



УДК 597.551.4:591.486

Новий тип розвитку нюхової розетки в анциструса звичайного *Ancistrus dolichopterus*

Ольга Титюк, Ярослав Степанюк

Східноєвропейський національний університет імені Лесі Українки, Луцьк, Україна
Адреса для листування: olatytyuk@gmail.com

Отримано: 14.05.18; прийнято до друку: 18.06.18; опубліковано: 25.06.18

Резюме. Залежно від умов існування в риб по-різному розвинені сенсорні системи, а особливо нюховий аналізатор. Здатність риб реагувати на запахи залежить від форми нюхової розетки та морфології нюхових ламел. Уважають, що найкраще розвинений нюховий аналізатор у видів із білатеральною видовженою нюховою розеткою. Зазвичай нюхові розетки зі схожою морфологією характерні для видів із близьких родин або видів, які існують в однакових умовах. Орган нюху риб під час розвитку проходить стадії нюхової плакоти, нюхової ямки та нюхової камери з нюховою розеткою. Проте залишається нез'ясованим механізм розвитку нюхових розеток. Недостатньо уваги звернено на особливості формування центрального шва в нюхових розетках, додавання нових ламел у різних видів костистих риб. Для вивчення розвитку нюхової розетки білатерального типу анциструса звичайного *Ancistrus dolichopterus* вирощували в лабораторії гістології та морфогенезу Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки. Гістологічні препарати виготовлено за стандартними гістологічними методиками. В анциструса звичайного формування розетки відбувається у чотири етапи. На першому етапі відбувається закладка першої ламели в середній частині нюхової камери та її зростання з ростральною стінкою нюхової камери під час подальшого розвитку. На другому етапі вперше закладаються латеральна й медіальна ламели. На третьому відбувається закладка четвертої ламели з медіального боку від центрального шва. На четвертому етапі проходить спочатку симетрична відносно центрального шва закладка ламел, а потім у парних ламел латеральні ламели залягають ростральніше від медіальних. В *Ancistrus dolichopterus* центральний шов розвивається з першої центральної ламели, яка зі збільшенням довжини нюхової камери видовжується. Потовщення шва відбувається за рахунок прикріплення до нього нових бічних пар нюхових ламел у ростральній частині нюхової камери. Під час розвитку дистальний кінець центральної ламели зміщується латерально й ламела втрачає осьове положення. Білатеральна нюхова розетка *Ancistrus dolichopterus* набуває дефінітивного стану внаслідок додавання нових ламел ростральніше від уже розвинутих ламел, як і в більшості костистих риб, навіть з іншими типами нюхових розеток. Під час закладки четвертої ламели простежуємо порушення симетрії й формування ламели в цей період відбувається лише з одного боку від центрального шва. Усі наступні ламели закладаються попарно.

Ключові слова: нюхові ламели, орган нюху, костисті риби, Loricariidae.

New Type of Development of Olfactory Rosette of Bushymouth Catfish *Ancistrus Dolichopterus*

Olha Tytiuk, Yaroslav Stepanyuk

Lesya Ukrainka Eastern European National University, Lutsk, Ukraine
Correspondence: olatytyuk@gmail.com

Resume. Depending on the living conditions, sensory systems of fishes, namely the olfactory analyzer, are developed differently. The form of olfactory rosette and morphology of olfactory lamellae affect the ability of fish to perceive an odorant. It is considered that the longitudinal bilateral olfactory rosette is typical for those species that have a well-developed olfaction. As a rule, olfactory rosettes with similar morphology are typical for species belonging to close families or living in similar environments. The olfactory organ of fish during its development goes through such developmental stages as olfactory placode, olfactory pit, and olfactory chamber with olfactory rosette. However, the mechanism of development of olfactory rosettes remains unclear. There was not enough attention paid to the particularities of formation of central raph in olfactory rosettes, as well as to the appearance of new lamellae in different species of teleosts. For studying the development of the bilateral olfactory rosette, bushymouth catfish *Ancistrus dolichopterus* were cultivated in the laboratory of histology and morphogenesis of Lesya Ukrainka Eastern European National University. Histological preparations were accomplished according to standard histological methodologies. In *Ancistrus dolichopterus*, formation of olfactory rosette goes in four stages. At the first stage, the first lamella appears in the central part of olfactory chamber and becomes elongated to its rostral wall. At the second stage, first lateral and medial lamellae begin to form. At the third stage, the fourth lamella appears from the medial side of the central raph. At the fourth stage, at first, the addition of lamellae takes place, symmetrical to the central raph. Then, when it comes to new paired lamellae, the lateral lamellae are more rostral than the medial ones. In *Ancistrus dolichopterus*, the central raph develops from the first central lamella, which elongates with the increase in length of the olfactory chamber. The thickening of the raph is possible through the attaching of new pairs of olfactory lamellae to it, in the rostral part of olfactory chamber. During the development, the distal end of the central lamella moves laterally and loses its axial position. Bilateral olfactory rosette of *Ancistrus dolichopterus* gets its definitive state because of addition of new lamellae, more rostral than lamellae already formed, as it happens in most teleosts, even with other types of olfactory rosettes. During the formation of the fourth lamella, the symmetry is broken, as lamellae are being formed only from the one side of the central raph. All the following lamellae are formed in pairs.

