

УДК 591.151.1[597.95(591.8:591.477)]

**ГИСТОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОЖИ
САМЦОВ СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА, *SALAMANDRELLA KEYSERLINGII*
(CAUDATA, HYNOBIDAE)
В ВОДНУЮ И НАЗЕМНУЮ ФАЗЫ СЕЗОННОГО ЦИКЛА**

В. В. Ярцев^{1,2}, С. С. Евсеева¹

¹ *Национальный исследовательский Томский государственный университет
Россия, 634050, Томск, просп. Ленина, 36*

² *Сибирский федеральный научно-клинический центр
Федерального медико-биологического агентства
Россия, 636035, Томская обл., Северск, Мира, 4
E-mail: vadim_yartsev@mail.ru*

Поступила в редакцию 15.01.2018 г., принята 4.02.2018 г.

Проанализированы гистологические особенности кожи самцов сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* в зависимости от фазы сезонного цикла. Исследованы участки кожи с середины правой стороны хвоста (КХ), центра горлового мешка (КГМ), середины спины (КС). Для них определены наличие рогового слоя эпидермиса и наполненность слизистых желёз, а также измерены относительные площади основных структурных элементов: эпидермиса, компактного и рыхлого слоёв кориума, соединительной ткани в целом, гранулярных и слизистых желёз. Установлено, что вне зависимости от участка кожи у самцов водного морфотипа наблюдается отсутствие рогового слоя эпидермиса и высвобождение секрета слизистых желёз. По количественным гистологическим показателям сезонная изменчивость выражена в большей степени для КГМ и КХ и не выявлена для КС. У самцов водного морфотипа в сравнении с таковыми наземного КГМ и КХ характеризуются большей площадью соединительной ткани и компактного слоя кориума. Для эпидермиса отмечены разнонаправленные изменения в зависимости от участка: КХ самцов водного морфотипа имеет более мощный слой эпидермиса по сравнению с особями наземного морфотипа, а в КГМ, напротив, площадь эпидермиса больше в наземную фазу. Для КХ самцов наземного морфотипа обнаружена гипертрофия гранулярных желёз по сравнению с таковыми водного морфотипа.

Ключевые слова: Amphibia, *Salamandrella keyserlingii*, покровы, сезонная изменчивость, морфотип.

DOI: 10.18500/1814-6090-2018-18-1-2-54-63

ВВЕДЕНИЕ

Кожа является важным органом, обеспечивающим связь организма с внешней средой. У земноводных она выполняет разнообразные функции: защитную, механическую, респираторную, транспортную и другие (Fox, 1986; Wells, 2007). Поскольку кожа играет значительную роль в поддержании водного баланса земноводных, её морфологические и физиологические характеристики существенно зависят от количества воды и кислорода в окружающей среде. Наиболее явно это продемонстрировано на примерах межвидовых сравнений параметров кожи земноводных с разной степенью наземности (Банников, 1948; Toledo, Jared, 1993; Xiong et al., 2013). Виды умеренных широт, имеющие бифазный сезонный цикл активности, претерпевают изменения структур кожи ежегодно при смене среды обитания (Банников, 1948; Aoto, 1950; Nasumi, Iwasawa, 1990, 1992). Для сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 описана сезонная изменчивость внешних морфологических признаков, которая наиболее связана с параметрами головы и хвоста

(Ueda, Nakabayashi, 1989 – цит. по: Л. Я. Боркину (1994); Куранова, Ярцев, 2011; Ярцев, 2014). Для представителей рода *Hynobius* установлено, что сезонные изменения внешних морфологических признаков определяются преобразованиями структур кожи, вызванными факторами среды обитания и гормональным влиянием (Aoto, 1950; Nasumi, Iwasawa, 1990, 1992). Для понимания тканевых механизмов, лежащих в основе сезонной изменчивости самцов *S. keyserlingii*, авторами статьи исследованы гистологические параметры кожи особей водного и наземного морфотипов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованный материал. Использовано 10 половозрелых самцов сибирского углозуба водного и наземного морфотипов из научной коллекции кафедры зоологии позвоночных и экологии Национального исследовательского Томского государственного университета (таблица). У исследованных экземпляров отобраны участки кожи с середины правой стороны хвоста, середины спины и горлового мешка (рис. 1).

ГИСТОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОЖИ САМЦОВ СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА

Размеры тела, периоды и места отлова самцов сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii*

Table. Body size, localities, and collecting dates of studied individuals of *Salamandrella keyserlingii*

Место отлова и дата	Фаза сезонного цикла	Длина тела (<i>L</i>), мм
Томская область, Томский район, окрестности г. Северска, нерестовый водоём, 20.04.2014 г.	Водная	55.2
		61.3
		60.0
		58.8
		56.0
Томская область, Бакчарский район, окрестности с. Карагай, на суше вблизи водоёма, 7.08.2005 г.	Наземная	60.0
		63.2
		53.3
		54.9
		58.3

Примечание. *L* – длина тела измерена как расстояние от кончика морды до заднего края клоакальной щели электронным штангенциркулем с точностью 0.01 мм.

Note. *L* – we measured snout-vent length as a distance from the tip of the snout to the posterior angle of the vent to within 0.01 mm using digital slide calipers.

Гистологическая обработка. Микропрепараты кожи изготовлены с использованием классических гистологических методик (Eхbrayat, 2013). Образцы обезживали в растворах этанола возрастающей крепости, просветляли в бутаноле и заключали в парафин. Срезы толщиной 10 мкм получали на ротационном микротоме RMD-3000 (LabPoint, Россия). Всего изготовлено 150 микропрепаратов. Окрашивание проведено двумя обзорными методами: пикрофуксином по Ван-Гизону и модифицированным азаном.

