

ЗООЛОГІЯ

УДК[591.3:591.486]:597.6/9

**ПОРІВНЯЛЬНА МОРФОЛОГІЯ НЮХОВОГО ОРГАНА ТРИТОНА
ЗВИЧАЙНОГО (*LISSOTRITON VULGARIS*) ТА ЖАБИ ОЗЕРНОЇ
(*PELOPHYLAX RIDIBUNDUS*)**

Я. Степанюк

*Східноєвропейський національний університет імені Лесі Українки
просп. Волі, 13, Луцьк 43025, Україна
e-mail: slavauniver@gmail.com*

Периферичний відділ нюхового аналізатора більшості земноводних складається з основної нюхової та додаткової (вомероназальної) системи. У роботі за допомогою загальноприйнятих гістологічних методів порівняно морфологію нюхового органа тритона звичайного (*Lissotriton vulgaris*) і жаби озерної (*Pelophylax ridibundus*). Встановлено, що нюховий орган представників хвостатих і безхвостих амфібій має суттєві морфологічні відмінності. У тритона звичайного він не диференційований на відділи, має трубчасту форму, а вомероназальний орган залягає латерально. Поверхня нюхового епітелію має складки, які утворені випинаннями респіраторних клітин. Нюховий орган жаби озерної розмежований на основну, середню та нижню порожнини. Основна носова порожнина вистелена нюховим епітелієм, середня – респіраторним епітелієм, а нижня має вомероназальний орган, який залягає медіально. Нюховий орган обох досліджуваних видів має велику кількість залоз Боумена, вомероназальну та латеральну носову залози. Крім того, ми вважаємо, що додаткове зволоження нюхового епітелію відбувається секретом орбітальної залози, який потрапляє в нюховий орган через носослізну протоку.

Ключові слова: амфібії, нюхова система, нюховий епітелій, вомероназальний орган.

Нюховий орган є у всіх хребетних. Його топографія та морфологія з виходом тварин на сушу зазнала суттєвих змін, у результаті яких його периферичний відділ розділився на дві частини – основну, яка представлена сенсорним епітелієм основної носової порожнини, та додаткову (або вомероназальну), яка представлена сенсорним епітелієм вомероназального органа (або органа Якобсона). Крім того, носова порожнина при переході до повітряного середовища набула нової – респіраторної функції. Вомероназального органа немає у крокодилів, птахів, більшості рукокрилих, вторинноводних ссавців і приматів Старого Світу [2, 3, 7, 11], разом з тим, він сильно розвинутий у змії і ящірок [10, 12]. У представників різних рядів земноводних нюховий орган має суттєві морфологічні відмінності, проте закладка його структур у хвостатих і безхвостих земноводних відбувається однаково [1]. Відповідно, метою нашого дослідження було встановити відмінності морфології нюхового органа у представників хвостатих і безхвостих земноводних.

Матеріали та методи

Периферичний відділ нюхового аналізатора досліджено у статевозрілих особин жаби озерної (*Pelophylax ridibundus* Pallas, 1771) та тритона звичайного (*Lissotriton vulgaris* Linnaeus, 1758). Усього досліджено по 5 особин кожного виду. Матеріал фіксували в 5% розчині нейтрального фомаліну або 2% розчині глютарового альдегіду на 0,1 М кокодилат-

ному буфері. Після ретельного промивання матеріал поміщали в гомогенізовану парафінову суміш Histomix®. Різку блоків проводили серійно у фронтальній і сагітальній площинах, товщина зрізів 10–15 мкм. Зрізи фарбували креозил-віолетом за Ніслем та гематоксилін-еозином за Бемером. Фотографування гістологічних препаратів здійснювали на мікроскопі Zeiss Axio Imager M1 та програмного забезпечення Zeiss Axio Vision v. 4.63 у центрі колективного користування унікальним обладнанням при Інституті зоології ім. І.І. Шмальгаузен на НАН України. При описі й ідентифікації нюхових структур за основу взято термінологію В. Єрмаковича зі співавторами [8].

