

ЭМБРИОЛОГИЯ

Л. К. ТИТОВА

**РАЗВИТИЕ ОБОНИЯТЕЛЬНОГО РЕЦЕПТОРА**

(Представлено академиком Л. А. Орбели 7 II 1950)

В совместной работе с Я. А. Винниковым <sup>(1)</sup> нами были обнаружены в обоняательной выстилке млекопитающих палочкообразные и колбочкообразные рецепторные элементы, снабженные своеобразными сократимыми обоняательными булавами. Были также отмечены и другие гистофизиологические особенности обонятельного рецептора. В предлагаемом сообщении освещаются вопросы развития связей обонятельного рецептора с центральной нервной системой при помощи обонятельного нерва, а также процессы дифференцировки обонятельных палочкообразных и колбочкообразных элементов и развитие боуменовых желез.

Материалом послужили куриные эмбрионы от 3 дней инкубации до конца эмбрионального развития и цыпленок после вылупления.

Как известно, у птиц обонятельный рецептор в общем играет такую же физиологическую и экологическую роль, как и у микросоматических млекопитающих. Вместе с тем возможность строгого постадийного изучения развития позволяет у них с большей точностью выяснить ряд деталей развития этого органа, чем это возможно у млекопитающих и человека. Исследование производилось как на препаратах, импрегнированных серебром по методу Буке — Бильшевский — Лаврентьева, так и на хромово-осмииевых гематоксилиновых препаратах.

Обонятельные ямки цыпленка прослеживаются на 3-й день инкубации в виде двух утолщений эктодермы, расположенных по бокам носового отростка. Впервые они были открыты К. М. Бэрром <sup>(2)</sup>. Эти утолщения имеют многорядное строение. Среди составляющих их клеточных элементов видны митозы. Появление обонятельной закладки в составе эктодермы является вторичным. Она перемещается сюда из области переднего нейропора, где первоначально составляла единое целое с нервной пластинкой <sup>(3)</sup>.

На 4-й день инкубации среди клеточных элементов обонятельной ямки можно различить 2 типа клеток. Первый тип — светлые клетки с едва заметными тонкими, темными, нитевидными отростками. Ядра этих клеток светлые, округлые. Второй тип — более темные клетки с двумя толстыми отростками, которые доходят как до наружной, так и до внутренней поверхности стенки обонятельной ямки, но не переходят за ее пределы. Ядра этих клеток мелкие, слегка эллипсоидной формы, диффузно окрашены. В клетках обонятельной ямки ясно видны нитевидные хондриозомы. По наружному краю обонятельной выстилки располагаются округлые, интенсивно делящиеся митотическим путем клетки, лишенные отростков.

К концу 4-го и на 5-й день инкубации наблюдается выход клеток из стенки обонятельной ямки в подлежащую соединительную ткань. При

этом образуется плотный тяж, выступающий из центральной части обонятельной ямки, — «обонятельный ганглий» (4, 5). Тяж этот своей суженой верхней частью направлен к переднему мозгу, но не доходит до него. Составляющие его клетки не отличимы от клеток второго типа обонятельной выстилки. Никаких волокнистых структур при импрегнации серебром на этой стадии в нем обнаружить не удается.

На 6-й день число митозов сильно возрастает и толщина обонятельной выстилки увеличивается до 5—6 рядов клеток. В некоторых клетках 1-го типа происходит образование хорошо видимых центральных отростков. Выход клеток из обонятельной ямки в подлежащую соединительную ткань увеличивается и распространяется на всю ее поверхность. Вследствие этого вместо плотного «обонятельного ганглия» образуется очень рыхлый клеточный тяж, более компактный на своем направленном к мозгу конце. Этот тяж — будущий обонятельный нерв — достигает переднего мозга, но пока еще не соединяется с ним.

