

**НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ  
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМ. І. І. ШМАЛЬГАУЗЕНА**

**ТИТЮК ОЛЬГА ВАСИЛІВНА**

УДК 597.55:591.486(043.5)

**МОРФОГЕНЕЗ ОРГАНА НЮХУ ОКРЕМИХ КОСТИСТИХ РИБ  
З РІЗНОЮ ТРОФІЧНОЮ СПЕЦІАЛІЗАЦІЄЮ**

03.00.08 – зоологія

**АВТОРЕФЕРАТ**  
дисертації на здобуття наукового ступеня  
кандидата біологічних наук

Київ – 2020

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана на кафедрі зоології Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки (м. Луцьк).

**Науковий керівник:** кандидат біологічних наук, доцент  
**Степанюк Ярослав Васильович,**  
Волинський національний університет  
імені Лесі Українки  
завідувач кафедри гістології та медичної біології  
навчально-наукового медичного інституту

**Офіційні опоненти:** доктор біологічних наук, професор  
**Ковтун Михайло Фотійович,**  
Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України  
головний науковий співробітник

кандидат біологічних наук, доцент  
**Подобайло Анатолій Віталійович,**  
Київський національний університет  
імені Тараса Шевченка  
доцент кафедри екології та зоології

Захист дисертації відбудеться «8» грудня 2020 року о 10-00 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.153.01 Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01030, Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15.

З дисертацією можна ознайомитися у бібліотеці Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01030, Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15.

Автореферат розісланий «\_\_» листопада 2020 року.

Вчений секретар  
спеціалізованої вченої ради,  
кандидат біологічних наук

Юлія КУЦОКОНЬ

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

**Актуальність теми.** Нюх риб відіграє важливу роль у таких процесах їх життєдіяльності, як живлення, розмноження, хомінг, міграція, соціальна взаємодія (Hara, 1986; Hansen and Zielinski, 2005; Hamdani and Døving, 2007). У більшості костистих риб дефінітивний орган нюху представлений нюховою розеткою. Організація органа нюху може вказувати на значення нюху для виду (Девицина, 1972; Yamamoto, 1982; Kasumyan, 2004). Незважаючи на схожу будову дефінітивного органа нюху у різних видів, механізм формування його структур може відрізнятися.

Зазвичай органи нюху зі схожою морфологією характерні або для видів з близьких родин, або видів, які заселяють місця з однаковими екологічними умовами. Відомо, що у Короподібних нюхова розетка стрілоподібного типу, а в Сомоподібних – білатерального. Цікавим є порівняння органа нюху у видів, які відділені філогенетично, заселяють місця з однаковими екологічними умовами і відрізняються за харчовою спеціалізацією від інших представників з цих рядів. Таким чином, можна простежити, як впливає стратегія живлення та харчова спеціалізація на організацію органа нюху.

Для порівняння ми обрали – в'юна звичайного *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758) (детритофаг, зообентофаг) та анциструса звичайного *Ancistrus dolichopterus* (Кнер, 1854) (спеціалізований альгофаг). Обидва види є бентофагами. Приуроченість до придонного способу життя зменшує роль зорового аналізатора та бічної лінії і може сприяти кращому розвитку нюхового аналізатора.

Хоча морфологією органа нюху цікавились здавна, залишається нез'ясованим механізм розвитку нюхових розеток, недостатня увага звернена на особливості формування центрального шва у нюхових розетках, появу нових ламел у різних видів костистих риб, а також особливості формування носового мосту та формування передньої та задньої ніздрі. Порівняльний аналіз морфогенезу органів у різних видів риб часто неможливий, оскільки досліджуються лише окремі стадії розвитку, автори використовують різні підходи до визначення стадій розвитку, стадій морфогенезу органа нюху, а також різну термінологію при описі структур.

**Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.** Робота виконувалась відповідно до основного напрямку дослідження кафедри зоології Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки «Еколого-фауністичні дослідження. Порівняльна морфологія хребетних» та в рамках держбюджетної теми «Особливості морфогенезу периферичного та центрального відділів нюхового аналізатора та суміжних структур голови у представників родини Lacertidae фауни України» (№ держреєстрації 0113U002219).

**Мета і завдання дослідження.** Мета роботи – з'ясувати морфогенез органа нюху *Misgurnus fossilis* та *Ancistrus dolichopterus* в ембріональний та постембріональний періоди і здійснити їх порівняльний аналіз.

Для досягнення цієї мети були поставлені такі завдання:

1. Створити таблиці нормального розвитку для *M. fossilis* та *A. dolichopterus*.

2. Визначити час закладки та терміни стадій морфогенезу органа нюху *M. fossilis* та *A. dolichopterus* за таблицями нормального розвитку.
3. Виявити особливості морфогенезу нюхових розеток у досліджуваних видів у порівнянні з іншими видами риб та провести аналіз різних типів клітин у нюховому епітелії.
4. З'ясувати етапи формування передньої та задньої ніздрі у *M. fossilis* та *A. dolichopterus*.
5. На основі отриманих результатів дослідження провести порівняльний аналіз організації дефінітивних органів нюху *M. fossilis* та *A. dolichopterus* і з'ясувати їх адаптивне значення.

*Об'єкт дослідження* – орган нюху *Misgurnus fossilis* та *Ancistrus dolichopterus*.

*Предмет дослідження* – морфогенез органа нюху *Misgurnus fossilis* та *Ancistrus dolichopterus* та його особливості у дефінітивному стані.

*Методи дослідження*: макро- та мікроскопічний (світлова мікроскопія, скануюча електронна мікроскопія); порівняльно-морфологічний; гістохімічний.

**Наукова новизна отриманих результатів.** Вперше досліджено орган нюху *M. fossilis* та *A. dolichopterus* на всіх стадіях розвитку. Виявлено механізми у формуванні трубчастих передніх ніздрів, які не описані раніше в інших видів костистих риб. Детально вивчено формування білатеральної нюхової розетки та встановлено особливості розвитку центрального шва.

Вперше досліджено розвиток органа нюху від закладки нюхової плакоти до набуття дефінітивного стану у представників ряду Сомоподібні на прикладі *A. dolichopterus*.

Доповнено дані про морфогенез та морфологію органа нюху окремих костистих риб у різних екологічних групах за живленням та умовами існування.

Створено таблицю нормального розвитку *A. dolichopterus* та узагальнюючу таблицю нормального розвитку *M. fossilis*.

**Практичне значення одержаних результатів.** Результати проведеного дослідження суттєво розширюють та поглиблюють наукові знання щодо варіантів формування органа нюху костистих риб. Розроблені таблиці розвитку *A. dolichopterus* можуть бути використані при описі морфогенезу будь-яких систем органів та їх структур. Виявлені та описані стадійні характеристики органа нюху на різних етапах онтогенезу можуть бути екологічними маркерами визначення стану водойм. Окремі розділи дисертаційної роботи можуть бути використані на практичних та лекційних заняттях з гістології, ембріології, іхтіології та акваріумістики у закладах вищої освіти.

**Особистий внесок здобувача.** Робота є результатом 5-річних досліджень дисертантки. Розведення *M. fossilis* та *A. dolichopterus* в лабораторних умовах здійснила авторка самостійно. Розробила таблиці нормального розвитку досліджуваних видів та здійснила відбір зразків для фіксації. Виготовила гістопрепарати (80% усіх виготовлених гістопрепаратів) нюхових структур *M. fossilis* та *A. dolichopterus*. Особисто та у співавторстві опублікувала праці за результатами проведених досліджень.

**Апробація результатів дослідження.** Матеріали дисертаційного дослідження були представлені на 10 наукових конференціях: Конференції молодих дослідників-

зоологів (Київ, 2016, 2019), Всеукраїнській зоологічній конференції «Фауна України на межі ХХ-ХХІ ст.» (Харків, 2017; Львів–Шацьк, 2019), International Congress of Vertebrate Morphology (Washington, 2016; Prague, 2019), Czech-BioImaging Annual Scientific Conference «Imaging principles of life 2019» (Lednice, 2019), XII Міжнародній науково-практичній конференції аспірантів і студентів «Молода наука Волині: пріоритети та перспективи досліджень» (Луцьк, 2018), IX Міжнародній іхтіологічній науково-практичній конференції «Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології» (Одеса, 2016), XIII Міжрегіональній науковій конференції «Актуальні питання біології та медицини» (Старобільськ, 2015). На п'яти конференціях доповідала про результати досліджень.

**Публікації.** За темою дисертації опубліковано 6 статей (3 опубліковані у наукових виданнях, що входять до наукометричних баз даних Scopus та Web of Science, та 3 опубліковані у виданнях, що входять до переліку фахових видань МОН України), 1 тези конгресу опубліковані у науковому виданні, що входить до наукометричної бази даних Web of Science і Scopus, 9 робіт у вигляді тез конференцій (з них 2 у закордонних виданнях).

**Структура та обсяг роботи.** Дисертаційна робота складається із анотації, вступу, шести розділів, висновків та списку використаних джерел, до якого входить 218 першоджерел (з них 25 кирилицею і 193 латиницею). Дисертаційну роботу викладено на 140 сторінках друкованого тексту, з яких 110 – основний текст. У роботі 37 рисунків і 6 таблиць.

**Подяки.** Авторка вдячна науковому керівнику кандидату біологічних наук, завідувачу кафедри гістології та медичної біології Я. В. Степанюку; М. Яремчук та Ф. Голубчику за допомогу в отриманні матеріалу. Т. В. Титюк за допомогу в перекладі результатів дослідження на англійську мову. Особлива подяка батькам (Титюк В. С. та Титюк Т. М.), сестрі (Титюк Т. В.) та близьким за всебічну допомогу.

## ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

### ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

Здійснено аналіз робіт, у яких досліджено морфологію дефінітивного органа нюху променеперих риб та його морфогенез. Вказується на відсутність комплексних досліджень морфогенезу органа нюху. Наголошується на необхідності періодизації онтогенезу видів для порівняння морфогенезу їх органів нюху, а також проблемах, які виникають при побудові таблиць нормального розвитку.

Дослідження органа нюху присвячені переважно вивченню морфології дефінітивних ніздрів (Bateson, 1890; Liermann, 1933; Cox, 2008), нюхових розеток (Burne, 1909; Kleerekoper, 1969; Касумян, 2004; Hansen and Zielinski, 2005) та нюхового епітелію (Hara, 1975, 1986; Клименков, 2013; Belanger, 2003; Kuciel et. al., 2013; Kim and Park, 2016).

Опис морфогенезу органа нюху костистих має фрагментарний характер. Існує лише кілька робіт, які присвячені комплексному вивченню розвитку всіх структур органа нюху – нюхової ямки, ніздрів, нюхової розетки та нюхового епітелію (Пашенко та Касумян, 1983, 1986, 2017). Частіше у роботах досліджено лише

розвиток нюхового епітелію (Breucker et. al., 1979; Zielinski and Hara, 1988; and Pankhurst, 2003) або лише формування ніздрів (Zeiske et. al., 1976; Matsuoka, 2001). Крім того, в інших дослідженнях вивчено не повний морфогенез, а лише розвиток органа нюху на окремих стадіях розвитку риби (Elston et. al., 1981; Olsén, 1993; Arvedlund et. al., 2000). Кількість досліджень, присвячена морфогенезу органа нюху, яка є на сьогодні, не охоплює риб різних екологічних груп, а розвиток органа нюху Сомоподібних не досліджено зовсім.

## МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

У роботі вивчено зразки *M. fossilis* в ембріональний, передличинковий, личинковий, мальковий періоди розвитку, *A. dolichopterus* – у період дроблення, гастрюляції, органогенезу, псевдоличинки. Загалом відібрано 110 зразків *M. fossilis* та 162 – *A. dolichopterus*. Також досліджено дорослі особини обох видів.

**Інкубація та вирощування в'юна звичайного *M. fossilis*.** Статевозрілі особини були відловлені у лютому та листопаді 2016 року у річці Цир (урочище Грушове Любешівського р-ну, Волинської обл.). Самці та самки утримувались окремо за температури води +10°C. Для роботи ікру культивували у лабораторії гістології та морфогенезу СНУ імені Лесі Українки. Оогенез стимулювали внутрішньом'язовим введенням хоріонічного гонадотропіну (Московський ендокринний завод). Після ін'єкції самку поміщали у воду з підвищеною температурою (+18°C) і через 36 год отримували ікру. Суспензію спермій отримували, подрібнюючи сім'яники самців. Запліднення проводили в чашках Петрі за Нейфахом (1977). Зиготи відмивали й інкубували за температури  $t = +20...+22^{\circ}\text{C}$  у фізіологічному розчині Гольтфретера.

Личинки відбирали та переміщали у більші ємності і вигодовували на ранніх етапах культурою інфузорій *Paramecium caudatum*, наупліусами *Artemia salina*, а пізніше – *Daphnia* та *Cyclops*. Пізніх личинок та мальків годували *Artemia salina*, личинками *Chironomus plumosus* та замороженим кормом для акваріумних риб.

**Інкубація та вирощування анциструса звичайного *A. dolichopterus*.** Статевозрілих самця та двох самок отримали з власної колекції акваріуміста Ф. В. Голубчика (м. Київ). Дорослі особини утримували в акваріумі об'ємом 60 л при температурі 25°C. Стимулювання нересту відбувалось заміною 1/3 акваріума дистильованою водою та підвищенням температури води до 27°C. Перед нерестом та після нересту у звичайний раціон дорослих риб додавали збагачений білком корм.

Запліднену ікру переміщали в окремий акваріум з температурою 29°C, посиленою фільтрацією та аерацією. Після вилуплення личинок температуру в акваріумі поступово знижували до 26°C. Підгодовували личинок сухим кормом для *Ancistrus* та відвареними листками капусти білокачанної.

**Макроморфологічні дослідження.** Розвиток риб контролювали візуально під стереоскопічним мікроскопом МБС-10 (Биолам). Для визначення стадії ембріонального розвитку за морфологічними ознаками та фізіологічними показниками ікру відбирали через 1 та 4 години. Протягом личинкового періоду

відбір личинок для вивчення їх розвитку здійснювали через 4-7 годин, мальків – через 12 год. Ознакою переходу на зовнішнє живлення вважали реакцію личинок на живий корм. У *A. dolichopterus* ознакою переходу на зовнішнє живлення вважали наповнення кишечника їжею.

Вимірювання стандартної довжини (SL) здійснювали одразу після фіксації матеріалу. Фотографування фіксованих ембріонів, передличинок та личинок здійснювали у відділі акарології в Інституті зоології ім. І. І. Шмальгаузена за допомогою дослідницького стереомікроскопа Leica M165C.

**Дослідження за допомогою світлової мікроскопії.** Для виготовлення гістологічних препаратів матеріал фіксували у 10 % розчині формаліну на фосфатному буфері (0,1 M, pH = 7,4) та розчині Буена. Після фіксації матеріалу у 10% формаліні дегідратацію проводили етанолом. Для отримання гістологічних зрізів дрібних об'єктів у потрібній площині здійснювали попереднє підфарбовування об'єктів розчином еозину. Тривалість фіксації матеріалу у розчині Буена становила від 3 годин до кількох місяців залежно від досліджуваного виду та стадії розвитку. Після фіксації дегідратацію здійснювали етанолом концентрацією 80%, 90%, 100%.

Для виготовлення гістопрепаратів нюхових структур дорослих особин після фіксації матеріал промивали у проточній воді, декальцинували (суміш мурашиної та оцтової кислоти) та промивали у розчині NaOH для попередження надмірного набряку тканин. Після зневоднення матеріал поміщали у суміш абсолютний спирт–о-ксилол (1:1) та о-ксилол. Після цього матеріал витримували у ксилол-парафіновій суміші в термостаті (+37°C) та у двох порціях гістологічного парафіну (Paraplast X-TRA, Leica Microsystems, Germany) з температурою плавлення +56°C. Тривалість витримування матеріалу у розчинах встановлювали з врахуванням стадії розвитку та розмірів об'єкту. Зрізи у фронтальній та поперечній площинах товщиною 3-7 мкм отримували відповідно до стандартних гістологічних методик на санному мікротомі (MC-2, Точмедприбор). Зрізи забарвлювали альціановим синім, гематоксиліном за Ерліхом, водним розчином еозину і заключали у Eukitt (Sigma-Aldrich, Germany). Фотографування мікропрепаратів проводили у Центрі колективного користування науковими приладами «Animalia» Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена за допомогою дослідницького мікроскопа Zeiss Axio Imager M1 та програмного забезпечення Zeiss AxioVision v.4.63.

**Дослідження із застосуванням електронної мікроскопії.** Зразки фіксували у 2,5% розчині гріотаральдегіду (pH = 7,4) в лабораторії гістології та морфогенезу Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки. Подальшу роботу зі зразками проводили у відділі гістології та ембріології Університету Масарика (Brno, Česká republika) за співпраці з Університетом ветеринарних та фармацевтичних наук м. Брно (Brno, Česká republika). Промивку проводили у 0,1 M розчині какодилатного буферу. Дегідратацію матеріалу проводили у етиловому спирті зростаючої концентрації. Висушування проводили методом переходу критичної точки (CPD 030, BAL-TEC Inc., Liechtenstein) з використанням рідкого

вуглекислого газу. Сухі зразки напилювали золотом (SCD 040, Balzers Union Limited, Liechtenstein), після чого вони досліджувалися на скануючому електронному мікроскопі (VEGA TS 5136 XM, Tescan Orsay Holding, Česká republika), з використанням детектор вторинного випромінювання з прискорюючою напругою 20 кВ.

### **ПЕРІОДИЗАЦІЯ ОНТОГЕНЕЗУ *M. fossilis* ТА *A. dolichopterus***

Розділ присвячений створенню та обґрунтуванню вибору ознак для побудови таблиць нормального розвитку для *M. fossilis* та *A. dolichopterus*.

Для визначення стадій онтогенезу *M. fossilis* та *A. dolichopterus* використовували в першу чергу морфологічний критерій та деякі фізіологічні показники. Порівнявши морфологічні ознаки у таблицях нормального розвитку, запропонованих різними авторами для в'юна звичайного (Крыжановский и др., 1949; Костомарова, 1975; Коблицкая, 1981), ми створили узагальнюючу таблицю для визначення стадій розвитку *M. fossilis* (табл.1).

Для визначення стадій розвитку *Ancistrus dolichopterus* створили власну таблицю (табл. 2). За основу визначення стадій розвитку до переходу на зовнішнє живлення брали таблиці розвитку, запропоновані різними авторами для визначення онтогенезу модельних видів, а також видів, близьких з *A. dolichopterus* філогенетично чи умовами розвитку ікри та умовами життя (Tilney and Hecht, 1993; Kimmel et al., 1995; Iwamatsu, 2004; Geerinckx et al., 2008; Rocha Perini et al., 2010; Lima et al., 2012; Tsai et al., 2013; Jumawan et al., 2014; Alix et al., 2015; ). Після переходу на зовнішнє живлення у *A. dolichopterus* уже є усі ознаки, характерні для дорослих особин, змінюються лише розміри та пігментація. Тому для опису нюхових структур в такому випадку використовували його лінійні розміри.

Нами були виділені послідовні стадії онтогенезу *A. dolichopterus* (табл. 2).