Key words: olfactory lamellae, olfactory organ, Teleostei, Loricariidae.

Вступ

Риби є найчисленнішою групою серед хребетних та займають різні екологічні ніші. Залежно від умов існування в риб домінуючу роль відіграє та чи інша сенсорна система й, відповідно, по-різному розвинений нюховий аналізатор. Нюх є головним в основних процесах життєдіяльності риб, таких як комунікація, пошук їжі, розмноження [18], тому морфологія органа нюху цікавить здавна [5, 14, 18, 24, 27]. Важливими в еволюційному аспекті є встановлення термінів закладки структур органа нюху й особливо формування ламел у риб, які існують у різних екологічних умовах [7, 8, 20, 21, 23, 25, 28].

Дефінітивний орган нюху риб зазвичай представлено нюховою розеткою, яка розміщена на дні нюхової камери [16, 20]. В органі нюху різних видів риб існують відмінності в морфології (наявність або відсутність ламел, їх кількість, розміщення). Існує кілька класифікацій нюхових розеток за розміщенням ламел, формою нюхових розеток [17, 27, 29]. Найпоширеніші серед

костистих риб овальні нюхові розетки зі стрілоподібним розміщенням ламел. Усім еволюційно давнім групам риб, а саме Siluriformes, Anguilliformes, Dipnoi, Amia, Chondrychthyes [17], притаманна білатеральна нюхова розетка. У розетках такого типу можна виділити центральний шов та два ряди бічних ламел, які залягають перпендикулярно до шва. Уважають, що у видів із білатеральною видовженою нюховою розеткою головну роль у пошуку їжі відіграє саме нюховий аналізатор. У видів із близьких родин зазвичай нюхові розетка мають схожу морфологію [10]. Але навіть у неспоріднених видів, які існують в однакових умовах, морфологія периферичних і центральних відділів сенсорних систем подібна [19].

Зазвичай вважають, що нові ламели закладаються в ростральній частині камери [2, 3, 9, 12, 20]. Проте залишаються нез'ясованими механізми розвитку білатеральної розетки, закладка центрального шва й перших ламел. Лише в окремих роботах пояснюється механізм формування

нюхової розетки, а саме почерговість закладки нюхових ламел [12, 17, 24].

У роботі ми вирішили з'ясувати розвиток нюхової розетки білатерального типу на прикладі анциструса звичайного *Ancistrus dolichopterus* (Kner, 1854). Визначити, чи є відмінності в розвитку білатеральної розетки альгофага анциструса звичайного з різними представниками Siluriformes та іншими костистими рибами з відмінними стратегіями живлення.

Матеріали й методи досліджень

Личинковий матеріал

Статевозрілі особини (один самець та дві самки, загальною довжиною TL = 10–12 см) утримувалися в акваріумі (60 л) лабораторії гістології та морфогенезу Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки. Запліднену ікру після нересту переміщали з гнізда, куди відкладено ікру, в окремий акваріум із температурою 29°C, посиленою фільтрацією та аерацією. Після вилуплення температуру в акваріумі поступово знижували до 26°C. Після зменшення жовтка, підгодовували личинок сухим кормом для анциструса (*Ancistrus tenuis*, Акваріус) та відвареними листками капусти білокачанної. Відбір матеріалу послідовних стадій розвитку для фіксації здійснювали, контролюючи розвиток риб під мікроскопом МБС-10. Досліджено 27 зразків різних стадій розвитку анциструса звичайного довжиною від 7 мм (формування першої ламели) до 40 мм (формування дефінітивної розетки з 18 ламелами). Відібрані стадії використовували для виготовлення гістологічних препаратів нюхового органу, а також для детальнішого вивчення макроморфології нюхових розеток. Стандартну довжину (SL) личинок (довжину від початку голови до основи хвостового плавця) вимірювали після фіксації в розчині Буена.

