



Железы языка позвоночных: эколого-морфологические и эволюционные аспекты

Н. Н. Шевлюк*, В. А. Долгов, Е. В. Долгова

ФГБОУ ВО «Оренбургский государственный медицинский университет» Минздрава России,
Оренбург, Россия

Целью исследования явилось сравнительное изучение эколого-морфологической характеристики и эволюционной динамики желез языка представителей разных классов позвоночных, обитающих в различных экологических условиях.

Материал и методы. Исследовали железистые структуры языка позвоночных, относящихся к различным таксономическим и экологическим группам (рыбы, амфибии, рептилии, млекопитающие). Полученный материал обрабатывали с использованием обзорных гистологических и гистохимических методов.

Результаты исследования показали, что в ходе эволюционных преобразований организмов позвоночных произошло увеличение и усложнение железистых структур языка, обусловленное как изменением экологических факторов среды обитания, так и изменением характера питания и потребляемой пищи. Эволюционные преобразования железистых структур органа шли в направлении от одноклеточных интраэпителиальных железистых структур (например, у рыб) к сложно устроенным многоклеточным железам языка высших млекопитающих, в которых произошло разделение на концевые секреторные отделы и секреторные пути. В ходе эволюции увеличилось и число функций, выполняемых слюнными железами языка. К функции защиты слизистой органа от повреждений добавились пищеварительная и эндокринная. Серозные железы языка являются филогенетически более молодыми. Их возникновение связано с участием желез языка в начальных этапах химической переработки пищи. Сохранение более древних слизистых желез на фоне появления в ходе эволюции организмов новых – мукосерозных, серомукозных и серозных желез указывает на то, что в ходе эволюционного развития железистые структуры языка демонстрируют параллелизм дивергентных изменений.

Ключевые слова: язык, железы языка, мукоциты, сероциты, секреторные концевые отделы, выводные протоки, параллелизм, дивергенция.

Salivary Glands of Vertebrates: Ecological, Morphological and Evolutionary Aspects

© N. N. Shevlyuk*, V. A. Dolgov, E. V. Dolgova, 2021

Orenburg State Medical University, Orenburg, Russia

The aim of the study was to compare ecological and morphological features and evolutionary dynamics of the salivary glands in representatives of different classes of vertebrates living in different ecological conditions.

Material and methods. The glandular structures of the tongue of vertebrates belonging to various taxonomic and ecological groups (fish, amphibians, reptiles, mammals) were studied. The material obtained was processed using histological and histochemical methods.

The results of the study demonstrated that in the course of the evolutionary transformations of vertebrates, an increase and complication of the glandular structures of the tongue occurred due to changes in the environmental factors and in the nature of nutrition and food consumed. The evolutionary transformations of the glandular structures of the organ was directed from unicellular intraepithelial glandular structures (for example, in fish) to the complex multicellular salivary glands of higher mammals, in which there was a division into terminal secretory sections and secretory pathways. In the course of evolution, the number of functions performed by the salivary glands of the tongue has also increased. The digestive and endocrine functions were added to the function of protecting the mucous organ from damage. The serous glands of the tongue are phylogenetically younger. Their occurrence is associated with the participation of the glands of the tongue in the initial stages of chemical food processing. The preservation of more ancient mucous glands against the background of the emergence of new organisms in the course of evolution - mucoserous, seromucous and serous glands, - indicates that in the course of evolutionary development, the glandular structures of the tongue demonstrate parallelism of divergent changes.

Key words: tongue, tongue glands, mucocytes, serocytes, secretory end sections, excretory ducts, parallelism, divergence.

***Автор для переписки:**

Шевлюк Николай Николаевич
Оренбургский государственный медицинский университет, ул. Советская, 6, Оренбург, 460000, Российская Федерация

***Corresponding author:**

Nikolai Shevlyuk
Orenburg State Medical University, ul. Sovetskaya, 6, Orenburg, 460000, Russian Federation
E-mail: k_histology@orgma.ru

Введение

Основная роль желез ротовой полости заключается в защите ротовой полости от повреждений и участии в начальных этапах химической обработки пищи. Продуцируемая железами слюна выполняет также функцию антимикробной защиты, участвует в водно-солевом обмене, а также за счет содержащихся в слюне различных ростовых факторов способствует активизации репаративных гистогенезов. Вопросам морфофункциональной организации желез языка различных позвоночных посвящена обширная литература [1, 2, 3, 9, 11, 13, 15, 16, 19, 26 и др.]. Однако, хорошо изученными являются железы языка птиц [10, 12, 20, 23], высших млекопитающих животных (прежде всего, лабораторных и сельскохозяйственных животных) [1, 9] и человека [1, 5, 7].

Выявлено, что по структурно-функциональной организации железы языка высших млекопитающих сходны по строению с большими слюнными железами этих животных. Они представляют собой сложную систему секреторных концевых отделов и разветвленных выводных протоков [3, 4, 5, 7, 9].

