

УДК 591.4:597.6/9

**Я. В. Степанюк** – кандидат біологічних наук, доцент кафедри зоології Волинського національного університету імені Лесі Українки;

**О. П. Мотузок** – кандидат біологічних наук, завідувач лабораторії електронної мікроскопії Волинського національного університету імені Лесі Українки

## Розвиток периферичного відділу нюхового аналізатора у жаби ставкової

*Роботу виконано на кафедрі зоології  
ВНУ ім. Лесі Українки*

У статті описано особливості організації нюхового епітелію та вомероназального органа на різних стадіях личинкового розвитку жаби ставкової. Дослідження проводили із застосуванням методів світлової мікроскопії та морфометрії. Нами встановлено, що диференціація епітелію нюхових капсул на власне нюховий та респіраторний відбувається на 36-й стадії. Формування вомероназального органа відбувається на значно пізніших стадіях розвитку (стадія 39).

**Ключові слова:** амфібія, пуголовок, розвиток, нюховий аналізатор, вомероназальний орган.

**Степанюк Я. В., Мотузок О. П. Развитие периферического отдела обонятельного анализатора у прудовой лягушки.** В работе описаны особенности организации обонятельного эпителия и вомероназального органа на разных стадиях развития прудовой лягушки. Исследования проводились с помощью методов световой и электронной микроскопии. Дифференциация эпителия обонятельных капсул на собственно обонятельный и респираторный происходит на 36-й стадии. Формирование вомероназального органа происходит на стадии 39.

**Ключевые слова:** амфибия, головастик, развитие, обонятельный анализатор, вомероназальный орган.

**Stepanyuk Ya. V., Motuzuk O. P. Development of Peripheral Department of Rana Lessonae Olfactory Analyzer.** Article is prescribed the organization features of olfactory epithelium and vomeronasal organ during different stages of Pelophylax lessonae larval development. Researches were conducted with using light microscopy and morphometrics methods. It was shown, that epithelium differentiation of olfactory capsules to actually olfactory and respirator takes place on a 36th stage. Vomeronasal organ forming takes place on more late stages of development (stage 39).

**Key words:** amphibians, tadpole, development, olfactory analyzer, vomeronasal organ.

**Постановка наукової проблеми та її значення.** Вомероназальна або додаткова нюхова система присутня лише у тетрапод. Більшість дослідників пов'язують виникнення цієї системи із виходом хребетних тварин на сушу [7; 1]. Залишається невстановленою причина відсутності вомероназального органа у птахів та вторинноводних тварин. Надзвичайно цікавими є дані про наявність вомероназального органа у людини, який, очевидно, виконує функцію детекції індивідуальних маркерів виду – феромонів.

**Аналіз останніх досліджень із цієї проблеми.** Для того, щоб зрозуміти функцію вомероназального органа, необхідно вивчити його філогенетичний розвиток. Більшість літературних джерел вказують на появу вомероназального органа саме в амфібій [1]. Ці тварини демонструють метаморфоз периферичного відділу нюхового аналізатора, який, очевидно, відбувається зі зміною характеру їжі та виходом тварин на сушу. На сьогоднішній день немає чіткої відповіді на запитання, на якій личинковій стадії розвитку виникає вомероназальний орган та які його функції.

**Метою** нашого дослідження було встановити особливості морфології нюхового епітелію на різних стадіях розвитку пуголовка жаби ставкової. **Завданнями** дослідження є: встановити особливості гістогенезу нюхового епітелію та вомероназального органа.

**Матеріали і методи.** Об'єкт дослідження – нюхова частина слизової оболонки нюхових капсул різних стадій пуголовків (36, 37, 38, 39, 40, 43) жаби ставкової *Pelophylax lessonae* Cramerano, 1881. Забій тварин проводили відповідно до загальноприйнятих методик із дотриманням міжнародних правил "Європейської конвенції про захист хребетних тварин" (Страсбург, 1986 р.). Фіксували тварин у 5%-му розчині нейтрального формаліну.