Світлова мікроскопія

Матеріал фіксували у водному розчині Буена. Дегідратацію проводили в спиртах зростаючої концентрації (70; 80; 90 та 100 %). Заливку здійснювали в Paraplast X-TRA (Leica Microsystems, Germany) із температурою плавлення 56°C. Різку матеріалу в поперечній і фронтальній площинах товщиною 3–6 мкм виконували на санному мікротомі (MC-2). Зрізи забарвлювали альціановим синім (1 г альціановий синій та 3 % оцтова кислота) і гематоксиліном (за Ерліхом) та водним розчином еозину (за Стідманом) [26]. Забарвлені зрізи поміщали в Eukitt [22].

Дослідження дозволено Етичнонауковим комітетом Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки (протокол № 4 від 26 жовтня 2017 року).

Результати

Перша ламела з'являється в личинок розміром SL = 7 мм. Запаси жовтка великі, жовток округлий. Жовток чітко відокремлений від тіла. Наявна плавцева складка на стеблі хвоста. Ротовий диск залягає ростровентрально (рис. 1).

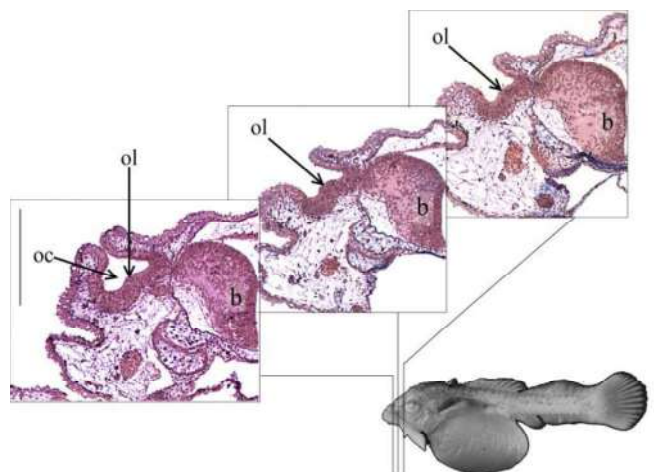


Рис. 1. Поперечний переріз через нюхову камеру *A. dolichopterus* (SL = 7 мм): ol – нюхова ламела; b – головний мозок, oc – нюхова порожнина. Scale bar = 200 μ m.

Перша ламела з'являється у вигляді невеликого потовщення епітелію на дні нюхової камери. Вона не досягає ростральної стінки нюхової камери. Аборально ламела зливається з плоским дном нюхової камери.

SL= 8,5 мм. Коли відбувається перехід на зовнішнє живлення, але ще залишається мінімальна кількість жовтка, ламела більш виражена. У ній можна розрізнити центральну зону (рис. 2). Нервові волокна відходять від дна нюхової камери по обидва боки від ламели.

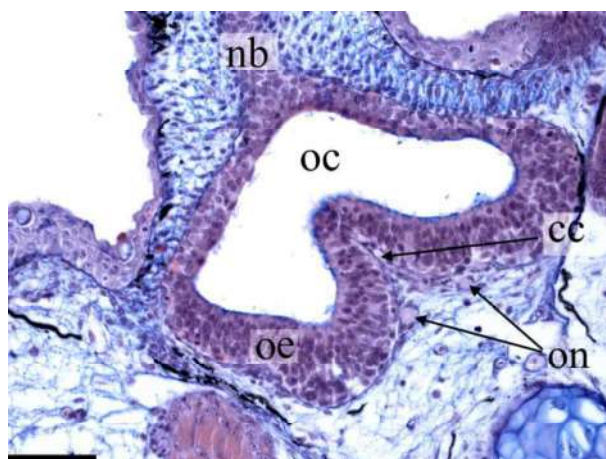


Рис. 2. Поперечний переріз через першу нюхову ламелу *A. dolichopterus* (SL = 8,5 мм):

oe – нюховий епітелій; nb – носовий міст; cc – центральна зона нюхової ламели; on – волокна нюхового нерва; oc – нюхова порожнина. Scale bar = 50 μ m.

