

На правах рукописи

**БРОНШТЕЙН**  
Анатолий Аркадьевич

**ОБОНЯТЕЛЬНЫЕ РЕЦЕПТОРЫ ПОЗВОНОЧНЫХ.  
УЛЬТРАСТРУКТУРА, ЦИТОФИЗИОЛОГИЯ  
И ЭВОЛЮЦИЯ**

(Цитология — 03.00.17)

**А В Т О Р Е Ф Е Р А Т**  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

ЛЕНИНГРАД  
1974 г.

ИНСТИТУТ ЦИТОЛОГИИ АКАДЕМИИ НАУК СССР

На правах рукописи

Б Р О Н Ш Т Е Й Н  
АНАТОЛИЙ АРКАДЬЕВИЧ

ОБОБЩЕТЕЛЬНЫЕ РЕЦЕПТОРЫ ПОЗВОНОЧНЫХ  
(УЛЬТРАСТРУКТУРА, ЦИТОФИЗИОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ)

(Цитология - 03.00.17)

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

Диссертация на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Ленинград  
1974

Работа выполнена в лаборатории эволюционной морфологии Института эволюционной физиологии и биохимии им. И.М.Сеченова АН СССР. (Директор Института - академик Е.М.Крепс).

Диссертация состоит из 2-х томов. Первый том объемом 362 машинописные страницы включает 289 страниц текста, 9 таблиц и 9 рисунков, а также список литературы из 582 названий (на 55 страницах).

Второй том, иллюстрирующий текст I тома, содержит 181 рисунок, объединяющий 216 электронномикроскопических фотографий.

Научный консультант - доктор биологических наук,  
профессор Я.А.Винников

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор А.Л.Поленов  
доктор медицинских наук, профессор В.Н.Швалев  
доктор биологических наук, профессор А.Л.Бызов

Ведущее учреждение - Кафедра цитологии и гистологии Ленинградского государственного университета им.А.А.Жданова.

Автореферат разослан " 19 " ноября 1974 года.

Защита состоится " 24 " декабря 1974 г. в 15 час. на заседании Ученого совета Института цитологии АН СССР.  
Адрес: 190121, Ленинград, пр. Маклина, 32.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института цитологии АН СССР

Ученый секретарь Совета

Первые сведения о строении обонятельных клеток позвоночных были получены еще во второй половине прошлого века (Eckhardt, 1855; Schultze, 1856; Бабухин, 1872; Пашутин, 1878; Догель, 1886; Ramon у Cajal, 1894; Retzius, 1894). Дополненные и уточненные затем данными других исследователей (Третьяков, 1916; Hopkins, 1926; Винников, Титова, 1949, 1957; Le Gros Clark, 1950, 1956) они заложили основу современных представлений об обонятельных клетках, как первичночувствующих рецепторах (Винников, 1956), снабженных периферическим отростком с хемочувствительной булавой и собственным аксоноподобным центральным отростком, по которому полученная клеткой информация передается в ц.н.с.

Методы световой микроскопии оставляли, однако, нерешенными многие вопросы, касающиеся субклеточной организации, в том числе строения вершин обонятельных клеток, близких по размерам к границе разрешающей способности светового микроскопа. Не было выяснено, в частности, какие оргanelлы обонятельных клеток, ответственны за первичные процессы обонятельной рецепции, механизм которых все еще не расшифрован.

Первые работы по изучению обонятельного эпителия в электронном микроскопе были осуществлены в середине 60-х годов (Engström, Bloom, 1953; Bloom, 1954; Gasser, 1956; De Lorenzo, 1957). Эти работы были выполнены при еще недостаточно высоком техническом уровне электронномикроскопических исследований, а полученные в них противоречивые данные не давали полного представления о закономерностях ультраструктурной организации обонятельных клеток позвоночных. Необходимо было более систематическое их изучение в электронном микроскопе у широкого круга животных.

Основная задача проведенных нами в 1963-1973 годах исследований заключалась в изучении ультраструктурной организации обонятельного эпителия в сравнительном ряду позвоночных, начиная от круглоротых и кончая высшими млекопитающими-приматами. Ставилась цель определить морфофункцио-

нальные особенности всех основных элементов обонятельного эпителия - рецепторных, опорных и железистых клеток, нервных волокон, а также характера их преобразований при изменении среды обитания позвоночных. Мы полагали при этом, что использование в электронномикроскопических исследованиях традиционного для отечественной морфологии и физиологии сравнительного метода (Северцов, 1939; 1945, 1967; Орбели, 1949, 1958; Заварзин, 1941; Шмальгаузен, 1964 и другие), а также привлечение для анализа полученного материала некоторых методов электронномикроскопической цитохимии, микрохимии и цитофизиологии, позволит подойти к пониманию основных закономерностей структурно-функциональной организации и эволюции обонятельных рецепторов позвоночных на клеточном и субклеточном уровнях их организации.

Для решения поставленных задач были изучены обонятельные рецепторы у представителей круглоротых (речная минога), хрящевых и костных рыб (скат, катран, осетр, севрюга, стерлядь, сом и голец), земноводных (tritон, лягушка), пресмыкающихся (черепаха, ящерица, уж), птиц (домашняя курица) и млекопитающих (кролик, морская свинка, зеленая мартышка).

При изучении ультраструктуры обонятельных рецепторов использовались общепринятые в электронной микроскопии методы. Материал в большинстве случаев предфиксировали 1-2 часа 3-6% забуференными растворами глутаральдегида, которые закапывали в носовую полость животным сразу же после ее вскрытия. Изолированные кусочки обонятельной выстилки фиксировали 1,5-2 часа охлажденным 1% раствором  $O_3O_4$ , приготовленным на веронал-ацетатном буфере. Заливка в бутыл-метилметакрилат (на первых этапах исследования) и в арамидит и эпон 812 (на последующих этапах) производилась согласно стандартным прописям. Нарезанные на ультратоме LKB-4800 срезы дополнительно контрастировались уранилацетатом или свинцом и изучались в электронном микроскопе JEM-6с.

При определении локализации АТФ-аз и  $Na^+$  на электронномикроскопическом уровне использовались методы Вахштейна

и Мейсель (Wachstein, Meisel, 1957) с модификацией Крестинской и Манусовой (1969) и Комника (Komnick, 1962). Содержание натрия и калия в обонятельной слизи определяли на пламенном спектрофотометре.

Характер двигательной активности жгутиков обонятельных клеток и влияние на нее различных физико-химических факторов исследовали в фазово-контрастном микроскопе на изолированных и помещенных в рингеровский раствор пластах обонятельной выстилки. На таких же изолированных препаратах обонятельной выстилки изучали роль обонятельных жгутиков и их движений в процессах электрогенеза в обонятельных рецепторах.

## I. ОБОНЯТЕЛЬНЫЕ РЕЦЕПТОРЫ КРУГЛОРОТЫХ

Проведенное на речной миноге - *Lampetra fluviatilis* электронномикроскопическое исследование (Бронштейн, Иванов, 1965) показало, что круглоротые, во многом сохранившие примитивные черты первичночерепных предков современных позвоночных (Северцев, 1949), имеют уже достаточно сложный в ультраструктурном отношении обонятельный рецепторный аппарат. Входящие в состав обонятельного эпителия круглоротых биполярные обонятельные клетки различаются по форме периферического отростка и могут быть подразделены, как это было показано еще в световом микроскопе (Третьяков, 1916), на палочковидные, нитевидные и колбачковидные рецепторы.

Несмотря на достаточно четкие внешние отличия, сочетающиеся в ряде случаев с различной плотностью цитоплазматического матрикса и несколько различным набором структур перикариона, все три разновидности обонятельных клеток миноги имеют сходные по ультраструктуре вершины. Все они несут пучок из 6-10 киноциллиоподобных волосков, или жгутиков, отходящих от наружной поверхности булавовидной вершины, которая лишь слегка приподнимается над поверхностью эпителия. Обонятельные жгутики имеют длину около 20 мкм, толщину в проксимальном отделе 0,25 - 0,3 мкм и по-

добно типичным локомоторным ресничкам включают 9 пар периферических и 2 непарные центральные фибриллы. Одна из периферических фибрилл в каждой паре короче другой, поэтому в более тонком (0,15 мкм) и коротком дистальном отделе жгутика содержатся лишь одиночные фибриллы. Последние заканчиваются в мелкозернистом осмиофильном матриксе, который заполняет вершину жгутика. Поверхностная мембрана обонятельного жгутика образуется за счет непосредственного продолжения плазматической мембраны булавы и внешне не отличается от нее.

Оболочка боковой поверхности булавы в месте соприкосновения с цитоплазматической мембраной соседних опорных клеток образует структуры, известные в световом микроскопе в качестве замыкающих пластинок. Они включают зоны промежуточного и плотного контакта соприкасающихся мембран, а также зону десмосом, особенно хорошо выраженную в области шейки булавы.

Расположенные в цитоплазме булавы базальные тельца обонятельных жгутиков и их ножки связаны с системой микротрубочек такого же диаметра (около 200 А), как и трубчатые фибриллы самого жгутика. Микротрубочки, следуя в различных направлениях, заполняют всю цитоплазму булавы. Кроме них в цитоплазме булавы встречаются лишь отдельные митохондрии и группы мелких вакуолей.

