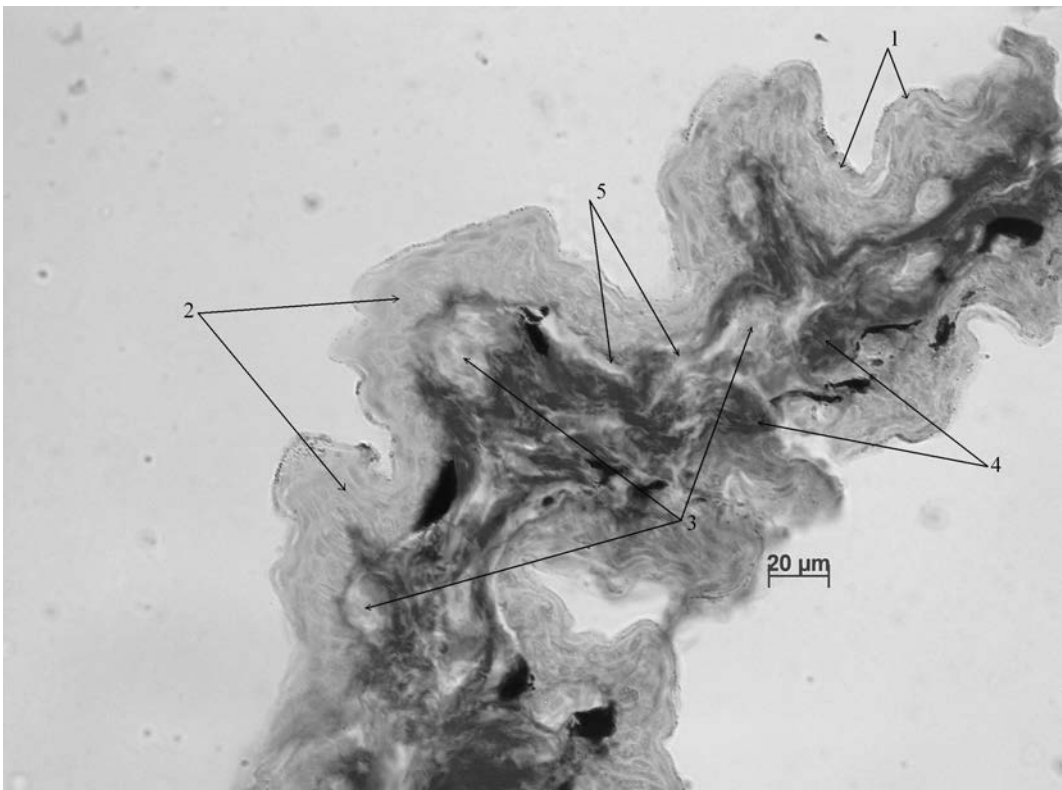


Рис. 1. Поперечное сечение межпальцевой перепонки *Pelophylax ridibundus*. Окраска по Ван Гизону: 1 — роговой слой эпидермиса, 2 — эпидермис, 3 — артериолы с эритроцитами в слое дермы, 4 — дерма, 5 — капилляры.

Fig. 1. Transversal section of the interdigital membrane of *Pelophylax ridibundus*. Stained by Van Hizon: 1 — stratum corneum, 2 — the epidermis, 3 — arterioles with erythrocytes in the dermis, 4 — the dermis, 5 — the blood capillaries.

Эпидермис других участков туловища имеет сходное с эпидермисом межпальцевой перепонки строение. Однако его толщина достигает 38–42 мкм за счёт увеличения числа рядов клеток мальпигиевого слоя. Кроме того, в коже на спинной и брюшной поверхностях, а также на внутренней поверхности бедра *P. ridibundus* под эпидермисом чётко различается субэпидермальный слой дермы (рис. 2). Этот слой имеет рыхлую структуру и состоит из одиночных коллагеновых и эластических волокон. Они, в отличие от соединительнотканых волокон дермы, не образуют пучков. Между этими волокнами локализируются кожные железы. В верхнем участке субэпидермального слоя дермы (на границе с базальным слоем эпидермиса) расположены множественные кровеносные капиллярные сети, а также артериолы и вены диаметром 18–55 мкм.

В коже межпальцевой перепонки *P. ridibundus* субэпидермального слоя дермы мы не наблюдали (рис. 1).

Субэпидермальный слой кожи туловища и бедра не имеет плотной связи с ниже расположенным слоем дермы. Между этими слоями кожи находятся многочисленные вакуоли. Дерма имеет деление на сосочковый и сетчатый слой. Сосочковый слой дермы образует сосочки, которые впячиваются в субэпидермальный слой. Сосочковый и сетчатый слои дермы состоят из переплетающихся пучков коллагеновых и эластических волокон, между которыми расположены кровеносные капилляры. В коже туловища и бедра ниже дермы располагается хорошо развитый слой подкожной жировой клетчатки (гиподермы).