Результати і їхнє обговорення

Морфологія нюхового органа тритона звичайного (*Lissotriton vulgaris*). Носова порожнина чітко не диференційована на окремі відділи і має трубчасту форму. Зовнішні ніздрі відкриваються вентролатерально у ростральній частині голови (рис. 1, а). В ділянці зовнішніх ніздрів носова порожнина має круглу форму, відразу за зовнішніми ніздрями носова порожнина розширюється за рахунок латерального випинання стінки носової порожнини (рис. 1, б). Латеральне випинання тягнеться від зовнішніх ніздрів до хоан. Дорсально, в середню частину латерального випинання, проникаючи крізь отвір у нюховій капсулі, впадає носослізна протока, яка ділить його на дві частини – ростральну та каудальну (рис. 1, б). Дистальний кінець носослізної протоки біля ока роздвоюється і відкривається двома отворами на внутрішній поверхні нижньої повіки. Дорсальніше відкриття носослізної протоки в латеральне випинання впадає латеральна носова залоза. Стінки ростральної частини латерального випинання вистелені респіраторним епітелієм. Каудальна частина вистелена сенсорним епітелієм, більша за розмірами і являє собою вомероназальний орган (орган Якобсона) (рис. 1, с). За вомероназальним органом латеральне випинання на рівні хоан переходить у плоску піднебінну борозну, яка відділена від ротової порожнини піднебінною складкою. Вентрокаудальна стінка носової порожнини відкривається в ротову порожнину великими хоанами (рис. 1, d).

Сенсорний епітелій вистилає всю поверхню носової порожнини, крім ділянки позаду зовнішніх ніздрів і ростральної частини латерального випинання. Клітини нюхового епітелію розмежовані респіраторними клітинами. Під базальним шаром респіраторного епітелію містяться кровоносні судини, внаслідок чого респіраторні клітини випинають над поверхнею нюхового епітелію.

Залози Боумена, які за своїм типом належать до простих трубчасто-альвеолярних залоз, розташовані в більшій частині нюхового епітелію, крім латерального випинання, найбільше їх у районі зовнішніх ніздрів. Секреторний відділ вомероназальної залози залягає вентромедіально щодо носової порожнини (рис. 1, d). Протока залози відходить латерально і відкривається у вентральній стінці на початку вомероназального органа (рис. 1, с).

Морфологія нюхового органа жаби озерної (*Pelophylax ridibundus*). Носова порожнина розмежована на основний (верхній), середній і нижній відділи (рис. 2). Основний відділ найбільший, на поперечних зрізах має овальну форму і рострально відкривається зовнішніми ніздрями. Вся поверхня носової порожнини, крім невеликої ділянки навколо ніздрів, вистелена товстим шаром нюхового епітелію. Під базальним шаром нюхового епітелію залягають секреторні відділи залоз Боумена, протоки яких відкриваються на поверхню нюхового епітелію. Під латеральною стінкою основної порожнини залягає латеральна носова залоза. Основна носова порожнина вентролатерально сполучається зі середньою носовою порожниною (рис. 2). Вона менша за розмірами, має щілиноподібну форму та вистелена респіраторним епітелієм. Латерально в середню частину носової порожнини впадає носослізна протока (рис. 2). Вентрально середня носова порожнина сполучається з ме-