В верхние - дистальные отделы периферического отростка обонятельной клетки спускаются из булавы многочисленные микротрубочки. Между ними располагаются вытянутые по ходу отростка палочковидные или овальные митохондрии и отдельные вакуоли. Однако, уже в средних отделах отростка появляются ультраструктуры, обычно характерные для перикариона первичночувствующих рецепторных клеток. Они включают систему каналов и цистерн шероховатой эндоплазматической сети, элементы аппарата Гольджи и множество свободно лежащих рибосом и полисом.

Выраженная граница между расширенным (до 3-5 мкм) пе-

риферическим отростком и содержащим ядро телом обонятельной клетки у миноги отсутствует. За исключением микротрубочек в перикарионе обнаруживаются те же органеллы, что и в проксимальном отделе периферического отростка. Отходящий от базального полюса клетки тонкий (0,1-0,2 мкм) центральный отросток имеет характерное для аксона строение и включает митохондрии, нейротрубочки и нейрониты. Группы из 6-12 центральных отростков рецепторных клеток еще в пределах обонятельного эпителия объединяются в пучки. Последние окружаются наподобие мезаксона цитоплазматическими выростами опорных и базальных клеток, следуют на некотором расстоянии параллельно базальной мембране и затем, прободая ее, входят в состав безмякотного обонятельного нерва.

Большинство опорных клеток в обонятельном эпителии миноги снабжено мерцательными ресничками, длина которых вдвое короче длины обонятельных жгутиков (10 мкм). В апикальных отделах некоторых из опорных клеток локализуются секреторные гранулы с умеренно плотным содержимым. Опорные клетки снабжены также аппаратом Гольджи, хорошо развитой шероховатой эндоплазматической сетью и множеством митохондрий, располагающихся главным образом вблизи базальных телец ресничек и отходящих от них корешков. В опорных клетках имеются крупные липидные гранулы, лизосомы, миелиодные тельца, а также тяжи опорных фибрилл, идущие через все тело клетки и его ножку к базальной мембране. В базальных клетках обонятельного эпителия миноги липидные гранулы, лизосомы, опорные фибриллы и мембраны шероховатой эндоплазматической сети отсутствуют, но имеется множество свободно лежащих рибосом.

## II. ОБОНЯТЕЛЬНЫЕ РЕЦЕПТОРЫ РЫБ

Надкласс рыб включает класс (или ветвь) наиболее древних по происхождению и существующих около 300 миллионов лет хрящевых рыб и класс (ветвь) появившихся несколько позже костных рыб (Никольский, 1954).



Особенности ультраструктурной организации обонятельных рецепторов хрящевых рыб исследовались нами на представителях пластиножаберных - морских лисицах - *Raja clavata*, морских котях - *Trigloporus pastinaca* и акулах-катранах - *Squalus acanthias*. Обонятельные рецепторы костистых рыб изучались у сома - *Silurus glanis* (отряд карпообразных) и гольца - *Salvelinus malma* (отряд сельдеобразных). Тонкая структура органов обоняния костно-хрящевых рыб - осетров - *Acipenser güldenstädti*, севрюги - *A. stellatus* и стерляди - *A. ruthenus* исследовалась в работе, выполненной в нашей лаборатории Г.А.Пяткиной (Бронштейн, Пяткина, 1973; Пяткина 1973, 1974 а, б).

Электронномикроскопические исследования показали, что основную и наиболее типичную форму обонятельных рецепторов рыб представляют, как и у круглоротых, палочковидные обонятельные клетки с толстым, цилиндрическим периферическим отростком, в проксимальном отделе которого располагаются аппарат Гольджи, шероховатая эндоплазматическая сеть и рибосомы. Слегка расширенная и почти не выступающая над уровнем опорных клеток булавовидная вершина этих рецепторов несет пучок тонких жгутиков (рис. I). Жгутики в обонятельных клетках рыб снабжены типичным фибриллярным аппаратом и начинаются от расположенных в булавке базальных телец, которые связаны с периферическим отростком клетки поперечно исчерченными корешками (как например, у сома), системой микротрубочек (как у гольца) или теми и другими структурами (осетровые рыбы). Большую часть длины жгутиков рыб составляет проксимальный отдел с полным набором трубчатых фибрилл. Тонкий, дистальный отдел жгутика с уменьшенным числом фибрилл у рыб относительно короток и заканчивается вершиной, заполненной осмиофильным матриксом или булавовидным вздутием.

По данным световой микроскопии (Догель, 1886; Jagodowski, 1901; Бодрова, 1962) было известно, что у некото-

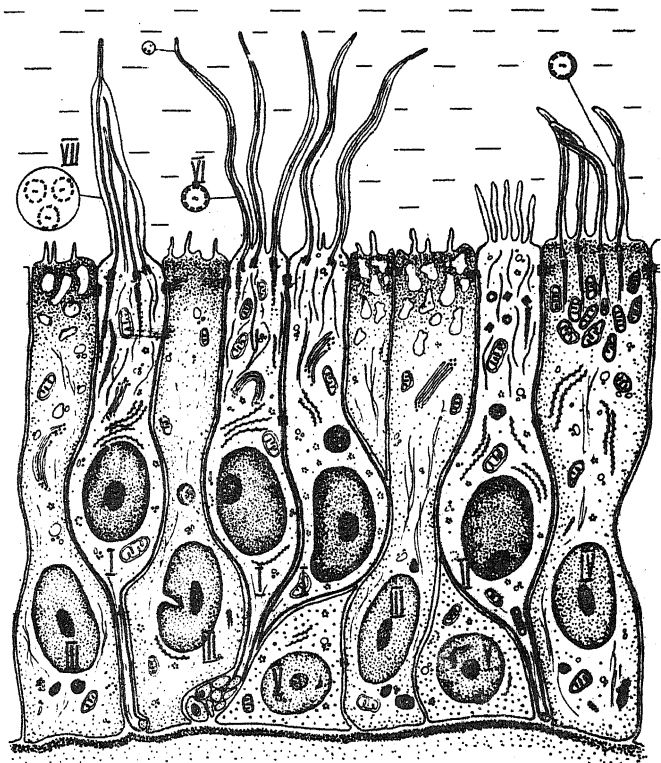


Рис. I. Схема строения обонятельного эпителия низших позвоночных.

I - рецепторная клетка жгутикового типа; II - рецепторная клетка микровиллярного типа; III - секретирующая опорная клетка; IV - опорная клетка с мерцательными ресничками; V - базальная клетка; VI - обонятельные жгутики; VII - комплексный обонятельный жгут.

рых рыб (щука, судак, лещ и другие) часть обонятельных клеток несет на вершине не пучок тонких жгутиков, а один более толстый волосок. При изучении органа обоняния сома нам удалось показать, что такие „волоски“ на самом деле являются комплексными жгутами, состоящими из нескольких десятков жгутиков, одетых общей плазматической оболочкой, но начинающихся от самостоятельных базальных телец (Рис. I).

Жгутиковые обонятельные клетки, составляющие основу периферического звена обонятельной сенсорной системы сома, гольца и осетровых рыб, были описаны также в органе обоняния гольца и трехиглой колюшки (Bannister, 1965), карася (Wilson, Westerman, 1967), судака (Бахтин, Филошина, 1969), налима (Gemne, Doving, 1969), омуля (Филошина, 1970), угрей (Schulte, 1972), лососей (Bertmar, 1973) и рыб из подкласса многоперых (Schulte, Holl, 1971). К другому типу рецепторов обонятельного эпителия рыб могут быть отнесены, по нашему мнению, „микровиллярные“ клетки (Рис. I). Эти клетки имеют обычную для обонятельных рецепторов биполярную форму и снабжены центральным и периферическим отростками. Относительно тонкий („нитевидный“) периферический отросток микровиллярных рецепторов заполнен множеством микротрубочек и митохондриями, но их булава лишена базальных телец и несет на апикальной поверхности не жгутики, а микровиллы, диаметром 0,1 мкм и длиной от 0,5 до 2-3 мкм.

В периферическом отростке микровиллярных клеток, несмотря на отсутствие жгутиков, как правило, располагаются центриоли. Они имеют различную ориентацию и лежат группами на разных уровнях периферического отростка, чаще всего в его верхних отделах вблизи основания булавы. Необычная локализация центриолей позволяет предполагать, что эти органеллы могут мигрировать в обонятельную булаву для образования базальных телец жгутиков. В органе обоняния гольцов и осетровых рыб, также как и в органе обоняния

гольяна (Bannister, 1965) и судака (Филошина, Бахтин, 1969), микровиллярные рецепторные клетки чередуются со жгутиковыми. Однако, у осетровых рыб встречаются клетки, которые снабжены и жгутиками и микровиллами. Отсюда, казалось бы, вытекает, что снабженные центриолями микровиллярные обонятельные клетки следует отнести к молодым, не полностью дифференцированным обонятельным рецепторам жгутикового типа. Против такого предположения свидетельствуют, однако, данные, полученные при изучении органа обоняния хрящевых рыб. Как оказалось, хрящевые (пластиножаберные) рыбы снабжены одними лишь микровиллярными обонятельными клетками. Этот факт впервые был отмечен на акулах Риисом и Брайтманом (Reese, Brightman, 1970) и полностью подтвердился в проводившихся нами исследованиях органа обоняния черноморских скатов и катранов. Как удалось показать в настоящем исследовании, микровиллярные обонятельные клетки хрящевых рыб, подобно клеткам этого типа у костистых и костнохрящевых рыб, содержат в периферическом отростке центриоли. Однако, центриоли в обонятельных клетках катрана и скатов никогда не образуют базальных телец жгутиков. Полное отсутствие рецепторных клеток со жгутиками в органе обоняния взрослых особей хрящевых рыб заставляет считать микровиллярные клетки не ювенильными формами жгутиковых рецепторов, а особым типом обонятельных клеток.

