



УДК 597. 8:591. 82/85

Н. М. Акуленко, Н. В. Дзюбенко

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
Национальной Академии Наук Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601, Украина
E-mail: akden@i.ua

МЕХАНИЗМЫ И СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ РОСТА ДЛИННЫХ ТРУБЧАТЫХ КОСТЕЙ У ПОЛОВОЗРЕЛЫХ ОСОБЕЙ ЛЯГУШКИ ОЗЕРНОЙ

В статье детально рассмотрены морфологические и гистологические изменения костной и хрящевой части бедренной кости половозрелых особей лягушки озерной в течение года. Полученные данные использованы для реконструкции механизмов продольного роста костей конечностей у половозрелых особей бесхвостых амфибий и их сезонной динамики. Сделан вывод, что рост кости в длину включает в себя рост хрящевого эпифиза, резорбцию его внутренней поверхности с образованием балкообразных структур, синтез кости (или остеоида) на поверхности данных структур и их окончательную резорбцию. Рост эпифиза начинается осенью и завершается к маю. Резорбция и перестройка его внутренней части происходит во время периода размножения. Тогда же предположительно происходит рост костной трубки

К л ю ч е в ы е с л о в а: амфибии, кость, хрящ, сезонные изменения

Введение

Несмотря на определенный интерес к исследованиям костной ткани пойкилотермных тетрапод, особенности их остеогенеза после наступления половой зрелости изучены не достаточно. По нашему мнению, в первую очередь это вызвано тем, что упомянутые исследования проводятся зоологами и направлены на решение узкого круга конкретных вопросов (Смирина, Ройтенберг, 2012). Они производятся с целью определения возраста и преимущественно касаются динамики периостального остеогенеза и образования «годовых колец» в диафизарной части длинных костей конечностей. В итоге даже применительно к этим, узкоспециальным, вопросам результаты получаются несколько противоречивыми. Однако известно, что у пойкилотермных тетрапод увеличение длины тела, в том числе и конечностей, происходит в течение всей жизни (Кузьмин, 1999). Соответственно рост костей конечностей в длину как минимум процесс не менее важный, и этот процесс невозможно

© Н. М. Акуленко, Н. В. Дзюбенко, 2016

описать как прирост «годовых колец» за счет активности периоста.

Некоторые сомнения вызывает и само предположение о том, что сезонные различия в свойствах костного матрикса сохраняются в течение всей последующей жизни животного в неизменном виде (Смирина, 1972). Современные исследования физиологии костной ткани у млекопитающих заставляют рассматривать комплекс клеток и основного вещества кости как динамичное образование. Остеоциты, контактируя между собой отростками, образуют синцитиальную сеть внутри компактной кости, воспринимающую сигналы, в частности об изменении гормонального статуса организма или о механических воздействиях на кость, что характерно для всех наземных тетрапод (Сао et al., 2011). В опытах на млекопитающих показано, что остеоциты, даже во внутренних слоях костного матрикса, могут инициировать процессы деминерализации, лизиса или, напротив, минерализации и осуществлять синтез новых порций органического матрикса (Родионова, 2006). Таким образом, остеоциты в течение всей жизни животного являются активными регуляторами метаболизма костной ткани. Клетки опорных тканей (остеоциты, хондроциты, фибробласты) играют также активную роль в процессах резорбции костного и хрящевого матрикса (Заварзин, 1976; Родионова, 2006). Исследования функциональных особенностей остеоцитарного синцития у представителей земноводных только начаты, однако первые результаты уже подтверждают его функциональное сходство с таковым млекопитающих.

С точки зрения логики, рост кости в течение всей жизни, который наблюдается у бесхвостых амфибий, тем более должен сопровождаться активностью процессов не только остеосинтеза, но и ремоделирования. Это требуется для сохранения формы кости в процессе линейного роста. Предложенная Э. Смириной схема, подразумевающая исключительно периостальный рост кости и резорбцию внутренних слоев со стороны эндоста (Смирина, 1972), является не единственно возможной. Как минимум, она не раскрывает механизмы роста кости в длину. Наши исследования активности костного мозга в течение года, выполненные на озерной лягушке, показали, что в течение годового цикла происходят также значительные морфологические перестройки в зоне метафизов длинных костей (Акуленко, 2015). Эти данные заставили обратить внимание на сезонные особенности и функциональное значение процессов ремоделирования длинных трубчатых костей. Целью настоящей работы было изучить морфологические изменения в бедренной кости половозрелых особей лягушки озерной в течение года, проанализировать их роль в процессах роста конечностей, и по возможности реконструировать сезонную динамику рассмотренных нами процессов.