Заливку матеріалу проводили в гомогенізовану парафінову суміш фірми Histomix® (Росія). Різання блоків проводили серійно у фронтальній та сагітальній площині на санному мікросотомі (МС-2),

товщиною 5, 10 та 15 мкм. Фарбування серійних зрізів проводили за класичним методами Ф. Нісля креозил-віолетом, тіоніном, а також гематоксилін-еозином (за Бемером) [2; 4].

Фотографування гістологічних препаратів здійснювали за допомогою цифрової камери SEO на мікроскопі Axioscop фірми “Carl ZEISS”. Обробку цифрових фотографій форматів JPEG проводили в програмі Adobe Photoshop 8.0.

Вимірювання товщини, об’єму нюхового епітелію вомероназального органа проводили за допомогою пакету морфометричних програм “Морфологія 5.0” ТОВ “Відеотест”.

Статистичну обробку отриманих даних проводили за загальноприйнятими методиками у програмі Microsoft Excel [3].

**Виклад основного матеріалу й обґрунтування отриманих результатів дослідження.** Провідні морфологи-еволюціоністи, такі, як Л. Едінгер [8], Дж. Б. Джонстон [10], С. Дж. Херік [9], Е. К. Сепп [6] та інші стверджують, що еволюційний розвиток усього переднього мозку відбувався під впливом власне ольфакторних центрів. С. В. Савельєв [5] вважає, що виникнення архаїчного неокортексу пов’язане з виникненням вомероназальної системи.

У земноводних периферичний відділ нюхового аналізатора представлений парними нюховими капсулами, які сполучаються з навколишнім середовищем за допомогою зовнішніх ніздрів, а з ротовою порожниною – за допомогою внутрішніх ніздрів – хоан. Вони виникають унаслідок прориву нюхових мішків у передню кишку. Ще однією особливістю периферичного відділу нюхового аналізатора в амфібій є утворення носослізного каналу та залоз, які відкриваються своїми протоками в носову порожнину. У хвостатих земноводних, як і риб, нюховий епітелій має радіальні складки.

У досліджених нами стадій амфібій нюховий епітелій вистилає верхньо-присередню частину порожнини нюхових капсул (рис. 1; рис. 2; рис. 3; рис. 4; рис. 5).

#### Стадії 36 (6 мм) – 37 (8 мм)

Нюховий епітелій добре виражений, у нюховій капсулі займає верхньо-присереднє положення. В області хоан нюхові капсули та нюховий епітелій відкриваються в ротову порожнину. Товщина нюхового епітелію на стадії 36 становить  $59,70 \pm 6,40$  мкм, на стадії 37 –  $80,14 \pm 7,17$  мкм. Площа нюхового епітелію на стадії 36 –  $9\,665,32 \pm 2761,88$  мкм<sup>2</sup> (табл. 1). Рецепторні клітини слабо диференційовані, їх межі слабо розрізняються як на препаратах пофарбованих за методом Нісля (рис. 1), так і за методом Бемера (рис. 2). Базальні та опорні клітини також не розрізняються. Рецепторні клітини своїми апікальними кінцями виходять у порожнину нюхових капсул та мають джгутики. Нюховий епітелій на цій стадії не має виражених боуменових залоз.

Від латерального кінця нюхового епітелію бере початок структура, яка сліпо закінчується і має мішкоподібну форму (рис. 1). Ця структура, на нашу думку, подібна на велику залозу, проте має поодинокі рецепторні клітини.

Таблиця 1

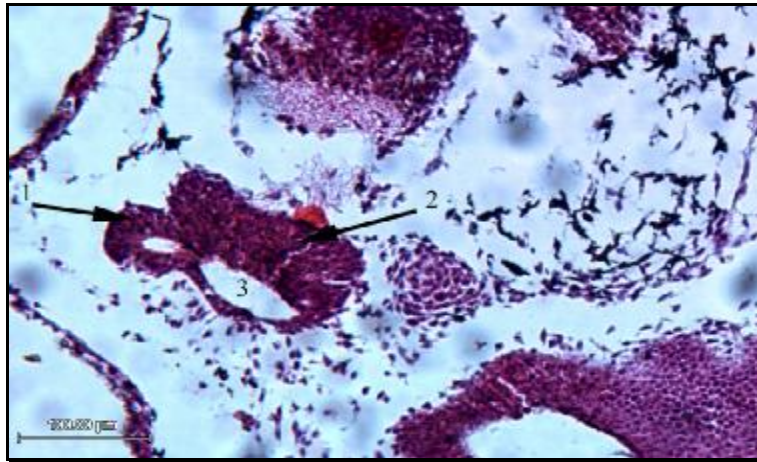
#### Результати морфологічних досліджень