При анализе ультраструктурной организации опорных элементов обонятельного эпителия рыб большой интерес вызывает тот факт, что способность некоторых из них к секреторной функции у костистых нарастает и становится более выраженной, чем у круглоротых и хрящевых рыб. Если учесть, что в органе обоняния всех рыб обязательно присутствуют специализированные железистые элементы типа бокаловидных и других клеток, то важность образования защитного слоя слизи на поверхности их обонятельного эпителия становится очевидной. Следует поэтому пересмотреть бытовавшее ранее мнение о возможности непосредственной стимуляции обоня-

тельных рецепторов круглоротых и рыб растворенными в воде пахучими веществами. Морфологические данные свидетельствуют о том, что молекулы этих веществ должны предварительно адсорбироваться слизию, играющей по всей вероятности существенную роль в рецепторном акте и названной нами поэтому "обонятельной слизию".

Наряду с опорными клетками, осуществляющими поддержку и изоляцию рецепторных элементов, и секреторирующими опорными клетками в обонятельном эпителии катранов, скатов, голецов и осетровых рыб были обнаружены типичные мерцательные клетки (Рис. I). Очевидно, что биение множества ресничек на широкой поверхности таких опорных клеток усиливает циркуляцию воды и слизи в обонятельных мешках этих рыб, что несомненно способствует их рецепторной функции.

### III. ОБОНЯТЕЛЬНЫЕ РЕЦЕПТОРЫ ЗЕМНОВОДНЫХ

В носовой полости амфибий можно отметить ряд перестроек (образование хоан и слезоносового протока, появление обособленных крупных и мелких желез), обусловленных изменением среды обитания этих позвоночных (Шмальгаузен, 1964). Вместе с тем результаты проведенных в нашей лаборатории электронномикроскопических исследований (Бронштейн, Пяткина, Костянян, 1968; Бронштейн, Пяткина, 1969а; Костянян, 1971 а,б) органа обоняния тритона - *Triturus vulgaris*, травяной и озерной лягушек - *Rana temporaria*, *R. ridibunda* показали, что обонятельные рецепторы амфибий не претерпели, по сравнению с круглоротыми и рыбами, существенных преобразований, которые могли бы свидетельствовать об изменении механизмов их функционирования в связи с переходом к восприятию парообразных, а не растворенных в воде пахучих веществ.

Действительно, как у хвостатых, так и у бесхвостых амфибий рецепторные клетки обонятельного эпителия снабжены на вершине типичным жгутиковым аппаратом, аналогичным жгутиковому аппарату обонятельных клеток круглоротых и

рыб. Другие отделы обонятельных клеток амфибий также не содержат каких-либо органелл, отсутствующих в обонятельных клетках первичноводных животных.

Особенно похожи на обонятельные клетки рыб рецепторы органа обоняния хвостатых амфибий, живущих длительное время в воде и воспринимающих запахи как из воды, так и из воздуха (Matthes, 1924; Shibuya, Tucker, 1963). Периферические отростки обонятельных клеток тритонов имеют палочковидную форму и в нижнем отделе включают аппарат Гольджи, шероховатую эндоплазматическую сеть и множество полисом. Обонятельная булава в таких клетках выражена не отчетливо и не возвышается над поверхностью обонятельного эпителия. Для органа обоняния тритона характерны, как и для рыб, комплексы из 6-7 контактирующих друг с другом рецепторных клеток, плазматические мембраны которых соприкасаются и на уровне булав и на протяжении всего периферического отростка, не образуя, однако, специализированных синаптических структур. Таким образом, орган обоняния хвостатых амфибий унаследовал многие черты от высших рыб не только на микроскопическом (Шмальгаузен, 1964; Parsons, 1971), но и на ультраструктурном уровне.

Обонятельные клетки бесхвостых амфибий отличаются более дифференцированной, чем у рыб и хвостатых амфибий, булавой. Она приподнимается своей верхней, несущей жгутики частью над поверхностью обонятельного эпителия и переходит в периферический отросток посредством суженой шейки, скрепленной зоной плотных контактов и десмосомами с мембранами окружающих опорных клеток. Периферический отросток обонятельных клеток у бесхвостых амфибий, как правило, тонкий и извилистый. На всем протяжении он содержит лишь микротрубочки, митохондрии и вакуоли. Участвующие в синтезе белков и других веществ органеллы (рибосомы, полисомы, шероховатая эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи) в отличие от рыб и хвостатых амфибий, исчезают из периферического отростка и сосредотачиваются в перикарионе обоня-

тельной клетки.

В обонятельных клетках амфибий среди тонких жгутиков встречаются, как и у рыб, толстые (комплексные) обонятельные жгуты. Число комплексных жгутов, объединяющих от 2 до 8 органелл, в некоторых участках обонятельного эпителия травяной лягушки составляет до 10% всех жгутиков. У бесхвостых амфибий появляется еще одна разновидность жгутиков. Это особо длинные (от 40-50 до 150-200 мкм) и утончающиеся к вершине органеллы. Основную длину их составляет дистальный отдел, образованный неполным, постепенно уменьшающимся к вершине набором трубчатых фибрилл. Однако, более короткий проксимальный отдел таких жгутиков включает, как и все органеллы этого типа, обычный набор из  $9 \times 2 + 2$  фибрилл.

В основном органе обоняния изученных нами хвостатых и бесхвостых амфибий типичные микровиллярные обонятельные клетки отсутствуют. Однако, такие клетки, как оказалось (Kolnberger, 1971a), могут располагаться в дополнительном носовом мешке - аналоге вомероназального органа пресмыкающихся и млекопитающих.

Опорные клетки обонятельного эпителия амфибий несут на апикальной поверхности микровиллы. Они полностью утрачивают мерцательные реснички и поэтому перестают участвовать в перемещении и перемешивании жидкого содержимого носовой полости. Вместе с тем их способность к секреторной активности становится более выраженной, особенно у бесхвостых амфибий. Секреторные гранулы опорных клеток обладают низкой электронной плотностью, формируются преимущественно в системе гладкой эндоплазматической сети и аппарата Гольджи и, по-видимому, содержат кислые мукополисахариды.

В обонятельной выстилке амфибий впервые в филогенезе позвоночных появляются специальные боуменовы железы. Характер ультраструктурной организации клеток боуменовых желез, в частности, тесная топографическая связь образующихся в них секреторных гранул с мощно развитой системой шероховатой эндоплазматической се-

ти, при слабо развитом аппарате Гольджи, морфологически обосновывают данные о том, что секрет этих желез содержит преимущественно мукопротеиды и гликопротеиды (De Vanna, Salonna, 1953; Olendzka-Slotwinska, 1961; Попова, 1966, 1968). Обнаруженные при электронномикроскопическом исследовании в выводных протоках боуменовых желез клетки с мерцательными ресничками способствуют выведению образующегося секрета на поверхность обонятельного эпителия. Миепителиальные клетки в боуменовых железах отсутствуют.

В результате совместного функционирования опорных клеток и боуменовых желез в носовой полости амфибий образуется сложный в химическом отношении секрет, который адсорбирует и растворяет летучие пахучие вещества. Только растворившись в этой жидкости, молекулы пахучих веществ могут взаимодействовать со жгутиками обонятельных клеток. Если учесть, что у рыб и круглоротых поверхность обонятельного эпителия также покрыта слизью, а не омывается непосредственно водой, как полагали ранее, то становится ясным, что условия функционирования обонятельных клеток у вышедших на сушу амфибий по сравнению с первичноводными животными, действительно, практически не изменились. Это обусловило неизменность основных принципов ультраструктурной организации обонятельных клеток при переходе позвоночных к наземному образу жизни.

#### IV. ОБОНЯТЕЛЬНЫЕ РЕЦЕПТОРЫ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ

При электронномикроскопическом исследовании органа обоняния степной черепахи - *Testudo horsfieldi*, ящерицы - *Lacerta agilis* и ужа - *Natrix natrix* выяснилось (Бронштейн, Пяткина, 1968), что обонятельный эпителий пресмыкающихся включает обычные по форме биполярные обонятельные клетки жгутикового типа. Интересной особенностью обонятельных клеток всех изученных пресмыкающихся (черепах, ящериц и ужей) является то, что их вершина снабжена не только 5-10 жгутиками, имеющими длину 20-40 мкм, но и че-



редующимися с ними очень короткими (0,3 - 0,5 мкм) цитоплазматическими выростами, напоминающими микровиллы. Не исключено, что микровиллоподобные структуры в обонятельных клетках пресмыкающихся образуются на поверхности булав вторично в связи с относительно небольшим числом отходящих от нее жгутиков. Возможно, что их плазматические мембраны обладают, подобно мембранам жгутиков, рецептивными свойствами. Однако, крайне малые размеры таких микровилл, даже по сравнению с длиной этих органелл в микровиллярных обонятельных клетках рыб, свидетельствует скорее о вероятном их участии в каких-то побочных метаболических реакциях, обеспечивающих, например, экскрецию определенных веществ в покрывающую обонятельный эпителий жидкую среду. В пользу такого предположения говорит факт постоянного присутствия в булаве обонятельных клеток пресмыкающихся вакуолей, образующихся, судя по полученным электронномикроскопическим картинам, из фрагментирующихся микротрубочек.

