

Орган нюху: основні підходи до досліджень та проблеми порівняння в костистих риб

Титюк О. В., Ульянов В. О., Степанюк Я. В.

Волинський національний університет імені Лесі Українки

tytiuk.olha@vnu.edu.ua

Ключові слова: орган нюху, нюхова розетка, морфологія, костисті риби.

Проведено аналіз досліджень морфології та морфогенезу периферичного відділу нюхового аналізатора костистих риб від початку його вивчення до сьогодні. Незважаючи на значну кількість робіт, які присвячені морфології дефінітивних органів нюху риб, нині досліджені лише окремі представники більшості рядів променеперих без урахування екологічної спеціалізації видів. Досліджень із морфогенезу органа нюху від стадії плакоти до дефінітивного стану ще менше.

Вивчення будови органа нюху та його розвитку дає змогу зрозуміти основні фактори, які впливають на його організацію. У статті висвітлено основні проблеми, які виникають під час порівняння результатів морфологічних досліджень органа нюху риб, а саме використання різних методик у роботі (вивчення серійних гістологічних зрізів, електронної мікроскопії, імуногістохімії) та різних термінів для позначення ідентичних структур («нюхова ямка», «ніздря», «сенсорні війчаті / мікрворсинчасті клітини»). Нами запропоновано нову термінологію, яку варто використовувати у процесі опису дефінітивного органа нюху, та критерії для ідентифікації стадій його морфогенезу. Оскільки в літературі немає єдиного підходу до опису дефінітивного органа нюху, нами запропоновано алгоритм (схему) проведення дослідження. У розробленій схемі виділено окремі морфологічні критерії, на які необхідно звернути увагу у процесі опису дефінітивного органа нюху. Важливим під час опису дефінітивного органа нюху є поетапний опис його морфології: зовнішніх ніздрів (кількість, форма), нюхової камери (розташування, наявність додаткових носових структур), нюхової розетки (розміщення нюхових ламел у нюховій камері), нюхових ламел (кількість, форма), нюхового епітелію (типи сенсорних клітин, розташування несенсорних клітин). Такий підхід дасть можливість провести порівняльно-морфологічне дослідження нюхового аналізатора не лише в риб, а й у представників інших класів хребетних.

Olfactory organ: main approaches to the investigation and difficulties while comparing in teleostei

Tytiuk O. V., Ulyanov V. O., Stepanyuk Ya. V.

Lesya Ukrainka Volyn National University

tytiuk.olha@vnu.edu.ua

Key words: olfactory organ, olfactory rosette, morphology, teleostei.

Studies of morphology and morphogenesis of peripheral part of the olfactory analyzer in teleostei from the beginning of that research to nowadays were analyzed. Despite the significant number of scientific works dedicated to morphology of the definitive olfactory organs of fish, only some representatives of most orders of Actinopterygii are investigated so far, without considering ecological specialization of species. Studies on morphogenesis of the olfactory organ from placode to its definitive state are even less.

Investigating the construction of the olfactory organ and the process of its formation allows to understand the main factors having impact on its organization. The article highlights basic problems that arise while comparing results of morphological studies of olfactory organ of fish, namely when different methodologies for the work (studying serial histological preparations, electron microscopic study, immunohistochemistry) or different terms for identical structures (e. g., “olfactory pit”, “nostril”, “ciliated olfactory sensory neurons / microvillous olfactory sensory neurons”) are adopted. We propose a new terminology worth to be used while describing the definitive olfactory organ and clear criteria for identifying stages of its morphogenesis. Since in scientific literature there is no unified approach to describing the definitive olfactory organ, we suggest the algorithm (scheme) for future investigations in this area. In the scheme we elaborated, morphological criteria the attention should be paid to while describing the definitive olfactory organ are determined. It is important to follow the step-by-step description of the morphology of the definitive olfactory organ: external nostrils (number, form), olfactory chamber (location, presence / absence of additional structures), olfactory rosette (location of olfactory lamellae in olfactory chamber), olfactory lamellae (number, form), olfactory epithelium (sensory cells types, destitution of non-sensory cells). Such approach will enable to undertake the comparative morphological research of the olfactory analyzer not only for fish, but for representatives of other classes of vertebrates.

Вступ

Розвиток дистантних аналізаторів хребетних визначається середовищем існування та стратегією живлення видів¹⁻⁴. Одне з провідних місць у життєдіяльності хребетних належить нюховій сенсорній системі. Про це свідчить велика мінливість центрального відділу нюхового аналізатора в риб, які живуть на різних глибинах. Разом із центральним відділом досить мінливим є периферичний відділ нюхового аналізатора, який представлений органом нюху⁵⁻¹⁰. Незважаючи на те, що морфологією органа нюху цікавилися здавна, досі залишається багато нез'ясованих питань, які стосуються як його будови, так і розвитку. У більшості риб дефінітивний орган нюху представлений нюховою розеткою з нюховими ламелами, які вистелені сенсорним епітелієм¹¹⁻²¹. На сьогодні більшість робіт присвячена морфології

дефінітивних органів нюху риб. Водночас часто досліджують лише окремих представників ряду та не розглядають різні екологічні групи. У процесі дослідження органа нюху видів риб часом з'ясовуються морфологічні особливості, які, на жаль, не завжди можна порівняти з іншими дослідженнями, оскільки вчені можуть застосовувати різні терміни для позначення структур²²⁻²⁵, методи дослідження²⁶⁻²⁹, підходи до визначення стадій розвитку^{22, 30-34} тощо.

Вивчення будови органа нюху та його розвитку дає можливість зрозуміти основні фактори, що впливають на формування органів, та екологічні чинники, у яких розвивається й живе певний вид. На сьогодні є лише декілька оглядових робіт, які присвячені узагальненню даних щодо морфології периферичного відділу нюхового аналізатора костистих риб^{6, 8, 35, 36}.

М. Kuciel та співавтори у процесі опису загальної морфології органа нюху порівнюють його особливості у круглоротих, пластинчастозябрових та костистих риб¹⁶. Науковці подають коротку характеристику типової білатеральної нюхової розетки, а також детально описують ультраструктуру нюхового епітелію костистих риб. J. Cox, акцентуючи на вивченні механізму омивання органа нюху, також вказував на різноманіття нюхових розеток і мінливість ніздрів костистих риб³⁷. О. Касумян під час здійснення схожих досліджень описав також морфологію нюхових ламел та ультраструктуру нюхового епітелію³⁸. А. Hansen і В. Zielinski вивчили зв'язок між будовою (мультиламелярною чи уніламелярною) нюхового органа риб, їх таксономічним положенням та філогенією³⁹. У процесі опису загальної морфології органа нюху автори звертають увагу на наявність та кількість додаткових носових мішків, а також ультраструктуру нюхового епітелію нюхової порожнини. Робота є цікавою, оскільки, окрім опису морфології, подано схему морфогенезу носової порожнини від утворення нюхової ямки до формування носового мосту.

Очевидно, що на сьогодні накопичилася велика кількість матеріалу з морфології та розвитку органа нюху костистих риб, які необхідно систематизувати для того, щоб правильно знайти «білі плями», які потрібно заповнити. **Мета роботи** – провести аналіз досліджень із морфології та морфогенезу органа нюху костистих риб, а також створити алгоритм для опису органа нюху. Вивчення будови органа нюху риб різних екологічних груп дає можливість зрозуміти, які фактори впливають на його формування, а порівняння його морфогенезу доповнює інформацію про спорідненість видів. Вивчення будови й розвитку органа нюху у видів костистих риб є цікавим та актуальним, оскільки встановлення філогенетичних зв'язків між різними групами тварин сьогодні є одним із пріоритетних напрямів науки.

Етапи вивчення морфології дефінітивного органа нюху костистих риб

Перші роботи щодо вивчення органа нюху риб були виконані на дорослих особинах, тобто стосувалися будови органів нюху в дефінітивному стані.

На початку процесу досліджень основну роль відіграли німецькі вчені W. Bateson (1890 р.), R. Burne (1909 р.), W. Reinke (1936 р.), H. Teichmann (1954 р.)⁴⁰⁻⁴³. У 1890 р. вийшла праця W. Bateson, що стосувалася макроморфології органа нюху⁴⁰. Першими опис основних типів ніздрів та топографії нюхових ламел у різних видів риб здійснили W. Bateson, K. Liermann, G. Bertmar, H. Kleerekoper⁴⁴⁻⁴⁷.

У другій половині ХХ ст. роботи з вивчення морфології органа нюху костистих риб набули

більшої популярності (вийшли за межі Німеччини). Уперше увагу на ультраструктуру нюхового епітелію звернув Т. Nara⁴⁸⁻⁵⁰. Розподіл сенсорного та несенсорного епітелію на нюхових ламелах і вистилку нюхових камер в окремих видів вивчали J. Diaz зі співавторами, М. Дорошенко та А. Коровіна, І. Клименков, R. Belanger, М. Kuciel зі співавторами, Н-Т. Kim та J-Y Park^{3, 4, 51-55}. М. Yamamoto вперше виділив чотири основні моделі розподілу сенсорного епітелію на ламелах: неперервний, переривчастий, сітчастий і плямистий розподіл. Подібні дослідження стали можливими із застосуванням електронної мікроскопії⁵⁶.

Після 1970 р. з'явилися дослідження, у яких було проаналізовано механізми омивання органа нюху. Встановлено три їх варіанти: за допомогою биття війок несенсорного епітелію, нагнітання води в нюхову порожнину за допомогою додаткових носових мішків та завдяки пасивному току води під час плавання риби^{15, 37, 57-59}.

Отже, на сьогодні вивчено морфологію дефінітивних органів нюху представників різних рядів риб, а саме: Авлоподібні¹⁴; Аттериноподібні⁶⁰; Бичкоподібні⁶¹; Вугроподібні⁶²⁻⁶⁴; Іглицеподібні²⁶; Камбалоподібні^{65, 66}; Коропозубоподібні⁶⁷; Колючкоподібні^{68, 69}; Коропоподібні^{21, 70-81}; Лососеподібні^{82, 83}; Окунеподібні^{13, 84-90}; Опахоподібні⁹⁰; Сомоподібні^{15, 19, 57, 91-95}; Тріскоподібні^{96, 97}; Оселдцеподібні⁹⁸.

Незважаючи на значну кількість робіт, які присвячені морфології дефінітивних органів нюху риб, часто досліджено лише окремих представників більшості рядів променеперих без урахування екологічної спеціалізації видів.

Історія дослідження морфогенезу органа нюху костистих риб

Для того щоб з'ясувати особливості морфології структури, необхідно дослідити її розвиток. Тому під час вивчення будови органа нюху в різних костистих варто звертати увагу на морфогенез периферичного відділу нюхового аналізатора.