SL = 9,5 мм. Повністю сформований носовий міст, передня трубчаста ніздря починає набувати дефінітивного вигляду. У нюховій камері одна центральна ламела та дві потовщені тяжі – зачатки медіальної й латеральної ламел. Перша ламела досягає ростральної частини нюхової камери. Дистальний кінець її потовщений, не з'єднаний з аборальною стінкою нюхової камери. Латеральний тяж більш виражений, ніж медіальний.

SL = 10 мм. Друга (латеральна) і третя (медіальна) ламели мають чіткіші контури, більшу висоту. Вони розміщені симетрично відносно першої ламели, але не перпендикулярно, а під гострим кутом (рис. 3). Проксимальні кінці ламел розміщені один навпроти одного.

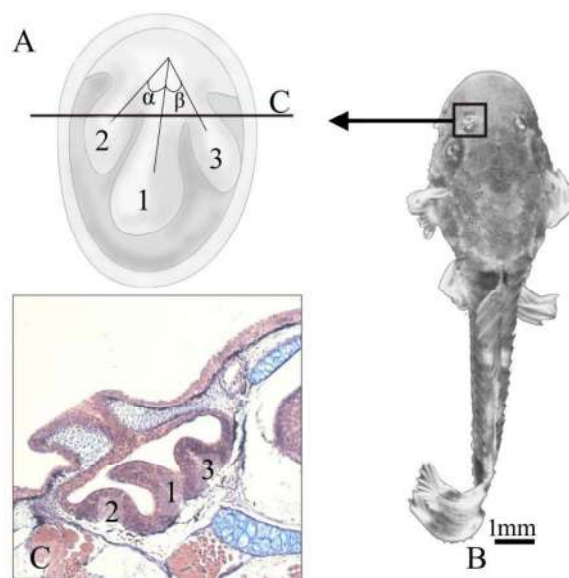


Рис. 3. Схема нюхової розетки (A), її поперечний переріз (C) та загальний вигляд *A. dolichopterus* (SL=10 мм) (B).

Примітки. Цифри вказують на послідовність закладання нюхових ламел. α – кут між першою й другою ламелами; β – кут між першою та третьою ламелами; $\alpha = \beta$. Scale bar = 200 μ m.

SL = 10,5 мм. Збільшується висота перших трьох ламел, проксимальні кінці яких розширені та мають булавоподібний вигляд. Формується четверта ламела, ростральніше від третьої. У результаті таких морфологічних змін третя ламела займає не медіальноаборальне положення, а більш аборальне. Кут між першою й третьою ламелами зменшується: перша ламела зміщується латерально (рис. 4). Четверта ламела тепер розміщена навпроти другої.

SL = 10,5–12 мм. Передня ніздря трубчаста, із високою задньою стінкою, яка виконує роль паруса. Над задньою ніздрею від аборальної стінки трубчастої передньої ніздрі до медіального та латерального країв задньої ніздрі нависають шкірні складки (рис. 5A). П'ята й шоста ламели закладаються одночасно та перпендикулярно до центрального шва (рис. 5B). Висота дистантного кінця першої ламели значно збільшується й тепер вона чітко видніється через отвір задньої ніздрі (рис. 5).

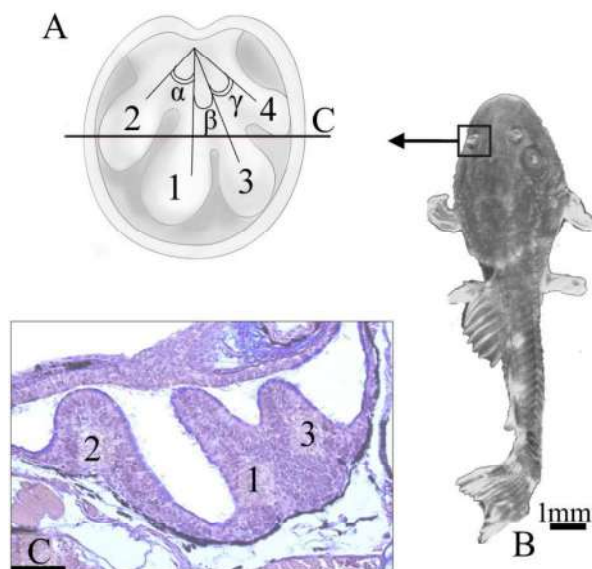


Рис. 4. Схема нюхової розетки (A), її поперечний переріз (C) та загальний вигляд *A. dolichopterus* (SL=10,5мм) (B).