Значительное число работ посвящено гистохимическому исследованию секреторных продуктов желез языка некоторых высших позвоночных [1, 9, 10, 11, 12, 13, 16, 26 и др.]. В последние десятилетия появились иммуногистохимические работы, посвященные вопросам морфогенеза структур ротовой полости на этапах эмбрионального и постнатального периодов онтогенеза [17, 22 и др.]. Что же касается структурно-функциональной характеристики желез языка рыб, амфибий, рептилий и большинства млекопитающих естественных экосистем, то данные литературы по этому вопросу немногочисленны [1, 9, 15, 19], что указывает на недостаточность изученности этих структур у рыб, амфибий, рептилий и млекопитающих естественных экосистем. Показана роль и значимость ряда клеточных структур (например, рецепторных комплексов плазмолеммы, цитоплазмы и ядра) в обеспечении сигнальных путей гистогенеза в ходе формообразовательных процессов в эпителии ротовой полости [6, 14]. При этом вопросы сигнальных путей в процессе преобразований железистых клеток слюнных желез нуждаются в дальнейшем углубленном исследовании [6, 14]. Недостаточно разработанными оста-

ются закономерности эволюционных преобразований желез языка. Исходя из этого нами проведено исследование желез языка позвоночных в сравнительно-эволюционном и экологическом плане.

Целью исследования явилось сравнительное изучение эколого-морфологической характеристики и эволюционной динамики желез языка представителей позвоночных различных классов (рыбы, амфибии, рептилии, млекопитающие), обитающих в разных экологических условиях.

Материал и методы исследования

Объектом исследования служили железы языка 196 представителей разных таксономических групп позвоночных, обитающих в различных экологических условиях – рыб (плотва *Rutilus rutilus*, щука *Esox lucius*), амфибий (озерная лягушка *Rana ridibunda*, травяная лягушка *Rana temporaria*, обыкновенная жаба *Bufo bufo*, зеленая жаба *Bufo viridis*), рептилий (прыткая ящерица *Lacerta agilis*, степная черепаха *Testudo horsfieldi*, болотная черепаха *Emys orbicularis*, серый варан *Varanus griseus*, обыкновенная гадюка *Vipera berus*), млекопитающих (животные естественных экосистем – обыкновенный еж *Erinaceus europaeus*, рыжая вечерница *Nyctalus noctula*, большой суслик *Citellus major*, малый суслик *Citellus pygmaeus*, а также лабораторные и домашние животные – серая крыса *Rattus norvegicus*, кролик *Oryctolagus cuniculus*, кошка *Felis catus*, собака *Canis lupus*, свинья *Sus scrofa*, крупный рогатый скот *Bos Taurus*).

Исследовали по 10 языков от половозрелых животных каждого вида (за исключением серого варана и гадюки, у которых исследовали по 3 языка от каждого вида). Сбор материала осуществляли в весенне-летний период. Эвтаназию животных осуществляли передозировкой эфирным наркозом, либо декапитацией под эфирным наркозом с учетом требований «Европейской конвенции по защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в научных целях» (1986).

Полученный материал фиксировали в 12% нейтральном растворе формалина, спирт-формоле, ценкер-формоле, жидкости Карнуа. Парафиновые срезы толщиной 5–7 мкм окрашивали обзорными гистологическими (гематоксилином Майера и эозином), гистохимическими (гликоген и ШИК-позитивные мукополисахариды выявляли перйодат-Шик-реакцией, кислые мукополисахариды выявляли с использованием основного коричневого и альцианового синего, суммарный белок – по методу Даниелли). Для дифференцировки выявленных компонентов секрета проводили соответствующие ферментативные и химические контроли [8]. На гистологических срезах

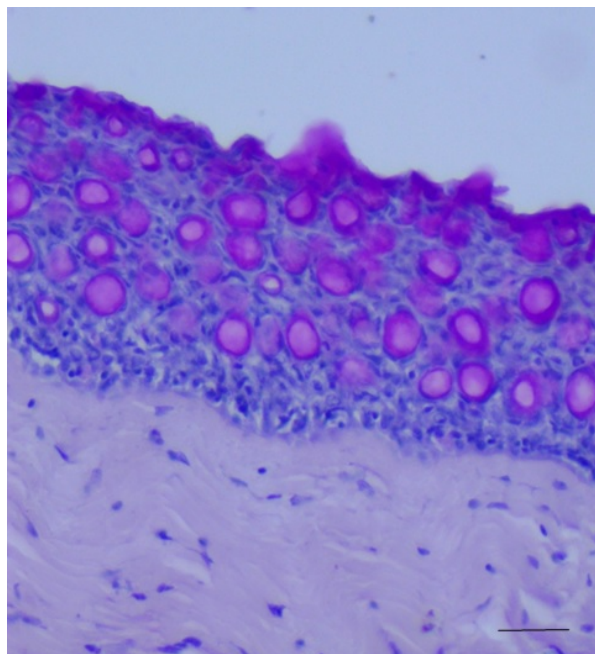


Рис. 1. Язык плотвы. Окраска: ШИК-реакция. Препарат демонстрирует высокое содержание слизистых (бокаловидных) клеток в составе многослойного эпителия. Масштабный отрезок – 20 мкм.

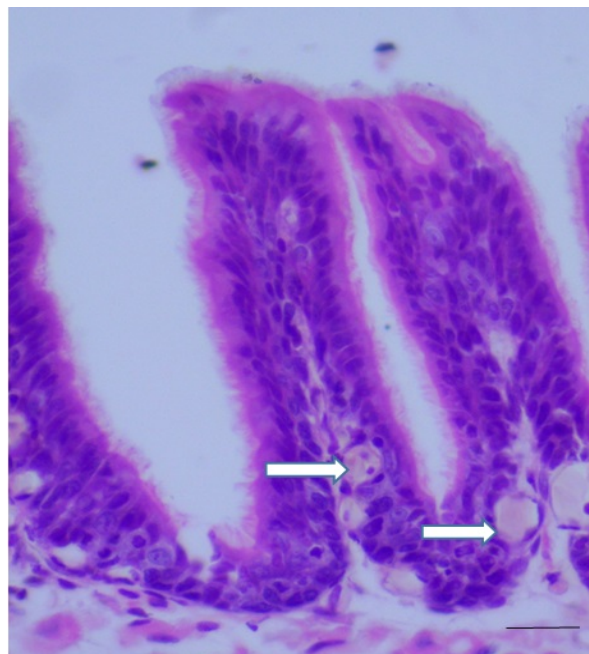


Рис. 2. Верхняя поверхность языка обыкновенной жабы. Окраска гематоксилином Майера и эозином. Стрелкой обозначены бокаловидные клетки в составе покровного эпителия. Масштабный отрезок – 20 мкм.