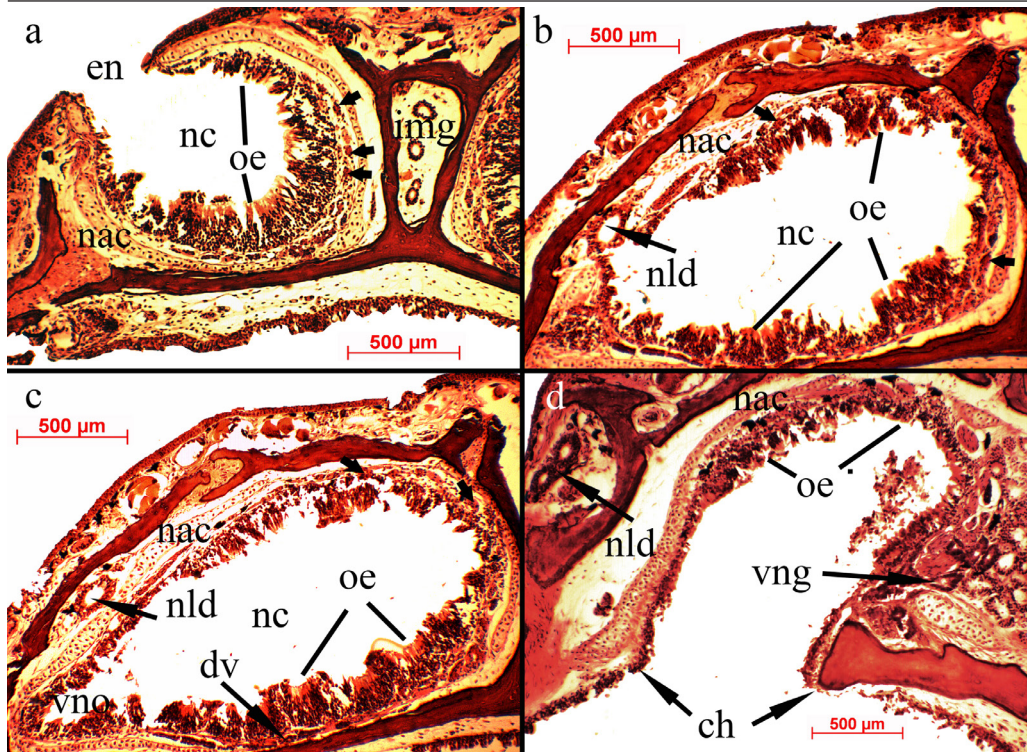


Рис. 1. Поперечні зрізи через голову *T. vulgaris* у різних частинах носової порожнини (а–d). Зрізи проведені на рівні зовнішніх ніздрів (а), впадіння носослізної протоки (b), вомероназального органа (c) та хоан (d): en – зовнішні ніздрі; nc – носова порожнина; oe – нюховий епітелій; nac – нюхова капсула; img – міжщелепна залоза; vno – вомероназальний орган; nld – носослізна протока; vng – вомероназальна залоза; dv – протока вомероназальної залози; ch – хоани. Стрілочками позначено секреторні одиниці залоз Боумена.

дільним закутком нижньої носової порожнини. Закуток повністю вистелений сенсорним епітелієм, який позбавлений залоз Боумена і являє собою вомероназальний орган (рис. 2). Медіокаудально від вомероназального органа біля носової перегородки залягає вомероназальна залоза (рис. 2), протока якої відкривається в порожнину вомероназального органа. Латеральний закуток нижньої частини носової порожнини позбавлений сенсорного епітелію і відкривається хоанами в ротову порожнину.

Порівняльно-морфологічний аналіз результатів дослідження. Будова носової порожнини *L. vulgaris* і *P. ridibundus* має суттєві морфологічні відмінності. У *L. vulgaris* носова порожнина має трубчастоподібний тип будови і не розмежована на окремі відділи. Подібний тип будови описаний у інших представників хвостатих – амбістоми (*Dicamptodon tenebrosus*) [13], протей (*Necturus maculosus*), амфіуми (*Amphiuma tridactylum*) та сирени (*Siren intermedia*) [5]. У *P. ridibundus* носова порожнина диференційована на відділи, тому має складнішу будову, ніж у *L. vulgaris*. Вона складається з основної порожнини, яка вистелена нюховим епітелієм, середньої порожнини, яка вистелена респіраторним епітелієм, і нижньої порожнини, медіальний закуток якої вистелений сенсорним епітелієм, – вомероназальний орган. Такий тип організації є типовим для більшості безхвостих земноводних

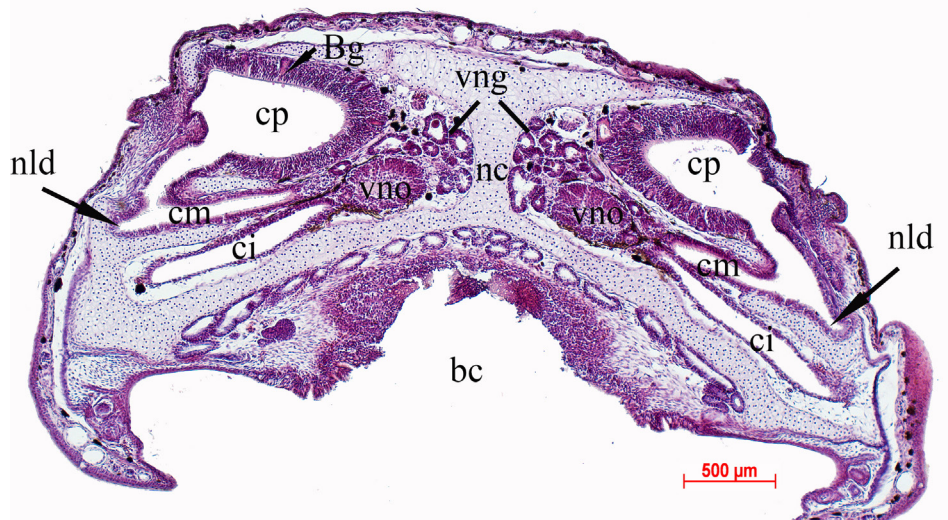


Рис. 2. Поперечний зріз через голову жаби озерної (*Pelophylax ridibundus*) на рівні носової порожнини: Bg – залоза Боумена; bc – ротова порожнина; cp – основна носова порожнина; cm – середня носова порожнина; ci – нижня носова порожнина; nld – носослізна протока; vno – вомероназальний орган; vng – вомероназальна залоза; nc – носова перегородка.