Материалы и методы

Объектом исследования были бедренные кости, забранные у 46 самцов лягушки озерной, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), которые отлавливались на протяжении 1,5 года по 2 экз. за один раз с интервалами от 2-х недель до 1 месяца. Все животные были половозрелыми и достаточно крупными (8–10 см, 45–50 г); линейный рост у таких особей должен иметь темпы, характерные для стареющих животных. Бедренные кости фиксировались в жидкости Буэна и выдерживались в ней до окончания декальцинации. Затем они проводились по спиртам и заливались в парафин. Парафиновые срезы толщиной 5 мкм окрашивались по Паппенгейму, а

также гематоксилином Майера-тионином-эозином и рассматривались под световым микроскопом. Используемые нами методы окраски позволяют четко идентифицировать клеточные элементы кости, хряща и костного мозга, легко отличать костные и хрящевые структуры, определить степень базофилии костного матрикса, если он неоднороден.

Результаты и обсуждение

Согласно общепринятым взглядам, бедренная кость амфибий состоит из костного цилиндра (диафизарной трубки) и хрящевых эпифизов, которые охватывают его концы наподобие пробки от шампанского. Считается, что костная часть состоит из грубоволокнистой кости и в ней нет выраженных остеонов (Мажуга и др., 1993). Однако наши наблюдения показывают, что слои костной ткани в диафизарной трубке могут существенно различаться по строению, в том числе и по структуре костного матрикса. Однако в рамках настоящей работы мы решили ограничиться рассмотрением процессов, связанных с продольным ростом кости и оставить вопрос строения компактной кости в диафизарной трубке для дальнейшего рассмотрения.

Прежде всего бросается в глаза то, что в апреле и мае во внутренней полости бедренной кости у всех отловленных нами животных обнаруживаются подобия костных балок. Они присутствуют в метафизарной части кости и, в отличие от костных балок млекопитающих, состоят из 2-х слоев: кости и хряща (рис. 5). При этом хрящ всегда находится внутри, а слои пластинчатой кости окружают его снаружи. Собственно говоря, эти слои оксифильного матрикса в отдельных случаях точнее называть не костью, а остеоидом, потому что они не всегда содержат остеоциты. В июне упомянутые балки становятся очень тонкими, и внутренние



Рис. 1. Лакуна резорбции в хрящевом эпифизе бедренной кости лягушки озерной. Начало апреля. Микрофото. Окраска по Паппенгейму. X 200.

Fig. 1. Lacuna of resorption in the cartilaginous epiphysis of the femur of a marsh frog. The beginning of April. Coloring according to Pappenheim. X 200.

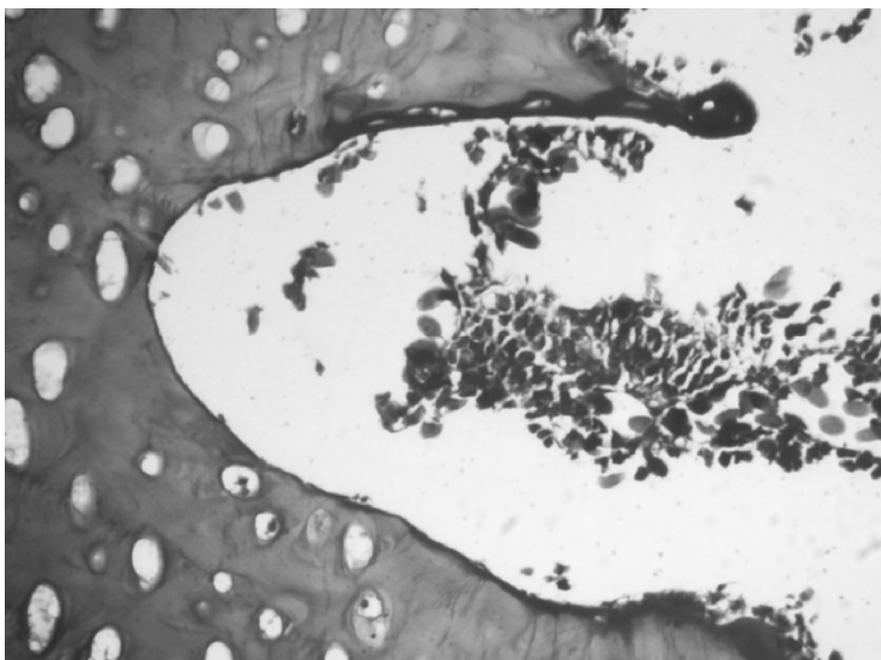


Рис. 2. Лакуна резорбции в хрящевом эпифизе бедренной кости лягушки озерной. Начало июня. Микрофото. Окраска по Паппенгейму. X 200.

Fig. 2. Lacuna of resorption in the cartilaginous epiphysis of the femur of a marsh frog. The beginning of June. Microphoto. Coloring according to Pappenheim. X 200.