Примітки. Цифри вказують на послідовність закладання нюхових ламел. α , β , γ – кути між ламелами; $\alpha = \gamma$; $\alpha > \beta$. Scale bar = 50 μ m.

SL = 17 мм. Суттєвих морфологічних змін в органі нюху не спостерігаємо. Сьома та восьма ламели закладаються перпендикулярно до шва, одночасно, але восьма розміщена ростральніше від сьомої. 3-тя, 4-та і 5-та ламели контактують із бічною стінкою нюхової камери, а 1-ша, 2-га та 6-та мають витягнутий вільний дистальний кінець.

SL = 25 мм. Задня ніздря тепер має вигляд півмісяця, у результаті втиснення аборальної стінки передньої трубчастої ніздрі (носовий міст). Таким чином орган нюху набуває дефінітивного стану. У нюховій розетці є десять ламел, які формуються перпендикулярно до першої ламели та зливаються з нею. Попередні вісім уже не перпендикулярні, а розміщуються під кутом до шва. Дистантні кінці чотирьох ламел, які сформовані раніше, мають не булавоподібні потовщення, а витягнуті – язикоподібні відростки (рис. 6).

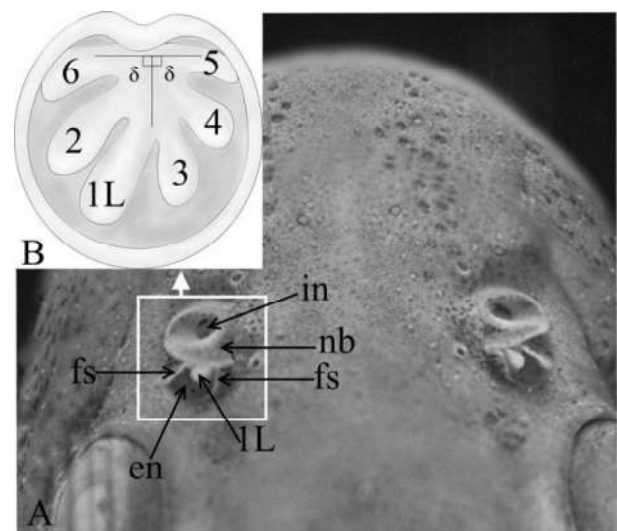


Рис. 5. Загальний вигляд органа нюху *A. dolichopterus* (SL=12 мм) (A) та схема розміщення ламел у нюховій розетці:

in – вхідна ніздря; *nb* – носовий міст; *fs* – складки шкіри над задньою ніздрею; *en* – вихідна ніздря; 1 L – перша ламела.

Примітки. Цифри вказують на послідовність закладання нюхових ламел. δ – кут між центральним швом та п'ятою й шостою ламелами.

SL = 40–55 мм. Сформовано вісімнадцять ламел, із яких п'ять пар в аборальній частині розетки розміщені одна навпроти одної й чотири пари в ростральній частині нюхової розетки, у

яких латеральні ламели розміщені ростральніше від медіальних (рис. 6 В).

Обговорення

Орган нюху риб під час розвитку проходить такі стадії, як нюхова плакода, нюхова ямка та нюхова камера з нюховою розеткою. Дефінітивна нюхова розетка *Ancistrus dolichopterus* білатерального типу складається з 18 нюхових ламел. Центральний шов сполучається з передньою стінкою нюхової камери та не досягає аборальної її стінки, як і в *Amia calva* [20].

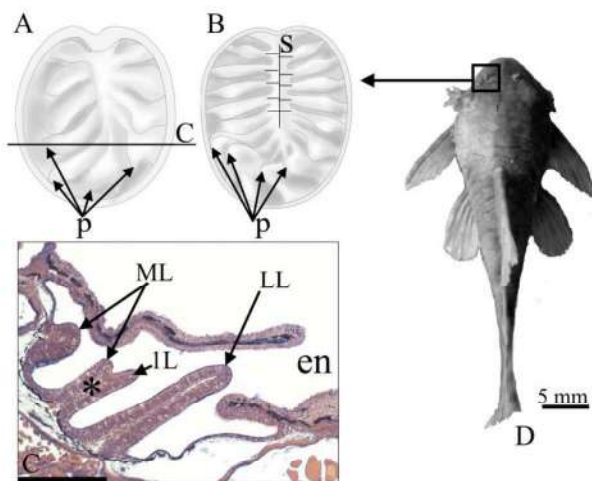


Рис. 6. Схема розміщення у ламел нюховій розетці *A. dolichopterus* довжиною $SL = 25$ мм (А) та $SL = 40$ мм (В), поперечний переріз через нюхову розетку (С) та загальний вигляд малька (D):