проводили морфометрию некоторых параметров железистых структур (высоту эпителия, размеры бокаловидных клеток, процентное содержание бокаловидных клеток в эпителии, диаметр различных видов секреторных концевых отделов). При анализе распределения признаков в группах использовали непараметрические показатели. Полученные цифровые показатели обрабатывали с использованием программы “Statistica-7”.

Результаты и их обсуждение

Рыбы

Язык исследованных рыб устроен просто. Он представлен складкой слизистой оболочки дна ротовой полости, мышечная ткань в языке рыб отсутствует (имеются единичные гладкие миоциты в составе соединительной ткани собственной пластинки слизистой оболочки). Покровный эпителий языка является многослойным плоским, количество слоев эпителиальных клеток 15–25 (17.4 ± 0.7). У исследованных нами рыб железистые структуры языка расположены интраэпителиально и представлены многочисленными бокаловидными клетками в покровном многослойном плоском эпителии органа. Размеры бокаловидных клеток весьма вариабельны. Так, их высота колеблется в пределах 13–27 мкм (средняя величина 17.4 ± 1.5 мкм). Бокаловидные клетки расположены на разных уровнях эпителиального пласта, за исключением базального слоя (рис. 1). Подсчет бокаловидных клеток показал, что степень развития железистых структур в языке щуки выше, чем у плот-

вы. На гистологических срезах площадь бокаловидных клеток в эпителии языка плотвы составляет $29.4 \pm 2.5\%$, в языке щуки – $38.7 \pm 2.1\%$. При этом у щуки значительная часть слизистой оболочки представляет сплошное железистое поле. Подобные различия, связаны, прежде всего, с характером питания этих рыб. Более высокая представленность железистых структур в языке щуки в сравнении с плотвой, очевидно, связана с тем, что щука, является хищником, и, очевидно, при захвате пищи испытывает более выраженные повреждающие воздействия на слизистую оболочку языка, что требует, соответственно и большей секреции слизи с целью защиты поверхности ротовой полости от механических повреждений. В составе секрета желез исследованных рыб выявляется большое количество ШИК-позитивных веществ (рис. 1) и незначительное содержание белковых веществ. То есть, по характеру продуцируемого секрета эти железистые структуры являются слизистыми.

Амфибии

У амфибий структура языка усложняется. В нем возникает хорошо развитая мышечная ткань. Язык амфибий характеризуется большим видовым разнообразием и существенно отличается от языка млекопитающих. Так, например, у бесхвостых амфибий (из которых нами исследованы по два вида лягушек и жаб) язык прикрепляется передним концом к краю нижней челюсти, а задняя часть его свободна, не прикреплена ко дну ротовой полости, что позволяет выбрасывать язык

Таблица 1

Морфометрические параметры секреторных концевых отделов желез языка некоторых амфибий и рептилий

Вид животного	Диаметр секреторных концевых отделов (мкм)
Жаба обыкновенная	47.3±2.1
Жаба зеленая	44.3±1.5
Лягушка озерная	39.2±1.5
Лягушка травяная	41.3±1.8
Черепаша степная	43.6±2.0

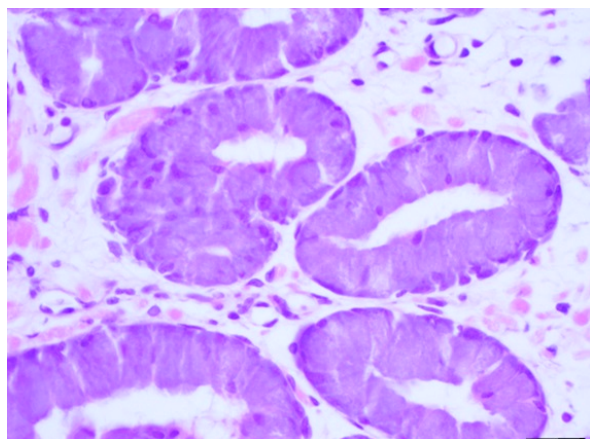


Рис. 3. Железы языка обыкновенной жабы. Окраска гематоксилином Майера и эозином. Масштабный отрезок – 20 мкм

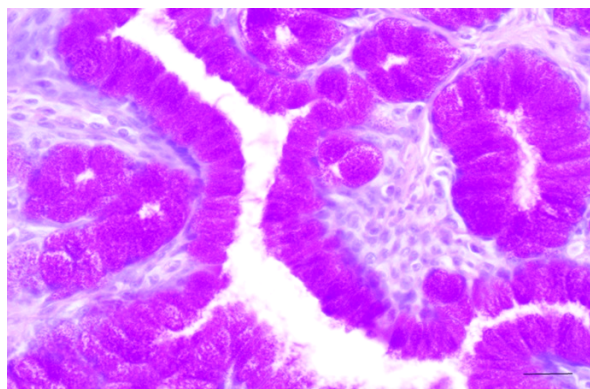


Рис. 4. Железы языка обыкновенной жабы. Окраска: ШИК-реакция. Масштабный отрезок – 20 мкм.