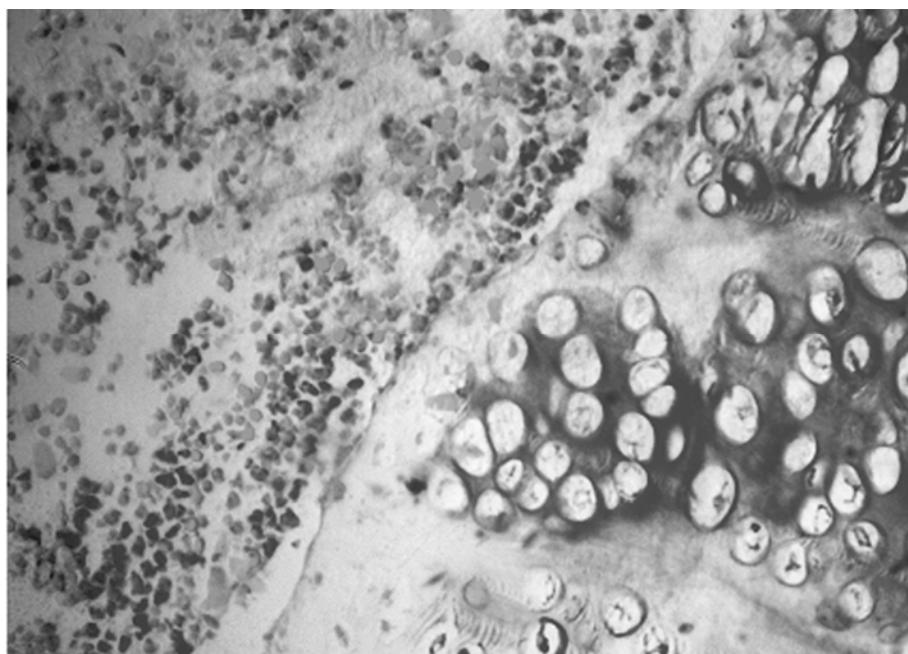


Рис. 3. Внутренняя поверхность хрящевое эпифиза лягушки озерной в сентябре. Виден сглаженный рельеф внутренней поверхности, группы близко расположенных хондроцитов указывают на недавно прошедшие процессы деления. Микрофото. Окраска по Паппенгейму. X 200.

Fig. 3. Inner surface of the cartilaginous epiphysis of the marsh frog in September. The smoothed relief of the inner surface is seen, groups of closely located chondrocytes indicate recently passed proliferation processes. Microphoto. Coloring according to Pappenheim. X 200.

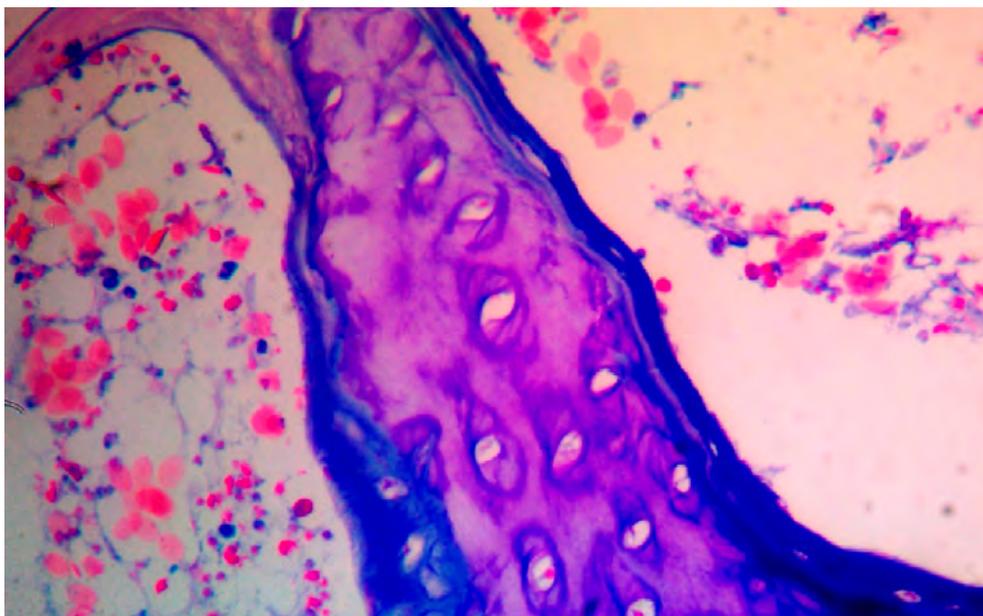


Рис. 4. Хрящевая балка между двумя лакунами резорбции в хрящевом эпифизе бедренной кости лягушки озерной. Начало апреля. Микрофото. Окраска по Паппенгейму. X 200.