В нормі ембріони в'юна вилуплюються лише на одній стадії розвитку. Це дає змогу чітко виділити межі ембріонального періоду *M. fossilis*. У *A. dolichopterus* ми не виділяємо єдину стадію вилуплення, оскільки вилуплення може відбуватись у два періоди: поодинокі вилуплення внаслідок механічного ушкодження оболонки ікри та основний час вилуплення. Крім того, залежно від умов, у яких розвивається ікра, щойно вилуплені ембріони можуть бути на різних стадіях розвитку. Це унеможливорює правильне встановлення кінця ембріонального та початку передличинкового періоду. Ми вирішили ембріональний та передличинковий періоди розділити на стадії органогенезу за морфо-фізіологічними ознаками. Особливістю онтогенезу *A. dolichopterus* є те, що на момент початку зовнішнього живлення

*A. dolichopterus* втрачає личинкові органи. В подальшому розвитку збільшуються розміри і змінюються пропорції частин тіла. Таким чином справжньої личинкової стадії у *A. dolichopterus* немає. Ми вирішили виділити стадію псевдодолічинки, яка змінюється дорослою стадією, коли усі пропорції тіла залишаються незмінними.



Узагальнююча періодизація онтогенезу в'юна звичайного *Misgurnus fossilis*

Час розвитку, год/дні	Стадія розвитку		Визначальні морфологічні та фізіологічні ознаки	Позначення стадії у роботі
	За Костома-ровою, стадія	За Крижановським та ін., дні		
1–37	1–32	1–2	Дроблення, утворення перших сомітів та перикардіальної порожнини.	E 1 – E 32
38–39*	33	3	Перші рухи тіла, початок формування очного бокалу та закладка кришталікових плакод.	E 33
40–48*	34		Початок відділення хвоста від жовтка, по 2 отоліти у слухових капсулах.	E 34
49–61*	35	4	Початок циркуляції крові та серцебиття, поява залоз вилуплення.	E 35
62–63*	36		Початок пігментації очей, тіло не пігментоване, активний рух ембріона в оболонках.	E 36
64*–1**	37	4,4	<b>Вилуплення.</b> Закладка грудного плавця.	Prol 37
2–21**	38	5	Поява еритроцитів, закладка зовнішніх зябер, початок пігментації тіла.	Prol 38
22–78**	39	5,4	Поява зачатків вусиків, наявний чіткий пігмент в очах.	Prol 39
79**–5***	40	10	Зовнішні зябра досягають максимальної довжини, помітна резорбція жовтка, очі повністю чорні.	Prol 40
6–7***	41	12	Зменшення довжини зовнішніх зябер, поява судин у анальній частині плавцевої складки, скупчення клітин у місцях майбутніх спинного і анального плавців. <b>Майже повне зникнення жовтка, початок переслідування і захоплення їжі.</b>	EL 1
8–14***	–	26	Зникнення зовнішніх зябер, наявність 4 пар вусиків.	EL 2
15–28***	–	35	Наявні 5 пар вусиків, поява мезенхімних променів у непарних плавцях.	L 1
29–59***	–	57	Формування кісткових променів у спинному, хвостовому та анальному плавцях, поява зачатків черевних плавців, наявна ембріональна плавцева складка.	L 2
60***	–	–	Сформовані всі плавці.	F

Примітки: E – ембріон; Prol – передличинка; EL – рання личинка; L – личинка; F – мальок; \* – години після запліднення (ГПЗ); \*\* – години після вилуплення (ГПВ); \*\*\* – дні після вилуплення (ДПВ).

Періодизація онтогенезу анциструса звичайного *Ancistrus dolichopterus*

Час розвитку, год	Визначальні морфологічні та фізіологічні ознаки	Позначення стадії у роботі
1*	Діаметр заплідненої ікри – 3 мм. Наявний бластодиск, жовток без вкраплень жиру. Превітеліновий простір вузький. Хоріон клейкий, ікра міцно прикріплюється до субстрату (верхня стінка нірки).	Z
1–24*	На анімальному полюсі з'являється два бластомери. Швидко збільшується кількість бластомерів та утворюється бластула.	C
25–36*	Клітини зародка починають обростати жовток – це початок епіболії. Утворюється зародкове кільце і зародковий щит. Коли обостання досягає ½ жовтка, починає вирізнятися вісь ембріона.	G
37–53*	З'являється перша пара сомітів і їх кількість швидко зростає. Помітно нотохорд. Продовжується обростання жовтка. На момент, коли можна досить чітко виявити очні міхурі та 9 пар сомітів, обростання досягає 90 %. Після утворення жовткової пробки помітне потовщення хвостового відділу.	O 1
54–63*	Утворюються три міхурі головного мозку. Позаду помітний слуховий міхур, але отолітів ще немає. Починає формуватися кришталік і утворюються очні бокали. З'являється вітелінове сплетення. Хвостовий відділ починає відділятися від жовтка. Перші рухи хвостом з'являються, коли 1/3 тулуба відділена від жовтка.	O 2
64–67*	У слухових міхурцях з'являються по два отоліти, поблизу слухових міхурів латерально відходять передні вітелінові судини. Позаду слухових міхурів з'являються зачатки грудних плавців. Вони мають вигляд невеликих округлих випинань по обидва боки від тулуба. Хвіст продовжує відділятися від жовтка і тепер його ½ вільна. Ледве помітне розростання верхньої губи з вентрального боку голови на рівні очей.	O 3
68–78*	Значно збільшується кількість вітелінових судин. З'являються еритроцити. Під головним відділом розростається перикард, але серцебиття відсутнє.	O 4
79–102*	Значно розростаються верхня та нижня губи. В результаті цього голова піднімається над жовтком. У цей час у перикарді відбувається скорочення серця. З'являються зяброві дуги, а також починає формуватися зяброва кришка. Вздовж тулуба з'являються верхня і нижня плавцеві складки. Грудні плавці збільшені, але ще округлі. Помітно печінкову судину та зачаток печінки.	O 5
103–111*	Повністю сформована зяброва кришка (зяброва кришка закриває усі зяброві дуги). Ротова присоска повністю сформована. Рот відкритий. У хвостовому плавці помітні промені, у плавцевій складці помітні темні ділянки (скупчення мезенхіми) – зачатки майбутніх спинного та анального плавців. Грудні плавці уже не округлі.	O 6

112–129*	З'являються періодичні рухи під'язиковою дугою та зябровими кришками, промені у грудному плавці, зачатки вусиків, пігментація сітківки, поодинокі пігменти на голові. При пошкодженні оболонки ембріони не кріпляться до субстрату, а падають на дно.		O 7
130–153*	В И Л У П Л Е Н Н Я	Значне збільшення тіла, активні рухи ротом та зябровими кришками, ротова присоска зміщена вентральніше. З'являється зачаток черевного плавця. Повністю пігментована сітківка. Відбувається поодиноке вилуплення ембріонів.	O 8
154*–22**		З'являється анальний плавець. Зачатки променів у спинному та хвостовому плавцях. Основний час вилуплення. Всі ембріони, які не вилупились на даній стадії мають морфологічні аномалії розвитку (пошкоджений жовток або деформація хвостового плавця).	O 9
23–97**	Промені у анальному та спинному плавцях, плавці дуже збільшені. Багато пігментів на дорсальній половині тулуба поблизу жовтка. Рухи чіткі, кріпляться сильніше, збираються у групки – тобто уже можуть керувати рухами.		O 10
98–151** (8,5***)	Особина відокремлюється від групи, прикріплюється присоскою та опирається на грудні і черевні плавці. На грудних плавцях з'являються шипи. <b>Ще є залишки жовтка, але псевдоличинка починає захоплювати їжу.</b>		PL 1
Стандартна довжина тіла, мм	Жовток відсутній, зовнішнє живлення		
9,5***			PL 2
10***			PL 3
10,5***			PL 4
10,5-12***			PL 5
17***			PL 6
25***			PL 7

Примітки: Z – зигота; C – дроблення; G – гастрюляція; O – органогенез; PL – несправжня личинка; \* – години після запліднення (ГПЗ); \*\* – години після вилуплення (ГПВ); \*\*\* – стандартна довжина тіла в міліметрах.

## ТЕРМІНОЛОГІЯ СТРУКТУР ТА ПЕРІОДИЗАЦІЯ СТАДІЙ МОРФОГЕНЕЗУ ОРГАНА НЮХУ РИБ

У розділі уточнено термінологію, яку варто використовувати при описі дефінітивного органа нюху костистих риб, а також критерії для ідентифікації стадій його морфогенезу.

## МОРФОГЕНЕЗ ОРГАНА НЮХУ *M. fossilis* ТА *A. dolichopterus* І ЙОГО ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ

### Розвиток органа нюху досліджуваних видів

У підрозділі описано орган нюху *M. fossilis* та *A. dolichopterus* від стадії нюхової плакоди до дефінітивного стану.

#### Розвиток органа нюху *M. fossilis*

Закладка органа нюху відбувається на **стадії розвитку E 33**. Зовнішня стінка плакоди плоска, а внутрішня – випукла (рис. 1). На **стадії розвитку E 36** клітини нюхової плакоди починають диференціюватись. Над центральною частиною плакоди починає злущуватись епідерміс. В результаті, на поверхні голови утворюється заглиблення (рис. 2). На **стадії розвитку Prol 37** починає формуватися нюхова ямка, на поверхні якої чітко видно сенсорні клітини (рис. 3). На **стадії розвитку EL 1, EL 2** формуються високі стінки нюхової камери. Можна визначити межу між ділянками сенсорного та несенсорного епітелію. На **стадії розвитку L 1** у нюховому епітелії з'являються слизові клітини (рис. 4). На **стадії розвитку L 2** медіальний та латеральний краї нюхової ямки починають зближатися. З'являються носові виступи, ближче до рострального краю, а також перша нюхова ламела. На **стадії розвитку F** ніздрі повністю сформовані. Паралельно до першої, з'являється друга і третя ламели.