На 7-й день инкубации в клетках 1-го типа — будущих обонятельных клетках — обнаруживаются и центральные и периферические отростки. Центральные отростки доходят до основания стенки обонятельной ямки и изгибаются параллельно ей, но за ее пределы выходят только единичные волокна. Периферические отростки обонятельных клеток еще не доходят до апикальной поверхности стенки обонятельной ямки, но на их концах уже имеются небольшие булавовидные утолщения. Продолжается процесс интенсивного митотического деления. На импрегнированных серебром препаратах в клеточном тяже будущего обонятельного нерва среди располагающихся цепочками продолговатых веретенообразных клеток обнаруживаются нежные нервные волокна с варикозными утолщениями.

На 8-й день инкубации такие нервные волокна уже ясно видны как внутри выстилки обонятельной ямки, так и в будущем обонятельном нерве. Можно отчетливо проследить ход центральных отростков обонятельных клеток, прохождение их в подлежащую соединительную ткань и затем в обонятельный нерв. Периферические отростки обонятельных клеток снабжены хорошо выраженными булавовидными утолщениями, но нигде не выходят за пределы обонятельной выстилки. В периферических отростках намечается продольная тончайшая фибрillлярность. На этой стадии обнаруживается начало дифференцировки обонятельных элементов на палочкообразные и колбочкообразные.

На всем протяжении развивающегося обонятельного нерва нервные волокна, представляющие собой центральные отростки обонятельных клеток, оказываются расположеными среди эмбриональных шванновских клеток, возникающих таким образом из разрыхленных элементов бывшего «обонятельного ганглия». В некоторых участках его видны нейробластоподобные элементы, сходные с дифференцирующимися обонятельными клетками, которые впоследствии исчезают. На поперечных срезах прослеживается начало организации отдельных стволиков обонятельного нерва, одевающихся оболочками. На этой стадии обонятельный нерв связывается с мозгом.

Выстилка носовой полости с началом образования раковин распадается на две части: обонятельную, расположенную ближе к мозгу, и респираторную, выстилающую переднюю часть носовой полости. На месте стыка этих участков, особенно на 9-й день, наблюдается захождение почек респираторного эпителия в глубь обонятельной выстилки. Эти респираторные почки, по всей вероятности, представляют собой закладки боуменовых желез.

Обонятельная выстилка на 9-й день имеет многорядное строение. В большом количестве встречаются палочкообразные и колбочкообразные элементы, периферические отростки которых располагаются на разных уровнях и снабжены обонятельными булавами. Часть из них,

более короткие, очевидно, принадлежащие колбочкообразным обоня-  
тельный клеткам, даже выходят за пределы обоняательной выстилки. Булавы палочкообразных клеток на этой стадии находятся внутри обоня-  
тельный выстилки. Центральные отростки начинаются от веретено-  
видно сужающихся базальных частей обонятельных клеток, причем одни  
из них переходят в подлежащую соединительную ткань изолированно, другие же формируются в пучки. Обонятельные клетки располагаются  
между опорными, которые тесно прилегают друг к другу. Среди опор-  
ных клеток намечается разделение на базальные и верхние.

На импрегнированных серебром препаратах на 10-й день выступает интересное различие между обонятельным нервом и находящимися рядом ветвями тройничного нерва. Волокна обонятельного нерва тонки и на золоченых препаратах имеют красновато-коричневый цвет, волокна тройничного нерва более толстые и ярко черного цвета. Это различие в характере импрегнации серебром волокон обонятельного и тройничного нерва сохраняется на всех последующих стадиях.

На 10-й же день начинается новая волна миграции глиальных эле-  
ментов из обонятельной выстилки в подлежащую соединительную ткань. При этом мигрирующие клетки накладываются друг на друга в виде своеобразных гроздей и всегда бывают связаны с отходящими от обонятельной выстилки нервыми волокнами или пучками их. Двигаясь по волокнам, они постепенно входят в состав обонятельного нерва, попол-  
няя число его шванновских элементов. Этот процесс продолжается столь же интенсивно и на 11—12-й день и затухает на 15-й день инкубации.

