

**В. Н. СМІРНОВ, С. М. СМІРНОВА**  
Николаев

### **ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ИНТЕРПОЛЯЦИЯ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ БУГСКОГО ЛИМАНА ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ**

Приведены результаты использования современных ГИС-технологий для создания цифровых картографических моделей загрязнения донных отложений тяжелыми металлами с целью определения их экологического качества на примере Бугского лимана. Воплощен ГИС-ориентированный системный подход к отражению и анализу состояния загрязнения донных отложений Бугского лимана при построении тематических карт. Выявлено техногенно-аномальные зоны повышенного содержания тяжелых металлов (Zn, Ni, Mn, Pb, Cu) в донных отложениях приуроченные к зонам влияния промышленных предприятий.

Ключевые слова: геоинформационная система, донные отложения, техногенно-аномальные зоны, загрязнение воды, почвы.

Стаття надійшла до редколегії 18.08.2014

УДК 598.112.23:591.185.34

**Я. В. СТЕПАНЮК, О. М. ЯРИГІН, О. В. ТИТЮК**  
м. Київ

### **МОРФОГЕНЕЗ СЕНСОРНОГО ЕПІТЕЛІЮ ЯЩІРКИ ПРУДКОЇ, *LACERTA AGILIS* (REPTILIA, SQUAMATA)**

Досліджено розвиток структур нюхового аналізатора ящірки прудкої (*Lacerta agilis*) на різних стадіях ембріонального розвитку. Основна увага у дослідженні зосереджена на розвитку нюхового та вомероназального епітелію. З'ясовано стадії, на яких відбувається закладка вомероназального органа та його розмежування з нюховими мішками. Відмічені основні характеристики нюхового та вомероназального епітелію та визначено ділянки носової порожнини та вомероназального органа, які вкриті сенсорним епітелієм.

Ключові слова: *Lacerta agilis*, нюховий епітелій, вомероназальний епітелій, морфогенез.

**Постановка проблеми.** Відомо, що у більшості сучасних чотириногих (крім крокодилів, птахів, деяких рукокрилих, китоподібних та приматів) нюховий аналізатор анатомічно розділений на основну та додаткову (вомероназальну) нюхові системи. Основна нюхова система представлена носовою порожниною, яка вистелена нюховим епітелієм, а додаткова – вомероназальним органом (органом Якобсона) [1; 2]. Ступінь організації обох систем у представників різних класів є різним і очевидно залежить від екологічної спеціалізації виду. Особливу увагу привертає закладка та розвиток вомероназального органа рептилій у яких він, як перших наземних тварин повністю ізольований від носової порожнини. Крім того його функціональне значення до кінця не з'ясоване.

Дослідження розвитку нюхового аналізатора ящірки прудкої від закладки до дефінітивного стану дасть змогу зрозуміти особливості його морфогенезу.

**Аналіз останніх досліджень та публікацій.** Незважаючи на велику кількість досліджень, які присвячені морфології нюхової порожнини та вомероназального органа ящірок [3; 4; 5; 6; 7; 8; 9], значна їх частина не відображає повного морфогенезу структур нюхового аналізатора. Більшість авторів переважно описує морфологію нюхового аналізатора у дорослих особин [10; 11; 12]. Відсутність єдиного підходу до періодизації ембріонального розвитку значно ускладнює порівняння результатів [9; 13]. До нечисельних праць які описують морфогенез нюхового аналізатора ящірок належать праці Шлабі [9], проте, автор описує лише окремі стадії розвитку. Частина робіт присвячена розвитку хрящового черепа рептилій [14; 15; 16; 17], але без акценту на морфогенез нюхових структур. Визначення об'єму сенсорного епітелію під час розвитку ящірки прудкої взагалі ніким раніше не проводилось.