Уперше розвиток органа нюху риб дослідив та описав С. Hoffmann⁹⁹. Він встановив перші етапи морфогенезу органа нюху від плакоди до формування носового мосту. Цей дослідник уперше описав механізм утворення передньої та задньої ніздрі шляхом зростання носових виростів. Пізніше такий механізм розділення отвору нюхової ямки на передню й задню ніздрі підтвердили інші науковці^{18, 20, 21, 42, 43, 81, 86, 100-111}. В. Theisen і співавтори встановили, що не в усіх видів риб морфогенез нюхової порожнини завершується утворенням передньої та задньої ніздрі, а орган нюху може залишатися на стадії нюхової ямки¹¹².

Перші дослідження фрагментарні, у них акцент зроблений на встановленні розвитку окремої структури органа нюху (наприклад, розвитку додаткових

мішків у *Gasterosteus aculeatus* (Gasterosteidae), формуванні носового мосту в *Siphonostomum typhle*¹¹³. W. Reinke вперше детально комплексно описав розвиток нюхової камери, закладку ламел та формування ніздрів і додаткових носових мішків на прикладі *Cyprinus carpio* (Cyprinidae), *Pleuronectes platessa* (Pleuronectidae), *Esox lucius* (Esocidae), *Lebistes reticulatus* (Poeciliidae), *Umbra krameri* (Umbridae), *Macropodus opercularis* (Osphronemidae). Водночас у його роботі не вивчено будову нюхового епітелію, без якого неможливо описувати морфологію ламел⁴². У пізніших дослідженнях детально розкрито розвиток плакоти та нюхової ямки^{18, 21, 81, 86, 100, 102, 108, 110, 114–120}. Дослідники встановили час закладки ламел та звернули увагу на особливості їх морфології^{11, 13, 15, 16, 19, 42, 43, 57, 62, 82, 86, 95, 102, 103, 105, 115, 121}.

Частково розвиток нюхових розеток, а точніше закладку нюхових ламел, описували R. Harvey, Г. Девічина та А. Кажлаєв, А. Hansen та Е. Zeiske, G. Kawamura зі співавторами, Y. Yamamoto та інші вчені^{22, 122–125}. G. Bertmar уперше продемонстрував формування вторинних нюхових ламел у костистих риб⁸². Пізніше їх формування вивчали А. Rahmani та S. Khan, М. Matsuoka^{126, 127}. Н. Kudo та співавтори вперше показали походження шва в нюховій розетці лососевих. Їхня робота є інформативною, хоча в ній немає опису розвитку нюхової ямки, перших ламел та формування ніздрів¹²⁸.

Розвиток нюхового епітелію під час ембріонального та постембріонального періодів розвитку риби описали G. Bertmar, Н. Breucker зі співавторами на прикладі нюхового епітелію *Salmo trutta*^{82, 100}, В. Zielinski та Т. Hara – на прикладі *Oncorhynchus mykiss*¹²⁹, G. Kawamura та N. Washiyama – на прикладі *Tilapia nilotica* (Cichlidae)¹³⁰, J. Sobcroft та P. Pankhurst – у *Latris lineata* (Latridae)¹¹⁸, L.-S. Lim та Y. Mukai – у *Epinephelus fuscoguttatus* (Serranidae)¹³¹, М. Arvedlund та А. Takemura – на прикладі *Apogon cyanosoma* (Apogonidae)¹³.

Дослідженням розвитку нюхового нерва та нюхових цибулин займалися L. Jahn, Fiorentino та співавтори, М. Doldan та інші вчені^{101, 105, 132}. N. Miyasaka зі співавторами, вивчаючи модельний вид *Danio rerio*, доповнили попередні дослідження аналізом формування шляхів передачі імпульсів від сенсорних клітин до нюхової цибулини¹³³.

Спочатку розвиток органа нюху вивчався на лососевих^{99, 121, 134}. На сьогодні найкраще досліджений морфогенез органа нюху у представників родини Коропові¹¹⁵. На прикладі *Phoxinus phoxinus*, *Stenopharyngodon idella*, *Hypophthalmichthys molitrix*, *Labeo rohita*, *Danio rerio* детально досліджено етапи розвитку носових виступів та формування носового мосту, описано не лише закладку ламел і формування нюхової розетки, а й їх мор-

фологію. Морфогенез у видів ряду Осетроподібні, а саме *Acipenser ruthenus*, *Acipenser baerii*, *Acipenser naccarii*, *Polyodon spathula*, *Acipenser stellatus*, незважаючи на велику кількість охоплених видів, не відображає всі етапи розвитку органа нюху; відсутні дані про раннє формування нюхової розетки, немає детального опису формування ніздрів.

Розвиток органа нюху у представників інших рядів вивчений лише на окремих видах. Так, в Оселедцеподібних його досліджував М. Matsuoka¹⁰⁶, в Окунеподібних уперше вивчали R. Elston та інші вчені¹³⁵. У представників ряду Сомоподібні повного дослідження розвитку органа нюху немає досі, відомо лише про ступінь розвитку органа нюху *Clarias gariepinus* на личинковій стадії¹⁰⁷.

Окремі дані про розвиток органа нюху *Amia calva* (ряд Амієподібні) можна отримати з таблиць нормального розвитку цього виду¹³⁶. У представника ряду Анабатоподібні *Anabas testudineus* А. Rahmani та S. Khan дослідили розвиток вторинних ламел, не звертаючи увагу на інші аспекти в розвитку органа нюху (Anabantidae)¹³⁷. У *Anguilla anguilla* з ряду Вугреподібні досліджено лише розвиток нюхового епітелію та розподіл сенсорного й несенсорного епітелію на нюхових ламелах у личинкових і ювенільних стадіях онтогенезу. Уявлення про розвиток органа нюху у представників ряду Камбалоподібні формують роботи Y. Yamamoto, F. Padrós, R. Harvey, хоча в них досліджуються різні види та лише окремі періоди онтогенезу^{123, 138, 139}. У *Gasterosteus aculeatus* та *Siphonostomum typhle* під час дослідження морфогенезу органа нюху відсутні ранні стадії розвитку риби⁴⁵.

Морфологічний підхід до класифікації органа нюху

У макроморфологічних дослідженнях були спроби класифікувати орган нюху за формою нюхової розетки та топографією нюхових ламел. W. Bateson виділив чотири типи органа нюху: а) з радіально розміщеними ламелами; б) із центральним швом, по обидва боки якого розміщуються два ряди нюхових ламел; в) округлу чи еліптичну розетку з підвищенням, від якої беруть початок інші ламели; г) розетки з одним рядом нюхових ламел⁴⁰. Інші типи нюхових розеток (овальну, округлу та видовжену) виділив R. Burne⁴¹. Пізніше також були спроби класифікувати органи нюху за його розмірами, формою нюхової розетки, кількістю та розміщенням нюхових ламел^{20, 37, 38, 42, 43, 56}. Принцип виділення різних типів периферичного відділу органа нюху костистих риб змінювався, оскільки досліджувалося дедалі більше видів та знаходили нові морфологічні особливості.

На сьогодні немає єдиної схеми класифікації органа нюху костистих риб – у роботах трапля-

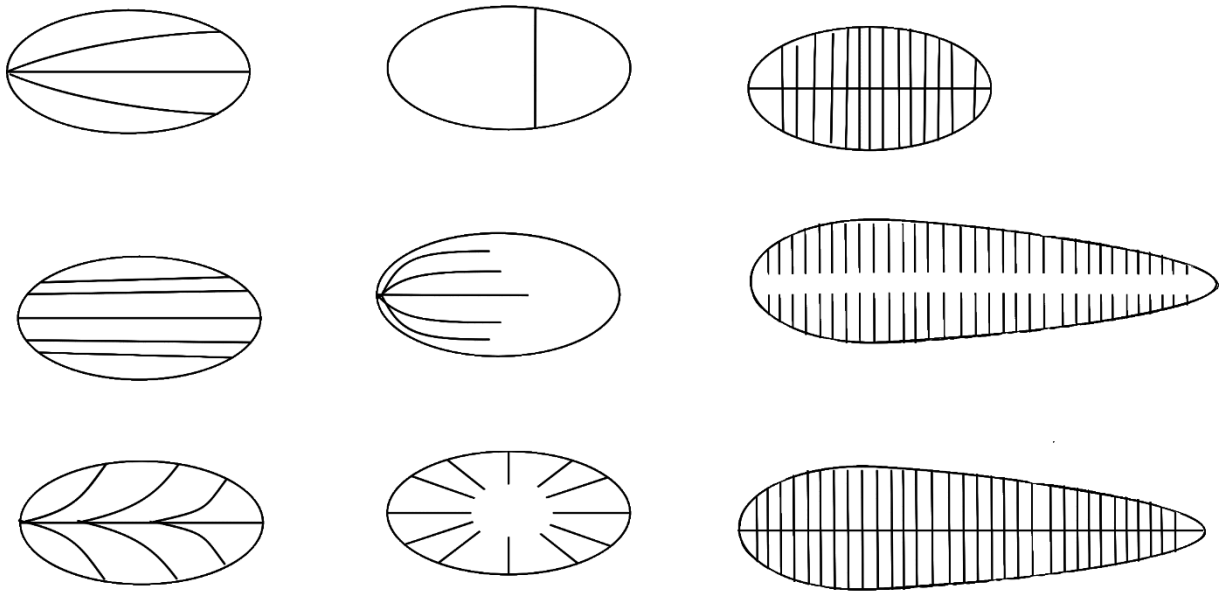


Рис. 1. Типи нюхових розеток різних видів костистих риб за А. Kasumyan (В)³⁸, Н. Teichmann (С)⁴³, Е. Zeiske і співавторами²⁰ (зі змінами)

ються описи нюхової розетки за різними ознаками (див. рис. 1). Це ускладнює порівняння результатів досліджень, а найголовніше – не дає змогу виявляти закономірності в морфології органів нюху у представників різних екологічних груп. На основі власного досвіду та аналізу літературних даних із морфології та морфогенезу органа нюху ми систематизували основні морфологічні ознаки для створення алгоритму опису органа нюху костистих риб. Ми вважаємо, що у процесі опису дефінітивного органа нюху необхідно звернути увагу на окремі морфологічні критерії (див. табл. 1).

Важливим під час опису дефінітивного органа нюху є поетапний опис його морфології: зовнішніх ніздрів, нюхової камери, нюхової розетки, нюхових ламел, нюхового епітелію. Для таких досліджень найкраще застосовувати не один метод, а декілька, наприклад вивчення серійних гістологічних зрізів та аналіз результатів скануючої електронної мікроскопії.

Використання різних методик дослідження

На сьогодні для дослідження органа нюху костистих риб найчастіше використовують такі методики, як світлова, електронна (скануюча та трансмісійна) мікроскопії та гістохімічні методи. Кожен із них передбачає свою методику підготовки матеріалу: фіксацію, дегідратацію, заливку, різку, фарбування. Поєднання цих методик дає цілісну картину про морфологію та морфогенез органа нюху. Натомість застосування лише одного методу може призвести до неточної інтерпретації результатів дослідження. Крім того, використання різних методів фіксації матеріалу ускладнює або

унеможливує порівняльний аналіз результатів.