вперед из ротовой полости при ловле насекомых. У амфибий в связи с обитанием не только в водной среде, но и на суше, железистый аппарат языка развит лучше, чем у рыб. Слизистая оболочка на верхней и нижней поверхностях языка у исследованных лягушек и жаб покрыта многоядным мерцательным эпителием, в котором содержится большое количество бокаловидных клеток. Следует отметить, что нижняя поверхность языка лягушек и жаб имеет ровную поверхность, а на всей верхней поверхности языка имеются глубокие крипты (рис. 2). Основная масса железистых структур языка лягушек и жаб представлена расположенными в слизистой оболочке языка простыми трубчатыми железами, которые занимают практически весь объем слизистой оболочки верхней поверхности органа (рис. 3, 4). Диаметр концевых отделов этих желез колеблется в пределах 45–70 мкм. Средние размеры

концевых отделов желез языка лягушек и жаб представлены в табл. 1.

Наличие железистых структур, расположенных в толще языка между мышечных пучков, является отражением адаптационных процессов в организме амфибий, связанных с приспособлением их к жизни на суше. Выделение железистыми структурами языка лягушек и жаб клейкого секрета обеспечивает приклеиванию насекомых к языку. Гистохимические исследования показали, что в составе секрета желез языка изученных амфибий выявляется высокое содержание как белковых, так и слизистых компонентов секрета (гиалуроновой кислоты, сиаломуцинов, хондроитинсульфата и др.), что позволяет характеризовать эти железы как мукосерозные. При этом железы в языке жаб характеризуются более высоким содержанием мукополисахаридов в составе секрета по сравнению с лягушками. На рис. 4 показаны железы обыкновенной жабы, демонстрирующие высокое содержание ШИК-позитивных веществ.

Таким образом, у исследованных амфибий секреция желез языка обеспечивает (как и у рыб) функцию защиты слизистой оболочки органа от механических и иных повреждений. Вместе с тем у бесхвостых амфибий (лягушек и жаб) клейкие свойства секрета желез языка используются при захвате добычи (ловле насекомых). В процессе химической обработки пищи железы языка амфибий не участвуют.

Рептилии

Степень развития железистых структур языка у изученных нами рептилий варьировала, имеются виды и с хорошо развитым железистым аппаратом языка и виды, которых железистые структуры в органе развиты слабее. Прим. этому в ряде случаев прослеживается связь между характером среды обитания и степенью развития железистого аппарата ротовой полости. Так, из исследованных нами видов наиболее развит железистый аппарат языка у степной черепахи, обитающей на суше в условиях засушливого и пустынного климата.

Наряду с отдельными бокаловидными клетками в покровном эпителии органа в языке степной черепахи имеются железы, в которых четко различаются секреторные концевые отделы и система выводных протоков.

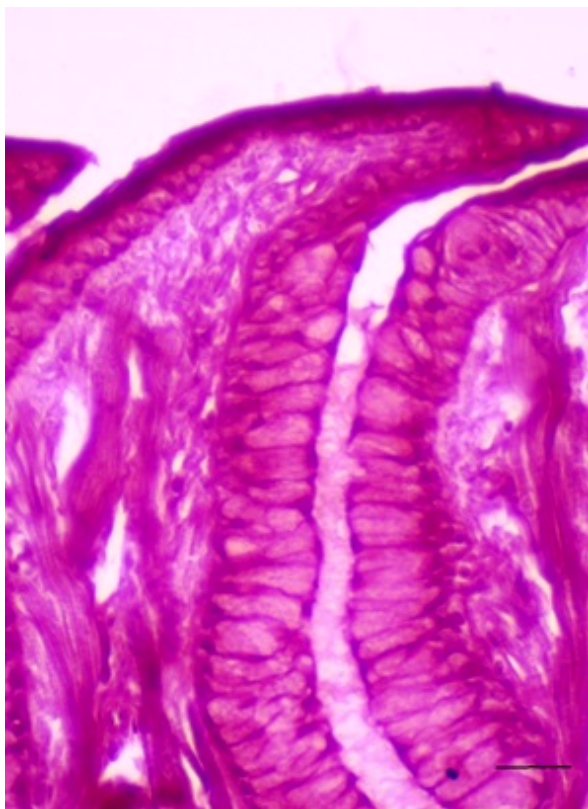


Рис. 5. Верхняя поверхность языка прыткой ящерицы. Окраска на суммарный белок по Даниелли. Масштабный отрезок – 20 мкм

Это сложные трубчатые железы, стенка концевых отделов и выводных протоков которых образована двуслойным эпителием. Секреторная часть концевых отделов представлена одним слоем железистых клеток кубической или цилиндрической формы, снаружи от которых расположены миоэпителиальные клетки.

Следует обратить внимание на неоднородность морфологических характеристик секреторных клеток в пределах одного концевого секреторного отдела. В составе некоторых концевых отделов одновременно присутствуют как типично белковые, так и типично слизистые клетки. Размеры секреторных концевых отделов желез языка степной черепахи представлены в табл. 1. Слизистая оболочка выводных протоков желез языка степной черепахи выстлана двуслойным и многослойным (в крупных выводных протоках) эпителием.

Основным компонентом секрета желез языка степной черепахи являются мукополисахариды (хондроитинсульфаты, гиалуроновая кислота, сиаломуцины). Содержание белковых веществ в цитоплазме железистых клеток умеренное, что дает основание считать эти железы мукосерозными.