Fig. 4. Cartilaginous beam between two gaps of resorption in the cartilaginous epiphysis of the marsh frog femur. Early April. Microphoto. Coloring according to Pappenheim. X 200

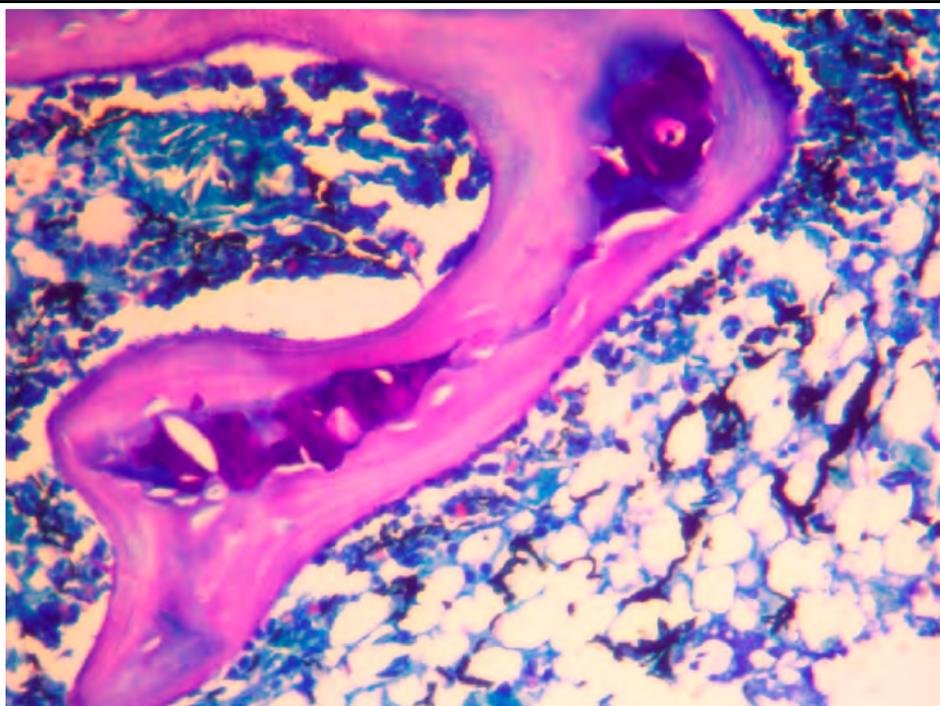


Рис. 5. Балкообразное образование в костномозговой полости лягушки озерной в мае. Видна внутренняя — хрящевая часть и наружные слои кости с остеоцитарными лакунами. Микрофото. Окраска по Паппенгейму. X 200.

Fig. 5. Beamed formation in the medullary cavity of the marsh frog in May. An internal — cartilaginous part and outer layers of bone with osteocytic gaps are visible. Microphoto. Coloring according to Pappenheim. X 200

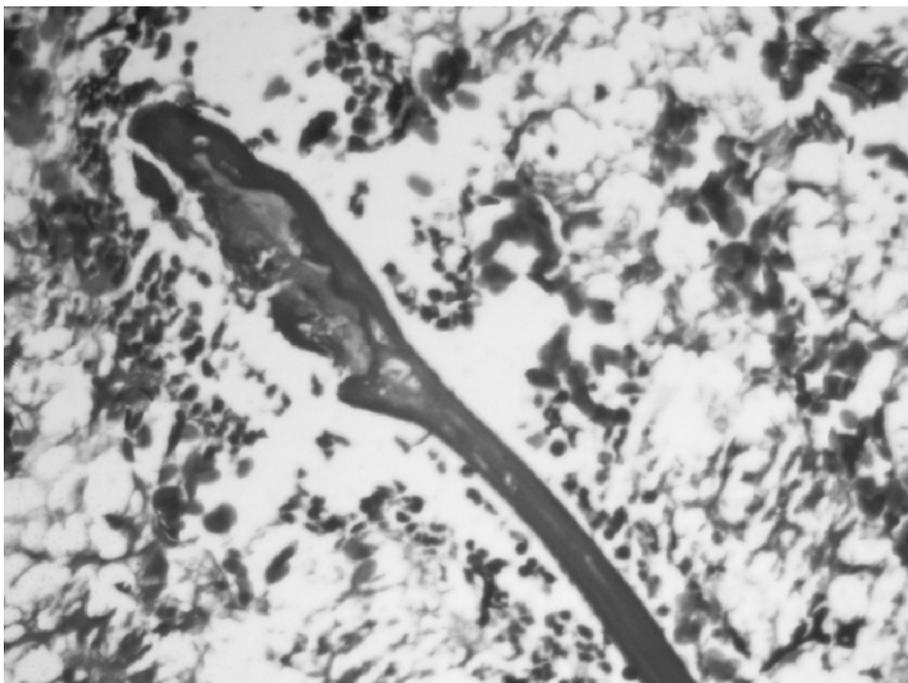


Рис. 6. Балкообразное образование в костномозговой полости лягушки озерной в июне. Микрофото. Окраска по Паппенгейму. X 200.