Для дослідження будови нюхових структур застосовують світлову, скануючу та трансмісійну електронні мікроскопії. З великої кількості фіксаторів (2,5% глютаральдегід^{31, 140–144}, фіксатор Карнуа¹⁴⁵, 70% етанол¹⁴⁶, формалін^{22, 53, 147–149}, розчин Буена^{30, 148, 150}, спиртовий розчин Буена⁸⁶) для дослідження нюхового органа костистих риб найчастіше використовують 10% розчин формаліну та розчин Буена.

Вибір фіксатора залежить від особливостей досліджуваного об'єкта та завдань дослідження. Некоректний вибір фіксатора чи режиму фіксації може пошкодити й деформувати досліджувані структури, що може призвести до неправильної інтерпретації результатів^{151–153}.

Особливістю роботи у процесі вивчення розвитку сенсорних систем загалом та органа нюху зокрема є те, що вибір фіксатора дуже важливий, оскільки фіксація об'єкта проводиться на різних стадіях розвитку. Ембріони на різних стадіях розвитку, личинки, дорослі особини відрізняються за формою клітин, типом тканин і їх щільністю. У дослідженнях встановлено, що використання для фіксації формаліну може призвести до неправильної інтерпретації отриманих результатів дослідження²⁸.

Проблеми ідентифікації структур органа нюху риб

Термінологія структур органа нюху. Основними структурними елементами органа нюху у променеперих є передній носовий отвір, або передня ніздра (коротка вузька трубка індіфе-

Таблиця 1 – Основні морфологічні характеристики органа нюху костистих риб

№	Ознака	Додатковий опис
1.	Розміщення нюхової камери латеральне.....	2 Особливості розміщення
–	Розміщення нюхової камери дорсальне.....	2
–	Розміщення нюхової камери дорсолатеральне.....	2
2.	Одна ніздря.....	3
–	Дві ніздрі.....	4
3.	Носовий міст не формується.....	8 Розміри ніздрі (абсолютний та щодо ока)
–	Одна ніздря редукується.....	8
4.	Передня та задня ніздрі розділені між собою лише невеликою шкіряною складкою.....	5
–	Передня та задня ніздрі розташовані на значній відстані.....	6
5.	Ніздрі не перекриваються між собою.....	6
–	Передня та задня ніздрі перекриваються.....	7
6.	Передня ніздря трубчаста.....	7 Особливості форми та розмірів передньої ніздрі
–	Передня ніздря іншої форми (округла, овальна, лійчаста).....	7
7.	Задня ніздря відкрита округла.....	8 Особливості форми та розмірів задньої ніздрі
–	Задня ніздря іншої форми (з клапаном, оточена складками).....	8
8.	Нюхова камера має округлу / овальну форму.....	9
–	Нюхова камера має нетипову форму (каналоподібну тощо).....	9
9.	Є додаткові носові мішки біля нюхової камери.....	10 Особливості додаткових нюхових структур
–	Додаткові носові мішки відсутні.....	10
10.	Нюхова камера без ламел.....	20
–	У нюховій камері є ламели.....	11
11.	1–2 нюхові ламели.....	17 Особливості розташування ламел
–	Нюхових ламел 3 й більше.....	12
12.	Нюхові ламели розташовуються паралельно або перпендикулярно до ростро-аборальної осі нюхової камери.....	14
–	Нюхові ламели утворюють нюхову розетку.....	13
13.	Нюхова розетка розташовується на дні нюхової камери.....	14
–	Нюхова розетка розташована на медіальній стінці нюхової камери.....	14
14.	Нюхові ламели з'єднуються між собою та утворюють потовщений шов.....	15
–	У нюховій розетці ламели не утворюють шва.....	16
15.	Центральний шов видовжений.....	17 Особливості сполучення ламел між собою та нюховою камерою
–	Центральний шов короткий, округлий.....	17
16.	Між ламелами є лише сполучнотканинний видовжений тяж.....	17
–	Між ламелами – невелике зниження.....	17
17.	Нюхові ламели булавоподібні, невисокі.....	19
–	Нюхові ламели видовжені, високі.....	18
18.	Нюхові ламели мають пальцеподібні вирости.....	19 Морфологічна характеристика ламел
–	На нюхових ламелах можна виявити язикоподібні відростки.....	19
19.	Нюхові ламели однакового розміру та форми.....	20
–	Форма й розміри ламел у нюховій камері відрізняються.....	20
20.	Сенсорні клітини двох типів: війчасті та мікрроворсинчасті.....	21 Детальна характеристика кількості та розмірів сенсорних відростків
–	Сенсорні клітини мають 1 або 3 типи сенсорних клітин.....	21
21.	Можна чітко розділити ділянки сенсорних і несенсорних клітин.....	22
–	Різні типи сенсорних клітин розміщені хаотично.....	Додаткові особливості органа нюху
22.	Сенсорні клітини вистилають верхівку та грані ламел.....	Додаткові особливості органа нюху
–	Сенсорні клітини залягають між ламелами, вистилають нижню частину нюхових ламел.....	

рентного епітелію), носовий міст (шкірна складка щільної сполучної тканини, яка розділяє передню та задню ніздрі), передня носова трубка, нюхова камера (порожнина над нюховою розеткою), нюхова розетка (зі швом, який кріпиться до дна власне носового мішка з первинними ламелами, які відходять від шва), власне носовий мішок (об'єднує носову камеру та нюхову розетку), задня носова трубка та задня ніздря¹⁵⁴.

Ми вважаємо, що під час опису як дефінітивного органа нюху, так і його морфогенезу не варто розмежовувати поняття «передня носова трубка» та «передній носовий отвір», а також «задня носова трубка» та «задній носовий отвір». Передня ніздря в різних видів варіює в розмірі й формі та може мати вигляд трубки або простого отвору. Окрім того, дефінітивного вигляду ніздря набуває різними шляхами та на різних етапах онтогенезу. Тому ми вважаємо, що отвір передньої ніздрі та епітелій над нею доцільно об'єднувати в поняття «передня ніздря», а отвір задньої ніздрі та епітелій над нею – у поняття «задня ніздря»^{16, 61, 70}. Незважаючи на те, що передня ніздря може мати вигляд простого отвору або мати невеликий валик, вважаємо недоцільним вживати терміни «передня пора» й «задня пора» для позначення передньої та задньої ніздрі¹³⁹.

У більшості костистих риб передня й задня ніздрі формуються внаслідок утворення носового мосту, який розділяє отвір органа нюху на передню та задню ніздрі. До моменту формування носового мосту ми вважаємо некоректним називати єдиний отвір над нюховим епітелієм ніздрею, як у *Epinephelus fuscoguttatus* (Serranidae) та *Misgurnus anguillicaudatus* (Cobitidae)^{131, 155}, оскільки може виникнути хибне уявлення про те, що спочатку закладається одна ніздря і лише згодом – інша, як у коропазубоподібних¹⁵⁶, або що цей отвір залишається єдиною ніздрею впродовж життя риби, як у *Belone belone* (Belonidae)¹¹².

У процесі опису дефінітивних органів нюху зазначають, що нюхова розетка розміщена в «нюховій камері», «носовій камері», «носовій порожнині», «нюховій порожнині», «нюховому мішку» або «нюховій капсулі»^{14, 18, 77, 93, 157–160}. Ми вважаємо, що нюхова порожнина – це простір, який розміщений над нюховим епітелієм після прогинання нюхової плакоти, тобто після формування нюхової ямки. У результаті поглиблення нюхової ямки та формування над нею покрівлі внаслідок збільшення її медіального й латерального країв вона трансформується в нюхову камеру. Ми згодні з думкою, що передня та задня ніздрі утворюються в результаті змикання над нюховою ямкою носових виростів та формування носового мосту, і не підтримуємо погляди, згідно з якими ніздрі розділені шкірним клапаном чи міжніздревим епідермісом^{77, 106}.

Складовими елементами нюхової розетки є нюхові ламели, які вистелені нюховим епітелієм,

а не нюхові складки, як вважають Н. Пашенко та А. Касумян^{21, 81}. На нашу думку, термін «нюхові складки» неточно відображає структуру нюхових ламел, оскільки нюхова ламела виникає як потовщення нюхового епітелію, а не утворення складки.

Клітини, які ще не можна розрізнити на сенсорні та несенсорні, ми називаємо клітинами нюхової плакоти (плакодальними клітинами). Вважаємо, що назва «примітивний нюховий епітелій» щодо недиференційованих клітин у нюховій плакоті, як зазначають Y. Yamamoto та співавтори, є неточною, оскільки це не різновид типів епітелію, а одна зі стадій його диференціювання¹³⁹.

Вивчаючи епітелій нюхових ламел, J. Wilson та R. Westerman виділили такі типи клітин, як нюхові рецепторні клітини, підтримуючі клітини, слизові клітини, шаруваті клітини, базальні клітини¹⁶¹.

Ми замість терміна «рецепторні клітини» вживаємо «сенсорні», оскільки часто в літературі нюховий епітелій розділяють на два основні типи – сенсорний і несенсорний¹⁶². До сенсорних клітин належать війчасті та мікрворсинчасті клітини (див. рис. 2).

У роботах різних авторів для позначення цих типів клітин вживають різноманітні синоніми, зокрема:

- 1) війчасті, мікрворсинчасті рецепторні нейрони⁷⁰;
- 2) війчасті, мікрворсинчасті нюхові клітини¹⁶³;
- 3) війчасті та мікрворсинчасті нюхові рецепторні клітини^{77, 88, 159};
- 4) війчасті нюхові рецепторні клітини, невійчасті нюхові рецепторні клітини¹⁶⁴;
- 5) війчасті, мікрворсинчасті нейрони¹⁶⁵;
- 6) війчасті, мікрворсинчасті нюхові сенсорні нейрони³⁹.

Окрім того, у нюховому епітелії деяких видів риб виявлено криптові клітини, або криптові нейрони^{39, 70, 77, 163, 166, 167}, які не знайдено в досліджених нами видів риб.

Найчастіше підтримуючі клітини називають опорними клітинами^{75, 168}. Саме останній термін ми використовуємо в описі ультраструктури нюхового епітелію досліджуваних видів. Опорні клітини містять на своїй поверхні невеликі апікальні виступи, які іноді називають «нерегулярними виступами»⁷⁵ або апікальними частинками⁷⁷. Слизові клітини найчастіше розміщені в ділянках несенсорного епітелію. Іноді слизові клітини називають келихоподібними^{39, 71, 75, 77, 94, 169, 170} або слизовими келихоподібними⁸⁸.

Окрім війчастих несенсорних клітин, окремим типом клітин є несенсорні клітини, які переважно вистилають носові вирости, бічні стінки нюхової ямки, ділянку навколо нюхової ямки. Для їх позначення ми використовуємо термін «епідермальні

клітини з мікрогребенями», а не поняття «клітини з лабіринтоподібним рисунком гребенів», «багатошаровий епітелій із мікрогребенями у вигляді відбитків пальців» чи «клітини з лабіринтовими мікрогребенями»^{75, 77, 98, 171}.