Микроскопия и количественные гистологические характеристики. Микроскопия препаратов, изготовление снимков и измерения осуществлены с использованием микроскопа Axio Lab A1, камеры AxioCam ERc 5s и программного обеспечения ZEN 2012 (Carl Zeiss Microscopy, Германия). В ходе обзорной микроскопии учитывали количество клеточных слоёв в эпидермисе, характер окрашивания структур кожи, степень развития подкожной соединительной ткани и заполненность слизистых желёз. Для снимков и последующих измерений количественных гистологических характеристик предварительно отбирали наиболее качественные срезы. В связи с этим изготавливали снимки каждого участка кожи только для 8 самцов. Всего получено 64 микрофотографии, по которым произведены следующие количественные измерения (мкм^2): площадь эпидермиса (ПЭ), компактного слоя дермы (ПКС), гранулярных (ПГЖ) и слизистых желёз (ПСЖ), пустот (ПП) и общая площадь исследуемой области (ИО). На основе данных измерений рассчитаны площадь исследуемого участка (ПИУ = ИО - ПП), кориума (ПК = ПИУ - ПЭ), соединительной ткани (ПСТ = ПК - ПГЖ - ПСЖ), рыхлой соединительной ткани (ПРСТ = ПСТ - ПКС).

Статистическая обработка. Работа с первичными рядами данных и построение диаграмм проведены с помощью программы Microsoft Excel 2010 (Microsoft Corporation, США). Все абсолютные значения показателей (мкм^2) переведены в относительные путем их деления на ПИУ.

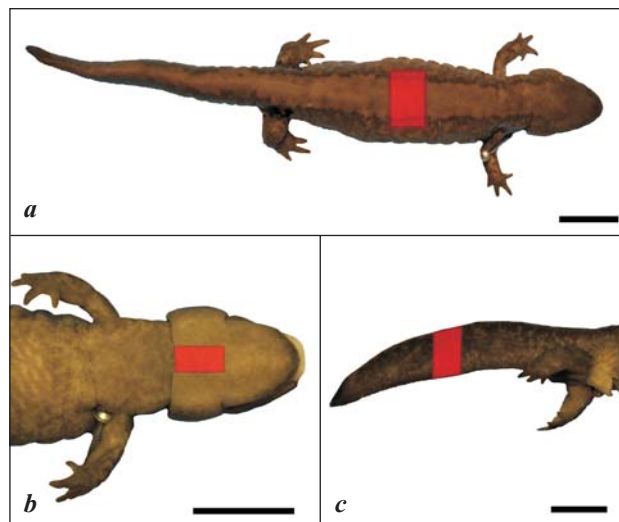


Рис. 1. Места вырезки образцов кожи (красная заливка) самцов *Salamandrella keyserlingii*: *a* – середина спины, *b* – горловой мешок, *c* – середина правой стороны хвоста. Шкала: 1 см

Fig. 1. Schematic drawing of skin regions of males *Salamandrella keyserlingii* where the samples were collected from: *a* – dorsal region, *b* – throat region, and *c* – caudal region (middle part of right side of the tail). Scale: 1 cm

Для статистической обработки использована программа Statistica 7.0 (StatSoft, США). Все ряды данных проверены на нормальность распределения с помощью критерия Шапиро – Уилка, рассчитаны следующие описательные статисти-

ки: среднее (\bar{x}), минимум (max) и максимум (min), стандартное отклонение (σ), стандартная ошибка среднего (m_x), коэффициент вариации (Cv), уровень значимости (P). В зависимости от результатов теста на характер распределения использованы критерии Стьюдента (t_{st}) или Манна – Уитни (U -test) для попарных сравнений и однофакторный дисперсионный анализ (One-way ANOVA) или критерий Краскела – Уоллиса (Kruskal – Wallis test) – для сравнения трех и более выборок. Отличия считали достоверными при достижении порога вероятности 5% ($P \leq 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая структура кожи.

Кожа *S. keyserlingii* состоит из двух основных частей: многослойного эпидермиса и кориума. Эпидермис включает три основных слоя: *stratum corneum* (ороговевающий) – самый верхний, с уплощенными клетками; *stratum intermedium* – занимает промежуточное положение, всегда многослойный с клетками округлой формы; *stratum germinativum* (ростковый) – занимает базальное положение, представлен вытянутыми цилиндрическими клетками, прилегающими к базальной мембране.

Кориум также состоит из нескольких слоев, образованных за счет различной пространственной ориентации коллагеновых волокон: верхний слой – хромофильный, тонкий, прилегает к базальной мембране, состоит из плотно собранных коллагеновых волокон, направленных в горизонтальном направлении; средний – губчатый, составляет основной объем кориума, представлен рыхлой соединительной тканью, в которую включены многоклеточные железы и капилляры; нижний – компактный, расположен наиболее глубоко, так же, как и верхний слой, является хромофильным, образован плотно расположенными, горизонтально ориентированными коллагеновыми волокнами. В толще кориума проходят капилляры, а также расположено значительное количество меланофоров.

Среди кожных желёз по характеру секрета можно выделить два их типа: слизистые и гранулярные. Слизистые железы небольшого размера, округлые. Они прилегают к хромофильному слою кориума или находятся непосредственно вблизи от него и выделяют аморфный секрет. Гранулярные железы крупные, неправильной формы, располагаются по всему объему губчатого слоя и имеют секрет в виде зерен разного размера.