Розмір, мм	8	9	11	13	21	6
Стадія, n	37	38	39	40	43	36
Кількість вимірів, n	25	240	45	120	28	70
Товщина нюхового епітелію, $M \pm m$	$80,1 \pm 7,2$	$60,7 \pm 16,4$	$62,0 \pm 16,4$	$99,0 \pm 13,4$	$92,2 \pm 10,8$	$59,7 \pm 6,4$
Max	98,2	105,3	75,4	129,5	121,5	79,5
Min	63,9	32,9	16,4	77,7	71,7	48,2
Cv	8,9	26,9	23,5	13,5	11,7	10,8
Площа нюхового епітелію, $M \pm m$	$16390,1 \pm 3709,8$	$15849,1 \pm 7119,2$	$9819,5 \pm 3683,0$	$52062,4 \pm 37024,3$	$30237,5 \pm 10456,8$	$9665,3 \pm 2761,8$

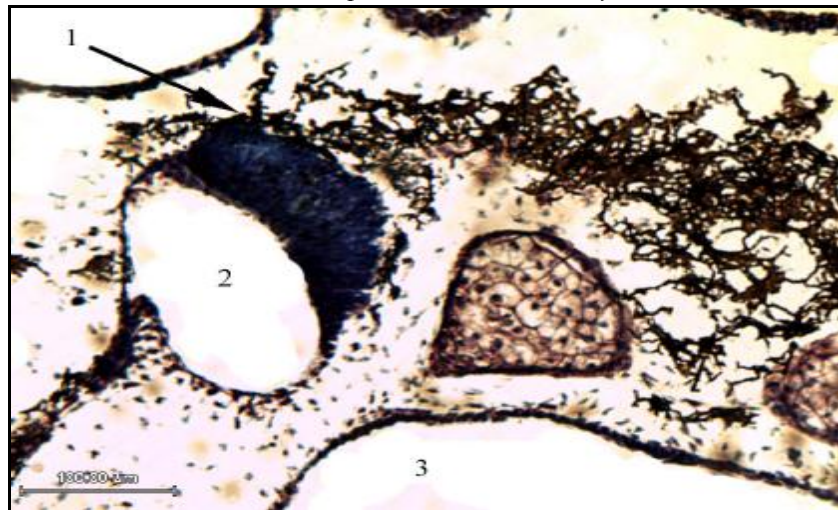
#### Стадії 38 (9 мм) – 39 (11 мм)

Нюховий епітелій, як і на попередньо описаних стадіях, добре виражений, проте на сагітальних зрізах має більш видовжену форму. Товщина нюхового епітелію у личинок стадій 38 та 39 менша, ніж на попередніх досліджених стадіях, і становить –  $60,70 \pm 16,40$  мкм та  $62,01 \pm 16,39$  мкм відповідно. Клітини нюхового епітелію добре зафарбовані. На великому збільшенні мікроскопа можна

вже розрізнити окремі рецепторні, опорні та базальні клітини. Загальна площа нюхового епітелію на стадії 38 більша ( $15\,849,10 \pm 7\,119,20 \text{ мкм}^2$ ), ніж на стадії 39 ( $14\,819,55 \pm 3\,683,30 \text{ мкм}^2$ ).



**Рис. 1.** Фронтальний зріз пуголовка на стадії 36 (6 мм) в області нюхового епітелію: 1 – залоза нюхового епітелію; 2 – нюховий епітелій; 3 – порожнина носової капсули. Гематоксилін-еозин.  $\times 63$



**Рис. 2.** Фронтальний зріз пуголовка на стадії 37 (8 мм) в області нюхового епітелію: 1 – нюховий епітелій; 2 – порожнина носової капсули; 3 – ротова порожнина. Тіонін.  $\times 63$

На дорсомедіальному кінці нюхового епітелію залоза, яка описана на попередніх стадіях, теж добре виражена, має власну порожнину, проте її розміри відносно нюхового епітелію значно менші.