У близкого в таксономическом отношении вида – болотной черепахи, обитающей в иных экологических условиях (в водоемах) железистые структуры развиты слабее, чем у степной черепахи и представлены неглубоки-

ми криптами, образованными многослойным (преимущественно двуслойным) эпителием, расположенными между сосочков языка. В этих структурах не выражена дифференцировка на концевые секреторные отделы и секреторные пути. Сходное строение имеет железистый аппарат языка и у прыткой ящерицы (рис. 5), хотя среды обитания ее – суша, в том числе и местности с засушливым климатом. Состав секрета желез языка болотной черепахи и прыткой ящерицы принципиально не отличается от такового в языке степной черепахи. При этом у черепах и ящерицы железистые структуры органа (крипты) являются однотипными по структуре, среди крипт нет подразделения на слизистые и белковые, как нет и сложно устроенной системы секреторных путей.

Таким образом, у исследованных рептилий мы наблюдаем реализацию защиты органа от повреждения путем выработки слюны. Другой вариант реализации защиты поверхности языка от повреждения наблюдается, например, у варана и гадюки. Практически вся поверхность языка этих рептилий покрыта многослойным плоским ороговевающим эпителием. При этом интраэпителиальные железистые структуры в этом эпителии не выявляются, а железы в составе собственной пластинки слизистой оболочки, а также железы, расположенные между мышцами органа отсутствуют. Отсутствие желез в языке варана возможно, обусловлено значительным развитием подъязычной железы, тесно примыкающей к языку. Таким образом, у исследованных нами рептилий секреция слюнных желез языка обеспечивает защиту органа от повреждений, процессы химического расщепления пищи у рептилий в ротовой полости не происходят.

Млекопитающие

Если у исследованных нами низших позвоночных важнейшей функцией железистых структур языка явилось их участие в увлажнении поверхности слизистой оболочки ротовой полости, то у млекопитающих к числу важных функций добавляется пищеварительная функция, функция участия секрета желез языка в начальных этапах переваривания пищи. Хотя основной вклад в пищеварение в ротовой полости вносят большие слюнные железы, и они у большинства млекопитающих достигают большого развития, мелкие слюнные железы ротовой полости, в том числе и железы языка, также сохраняются и являются хорошо развитыми (рис. 6–8). У исследованных млекопитающих в покровном эпителии языка интраэпителиальные железистые структуры отсутствовали (рис. 7). Железистые структуры языка млекопитающих расположены как в подслизистой основе слизистой оболочки, так и между мышцами языка. Железы языка у млекопитающих хорошо развиты и

Таблица 2

Морфометрические параметры секреторных концевых отделов желез языка некоторых млекопитающих

Вид животного	Диаметр серозных концевых отделов (мкм)	Диаметр слизистых концевых отделов (мкм)
Обыкновенный еж	21.2±3.0	56.5±2.4
Рыжая вечерница	22.4±1.3	39.0±1.5
Суслик малый	30.7±2.5	49.2±2.9
Суслик большой	31.3±1.8	48.7±3.3
Серая крыса	33.7±2.3	53.1±2.8
Кролик	36.1±2.3	58.3±3.0
Кошка домашняя	34.5±2.4	59.3±4.1
Свинья	37.6±3.2	57.6±3.5
Крупный рогатый скот	38.2±1.7	60.0±2.7

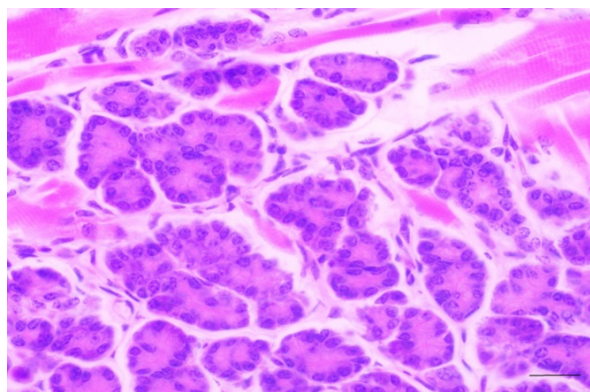


Рис. 6. Железы языка обыкновенного ежа. Окраска: гематоксин Майера и эозин. Масштабный отрезок – 20 мкм.

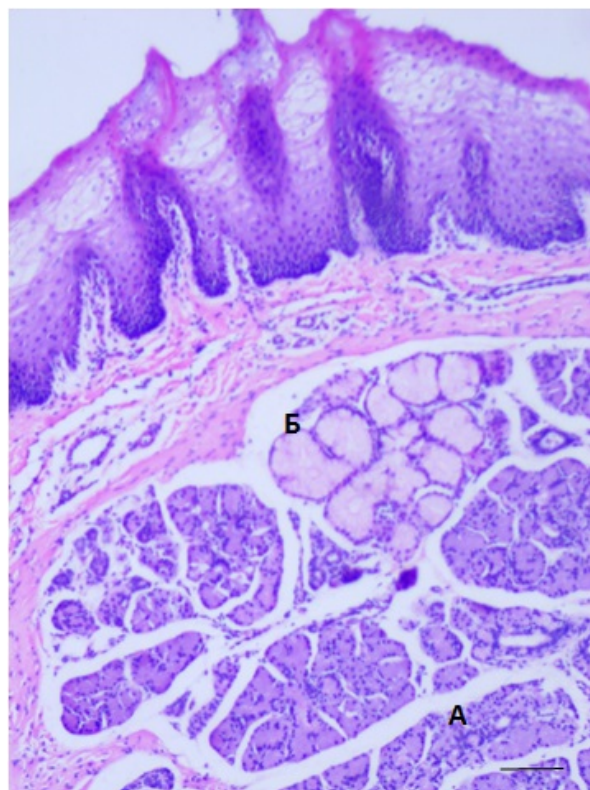


Рис. 7. Серозные (А) и слизистые (Б) железы в языке свиньи. Окраска гематоксином Майера и эозин. Масштабный отрезок – 80 мкм.