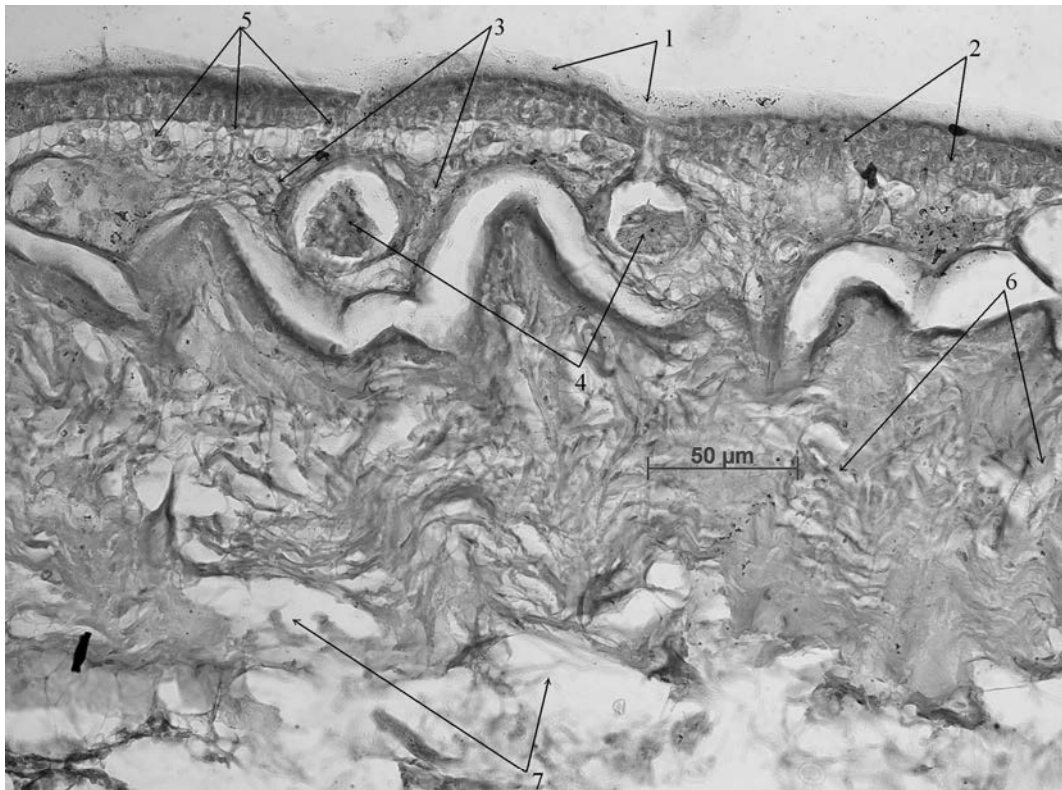


Рис. 2. Поперечное сечение кожи спины *Pelophylax ridibundus*. Окраска по Ван Гизону: 1 — роговой слой эпидермиса; 2 — эпидермис; 3 — субэпидермальный слой дермы; 4 — дерма; 5 — капилляры; 6 — кожные железы с секретом; 7 — гиподерма.

Fig. 2. Transversal section of the dorsum skin of *Pelophylax ridibundus*. Stained by Van Hizon: 1 — stratum corneum; 2 — the epidermis; 3 — subepidermal layer of the dermis; 4 — the dermis; 5 — the blood capillaries; 6 — skin glands with secret; 7 — the hypodermis.

Дерма межпальцевой перепонки также состоит из переплетающихся пучков коллагеновых и эластических волокон; в небольшом количестве имеются мышечные волокна. Разграничить сосочковый и сетчатый слои дермы в межпальцевой перепонке сложно. Верхний слой дермы (граничащий с эпидермисом) образует дермальные сосочки, которые впячиваются в эпидермис. Вся дерма обильно пронизана кровеносными сосудами (артериолы и венулы) различного диаметра (12–35 мкм) и капиллярными сетями. Все кровеносные сосуды плотно заполнены эритроцитами с крупными ядрами.

Обсуждение

Таким образом, выявлены особенности морфологического строения кожи из различных участков туловища и конечностей *P. ridibundus*. В частности установлено, что строение межпальцевой перепонки отличается от строения кожи туловища *P. ridibundus* значительно меньшей (более чем в два раза) толщиной эпидермиса и отсутствием в коже межпальцевой перепонки гиподермального слоя.