Періодизація етапів розвитку органа нюху.

Як і більшість авторів, ми вважаємо, що орган нюху протягом морфогенезу проходить етапи нюхової плакоти, нюхової ямки та нюхової камери з ламелами. Натомість М. Matsuoka¹⁰⁶ відкидає етап нюхової ямки та вважає, що перша ламела утворюється на плакоті. Однак для виділення меж цих етапів застосовують різні підходи, що ускладнює порівняльний аналіз морфогенезу в різних видів риб.

У костистих риб нюхова плакота на ранніх стадіях розвитку покрита епідермісом. Згодом (найчастіше ще в ембріональний період) епідерміс над нюховою плакотою зникає. У такому випадку утворюється заглиблення на поверхні голови, при цьому нюхова плакота може мати округлий край, не прогинатися. Ми вважаємо, що нюхова ямка утворюється після інвагінації позбавленого епідермісу нюхового епітелію. На нашу думку, найкраще розрізнити момент зникнення епітелію над плакотою та інвагінацію стінки плакоти можна за допомогою дослідження гістопрепаратів нюхових структур методом світлової і скануючої електронної мікроскопії. Багато досліджень розвитку органа нюху риб ґрунтуються на аналізі лише скануючої електронної мікроскопії, за допомогою якої найчастіше можна спостерігати лише заглиблення на поверхні голови без розуміння механізму утворення нюхової ямки.

Інший механізм утворення ямки виявлено в *Acipenser baeri* та *Acipenser stellatus* (Acipenseridae). У них на ранніх етапах ембріонального розвитку невелика ямка на поверхні голови утворюється завдяки утворенню епідермісом підвищення (борта) навколо нюхової плакоти, яка залишається покритою епідермісом, а ямка розвивається після розриву епідермісу внаслідок прогинання плакоти¹¹⁰. Незрозумілим залишається твердження про те, що нюхова ямка розвивається на поверхні плакоти^{110, 111}. Ми вважаємо, що під час опису морфогенезу варто вважати нюхову плакоту та нюхову ямку окремими етапами розвитку органа нюху риб, щоб уникнути неточностей у процесі порівняння морфогенезу органа нюху в різних риб.

У *Psetta maxima* (Scophthalmidae) на момент вилуплення з'являється одночасно отвір в епідермісі та формується прогинання – це формування нюхової ямки¹⁰¹. В інших видів ці два процеси відбуваються послідовно. У такому випадку ми вважаємо, що зникнення епідермісу над нюхо-

50 мкм

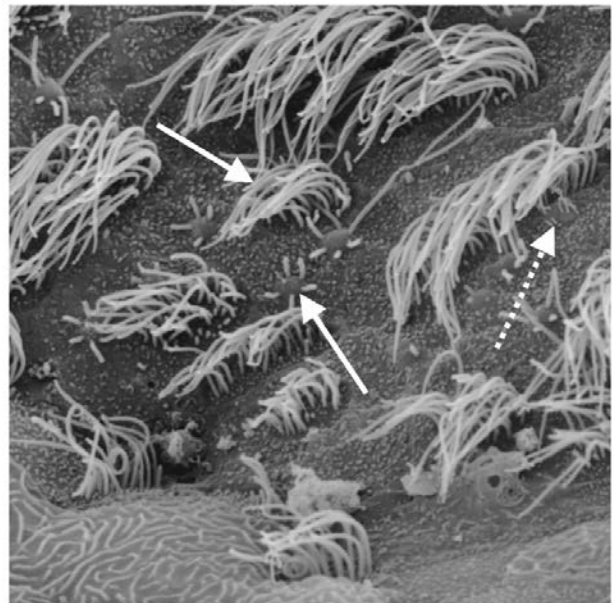


Рис. 2. Типи нюхових клітин (на прикладі *A. dolichopterus*). Скануюча електронна мікроскопія (оригінал): біла суцільна стрілка – війчасті сенсорні клітини; біла пунктирна лінія – мікрворсинчасті сенсорні клітини; біла штрихова стрілка – війчасті несенсорні клітини¹⁶²

вою плакотою є окремим етапом перед розвитком нюхової ямки, як зазначають А. Hansen та В. Zielinski^{39, 102}. Проте ми не згодні з Н. Пащенко та А. Касумяном, які вважають, що резорбція епідермісу та подальше прогинання епітелію – це два етапи розвитку нюхової порожнини^{21, 39, 102}. На нашу думку, неточним є також вживання Н. Пащенко, А. Касумяном¹¹¹ та R. Elston зі співавторами¹³⁵ терміна «нюхова ямка» за наявності плоскої поверхні нюхового епітелію, яка контактує із зовнішнім середовищем.

Можливо, деякі автори термін «нюхова ямка» використовують у разі виявлення диференційованих сенсорних клітин, проте ми розділяємо думку S. Appelbaum та співавторів¹¹⁶, М. Matsuoka¹⁰⁶, які виявляють перші диференційовані клітини на плоскій поверхні нюхової плакоти без констатування утворення нюхової ямки. На нашу думку, початок формування нюхової ямки – це прогинання нюхових клітин на поверхні плакоти. Така ж ситуація описана під час вивчення розвитку органа нюху в *Thunnus orientalis* (Scombridae) та *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae)^{81, 119}.

Перехід органа нюху зі стадії нюхової ямки у стадію нюхової камери відбувається за поглиблення нюхової ямки та звуження отвору над нюховою порожниною внаслідок утворення

носових виростів. В *Oncorhynchus clarkii* (Salmonidae), *Salmo gairdneri* (Salmonidae), *Polyprion oxygeneios* (Polyprionidae) під час морфогенезу органа нюху виокремлюють етап «нюхового жолоба»^{105, 129, 172}. Ми вважаємо, що жолоб є не окремим етапом розвитку нюхового органа, а лише перехідним періодом між етапами нюхової ямки та нюхової камери. Оскільки нюховий жолоб формується внаслідок видовження нюхової ямки в ростро-каудальному напрямі та більше ніяких структурних змін органа нюху не спостерігається, вважаємо недоцільним виділяти його в окремий етап. Крім того, більшість авторів не виділяють цей етап розвитку та відносять його до етапу розвитку нюхової ямки.

Висновки

У роботі уточнено термінологію, яку варто використовувати у процесі опису дефінітивного органа

нюху, та критерії для ідентифікації стадій його морфогенезу. Виділено окремі морфологічні критерії, на які необхідно звернути увагу під час опису дефінітивного органа нюху. Важливим у процесі опису дефінітивного органа нюху є поетапний опис його морфології: зовнішніх ніздрів, нюхової камери, нюхової розетки, нюхових ламел, нюхового епітелію. Такий підхід дасть змогу здійснити порівняльно-морфологічне дослідження нюхового аналізатора не лише для риб, а й в еволюційному ряді хребетних.

Перспективи подальших досліджень

Надалі плануємо працювати над узагальненням морфогенезу органа нюху та його морфології в уже досліджених видів за запропонованим нами алгоритмом. Такий підхід дасть змогу здійснити порівняльно-морфологічне дослідження нюхового аналізатора в еволюційному ряді хребетних.

Література

- (1) Kotrschal, K.; Van Staaden, M.; Huber, R. Fish Brains: Evolution and Environmental Relationships. *Rev. Fish Biol. Fish.* **1998**, 8 (4), 373–408.
- (2) Eastman, J.; Lannoo, M. Brain and Sense Organ Anatomy and Histology in Hemoglobinless Antarctic Icefishes (Perciformes: Notothenioidei: Channichthyidae). *J. Morphol.* **2004**, 260 (1), 117–140.
- (3) Дорошенко, М.; Коровина, А. Морфофизиологическое исследование органов обоняния бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* (Scorpaeniformes). *Научные труды Дальрыбвтуза.* **2013**, с. 3–6.
- (4) Клименков, И.; Пастухов, М.; Судаков, Н.; Шишлянников, С.; Косицын, Н. Адаптивные ультраструктурные особенности обонятельных рецепторных клеток у глубоководных рыб озера Байкал. *Сенсорные системы* **2013**, 27 (4), 350–363.
- (5) Webb, J.; Collin, S.; Kuciel, M.; Schulz-Mirbach, T.; Żuwala, K.; Denizot, J.-P.; Kirschbaum, F. Sensory Organs. *The histology of fishes* / ed. by F. Kirschbaum, K. Formicki. Boca Raton, FL: CRC Press, **2019**; pp. 267–338.
- (6) 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* / G. Zoccone, K. Dabrowski, M. Hedrick, J. Fernandes, J. Icardo. Boca Raton: CRC Press, **2015**; pp. 260–271.
- (7) Sarkar, S.; Acharya, A.; Jana, S.; De, S. Macro-Anatomical Variation of the Olfactory Apparatus in Some Indian Teleosts with Special Reference to Their Ecological Habitat. *Folia Morphol.* **2014**, 73 (2), 7.
- (8) Cox, J. Hydrodynamic Aspects of Fish Olfaction. *J. R. Soc. Interface* **2008**, 5 (23), 575–593. <https://doi.org/10.1098/rsif.2007.1281>.
- (9) Olivares, J.; Schmachtenberg, O. An Update on Anatomy and Function of the Teleost Olfactory System. *PeerJ*, **2019**, 7, e7808. <https://doi.org/10.7717/peerj.7808>.
- (10) Dymek, J.; Kuciel, M.; Żuwala, K. Structural Diversity of Olfactory Organs in Osteoglossiformes. *J. Zool.*, **2020**. <https://doi.org/10.1111/jzo.12854>.
- (11) Arvedlund, M.; Brolund, T.; Nielsen, L. Morphology and Cytology of the Olfactory Organs in Small Juvenile *Dascyllus Aruanus* and *Amphiprion Ocellaris* (Pisces: Pomacentridae). *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **2003**, 83 (6), 1321–1326.
- (12) Arvedlund, M.; Takemura, A. The Importance of Chemical Environmental Cues for Juvenile *Lethrinus Nebulosus* Forsskål (Lethrinidae, Teleostei) When Settling into Their First Benthic Habitat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **2006**, 338 (1), 112–122. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.07.001>.
- (13) Arvedlund, M.; Takemura, A. Scanning Electron Microscopy of the Peripheral Olfactory Organ in Small and Large Juvenile *Apogon Cyanosoma* (Apogonidae: Teleostei). *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **2005**, 85 (05), 1231–1234.
- (14) Fishelson, L.; Golani, D.; Galil, B.; Goren, M. Comparison of the Nasal Olfactory Organs of Various Species of Lizardfishes (Teleostei: Aulopiformes: Synodontidae) with Additional Remarks on the Brain. *Int. J. Zool.*, **2010**, 2010, 1–8. <https://doi.org/10.1155/2010/807913>.
- (15) Goel, H. Functional Anatomy of the Olfactory Organ in the Fresh Water Teleost, *Heteropneustes Fossilis* (BL.). *Okajimas Folia Anat. Jpn.*, **1978**, 55 (5), 289–299.