p – язикоподібні відростки дистальних кінців ламел; *ML* – медіальні ламели; *LL* – латеральна ламела; *IL* – перша ламела; *en* – вихідна ніздря; *s* – схема розміщення бічних ламел; * – злиття першої ламели з медіальною (центральний шов).

Натомість в *Anguilla anguilla*, у якого також нюхова розетка білатеральна, шов досягає аборальної стінки нюхової камери [27]. В *Ancistrus dolichopterus* медіальні ламели є трішки меншими, ніж латеральні, та заходять аж на медіальну стінку нюхової

камери й мають менш виражені потовщення на дистантних кінцях ламел. Натомість у корошових [23] ламели медіального латерального боків однакових розмірів.

Ламели виконують кілька функцій: збільшення сенсорної поверхні, затримку води для тривалішого контакту одоранта й рецептора, направлено руху води в нюховій камері [6, 13, 16]. Збільшення сенсорної поверхні може відбуватися за рахунок збільшення розмірів ламел або за рахунок утворення нових ламел [27]. В *Ancistrus dolichopterus*, ростральні та аборальні ламели відрізняються не лише за розмірами, як у *Ictalurus punctatus*, а й за формою, як і в *Misgurnus fossilis*, *Heteropneustes fossilis* [1, 9, 15]. В *Ancistrus dolichopterus* нові щойно сформовані ламели мають вигляд невеликих потовщень, складок. Усі ламели спочатку мають потовщені булавоподібні дистантні кінці. Перша, друга, третя й четверта ламели спершу не відрізняються від інших. Але під час розвитку (на стадії формування десяти ламел) булавоподібні потовщення видозмінюються в язикоподібні відростки (рис. 6). Вони досягають отвору задньої ніздрі та, можливо, служать для покращення спрямовування потоку води в задню ніздрю. В *Ictalurus punctatus* дорсальна стінка ламел також утворює язикоподібні відростки, але вони формуються не на дистантних кінцях кожної ламели, а в її середній ділянці [9].

Розвиток нюхової розетки

В анциструса звичайного формування розетки відбувається за 4 етапи: I – осьова ламела (1-ша); II – латеральна й медіальна (2-га й 3-тя); III – медіальна (4-та); IV – попарна закладка ростральних ламел перпендикулярно до першої (центральної) відповідно до збільшення розмірів тіла. На першому етапі відбувається закладка першої ламели в середній частині нюхової камери ($SL = 7$ мм) та її розростання аж до

ростральної стінки нюхової камери (SL = 8,5 мм). На другому етапі закладаються бічні ламели (SL = 9,5 мм) і відбувається їх подальший розвиток (SL = 10 мм). На IV етапі спостерігаємо закладку 5 і 6 ламел симетрично відносно шва, а також період одночасного формування парних ламел, із яких латеральні ламели закладаються ростральніше від медіальних (7–18 ламели). Можливо, така закладка нових ламел, починаючи від сьомої, може свідчити, що раніше від латеральних закладаються медіальні ламели. Із розвитком кожної нової пари, ламели, які уже сформовані, видовжуються аборально й залягають не перпендикулярно до центрального шва, а під гострим кутом.

Нюхова розетка костистих риб набуває дефінітивного стану внаслідок додавання нових ламел у її ростральній частині або додавання з обох кінців нюхової розетки. Білатеральна нюхова розетка *Ancistrus dolichopterus* утворюється завдяки додаванню нових ламел ростральніше від уже розвинутих ламел. Такий же механізм характерний для формування білатеральної розетки *Amia calva* [20] та стріло-, віялоподібної, овальної з еліптичним швом в *Ictalurus punctatus*, *Alburnus chalcoides*, *Dicentrarchus labrax*, *Apogon cyanosoma* [3, 9, 12, 23].

В *Anguilla anguilla* та *Heteropneustes* нові ламели додаються в ростральному та аборальному напрямках у нюховій розетці одночасно [4, 11, 15, 27]. Це відмінний від інших костистих механізм формування розетки.