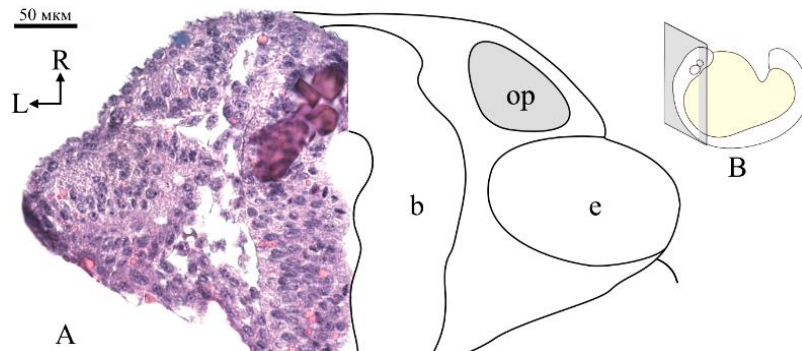


Рис. 1. Нюхова плакода ембріона *M. fossilis* на стадії розвитку E 33 (38 ГПЗ). Гематоксилін-еозин: А – переріз голови; В – схема перерізу. op – нюхова плакода; b – головний мозок; e – орган зору; R – рострально; L – латерально.

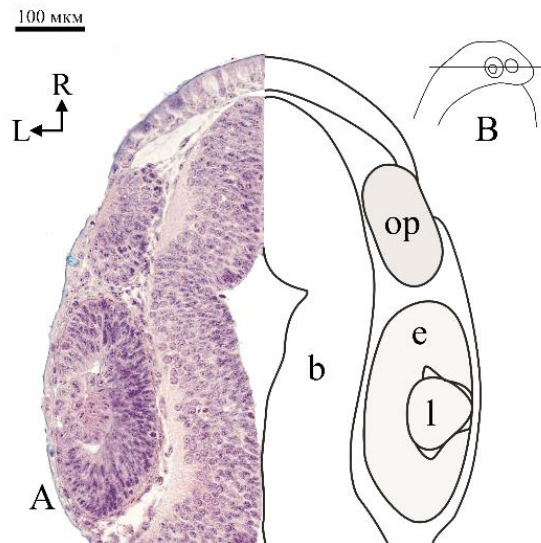


Рис. 2. Нюхова плакода ембріона *M. fossilis* на стадії розвитку E 36 (62 ГПЗ). Гематоксилін-еозин: А – поперечний переріз голови; В – схема перерізу. op – нюхова плакода; b – головний мозок; e – орган зору; l – кришталік; R – рострально; L – латерально.

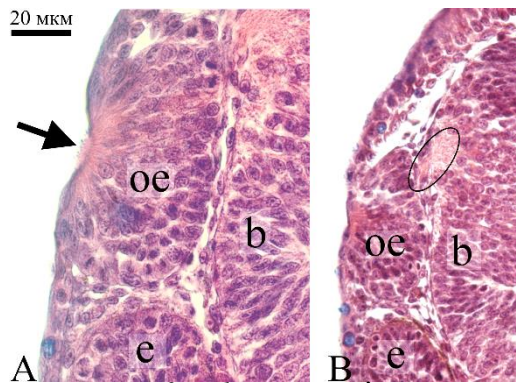


Рис. 3. Нюхова ямка передличинки *M. fossilis* на стадії розвитку Prol 37 (період вилуплення). Гематоксилін-еозин: А – поперечний переріз через центральну частину нюхової ямки; В – переріз через аксони сенсорних клітин. oe – нюховий епітелій; e – орган зору; b – головний мозок; чорна стрілка – дендрити сенсорних клітин; чорний овал – аксони сенсорних клітин.

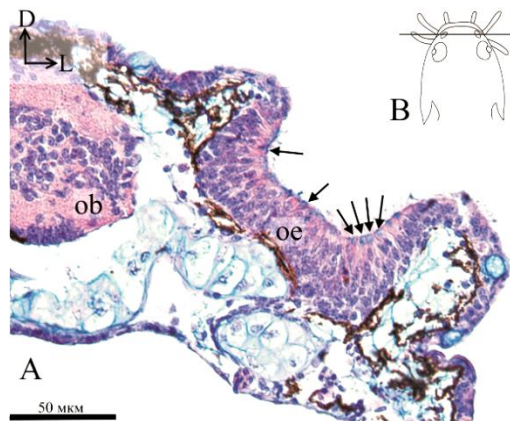


Рис. 4. Нюхова ямка личинки *M. fossilis* на стадії розвитку L 1 (24 ДПВ). Гематоксилін-еозин, альціановий синій: А – фронтальний переріз нюхової ямки зі слизовими клітинами; В – схема перерізу. oe – нюховий епітелій; ob – нюхова цибулина; D – дорсально; L – латерально; чорна стрілка – слизові клітини.

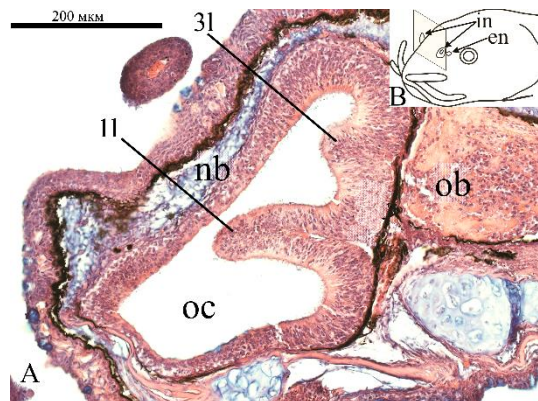


Рис. 5. Нюхова камера малька *M. fossilis* на стадії розвитку F (62 ДПВ). Гематоксилін-еозин: А – фронтальний переріз через нюхову ламелу; В – схема перерізу. 11 – перша ламела; 31 – третя ламела; nb – носовий міст; ob – нюхова цибулина; oc – нюхова порожнина; in – передня ніздря; en – задня ніздря.

### ***Розвиток органа нюху A. dolichopterus***

Закладка плакоти відбувається на **стадії розвитку O 2**. Протягом **стадій розвитку O 3 – O 4** над центром нюхової плакоти починається деградація епідермісу. На **стадії розвитку O 5** над усією поверхнею нюхової плакоти зникає епідерміс, внаслідок чого на поверхні голови утворюється невелике зниження. Відбувається початок диференціації нюхових клітин (рис. 6). Нюхова ямка утворюється на **стадії розвитку O 6**. Відбувається диференціація клітин плакоти на



різні типи (рис. 7). Апікальний шар нюхового епітелію містить велику кількість глікозаміногліканів. На стадії розвитку **O 8** утворюється ростральний валик та сформований нюховий нерв. На стадії розвитку **O 9** формуються латеральний та медіальний носові виступи над центральною ділянкою нюхової ямки (рис. 8). На стадії розвитку **O 10** з'являється перша нюхова ламела. На стадії розвитку **PL 1** утворюється носовий міст. У ламелі можна розрізнити центральну зону, у якій проходять кровоносні судини та нервові волокна нюхового нерва, які утворюють дві гілки нюхового нерва (рис. 9). На стадії розвитку **PL 2** утворюється шкірна складка, яка звужує отвір задньої ніздрі. Симетрично відносно першої ламели утворюються ще дві – медіальна та латеральна. На стадії розвитку **PL 7** у нюховій розетці є десять ламел, які формуються перпендикулярно до першої ламели. Дистантні кінці чотирьох ламел мають язикоподібні відростки.

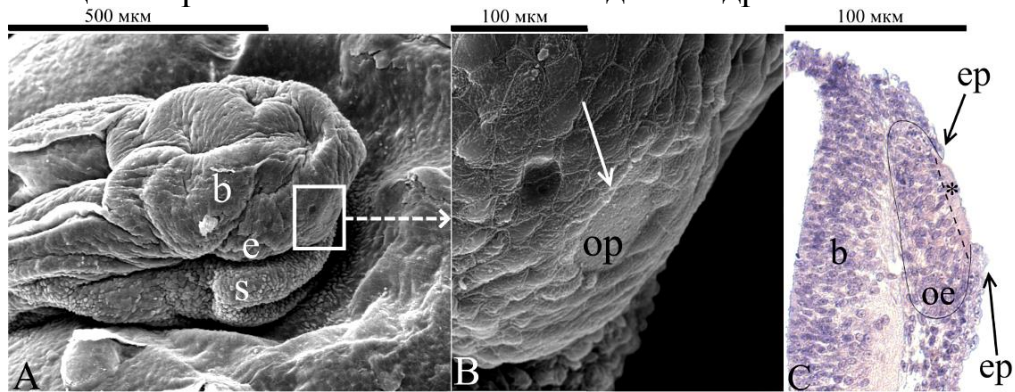


Рис. 6. Нюхова плакода ембріона *A. dolichopterus* на стадії розвитку **O 5** (79–102 ГПЗ). Скануюча електронна мікроскопія (A, B), гематоксилін-еозин (C): A, B – топографія плакоди; C – поперечний переріз через плакоду. b – головний мозок; e – орган зору; s – ротова присоска; op – нюхова плакода; ep – епідерміс; oe – нюховий епітелій; біла стрілка вказує на заглиблення на поверхні голови внаслідок деградації епідермісу над нюховою плакодою; \* – позбавлена ядер апікальна ділянка нюхового епітелію.