На 12-й день инкубации обонятельная выстилка представлена вполне отчетливыми палочкообразными и колбочкообразными обонятельными клетками. Цитоплазма их вакуолизирована. Ядра представляются опти-  
чески пустыми. Респираторная часть на этой стадии выстлана двуряд-  
ным эпителием. Ресничек на апикальной поверхности клеток, а также желез еще нет. К этому времени общая форма носовой полости эмбриона уже близка к дефинитивной.

Куры, как известно, принадлежат к животным с плохо развитым обонянием, в связи с чем эмбриональное развитие обонятельного рецептора характеризуется рядом отличий. В первой половине эмбриональной жизни развитие протекает так же, как и у животных с хорошо развитым обонянием, благодаря чему обонятельный рецептор 12-дневного эмбриона развит лучше, чем у цыпленка. Во второй же половине эмбрионального развития наступает ряд регressiveных изменений. Например, уже на 15-й день инкубации площадь носовой полости, покры-  
тая обонятельной выстилкой, сильно уменьшается. Клетки выстилки делаются мельче и заметно уменьшается количество обонятельных эле-  
ментов. Обонятельные булавы на этой стадии сильно чернятся и изучить их тонкое строение затруднительно.

Выстилка респираторной части представляется изрезанной вследствие образования вторичных складок. Обонятельная выстилка разделена на ряд территорий, между которыми вставлены эндоэпителиальные боуме-  
новы железы. На 18-й день инкубации эндоэпителиальные боуменовы железы имеют вид мешочеков, расположенных внутри стенки обонятель-  
ной выстилки и открывающихся на ее поверхности короткими выводны-  
ми протоками. Железа состоит из одного слоя крупных железистых клеток.

Каким образом связывается обонятельный нерв с обонятельными лопастями переднего мозга? Стенка переднего мозга на 3—4—5—6-й день инкубации по своему строению почти тождественна с таковой в обонятельной ямке. Как указывалось, обонятельный нерв вступает в связь с передним мозгом на 8-й день инкубации. На хромово-осмииевых препаратах можно отчетливо видеть, как отдельные глиальные клетки и нервные волокна входят из обонятельного нерва в передний мозг, от

которого начинают отделяться полые обонятельные лопасти. На 9-й день инкубации обонятельные волокна начинают оплетать передние части обонятельных лопастей, одевая их наподобие шапки. Этот процесс продолжается и на последующих стадиях. Таким образом, обонятельные лопасти представляются состоящими из частей центрального и периферического происхождения. На 12-й день инкубации начинается образование обонятельных клубочков за счет более глубокого проникновения волокон, на отдельных участках, в тела лопастей. На этой стадии эти последние уже хорошо выражены. В них имеются желудочки, выстланые эпендимой, которые сообщаются с боковыми желудочками мозга. В обонятельном нерве, почти на самом месте соединения его с мозгом, иногда бывают видны гигантские нервные клетки с Т-образными отростками, природа которых осталась для нас неясной. Обонятельный нерв на поздних стадиях и в дефинитивном состоянии построен по кабельному типу.

Полученные нами данные позволяют проследить онтогенез обонятельного рецептора и его связей с нервной системой. Они также способствуют более отчетливому анализу развития этого органа у человека, что явится предметом отдельного сообщения.

Поступило  
28 I 1950

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Я. А. Винников и Л. К. Титова, ДАН, 65, № 6 (1949). <sup>2</sup> К. М. Бэр, История развития животных, 1, 1828. <sup>3</sup> А. Г. Гавриленко, Anat. Anz., 36, 411 (1910). <sup>4</sup> Ю. А. Белоголовый, К развитию головных нервов у птиц, 1909. <sup>5</sup> J. Dissé, Anat. Hefte, 9, 27, 257 (1897) <sup>6</sup> В. В. Португалов, Сборн. по морф. авт. н. сист., Медгиз, 1946.