Базальные тельца обонятельных жгутиков у пресмыкающихся связаны как с системой микротрубочек, так и с тонкими корешками, которые вместе с микротрубочками проходят по всему периферическому отростку обонятельной клетки. По набору ультраструктур эти отростки напоминают дендриты. Они глубоко вдавливаются в боковую поверхность крупных цилиндрических опорных клеток, плазматическая мембрана которых во многих случаях образует для них мезаксоны. В тело одной опорной клетки могут быть погружены с разных сторон в виде своеобразного "ансамбля" периферические отростки 4-6 обонятельных клеток. В отличие от рыб и хвостатых амфибий, все периферические отростки обонятельных клеток пресмыкающихся, как правило, отделены друг от друга и только в редких случаях могут располагаться попарно. Это не исключает, однако, возможности контакта группы рецепторных клеток (особенно входящих в "ансамбль") в области перикариона. Тем не менее никаких специализированных "актив-

ных" зон в местах такого контакта обнаружено не было.

Цилиндрические опорные клетки обонятельного эпителия пресмыкающихся лишены ресничек и имеют все морфологические признаки активно секреторных элементов. Благодаря опорожнению секреторных гранул на апикальной поверхности опорных клеток могут образовываться глубокие впадины и крипты. В результате этого вершины некоторых обонятельных клеток, включая булаву и верхнюю часть периферического отростка, как бы оголяются и высоко поднимаются над поверхностью рецепторного слоя, хотя вокруг них все же сохраняется тонкий футляр из листовидных выростов опорных клеток. Если учесть, что секреция опорных клеток может усиливаться в результате активного стимулирования органа обоняния пахучими веществами, то такие картины возможно отражают ольфактомоторную реакцию - реакцию выдвижения булавы обонятельных клеток - описанную ранее в световом микроскопе Я.А.Винниковым и Л.К.Титовой (1949, 1957).

Расположенные в соединительнотканном слое обонятельного эпителия боуменовы железы пресмыкающихся многочисленны и состоят из крупных призматических клеток, заполненных шероховатой эндоплазматической сетью и формирующимися в ней секреторными гранулами. Эти клетки отчетливо разделяются, как и у амфибий, на два типа в связи с различным функциональным состоянием: стадией "покоя" и подготовки к секреции и стадией образования и накопления секреторных гранул.

Следует отметить, что содержимое секреторных гранул в боуменовых железах пресмыкающихся значительно более осмиофильно, чем в опорных клетках их обонятельного эпителия. Этот факт свидетельствует о преимущественно белковом (а не полисахаридном) составе секрета боуменовых желез. В пользу такого предположения говорит и несомненная генетическая связь секреторных гранул боуменовых желез с элементами шероховатой эндоплазматической сети.

## У. ОБОНЯТЕЛЬНЫЕ РЕЦЕПТОРЫ ПТИЦ

Птиц обычно относят к микросматикам, т.е. к животным с плохо развитым обонянием (Sturkie, 1954 и др.). Действительно, обоняние у большинства птиц играет меньшую роль, чем у других позвоночных. Вместе с тем, представление о том, что птицы вообще лишены или почти лишены обоняния, должно быть оставлено. Как показали наблюдения и эксперименты, а также электрофизиологические исследования (Owre, Northington, 1961; Fink, 1955; Tucker, 1965; Wenzel, 1968; Bang, 1971), птицы способны реагировать на многие как натуральные, так и искусственные пахучие вещества.

Обонятельные рецепторы птиц изучались нами на домашних курах - *Gallus domesticus*, которые по данным морфологических (Киселева, 1937) и электрофизиологических (Tucker, 1965) исследований обладают достаточно развитым (для представителей этого класса животных) обонянием. Анализ результатов проведенных электронномикроскопических исследований (Бронштейн, Пяткина, 1969а; Бронштейн, 1970, 1974а; Бронштейн, Певзнер, Пяткина, 1971) показал, что основной план ультраструктурной организации обонятельных рецепторов птиц практически не отличается от такового у современных представителей пресмыкающихся и сохранился, очевидно, таким же, каким он был у их общих предков. Действительно, все обонятельные рецепторы представлены у кур первичночувствующими клетками жгутикового типа. Специализированными органеллами этих клеток являются жгутики, достигающие в длину 50-75 мкм. Несущая их обонятельная булава расположена на поверхности эпителия и связана с лежащим в глубине эпителия телом клетки посредством тонкого периферического отростка. Как и у других позвоночных, у кур наряду с обычными обонятельными жгутиками были обнаружены отдельные комплексные жгуты, объединяющие под общей оболочкой 2-3 киноцилии. Однако, такие жгуты встречаются у кур в количестве, не превышающем 1% от всех жгутиков.

Электронномикроскопические исследования показали, что вершины обонятельных клеток кур снабжены не только жгутиками, но и чередующимися с ними цитоплазматическими выростами, подобными микровиллам. Обонятельные клетки кур напоминают в этом отношении обонятельные клетки пресмыкающихся, с которыми птицы, как известно, объединяются в общую систематическую группу - *Sauropsida* (Шимкевич, 1923). Как и у пресмыкающихся, микровиллы на вершине булавки обонятельных клеток кур тонки (0,01 мкм) и короткие (0,5-1,5 мкм). Они меньше размеров микровилл окружающих опорных клеток (3-5 мкм). Количество их у кур значительно больше, чем у пресмыкающихся, вероятно вследствие малого числа обонятельных жгутиков (5-7 на одну клетку). Следует отметить, что обособленные микровиллярные рецепторы в обонятельном эпителии кур, также как и у пресмыкающихся, отсутствуют. Опорные клетки обонятельного эпителия кур сохраняют выраженную способность к продукции секрета. В образовании слоя секрета на поверхности обонятельной выстилки птиц участвуют и многочисленные боуменовы железы. Гранулы секрета в боуменовых железах кур, в отличие от земноводных и пресмыкающихся, имеют большей частью низкую электронную плотность, напоминают по структуре слизистые гранулы опорных клеток и формируются преимущественно в аппарате Гольджи. Таким образом, секрет боуменовых желез кур, по-видимому, состоит в основном из полисахаридов и в меньшей мере включает белки и липиды. Это подтверждается гистохимическими данными, свидетельствующими о меньшем, чем у других позвоночных, содержании в составе секрета боуменовых желез кур белковых комплексов (Бронштейн, 1965). Центральные отростки обонятельных клеток кур входят в состав веточек безмякотного обонятельного нерва. Строение этого нерва у птиц такое же, как и у других позвоночных. Он образован пучками аксонов, окруженными цитоплазматическим футляром шванновских клеток. Такие пучки включают от 4-10

до нескольких сот отдельных волокон. Диаметр волокон обонятельного нерва колеблется у кур в пределах 0.1 - 0.3 мкм. В области локализации митохондрий эти волокна утолщаются до 0,3 - 0,6 мкм, образуя своеобразные варикозные расширения.

Полученные нами на курах данные, а также результаты электронномикроскопического исследования органа обоняния уток (Graziadei, Bannister, 1967) и чаек (Drenckhahn, 1970), свидетельствуют о структурной полноценности обонятельных рецепторов птиц. Что же касается снижения функциональной роли их обонятельной сенсорной системы, то оно находит выражение в уменьшении общего количества обонятельных рецепторов у птиц за счет малой площади, занимаемой их обонятельным эпителием (Матвеев и др., 1971), и относительно редкого расположения в нем рецепторных клеток, а также в уменьшении числа обонятельных жгутиков (при одновременном увеличении количества микровилл).

## VI. ОБОНЯТЕЛЬНЫЕ РЕЦЕПТОРЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Обоняние играет первостепенную роль в жизни большинства млекопитающих и, особенно, макросматиков. Как оказалось, оно не только необходимо животным при поисках пищи, полового партнера или обнаружении врагов, но и служит для восприятия многочисленных химических сигналов. Являясь своеобразным "языком животных", эти сигналы обеспечивают их взаимное общение и дают обширную информацию о событиях окружающего мира, которая не всегда доступна для зрения и слуха.

В электронном микроскопе обонятельный эпителий млекопитающих изучался у различных видов: кротов (Graziadei, 1966); кроликов (De Lorenzo, 1957, 1963; Heist, Mulvanei, Landis, 1967), мышей (Frish, 1967, 1969; Seifert, Ule, 1967), белых крыс (Brettschneider, 1958), морских свинок (Arstila, Wersäll, 1967), кошек (Graziadei, 1965; Andres, 1966, 1969), собак (Okano, Weber, Frommes, 1967), свиней

(Gasser, 1956), относящихся к отрядам насекомоядных, грызунов, хищных и парнокопытных.

В настоящей работе особое внимание было уделено изучению в электронном микроскопе органа обоняния африканских мартышек - *Cercopithecus* sp. Это объяснялось тем, что в период проводившихся нами исследований в литературе практически отсутствовали сведения о тонком строении обонятельных клеток у приматов. Единственная имевшаяся в этом отношении работа (Engström, Bloom, 1953) была выполнена на трупном материале и ее результаты представлялись сомнительными. Некоторые данные о тонком строении органа обоняния млекопитающих были получены нами также на морских свинках - *Cavia cava* и на кроликах - *Oryctolagus cuniculus*.