Гистологические особенности строения кожи различных участков тела. Участки кожи спины, горла и хвоста морфологически хорошо различимы у самцов обоих морфотипов, что на-

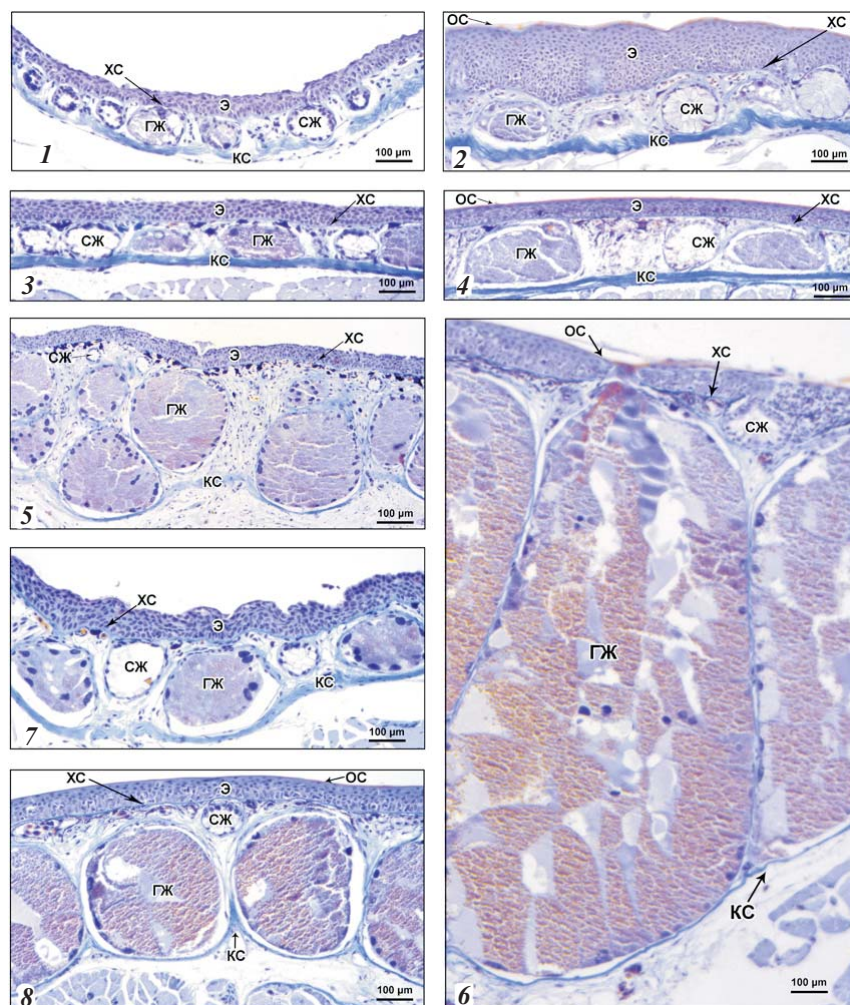


Рис. 2. Микроструктура кожи самцов *Salamandrella keyserlingii* водного (1, 3, 5, 7) и наземного (2, 4, 6, 8) морфотипов: 1, 2 – горловой мешок; 3, 4 – спина; 5, 6 – верхний участок хвоста; 7, 8 – нижний участок хвоста. Э – эпидермис, ГЖ – гранулярная железа, СЖ – слизистая железа, ХС – хромофильный слой кориума, КС – компактный слой кориума, ОС – ороговевающий слой эпидермиса
Fig. 2. Skin microstructure of *Salamandrella keyserlingii* males of the aquatic (1, 3, 5, 7) and terrestrial (2, 4, 6, 8) morphotypes: 1 and 2 are the throat region, 3 and 4 the dorsal region, 5 and 6 the upper part of the caudal region, 7 and 8 the lower part of the caudal region. E the epidermis, GG the granular gland, MG the mucous gland, CL the chromophilic layer, SC the stratum compactum of dermis, CE the cornified epidermis

блюдается даже при обзорной микроскопии препаратов (рис. 2). Так, в эпидермисе кожи хвоста насчитывается 5 – 7 слоёв клеток, горлового мешка – 5 – 12, спины – 4 – 6. На всех участках мощность кориума больше, чем мощность эпидермиса, но наиболее эти различия характерны для кожи хвоста (см. рис. 2). Это связано с другой её особенностью – наличием гипертрофированных гранулярных желёз.

Кроме того, кожа хвоста изменяется в дорсо-вентральном направлении. Это подтверждается результатами сравнений мерных гистологических показателей верхнего (дорсального) и нижнего (вентрального) участков кожи хвоста (рис. 3). У самцов водной фазы участки различаются по ПЭ ($t_{st} = -6.45; P < 0.05$), ПГЖ (U -test: $Z = 2.52; P < 0.05$) и ПКС (U -test: $Z = -2.2; P < 0.05$). Для самцов наземной фазы выявлены различия по всем параметрам (ПЭ ($t_{st} = -12.12; P < 0.05$), ПГЖ ($t_{st} = 5.63; P < 0.05$), ПСЖ (U -test $Z = -2.63; P < 0.05$), ПКС ($t_{st} = -5.30; P < 0.05$), ПСТ ($t_{st} = -2.67; P < 0.05$), ПРСТ (U -test: $Z = -2.31; P < 0.05$).

Вне зависимости от фазы сезонного цикла для нижнего участка кожи хвоста характерна большая мощность эпидермиса и компактного слоя кориума и меньшие размеры гранулярных желёз (см. рис. 3). Выявленные особенности кожи хвоста учтены при дальнейших сравнениях: они проведены отдельно для каждого из участков.

Водная фаза. Для самцов водного морфотипа выявлены значимые статистические различия кожи различных участков тела по ПЭ (One-way

ANOVA: $F_{1,3} = 46.62; P < 0.001$), ПГЖ (Kruskal–Wallis test: $H = 24.42; P < 0.001$), ПСЖ (One-way ANOVA: $F_{1,3} = 12.78; P < 0.001$), ПКС (Kruskal–Wallis test: $H = 27.26; P < 0.001$), ПСТ (One-way ANOVA: $F_{1,3} = 5.82; P < 0.005$), ПРСТ (One-way ANOVA: $F_{1,3} = 4.04; P < 0.05$) (рис. 4). Наибольшая мощность эпидермиса, соединительной ткани в целом и компактного слоя кориума наблюдается в коже горлового мешка, максимальная развитость слизистых желёз – в коже спины, гранулярные железы и рыхлая соединительная ткань имеют большие площади на срезах верхнего участка хвоста (см. рис. 4). Подкожная соединительная ткань с системой лакун визуально наиболее выражена в коже горлового мешка.