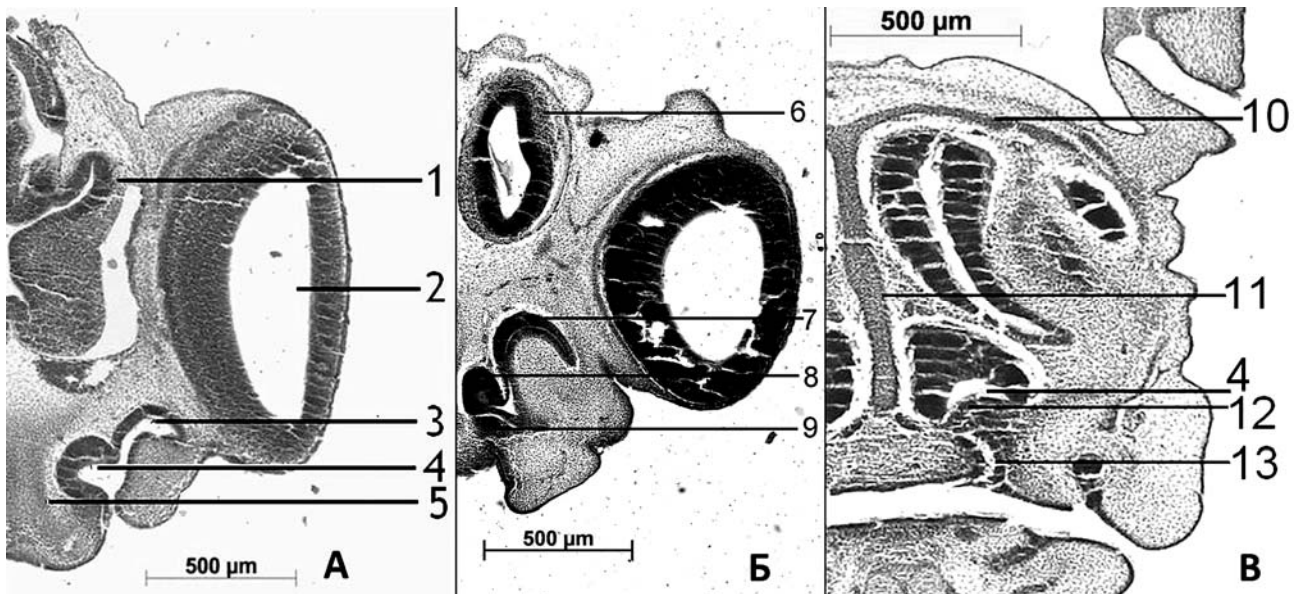


Рис. 1. Стадії розвитку *L. agilis*:

А – 32 стадія розвитку; Б – 33 стадія розвитку; В – 34 стадія розвитку.

- 1 – головний мозок; 2 – око; 3 – порожнина нюхового мішка; 4 – порожнина вомероназального органа; 5 – мезенхімний зачаток носової перегородки; 6 – нюхова цибулина; 7 – нюховий епітелій; 8 – вомероназальний епітелій; 9 – зачаток вомероназального каналу; 10 – парієтотектальний хрящ; 11 – носова перегородка; 12 – грибоподібне тіло; 13 – вомероназальний канал

**Постановка завдання.** Завданням роботи було встановити особливості розвитку нюхових структур ящірки прудкої.

**Матеріали та методи досліджень.** Стадії онтогенезу визначали за таблицями нормального розвитку для *Lacerta vivipara* [18]. Усього досліджено 12 ембріонів з 28 по 37 стадію розвитку *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758). Досліджений матеріал фіксували у 4% розчині нейтрального формальдегіду. Дегідратацію, заливку в парафін, різку матеріалу у фронтальній та поперечній площині товщиною 5–7 мкм, та 10–12 мкм на санному мікроскопі (МС-2) проводили відповідно до стандартних гістологічних методик [19]. Серійні гістологічні зрізи забарвлені за класичним методом Бемера, гематоксилін-еозином та альціановим синім з подальшим дофарбовуванням гематоксилін-еозином за Стідменом [20].