представлены (в отличие от низших позвоночных) различными группами железистых структур, локализованных в разных отделах языка. Рис. 6 демонстрирует белковые и слизистые железы языка свиньи. Основная масса железистых структур языка млекопитающих располагается в мышечной основе органа. Отличительной особенностью желез языка млекопитающих является четкое разделение на секреторные концевые отделы и секретоотводящие пути (что не всегда наблюдается в железистых структурах языка у низших позвоночных). Диаметр концевых отделов слюнных желез языка существенно варьирует у разных видов. Так, например, диаметр серозных концевых отделов у ежа равен 31.2 ± 3.0 мкм, у рыжей вечерницы – 22.4 ± 1.3 мкм, у свиньи – 41.6 ± 3.2 мкм. Следует также отметить, что у каждого из исследованных видов млекопитающих диаметр слизистых (мукозных) концевых отделов всегда более чем в два раза превышает диаметр серозных (белковых) концевых отделов. Обращает на себя внимание различие в величине просветов белковых и слизистых концевых отделов: в белковых концевых отделах просвет почти незаметен, тогда как в слизистых он колеблется в пределах 10–20 мкм.

Секреторные концевые отделы желез языка млекопитающих образованы двуслойным эпителием. Внутренний слой эпителия составляют секреторные эпителиоциты, а наружный слой представлен миоэпителиоцитами. Секреторные эпителиоциты серозных концевых отделов имеют коническую форму, а в слизистых концевых отделах – кубическую, либо цилиндрическую. Эпителий внутридольковых концевых отделов образован двуслойным эпителием, а эпителий более крупных междольковых выводных протоков – многослойным. Морфометрическая характеристика секреторных концевых отделов некоторых млекопитающих представлена в табл. 2.

По характеру своей организации железы языка крупных млекопитающих (среди

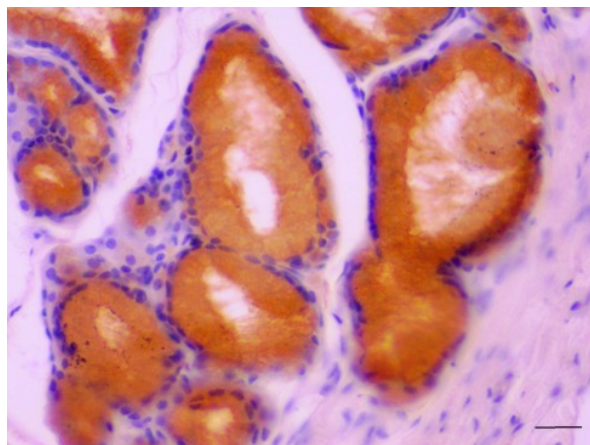


Рис. 8. Слизистые железы языка кошки. Окраска основным коричневым. Масштабный отрезок – 20 мкм.

исследованных нами к таковым относится свинья и крупный рогатый скот) сложно устроены, чаще всего они являются альвеолярно-трубчатыми и по сложности структурной организации сходны с большими слюнными железами этих животных. Так, система внутридольковых выводных протоков в железах языка крупных млекопитающих сходна с таковой в больших слюнных железах. Например, в железах языка домашних животных выявляются как вставочные, так и исчерченные выводные протоки (слюнные трубки). Наличие в составе желез языка млекопитающих структур, сходных со слюнными трубками (исчерченными протоками) больших слюнных желез позволяет предположить, что слюнные железы языка млекопитающих обеспечивают также и эндокринную функцию (как это происходит в больших слюнных железах).

При этом выявлено, что железистые структуры разного типа (слизистые, белковые) в языке млекопитающих чаще всего расположены в различных участках органа. Так, белковые железы языка человека преимущественно сосредоточены в его корне (эбнеровские железы) и теле [1, 7]. Слизистые железы локализуются преимущественно в передней части языка [1, 7]. У исследованных нами крупных млекопитающих (например, свиньи) наблюдается сходная с человеком картина распределения белковых и слизистых желез в языке. Что же касается более мелких млекопитающих, то в их языке не удалось выявить строгой системы распределения белковых и слизистых желез. В теле языка, в его корне и кончике у многих мелких млекопитающих (например, у летучей мыши рыжей вечерницы, у ежа) расположены как белковые, так и слизистые и смешанные железистые структуры.

Железы языка млекопитающих продуцируют широкий спектр химических веществ в составе слюны. Так, у млекопитающих в языке выделяют серозные, мукозные (рис. 8)

и смешанные железы, которые отличаются не только по составу продуцируемого секрета, но также и по структурной организации секреторных концевых отделов, а также и по своей топографии. Это указывает на наличие в ходе эволюции дивергентного характера преобразований железистых структур позвоночных. В составе секрета серозных желез выявляются различные группы ферментов (протео-, липо- и амилолитические). В слизистом компоненте секрета обнаруживаются сиаломуцины, гиалуроновая кислота, хондроитин, хондроитинсульфат. При этом следует отметить, что спектр химических веществ, продуцируемых слизистыми слюнными железами языка млекопитающих сходен с таковым, описанным авторами для рыб, амфибий, рептилий и птиц [1, 10, 11, 12, 13, 20, 26]. Указанные факты свидетельствуют о параллелизме в эволюции слюнных желез позвоночных. Вместе с тем необходимо указать, что в ходе эволюции от рыб к млекопитающим произошло увеличение функций, выполняемых слюнными железами.