Наземная фаза. У самцов наземного морфотипа участки кожи горлового мешка, спины и хвоста различаются по ПЭ (One-way ANOVA: $F_{1,3} = 87.99; P < 0.001$), ПГЖ (One-way ANOVA: $F_{1,3} = 98.21; P < 0.001$), ПКС (Kruskal–Wallis test: $H = 23.67; P < 0.001$), ПСТ (One-way ANOVA: $F_{1,3} = 42.22; P < 0.001$), ПРСТ (Kruskal–Wallis test: $H = 20.39; P < 0.001$). Большая площадь эпидермиса и компактного слоя кориума характерна для кожи горлового мешка, соединительной ткани в целом и её рыхлого слоя – для кожи спины, гранулярных желёз – на верхнем участке хвоста. Различий в степени развитости подкожной соединительной ткани на участках горла, хвоста и спины у самцов наземной фазы не обнаружено.

Гистологические особенности кожи в водную и наземную фазы сезонного цикла. Кожа

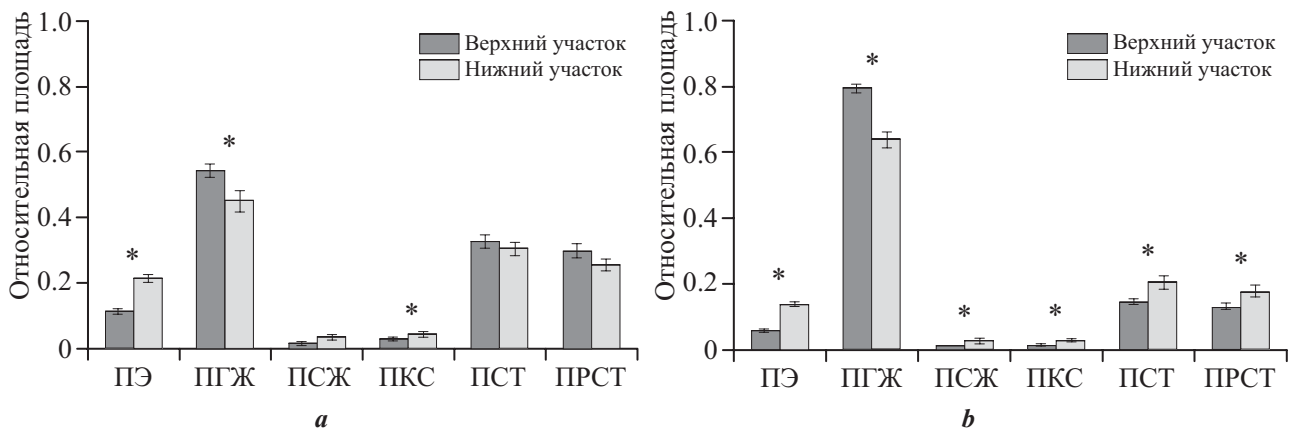


Рис. 3. Гистологические параметры верхнего и нижнего участков кожи хвоста самцов *Salamandrella keyserlingii* в водную (a) и наземную (b) фазы сезонного цикла: ПЭ – площадь эпидермиса, ПГЖ – площадь гранулярных желез, ПСЖ – площадь слизистых желез, ПКС – площадь компактного слоя, ПСТ – площадь соединительной ткани, ПРСТ – площадь рыхлой соединительной ткани. Астериск обозначает статистически значимые различия ($P \leq 0.05$), планки погрешностей показывают m_x

Fig. 3. Histological parameters of the upper and lower parts of caudal skin in aquatic- (a) and terrestrial-phase (b) males of *Salamandrella keyserlingii*: AE – area of the epidermis, AGG – area of granular glands, AMG – area of mucous glands, ASC – area of the *stratum compactum*, ACT – area of connective tissue, ASS – area of the *stratum spongiosum*. Asterisk denote significant differences ($P \leq 0.05$), vertical bars represent \pm SE of the mean

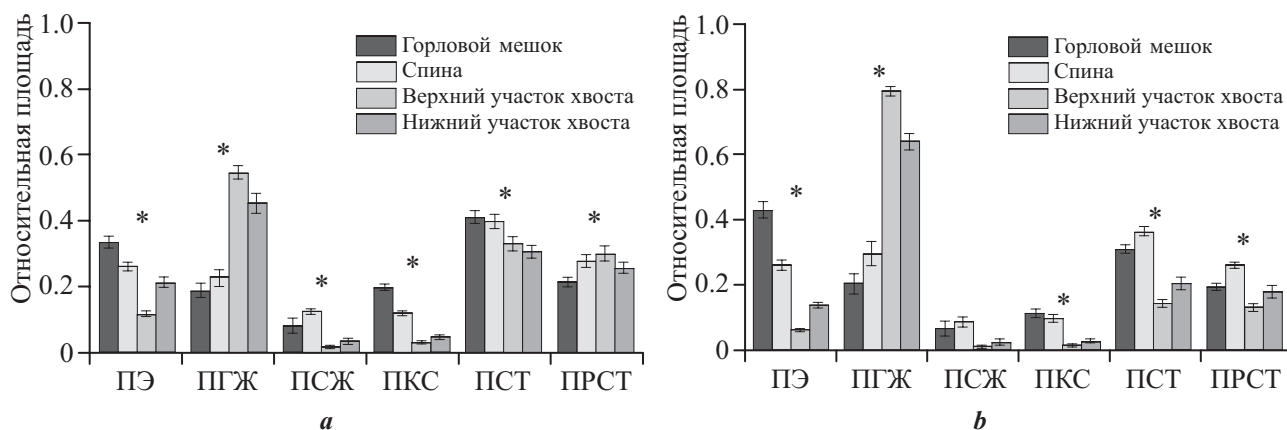


Рис. 4. Гистологические параметры кожи различных участков тела самцов *Salamandrella keyserlingii* в водную (a) и наземную (b) фазы сезонного цикла: ПЭ – площадь эпидермиса, ПГЖ – площадь гранулярных желез, ПСЖ – площадь слизистых желез, ПКС – площадь компактного слоя, ПСТ – площадь соединительной ткани, ПРСТ – площадь рыхлой соединительной ткани. Астериск обозначает статистически значимые различия ($P \leq 0.05$), планки погрешностей показывают m_x .