Уместно отметить, что аналогичное строение кожи наблюдается и в летательной перепонке летучих мышей (Ковалёва, 2013): летательная перепонка рукокрылых, как и межпальцевая перепонка *P. ridibundus*, имеет характерную особенность — отсутствие подкожной жировой клетчатки (гиподермы), которая хорошо развита в коже на других участках туловища.

Кроме того, в коже туловища у амфибий, в отличие от кожи межпальцевой перепонки, расположен субэпидермальный слой с многочисленными кожными железами. Этот слой не имеет плотного соединения с дермой и отделяется от неё характерными для кожи амфибий вакуолями. В межпальцевой перепонке амфибий эпидермис имеет плотное соединение с дермой. Отмеченное различие в строении кожи туловища от кожи межпальцевой перепонки у амфибий отражается на кровоснабжении: в коже туловища капиллярная сеть и крупные кровеносные сосуды располагаются в субэпидермальном слое (над дермой), тогда как в коже межпальцевой перепонки — в дермальном слое (равноудалено от дорсального и вентрального эпидермиса перепонки).

Кожа амфибий и раньше становилась объектом внимания исследователей (Bereiter-Nahn et al., 1986). Изучались механизмы, позволяющие коже амфибий противостоять проницаемости воды, её антибактериальные свойства, участие в газообмене (Czorek, 1965). На сегодняшний день имеются указания на явное морфологическое отличие кожи амфибий у различных представителей класса (Felsembergh et al., 2006). Кожа амфибий всё чаще привлекается для исследований в области генной инженерии и молекулярной биологии (Byrne et al., 1994; Wu et al., 2004; Wideltz et al., 2006; Goldberg, Fabrezi, 2008).

Наличие газообмена у лягушек через кожу было установлено физиологическими экспериментами (Krogh, 1904). Значительно позднее были проведены эксперименты, подтверждающие возможность кожного дыхания у личинок амфибий (Feder, 1983). Отмечено в литературе (Медведев, 1937; Feder, 1983) и участие дополнительных кожных образований (хвостовой плавник, кожные складки тела) в газообмене личинок амфибий.

Несмотря на столь пристальное внимание к этим животным и, в частности к их коже, морфологическое строение межпальцевой перепонки амфибий в литературе не представлено.

Впервые межпальцевые перепонки у представителей хвостатых амфибий *Salamandrella keyserlingii* (Salamandrinae, Caudata) описал И.И. Шмальгаузен (Schmalhausen, 1910). Изучению данной структуры у этих животных, как и у других саламандр, были посвящены и более поздние работы (Iizuka et al., 2005; Hinch-

liffe et al., 2005). В частности, обсуждалась роль межпальцевой перепонки для балансировки этих животных в воде (Hinchliffe et al., 2005).

Наличие межпальцевой перепонки отмечается и у бесхвостых амфибий. В частности у яванской веслоногой лягушки, обитающей в джунглях, межпальцевая перепонка имеется на обоих парах конечностей. С помощью этой структуры животное может совершать «перелёты» длиной до 10–12 м (Сергеев, 1971).

Межпальцевые перепонки наблюдаются также на тазовых конечностях у саламандр из рода *Bolitoglossa* (Plethodontidae, Caudata) (Рэф, Кофмен, 1984). Авторы указывают, что такие структуры имеются лишь у ювенильных особей наземных форм саламандр (*Bolitoglossa rostratus*, *B. subpalmata*), тогда как у древесных форм (*B. occidentalis*) они сохраняются и у взрослых животных. Характерно, что *B. occidentalis* прекращает рост на более ранней стадии, чем представители наземных форм, но при этом достигает половой зрелости. У двух других видов продолжается рост пальцев, и они заметно выступают за пределы перепонки. На наш взгляд, в данном случае можно обсуждать не редукцию межпальцевой перепонки, а её сохранение у наземных форм амфибий. Вопрос же о морфогенезе и значении данных структур остаётся открытым.

Данные литературы об условиях обитания многих представителей амфибий позволяют считать, что межпальцевые перепонки у взрослых амфибий имеются у животных, обитающих преимущественно в водоёмах, и в частности, в условиях пониженного парциального давления кислорода (Сергеев, 1971; Smiths, Flangin, 1994; Писанец, 2007). Снижение концентрации кислорода наблюдается в стоячих водоёмах, в горных районах, а также под пологом тропических лесов (джунглей). Амфибии в таких условиях поглощают кислород не только с помощью лёгких, но и всей поверхностью кожи, и чем площадь кожной поверхности больше, тем эффективнее осуществляется дыхание. Между тем участие в этом процессе межпальцевых перепонки как личинок, так и взрослых амфибий, исследователями не обсуждалось.