Fig. 6. Beamed formation in the medullary cavity of the marsh frog in June. Microphoto. Coloring according to Pappenheim. X 200.

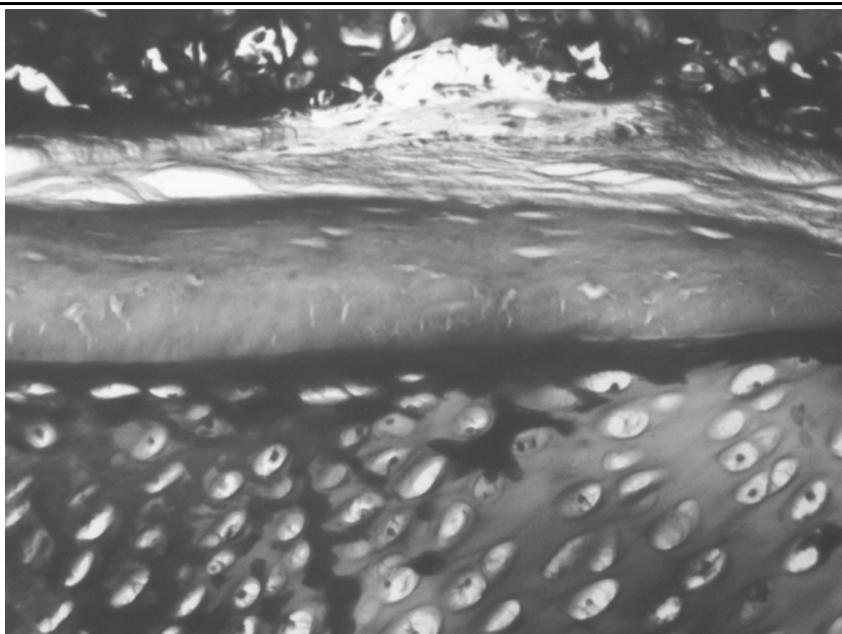


Рис. 7. Конец костной диафизарной трубки, заключенный внутри хрящевого эпифиза бедренной кости лягушки озерной. Видна внутренняя прослойка фиброзной ткани, которая является продолжением периоста. Прямо под ней видны близко расположенные остеоцитарные лакуны. Материал взят в мае. Микрофото. Окраска по Паппенгейму. X 200.

Fig. 7. The end of the bony diaphyseal tube, enclosed inside the cartilaginous epiphysis of the marsh frog femur. The inner layer of fibrous tissue is visible, which is a continuation of the periosteum. Directly beneath it are closely located osteocyte gaps. The material was taken in May. Microphoto. Coloring according to Pappenheim. X 200.

нения на внутренней поверхности хрящевых эпифизов. В апреле–июне на этих поверхностях видны глубокие резорбтивные лакуны, заполненные костным мозгом (рис. 1, 2). При этом весной неровная «взломаченная» поверхность указанных лакун свидетельствует об активной резорбции хряща (рис. 1), а в июне эта поверхность становится гладкой, она покрыта слоем тонкой базофильной выстилки (рис. 2). Очевидно, летом активных процессов резорбции не происходит. Зимой и осенью внутренняя хрящевая поверхность эпифизов сглаживается, резорбтивные лакуны отсутствуют (рис. 3). На основании описанной картины можно предложить реконструкцию процессов, приводящих к данным морфологическим изменениям. Резорбция внутренней части хрящевого эпифиза приводит к образованию хрящевых перемычек (рис. 4), затем происходит отложение кости на их поверхности (рис. 5) и, наконец, получившиеся образования полностью резорбируются. Таким образом может осуществляться увеличение костномозговой полости и, соответственно, один из процессов, обеспечивающих рост трубчатой кости в длину.

Во многом сходные изменения в ходе роста бедренной и плечевой кости были описаны коллективом авторов (Мажуга и др., 1993) у неполовозрелых лягушек нескольких видов в течение первых 2-х лет жизни. По их мнению, к периоду полового созревания резорбция внутренней поверхности эпифизов прекращается, костные балкообразные элементы исчезают и процессы линейного роста практически прекращаются. Таким образом, по мнению Мажуги с соавторами (1993), у зеленых и бурых лягушек «...к концу третьего сезона в длинной кости полностью устраняется хрящевой метафизарный источник роста. Некоторое удлинение костной трубки со стороны нижнего и верхнего концов в последующие сезоны возможно лишь за счет ее периостального прироста...» (с. 36). Однако это мнение не согласуется прежде всего с реальными темпами роста лягушек. После наступления половой зрелости у долгоживущих озерных лягушек размеры тела увеличиваются более, чем вдвое (Кузьмин, 1999) и такой прирост нельзя считать незначительным.