Выводы

Проведенное исследование позволило установить основные закономерности преобразования слюнных желез языка в ходе эволюции позвоночных.

1. В процессе эволюции позвоночных происходило увеличение и усложнение железистых структур языка, обусловленное как изменением экологических факторов среды обитания, так и изменением характера питания и потребляемой пищи.
2. Эволюционные преобразования шли в направлении от одноклеточных интраэпителиальных железистых структур (например, в языке рыб) к сложно устроенным многоклеточным железам языка высших млекопитающих.
3. Процесс усложнения железистых структур привел к появлению в железах разделения на секреторнопродуцирующие (секреторные концевые отделы) и секреторноотводящие структуры (система выводных протоков).
4. У близких видов животных, относящихся к различным экологическим группам (по среде обитания, способу питания и характеру потребляемой пищи) степень развития железистых структур в языке может значительно варьировать, наибольшая вариабельность, например, наблюдается у рептилий и млекопитающих.
5. Первыми в процессе эволюции возникают слизистые железистые структуры языка (примером их могут служить бокаловидные клетки в покровном эпителии рыб и амфибий), которые в дальнейшем продолжают сохраняться у представителей

всех классов позвоночных. Возникновение и развитие слизистых железистых структур обусловлено необходимостью защиты слизистой оболочки языка (за счет продуцируемых мукоидных веществ) от повреждений.

6. Серозные железистые структуры языка являются филогенетически более молодыми и их появление связано с вовлечением желез языка в пищеварение (выработка пищеварительных ферментов).
7. Сохранение более древних слизистых железистых структур на фоне появления в ходе эволюции организмов новых – муко-серозных, серомукозных и серозных, свидетельствует о том, что в ходе эволюционного развития железистые структуры языка демонстрируют параллелизм дивергентных изменений.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы / References

1. Герловин Е.Ш. Гистогенез и дифференцировка пищеварительных желез. М.: Медицина; 1978 [Gerlovina ESh. Gistogenez i differentsirovka pishchevaritel'nykh zhelez. Moscow: Meditsina; 1978] (in Russian).
2. Ключкова С.В., Кварацхелия А.Г., Олсуфьева А.В., Алексеева Н.Т., Никитюк Д.Б. Некоторые макро-микроскопические особенности железистого аппарата языка в возрастном аспекте. Журнал анатомии и гистопатологии. 2016;5(4):25–8 [Klochkova SV, Kvaratskheliya AG, Olsufyeva AV, Alexeeva NT, Nikityuk DB. Some Macro-Microscopic Features of the Glandular Apparatus of the Tongue at Different Ages. Journal of Anatomy and Histopathology. 2016;5(4):25–8] (in Russian). doi: 10.18499/2225-7357-2016-5-4-25-28
3. Олсуфьева А.В., Бодрова И.В., Васянина К.А., Вовкогон А.Д., Олсуфьев С.С., Чиж Р.С. Железы языка и глотки, их роль в обеспечении местного иммунитета в полости рта. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 2020;169(3):346–50 [Olsufyeva AV, Bodrova IV, Vasyanina KA, Vovkogon AD, Olsufiev SS, Chizh RS. Glands of the Tongue and Pharynx, their Role in Ensuring Local Immunity in the Oral Cavity. Bulletin of Experimental Biology and Medicine. 2020;169(3):346–50] (in Russian).
4. Олсуфьева А.В., Никитюк Д.Б. К вопросу о макро-микроскопической анатомии железистых структур языка. Системный анализ и управление в биомедицинских системах. 2013;12(4):1045–49 [Olsufyeva AV, Nikityuk DB. About Macro-Microscopical Anatomy of Glandular Structures of the Tongue. System Analysis and Management in Biomedical Systems. 2013;12(4):1045–49] (in Russian).
5. Сапин М.Р., Николенько В.Н., Чавва С.В., Алексеева Н.Т., Никитюк Д.Б. Вопросы классификации и морфогенеза малых желез стенок полых внутренних органов. Журнал анатомии и гистопатологии. 2013;2(1):9–17 [Sapin MR, Nikolenko VN, Chava SV, Alexeeva NT, Nikityuk DB. Points of Classification and Regularities of the Construction of Small Glands in the Wall of Hollow Organs. Journal of Anatomy and Histopathology. 2013;2(1):9–17] (in Russian).
6. Соловьев Г.С., Шидин В.А., Идрисов Р.А., Пантелеев С.М., Вихарева Л.В., Маргарян А.В., Соловьева А.Г. Меторизис при формировании анизоморфных эпителиев стомодеума и глоточной кишки у эмбриона человека. Морфология. 2018;154(6):12–7 [Solovyev GS, Shidin VA, Idrisov RA, Panteleev SM, Vikhareva LV, Margaryan AV, Solovyeva OG. Metorisis in the Formation of Anisomorphic Epithelia in Stomodeum and Pharyngeal Gut of the Human Embryo. Morfologiya. 2018;154(6):12–7] (in Russian).
7. Стадников А.А. Гистологические характеристики желез языка в онтогенезе человека и эксперименте на животных. Архив анат. 1973;64(4):45–9 [Stadnikov AA. Gistologicheskie kharakteristiki zhelez yazyka v ontogeneze cheloveka i eksperimente na zhivotnykh. Arkhiv anat. 1973;64(4):45–9] (in Russian).
8. Хонин Г.А., Барашкова С.А., Семченко В.В. Морфологические методы исследования в ветеринарной медицине. Омск: Омская областная типография; 2004 [Khonin GA, Barashkova SA, Semchenko VV. Morfologicheskie metody issledovaniya v veterinarnoi meditsine. Omsk: Omskaya oblastnaya tipografiya; 2004] (in Russian).
9. Шевлюк Н.Н. К гистохимической характеристике слюнных желез языка некоторых классов позвоночных. Архив анат. 1976;70(3):58–62 [Shevlyuk NN. K gistokhimicheskoi kharakteristike slyunnykh zhelez yazyka nekotorykh klassov pozvonochnykh. Arkhiv anat. 1976;70(3):58–62] (in Russian).
10. Almansour MI, Jarrard BM. Morphological, histological and histochemical study of the lingual salivary glands of the little egret, egrettagarzetta. Saudi J. Biol. Sci. 2007;14(1):75–81.
11. Arthitvond S, Makmee N, Suprasertark A. Histochemical detection of glycoconjugates in the anterior lingual salivary glands of the domestic fowl. Kasetsart J. Nat. Sci. 1999;33:243–50.
12. Başak F, Atalgin ŞH, Bozkurt EÜ. Tongue and lingual salivary glands of the canary: scanning electron microscopy and histochemical study. Folia Morphologica. 2017 Sep 7;76(3):348–54. doi: 10.5603/fm.a2017.0014
13. Bozkurt EU, Gultikne ME, Yildiz D, Bolat D. Ultrastructure of the tongue and histochemical features of the lingual salivary glands in buzzards. Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences. 2018;42(3):161–7.
14. Choe CP, Crump JG. Eph-Pak2a signaling regulates branching of the pharyngeal endoderm by inhibiting late-stage epithelial dynamics. Development. 2015 Feb 27;142(6):1089–94. doi: 10.1242/dev.115774. Epub 2015 Feb 27
15. Dehkordi RAF, Parchami A, Bahadoran S. Light and scanning electron microscopic study of the tongue in the zebra finch *carduelis carduelis* (aves: Passeriformes: fringillidae). Slov. Vet. Res. 2010;47(4):139–44.
16. Erdogan S, Sagsoz H, Akbalik ME. Anatomical and histological structure of the tongue and histochemical characteristics of the lingual salivary glands in the Chukar partridge (*Alectoris*