і описаний у *Rana nigromaculata* [14], *Rhinella arenarum* [9], *Rana chensinensis* [15], *Bufo americanus* [8] та інших видів.

Незважаючи на те, що орган нюху у *T. vulgaris* має просту трубчастоподібну форму, привертає увагу латеральний дивертикул, який іде від зовнішніх ніздрів до хоан. Як зазначено нами вище, стінки каудальної частини латерального дивертикула вистелені сенсорним епітелієм і являють собою вомероназальний орган. Ростральна частина дивертикула позбавлена сенсорного епітелію і, на нашу думку, гомологічна латеральному дивертикулу нижньої порожнини *P. ridibundus*. Подібне розташування вомероназального органа описане й у інших представників хвостатих – *Plethodon cinereus* [4], *A. tridactylum* та *Ambystoma mexicanum* [5, 6]. У сирени (*S. intermedia*) вомероназальний орган розташований у носовій порожнині медіальніше [5]. Вомероназальний орган *P. ridibundus* має різко відмінну топографію та залягає в нижній носовій порожнині медіально. Зазначимо, що вомероназальний епітелій в обох досліджених видів не має типових для нюхового епітелію основної носової порожнини залоз Боумена. Очевидно, що відсутність компенсується наявністю складних трубчастих вомероназальних залоз. Залози в обох досліджуваних видів займають медіальне положення. Проте у *T. vulgaris* залоза значно менших розмірів і має довгу протоку, яка тягнеться латерально до початку вомероназального органа та відкривається поруч із бічною латеральною залозою і носослізною протокою. Додаткове зволоження сенсорного епітелію, очевидно, відбувається секретом орбітальних залоз, який потрапляє в носову порожнину через носослізну протоку. Походження та функція вомероназального органа залишаються нез'ясованими. Існує думка, що орган виник як адаптація до наземного способу життя [2]. Проте ми підтримуємо гіпотезу Х. Ейстен [5], яка стверджує, що вомероназальний орган виник у водних тетрапод і не є адаптацією нюхової системи до наземного способу існування. Можливо, його поява у предків водних амфібій є преадаптацією, яка в результаті виходу тварин на сушу набула нових ольфакторних функцій.

Таким чином, нюховий орган *T. vulgaris* і *P. ridibundus* має суттєві морфологічні відмінності, що стосуються диференціації носової порожнини на відділи, топографії та морфології вомероназального органа. Поверхня нюхового епітелію *T. vulgaris* має складки, які утворені випинаннями респіраторних клітин.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Медведева И. М. Орган обоняния амфибий и его филогенетическое значение. Л.: Наука, 1975. 176 с.
2. Bertmar G. Evolution of vomeronasal organs in vertebrates // *Evolution*. 1981. Vol. 35. P. 359–366.
3. Bhatnagar K. P., Meisami E. Vomeronasal organ in bats and primates: extremes of structural variability and its phylogenetic implications // *Microsc. Res. Tech.* 1998. Vol. 43. N 3. P. 465–475.
4. Dawley E. M., Bass A. H. Organization of the vomeronasal organ in a plethodontid salamander // *J. Morphol.* 1988. P. 243–255.
5. Eisthen H. L. Presence of the vomeronasal system in aquatic salamanders // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B.* 2000. Vol. 355. P. 1209–1213.
6. Eisthen H. L., Sengelaub D. R., Schroeder D. M., Alberts J. R. Anatomy and forebrain projections of the olfactory and vomeronasal organs in axolotls (*Ambystoma mexicanum*) // *Brain Behav. Evol.* 1994. Vol. 44. P. 108–124.
7. Halpern M., Martinez-Marcos A. Structure and function of the vomeronasal system: an update // *Progr. Neurobiol.* 2003. Vol. 70. 245–318.
8. Jermakowicz W. J. III., Dorsey D. A., Brown A. L. et al. Development of the nasal chemosensory organs in two terrestrial anurans: the directly developing frog, *Eleutherodactylus coqui* (Anura: Leptodactylidae), and the metamorphosing toad, *Bufo americanus* (Anura: Bufonidae) // *J. Morphol.* 2004. Vol. 261. P. 225–248.
9. Jungblut L. D., Pozzi A. G., Paz D. A. Larval development and metamorphosis of the olfactory and vomeronasal organs in the toad *Rhinella (Bufo) arenarum* (Hensel, 1867) // *Acta Zool.* 2011. Vol. 92. N 4. P. 305–315.
10. Kratzing J. E. The fine structure of the olfactory and vomeronasal organs of a lizard (*Tiliqua scincoides scincoides*) // *Cell and Tissue Research*. Vol. 156. 1975. N 2. P. 239–252.
11. Parsons T. S. Evolution of the nasal structures in the lower tetrapods // *Amer. Zool.* 1967. Vol. 7. P. 397–413.
12. Saito S., Oikawa T., Taniguchi K., Taniguchi K. Fine structure of the vomeronasal organ in the grass lizard, *Takydromus tachydromoides* // *Tissue Cell*. 2010. Vol. 42. N 5. P. 322–327.
13. Stuelpnagel J. T., Reiss J. O. Olfactory metamorphosis in the coastal Giant Salamander (*Dicamptodon tenebrosus*) // *J. Morphol.* 2005. Vol. 266. P. 22–45.
14. Tsui C.-L. Development of olfactory organ in *Rana nigromaculata* // *J. Microsc. Sci.* 1946. Vol. 87. P. 61–90.
15. Wang H., Zhao H., Tai F., Zhang Y. Postembryonic development of the olfactory and vomeronasal organs in the frog *Rana chensinensis* // *Zool. Sci. (Tokyo)*. 2008. Vol. 25. P. 503–508.