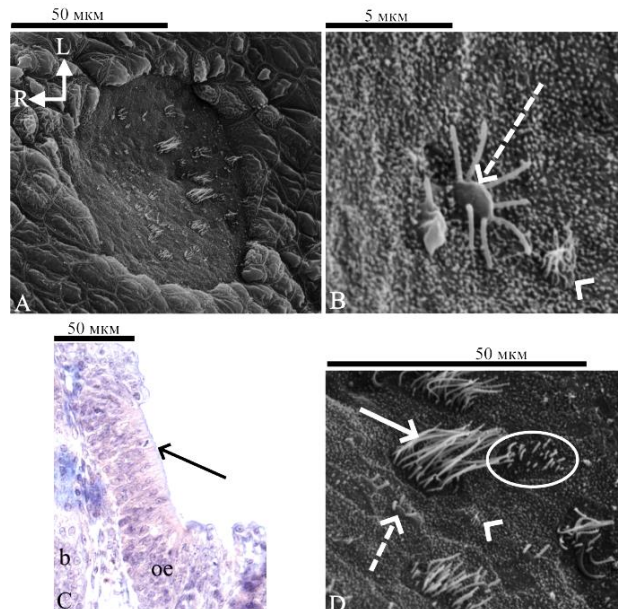


Рис. 7. Нюхова ямка ембріона *A. dolichopterus* на стадії розвитку **O 6** (103–111 ГПЗ). Скануюча електронна мікроскопія (A, B, D), гематоксилін-еозин, альціановий синій (C): A – загальний вигляд плакоди; C – поперечний переріз плакоди; B, D – різні типи нюхових клітин. b – головний мозок; oe – нюховий епітелій; R – рострально; L – латерально. Чорна суцільна стрілка – велика кількість глікозаміногліканів в опорних клітинах; біла пунктирна стрілка – війчасті сенсорні клітини; білий наконечник – мікрворсинчасті сенсорні клітини; біла суцільна стрілка – війчасті несенсорні клітини; біле суцільне коло – молоді війчасті несенсорні клітини з короткими війками.

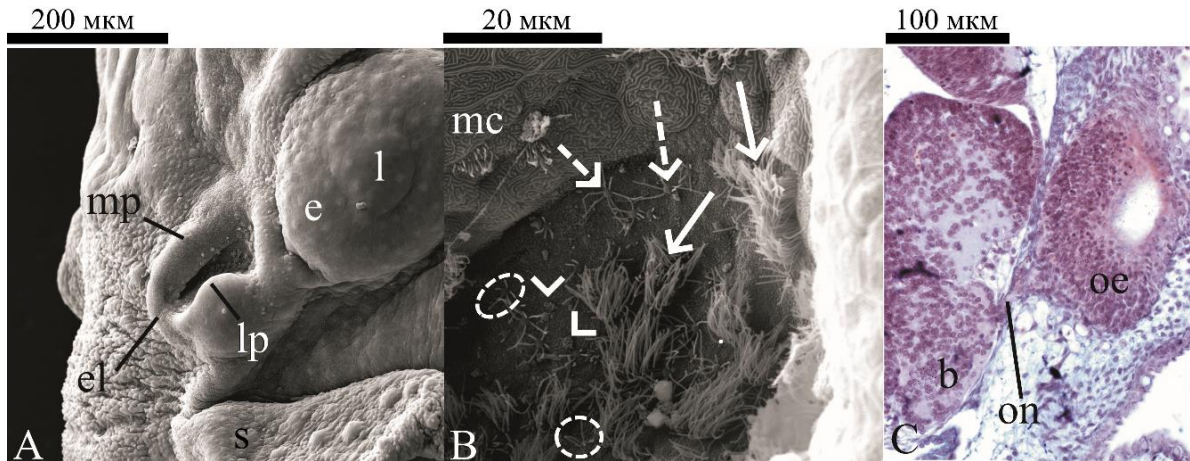


Рис. 8. Нюхова ямка передличинки *A. dolichopterus* на стадії розвитку O 9 (154 ГПЗ–22 ГПВ). Скануюча електронна мікроскопія (A, B), гематоксилін-еозин, альціановий синій (C): A – формування носових виступів; B – топографія типів клітин нюхового епітелію; C – переріз через нюховий нерв. el – ростральний валик; lp – латеральний носовий виступ; mp – медіальний носовий виступ; e – орган зору; l – кришталік; s – ротова присоска; mc – клітини з мікрогребенями; b – головний мозок; on – нюховий нерв; oe – нюховий епітелій; суцільна біла стрілка, вийчасті несенсорні клітини; пунктирна біла стрілка, вийчасті сенсорні клітини з довгими війками; біле пунктирне коло – вийчасті сенсорні клітини з короткими війками (молоді); білий наконечник – мікроворсинчасті сенсорні клітини.

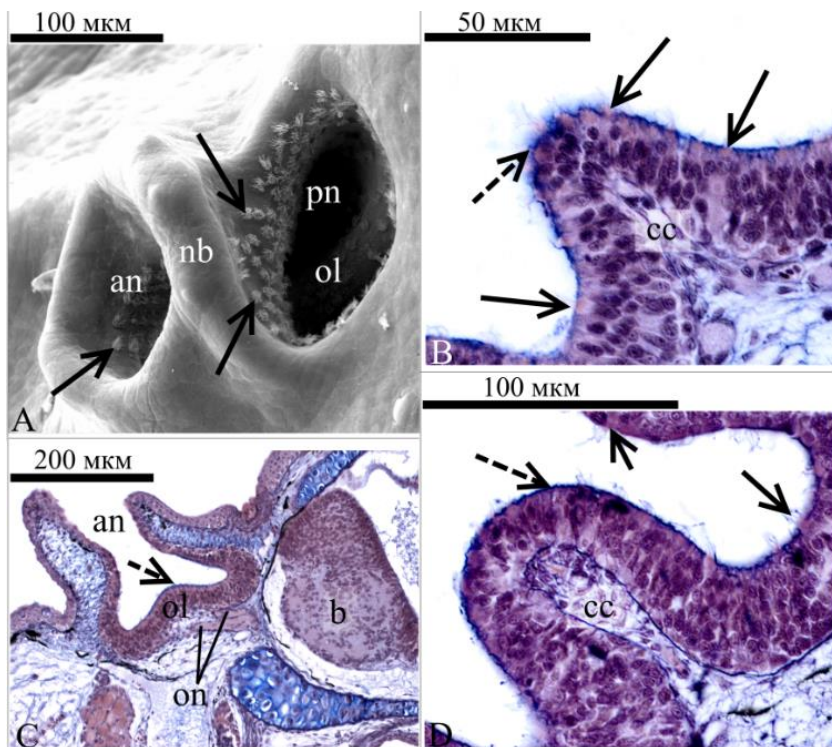


Рис. 9. Нюхова камера псевдодличинки *A. dolichopterus* на стадії розвитку PL 1 (SL = 8,5 мм; 98–151 ГПВ). Скануюча електронна мікроскопія (A), гематоксилін-еозин, альціановий синій (B, C, D): A – сформований носовий міст; B – переріз через ростральну ділянку першої нюхової ламели; C – переріз через медіальну ділянку першої нюхової ламели; D – переріз через аборальну ділянку першої нюхової ламели. an – передня ніздря; pn – задня ніздря; nb – носовий міст; ol – нюхова ламела; on – нюховий нерв; b – головний мозок; cc – серцевина; чорна суцільна стрілка – окремі вийчасті несенсорні клітини; чорна пунктирна стрілка – сенсорний епітелій.

### Порівняльний аналіз стадій морфогенезу органа нюху костистих риб

У підрозділі здійснено порівняльний аналіз розвитку структури органа нюху. Схематично зображено етапи формування плакоти, нюхової ямки та етапи утворення дефінітивних ніздрів у досліджуваних видів.



Усі клітини нюхового органа у *M. fossilis* та *A. dolichopterus* розвиваються з єдиного шару клітин плакоти, що є типовим для променеперих риб (Hansen, Zeiske, 1993), за винятком представників родини Осетрові (Zeiske et al., 2009). У *M. fossilis* та *A. dolichopterus* перед формуванням нюхової ямки відбувається злущування епідермісу над центральною частиною плакоти і внаслідок цього на поверхні голови утворюється невелике заглиблення. При цьому поверхня плакоти залишається округлою (рис. 10).

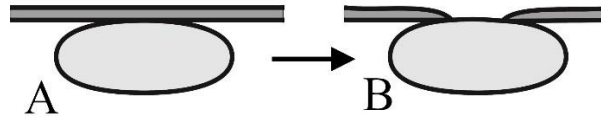


Рис. 10. Схема розвитку плакоти у *M. fossilis* та *A. dolichopterus*. А – плакота округла, повністю покрита епідермісом; В – над центральною ділянкою плакоти епідерміс зникає, але зовнішня поверхня плакоти залишається округлою – утворюється заглиблення на поверхні голови.

У формуванні ніздрів *M. fossilis* та *A. dolichopterus* ми виділили по чотири етапи (рис. 11, 12).

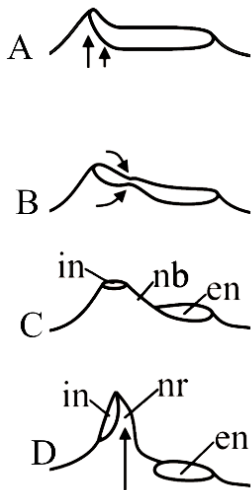


Рис. 11. Етапи розвитку передньої та задньої ніздрі *M. fossilis*.

А – підняття рострального краю нюхової ямки (етап I);  
 В – зближення країв над нюховою порожниною (етап II);  
 С – формування носового мосту та поділ отвору на передню та задню ніздрі (етап III);  
 D – дефінітивні ніздрі (етап IV).  
 in – передня ніздря; en – задня ніздря; nb – носовий міст; nr – носовий гребінь; стрілки вказують на напрям росту тканин.