Костно-хрящевые балки в костномозговой полости у взрослых особей бесхвостых амфибий описаны в работе Пегеты (1974), однако в работе не сделано анализа их структуры и сезонной динамики. Зато автор обнаружил указанные образования в бедренной кости у всех рассмотренных им видов бесхвостых амфибий: *Bombina bomina*, *Bufo bufo*, *Bufo viridis*, *Hyla orientalis*, *Pelobates fuscus*, *Rana temporaria*, *Rana arvalis*. Все эти животные были забраны весной, что и позволило выявить у половозрелых животных глубокие лакуны резорбции в эпифизах и костно-хрящевые трабекулы в области метафизов. Наши данные показывают, что появление и резорбция описанных нами балкообразных структур происходит у достаточно «старых» особей и оба процесса четко связаны с годовыми циклами. При этом ряд признаков отличает описанные нами процессы от быстрого линейного роста конечностей тетрапод в раннем онтогенезе. Во-первых, в лакунах резорбции у взрослых животных нет типичных признаков гипертрофии хряща (рис. 1, 2). Зона гипертрофии хряща типична для ранних стадий развития конечностей у всех тетрапод, но у взрослых лягушек не обнаруживается (Мажуга, Домашевская, 1990). Во-вторых, балкообразные образования в метафизе уже в начале апреля состоят из кости и хряща, в то время как в лакунах резорбции в эпифизе никакой кости (или остеоида) нет. В течение всего года внутренняя поверхность

эпифиза остается хрящевой. Таким образом, хрящевые островки в области метафиза и диафиза всегда покрыты слоем костного матрикса, а в области эпифиза хрящ непосредственно контактирует с костным мозгом. Эта картина не вполне соответствует описаниям Мажуги с соавторами (1993), сделанными для более ранних стадий роста конечностей. В-третьих, при резорбции балкообразных образований в первую очередь исчезает хрящевая середина, а наружная часть из кости (или остеоида) сохраняется дольше, поэтому наличие обычной остеокластической резорбции сомнительно. Остеокласты и хондрокласты располагаются на поверхности кости или хряща или попадают в очаг резорбции по сосудам (Заварзин, 1976). Считается, что типичная резорбция хрящевых элементов длинных костей в ходе эмбриогенеза и раннего постнатального остеогенеза происходит в первую очередь силами хондрокластов. Увеличение костномозговой полости и резорбцию внутреннего слоя эндостальной кости принято приписывать активности остеокластов (Мажуга и др., 1993). В данном же случае резорбируются в первую очередь хрящевые прослойки во внутренней части и, весьма вероятно, резорбция хряща обеспечивается за счет активности клеток, расположенных внутри трабекул (предположительно остеоцитов). При этом нужно заметить, что активность остеоцитов в ходе синтеза и резорбции костного матрикса до сих пор является предметом тщательного изучения на представителях млекопитающих (Родионова, 2006). У пойкилотермных позвоночных данные функции клеток кости практически не изучены.

У амниот функцию продольного роста длинных трубчатых костей выполняют вторичные центры оссификации, которые у амфибий отсутствуют (Мажуга и др., 1993). Тем не менее, наблюдаемые нами весной костно-хрящевые трабекулы расположены в той же зоне трубчатой кости, в которой у амниот находятся центры вторичного окостенения. Предложение Пегеты (1974) считать описанные выше образования центрами энхондральной оссификации у амфибий нам все же кажутся некорректными. Лакуны резорбции и костно-хрящевые трабекулы в костях лягушки не имеют морфологических особенностей вторичных центров оссификации, которые характерны для всех амниот. Тем более, по нашим данным, «оссификация» в этих участках является промежуточным этапом увеличения костномозговой полости и костные трабекулы к июлю полностью исчезают. Однако в работе Пегеты (1974) важно то, что указанные образования были обнаружены практически у всех бесхвостых амфибий умеренной полосы. Это показывает универсальность описанных нами механизмов роста.

Наши данные показывают, что активная резорбция хрящевого эпифиза и увеличение костномозговой полости происходит после выхода из спячки во время процессов размножения. Таким образом, одна из фаз роста конечностей (и, вероятно, всего животного) может происходить с апреля по июнь. С другой стороны, рост костномозговой полости это все же не рост самой кости. Описанным нами процессам резорбции в эпифизе должен предшествовать линейный рост его хрящевой части. Необходимым предварительным этапом для продольного роста хрящевого эпифиза является деление хондроцитов. В хрящевых эпифизах взрослых бесхвостых амфибий в течение всего года не обнаруживаются морфологические признаки деления клеток, которые типичны для эмбрионального периода (Мажуга и др., 1993). Однако в апреле лакуны с хондроцитами во внутренней части эпифиза многочисленные, небольшие и часто расположенные, что косвенно