Эффективность дыхания зависит не только от площади респираторной поверхности, но и от величины газо-кровяного барьера. Нашими исследованиями морфологии кожи амфибий из разных участков тела и конечностей, в частности межпальцевой перепонки взрослых животных, установлено, что у *P. ridibundus* кожный покров в различных областях тела имеет отличия. Так, толщина эпидермиса на спине и на внутренней поверхности голени лягушки — 38–42 мкм, а толщина эпидермиса межпальцевой перепонки 15–18 мкм. Толщина рогового слоя эпидермиса не превышает 5–6 мкм.

Нижний слой эпидермиса в межпальцевой перепонке *P. ridibundus* тесно соприкасается с кровеносными капиллярами и даже артериолами, расположенными в дермальных сосочках. Такое размещение капиллярной сети в коже способствует диффузному обмену газов внешней среды и крови животного. При средней величине газо-кровяного (диффузионного) барьера в пределах 15 мкм можно обсуждать эффективность межпальцевой перепонки в газообмене.

Приведенные данные по толщине рогового слоя эпидермиса (5–6 мкм) у *P. ridibundus* сравнимы с соответствующими показателями других видов амфибий, в частности у *Xenopus laevis* Daudin (Pipidae, Anura), *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 (Ranidae, Anura) и *Salamandra maculosa* (Salamandrinae, Caudata) (Spearmen, 1968). Вместе с тем, среди отмеченных видов наблюдаются различия в общей толщине эпидермиса. Можно отметить сходство *P. ridibundus* и *Xenopus laevis* по толщине эпидермиса: от 38 до 42 мкм и от 16 до 22 мкм соответственно. Для *R. temporaria* этот показатель значительно выше, толщина эпидермиса находится в пределах от 80 до 100 мкм (Spearmen, 1968).

Отметим, что толщина эпидермиса кожи у различных видов амфибий, зани-

мающих различные экологические ниши, различна. Известно, что шпорцевые лягушки — исключительно водные животные, обитают постоянно в воде. Они населяют различные водоёмы, и в случае их пересыхания, зарываются в ил или перебираются по суше в ближайший водоём (Объекты..., 1975). *R. temporaria* является представителем типично наземных лягушек — с водоёмами связан только в период размножения. Многие остаются зимовать на суше, глубоко зарывшись во влажную землю. *P. ridibundus* отличается существенной приуроченностью в обитании к водоёмам; зимует исключительно на дне водоёмов (Писанец, 2007). Представляется, что отмеченные видоспецифичные различия в строении кожи амфибий тесно связаны с характеристиками занимаемых ими экологических ниш.

Выводы

1. Кожа у *Pelophylax ridibundus* имеет различное строение в зависимости от её топографии на теле животного. В коже на спинной и брюшной поверхностях, а также на внутренней поверхности бедра под эпидермисом чётко различается субэпидермальный слой дермы. В коже межпальцевой перепонки *P. ridibundus* субэпидермальный слой дермы не визуализируется; отсутствует также гиподермальный слой.
2. Толщина эпидермиса кожи туловища и конечностей *P. ridibundus* составляет 38–42 мкм; толщина эпидермиса межпальцевой перепонки составляет 15–18 мкм, что является показателем эффективного участия межпальцевых перепонки в общем газообмене.
3. Можно полагать, что отмеченные видоспецифичные различия в строении кожи амфибий тесно связаны с характеристиками занимаемых ими экологических ниш.

Авторы выражают искреннюю благодарность В.Ю. Реминному, оказавшему помощь в определении материала исследования, и Е.М. Писанцу за ценные замечания в процессе подготовки рукописи.