Как выяснилось (Бронштейн, 1970, 1974а), обонятельные клетки млекопитающих имеют свойственное и другим высшим позвоночным тонкое строение (Рис. 2). Их булавовидная вершина хорошо дифференцирована и почти всей своей сферической поверхностью выступает в просвет носовой полости, возвышаясь над вершинами соседних опорных клеток. Булава, как правило, вытянута в вертикальном направлении. Длина ее составляет у морской свинки и кролика около 2-3 мкм при ширине 1 мкм, а у изученного нами вида обезьяны 2-2,5 мкм при ширине 1-1,5 мкм. Благодаря палочковидной конфигурации булавки жгутики отходят не только от ее верхнего полюса, как у низших позвоночных, но и от ее боковых поверхностей. Поэтому число жгутиков в одной рецепторной клетке у млекопитающих может быть весьма значительным и достигает, например, у кроликов 30-60 (Heist et al., 1967) а у собак даже 100-150 (Okano et al., 1967).

Обонятельные жгутики с обычной для них внутренней организацией были обнаружены нами как у морских свинок и кроликов, так и у обезьян. Однако у обезьян количество обонятельных жгутиков не так велико, как у других млекопитающих, и не превышает 10-15. В промежутках между жгу-

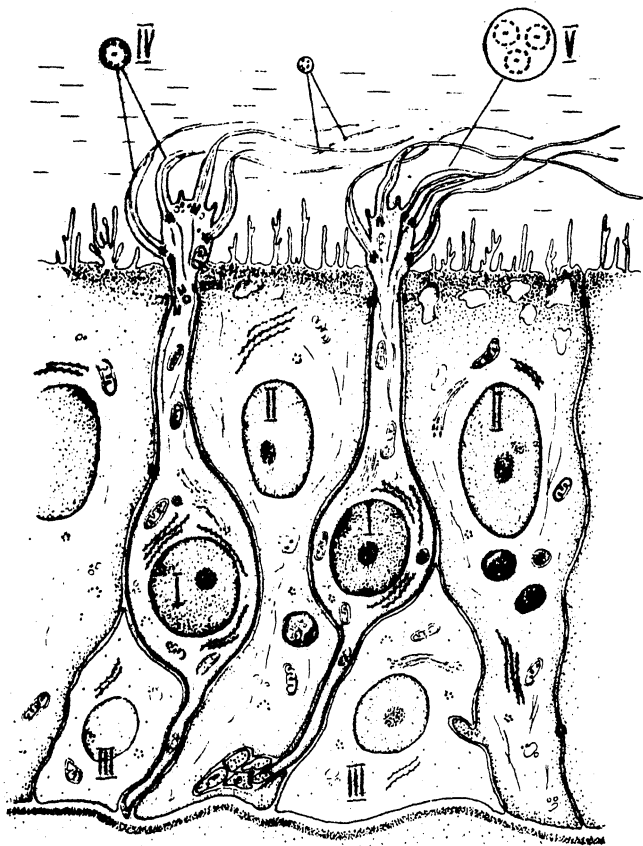


Рис. 2. Схема строения обонятельного эпителия высших позвоночных.

I - рецепторная клетка жгутикового типа;  
 II - опорная клетка; III - базальная клетка;  
 IV - обонятельные жгутики; У - комплексный обонятельный жгут.

тиками от поверхности булав обонятельных клеток обезьян отходят очень короткие (не более 0,15-0,4 мкм) выросты, которые лишь с некоторой оговоркой можно отнести к микро-виллам. У морских свинок и кроликов такие выросты на поверхности булав отсутствуют.

Проксимальный отдел обонятельных жгутиков с полным набором трубчатых фибрилл у млекопитающих короток (не более 1-2 мкм). Тонкий (0,1-0,05 мкм) дистальный отдел жгутика с уменьшенным до 2-3 числом фибрилл значительно более длинен (30-50 мкм) и заканчивается слегка расширенной вершиной, заполненной осмиофильным матриксом с вакуолями или петлями трубчатых фибрилл.

Основными ультраструктурами булав обонятельных клеток млекопитающих являются базальные тельца жгутиков, снабженные характерной для них ножкой, а у обезьян, кроме того, тонким и коротким поперечно исчерченным корешком. Цитоплазма булав заполнена мелкозернистым матриксом, который пронизывают микротрубочки с диаметром 150-200 Å. Некоторые из микротрубочек связаны с базальными тельцами жгутиков, другие заканчиваются в матриксе булав. Как и у других позвоночных, в цитоплазме булав обонятельных клеток млекопитающих располагаются отдельные митохондрии и вакуоли. Вакуоли могут вплотную подходить к плазматической оболочке клетки, которая в области их скопления имеет небольшие углубления.

Обонятельная булава связана с периферическим отростком рецепторной клетки шейкой. Плазматическая оболочка шейки булав образует с прилежащей мембраной опорной клетки хорошо выраженную зону плотных контактов, изолирующих межклеточные щели обонятельного эпителия от просвета носовой полости.

Узкий, как правило, не более 1-2 мкм в диаметре, и извилистый периферический отросток обонятельных клеток млекопитающих содержит большое число микротрубочек, множе-



ство митохондрий и отдельные вакуоли. Аппарат Гольджи, система параллельных мембран шероховатой эндоплазматической сети, свободно лежащие рибосомы, скопления гранул гликогена, отдельные митохондрии и лизосомы располагаются в теле клетки, главным образом над ядром. Образующие обонятельный нерв центральные отростки обонятельных клеток млекопитающих имеют обычную для аксонов ультраструктурную организацию.

Полученные данные показывают таким образом, что у млекопитающих, как и у представителей всех других классов позвоночных, обонятельные клетки относятся к рецепторам жгутикового типа. Существовавшее в литературе представление о том, что у приматов, являющихся микросматиками, обонятельные клетки снабжены микровиллами, а не жгутиками (Engström, Bloch 1958), не было подтверждено в наших исследованиях. Результаты, аналогичные нашим, были получены позже и при изучении органа обоняния других обезьян (De Lorenzo, 1970; Reese, Brightman, 1970). Недавно появились сведения о том, что и у человека обонятельные клетки снабжены типичными жгутиками (Naessen, 1971). Таким образом и у приматов, несмотря на снижение функционального значения обонятельной сенсорной системы, обонятельные клетки сохранили типичное для других млекопитающих строение при заметном, однако, уменьшении числа жгутиков.

Периферические отростки некоторых обонятельных клеток кроликов, морских свинок и обезьян содержат группы из 5-10 различно ориентированных центриолей. В этом отношении такие обонятельные клетки напоминают микровиллярные обонятельные рецепторы рыб. Однако, у млекопитающих они во всех случаях снабжены жгутиками и не несут микровиллы и поэтому не могут быть отнесены к микровиллярным обонятельным рецепторам.

В обонятельном эпителии млекопитающих можно обнаружить клетки с дегенерирующей вершиной, которая заполнена сильно вакуолизированным осмиофильным матриксом, набувши-

ми и разрушенными митохондриями, мультивезикулярными и лизосомоподобными гранулами. Булава таких клеток выпячивается в просвет носовой полости и, по-видимому, может отторгаться. Подобные картины возможно отражают процессы периодического разрушения и обновления вершин обонятельных клеток со жгутиками у взрослых особей млекопитающих (Andres, 1969, 1970). Если такое предположение справедливо, то центриоли периферического отростка, служат, очевидно, источником для новообразования жгутиков в регенерирующих булавах обонятельных клеток.

Опорные клетки обонятельной выстилки млекопитающих покрыты длинными (1,5-2 мкм), кустиковидными микровиллами и включают шероховатую и агранулярную эндоплазматическую сети, аппарат Гольджи, лизосомы и митохондрии, что предполагает достаточно высокий уровень метаболизма этих клеток. Тем не менее интенсивность секретообразования в опорных клетках обонятельного эпителия млекопитающих значительно менее выражена, чем в обонятельном эпителии рыб, земноводных и пресмыкающихся. С этим, очевидно, связано компенсаторное повышение функции боуменовых желез этих животных. Последние у млекопитающих весьма многочисленны и состоят, как и у других наземных позвоночных, из клеток, находящихся на разных стадиях формирования и накопления секреторных гранул белковой природы.

#### УП. ЭЛЕКТРОННОЦИТОХИМИЧЕСКОЕ И МИКРОХИМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ОБОНЯТЕЛЬНОГО ЭПИТЕЛИЯ И ОБОНЯТЕЛЬНОЙ СЛИЗИ

Обонятельные клетки не только обладают специфическими рецептивными свойствами в отношении молекул пахучих веществ, но и генерируют при взаимодействии с ними электрические импульсы (Ottoson, 1956, 1959; Takagi, Shibuya, 1960; Бызов, Флерова, 1964; Gesteland et al., 1965; Кружалов, 1970; Минор, 1970, 1971, 1973 и др.). Возникновение биопотенциалов связано, как известно, с перемещением ионов. Для понимания основных закономерностей обонятель-

ного рецепторного акта существенно поэтому знание особенностей распределения в обонятельных клетках и окружающей их среде ионов натрия и калия, играющих, как правило, решающую роль в генезе трансмембранного потенциала, а также особенности локализации в этих клетках транспортной  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  АТФ-азы.