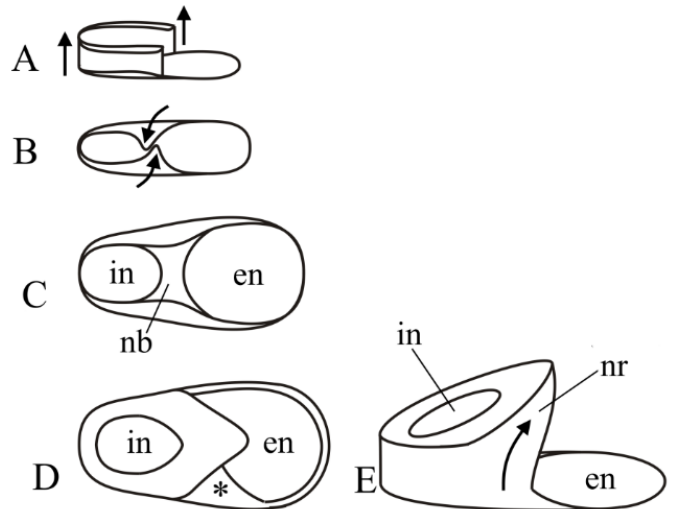


Рис. 12. Етапи розвитку передньої та задньої ніздрі *A. dolichopterus*.

А – формування рострального підняття (етап I) (вигляд збоку);  
 В – формування носових виростів (етап II);  
 С – формування носового мосту (етап III);  
 D – дефінітивні ніздрі (етап IV) (D – вигляд зверху);  
 E – дефінітивні ніздрі (етап IV) (E – вигляд збоку).  
 in – передня ніздря; en – задня ніздря; nb – носовий міст; nr – носовий гребінь; \* – шкірна складка; стрілки вказують на напрям росту тканин.

Нюхова розетка більшості костистих риб набуває дефінітивного стану внаслідок утворення нових ламел у її ростральній частині або з обох кінців нюхової розетки. Кількість нюхових ламел *A. dolichopterus* та *M. fossilis* збільшується внаслідок появи нових ламел ростральніше уже розвинутих ламел. У *A. dolichopterus* виявлені особливості розвитку перших ламел, які не описані в інших костистих риб.



Формування розетки відбувається у 4 етапи (рис. 13):

I – осьова ламела (1-ша). Відбувається закладка першої ламели у середній частині нюхової камери (O 10) та її розростання аж до ростральної стінки нюхової камери (PL 1);

II – латеральна і медіальна (2-га і 3-тя). Закладаються бічні ламели (PL 2) та відбувається їх подальший розвиток (PL 3). Вони розміщені симетрично відносно першої ламели, але не перпендикулярно, а під гострим кутом. Проксимальні кінці ламел розміщені один навпроти одного;

III – медіальна (4-та). Формується четверта медіальна ламела (PL 4).

В результаті таких морфологічних змін третя ламела займає не медіальноаборальне положення, а більш аборальне. Кут між першою і третьою ламелою зменшується перша ламела зміщується латерально.

IV – попарна закладка ростральних ламел перпендикулярно до першої (центральної) відповідно до збільшення розмірів тіла. Відбувається закладка 5 і 6 ламел симетрично відносно шва (PL 5), а також період одночасного формування парних ламел, з яких латеральні ламели закладаються ростральніше медіальних (7-18 ламели) (PL 6, PL 7). Можливо, така закладка нових ламел, починаючи від сьомої, може свідчити, що медіальні ламели закладаються раніше від латеральних. З розвитком кожної нової пари, ламели, які уже сформовані, видовжуються аборально і залягають не перпендикулярно до центрального шва, а під гострим кутом.

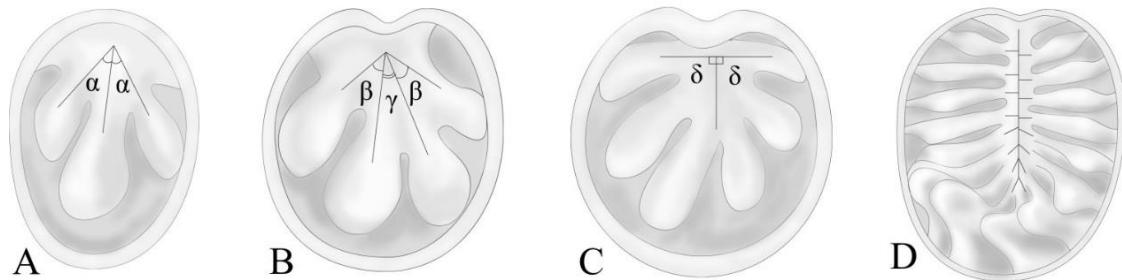


Рис. 13. Схема розміщення ламел у нюхових розетках *A. dolichopterus* на різних стадіях розвитку: А – етап II (PL3); В – етап III (PL4); С – етап IV (PL5); D – етап IV (PL7).  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$  – кути між ламелами.

### Порівняльний аналіз морфогенезу органа нюху досліджуваних видів з іншими видами риб

У підрозділі проаналізовано мінливість утворення нюхової плакоти, нюхової ямки та ніздрів у *M. fossilis*, *A. dolichopterus* та інших променеперих.

Проаналізувавши час утворення нюхової ямки та носового мосту, встановлено п'ять варіантів розвитку нюхової камери у представників різних рядів риб (табл. 3) (Appelbaum et al., 1983; Пащенко, Касумян, 1983, 2014, 2015, 2017; Ballard, 1986; Девицина, Радищева, 1989; Девицина, Кажлаев, 1993; Chen, Arratia, 1994; Kawamura et al., 2003; Zeiske et al., 2009; Padrós et al., 2011). В їх основі – час утворення нюхової ямки та формування ніздрів.

Поділ первинної нюхової ямки на вхідну і вихідну ніздрі у *M. fossilis* відбувається у мальковий період, як і в інших представників ряду Коропоподібні. У *A. dolichopterus* ніздрі формуються, як і в інших представників філогенетично давніх груп до початку зовнішнього живлення.

У більшості представників всіх філогенетично давніх груп нюхова ямка утворюється в ембріональний період, а поділ на ніздрі відбувається до початку зовнішнього живлення. У більшості досліджених коропоподібних нюхова ямка утворюється в постембріональний період, а ніздрі формуються у мальковий період. Немає загальної особливості у темпах розвитку органа нюху для придонних чи пелагічних видів, для груп з певною трофічною спеціалізацією або способом живлення.

## **МОРФОЛОГІЯ ТА ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ ДЕФІНІТИВНОГО ОРГАНА НЮХУ *M. fossilis* ТА *A. dolichopterus***

### **Морфологія дефінітивного органа нюху *M. fossilis* та *A. dolichopterus***

У підрозділі описано організацію дефінітивного органа нюху у *M. fossilis* та *A. dolichopterus*, а саме форму та розташування ніздрів, нюхових ламел та різні типи нюхових клітин.

У *M. fossilis* нюхові камери розташовані ростромедіально відносно очей. Обидві ніздрі зближені між собою, розділені шкіряним мостом з носовим гребенем, що формує трубку навколо передньої ніздрі, яка виступає над поверхнею голови та забезпечує краще надходження води у нюхову камеру. Задня ніздря широка, краплеподібна з вужчою передньою та розширеною задньою частинами. Задня ніздря зміщена вентральніше відносно передньої. У дефінітивній розетці *M. fossilis* розташовані десять ламел. Вторинних ламел немає. У ростральній частині розетки у місці з'єднання проксимальних кінців ламел правої та лівої половини нюхової камери формується невелике інтенсивно пігментоване потовщення, але центрального шва немає. В аборальних ламелах збільшується кількість пігменту. Епітелій ламел має велику кількість слизових клітин.

У *A. dolichopterus* нюхові камери розташовані медіальніше відносно очей. Обидві ніздрі зближені між собою, частково перекриваються. Передня ніздря трубчаста, з випуклим гребенем. Задня ніздря – півмісяцева. Її ростральний увігнутий край формується внаслідок насування передньої трубчастої ніздрі. З боків задньої ніздрі до носового мосту відходять шкірні складки, які звужують задню ніздю.

У дефінітивній нюховій *A. dolichopterus* розетці сформовано вісімнадцять ламел. П'ять пар у каудальній частині розетки розміщені під кутом до центральної осі одна навпроти одної. У чотирьох парах у ростральній частині нюхової розетки латеральні ламели розміщені ростральніше від медіальних, перпендикулярно до центральної осі. У нюховому епітелії не виявлено слизових клітин. Сенсорні та несенсорні клітини не утворюють чітко розмежовані ділянки.

### **Порівняльний аналіз дефінітивного органа нюху *M. fossilis* та *A. dolichopterus* з органами нюху інших костистих риб**

У підрозділі здійснено порівняльний аналіз морфології ніздрів, нюхових розеток та нюхового епітелію. Схематично зображено етапи формування плакоди та етапи утворення дефінітивних ніздрів у досліджуваних видів.

Вважається, що адаптивна поведінка риб залежить від розвитку сенсорних систем і відображає екологічну специфіку виду. Морфологія периферичних відділів аналізаторів та первинних мозкових центрів відображає рівень функціонального розвитку сенсорних систем (Дорошенко, Коровина, 2013).

У *M. fossilis* передня та задня ніздрі зближені між собою, розділені носовим мостом, але не перекриваються між собою, як у *A. dolichopterus*. Каудальна стінка передньої трубчастої ніздрі формує носовий гребінь, але він менш випуклий, ніж у *A. dolichopterus*, а задня ніздря витягнута у ростро-аборальному напрямку. Будова передньої та задньої ніздрі *M. fossilis*, на нашу думку, зумовлена тим, що поблизу дна потік води є повільним, і риба постійно перебуває в русі, шукаючи їжу. Таким чином, для кращого потрапляння води в нюхову камеру формується носовий гребінь; водночас для того, щоб мул не затримувався у камері, задня ніздря широка та відкрита.

У *A. dolichopterus* навколо задньої ніздрі формуються шкірні складки, які відбивають вивідний потік води з розетки Ми вважаємо, що це сприяє або збільшенню часу рецепції, або повторному аналізу води, яка частково відбивається від шкірної складки. З іншого боку, звуження отвору за рахунок шкірного комірця може створювати направлений потік води вздовж найдовших ламел, які розміщені в аборальній частині нюхової камери поблизу задньої ніздрі.