Вимірювання об'єму нюхового епітелію вомероназального органа проводили за допомогою пакету морфометричних програм «Морфологія 5.0» ТОВ «Відеотест».

**Результати дослідження та їх обговорення.** Відомо, що нюховий епітелій розвивається з парних нюхових плакод, що являють собою роstralатеральні потовщення ектодерми [21]. На 28 стадії розвитку у ящірки прудкої плакоди внаслідок дорсальної інвагіна-

ції утворюють нюхові ямки (рис. 2). На 29 стадії розвитку нюхові ямки збільшуються і перетворюються у нюхові мішки. На 30-й стадії розвитку відбувається закладка органа Якобсона, який має вигляд невеликого вентромедіального випинання каудальної частини нюхового мішка (рис. 2). На цій стадії сенсорний епітелій зачатка вомероназального органа має більшу товщину, ніж сенсорний епітелій нюхового мішка. Відбувається формування нюхового нерва, волокна якого йдуть до зачатків нюхових цибулин.

На 31 стадії збільшується товщина нюхового та вомероназального епітелію, які проходять початкові стадії диференціювання. Нюховий епітелій переходить на дорсальну та медіальну стінку нюхових мішків. Від вомероназального епітелію дорсокаудально відходять волокна вомероназального нерва, які входять у волокнистий шар зачатків нюхових цибулин.

На 32 стадії вомероназальний епітелій, порівняно з попередньою стадією, товстіший та краще диференційований. Суттєве збільшення об'єму всього сенсорного епітелію відбувається переважно за рахунок розвитку вомероназального органа (рис. 3). Подальше збільшення загального об'єму сенсорного епітелію відбувається за рахунок розростан-