В выполненном нами исследовании с использованием электронноцитохимического метода Вахштейна и Мейсель (Wachstein, Meisel, 1957) и его модификации (Крестинская, Манусова, 1969) выяснилось, что в обонятельных клетках низших (травяная лягушка) и высших (морская свинка) позвоночных наиболее высокий уровень АТФ-азной активности свойственен плазматической мембране жгутиков и булавы. Именно, в мембране проксимальных отделов жгутиков и расположенной между их основаниями мембране обонятельной булавы можно было наблюдать наиболее обильное отложение продуктов цитохимической реакции на АТФ-азы. В среде, содержащей специфический ингибитор  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  - АТФ-азы - строфантин К ( $5 \times 10^{-4}$  г/мл), реакция на АТФ-азы в плазматической оболочке жгутиков и булав становилась заметно менее интенсивной. Этот факт показывает, что, по крайней мере, часть выявляемых в обонятельных жгутиках АТФ-аз принадлежит транспортной  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  АТФ-азе.

Для изучения особенностей распределения  $\text{Na}^+$  в обонятельной выстилке позвоночных был использован метод Комника (Komnick, 1962). Этот метод основан на осаждении в момент фиксации ткани содержащегося в клетках и во внеклеточной среде  $\text{Na}^+$  в виде малорастворимой соли пиромоната. В обонятельном эпителии исследованных животных (морская свинка, кура, травяная лягушка) хорошо видимые в электронном микроскопе кристаллы пиромоната осаждались в наибольшем количестве в цитоплазме боуменовых желез (как правило, вне связи с какими-либо органеллами) и в продуцируемом ими секрете. По интенсивности отложения кристаллов пиромоната клетки боуменовых желез namного

превосходили все другие клеточные элементы обонятельного эпителия. Таким образом, данные, полученные методом электронномикроскопической цитохимии, показали, что клетки обонятельных желез обладают способностью к накоплению  $\text{Na}^+$  и его выведению в составе слизистого секрета на поверхность обонятельного эпителия. Это вызвало необходимость определения концентрации ионов в обонятельной слизи, имеющей консистенцию вязкой полужидкой субстанции и содержащей по данным гистохимических исследований (Saleago, Lazaroni, 1959; Бронштейн, 1960, 1965; Попова, 1966, 1968 и др.) нейтральные и кислые мукополисахариды, мукопротеиды и липиды.

Результаты изучения обонятельной слизи травяных лягушек и морских свинок методом пламенной спектрофотометрии (Бронштейн, Леонтьев, 1972) подтвердили результаты электронноцитохимических исследований, показав, что обонятельная слизь действительно богата  $\text{Na}^+$ . Концентрация  $\text{Na}^+$  во взятых пробах обонятельной слизи, содержавших в виде примеси не более 0,5-7,0 % от общего объема обломанных обонятельных жгутиков, составила у морской свинки  $75,8 \pm 6,3$  мэкв, а у травяной лягушки -  $104,6 \pm 10,1$  мэкв на кг влажного веса. По содержанию  $\text{Na}^+$  обонятельная слизь оказалась, таким образом, достаточно близкой к плазме крови.

Весьма вероятно, что обонятельная слизь поддерживает необходимую для электрогенных мембран обонятельных клеток концентрацию ионов на поверхности обонятельного эпителия. Можно допустить, что процесс специфического взаимодействия молекул пахучих веществ с обонятельными рецепторами вызывает изменение проницаемости мембран жгутиков (микровилл) или свободных от них участков обонятельных булав для  $\text{Na}^+$ . В результате ионы натрия получают доступ из окружающей среды в цитоплазму клетки, деполяризуя ее мембрану, что и приводит к возникновению генераторного потенциала. В этом случае становится понятной необходи-

мость высокого содержания  $\text{Na}^+$  в окружающей вершину обонятельной клетки среде. Что же касается  $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{ATP}$ -азы, то она, вероятно, обеспечивает восстановление исходного градиента концентрации ионов между обонятельной клеткой и средой. Выказанное предположение подкрепляется в известной степени данными электрофизиологических исследований (Takagi et al., 1968, 1969; Минор, 1971), установивших необходимость  $\text{Na}^+$  для генерирования обонятельными клетками рецепторных потенциалов (электроольфактограммы).

В проведенном нами исследовании выяснилось, что обонятельная слизь богата не только  $\text{Na}^+$ , но и  $\text{K}^+$ . Концентрация  $\text{K}^+$  в бравшихся пробах слизи достигала у морской свинки  $77,4 \pm 6,6$  мэкв, а у травяной лягушки -  $69,6 \pm 7,3$  мэкв на кг влажного веса. Это заметно превышает концентрацию  $\text{K}^+$  в обычной внеклеточной среде. Хотя примесь обломанных жгутиков в бравшихся пробах слизи несколько повышала в них концентрацию  $\text{K}^+$  (и снижала концентрацию  $\text{Na}^+$ ), незначительный объем этой примеси не мог существенно сказаться на ионном составе взятых проб (по крайней мере при обычном для внутриклеточных структур содержании  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$  в жгутиках). Возможно, что подавляющая часть  $\text{K}^+$  связана с анионными группами кислых мукополисахаридов обонятельной слизи и не участвует в процессах ионообмена. Интересно вместе с тем, что повышенным содержанием  $\text{K}^+$  отличается не только обонятельная слизь, но и жидкости, омывающие вершины рецепторных клеток некоторых других органов чувств, например, вершины рецепторных клеток внутреннего уха (Sellick, Johnstone, 1972) и боковой линии (Ильинский, Красникова, 1971).

#### ИИ. ДВИЖЕНИЕ ОБОНЯТЕЛЬНЫХ ЖГУТИКОВ И ВЛИЯНИЕ НА НЕГО РАЗЛИЧНЫХ ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

При оценке вероятной роли жгутиков обонятельных клеток в рецепторном акте неизбежно возникает вопрос о назначении и характере использования внутреннего фибриллярного

аппарата этих органелл. Как показали электронномикроскопические исследования, основу обонятельных жгутиков составляет полный, по крайней мере в их проксимальном отделе, набор из  $9 \times 2 + 2$  трубчатых фибрилл. Фибриллы жгутика начинаются в цитоплазме булавки от базального тельца, снабженного "ножкой", "сателлитами" и часто также поперечно исчерченным корешком. Такой набор ультраструктур характерен для всех локомоторных ресничек и жгутиков и обеспечивает, как это принято считать, разнообразные по форме движения этих органелл. Для ответа на вопрос, для чего нужен трубчато-фибрилярный аппарат жгутикам рецепторных обонятельных клеток, важно прежде всего знать, могут ли и они двигаться. В ранней гистологической литературе (Eckhardt, 1855; Schultze, 1856; Hopkins, 1926) можно найти указания на то, что некоторые из жгутиков изолированной обонятельной выстилки лягушек и черепах, в отличие от рыб, обладают спонтанной подвижностью. Этот факт позднее был забыт. На фиксированном и залитом в парафин материале обонятельные жгутики деформируются и зачастую превращаются в войлокоподобную сеть. В результате сложилось представление, что они неподвижны и служат, главным образом, для удержания слизи или для увеличения контактирующей с молекулами пахучих веществ поверхности обонятельных рецепторов (Weidler, 1954; Adey, 1959).

Проведенные исследования (Бронштейн, 1964, 1973 а, б) подтвердили предположение о подвижности обонятельных жгутиков. На обонятельной выстилке травяной лягушки, а затем и других животных (миноги, мухи, карпа, черепахи, полоза, куры и кролика) удалось обнаружить спонтанные движения этих органелл, которые, как оказалось, свойственны не только земноводным и пресмыкающимся, но и первичноводным и высшим теплокровным позвоночным. Выяснилось, что обонятельные жгутики, в отличие от мерцательных ресничек эпителиальных клеток колеблются асинхронно, сгибаясь и разгибаясь с непостоянной скоростью и без постоянного

ритма. Траектория их перемещений сочетает компоненты маятникообразного, волнообразного и, иногда, воронкообразного движений. Благодаря асинхронности и сложной форме, движения obligatory жгутиков не создают однонаправленных или циркулярных токов жидкости над поверхностью obligatory эпителия.

В фазово-контрастном микроскопе удается дифференцировать несколько разновидностей этих органелл. У первичноводных и низших наземных позвоночных (земноводные, пресмыкающиеся) большинство obligatory жгутиков имеет форму равномерного по толщине волоска (диаметром 0,2-0,3 мкм), заканчивающегося едва заметным булавовидным утолщением. Длина их колеблется в пределах 20-30 мкм и более чем в 2 раза превышает длину (8-10 мкм) ресничек мерцательного эпителия. Наряду с тонкими встречаются отдельные более толстые (0,5-1 мкм) подвижные волоски, представляющие комплексные жгуты, описанные нами ранее в электронном микроскопе. У земноводных и пресмыкающихся среди тонких и толстых органелл появляются еще и особо длинные жгутики, утончающиеся в дистальном отделе до едва различимой в световом микроскопе нити. Размеры их достигают, например, у травяных лягушек 50-75 мкм, а у озерных лягушек 100-150 мкм. В отличие от остальных жгутиков, колеблющихся с частотой от 15-20 до 30-50 раз в минуту, особо длинные obligatory жгутики земноводных (длиной свыше 75-100 мкм) на изолированных препаратах выстилки, как правило, оказываются неподвижными. Тем не менее они сохраняют способность к активным колебаниям, которые можно вызвать, например, понижением осмолярности среды или повышением содержания в ней ионов калия.