- Ковалёва И.М., 2012. Морфогенез органов гемореспираторного комплекса в эмбриональном периоде развития амфибий // Наукові праці ПФ НУБіП України «КАТУ». — **148**. — С.144–150.
- Ковалёва И.М., 2013. Морфофункциональные особенности летательной перепонки рукокрылых (Chiroptera) в связи с эволюцией отряда // Вестник зоологии. — Отдельный выпуск № 27. — 88 с.
- Медведев Л., 1937. Сосуды хвостового плавника личинок амфибий и их дыхательная функция // Зоол. журн. — **16**. — Вып. 2. — С. 393–403.
- Объекты биологии развития, 1975. М.: Наука. — 597 с.
- Писанец Е.М., 2007. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий). — Киев: Зоологический музей ННПМ Украины. — 312 с.
- Рэф Р.А., Кофмен Т.С., 1984. Эмбрионы, гены и эволюция. — М.: Мир. — 404 с.
- Сергеев Б.Ф., 1971. Удивительное об амфибиях. — М.: Знание. — 64 с.
- Bereiter-Hahn J., Matolsty A.G., Richards K.S., 1986. Biology of the Integument. Vol. 2. Vertebrates. — Berlin; Heidelberg; New York; Tokyo: Springer-Verlag. — 871 p.
- Byrne C., Tainsky M., Fuchs E., 1994. Programming gene expression in developing epidermis // Development. — **120**. — P. 2369–2383.
- Czopek J., 1965. Quantitative studies on the morphology of respiratory surfaces in amphibians // Acta anatomica. — **62**. — P. 296–323.
- Feder M., 1983. Responses to acute aquatic hypoxia in larvae of the frog *Rana berlandieri* // J. Exper. Biol. — **104**. — P. 79–95.
- Felseburgh F.A., Carvalho-e-Silva S.P., de Brito-Gitirana L., 2007. Morphological characterization of the anuran integument of the *Proceratophrys* and *Odontophrynus* genera (Amphibia, Anuran, Leptodactylidae) // Micron. — **38**. — N 5. — P. 439–445.
- Goldberg J., Fabrezi M., 2008. Development and variation of the anuran webbed feet (Amphibia, Anura) // Zool. J. Lin. Soc. — **152**. — P. 39–58.

- Iizuka K., Sessions S.K., Yasugi S., Nakazato T., Takeuchi Y., 2005. A comparative study of the form and evolutionary implications of the interdigital membrane of larval Hynobiid Salamanders // *Herpetologia Petropolitana: Proc. 12th ordinary general meet. Soc. Europaea Herpetologica* / Eds N. Ananjeva, O. Tsinenko. — P. 279–285.
- Krogh A., 1904. On the cutaneous and pulmonary respiration of the frog // *Skand.Arch.Physiol.* — **15**. — P. 328–419.
- Hinchliffe J.R., Vorobyeva E.I., Mednikov D.N., 2005. Diversity in the timing of digit ossification within the limb developmental bauplan in Caudata // *Herpetologia Petropolitana: Proc. 12th ordinary general meet. Soc. Europaea Herpetologica* / Eds N. Ananjeva, O. Tsinenko. — P. 274–278.
- Schmalhausen I.I., 1910. Die entwicklung des extremitätenskelettes von *Salamandrella keyserlingii* // *Anat. Anz.* — **37**. — S. 431–446.
- Smiths A.W., Flangin J.I., 1994. Bimodal respiration in aquatic and terrestrial apodan amphibians // *Amer. Zool.* — **34**. — N 2. — P. 247–263.
- Spearman R.I.C., 1968. Epidermal keratinization in the salamander and a comparison with other amphibian // *J. Morphol.* — **125**. — P. 129–143.
- Widelitz R. B., Baker R. E., Plikus M. et al., 2006. Distinct Mechanisms Underlie Pattern Formation in the Skin and Skin Appendages // *Birth Defects Research. Part C.* — **78**. — P. 280–291.
- Wu P., Hou L., Plikus M. et al., 2004. Evo-Devo of amniote integuments and appendages // *Int. Jour. Dev. Biol.* — **48**. — P. 249–270.

И.М. Ковальова, И.П. Закревська

МОРФО-ФУНКЦІОНАЛЬНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ ШКІРИ *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS*
(AMPHIBIA, ANURA, RANIDAE)

Досліджено морфологію шкіри представника амфібій (Amphibia, Anura, Ranidae). Виявлено особливості морфологічної будови шкіри різних областей тулуба та кінцівок. Будова міжпальцевої перетинки має відмінності від шкіри тулуба. Обговорюється активна участь шкіри, зокрема міжпальцевих перетинок амфібій, у газообміні, а також видоспецифічність будови шкіри амфібій.

Ключові слова: *Pelophylax ridibundus*, Amphibia, амфібії, екологічна ніша, органи газообміну, шкіра, міжпальцева перетинка, кровоносні судини.

I.M. Kovalyova, I.P. Zakrevskaya

MORPHOFUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF THE SKIN OF *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS*
(AMPHIBIA, ANURA, RANIDAE)

The morphology of amphibia skin (Amphibia, Anura, Ranidae) was investigated. Features of the skin morphological structure from different parts of the body and limbs were found. Structure of the interdigital membrane differed from the skin of the trunk. The active participation of the amphibian skin, interdigital membrane particularly, in gas exchange and the species specificity of the skin structure were discussed.

Key words: *Pelophylax ridibundus*, Amphibia, environment, gas exchange organs, skin, interdigital membrane, blood vessels.