- (16) 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* / G. Zoccone, K. Dabrowski, M. Hedrick, J. Fernandes, J. Icardo. Boca Raton: CRC Press, **2015**; pp. 260–271.
- (17) Moran, D.; Rowley, J.; Aiken, G.; Jafek, B. Ultrastructural Neurobiology of the Olfactory Mucosa of the Brown Trout, *Salmo Trutta*. *Microsc. Res. Tech.*, **1992**, *23* (1), 28–48. <https://doi.org/10.1002/jemt.1070230104>.
- (18) Zeiske, E.; Kasumyan, A.; Bartsch, P.; Hansen, A. Early Development of the Olfactory Organ in Sturgeons of the Genus *Acipenser*: A Comparative and Electron Microscopic Study. *Anat. Embryol. (Berl.)*, **2003**, *206* (5), 357–372. <https://doi.org/10.1007/s00429-003-0309-6>.
- (19) Zeiske, E.; Theisen, B.; Breucker, H. The Olfactory Organ of the Hardhead Sea Catfish, *Arius Felis* (L.): Gross Morphology and Fine Structure. *Acta Zool.*, **1994**, *75* (2), 115–123.
- (20) Zeiske, E.; Theisen, B.; Breucker, H. Structure, Development, and Evolutionary Aspects of the Peripheral Olfactory System. *Fish Chemoreception* / T. Hara. London: Chapman & Hall, 1992; pp. 13–39.
- (21) Пащенко, Н.; Касумян, А. Морфо-функциональные особенности развития органа обоняния карповых рыб (Cypriniformes, Cyprinidae). I. Развитие морфологии и функции органа обоняния в онтогенезе белого амура *Stenopharyngodon idella*. *Вопросы ихтиологии*, **1986**, *26* (2), 303–317.
- (22) Yamamoto, Y.; Mori, M.; Amano, M.; Yamanome, T.; Saito, S.; Taniguchi, K.; Yamaromi, K.; Taniguchi, K. Morphogenesis of the Olfactory Pit in a Flatfish, Barfin Flounder (*Verasper Moseri*). *J. Vet. Med. Sci.*, **2004**, *66* (10), 1275–1278. <https://doi.org/10.1292/jvms.66.1275>.
- (23) Lim, L.-S.; Mukai, Y. Morphogenesis of Sense Organs and Behavioural Changes in Larvae of the Brown-Marbled Grouper *Epinephelus Fuscoguttatus* (Forsskal). *Mar. Freshw. Behav. Physiol.*, **2014**, *47* (5), 313–327. <https://doi.org/10.1080/10236244.2014.940689>.
- (24) Gao, L.; Duan, M.; Cheng, F.; Xie, S. Ontogenetic Development in the Morphology and Behavior of Loach (*Misgurnus Anguillicaudatus*) during Early Life Stages. *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, **2014**, *32* (5), 973–981. <https://doi.org/10.1007/s00343-014-3302-4>.
- (25) Tytiuk, O.; Yaryhin, O.; Stepanyuk, Y. New Type of Development of Olfactory Rosette of Bushymouth Catfish *Ancistrus Dolichopterus* (Teleostei: Loricariidae). *Journal of Morphology*, **2019**, *280*, 231. <https://doi.org/10.1002/jmor.21003>.
- (26) Dymek, J.; Rosenqwert, G.; Kuciel, M.; Lauriano, E.; Capillo, G.; Zacccone, G.; Żuwala, K. Micro- and Macro-Morphology of the Olfactory Organ of *Syngnathus Typhle* (Syngnathidae, Actinopterygii): Micro- and Macro-Morphology of the Olfactory Organ of *Syngnathus Typhle* (Syngnathidae, Actinopterygii). *Acta Zool.*, **2020**. <https://doi.org/10.1111/azo.12328>.
- (27) Zhang, X.-Y.; Huang, Z.-Q.; Ning, T.; Xiang, X.-H.; Li, C.-Q.; Chen, S.-Y.; Xiao, H. Microscopic and Submicroscopic Gradient Variation of Olfactory Systems among Six *Sinocyclocheilus* Species Living in Different Environments. *Zoolog. Sci.*, **2018**, *35* (5), 411–420. <https://doi.org/10.2108/zs170126>.
- (28) 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. <https://doi.org/10.2478/vzoo-2018-0053>.
- (29) Tytiuk, O.; Stepanyuk, Y. Macromorphology of Olfactory Organ of European Weatherfish *Misgurnus Fossilis*. *Zoolog Sci.*, **2017**, *2* (14), 106–109.
- (30) Camacho, S.; Ostos-Garrido, M.; Domezain, A.; Carmona, R. Study of the Olfactory Epithelium in the Developing Sturgeon. Characterization of the Crypt Cells. *Chem. Senses*, **2010**, *35* (2), 147–156. <https://doi.org/10.1093/chemse/bjp091>.
- (31) Cobcroft, J.; Pankhurst, P. Sensory Organ Development in Cultured Striped Trumpeter Larvae *Latris Lineata*: Implications for Feeding Behaviour. *Mar. Freshw. Res.*, **2003**, *54* (5), 669–682.
- (32) Geerinckx, T.; Adriaens, D. Ontogeny of the Suspensorial and Opercular Musculature in the Suckermouth Armoured Catfish *Ancistrus* Cf. *Triradiatus* (Loricariidae, Siluriformes). *Zoomorphology*, **2008**, *127* (2), 83–95. <https://doi.org/10.1007/s00435-007-0054-0>.
- (33) Kudo, H.; Shinto, M.; Sakurai, Y.; Kaeriyama, M. Morphometry of Olfactory Lamellae and Olfactory Receptor Neurons during the Life History of Chum Salmon (*Oncorhynchus Keta*). *Chem. Senses*, **2009**, *34* (7), 617–624. <https://doi.org/10.1093/chemse/bjp042>.
- (34) Титюк, О.; Степанюк, Я. Новый тип розвитку нюхової розетки в анциструса звичайного *Ancistrus Dolichopterus*. *Lesya Ukr. East. Eur. Natl. Univ. Sci. Bull. Ser. Biol. Sci.*, **2018**, *4* (377), 77–85. <https://doi.org/10.29038/2617-4723-2018-377-77-85>.
- (35) Hansen, A.; Zielinski, B. Diversity in the Olfactory Epithelium of Bony Fishes: Development, Lamellar Arrangement, Sensory Neuron Cell Types and Transduction Components. *J. Neurocytol.*, **2005**, *34* (3–5), 183–208.

- (36) Kasumyan, A. The Olfactory System in Fish: Structure, Function, and Role in Behavior. *J. Ichthyol.*, **2004**, *44* (2), 180–223.
- (37) Cox, J. Hydrodynamic Aspects of Fish Olfaction. *J. R. Soc. Interface*, **2008**, *5* (23), 575–593. <https://doi.org/10.1098/rsif.2007.1281>.
- (38) Kasumyan, A. The Olfactory System in Fish: Structure, Function, and Role in Behavior. *J. Ichthyol.*, **2004**, *44* (2), 180–223.
- (39) Hansen, A.; Zielinski, B. Diversity in the Olfactory Epithelium of Bony Fishes: Development, Lamellar Arrangement, Sensory Neuron Cell Types and Transduction Components. *J. Neurocytol.*, **2005**, *34* (3–5), 183–208.
- (40) Bateson, W. The Sense-Organs and Perceptions of Fishes; with Remarks on the Supply of Bait. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **1890**, *1* (3), 225–256.
- (41) Burne, R. The Anatomy of the Olfactory Organ of Teleostean Fishes. *Proc. Zool. Soc.*, 1909, *2*, 610–663.
- (42) Reinke, W. Zur Ontogenie Und Anatomie Des Geruchsorgans Der Knochenfische. *Z. Für Anat. Entwicklungsgeschichte*, **1936**, *106* (5), 600–624.
- (43) Teichmann, H. Vergleichende Untersuchungen an Der Nase Der Fische. *Zoomorphology*, **1954**, *43* (2), 171–212.
- (44) Bateson, W. The Sense-Organs and Perceptions of Fishes; with Remarks on the Supply of Bait. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **1890**, *1* (3), 225–256.
- (45) Liermann, K. Über Den Bau Des Geruchsorgans Der Teleostier. *Z. Für Anat. Entwicklungsgeschichte*, **1933**, *100* (1), 1–39.
- (46) Bertmar, G. The Vertebrate Nose, Remarks on Its Structural and Functional Adaptation and Evolution. *Evolution*, **1969**, *23* (1), 131. <https://doi.org/10.2307/2406489>.
- (47) Kleerekoper, H. *Olfaction in Fish*. Bloomington: Indiana University Press., **1969**.
- (48) Hara, T. Chemoreception. *Fish physiology*, **1971**, *5*, 79–120.
- (49) Hara, T. Olfaction in Fish. *Prog. Neurobiol.*, **1975**, *5*, 271–335.
- (50) Hara, T. Role of Olfaction in Fish Behaviour. *The behaviour of teleost fishes* / T. Pitcher. New York: Springer US, 1986; vol. 1, pp. 152–176.
- (51) Belanger, R.; Smith, C.; Corkum, L.; Zielinski, B. Morphology and Histochemistry of the Peripheral Olfactory Organ in the Round Goby, *Neogobius melanostomus* (Teleostei: Gobiidae). *J. Morphol.*, **2003**, *257* (1), 62–71. <https://doi.org/10.1002/jmor.10106>.
- (52) Diaz, J.; Prié-Granié, M.; Blasco, C.; Noëll, T.; Connes, R. Ultrastructural Study of the Olfactory Organ in Adult and Developing European Sea Bass, *Dicentrarchus labrax*. *Can. J. Zool.*, **2002**, *80* (9), 1610–1622. <https://doi.org/10.1139/z02-162>.
- (53) Kim, H.-T.; Park, J.-Y. The Anatomy and Histoarchitecture of the Olfactory Organ in the Korean Flat-Headed Goby *Luciogobius guttatus* (Pisces; Gobiidae). *Appl. Microsc.*, **2016**, *46* (1), 51–57. <https://doi.org/10.9729/AM.2016.46.1.51>.
- (54) Kuciel, M. The Mechanism of Olfactory Organ Ventilation in *Periophthalmus barbarus* (Gobiidae, Oxudercinae). *Zoomorphology*, **2013**, *132* (1), 81–85. <https://doi.org/10.1007/s00435-012-0167-y>.
- (55) Kuciel, M.; Żuwała, K.; Jakubowski, M. A New Type of Fish Olfactory Organ Structure in *Periophthalmus barbarus* (Oxudercinae): Olfactory Organs of *Periophthalmus barbarus*. *Acta Zool.*, **2011**, *92* (3), 276–280. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2010.00459.x>.
- (56) Yamamoto, M. Comparative Morphology of the Peripheral Olfactory Organ in Teleosts. *Chemoreception in Fishes* / T. Hara. Amsterdam: Elsevier, **1982**; pp. 39–59.
- (57) Caprio, J.; Raderman-Little, R. Scanning Electron Microscopy of the Channel Catfish Olfactory Lamellae. *Tissue Cell*, **1978**, *10* (1), 1–9.
- (58) Hansen, A.; Reutter, K. Chemosensory Systems in Fish: Structural, Functional and Ecological Aspects. *The senses of fish*. Dordrecht: Springer, 2004; pp. 55–89.
- (59) Kuciel, M. The Mechanism of Olfactory Organ Ventilation in *Periophthalmus barbarus* (Gobiidae, Oxudercinae). *Zoomorphology*, **2013**, *132* (1), 81–85. <https://doi.org/10.1007/s00435-012-0167-y>.
- (60) Zeiske, E.; Breucker, H.; Melinkat, R. Gross Morphology and Fine Structure of the Olfactory Organ of Rainbow Fish (Atheriniformes, Melanotaeniidae). *Acta Zool.*, **1979**, *60* (3), 173–186.
- (61) Kim, H.-T.; Park, J.-Y. The Anatomy and Histoarchitecture of the Olfactory Organ in the Korean Flat-Headed Goby *Luciogobius guttatus* (Pisces; Gobiidae). *Appl. Microsc.*, **2016**, *46* (1), 51–57. <https://doi.org/10.9729/AM.2016.46.1.51>.
- (62) Atta, K. Morphological, Anatomical and Histological Studies on the Olfactory Organs and Eyes of Teleost Fish: *Anguilla anguilla* in Relation to Its Feeding Habits. *J. Basic Appl. Zool.*, **2013**, *66* (3), 101–108. <https://doi.org/10.1016/j.jobaz.2013.10.002>.