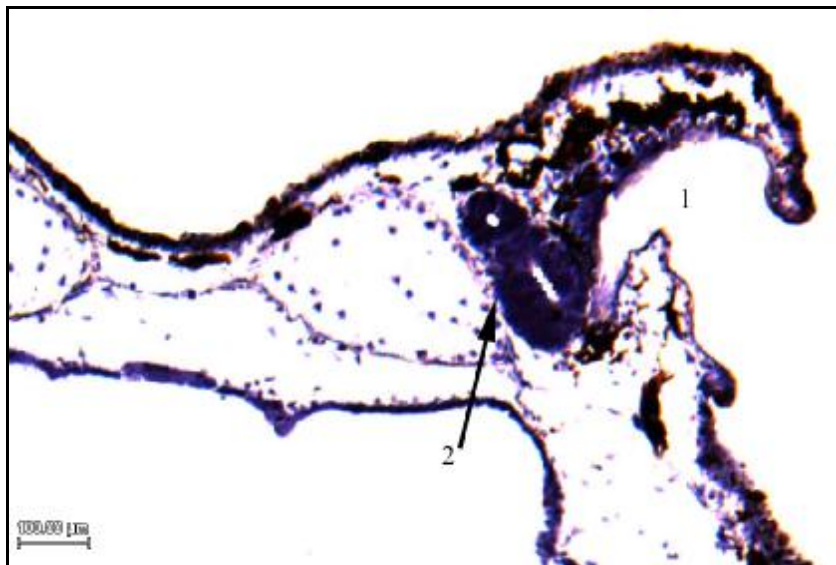


Рис. 3. Фронтальний зріз пуголовка на стадії 38 (9 мм) в області вомероназального органа: 1 – носовий отвір; 2 – вомероназальний орган. Тіонін.  $\times 63$

На перших фронтальних зрізах стадій помітно добре виражену структуру, яка розміщена щодо нюхового епітелію медіально. На нашу думку, це вомероназальний орган. Форма цієї структури подібна до форми секреторної залози, але на великому збільшенні розрізняються рецепторні клітини.

**Стадії 40 (13 мм) – 43 (21 мм)**

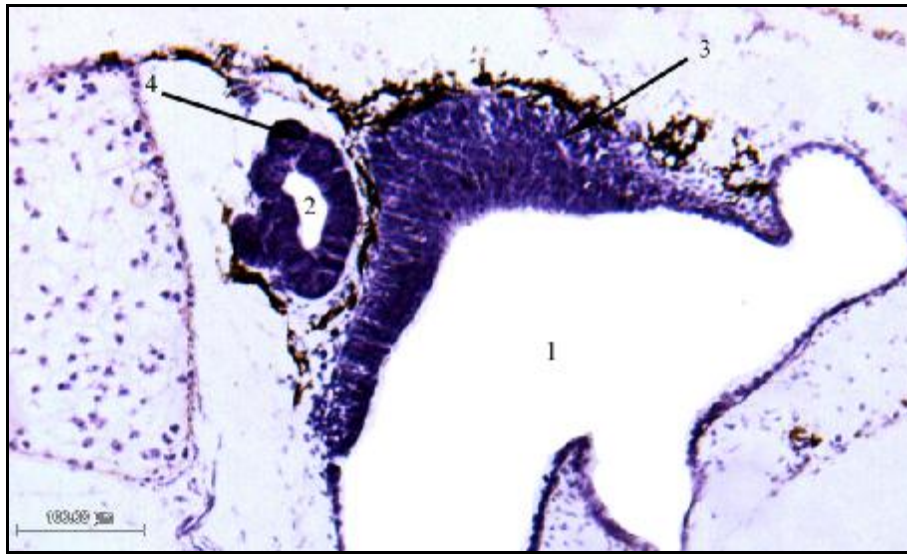
Нюховий епітелій та вомероназальний орган добре помітні та добре зафарбовані за методикою Нісля та методикою фарбування гематоксилін-еозином. Товщина нюхового епітелію на стадії 40 –  $99,00 \pm 13,4$  мкм, а на стадії 43 –  $92,2 \pm 10,8$  мкм. Площа нюхового епітелію на стадії 40 більша, ніж на стадії 43 (табл. 1).