указывает на ранее прошедший этап размножения хондроцитов (рис. 1). Такая структура создает условия для линейного роста хряща за счет дальнейшего синтеза матрикса и увеличения хрящевых прослоек между лакунами с хондроцитами. Подобные признаки, правда, присутствуют только в определенных участках хрящевого эпифиза. В зонах резорбции хряща на границе с метафизом лакуны с хондроцитами расположены редко (рис. 4). В июне такие зоны потенциального роста внутри хрящевых эпифизов отсутствуют (рис. 2). Очевидно, к июню рост хрящевых частей бедренной кости прекращается. Самым ранним этапом сезонной активизации роста эпифизов должно быть деление предшественников хондроцитов. Этот этап у взрослых животных с уверенностью опознать очень трудно. В сентябре возле внутренней поверхности эпифиза обнаруживаются группы хондроцитов, разделенных тонкими прослойками хрящевого матрикса (рис. 3). Эти группы могут быть признаками нетипичной гипертрофии, но могут свидетельствовать и о недавно прошедших процессах клеточного деления. При отсутствии признаков разрушения хряща в течение осени и зимы, второй вариант выглядит более вероятным. Таким образом, можно предварительно заключить, что у половозрелых лягушек пролиферация хондроцитов в эпифизах длинных трубчатых костей начинается в конце лета перед началом зимовки, когда организм восстановился после участия в размножении. Весной же, после выхода из спячки, с одной стороны завершается синтез матрикса и линейный рост в бывших зонах пролиферации, и одновременно начинается резорбция части эпифиза со стороны костномозговой полости, что позволяет мобилизовать часть кальция и органического вещества хряща для процессов метаболизма, в частности, для синтеза костной ткани.

Еще труднее датировать главный этап роста трубчатых костей в длину — продольное увеличение костной диафизарной трубки. Ее концы заходят глубоко внутрь хрящевых эпифизов (рис. 7). Однако наружная часть костной трубки отделена от хряща слоем соединительной ткани, которая является продолжением периоста (Мажуга, Домашевская, 1990). В мае на краях костной трубки внутри эпифиза можно наблюдать определенную активность — увеличенное количество остеоцитарных лакун на границе с волокнистой тканью, которые образуют дифференцирующиеся в остеоциты фибробластоподобные клетки-предшественники (рис. 7). Так как на земноводных экспериментально подтверждено, что основным источником дифференцирующихся остеобластов являются фибробластоподобные клетки периоста (Мажуга, Домашевская, 1990), данная картина оказывается достаточно убедительной. Косвенным свидетельством может быть и то, что синтез кости на остатках хряща в костномозговой полости также обнаруживается в апреле–мае. По нашим данным, процессы миелогенеза в организме бесхвостых амфибий активизируются по большей части не избирательно, захватывая несколько, а то и все возможные локусы (Akulenko, 2012). Логично предположить, что и дифференцировка остеобластов, и синтез костного матрикса в пределах метафиза одной и той же кости происходит одновременно на его внутренней и внешней поверхности. По крайней мере, у взрослых млекопитающих процессы ремоделирования кости регулируются локальными факторами роста, передачей информации внутри клеточного синцития, гормональными воздействиями (Родионова, 2006). Все эти воздействия не являются точечными и обычно охватывают если не весь орган, то его значительную часть. Поэтому на основании косвенных свидетельств можно отнести продольный рост костной трубки тоже к апрелю–маю.

Перестройки в области эпифизов и увеличившаяся площадь соприкосновения кости и хряща с костным мозгом могут стимулировать определенные процессы гемопоэза (в частности, гранулоцитопоэза) и поддержание популяции некоммутированных клеток-предшественников кроветворения (Акуленко, 2015). Действительно, по нашим данным, после выхода из спячки в организме лягушки озерной прежде всего восстанавливается пул клеток, участвующих в специфической и неспецифической защите: нейтрофилов, эозинофилов, макрофагов, и лимфоидных клеток (Акуленко, 2012). Этот период совпадает с перестройками в костномозговой полости. Резорбция хряща, синтез и резорбция костной ткани могут стимулировать процессы гемопоэза за счет выделения неспецифических стимуляторов роста. Многочисленные исследования на млекопитающих показывают, что клетки-предшественники кроветворения активно отвечают на факторы роста, изначально специфичные для других типов клеток. Сходные результаты дают и немногочисленные исследования на амфибиях. Одновременно, резорбция хряща после зимовки может быть источником пластических ресурсов для синтеза клеток крови.

Выводы

Согласно нашим данным продольный рост костей конечностей у половозрелых особей озерной лягушки разделен на отдельные этапы. Различные процессы, обеспечивающие в итоге увеличение кости в длину, следуют друг за другом в течение всего года. Резорбция хряща на внутренней поверхности эпифизов и синтез кости с образованием костно-хрящевых балок происходит в апреле–мае (после выхода из спячки и во время сезона размножения). В мае–июне происходит резорбция образовавшихся балок, за счет чего увеличивается длина костномозговой полости. Одновременно в апреле–мае происходит рост костной трубки в длину. Рост хрящевого эпифиза предположительно начинается в начале осени (деление и дифференцировка хондроцитов в отдельных участках), возможно, продолжается во время зимовки и заканчивается в апреле (синтез хрящевого матрикса вокруг молодых хондроцитов). Описанный нами ход продольного роста включает в себя не только синтез новых порций кости и хряща, но и разрушение того и другого в ходе процессов ремоделирования. В процессах роста участвуют фибробластоподобные клетки с краев периоста, клетки эндоста, остециты и хондроциты.