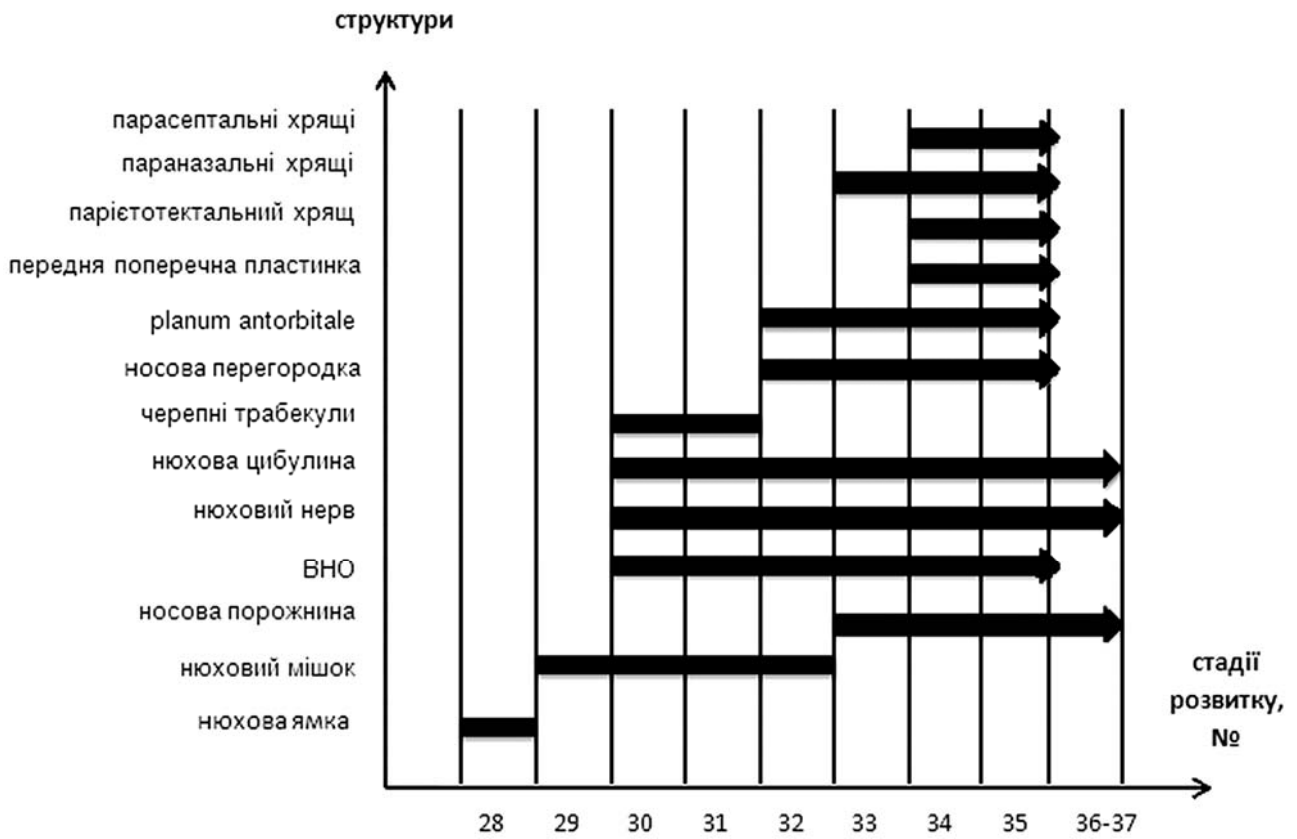


Рис. 2. Схема почерговості розвитку структур ящірки прудкої *L. agilis*

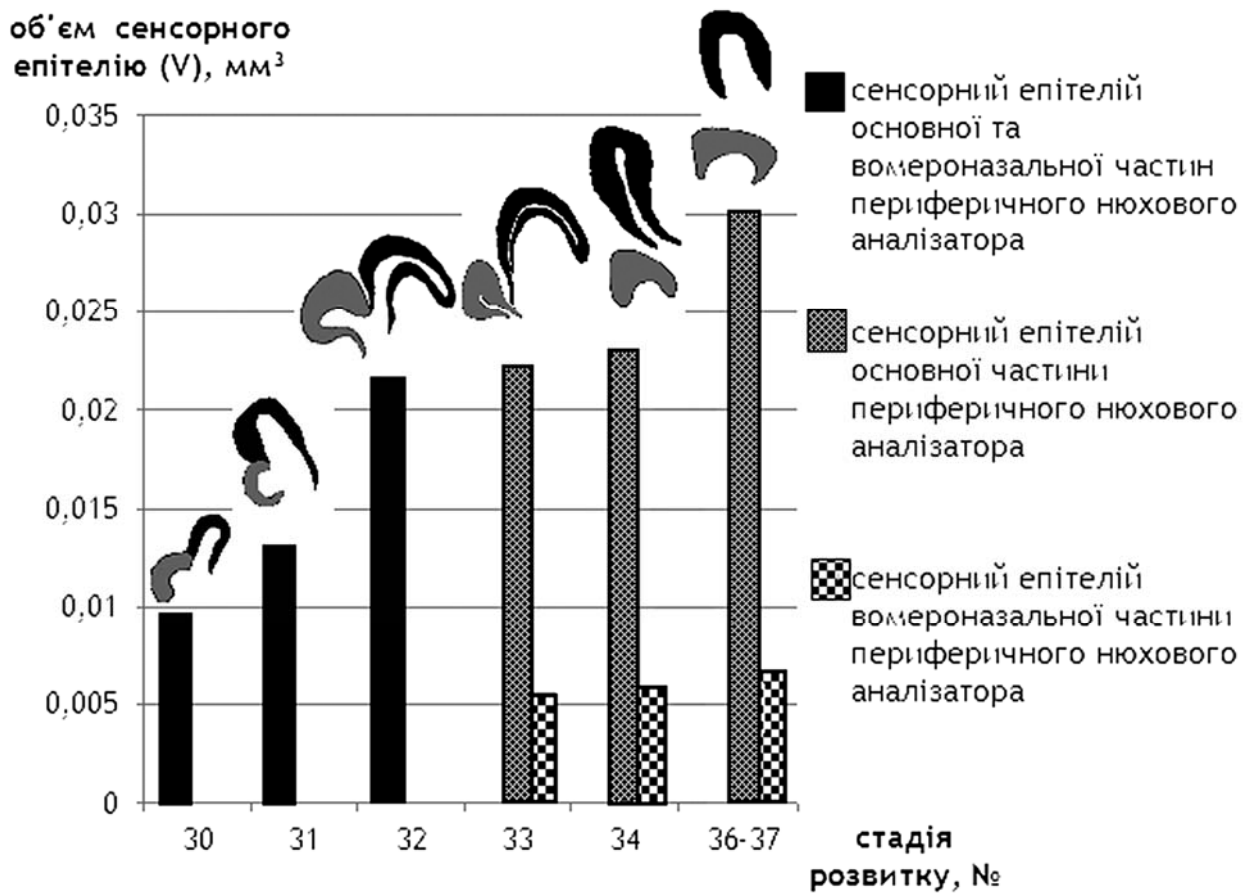


Рис. 3. Об'єм нюхового та вомероназального епітелію на різних стадіях розвитку ящірки прудкої

ня нюхового епітелію носової порожнини. На поверхні нюхового епітелію помітна миготлива кайма рецепторних клітин, що вказує на їхню функціональну зрілість. Збільшується кількість волокон вомероназального нерва, які відходять від каудальної та медіальної стінки вомероназального органа. Внаслідок випинання дорсолатеральної стінки нюхового мішка його форма змінюється. Товщина нюхового епітелію, порівняно з вомероназальним, помітно менша (рис. 1, А). Вентральна та ростральна частина нюхових мішків вистелена респіраторним епітелієм.

На 33-й стадії формується канал вомероназального органа для сполучення з ембріональною ротовою порожниною (рис. 1, Б). Порожнина вомероназального органа зменшується через розростання сенсорного епітелію та втягування його вентральної стінки.

Зовнішні ніздрі, які раніше відкривались на вентральну поверхню ростральної частини голови ембріона (ембріональну ротову порожнину), зміщуються вентролатерально. Формується присінок носової порожнини, що має вигляд епітеліального тяжа, що йде рострально від нюхових мішків до зовнішніх ніздрів. Внаслідок формування