- chukar, Gray 1830). Br. Poult Sci. 2012;53(3):307–15. doi: 10.1080/00071668.2012.700507
17. Hand AR, Sivakumar S, Barta I, Ball WD, Mirels I. Immunocytochemical studies of cell differentiation during rat submandibular gland development. Eur. J. Morphol. 1996 Aug;34(3):149–54. doi: 10.1076/ejom.34.3.149.13032
 18. Hardy G, Kramer B. The myoepithelium of human major salivary glands revisited. South African Dental Journal. 1998 Jul;53(7):371–5.
 19. Iwasaki S. Evolution of the structure and function of the vertebrate tongue. J. Anat. 2002;201(1):1–13. doi: 10.1046/j.1469-7580.2002.00073.x.
 20. Liman N, Bayram G, Kocak M. Histological and histochemical studies of the lingual, preglottal and laryngeal salivary glands of the Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) at the post-hatching period. Anat. Histol. Embryol. 2001;30(6):367–73. doi: 10.1046/j.1439-0264.2001.00353.x.
 21. Mu L, Sanders J. Neuromuscular organization of the canine tongue. Anat. Record. 1999;256(4):412–24.
 22. Ogawa Y. Immunocytochemistry of myoepithelial cells in the salivary glands. Progress in Histochemistry and Cytochemistry. 2003 Jan;38(4):343–426. doi: 10.1016/S0079-6336(03)80001-3
 23. Parchami A, Dehkordi RAF. Lingual structure in the domestic pigeon (*Columba livia domestica*): a light and scanning electron microscopic study. World Applied Sciences Journal. 2011;12(9):1517–22.
 24. Pattanaik PK, Sahoo G, Barik N, Bisoi PS, Dash AK. Antimicrobial efficacy of mucosal proteins from sheep and goat. Indian veterinary journal. 2012;89(2):19–22.
 25. Sivakumar S, Mirels L, Miranda AJ, Hand AR. Secretory protein expression patterns during rat parotid gland development. The Anatomical Record. 1998 Nov;252(3):485–97. doi: 10.1002/(sici)1097-0185(199811)252:3
 26. Taib NT, Jarrard BM. Histological and histochemical characterization of the lingual salivary glands of the quail, *coturnix coturnix*. Saudi J Bio Sci. 2008;5(2):33–41

Поступила в редакцию 28.12.2020
Принята в печать 8.02.2021

Received 28.12.2020
Accepted 8.02.2021

Для цитирования: Шевлюк Н.Н., Долгов В.А., Долгова Е.В. Железы языка позвоночных: эколого-морфологические и эволюционные аспекты. Журнал анатомии и гистопатологии. 2021; 10(1): 68–76. doi: 10.18499/2225-7357-2021-10-1-68-76

For citation: Shevlyuk N.N., Dolgov V.A., Dolgova E.V. Salivary Glands of Vertebrates: Ecological, Morphological and Evolutionary Aspects. Journal of Anatomy and Histopathology. 2021; 10(1): 68–76. doi: 10.18499/2225-7357-2021-10-1-68-76