Fig. 4. Histological parameters of different skin regions in aquatic- (a) and terrestrial-phase (b) males of *Salamandrella keyserlingii*: AE – area of the epidermis, AGG – area of granular glands, AMG – area of mucous glands, ASC – area of the stratum compactum, ACT – area of connective tissue, ASS – area of the stratum spongiosum. Asterisk denote significant differences ($P \leq 0.05$), vertical bars represent \pm SE of the mean

хвоста. Установлено, что верхние участки кожи хвоста самцов водного и наземного морфотипов различаются по ПЭ ($t_{st} = 7.8$; $P < 0.05$), ПГЖ ($t_{st} = -10.74$; $P < 0.05$), КС (U -test: $Z = 2.52$; $P \leq 0.05$), ПСТ ($t_{st} = 7.7$; $P < 0.05$), ПРСТ (U -test: $Z = 3.26$; $P \leq 0.05$). Для нижних участков выявлены различия по тем же показателям: ПЭ ($t_{st} = 5.27$; $P < 0.05$), ПГЖ (U -test: $Z = -3.15$; $P \leq 0.05$), КС ($t_{st} = 3.69$; $P < 0.05$), ПСТ ($t_{st} = 3.65$; $P < 0.05$), ПРСТ (U -test: $Z = 3.23$; $P \leq 0.05$) (рис. 5).

Самцы водной фазы в сравнении с таковыми наземной характеризуются большими объёмом эпидермиса и соединительной ткани и меньшими размерами гранулярных желёз (см. рис. 5). У самцов водной фазы слизистые железы полностью пустые или частично содержат секрет, в то время как у самцов наземной – они практически полностью заполнены. Подкожная соединительная ткань, как в водную, так и в наземную фазу, слабо развита в хвосте. Наиболее явные различия проявляются лишь в её структуре: она рыхлая в водную фазу и плотная – в наземную.

Кожа горлового мешка. Кожа данного участка самцов водного морфотипа отличается от таковой самцов наземного морфотипа по ПЭ ($t_{st} = -2.85$; $P < 0.05$), ПКС ($t_{st} = 4.33$; $P < 0.05$) и ПСТ ($t_{st} = 3.78$; $P < 0.05$) (см. рис. 5). У самцов водного морфотипа по сравнению с самцами наземного больше площадь соединительной ткани и компактного слоя кориума и меньше площадь эпидермиса. Различия в мощности эпидермиса связаны с изменением числа слоёв клеток: в эпидермисе ко-

жи самцов водной фазы их 5–6, а наземной – 6–12. Слизистые железы у самцов водной фазы пустые или опустевшие, у самцов наземной – заполненные секретом. Подкожная соединительная ткань наиболее выражена у самцов водной фазы.

Кожа спины. В отличие от других участков различия в коже спины самцов водного и наземного морфотипов выражены слабо. При сравнении количественных параметров значимых различий не выявлено (см. рис. 5). Как и на других участках кожи, межфазовые различия наблюдаются лишь в состоянии слизистых желёз, в которых заполнены секретом в наземную фазу и пусты в водную.

Различий не обнаружено и при визуальном сопоставлении степени развития подкожной соединительной ткани. У самцов обеих фаз она развита слабо, различаясь лишь по структуре: рыхлая – в водную фазу и плотная – в наземную.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты по структуре кожи самцов *S. keyserlingii* согласуются с описаниями по данному вопросу других авторов (Дильмухамедов, 1994). Кожа сибирского углозуба морфологически не однообразна в различных частях тела животного. Нами установлено, что вне зависимости от фазы сезонного цикла наибольшей специфичностью в строении обладает кожа хвоста и горлового мешка.

При сравнении самцов *S. keyserlingii* водного и наземного морфотипов выявлены различия толь-

ГИСТОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОЖИ САМЦОВ СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА

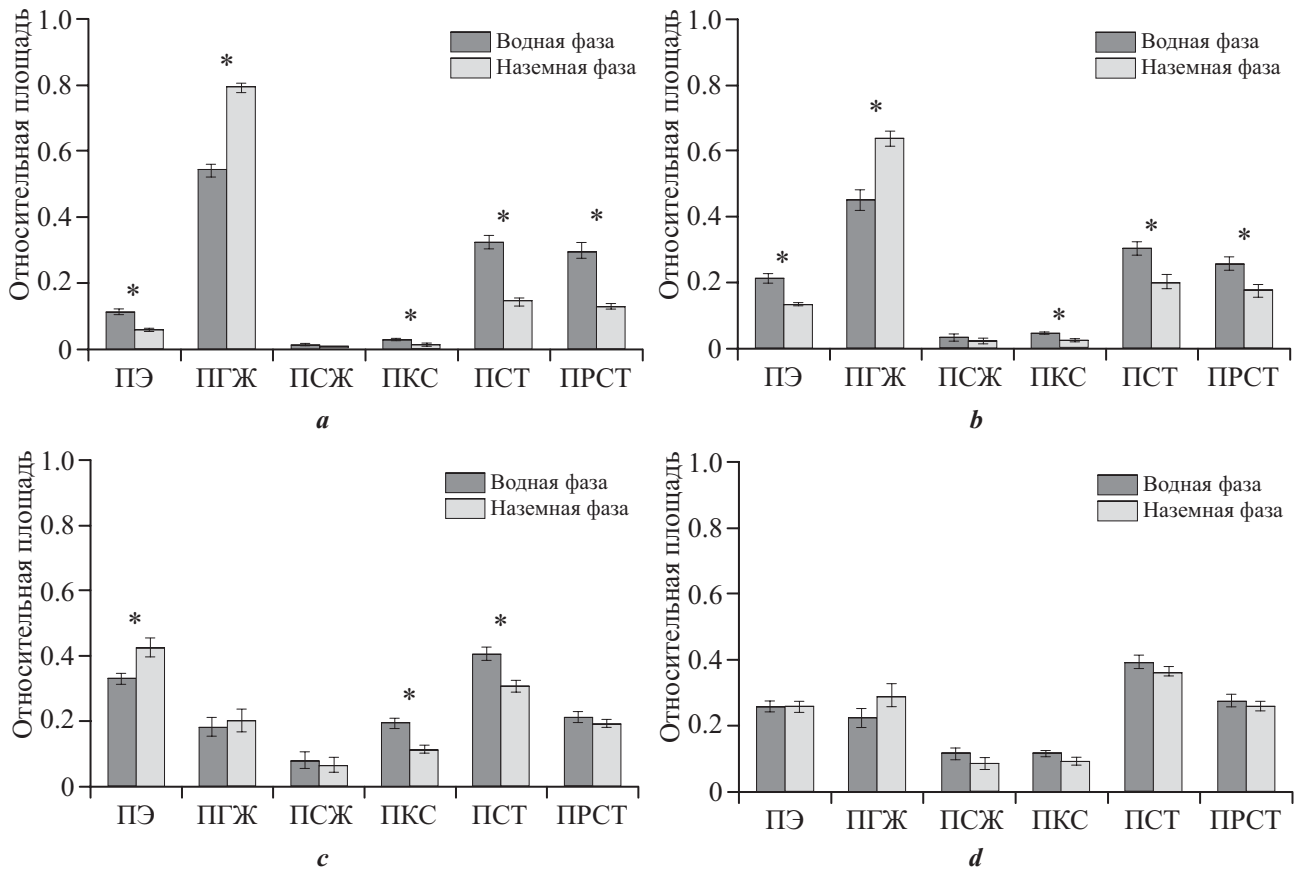


Рис. 5. Гистологические параметры кожи верхнего (a) и нижнего (b) участков хвоста, горлового мешка (c) и спины (d) самцов *Salamandrella keyserlingii* в водную и наземную фазы активности: ПЭ – площадь эпидермиса, ПГЖ – площадь гранулярных желез, ПСЖ – площадь слизистых желез, ПКС – площадь компактного слоя, ПСТ – площадь соединительной ткани, ПРСТ – площадь рыхлой соединительной ткани. Астериск обозначает статистически значимые различия ($P \leq 0.05$), планки погрешностей показывают m_x

Fig. 5. Histological parameters of different skin regions in aquatic- and terrestrial-phase males of *Salamandrella keyserlingii*: a – upper part of caudal region, b – lower part of caudal region, c – throat region, d – dorsal region; AE – area of the epidermis, AGG – area of granular glands, AMG – area of mucous glands, ASC – area of the *stratum compactum*, ACT – area of connective tissue, ASS – area of the *stratum spongiosum*. Asterisk denote significant differences ($P \leq 0.05$), vertical bars represent \pm SE of the mean

ко для участков кожи хвоста и горлового мешка, в то время как для участка кожи спины их не обнаружено. В целом это согласуется с данными по сезонной изменчивости внешних морфологических признаков самцов *S. keyserlingii*: в водную фазу самцы характеризуются большими размерами головы и хвоста по сравнению с таковыми наземной (Куранова, Ярцев, 2011; Ярцев, 2014). Сходные паттерны сезонных различий описаны для *Hynobius nigrescens* (Hasumi, Iwasawa, 1990) и *S. tridactyla* (Ярцев, 2014).

Для *H. nigrescens* – вида с высокой степенью наземности – установлено, что кожа самцов водного морфотипа характеризуется отсутствием выраженного рогового слоя эпидермиса (Hasumi, Iwasawa, 1992). Данная черта выявлена нами и для кожи *S. keyserlingii* вне зависимости от участка тела. Однако в коже спины процесс ороговения в це-

лом не приводит к сезонным изменениям мощности эпидермиса. В коже хвоста у самцов наземной фазы в сравнении с таковыми водной при формировании рогового слоя, вероятно, происходит уменьшение мощности эпидермиса в результате уплощения и уплотнения верхних слоёв клеток. Для кожи горлового мешка характерна обратная картина: мощность эпидермиса увеличивается в наземный период. В данном случае это происходит параллельно с процессом ороговения и связано с увеличением числа клеток в *stratum intermedium*. Возможно, мощный слой эпидермиса кожи горлового мешка связан с вентральным его положением и более интенсивным слушиванием о субстрат при движениях животного на суше.

Показано, что формирование водного морфотипа у *S. keyserlingii* связано с секрецией пролактина (Ueda, Nakabayashi, 1989 – цит. по: Л. Я. Бор-

кину (1994)). В экспериментах на самцах *H. nigrescens* доказано исчезновение рогового слоя под воздействием пролактина, что характерно для особей водного морфотипа (Hasumi, Iwasawa, 1992). Предполагается, что в наземный период роговой слой уменьшает потери воды через кожу, а его отсутствие в момент пребывания в воде обеспечивает лучшее проникновение кислорода, необходимого для кожного дыхания, а также и воды, обеспечивающей формирование особенностей водного морфотипа у лимнофильных углозубов. Так, типичные самцы водной фазы *H. retardatus* и *H. nigrescens* характеризуются «отеканием» шейной и туловищной частей тела (Aoto, 1950; Hasumi, Iwasawa, 1990). Установлено, что это связано с гипертрофией подкожной соединительной ткани в результате поглощения ею воды. Для самцов *S. keyserlingii* не характерны столь сильные изменения в водную фазу (Ярцев, 2014). Аналогичное сезонное увеличение подкожной соединительной ткани отмечено нами лишь в коже горлового мешка. В то же время соединительная ткань кориума увеличивается в период пребывания самцов в воде на участках кожи горлового мешка и хвоста. При этом в коже спины данные изменения выражены слабо, на что указывает отсутствие значимых межфазовых различий по параметрам кожи.