присінка нюхова порожнина втрачає контакт із ніздрами. На думку Шлабі [9] у рептилій це відбувається за рахунок формування так званої епітеліальної пробки присінка, однак ми вважаємо що це пов'язане з процесами диференціювання стінок присінка.

На 34-й стадії розвитку вомероназальний орган повністю відділений від носової порожнини (рис. 1, В). Дорсальна та латеральна стінки органа Якобсона вистелені вомероназальним епітелієм, а вентральна – респіраторним епітелієм. Вузький канал вомероназального органа опускається вентрально і попереду хоан відкривається в ротову порожнину. Зовнішні ніздрі продовжують зміщуватись латерально. За рахунок диференціації клітин присінка починає формуватись його порожнина.

На 35 стадії носова порожнина збільшується в розмірах. Зовнішні ніздрі та присінок залишаються ще закритими. Нюховий орган, внаслідок росту дорсальної стінки, утворює дугоподібний латеральний вигин та набуває

серпоподібної форми. Нюховий епітелій вистилає дорсальну стінку каудальної частини присінка та майже всю поверхню носової порожнини. У нюховому епітелії з'являються залози Бомена. В ньому можна виділити рецепторні, опорні та базальні клітини. Хоани, які залягають вентрокаудально, збільшуються у розмірах. Дорсальна стінка вомероназального органа вистелена товстим сенсорним епітелієм, а вентральна стінка – індіферентним епітелієм.