У нюховому епітелії *M. fossilis* та *A. dolichopterus* ми виявили лиш два типи сенсорних клітин – війчасті та мікророрсинчасті сенсорні клітини. У нюховому епітелії досліджуваних видів криптових клітин немає.

У *M. fossilis* на відміну від представників родини Cyprinidae дорсальний край кожної ламели має добре розвинуті язикоподібні відростки на їх дистальному кінці, нюхових ламел менша кількість, вони містять багато пігментних клітин. У *A. dolichopterus* орган нюху має типову білатеральну нюхову розетку зі швом, але на відміну від інших представників ряду Сомоподібні, кількість ламел незначна, а на ламелах відсутні добре розвинуті пальцеподібні відростки.

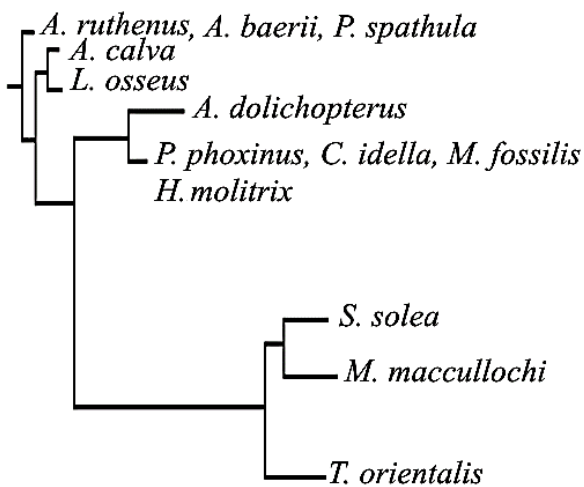
Беручи до уваги те, що більшість досліджених представників Сомоподібних мають нюхову розетку білатерального типу, Осетроподібні – радіальну нюхову розетку, Коропоподібні – переважно стрілоподібну, можна припустити, що тип розетки характерний для певних рядів. Часто у зообентофагів ряду (наприклад, *Heteropneustes fossilis* для Сомоподібних, *M. fossilis* для Коропоподібних, *Verasper moseri* для Камбалоподібних) морфологія нюхової розетки відрізняється від такої, яка притаманна іншим представникам з ряду. З іншого боку, в альгофагів *A. dolichopterus* та *Etroplus suratensis* (Cichlidae), у яких тип нюхової розетки відрізняється, форма та кількість нюхових ламел схожі. Це можна пояснити тим, що обидва види

мають однакову харчову спеціалізацію. За такими ознаками, як кількість ламел та їх розміщення, нюхова розетка *M. fossilis* подібна до нюхової розетки у *Amphiphrion ocellaris* (Pomacentridae), який у живленні віддає перевагу донним ракоподібним.

Таким чином, у видів з однією харчовою спеціалізацією тип нюхової розетки може відрізнятися, але морфологічні особливості нюхових ламел залежать від способу добування їжі та не залежать від приналежності виду до певного ряду.

Темпи розвитку органа нюху у променеперих риб

Варіанти розвитку органа нюху Ряди	I	II	III	IV	V
Siluriformes	<i>Ancistrus dolichopterus</i> *				
Acipenseriformes	<i>Acipenser ruthenus</i> , <i>A. baerii</i> *		<i>Polyodon spathula</i> ***		
Lepisosteiformes	<i>Lepisosteus osseus</i> *				
Amiiformes	<i>Amia calva</i> *				
Atheriniformes		<i>Melanotaenia maccullochi</i> **			
Cypriniformes		<i>Phoxinus phoxinus</i> **			<i>Ctenopharyngodon idella</i> *, <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> ***
					<i>Misgurnus fossilis</i> *
Pleuronectiformes				<i>Solea solea</i> ***	
Scombriformes				<i>Thunnus orientalis</i> ***	



Умовні позначення:

I, II, III, IV, V – варіанти темпів розвитку органа нюху, залежно від часу утворення нюхової ямки та часу формування ніздрів.

- – зообентофаг;
- – зоопланктофаг;
- – хижак;
- – фітофаг (альго-, макрофіто-);
- – всеїдні.

\* – придонні, \*\* – донно-пелагічні, \*\*\* – пелагічні;  
підкреслений – фільтратори.

ПРИМІТКА: таблиця побудована на основі узагальнених даних попередніх років (Appelbaum et al., 1983; Пащенко, Касумян, 1983, 2014, 2015, 2017; Ballard, 1986; Девицина, Радищева, 1989; Девицина, Кажлаев, 1993; Chen, Arratia, 1994; Kawamura et al., 2003; Zeiske et al., 2009; Padrós et al., 2011; філогенетичне дерево побудоване за J. Mirande, 2017) та результатів власних досліджень.

## ВИСНОВКИ

У дисертаційній роботі з'ясовано морфогенез органа нюху *Misgurnus fossilis* та *Ancistrus dolichopterus* та його особливості в порівнянні з іншими променеперими видами риб. Як показали наші дослідження, морфогенез окремих структур органа нюху *M. fossilis* та *A. dolichopterus* відрізняється за такими ознаками, як період закладки, темпи розвитку, ступінь розвитку на момент вилуплення і перехід на зовнішнє живлення, будова та топографія нюхових ламел.

1. Тривалість ембріонального періоду розвитку *M. fossilis* та *A. dolichopterus* відрізняється та обумовлена різними умовами розвитку ікри – в умовах гіпоксії у *M. fossilis* та за умов посиленої аерації в *A. dolichopterus*. Після вилуплення у *M. fossilis* можна виділити такі стадії розвитку: передличинка, рання личинка, пізня личинка, мальок та доросла особина; в *A. dolichopterus* – органогенез, псевдоличинка та доросла особина.

2. Нюхова ямка у *M. fossilis* формується значно пізніше, ніж у *A. dolichopterus*: на першій стадії постембріонального розвитку у *M. fossilis* нюхова ямка має вигляд невеликого заглиблення, тоді як у *A. dolichopterus* у цей період вона уже повністю сформована. Нюхові ламели у нюховій камері *M. fossilis* починають формуватись на стадії пізньої личинки, коли відбувається перехід до живлення іншим кормом. В *A. dolichopterus* розвиток нюхової розетки відбувається у псевдоличинковий період, зумовлений необхідністю внутрішньовидової комунікації, але не має значення під час пошуку їжі, оскільки в цей час живлення відбувається ендогенно.

3. Формування нюхової розетки *M. fossilis* відбувається за рахунок почергової паралельної закладки перших ламел, натомість розетки *A. dolichopterus* формується внаслідок попарної симетричної закладки усіх ламел, крім першої (центральної) та четвертої (медіальної), яка порушує симетричну закладку нюхових ламел у розетці.

4. У нюховій камері *M. fossilis* можна виділити окремі ділянки, вкриті або сенсорним, або несенсорним епітелієм, натомість у *A. dolichopterus* різні типи клітин розміщені хаотично. У нюховому епітелії *M. fossilis* спостерігається велика кількість слизових клітин, які відсутні в епітелії *A. dolichopterus*, що компенсується великою кількістю глікозаміногліканів в апікальних ділянках опорних клітин.

5. У *M. fossilis* та *A. dolichopterus* формування передньої трубчастої ніздрі відбувається перед утворенням носового мосту внаслідок підняття рострального краю нюхової ямки (у *M. fossilis*) або усієї її ростральної половини (у *A. dolichopterus*).

6. У *M. fossilis* нюхова розетка відрізняється від типової для представників ряду Коропоподібні, а саме: невелика кількість нюхових ламел, багато пігментних клітин, нюхова розетка білатерального, а не стрілоподібного типу, що зумовлено адаптацією виду до донного живлення у замулених водоймах. Організація органа нюху *A. dolichopterus* зберігає окремі ознаки представників ряду Сомоподібні, але є спрощеною (незначна висота ламел, відсутні пальцеподібні вирости на їх поверхні) у зв'язку з постійним доступом до їжі.

## СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

1. **Tytiuk, O.**; Sapoznikov, O.; Tichý, F.; Kloučková, M.; Stepanyuk, Y. Morphogenesis of olfactory organ of bushymouth catfish *Ancistrus dolichopterus* (Teleostei: Loricariidae) before switching to exogenous feeding. *Zoolog. Sci.* **2020**, 37 (1), 14–23. (особистий внесок здобувача – розведення та інкубація *Ancistrus dolichopterus*, визначення стадій розвитку, виготовлення частини гістопрепаратів, опрацювання первинного варіанту статті)
2. **Tytiuk, O.**; Stepanyuk, Y.; Yaryhin, O. The influence of fixatives on the validity of histological preparations of olfactory organ in teleostei. *Vestn. Zool.* **2018**, 52 (6), 521–528. (особистий внесок здобувача – розведення та інкубація *Misgurnus fossilis*, визначення стадій розвитку, фіксація зразків у різних фіксаторах, виготовлення частини гістопрепаратів, літературний пошук)
3. **Tytiuk, O.**; Yaryhin, O.; Stepanyuk, Y. Light microscopy of development of the olfactory organ of European weatherfish *Misgurnus fossilis* (Teleostei: Cobitidae). *Zoolog. Sci.* **2018**, 35 (2), 115–122. (особистий внесок здобувача – розведення та інкубація *Misgurnus fossilis*, визначення стадій розвитку, виготовлення частини гістопрепаратів, участь в обговоренні та написанні тексту)
4. **Титюк, О. В.**; Степанюк, Я. В. Новий тип розвитку нюхової розетки в анциструса звичайного *Ancistrus dolichopterus*. *Науковий вісник Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки* **2018**, 4 (377), 77–85. (особистий внесок здобувача – розведення та інкубація *Ancistrus dolichopterus*, відбір стадій розвитку, виготовлення частини гістопрепаратів, препарування частини усіх відібраних нюхових розеток, інтерпретація отриманих експериментальних даних)
5. **Титюк, О. В.**; Степанюк, Я. В. Макроморфологія органа нюху в'юна звичайного *Misgurnus fossilis*. *Природа Західного Полісся та прилеглих територій* **2017**, 2 (14), 106–109. (особистий внесок здобувача – виготовлення частини гістопрепаратів дефінітивного органа нюху *Misgurnus fossilis*, участь в обговоренні та написанні тексту)
6. **Титюк, О.**; Грубий, В.; Степанюк, Я.; Яригін, О. Просторова реконструкція нюхових структур *Lacerta viridis* за допомогою комп'ютерного моделювання. *Науковий вісник Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки* **2015**, 12 (313), 99–104. (особистий внесок здобувача – інтерпретація отриманих експериментальних даних)
7. **Титюк, О.** Морфогенез органа нюху окремих костистих риб з різною трофічною спеціалізацією. *Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів – 2019*; Київ, 2019; с. 25.
8. **Титюк, О.**; Степанюк, Я. Морфогенез органа нюху анциструса звичайного *Ancistrus dolichopterus*. *Фауна України на межі XX-XXI ст. Стан і біорізноманіття екосистем природоохоронних територій: Матеріали міжнародної зоологічної конференції*; Львів–Шацьк, 2019; С. 165–168. (особистий внесок здобувача – розведення та інкубація *Ancistrus dolichopterus*, визначення стадій розвитку, виготовлення частини гістопрепаратів)