Другим эффектом пролактина у самцов *H. nigrescens* является индукция выделения секрета слизистыми железами кожи после вхождения в водоём (Hasumi, Iwasawa, 1992). У *S. keyserlingii* самцы водного морфотипа также имеют пустые или пустеющие слизистые железы, в то время как у самцов наземного морфотипа они практически полностью заполнены секретом. Эта тенденция не зависит от участка кожи. Степень развитости гранулярных желёз варьирует у самцов разных фаз только в коже хвоста. Они наиболее развиты у особей в наземный период. Возможно, секрет данных желёз выполняет функцию защиты от хищников. Наличие защитных желёз гранулярного типа в хвостовой области характерно для некоторых безлёгочных и настоящих саламандр (Brizzi et al., 2001).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У самцов *S. keyserlingii* сезонная изменчивость наиболее характерна для кожи хвоста и горлового мешка. Для данных участков отмечена общая направленность варибельности площади соединительной ткани и компактного слоя ко-

риума: они больше у самцов водной фазы. Изменения других гистологических параметров различны в зависимости от участка тела. У самцов водного морфотипа кожа хвоста имеет более мощные слои эпидермиса и рыхлой соединительной ткани по сравнению с особями наземного морфотипа. Для последних характерна гипертрофия гранулярных желёз хвоста. На участке горлового мешка, напротив, наблюдается иная тенденция: площадь эпидермиса больше в наземную фазу, а компактного слоя – в водную.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность В. Н. Курановой за предоставление возможности работы с авторским коллекционным материалом, а также ценные замечания и советы в процессе подготовки рукописи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-34-01055).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банников А. Г. 1948. О сезонном изменении дыхательной функции у тритонов // Докл. АН СССР. Т. 59, № 5. С. 1021 – 1024.
- Боркин Л. Я. 1994. Систематика // Сибирский углозуб : Зоогеография, систематика, морфология. М. : Наука. С. 54 – 80.
- Дильмухамедов М. Е. 1994. Кожный покров // Сибирский углозуб : Зоогеография. Систематика. Морфология. М. : Наука. С. 109 – 115.
- Куранова В. Н., Ярцев В. В. 2011. Половая и хронографическая изменчивость морфологических признаков сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 (юго-восток Западной Сибири) // Вопросы герпетологии : материалы Четвёртого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. СПб. : Русская коллекция. С. 136 – 141.
- Ярцев В. В. 2014. Репродуктивная биология хвостатых земноводных рода *Salamandrella* (Amphibia : Caudata, Hynobiidae) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск. 24 с.
- Aoto T. 1950. A remarkable swelling of male skin of a salamander (*Hynobius retardatus* Dunn) in the breeding season // J. of the Faculty of Science Hokkaido University, Zoology. Vol. 10, № 1. P. 45 – 53.
- Brizzi R., Delfino G., Jantra S., Alvarez B. B., Sever D. M. 2001 The amphibian cutaneous glands: some aspects of their structure and adaptive role // Herpetologia Candiana / eds. P. Lymberakis, E. Valakos, P. Pafilis, M. Mylonas. Irakleio : Natural History Museum of Crete. P. 43 – 49.
- Exbrayat J. M. 2013. Classical methods of visualization // Histochemical and cytochemical methods of visu-

alization / ed. J. M. Exbrayat. Boca Raton, London, New York : CRC Press Taylor and Francis Group. P. 3 – 58.

Fox H. 1986. Epidermis // Biology of the integument. 2. Vertebrates / eds. J. Bereiter-Hahn, A. G. Matoltsy, K. S. Richards. Berlin, Heidelberg, New York : Springer-Verlag. P. 78 – 110.

Hasumi M., Iwasawa H. 1990. Seasonal changes in body shape and mass in the salamander, *Hynobius nigrescens* // J. of Herpetology. Vol. 24, № 2. P. 113 – 118.

Hasumi M., Iwasawa H. 1992. Wandering behavior and cutaneous changes in winter-dormant male salamanders (*Hynobius nigrescens*) // Herpetologica. Vol. 48, № 3. P. 279 – 287.

Toledo R. C., Jared C. 1993. Cutaneous adaptations to water balance in amphibians // Comparative Bio-

chemistry and Physiology. Part A: Physiology. Vol. 105, iss. 4. P. 593 – 608.

Ueda T., Nakabayashi Sh. 1989. External morphology in two morphotypes of the Siberian Salamander, *Salamandrella keyserlingii* from Kushiro marshland, Hokkaido // Current Herpetology in East Asia. Kyoto : Herpetological Society of Japan. P. 135 – 141.



Wells K. D. 2007. The ecology and behavior of amphibians. Chicago ; London : University of Chicago Press. 1148 p.

Xiong J., Dai Ch., Li M., Dengi W., Li J. 2013. Morphological characteristics of the dorsal skin of two hynobiids and their adaptive role in aquatic and terrestrial habitats // Asian Herpetological Research. Vol. 4, № 1. P. 62 – 67.

Образец для цитирования:

Ярцев В. В., Евсеева С. С. 2018. Гистологическая характеристика кожи самцов сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* (Caudata, Hynobiidae) в водную и наземную фазы сезонного цикла // Современная герпетология. Т. 18, вып. 1/2. С. 54 – 63. DOI: 10.18500/1814-6090-2018-18-1-2-54-63.

**HISTOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE SKIN
OF SALAMANDRELLA KEYSERLINGII (CAUDATA, HYNوبيIDAE) MALES
IN THE AQUATIC AND TERRESTRIAL PHASES OF THEIR SEASONAL CYCLE**

Vadim V. Yartsev ^{1,2} and Sofiya S. Evseyeva ¹

¹ National Research Tomsk State University
36 Lenin Prosp., Tomsk 634050, Russia

² Siberian Federal Scientific Clinical Center of Federal Medicobiological Agency
4 Mira Str., Seversk, Tomsk Region 636035, Russia
E-mail: vadim_yartsev@mail.ru

Received 15 January 2018, accepted 4 February 2018

Histological features of the skin of *Salamandrella keyserlingii* males are analyzed as depends on the seasonal cycle phase. Skin areas from the middle of the tail's right side (caudal skin, CS), the center of the throat sac (throat skin, TS), and the middle of the back (dorsal skin, DS) were examined. For them, the presence of the stratum corneum of the epidermis and the fullness degree of the mucous glands were estimated, and the relative areas of the main structural elements (epidermis, strata compactum and spongiosum, connective tissue in the whole, granular and mucous glands) were measured. It was established that, regardless of the skin area, the aquatic morphotype males had no cornified epidermis with secretion of their mucous glands. By quantitative histological parameters, seasonal variability was more pronounced for TS and CS and was not detected for DS. In the males of the aquatic morphotype, in comparison with those of the terrestrial one, TS and CS were characterized by a larger area of the connective tissue and stratum compactum. For the epidermis, differently directed changes were noted, depending on the site: the CS of the aquatic morphotype males had a more powerful epidermis layer as compared to the individuals of the terrestrial morphotype, and in the TS, on the contrary, the epidermis area was larger in the terrestrial phase. For the TS of the terrestrial morphotype males, hypertrophy of their granular glands was found in comparison with those of the aquatic morphotype.

Key words: Amphibia, *Salamandrella keyserlingii*, integuments, seasonal variation, cutaneous adaptations.

DOI: 10.18500/1814-6090-2018-18-1-2-54-63

Acknowledgements: This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (project no. 16-34-01055).

REFERENCES

Bannikov A. G. On a Seasonal Change of the Respiratory Function in Tritons. *Doklady of the Academy of Sciences of the USSR*, 1948, vol. 59, no. 5, pp. 1021–1024 (in Russian).

Borkin L. J. Systematics. In: *The Siberian newt: Zoogeography, Systematics, Morphology*. Moscow, Nauka Publ., 1994, pp. 54–80 (in Russian).

Dilmuchamedov M. E. Skin. In: *The Siberian newt: Zoogeography, Systematics, Morphology*. Moscow, Nauka Publ., 1994, pp. 109–115 (in Russian).

Kuranova V. N., Yartsev V. V. Sexual, seasonal, and interannual variability of morphological characteristics of Siberian newt, *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870, from the south-east of Western Siberia. *Proc. 4th Meeting of the Nikolsky Herpetological Society "The Problems of Herpetology"*. Saint Petersburg, Russkaia kolleksiia Publ., 2011, pp. 136–141 (in Russian).

Yartsev V. V. Reproductivnaia biologiiia khvostatykh zemnovodnykh roda *Salamandrella* (Amphibia : Caudata, Hynوبيidae) [Reproductive Biology of Salamanders of Genus *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynوبيidae)]. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Tomsk, 2014. 24 p. (in Russian).

Aoto T. A remarkable swelling of male skin of a salamander (*Hynوبيus retardatus* Dunn) in the breeding season. *J. of the Faculty of Science Hokkaido University, Zoology*, 1950, vol. 10, no. 1, pp. 45–53.

Brizzi R., Delfino G., Jantra S., Alvarez B. B., Sever D. M. The amphibian cutaneous glands: some aspects of their structure and adaptive role. In: P. Lymberakis, E. Valakos, P. Pafilis, M. Mylonas, eds. *Herpetologia Candiana*. Irakleio, Natural History Museum of Crete, 2001, pp. 43–49.

Exbrayat J. M. Classical methods of visualization. In: J. M. Exbrayat, ed. *Histochemical and Cytochemical Methods of Visualization*. Boca Raton, London, New York, CRC Press Taylor and Francis Group, 2013, pp. 3–58.

Fox H. Epidermis. In: Eds. J. Bereiter-Hahn, A. G. Matoltsy, K. S. Richards. *Biology of the Integument. 2. Vertebrates*. Berlin, Heidelberg, New York, Springer-Verlag, 1986, pp. 78–110.

Hasumi M., Iwasawa H. Seasonal changes in body shape and mass in the salamander, *Hynobius nigrescens*. *J. of Herpetology*, 1990, vol. 24, no. 2, pp. 113–118. DOI: 10.2307/1564217

Hasumi M., Iwasawa H. Wandering behavior and cutaneous changes in winter-dormant male salamanders (*Hynobius nigrescens*). *Herpetologica*, 1992, vol. 48, no. 3, pp. 279–287.

Toledo R. C., Jared C. Cutaneous adaptations to water balance in amphibians. *Comparative Biochemistry*

and Physiology. Part A: Physiology, 1993, vol. 105, iss. 4, pp. 593–608.

Ueda T., Nakabayashi Sh. External morphology in two morphotypes of the Siberian Salamander, *Salamandrella keyserlingii* from Kushiro marshland, Hokkaido. *Current Herpetology in East Asia*. Kyoto, Herpetological Society of Japan, 1989, pp. 135–141.

Wells K. D. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. Chicago, London, University of Chicago Press, 2007. 1148 p.

Xiong J., Dai Ch., Li M., Dengi W., Li J. Morphological Characteristics of the Dorsal skin of two Hynobiids and their Adaptive Role in Aquatic and Terrestrial Habitats. *Asian Herpetological Research*, 2013, vol. 4, iss. 1, pp. 62–67. DOI: 10.3724/SP.J.1245.2013.00062

Cite this article as:

Yartsev V. V., Evseyeva S. S. Histological Characteristics of the Skin of *Salamandrella keyserlingii* (Caudata, Hynobiidae) Males in the Aquatic and Terrestrial Phases of Their Seasonal Cycle. *Current Studies in Herpetology*, 2018, vol. 18, iss. 1–2, pp. 54–63 (in Russian). DOI: 10.18500/1814-6090-2018-18-1-2-54-63.