В *Ancistrus dolichopterus* у дефінітивній розетці чітко видно тонкий центральний шов. Шов розвивається з першої центральної ламели, яка зі збільшенням довжини нюхової камери видовжується рострально й зливається з ростральною стінкою нюхової камери. Під час формування четвертої нюхової ламели центральна ламела втрачає осьове та її дистальний кінець займає латеральне положення. Таким чином шов у

дефінітивній розетці представлений ростральною й медіальною частинами першої ламели, яка потовщується за рахунок прикріплення до неї нових бічних пар нюхових ламел у ростральній частині нюхової камери. Він закладається не як окрема структура, до якої приєднуються ламели, як у *Heteropneustes fossilis* [15], а як перша ламела, у якої дистальний кінець зміщується латерально і тому вона не зберігає осьове положення в дефінітивній нюховій розетці, як у *Dicentrarchus labrax*, *Phoxinus phoxinus* [12, 23].

Відхилення в закладці нюхових ламел

На стадії 17 мм виявлено порушення в почерговості закладки ламел. У нормі на цій стадії розвитку нюхова розетка складається з восьми ламел. Проте іноді трапляється дев'ять ламел у нюховій розетці. Ростральні ламели розміщені перпендикулярно одна навпроти іншої. За розміром та розміщенням ламел можна припустити, що додатково відбулася закладка ламели на стадії формування 5-ї ламели. Отже, хоча в нормі в анциструса парна кількість ламел, але може відбуватися порушення в їх закладці. В *Anguilla anguilla* [27] виявлено, що в дефінітивних нюхових розетках трапляється як парна, так і непарка кількість нюхових ламел, що свідчить про варіацію почерговості закладки та кількості ламел у дефінітивних розетках.

Висновки

В анциструса звичайного *Ancistrus dolichopterus* формування нюхової розетки відбувається в результаті утворення нових ламел у ростральній частині нюхової розетки. Такий тип формування нюхової розетки відрізняється від представників філогенетично близьких груп риб із білатеральною нюховою розеткою. Особливістю розвитку нюхової розетки *A. dolichopterus* є утворення непарної

четвертої ламели з медіального боку від центральної ламели. Отже, під час закладки четвертої ламели спостерігаємо порушення симетрії й формування ламели в цей період відбувається лише з медіального боку від шва в нюховій розетці. Після цього – попарне закладання всіх інших ламел. Центральний шов білатеральної нюхової розетки *A. dolichopterus* – це перша ламела, яка зміщує дистантний вільний кінець латерально. Такий тип розвитку центрального шва з першої нюхової ламели не описаний у досліджених костистих риб.

Подяки

Автори дякують Філіппу Вікторовичу Голубчику (м. Київ) за наданих статевозрілих особин анциструса звичайного, а також професору Східно-європейського національного університету імені Лесі Українки Волгіну Сергію Олександровичу за рекомендації щодо розведення *Ancistrus dolichopterus*.