Стаття: надійшла до редакції 13.07.15

доопрацьована 08.02.16

прийнята до друку 24.02.16

COMPARATIVE MORPHOLOGY OF SMOOTH NEWT (*LISSOTRITON VULGARIS*) AND MARSH FROG (*PELOPHYLAX RIDIBUNDUS*) OLFACATORY ORGANS**Ya. Stepanyuk**

*Lessya Ukrainka East European University
13, Voli Ave., Lutsk 43025, Ukraine
e-mail: slavauniver@gmail.com*

Peripheral part of olfactory analyzer of most amphibians consists of olfactory and vomeronasal systems. Using general histological methods smooth newt (*Lissotriton vulgaris*) and marsh frog (*Pelophylax ridibundus*) olfactory organs morphology were compared. It was shown, that tailed and tailless amphibians olfactory organ has significant morphological differences. At smooth newt it is not differentiated into departments, has a tubular shape and is located laterally. The surface of olfactory epithelium has folds which are formed by respiratory cells protrusions. Marsh frogs olfactory organ is divided into the primary, middle and lower cavities. General nasal cavity is lined by olfactory epithelium, respiratory epithelium lines its middle part. Lower part has vomeronasal organ which lies medially. Olfactory organ has a large number of Bowman's glands, vomeronasal and lateral nasal chambers in both studied species. In addition, we suppose that additional olfactory epithelium is moistened by a secret of orbital gland, which enters to the olfactory organ through the olfactory nasal-lachrymal duct.

Keywords: Amphibia, olfactory system, olfactory epithelium, vomeronasal organ.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ОБОНЯТЕЛЬНОГО ОРГАНА ТРИТОНА ОБЫКНОВЕННОГО (*LISSOTRITON VULGARIS*) И ЛЯГУШКИ ОЗЕРНОЙ (*PELOPHYLAX RIDIBUNDUS*)**Я. Степанюк**

*Восточноевропейский национальный университет имени Леси Украинки
просп. Воли, 13, Луцк 43025, Украина
e-mail: slavauniver@gmail.com*

Периферический отдел обонятельного анализатора большинства земноводных состоит из основной обонятельной и дополнительной (вомероназальной) системы. В работе с помощью общепринятых гистологических методов сравнена морфология обонятельного органа тритона обыкновенного (*Lissotriton vulgaris*) и лягушки озерной (*Pelophylax ridibundus*). Установлено, что обонятельный орган представителей хвостатых и бесхвостых амфибий имеет существенные морфологические различия. У тритона обыкновенного он не дифференцирован на отделы, имеет трубчатую форму, а вомероназальный орган залегает латерально. Поверхность обонятельного эпителия имеет складки, которые образованы в результате выпячивания респирационных клеток. Обонятельный орган лягушки озерной разделен на основную, среднюю и нижнюю полости. Основная носовая полость выстлана обонятельным эпителием, средняя – респирационным эпителием, а медиальная часть нижней – вомероназальным эпителием. Обонятельный орган обоих исследуемых видов имеет большое количество желез Боумена, вомероназальную и латеральную носовую железы. Кроме того, мы считаем, что дополнительное увлажнение обонятельного эпителия осуществляется секретом орбитальной железы, который попадает в обонятельный орган через носослезный проток.

Ключевые слова: амфибии, обонятельная система, обонятельный эпителий, вомероназальный орган.