9. Sapoznicov, O.; **Tytiuk, O.**; Kloučková, M.; Zhelyukova, E.; Tichý, F.; Stepanyuk, Ya. Effect of prolonged fixation period in Glutaraldehyde 2,5% on developing larvae tissue: Scanning electron microscope images of *Ancistrus dolichopterus* sample. *Imaging principles of life 2019: Czech-BioImaging Annual Scientific Conference*; Lednice, 2019; poster CSMS-P-1778. (особистий внесок здобувача – розведення та інкубація *Ancistrus dolichopterus*, фіксація матеріалу)

10. **Tytiuk, O. V.**; Yaryhin, O. M.; Stepanyuk, Ya. New type of development of olfactory rosette of bushymouth catfish *Ancistrus dolichopterus* (Teleostei: Loricariidae). *The 12th International Congress of Vertebrate Morphology*; Prague, 2019; P. 231. (особистий внесок здобувача – розведення та інкубація *Ancistrus dolichopterus*, визначення стадій розвитку, виготовлення частини гістопрепаратів, участь в обговоренні та написанні тексту)

11. **Титюк, О. В.** Орган нюху *Ancistrus dolichopterus*: новий тип морфогенезу нюхових розеток. *Молода наука Волині: пріоритети та перспективи досліджень: Матеріали XII Міжнародної науково-практичної конференції аспірантів і студентів*; Луцьк, 2018; С. 71-72.

12. **Титюк, О. В.**; Степанюк, Я. В. Морфологічні зміни нюхових структур в онтогенезі в'юна звичайного *Misgurnus fossilis* (Teleostei: Cobitidae). *Фауна України на межі ХХ-ХХІ ст. Нові концепції зоологічних досліджень: Тези доповідей Всеукраїнської зоологічної конференції*; Харків, 2017; С. 113–114. (особистий внесок здобувача – виготовлення частини гістопрепаратів органа нюху *Misgurnus fossilis*, участь в обговоренні та написанні тексту)

13. **Титюк, О.** Розвиток органа нюху риб з різною трофічною спеціалізацією на ранніх стадіях онтогенезу. *Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів – 2016*; Київ, 2016; С. 19.

14. **Титюк, О. В.**; Степанюк, Я. В. Розвиток органу нюху в ембріональному та личинковому періоді в'юна звичайного *Misgurnus fossilis* (Teleostei: Cobitidae). *Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології: Матеріали ІХ Міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції*; Одеса, 2016; С. 248–251. (особистий внесок здобувача – виготовлення частини гістопрепаратів органа нюху *Misgurnus fossilis*, участь в обговоренні та написанні тексту)

15. **Tytiuk, O.**; Hrubyi, V.; Yaryhin, O.; Stepanyuk, Y. Vomeronasal organ development in the sand lizard (Reptilia: Squamata: Lacertidae: *Lacerta agilis*). *Abstracts of the 11th International congress of vertebrate morphology*; Washington, 2016; P. 223. (особистий внесок здобувача – опис гістопрепаратів органа нюху *L. agilis*, участь в інтерпретації отриманих експериментальних даних)

16. **Титюк, О.**; Грубий, В.; Степанюк, Я.; Яригін, О. Приклад 3D-реконструкції нюхових структур ембріона *Lacerta viridis*. *Актуальні питання біології та медицини: Збірник наукових праць за матеріалами XIII Міжрегіональної наукової конференції*; Старобільськ, 2016; С. 109–110. (особистий внесок здобувача – опис гістопрепаратів органа нюху *L. agilis*)

## АНОТАЦІЯ

**Титюк О. В. Морфогенез органа нюху окремих костистих риб з різною трофічною спеціалізацією – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.** Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 «Зоологія». – Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України, Київ, 2020.

Дисертаційна робота присвячена вивченню морфогенезу органа нюху костистих риб різних екологічних груп. Вперше досліджено розвиток органа нюху у в'юна звичайного та анциструса звичайного від закладки до дефінітивного стану, а також здійснено опис нюхових розеток досліджуваних видів. Доповнено дані про морфогенез та морфологію органа нюху окремих костистих риб з різною трофічною спеціалізацією та умовами існування.

З'ясовано час закладки нюхової плакоти та тривалість різних етапів розвитку органа нюху. Простежено механізм утворення нюхової ямки, носового мосту, закладки ламел, нюхового епітелію на різних стадіях онтогенезу досліджуваних видів. Створено таблиці нормального розвитку анциструса звичайного на основі морфо-фізіологічних ознак.

Встановлено, що на момент вилуплення ембріона нюхова ямка у *A. dolichopterus* уже сформована, тоді як у *M. fossilis* лише починає формуватись. У *M. fossilis* ламели з'являються наприкінці личинкового періоду. В *A. dolichopterus* нюхова розетка з трьох ламел утворюється значно раніше. У *M. fossilis* та *A. dolichopterus* виявлено особливий механізм формування трубчастої ніздрі: перед формуванням носового мосту відбувається підняття рострального краю нюхової ямки (у *M. fossilis*) або усієї ростральної частини (у *A. dolichopterus*), що означає початок формування передньої трубчастої ніздрі ще до розділення отвору нюхової ямки. Будова органа нюху *A. dolichopterus* зберігає окремі ознаки інших представників ряду Сомоподібні, але роль нюху у пошуку їжі знижена (у зв'язку з адаптацією до живлення обростанням, тобто постійним доступом їжі). У *M. fossilis* виражена адаптація органа нюху до придонного способу життя у замулених водоймах. Ми вважаємо, що лише у личинковий період орган нюху відіграє велику роль у пошуку їжі.

**Ключові слова:** орган нюху, розвиток, морфогенез, анциструс звичайний, *Ancistrus dolichopterus*, в'юн звичайний, *Misgurnus fossilis*, костисті риби, Teleostei

## SUMMARY

**Tytiuk O. V. Morphogenesis of olfactory organ of some teleostei with different trophic specializations – Manuscript.**

Dissertation to obtain the scientific degree of candidate in biological sciences within the specialization 03.00.08 «Zoology». – I. I. Shmalgausen Institute of Zoology of NAS of Ukraine, Kyiv, 2020.

The thesis has been on the morphogenesis of olfactory organ of teleostei from different ecological niches. For the first time the development of the olfactory organ of European weatherfish (*Misgurnus fossilis*) and bushymouth catfish (*Ancistrus dolichopterus*), from the anlage to its definitive state, was studied. Moreover, olfactory rosettes of species under study were described. New data about morphogenesis and



morphology of the olfactory organ of teleostei with different trophic specialization and living conditions was provided.

The time of setting up of the olfactory placode and duration of different developmental stages of the olfactory organ were identified. The mechanism of formation of the olfactory pit, the nasal bridge, lamellae and the olfactory epithelium at different stages of ontogenesis was monitored. Tables of the normal development of bushymouth catfish based on its morphological and physiological characteristics are created.

It is found out that at the time the embryo hatches, the olfactory pit of *Ancistrus dolichopterus* has been already formed, whereas in *Misgurnus fossilis* it is still at an emerging stage. In *Misgurnus fossilis*, lamellae appear at the end of the larval stage, while in *Ancistrus dolichopterus* the olfactory rosette formed with three lamellae appears much earlier. In both *Misgurnus fossilis* and *Ancistrus dolichopterus*, the specific mechanism of tubular nostril formation was identified: before the nasal bridge starts being formed, the rostral edge (*Misgurnus fossilis*) or the whole rostral part (*Ancistrus dolichopterus*) of the olfactory pit is rising gradually signalling the beginning of the anterior tubular nostril formation, even though the hole of the olfactory pit has not been divided yet. The structure of the olfactory organ of *Ancistrus dolichopterus* keeps some characteristics of the representatives of the Siluriformes, but the role of the olfaction in searching food is not critical (due to adapting to the alimentation via fouling, thus the permanent access to food). In *Misgurnus fossilis*, the adaptation of the olfactory organ to the near-bottom mode of life in muddy water reservoirs is vividly observed. We believe that only at the larval developmental stage the olfactory organ plays the crucial role in finding food.

**Key words:** olfactory organ, development, morphogenesis, bushymouth catfish, *Ancistrus dolichopterus*, European weatherfish, *Misgurnus fossilis*, Teleostei