Подальший розвиток органів нюху прудкої ящірки пов'язаний із їх загальним пропорційним збільшенням. Головні якісні зміни в ембріогенезі органів нюху здебільшого пов'язані із розростанням присінка в ростральному напрямку, що є наслідком видовження голови ембріона і набуття нею дефінітивної форми.

**Висновки та перспективи подальших досліджень.** Отже, морфогенез нюхового аналізатора у *L. agilis* проходить такі етапи: стадія плакоти, стадія нюхової ямки (28 стадія), стадія нюхового мішка (29 стадія), закладка вомероназального органа (30 стадія), стадія носової порожнини (33 стадія). Носова порожнина формується після закладки вомероназального органа у зв'язку з відкриттям вторинних ніздрів. До початку 37 стадії розвитку сенсорний епітелій вистилає майже всю носову порожнину і відрізняється від вомероназального наявністю залоз Боумена. Від нюхового епітелію відходять волокна нюхового нерва, який входить у основну нюхову цибулину, натомість від вомероназального епітелію відходять волокна вомероназального нерва, які передають сигнали у додаткову нюхову цибулину. Диференціювання нюховий епітелій закінчує до 37 стадії розвитку *L. agilis*.

Для подальшого з'ясування закономірностей розвитку та еволюції нюхового аналізатора хребетних не вистачає порівняльних даних, що зумовлює необхідність проведення подальших ембріологічних досліджень.

#### Список використаних джерел

1. Parsons Th. S. Nasal anatomy and the phylogeny of reptiles / Th. S. Parsons // Evolution. — Vol. 13. — 1959. — № 2. — P. 175—187.
2. Савельев С. В. Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных / С. В. Савельев. — М. : ГЕОТАР-МЕД, 2001. — С. 223—230.

- Born G. Die nasenhöhlen und der thränenangang der amnioten wirbeltiere / Born G. // Morphologisches Jahrbuch — Vol. 5. — 1879 — P. 62—137.
- Beecker A. Vergleichende stilistik der nasenregion bei den sauriern, vogeln und säugetieren / A. Beecker // Morphologisches Jahrbuch — Vol. 31. — 1903 — P. 565—619.
- Eckhart H. Das geruchsorgan ciniger ceylonischer Eidechsen (Agamiden) / H. Echart //— Jena. Z. Natur. — Vol. 58. — 1922 — P. 271—318.
- Haas G. The structure of the nasal cavity in *Chamaeleo chamaeleon* (Linnaeus) / G. Haas // Journal of Morphology. — 1937. — P. 433—451.
- Pratt C. W. M. The morphology of the ethmoidal region of Sphenodon and lizards / C. W. M. Pratt // Proceedings of the zoological society of London — 1948 — Vol. 118. — P. 171—201.
- Stebbins R. C. Nasal structure in lizards with reference to olfaction and conditioning of the inspired air / R. C. Stebbins // Amer. J. Anat. — 1948. — Vol. 83. — P. 183—222.
- Slabý O. Morphogenesis of the nasal capsule, the nasal epithelial tube and the organ of Jacobson in sauropsida. I. Introduction and morphogenesis of the nasal capsule apparatus in members of the families Lacertidae and Scincidae / O. Slabý // Folia morphologica. — Vol. 27. — Praha, 1979. — № 4. — P. 245—258.
- Saito S. Taniguchi Fine structure of the vomeronasal organ in the grass lizard, *Takydromus tachydromoides* / S. Saito, T. Oikawa, K. Taniguchi, // Tissue and cell — Vol. 42. — 2010. — P. 322—327.
- Kratzing J. E. The fine structure of the olfactory and vomeronasal organs of a lizard (*Tiliqua scincoides scincoides*) / J. E. Kratzing // Cell and tissue research. — Vol. 156. — 1975. — № 2. — P. 239—252.
- Сепп Е. К. История развития нервной системы позвоночных / Е. К. Сепп. — М.: Медгиз, 1949. — 422 с.
- Holtzman D. A. Embryonic and neonatal development of the vomeronasal and olfactory systems in garter snakes (*Thamnophis spp.*) / D. A. Holtzman, M. Halpern // Journal of morphology. — Vol. 203. — 1990. — P. 123—140.
- Zada S. The fully formed chondrocranium of the agamid lizard, *Agama pallida* / S. Zada // Journal of morphology. — Vol. 180. — 1981. — P. 43—54.
- El-Toubi M. R. The development of the skull of *Chalcides ocellatus* I. The development of the chondrocranium / M. R. El-Toubi, A. M. Kamal // Journal of morphology. — Vol. 104. — 1959. — P. 269—306.
- Яригін О. М. Ембріональний розвиток хрящового черепа прудкої ящірки *Lacerta agilis* (Reptilia, Squamata) : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.08. «Зоологія» / О. М. Яригін. — К., 2010. — 20 с.
- De Beer G. R. The early development of the chondrocranium of the lizard [Texte] / G. R. de Beer // Quart. J. Micr. Sci. — Vol. 73. — 1930. — P. 707—739.
- Dufaure J. P. Table de développement du lézard vivipare, *Lacerta (Zootoca) vivipara* Jacquin / J. P. Dufaure, J. Hubert // Arch. Anat. Microsc. Morphol. Exp. — Vol. 50. — 1961. — P. 309—328.
- Роскин Г. И. Микроскопическая техника / Г. И. Роскин, Л. Б. Левенсон. — М.: Советская наука, 1957. — 469 с.
- Steedman H. F. Alcian blue 8GS: a new stain for mucin / H. F. Steedman // Quarterly journal of microscopical science. — Vol. 91. — 1950. — P. 477—479.
- Kardong V. K. Vertebrates: comparative anatomy, function, volution / V. K. Kardong. — Vol. 2. — New York : McGraw—Hill companies, 1998. — P. 636—639.