У бічній ділянці нюхового епітелію розміщена латеральна залоза. На стадіях 40 та 43 вомероназальний орган має більші розміри, у його порожнину впадають менші за розміром секреторні залози.

Нюховий нерв сформований та добре помітний, особливо в ділянці хоан. Нюхові цибулини мають добре виражений гломерулярний шар; зовнішній плексіморфний, мітральний та зернистий шари не диференційовані.



Рис. 4. Фронтальний зріз пуголовка на стадії 39 (13 мм) в області нюхового епітелію: 1 – нюховий епітелій; 2 – нюхові цибулини; 3 – вомероназальний орган; 4 – порожнина носової капсули; 5 – ротова порожнина. Гематоксилін-еозин.  $\times 25$



**Рис. 5.** Фронтальний зріз пуголовка на стадії 40 (13 мм) в області нюхового епітелію: 1 – ротова порожнина; 2 – порожнина вомероназального органа; 3 – нюховий епітелій; 4 – вомероназальний орган. Тіонін.  $\times 63$

**Висновки.** Нюховий епітелій добре виражений на всіх стадіях розвитку пуголовка жаби ставкової.

Нюхова капсула на ранніх стадіях розвитку вистелена нюховим та респіраторним епітелієм. Об'єм нюхової капсули збільшується із розвитком пуголовка.

Клітини нюхового епітелію на початкових стадіях розвитку мало диференційовані. На стадії 40 розрізняються рецепторні, опорні та базальні клітини.

Вомероназальний орган розвивається, починаючи зі стадії 38–39, і розташований медіально від нюхового епітелію. Цей орган має порожнину, яка вистелена рецепторними клітинами. Вомероназальний орган оточений дрібними секреторними залозами, канали яких відкриваються в його порожнину.

*Роботу виконано як складову частину Гранту Президента України для підтримки наукових досліджень молодих учених “Дослідження морфогенезу вомероназального органа та нюхового епітелію у земноводних” (шифр – GP/F26/0193)*

#### Література

1. Винников Я. А., Титова Л. К. Морфология органа обоняния. – М. : Гос. изд. мед. лит., 1957. – 220 с.
2. Коржевский Д. Е. Краткое изложение основ гистологической техники для врачей и лаборантов-гистологов. – СПб., 2005. – 47 с.
3. Лакин Г. Ф. Биометрия. – М. : Высш. шк., 1980. – 293 с.
4. Меркулов Г. А. Паталого-гистологическая техника. – Л. : Медгиз, 1951. – 233 с.
5. Савельев С. В. Происхождение архаичного неокортекса в амниот // Эволюция биосферы и биоразнообразие. К 70-летию А. Ю. Розанова. – М. : Т-во научн. изданий КМК, 2006. – С. 208–218.
6. Сепп Е. К. История развития нервной системы позвоночных. – М. : Медгиз, 1949. – 422 с.
7. Bertmar G. Evolution of vomeronasal organs in vertebrates // Evolution. – 1981. – Vol. 35. – P. 359–366.
8. Edinger L. Vorlesungen uber der bau der nervosen Centralorgane des Meschen und der Their. – Leipzig, 1908. – 125 s.
9. Herrick C. J. Neurological foundations of animal behavior. – New York, 1924. – P. 45–53.
10. Johnston R. E. Olfactory and vomeronasal mechanisms of communication // Taste, olfaction and the central nervous system / Ed. D. W. Pfaff. – New York : Rockefeller Univ. Press, 1985. – P. 322–345.

Ел. адреса: [slavauniver@mail.ru](mailto:slavauniver@mail.ru)

Статтю подано до редколегії  
21.05.2009 р.