Література

1. Титюк, О.; Степанюк, Я. Макроморфологія органа нюху в'юна звичайного *Misgurnus fossilis*. *Природа Західного Полісся та прилеглих територій* 2017, 14 (2), с 106–109.
2. Arvedlund, M.; Larsen, K.; Winsor, H. The embryonic development of the olfactory system in *Amphiprion melanopus* (Perciformes: Pomacentridae) related to the host imprinting hypothesis. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 2000, 6 (80), pp 1103–1109.
3. Arvedlund, M.; Takemura, A. Scanning electron microscopy of the peripheral olfactory organ in small and large juvenile *Apogon cyanosoma* (Apogonidae: Teleostei). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2005, 5 (85), pp 1231–1234.
4. Atta, K. Morphological, anatomical and histological studies on the olfactory organs and eyes of teleost fish: *Anguilla anguilla* in relation to its feeding habits. *The Journal of Basic & Applied Zoology*. 2013, 3 (66), pp 101–108.
5. Bateson, W. The sense-organs and perceptions of fishes; with remarks on the supply of bait. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 1890, 3 (1), pp 225–256.
6. Bertmar G. Evolution of vomeronasal organs in vertebrates. *Evolution* 1981, 2 (35), pp 359–366.
7. Bettini, S.; Milani, L.; Lazzari, M. Crypt cell markers in the olfactory organ of *Poecilia reticulata*: analysis and comparison with the fish model *Danio rerio*. *Brain Structure and Function* 2017, 7 (222), pp 3063–3074.
8. Boonyoung, P.; Senarat, S.; Kettratad, J. Microarchitectural study of the olfactory organ of *Devario regina* (Fowler, 1934) using pas technique. *Journal of Bio-Science*. 2016, (22), pp 41.
9. Caprio, J.; Raderman-Little, R. Scanning electron microscopy of the channel catfish olfactory lamellae. *Tissue and cell* 1978, 1 (10), pp 1–9.
10. Chen, X.-Y.; Arratia, G. Olfactory organ of Acipenseriformes and comparison with other actinopterygians: patterns of diversity. *Journal of Morphology* 1994, 3 (222), pp 241–267.
11. Crnjarić, R.; Sclalera, G.; Bigiani, A. Olfactory sensitivity to amino acids in the juvenile stages of the European eel *Anguilla anguilla* (L.). *Journal of Fish Biology* 1992, 4 (40), pp 567–576.
12. Diaz, J.; Prié-Granié, M.; Blasco, C. et al. Ultrastructural study of the olfactory organ in adult and developing European sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Canadian Journal of Zoology* 2002, 9 (80), pp 1610–1622.
13. Doving, K. Functional properties of the fish olfactory system; Springer, 1986, pp 39–104.
14. Doving, K.; Dubois-Dauphin, M.; Holley, A. et al. Functional anatomy of the olfactory organ of fish and the ciliary mechanism of water transport. *Acta Zoologica* 1977, 4 (58), pp 245–255.
15. Goel, H. Functional anatomy of the olfactory organ in the fresh water teleost, *Heteropneustes fossilis* (BL.). *Okajimas folia anatomica Japonica* 1978, № 5 (55), pp 289–299.
16. Hansen, A.; Zielinski, B. Diversity in the olfactory epithelium of bony fishes: development, lamellar arrangement, sensory neuron cell types and transduction components. *Journal of neurocytology* 2005, 3–5 (34), pp 183–208.
17. Kasumyan, A. The olfactory system in fish: structure, function, and role in behavior. *Journal of Ichthyology*, 2004, 2 (44), pp 180–223.
18. Kleerekoper, H. Olfaction in fish. Indiana University Press: Bloomington, 1969.
19. Kotschal, K.; Van Staaden, M.; Huber, R. Fish brains: Evolution and environmental relationships. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 1998, 4 (8), pp 373–408.
20. Kuciel, M.; Żuwala, K.; Rita, E. The structural organization in the olfactory system of the teleosts and garfishes. Phylogeny, *Anatomy and Physiology of Ancient Fishes*, 2015, pp 260–271.
21. Lim, L.S.; Mukai, Y. Morphogenesis of sense organs and behavioural changes in larvae of the brown-marbled grouper *Epinephelus fuscoguttatus* (Forsskål).

Marine and Freshwater Behaviour and Physiology, 2014, 5 (47), pp 313–327.

22. Mulisch, M.; Welsch, U. *Romeis-mikroskopische technik*. Springer-Verlag, 2015.

23. Pashchenko, N.; Kasumyan, A. Development of the olfactory organ in the ontogeny of carps (Cyprinidae). *Journal of Ichthyology*, 2017, 1 (57), c. 136–151.

24. Reinke, W. Zur ontogenie und anatomie des geruchsorgans der knochenfische. *Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungs Geschichte*, 1936, 5 (106), pp 600–624.

25. Silva, L.; Antunes, A. Vomeronasal receptors in vertebrates and the evolution of pheromone detection. *Annual Review of Animal Bioscience,s* 2017, 1 (5), pp 353–370.

26. Steedman, H. Alcian blue 8GS: a new stain for mucin. *Journal of Cell Science*, 1950, 16 (3), P. 477–479.

27. Teichmann, H. Vergleichende untersuchungen an der nase der fische. *Zoomorphology*, 1954, 2 (43), pp 171–212.

28. Tytiuk, O.; Yaryhin, O.; Stepanyuk, Y. Light microscopy of development of the olfactory organ of European weatherfish *Misgurnus fossilis* (Teleostei: Cobitidae). *Zoological Science*, 2018, 2 (35), pp 115–122.

29. Yamamoto, M. Comparative morphology of the peripheral olfactory organ in teleosts. *Chemoreception in fishes*, 1982, pp 39–59.