YA. V. STEPANYUK, O. M. YARYHIN, O. V. TITYUK

Kyiv

### MORPHOGENESIS OF SENSORY EPITHELIUM *LACERTA AGILIS* (REPTILIA, SQUAMATA)

The article deals with the development of structures of the olfactory analyzer in *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) at different stages of development. The development of olfactory and vomeronasal epithelia is in the spotlight of the study. A special attention is drawn to the primordium and to the development of the vomeronasal organ functional value of which is not defined completely. All the researches were carried out with use of the light microscopy and the morphometrics methods. The stages at which the important events in the development of the olfactory analyzer in *Lacerta agilis* occur are clarified. Our research confirms literature data on the general organization and plan for the development of the olfactory analyzer of the lizards. In our opinion, at first the channel of the vomeronasal organ is formed and only after this it loses contact with the nasal cavity that does not coincide with the data of Slabý. We believe that the development of the vomeronasal organ and nasal cavity is inversely proportional to the development of the chondrocranium.

Keywords: *Lacerta agilis*, olfactory epithelium, vomeronasal epithelium, morphogenesis.

Я. В. СТЕПАНЮК, А. Н. ЯРЫГИН, О. В. ТИТЮК

Київ

### МОРФОГЕНЕЗ СЕНСОРНОГО ЭПИТЕЛИЯ ПРУТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ, *LACERTA AGILIS* (REPTILIA, SQUAMATA)

В статье описано развитие структур обонятельного анализатора прыткой ящерицы на разных стадиях развития. Основное внимание в исследовании сосредоточено на развитии обонятельного и вомероназального эпителия. Исследования проводились с помощью методов световой микроскопии и морфометрии. Выяснено стадии, на которых происходит закладка вомероназального органа и его разграничение с обонятельными мешками. Отмечены основные характеристики обонятельного и вомероназального эпителия и определены участки носовой полости и вомероназального органа, которые покрыты сенсорным эпителием.

Ключевые слова: *Lacerta agilis*, обонятельный эпителий, вомероназальный эпителий, морфогенез.

Стаття надійшла до редколегії 18.08.2014