- (63) Fishelson, L. Comparative Morphology and Cytology of the Olfactory Organs in Moray Eels with Remarks on Their Foraging Behavior. *Anat. Rec.*, **1995**, 243 (4), 403–412.
- (64) Holl, A.; Schulte, E.; Meinel, W. Funktionelle Morphologie des Geruchsorgans und Histologie der Kopfanhänge der Nasenmuräne *Rhinomuraena ambonensis* (Teleostei, Anguilliformes). *Helgoländer Wiss. Meeresunters.*, **1970**, 21 (1–2), 103–123. <https://doi.org/10.1007/BF01630519>.
- (65) Harvey, R. The Olfactory Epithelium in Plaice (*Pleuronectes Platessa*) and Sole (*Solea Solea*), Two Flatfishes with Contrasting Feeding Behaviour. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **1996**, 76 (01), 127–139.
- (66) Ma, A.; Wang, X. Functional Morphology of the Olfactory Organ of the Tongue Sole, *Cynoglossus Semilaevis*. *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, **2010**, 28(2), 209–217. <https://doi.org/10.1007/s00343-010-9006-5>.
- (67) Lazzari, M.; Bettini, S.; Ciani, F.; Franceschini, V. Light and Transmission Electron Microscopy Study of the Peripheral Olfactory Organ of the Guppy, *Poecilia Reticulata* (Teleostei, Poeciliidae). *Microsc. Res. Tech.*, **2007**, 70 (9), 782–789.
- (68) Solger, B. Notiz über die Nebenhöhle des Geruchsorgans von *Gasterosteus aculeatus* L. *Z Wiss Zool*, **1894**, 57, 186.
- (69) Theisen, B. Functional Morphology of the Olfactory Organ in *Spinachia Spinachia* (L.) (Teleostei, Gasterosteidae). *Acta Zool.*, **1982**, 63 (4), 247–254.
- (70) Adair, B.; Purser, G.; Patil, J. Peripheral Olfactory Structures and Maturity-Related Crypt Receptor Neuron Kinetics in the Olfactory Epithelium of Carp *Cyprinus Carpio* (L.): Implications for Carnal Vulnerability and Pest Management. *Mar. Freshw. Res.*, **2018**, 69 (10), 1604–1613. <https://doi.org/10.1071/MF17386>.
- (71) Bhute, Y.; Baile, V. Organization of the Olfactory System of the Indian Major Carp *Labeo Rohita* (Ham.): A Scanning and Transmission Electron Microscopy Study. *J. Evol. Biochem. Physiol.*, **2007**, 43 (3), 342–349. <https://doi.org/10.1134/S002209300703009X>.
- (72) Branson, B. The Olfactory Apparatus of *Hybopsis Gelida* (Girard) and *Hybopsis Aestivalis* (Girard) (Pisces: Cyprinidae). *J. Morphol.*, **1963**, 113 (2), 215–229.
- (73) Chakrabarti, P.; Ghosh, S. Histoarchitecture and Scanning Electron Microscopic Studies of the Olfactory Epithelium in the Exotic Fish *Puntius Javanicus* (Bleeker). *Arch. Pol. Fish.*, **2010**, 18 (3). <https://doi.org/10.2478/v10086-010-0019-7>.
- (74) Ghosh, S.; Chakrabarti, P. Histomorphological and Microanatomical Characteristics of the Olfactory Organ of Freshwater Carp, *Cirrhinus Reba* (Hamilton). *Arch. Pol. Fish.*, **2016**, 24 (4), 201–208. <https://doi.org/10.1515/aopf-2016-0017>.
- (75) Hansen, A.; Zeiske, E. The Peripheral Olfactory Organ of the Zebrafish, *Danio Rerio*: An Ultrastructural Study. *Chem Senses*, **1998**, 23, 39–48.
- (76) Kumari, K. Morphology and Morphometry of the Olfactory Rosette of a Teleostean Fish: *Catla Catla* (Ham.). *Our Nat.*, **2008**, 6 (1).
- (77) Mokhtar, D.; Abd-Elhafiez, H. Light- and Electron-Microscopic Studies of Olfactory Organ of Red-Tail Shark, *Epalzeorhynchus Bicolor* (Teleostei: Cyprinidae). *J. Microsc. Ultrastruct.*, **2014**, 2 (3), 182–195. <https://doi.org/10.1016/j.jmau.2014.05.003>.
- (78) Ojha, P.; Kapoor, A. Structure and Function of the Olfactory Apparatus in the Fresh-Water Carp, *Labeo Rohita* Ham. *Buch. J. Morphol.*, **1973**, 140 (1), 77–85.
- (79) Singh, N. Scanning Electron Microscopic Study of the Olfactory Epithelium of Four Coldwater Hillstream Teleosts from Garhwal Hills (India). *J. Biosci.*, **1994**, 19 (1), 91–102.
- (80) Waryani, B.; Zhao, Y.; Zhang, C.; Abbasi, A.; Ferrando, S.; Dai, R.; Soomro, A.; Baloch, W.; Abbas, G. Surface Architecture of the Olfactory Epithelium of Two Chinese Cave Loaches (Cypriniformes: Nemacheilidae: *Oreonectes*). *Ital. J. Zool.*, **2015**, 82 (2), 179–185. <https://doi.org/10.1080/11250003.2015.1018851>.
- (81) Пашенко, Н.; Касумян, А. Некоторые морфофункциональные особенности развития органа обоняния в онтогенезе голяна *Phoxinus phoxinus* (Cypriniformes, Cyprinidae). *Зоологический журнал*, **1983**, 62 (3), 367–377.
- (82) Bertmar, G. Ecostructural Studies on Olfactory Organ in Young and Adult Sea Trout (Osteichthyes, Salmonidae). *Zoomorphology*, **1972**, 72 (4), 307–330.
- (83) Pfeiffer, W. The Morphology of the Olfactory Organ of the Pacific Salmon (*Oncorhynchus*). *Can. J. Zool.*, **1963**, 41 (7), 1233–1236.
- (84) Belanger, R.; Smith, C.; Corkum, L.; Zielinski, B. Morphology and Histochemistry of the Peripheral Olfactory Organ in the Round Goby, *Neogobius Melanostomus* (Teleostei: Gobiidae). *J. Morphol.*, **2003**, 257 (1), 62–71. <https://doi.org/10.1002/jmor.10106>.
- (85) Chakrabarti, P.; Ghosh, S. Histological and Ultrastructural Studies of the Olfactory Epithelium of Spotted Butter Fish *Scatophagus Argus* (Linnaeus). *Folia Morphol.*, **2010**, 69 (1), 24–29.