У высших теплокровных позвоночных, в частности у кур, имеются лишь тонкие и толстые, утончающиеся к вершине obligatory жгутики размерами 50-75 мкм. Такие жгутики, несмотря на значительную длину, сохраняют способность к спонтанным движениям. При этом активно сгибается и разги-

баются лишь более короткий и толстый проксимальный отдел жгутика, вслед за которым более или менее пассивно перемещается его тонкий дистальный отдел.

В экспериментах на обонятельной вистилке травяных и озерных лягушек выяснилось (Бронштейн, 1964, 1973 а, б), что движения обонятельных жгутиков обуславливаются факторами, аналогичными для других подвижных ресничек и жгутиков. АТФ в концентрации 0,02 М учащает колебания обонятельных жгутиков и восстанавливает движения „глицеринизированных моделей“ (Hoffman-Berling, 1955; Александров, Арронет, 1956; Kinoshita, 1958 и др.) этих органелл, получаемых при выдерживании изолированных кусочков обонятельной вистилки в течение 2-3 суток в экстрагирующем растворе глицерина. Таким образом, двигательная активность обонятельных жгутиков обеспечивается, как и локомоция мерцательных ресничек, энергией АТФ и вероятно обусловлена открытым В.А.Энгельгардтом и М.Н.Любимовой (1939) механохимическим процессом взаимодействия АТФ с сократительными белками жгутика.

Движения обонятельных жгутиков зависят, подобно мерцательным ресничкам, от рН среды, ее осмолярности и ионного состава. Они полностью сохраняются в течение 5 и более часов в растворе Рингера при изменении его осмолярности в пределах  $\pm 25\%$  от изоосмотической (180-300 мосМ). В более гипотоничных растворах движения обонятельных жгутиков учащаются. Напротив, гипертонические рингеровские растворы с осмолярностью более 300 мосМ прекращают их колебания, которые могут быть, однако, восстановлены изоосмотическим солевым раствором.

Обонятельные жгутики в высокой степени чувствительны к ионному составу среды. В отсутствии обонятельной слизи, обладающей буферными свойствами, их движения быстро (через 10-30 секунд) прекращаются в лишенных ионов изоосмотических (0,25 М) растворах сахарозы, глюкозы и маннита. Тормозящее действие неэлектролитов не связано с повреждением



сократимых структур обонятельных жгутиков. Оно не зависит от разной проникающей способности этих веществ и легко снимается изоосмотическим раствором Рингера даже после длительного (30-60 минут и более) их воздействия.

Движения обонятельных жгутиков на изолированных кусочках выстилки наиболее длительно сохраняются в растворах, содержащих как  $\text{Na}^+$ , так и  $\text{K}^+$  (например, 0,025 М  $\text{NaCl}$  + 0,025 М  $\text{KCl}$  + 0,15 М сахарозы). Это, возможно, свидетельствует о том, что входящие в состав обонятельной слизи ионы необходимы не только для процессов электрогенеза, но и для обеспечения нормальной подвижности жгутикового аппарата обонятельных клеток.

#### IX. ЗНАЧЕНИЕ ЖГУТИКОВ И ИХ ПОДВИЖНОСТИ ДЛЯ ФУНКЦИИ ОБОНЯТЕЛЬНЫХ РЕЦЕПТОРОВ

Особенности контакта обонятельных рецепторных клеток позвоночных с внешней средой, выявленные при электронномикроскопических исследованиях, позволяют считать, что основными, хотя и не единственными, хемочувствительными структурами этих клеток являются расположенные на их вершинах жгутики. Это признается в настоящее время большинством исследователей, занимающихся изучением обонятельной рецепции. Однако, достаточно убедительных экспериментальных данных об участии обонятельных жгутиков в рецепторном процессе в литературе не имелось.

В связи с этим представлялось целесообразным выяснить сохраняется или исчезает электрическая реакция обонятельных клеток на воздействие пахучих веществ после разрушения жгутиков.

В опытах на изолированных пластах обонятельной выстилки травяных лягушек было установлено (Бронштейн, Минор, 1973), что параллельно с разрушением (обламыванием и укорочением) жгутиков в растворах тритона-х-100 нарастающей концентрации (0,02-0,1-0,5%), действующими в течение 10-20 и 30 секунд, имеет место постепенное снижение амплитуды элек-

троольфактограммы (ЭОГ), генерируемой рецепторными клетками. Следует особо подчеркнуть, что в проведенных экспериментах ЭОГ исчезала не сразу после начала действия детергентов и обламывания дистальных отделов жгутиков, а уменьшалась постепенно по мере их укорочения, контролируемого в фазово-контрастном микроскопе. Обонятельные клетки теряли способность генерировать ЭОГ только тогда; югда жгутики разрушались полностью и поверхность обонятельного эпителия становилась совершенно ровной.

Проведенное исследование подтвердило таким образом существенную роль обонятельных жгутиков в процессе восприятия запаха и позволило сделать заключение о том, что большая часть хемочувствительных участков мембраны обонятельных клеток находится, по-видимому, на жгутиках.

Более трудным оказался вопрос о роли движений обонятельных жгутиков в рецепторном процессе. В экспериментах на изолированных обонятельных выстилках травяных лягушек выяснилось, что контролируемая в фазово-контрастном микроскопе остановка жгутиков растворами сахарозы или гипертоническими растворами Рингера не приводит к потере обонятельными клетками способности генерировать ЭОГ в ответ на обдувание их насыщенными парами амилацетата или бутилацетата (Бронштейн, Минор, 1973). Вместе с тем в проведенных опытах обнаружилось, что на препаратах с неподвижными жгутиками имеет место удлинение волны ЭОГ и затягивание процесса восстановления чувствительности рецепторов после их стимулирования пахучими веществами. В результате величина ответа (амплитуда ЭОГ) обонятельных клеток на следующие друг за другом через 10-20 секунд раздражения становится заметно меньшей, чем на такие же повторные раздражения на препаратах с активно двигающимися жгутиками. Отмывание препаратов изотоническим рингеровским раствором сопровождалось восстановлением движений обонятельных жгутиков и возвращением исходной картины электрических ответов обонятельных рецепторов на однократное и многократные раздражения.

Проведенные эксперименты показывают, что локомоторная реакция жгутиков не является совершенно необходимым компонентом рецепторного процесса, во всяком случае в условиях достаточно интенсивного стимулирования обонятельных клеток. Вместе с тем движения жгутиков вероятно облегчают процессы десорбции молекул пахучего вещества с рецептивных зон их плазматической мембраны, повышая тем самым функциональную лабильность обонятельных клеток. Не исключено также, что движения жгутиков, приближая их хемочувствительные дистальные отделы к поверхности слоя слизи, способствуют тем самым контакту рецептивных зон этих структур с молекулами пахучих веществ.

#### Х. ЗАКЛЮЧЕНИЕ (ОБ ЭВОЛЮЦИИ ОБОНЯТЕЛЬНЫХ РЕЦЕПТОРОВ В СРАВНИТЕЛЬНОМ РЯДУ ПОЗВОНОЧНЫХ)

Изменения, произошедшие в процессе эволюции в строении носовой полости позвоночных на органном и тканевом уровнях, рассмотрены рядом исследователей (Шимкевич, 1923; Паутов, 1941; Винников, Титова, 1957; Шмальгаузен 1958, 1964; Медведева, 1961; Vertmar, 1966, 1969; Panchen, 1967; Parsons, 1971 и др.) и достаточно хорошо известны. Они определялись в первую очередь образованием хоан и включением носовой полости наземных позвоночных в дыхательную систему. В результате произошедших преобразований обонятельные ямки первичноводных позвоночных, участвующие исключительно только в процессах рецепции, превратились в носовые полости и приобрели свойства полифункционального органа. Для работы обонятельных клеток существенным оказалось также появление в выстилке носовой полости наземных позвоночных обонятельных, или боуменовых желез. Эти железы, развившиеся из опорных клеток обонятельного эпителия (Титова, 1953), значительно повысили интенсивность секретобразования в носовой полости наземных позвоночных и обеспечили создание особой микросреды, в которой осуществляется специфическая функция обонятельных рецепторов. Проведенные электронномикроскопи-

ческие исследования выдвинули вопрос о том, в какой мере изменения макроморфологии носовой полости, происходившие в филогенетическом ряду позвоночных, затронули ультраструктурные особенности ее рецепторного аппарата.

Сопоставление тонкого строения органа обоняния у представителей круглоротых, рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих приводит к заключению о близости ультраструктурной организации рецепторных элементов этого органа у всех позвоночных. Действительно, обонятельные рецепторы у самых различных животных представлены первичночувствующими клетками, имеющими собственный аксоноподобный центральный отросток и, как правило, несущими на булавовидной вершине специализированный жгутиковый аппарат. Однако, полученные при изучении органа обоняния первичноводных животных данные позволяют высказать предположение о том, что исходной формой обонятельных рецепторов позвоночных являлись по-видимому, клетки, снабженные как жгутиками, так и микровиллами. Сочетание микровилл и жгутиков характерно для большинства первичных форм экстерорецепторов (Винников, 1971). В органе обоняния позвоночных такая форма рецепторных клеток сохранилась, в частности, у древних осетровых рыб. В процессе эволюции из первичных обонятельных клеток дифференцировались микровиллярные и жгутиковые рецепторы (рис. 3). Утратившие жгутики микровиллярные обонятельные клетки представляют узкоспециализированный тип рецепторов. У костистых рыб они располагаются среди жгутиковых обонятельных клеток; у хрящевых, а также двоякодышащих рыб (Theisen, 1972) являются единственной формой рецепторов.