- Акуленко Н. М., 2015. Особенности костномозгового кроветворения у наземных пойкилотермных позвоночных и «теория ниши». *Збірник праць Зоологічного музею*, **46**: 18–28.
- Заварзин А. А., 1976. Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных. *Изд-во «Наука», Ленинградск. Отд., Л.*: 1–411.
- Кузьмин С. Л., 1999. Земноводные бывшего СССР. *М.: Т-во науч. изд. КМК*: 1–298.
- Мажуга П. М., Домашевская Е. И., 1990. Развитие и структура надкостницы у наземных позвоночных. *Киев: Наукова думка*: 1–120.
- Мажуга П. М., Житников А. Я., Ницевич Т. П., 1993. Развитие скелета конечностей у наземных позвоночных. *Киев: Наукова думка*: 1–184.
- Пегета В. П., 1974. Общие черты строения плечевой кости некоторых бесхвостых амфибий. *ДАН УССР*, **2**. 160–162.
- Родионова Н. В., 2006. Цитологічні механізми перебуудов у кістках при гіпокінезії та мікрогравітації. *Київ: Наукова думка*: 1–240.
- Румянцев А. В., 1958. Опыт исследования эволюции хрящевой и костной ткани. *М.: Изд-во Академии Наук СССР*: 1–376.

- Смирин Э. М., 1972. Годовые слои в костях травяной лягушки (*Rana temporaria*). *Зоологический журнал*, **51**, № 10: 1529–1534.
- Смирин Э. М., Ройтенберг Е. С., 2012. Развитие исследований роста рептилий в направлениях, определенных А. М. Сергеевым. *Зоологический журнал*, **91**, № 11: 1291–1301.
- Akulenko N. M., 2012. Haemopoietic system of the anurans: the role of bone marrow and liver. *Vestnik zoologii*, **46**, № 4: 347–354.
- Cao L, Moriishi T, Miyazaki T, Iimura T, Hamagaki M, Nakane A, Tamamura Y, Komori T, Yamaguchi A., 2011. Comparative morphology of the osteocyte lacunocanalicular system in various vertebrates. *J. Bone Miner. Metab.*, Nov., **29** (6): 662–670.

N. M. Akulenko, N. V. Dzyubenko

MECHANISMS AND SEASONAL FEATURES OF THE GROWTH OF LONG TUBULAR BONES IN SEXUALLY MATURE SPECIMENS OF THE MARSH FROG (*PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771))

In the article morphological and histological changes of the bone and cartilaginous part of the sexually mature marsh frog femur during the year are considered in detail. The data obtained were used to reconstruct the mechanisms of longitudinal growth of limb bones in sexually mature specimens of puffy amphibians and their seasonal dynamics. It is concluded that bone growth in length includes the growth of the cartilaginous epiphysis, resorption of its internal surface with the formation of beamed structures, the synthesis of bone (or osteoid) on the surface of these structures and their final resorption. The growth of the epiphysis begins in the autumn and ends by May. Resorption and rearrangement of its internal part occurs during breeding season. At the same time, the growth of the bone tube is presumably taking place.

К e y w o r d s: amphibians, bone, cartilage, seasonal changes.

N. M. Akulenko, N. V. Dzyubenko

МЕХАНІЗМИ І СЕЗОННІ ОСОБЛИВОСТІ РОСТУ ДОВГИХ ТРУБЧАСТИХ КІСТОК У СТАТЕВОЗРІЛИХ ОСОБИН ЖАБИ ОЗЕРНОЇ (*PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771))

В статті детально розглянуті морфологічні та гістологічні зміни кісткової та хрящової частини стегнової кістки статевозрілих особин жаби озерної протягом року. Отримані дані використовуються для реконструкції механізмів поздовжнього росту кісток кінцівок у статевозрілих особин безхвостих амфібій та їх сезонної динаміки. Зроблено висновки, що зростання кістки в довжину включає в себе ріст хрящового епіфіза, резорбцію його внутрішньої поверхні з утворенням балкоподібних структур, синтез кістки (або остеоїда) на поверхні даних структур і їх остаточну резорбцію. Зростання епіфіза починається восени і завершується у травні. Резорбція і перебудова його внутрішньої частини відбувається під час періоду розмноження. Тоді ж, імовірно, відбувається зростання кісткової трубки.

К л ю ч о в і с л о в а: амфібії, кістка, хрящ, сезонні зміни.