- (86) Diaz, J.; Prié-Granié, M.; Blasco, C.; Noëll, T.; Connes, R. Ultrastructural Study of the Olfactory Organ in Adult and Developing European Sea Bass, *Dicentrarchus Labrax*. *Can. J. Zool.*, **2002**, *80* (9), 1610–1622. <https://doi.org/10.1139/z02-162>.
- (87) Eastman, J.; Lannoo, M. Brain and Sense Organ Anatomy and Histology in Hemoglobinless Antarctic Icefishes (Perciformes: Notothenioidei: Channichthyidae). *J. Morphol.*, **2004**, *260* (1), 117–140.
- (88) Kuciel, M.; Żuwała, K.; Jakubowski, M. A New Type of Fish Olfactory Organ Structure in *Periophthalmus Barbarus* (Oxudercinae): Olfactory Organs of *Periophthalmus Barbarus*. *Acta Zool.*, **2011**, *92* (3), 276–280. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2010.00459.x>.
- (89) Pfeiffer, W. The Morphology of the Olfactory Organ of *Hoplopagrus Guentheri* Gill 1862. *Can. J. Zool.*, **1964**, *42* (2), 235–237.
- (90) Ralph, R.; Kawamura, G. Olfactory Organs of Two Pelagic Teleost Fish-Opah (*Lampris Guttatus*) and Dolphin Fish (*Coryphaena Hippurus*). *S. Pac. Study*, **2002**, *22* (2), 54.
- (91) Bandhyopadhyay, S.; Datta, N. Surface Ultrastructure of the Olfactory Rosette of an Air-Breathing Catfish, *Heteropneustes Fossilis* (Bloch). *J. Biosci.*, **1998**, *23* (5), 617–622.
- (92) Ghosh, S.; Chakrabarti, P. Cellular Architecture and Functional Aspects of the Olfactory Rosette of *Wallago Attu* (Bleeker). *Turk. J. Fish. Aquat. Sci.*, **2009**, *9* (2).
- (93) Ghosh, S.; Chakrabarti, P. Morphological and Histochemical Studies on the Olfactory Rosette of Bagrid Catfish, *Rita Kuturnee* (Sykes, 1839). *Mesopot J Mar Sci.*, **2016**, *31* (1), 15–28.
- (94) Theisen, B.; Zeiske, E.; Silver, W.; Marui, T.; Caprio, J. Morphological and Physiological Studies on the Olfactory Organ of the Striped Eel Catfish, *Plotosus Lineatus*. *Mar. Biol.*, **1991**, *110* (1), 127–135.
- (95) Trajano, E. Comparative Study of the Brain and Olfactory Organ of the Troglobitic Catfish, *Pimelodella Kronei* (Ribeiro 1907), and Its Putative Ancestor, *P. Transitoria* (Ribeiro 1912) (Siluriformes Pimelodidae). *Trop. Zool.*, **1994**, *7* (1), 145–160. <https://doi.org/10.1080/03946975.1994.10539248>.
- (96) Eastman, J.; Lannoo, M. Anatomy and Histology of the Brain and Sense Organs of the Antarctic Eel Cod *Muraenolepis Microps* (Gadiformes; Muraenolepididae). *J. Morphol.*, **2001**, *250* (1), 34–50. <https://doi.org/10.1002/jmor.1057>.
- (97) Девицина, Г. Морфология органов обоняния тресковых (сем. Gadidae). *Вопросы ихтиологии*, **1972**, *12* (6), 1094–1103.
- (98) Malick, C.; Chatterjee, S.; Bhattacharya, S.; Suresh, V.; Kundu, R.; Saikia, S. Structural Organization of the Olfactory Organ in an Amphihaline Migratory Fish Hilsa, *Tenualosa Ilisha*. *Microsc. Res. Tech.*, **2018**, *81*, 1122–1131. <https://doi.org/10.1002/jemt.23095>.
- (99) Hoffmann, C. Zur Ontogenie der Knochenfische. *Arch. Für Mikrosk. Anat.*, **1883**, *23* (1), 45–108. <https://doi.org/10.1007/BF02952305>.
- (100) Breucker, H.; Zeiske, E.; Melinkat, R. Development of the Olfactory Organ in the Rainbow Fish *Nematocentris Macculochi* (Atheriniformes, Melanotaeniidae). *Cell Tissue Res.*, **1979**, *200*, 53–68.
- (101) Doldan, M.; Cid, P.; Mantilla, L.; de Miguel Villegas, E. Development of the Olfactory System in Turbot (*Psetta Maxima* L.). *J. Chem. Neuroanat.*, **2011**, *41* (3), 148–157.
- (102) Hansen, A.; Zeiske, E. Development of the Olfactory Organ in the Zebrafish, *Brachydanio Rerio*. *J. Comp. Neurol.*, **1993**, *333* (2), 289–300.
- (103) Hara, T.; Zielinski, B. Structural and Functional Development of the Olfactory Organ in Teleosts. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **1989**, *118* (2), 183–194. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1989\)118<0183:SAFDOT>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1989)118<0183:SAFDOT>2.3.CO;2).
- (104) Hu, Y.; Majoris, J.; Buston, P.; Webb, J. Potential Roles of Smell and Taste in the Orientation Behavior of Coral-Reef Fish Larvae: Insights from Morphology. *J. Fish Biol.*, **2018**, *2018*, 1–13. <https://doi.org/10.1111/jfb.13793>.
- (105) Jahn, L. Development of the Olfactory Apparatus of the Cutthroat Trout. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **1972**, *101* (2), 284–289. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1972\)101<284:DOTOAO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1972)101<284:DOTOAO>2.0.CO;2).
- (106) Matsuoka, M. Development of Sense Organs in the Japanese Sardine *Sardinops Melanostictus*. *Fish. Sci.*, **2001**, *67* (6), 1036–1045. <https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2001.00359.x>.
- (107) Mukai, Y.; Tuzan, A.; Lim, L.; Wahid, N.; Sitti Raehanah, M.; Senoo, S. Development of Sensory Organs in Larvae of African Catfish *Clarias Gariepinus*. *J. Fish Biol.*, **2008**, *73* (7), 1648–1661. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02038.x>.
- (108) Werner, R.; Lannoo, M. Development of the Olfactory System of the White Sucker, *Catostomus Commersoni*, in Relation to Imprinting and Homing: A Comparison to the Salmonid Model. *Environ. Biol. Fishes*, **1994**, *40* (2), 125–140.
- (109) Zeiske, E.; Bartsch, P.; Hansen, A. Early Ontogeny of the Olfactory Organ in a Basal Actinopterygian Fish: *Polypterus*. *Brain. Behav. Evol.*, **2009**, *73* (4), 259–272. <https://doi.org/10.1159/000228162>.

- (110) Девицина, Г.; Кажлаев, А. Развитие хемосенсорных органов у сибирского осетра *Acipenser baeri* и севрюги *A. stellatus*. *Вопросы ихтиологии*, **1992**, 32 (5), 167–175.
- (111) Пашенко, Н.; Касумян, А. Исследование формирования органа обоняния в раннем онтогенезе пелагофильной карповой рыбы – белого толстолоба *Hypophthalmichthys molitrix*. *Материалы Всероссийской конференции с международным участием*. Борок, 2012; с. 287–291.
- (112) Theisen, B.; Breucker, H.; Zeiske, E.; Melinkat, R. Structure and Development of the Olfactory Organ in the Garfish *Belone Belone* (L.) (Teleostei, Atheriniformes). *Acta Zool.*, **1980**, 61 (3), 161–170.
- (113) Liermann, K. Über Den Bau Des Geruchsorgans Der Teleostier. *Z. Für Anat. Entwicklungsgeschichte*, **1933**, 100 (1), 1–39.
- (114) Девицина, Г. Развитие органов химической рецепции в онтогенезе обыкновенной щуки *Esox lucius*. *Вопросы ихтиологии*, **1998**, 38 (4), 537–547.
- (115) Пашенко, Н.; Касумян, А. Развитие органа обоняния в онтогенезе карповых рыб (Cyprinidae). *Вопросы ихтиологии*, **2017**, 57 (1), 96–111. <https://doi.org/10.7868/S0042875217010106>.
- (116) Appelbaum, S.; Adron, J.; George, S.; Mackie, A.; Pirie, B. On the Development of the Olfactory and the Gustatory Organs of the Dover Sole, *Solea Solea*, during Metamorphosis. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **1983**, 63 (01), 97–108.
- (117) Arvedlund, M.; Larsen, K.; Winsor, H. The Embryonic Development of the Olfactory System in Amphiprion *Melanopus* (Perciformes: Pomacentridae) Related to the Host Imprinting Hypothesis. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **2000**, 80 (06), 1103–1109.
- (118) Cobcroft, J.; Pankhurst, P. Sensory Organ Development in Cultured Striped Trumpeter Larvae *Latris Lineata*: Implications for Feeding Behaviour. *Mar. Freshw. Res.*, **2003**, 54 (5), 669–682.
- (119) Kawamura, G.; Masuma, S.; Tezuka, N.; Koiso, M.; Jinbo, T.; Namba, K. Morphogenesis of Sense Organs in the Bluefin Tuna *Thunnus Orientalis*. *The Big Fish Bang*. Bergen: Institute of Marine Research, 2003; pp. 123–135.
- (120) Pashchenko, N.; Kasumyan, A. Scanning Electron Microscopy of Development of the Olfactory Organ in Ontogeny of Grass Carp *Ctenopharyngodon Idella*. *J. Ichthyol.*, **2015**, 55 (6), 880–899. <https://doi.org/10.1134/S0032945215060132>.
- (121) Olsén, K. Development of the Olfactory Organ of the Arctic Charr, *Salvelinus Alpinus* (L.) (Teleostei, Salmonidae). *Can. J. Zool.*, **1993**, 71 (10), 1973–1984.
- (122) Hansen, A.; Zeiske, E. Development of the Olfactory Organ in the Zebrafish, *Brachydanio Rerio*. *J. Comp. Neurol.*, **1993**, 333 (2), 289–300.
- (123) Harvey, R. The Olfactory Epithelium in Plaice (*Pleuronectes Platessa*) and Sole (*Solea Solea*), Two Flatfishes with Contrasting Feeding Behaviour. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **1996**, 76 (01), 127–139.
- (124) Kawamura, G.; Masuma, S.; Tezuka, N.; Koiso, M.; Jinbo, T.; Namba, K. Morphogenesis of Sense Organs in the Bluefin Tuna *Thunnus Orientalis*. *The Big Fish Bang*. Bergen: Institute of Marine Research, 2003; pp. 123–135.
- (125) Девицина, Г.; Кажлаев, А. Развитие хемосенсорных органов у сибирского осетра *Acipenser baeri* и севрюги *A. stellatus*. *Вопросы ихтиологии*, **1992**, 32 (5), 167–175.
- (126) Matsuoka, M. Development of Sense Organs in the Japanese Sardine *Sardinops Melanostictus*. *Fish. Sci.*, **2001**, 67 (6), 1036–1045. <https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2001.00359.x>.
- (127) Rahmani, A.; Khan, S. Development of the Secondary Lamellae in the Olfactory Epithelium of *Anahas Testudineus*. *Jpn. J. Ichthyol.*, **1981**, 28 (2), 177–180.
- (128) Kudo, H.; Shinto, M.; Sakurai, Y.; Kaeriyama, M. Morphometry of Olfactory Lamellae and Olfactory Receptor Neurons during the Life History of Chum Salmon (*Oncorhynchus Keta*). *Chem. Senses*, **2009**, 34 (7), 617–624. <https://doi.org/10.1093/chemse/bjp042>.
- (129) Zielinski, B.; Hara, T. Morphological and Physiological Development of Olfactory Receptor Cells in Rainbow Trout (*Salmo Gairdneri*) Embryos. *J. Comp. Neurol.*, **1988**, 271 (2), 300–311.
- (130) Kawamura, G.; Washiyama, N. Ontogenetic Changes in Behavior and Sense Organ Morphogenesis in Largemouth Bass and *Tilapia Nilotica*. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **1989**, 118 (2), 203–213. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1989\)118<0203:OCIBAS>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1989)118<0203:OCIBAS>2.3.CO;2).
- (131) Lim, L.-S.; Mukai, Y. Morphogenesis of Sense Organs and Behavioural Changes in Larvae of the Brown-Marbled Grouper *Epinephelus Fuscoguttatus* (Forsskål). *Mar. Freshw. Behav. Physiol.*, **2014**, 47 (5), 313–327. <https://doi.org/10.1080/10236244.2014.940689>.
- (132) Fiorentino, M.; D’Aniello, B.; Joss, J.; Polese, G.; Rastogi, R. Ontogenetic Organization of the FMRFamide Immunoreactivity in *Theraps Terminalis* of the Lungfish, *Neoceratodus Forsteri*. *J. Comp. Neurol.*, **2002**, 450 (2), 115–121. <https://doi.org/10.1002/cne.10309>.

- (133) Miyasaka, N.; Wanner, A.; Li, J.; Mack-Bucher, J.; Genoud, C.; Yoshihara, Y.; Friedrich, R. Functional Development of the Olfactory System in Zebrafish. *Mech. Dev.*, **2013**, *130* (6–8), 336–346. <https://doi.org/10.1016/j.mod.2012.09.001>.
- (134) Kudo, H.; Ueda, H.; Yamauchi, K. Immunocytochemical Investigation of a Salmonid Olfactory System-Specific Protein in the Kokanee Salmon (*Oncorhynchus Nerka*). *Zoolog. Sci.*, **1996**, *13* (5), 647–653. <https://doi.org/10.2108/zsj.13.647>.
- (135) Elston, R.; Corazza, L.; Nickum, J. Morphology and Development of the Olfactory Organ in Larval Walleye, *Stizostedion Vitreum*. *Copeia*, **1981**, *4*, 890. <https://doi.org/10.2307/1444194>.
- (136) Ballard, W. Stages and Rates of Normal Development in the Holostean Fish, *Amia Calva*. *J. Exp. Zool. Part Ecol. Genet. Physiol.*, **1986**, *238* (3), 337–354.
- (137) Rahmani, A.; Khan, S. Development of the Secondary Lamellae in the Olfactory Epithelium of *Anahas Testudineus*. *Jpn. J. Ichthyol.*, **1981**, *28* (2), 177–180.
- (138) Padrós, F.; Villalta, M.; Gisbert, E.; Estévez, A. Morphological and Histological Study of Larval Development of the Senegal Sole *Solea Senegalensis*: An Integrative Study. *J. Fish Biol.*, **2011**, *79* (1), 3–32. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.02942.x>.
- (139) Yamamoto, Y.; Mori, M.; Amano, M.; Yamanome, T.; Saito, S.; Taniguchi, K.; Yamaromi, K.; Taniguchi, K. Morphogenesis of the Olfactory Pit in a Flatfish, Barfin Flounder (*Verasper Moseri*). *J. Vet. Med. Sci.*, **2004**, *66* (10), 1275–1278. <https://doi.org/10.1292/jvms.66.1275>.
- (140) Arvedlund, M.; Larsen, K.; Winsor, H. The Embryonic Development of the Olfactory System in *Amphiprion Melanopus* (Perciformes: Pomacentridae) Related to the Host Imprinting Hypothesis. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **2000**, *80* (06), 1103–1109.
- (141) Arvedlund, M.; Munday, P.; Takemura, A. The Morphology and Ultrastructure of the Peripheral Olfactory Organ in Newly Metamorphosed Coral-Dwelling Gobies, *Paragobiodon Xanthosomus* Bleeker (Gobiidae, Teleostei). *Tissue Cell*, **2007**, *39* (5), 335–342. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2007.06.007>.
- (142) Pashchenko, N.; Kasumyan, A. Scanning Electron Microscopy of Development of the Olfactory Organ in Ontogeny of Grass Carp *Ctenopharyngodon Idella*. *J. Ichthyol.*, **2015**, *55* (6), 880–899. <https://doi.org/10.1134/S0032945215060132>.
- (143) Pashchenko, N.; Kasumyan, A. Development of the Olfactory Organ in the Ontogeny of Carps (Cyprinidae). *J. Ichthyol.*, **2017**, *57* (1), 136–151. <https://doi.org/10.1134/S0032945217010088>.
- (144) Zielinski, B.; Hara, T. Morphological and Physiological Development of Olfactory Receptor Cells in Rainbow Trout (*Salmo Gairdneri*) Embryos. *J. Comp. Neurol.*, **1988**, *271* (2), 300–311.
- (145) Devitsina, L.; Radishcheva, O. Development of the Olfactory Organ during Early Ontogeny of Threespine Stickleback. *J. Ichthyol.*, **1989**, *29*, 42–48.
- (146) Chen, X.-Y.; Arratia, G. Olfactory Organ of Acipenseriformes and Comparison with Other Actinopterygians: Patterns of Diversity. *J. Morphol.*, **1994**, *222* (3), 241–267.
- (147) Breucker, H.; Zeiske, E.; Melinkat, R. Development of the Olfactory Organ in the Rainbow Fish *Nematocentris Macculochi* (Atheriniformes, Melanotaeniidae). *Cell Tissue Res.*, **1979**, *200*, 53–68.
- (148) Doldan, M.; Cid, P.; Mantilla, L.; de Miguel Villegas, E. Development of the Olfactory System in Turbot (*Psetta Maxima* L.). *J. Chem. Neuroanat.*, **2011**, *41* (3), 148–157.
- (149) Zeiske, E.; Kux, J.; Melinkat, R. Development of the Olfactory Organ of Oviparous and Viviparous Cyprinodonts (Teleostei). *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, **1976**, *14* (1), 34–40.
- (150) Ghosh, S.; Chakrabarti, P. Histological, Topographical and Ultrastructural Organization of Different Cells Lining the Olfactory Epithelium of Red Piranha, *Pygocentrus Nattereri* (Characiformes, Serrasalminidae). *Vestn. Zool.*, **2016**, *50* (5), 447–456. <https://doi.org/10.1515/vzoo-2016-0051>.
- (151) Casselbrant, A.; Helander, H. Effects of Fixation on Electrophysiology and Structure of Human Jejunal Villi. *Microsc. Res. Tech.*, **2018**.
- (152) Mulisch, M.; Welsch, U. *Romeis-Mikroskopische Technik*. Berlin: Springer-Verlag, **2015**.
- (153) Yaryhin, O.; Werneburg, I. Chondrification and Character Identification in the Skull Exemplified for the Basicranial Anatomy of Early Squamate Embryos: BASICRANIAL DEVELOPMENT IN LIZARDS. *J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol.*, **2017**, *328* (5), 476–488. <https://doi.org/10.1002/jez.b.22747>.
- (154) Bertmar, G. Evolution of Vomeronasal Organs in Vertebrates. *Evolution*, **1981**, *35* (2), 359–366.
- (155) Gao, L.; Duan, M.; Cheng, F.; Xie, S. Ontogenetic Development in the Morphology and Behavior of Loach (*Misgurnus Anguillicaudatus*) during Early Life Stages. *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, **2014**, *32* (5), 973–981. <https://doi.org/10.1007/s00343-014-3302-4>.
- (156) Zeiske, E.; Kux, J.; Melinkat, R. Development of the Olfactory Organ of Oviparous and Viviparous Cyprinodonts (Teleostei). *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, **1976**, *14* (1), 34–40.

- (157) Boonyoung, P.; Senarat, S.; Kettratad, J.; Yenchum, W.; Poolprasert, P.; Jiraungkoorskul, W. Microarchitectural Study of the Olfactory Organ of *Devario Regina* (Fowler, 1934) Using Pas Technique. *J. Bio-Sci.*, **2016**, *22*, 41. <https://doi.org/10.3329/jbs.v22i0.30007>.
- (158) Ferrando, S.; Amaroli, A.; Gallus, L.; Di Blasi, D.; Carlig, E.; Rottigni, M.; Vacchi, M.; Parker, S.; Ghigliotti, L. Olfaction in the Antarctic Toothfish *Dissostichus Mawsoni*: Clues from the Morphology and Histology of the Olfactory Rosette and Bulb. *Polar Biol.*, **2019**, *42* (6), 1081–1091. <https://doi.org/10.1007/s00300-019-02496-2>.
- (159) Samajdar, I.; Mandal, D. Histological Organization And Ultr-Structures Of The Apical Surface Of The Olfactory Epithelium Of A Carp, *Labeo Bata* (Hamilton). *Int. J. Pure Appl. Zool.*, **2016**, *4* (2), 134–141.
- (160) Zhang, X.-Y.; Huang, Z.-Q.; Ning, T.; Xiang, X.-H.; Li, C.-Q.; Chen, S.-Y.; Xiao, H. Microscopic and Submicroscopic Gradient Variation of Olfactory Systems among Six *Sinocyclocheilus* Species Living in Different Environments. *Zoolog. Sci.*, **2018**, *35* (5), 411–420. <https://doi.org/10.2108/zs170126>.
- (161) Wilson, J.; Westerman, R. The Fine Structure of the Olfactory Mucosa and Nerve in the Teleost *Carassius Carassius* L. *Z. Für Zellforsch. Mikrosk. Anat.*, **1967**, *83* (2), 196–206. <https://doi.org/10.1007/BF00362401>.
- (162) Tytiuk, O.; Sapozhnikov, 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. <https://doi.org/10.2108/zs190073>.
- (163) Bettini, S.; Milani, L.; Lazzari, M.; Maurizii, M.; Franceschini, V. Crypt Cell Markers in the Olfactory Organ of *Poecilia Reticulata*: Analysis and Comparison with the Fish Model *Danio Rerio*. *Brain Struct. Funct.*, **2017**, *222* (7), 3063–3074. <https://doi.org/10.1007/s00429-017-1386-2>.
- (164) Roy, D.; Ghosh, D.; Mandal, D. Induction of Metallothionein in the Olfactory Epithelium of *Channa Punctatus* (Bloch) in Response to Cadmium Exposure: An Immunohistochemical Study. *Proc. Zool. Soc.*, **2012**, *65* (1), 40–44. <https://doi.org/10.1007/s12595-012-0027-2>.
- (165) Bettini, S.; Lazzari, M.; Franceschini, V. Quantitative Analysis of Crypt Cell Population during Postnatal Development of the Olfactory Organ of the Guppy, *Poecilia Reticulata* (Teleostei, Poeciliidae), from Birth to Sexual Maturity. *J. Exp. Biol.*, **2012**, *215* (15), 2711–2715. <https://doi.org/10.1242/jeb.069039>.
- (166) Bazaes, A.; Schmachtenberg, O. Odorant Tuning of Olfactory Crypt Cells from Juvenile and Adult Rainbow Trout. *J. Exp. Biol.*, **2012**, *215* (10), 1740–1748. <https://doi.org/10.1242/jeb.067264>.
- (167) Waryani, B.; Dai, R.; Zhao, Y.; Zhang, C.; Abbasi, A. Surface Ultrastructure of the Olfactory Epithelium of Loach Fish, *Triplophysa Dalaica* (Kessler, 1876) (Cypriniformes: Balitoridae: Nemacheilinae). *Ital. J. Zool.*, **2013**, *80* (2), 195–203. <https://doi.org/10.1080/11250003.2013.771711>.
- (168) Hansen, A.; Finger, T. Phyletic Distribution of Crypt-Type Olfactory Receptor Neurons in Fishes. *Brain. Behav. Evol.*, **2000**, *55* (2), 100–110.
- (169) Balmer, C.; LaMantia, A.-S. Noses and Neurons: Induction, Morphogenesis, and Neuronal Differentiation in the Peripheral Olfactory Pathway. *Dev. Dyn.*, **2005**, *234* (3), 464–481. <https://doi.org/10.1002/dvdy.20582>.
- (170) Datta, N.; Bandyopadhyay, S. Ultrastructure of Cell Types of the Olfactory Epithelium in a Catfish, *Heteropneustes Fossilis* (Bloch). *J. Biosci.*, **1997**, *22* (2), 233–245.
- (171) Lara, M. Development of the Nasal Olfactory Organs in the Larvae, Settlement-Stages and Some Adults of 14 Species of Caribbean Reef Fishes (Labridae, Scaridae, Pomacentridae). *Mar. Biol.*, **2008**, *154* (1), 51–64. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0899-2>.
- (172) Anderson, S.; Salinas, I.; Walker, S.; Gublin, Y.; Pether, S.; Kohn, Y.; Symonds, J. Early Development of New Zealand Hapuku *Polyprion Oxygeneios* Eggs and Larvae. *J. Fish Biol.*, **2012**, *80* (3), 555–571. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03191.x>.