В основном органе обоняния наземных позвоночных микровиллярные обонятельные клетки отсутствуют. Однако, они представляют все без исключения рецепторные элементы в обособившемся от основного органа обоняния вомероназальном органе (или его гомологе) земноводных, пресмыкающихся

и млекопитающих (Altner, Müller, 1968; Bannister, 1968; Graziadei, Tucker, 1968; Altner et al., 1970; Kolnberger, 1971 a,b; Kratzing, 1972). Некоторые физиологические данные, предполагающие преимущественную специализацию рецепторов вомероназального органа к запахам, связанным с пищевыми или половыми стимулами (Broman, 1920; Negus, 1956; Mann, 1961; Burghardt, 1967; Estes, 1972 и др.), хорошо коррелируют по нашему мнению с представлением об особой роли микровиллярных обонятельных клеток и необходимостью их выделения в качестве самостоятельного в морфофункциональном отношении типа рецепторов.

Наличие центриолей в периферическом отростке микровиллярных рецепторных клеток может указывать на то, что их развитие проходит в течение длительного периода по тому же пути, что и развитие рецепторных клеток со жгутиками. Однако дальнейшая дифференцировка этих клеток приводит к прекращению развития жгутикового аппарата и к образованию микровилл. Последние по какой-то причине оказываются более выгодными для восприятия определенной, по-видимому, ограниченной группы пахучих веществ. Миграция центриолей в булавку и образование из них базальных телец жгутиков при этом блокируются, так что центриолы остаются в пределах периферического отростка. Могут ли обонятельные клетки с микровиллами и со жгутиками превращаться друг в друга при определенных внутренних или внешних условиях, остается пока не выясненным, хотя присутствие центриолей в большинстве микровиллярных обонятельных клеток вполне допускает такую возможность.

Жгутиковые обонятельные клетки, по-видимому, обладают большим спектром чувствительности к разнообразным пахучим веществам. Поэтому они стали основной формой обонятельных рецепторов у всех наземных позвоночных. Отсутствие выраженных изменений в тонкой структуре воспринимающих (хемочувствительных) отделов жгутиковых обонятельных рецепто-

ров у перешедших к наземному образу жизни животных свидетельствует о сходстве механизмов обоняния у первичноводных и наземных позвоночных, воспринимающих запахи соответственно в водной или воздушной среде. Не имеется и сколь-нибудь выраженных изменений ультраструктуры отдельных обонятельных клеток у животных-микросматиков (птиц, приматов) со сниженными функциональными возможностями обонятельной системы. Относительно слабое развитие этой сенсорной системы находит выражение в уменьшении количества рецепторных клеток в органе обоняния этих животных и, возможно, также в сокращении хемочувствительных зон на поверхности их обонятельных клеток за счет уменьшения числа жгутиков.

Консерватизм ультраструктурной организации уже сформировавшихся в процессе прогрессивной эволюции рецепторных элементов является, вероятно, одним из общих принципов эволюции органов чувств (Винников, 1971). Он по всей видимости определяется тем, что дифференцировка ультраструктурной и функциональной организации рецепторных клеток у представителей различных филетических линий осуществляется в направлении наиболее адекватного их приспособления к восприятию определенных видов энергии внешней среды (Винников, 1971, 1972; Винников и др., 1971). Следует, однако, иметь в виду, что эволюция, не затрагивая во многих случаях общих механизмов, может менять их специфические детали, а также обеспечивающую эти механизмы молекулярную и ионную организацию (Флори, 1972). Так, несмотря на отсутствие коренных различий в строении жгутиковых обонятельных клеток, сопоставление их организации у низших и высших позвоночных достаточно четко демонстрирует процесс постепенного совершенствования этих рецепторов, выражающийся, в частности, в постепенном обособлении в филогенезе основных морфофункциональных отделов обонятельных клеток (Рис. 3). Действительно, если у низших позвоночных (круглоротче, рыбы, хвостатые амфибии) обонятельные клетки со жгутиками приближаются по форм к цилиндрическим эпителиальным клеткам с широкой

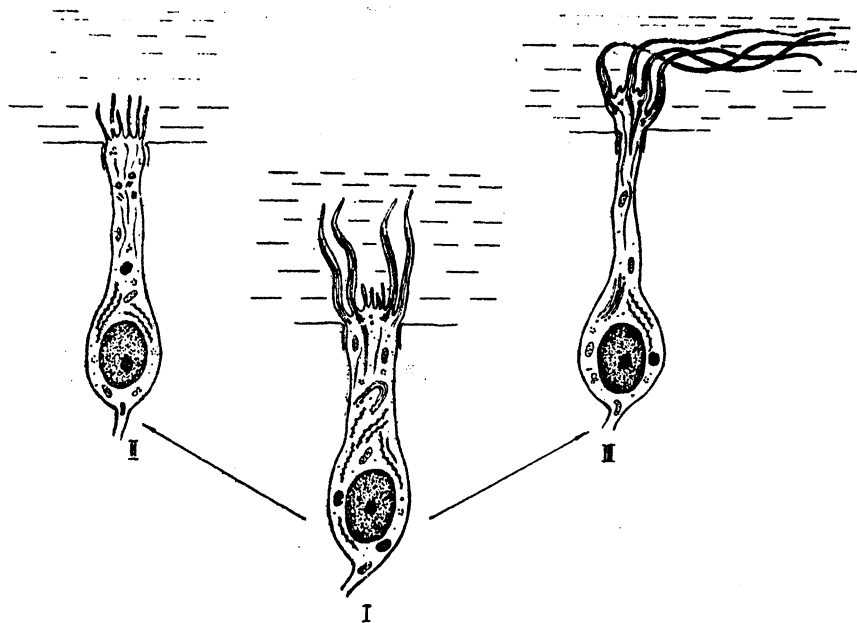


Рис. 3. Схема вероятной эволюции обонятельных рецепторов позвоночных.

- I - Обонятельная клетка со жгутиками и микровиллами низших позвоночных;
- II - Микровиллярная обонятельная клетка;
- III - Жгутиковая обонятельная клетка высших позвоночных.

и плоской вершиной, и толстым периферическим отростком, то у наземных позвоночных вершина рецепторной клетки получает законченную форму булавы, возвышающейся над поверхностью обонятельного эпителия, а периферический отросток становится более тонким, приобретает строение, свойственное дендритам и более полно изолируется соседними опорными клетками (Рис. 3). Синтезирующие органеллы — шероховатая эндоплазматическая сеть, рибосомы, полисомы, аппарат Гольджи смещаются из отростка в область перикариона. Некоторым изменениям подвергаются обонятельные жгутики, проксимальный отдел которых с полным набором фибрилл постепенно укорачивается, а тонкий дистальный отдел с редуцированными фибриллами, напротив, становится все более длинным.

Усложнение структурной организации обонятельных клеток высших позвоночных сопровождается изменениями их цитохимической организации и прежде всего концентрированием ряда веществ (белков, окислительных и гидролитических ферментов, РНК, гликогена и др.) в булаве и перикарионе — наиболее важных в функциональном отношении отделах этих клеток (Бронштейн, 1965). Морфофункциональное обособление основных отделов обонятельных клеток высших позвоночных, не затрагивая существенных механизмов функции, приводит, по-видимому, к повышению эффективности и экономичности протекающих в них обменных процессов (Крепс, Верби́нская, 1959). В результате работа обонятельных клеток становится более совершенной.

Проведенные сравнительные электронномикроскопические исследования органа обоняния углубили, таким образом, представления о морфофункциональных особенностях обонятельных клеток и их вероятной эволюции. Они позволили также выявить в обонятельных клетках структуры ответственные за первичные процессы рецепции и подойти к изучению молекулярной и химической организации этих структур.



## XI. ВЫВОДЫ

1. По данным сравнительных электронномикроскопических исследований обонятельные клетки у круглоротых, рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих представлены первичночувствующими рецепторными элементами со сходной в принципе ультраструктурной организацией.

2. Большинство обонятельных клеток позвоночных снабжено жгутиками. Хотя жгутиковые обонятельные клетки могут различаться по конфигурации периферического отростка, содержанию отдельных ультраструктур, длине и толщине жгутиков, они, судя по сходно организованной вершине, относятся к одному или близким типам обонятельных рецепторов.

3. Жгутики обонятельных клеток начинаются от базальных телец и содержат в проксимальной части характерный для киноцилий набор из  $9 \times 2 + 2$  трубчатых фибрилл, который в дистальной части жгутика уменьшается до  $9 + 2$ , а затем до 2-3 отдельных трубочек. Плазматическая оболочка обонятельных жгутиков имеет обычное для элементарной мембраны трехслойное строение и снаружи покрыта рыхлым веществом, типа гликокаликса. Она включает  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФ-азу, активность которой особенно выражена вблизи основания жгутиков.

4. Обонятельные жгутики - подвижные структуры как у первичноводных, так и у наземных холоднокровных и теплокровных позвоночных. Спонтанные движения этих органелл асинхронны, сложны по форме и не создают однонаправленных или циркулярных токов окружающей их жидкости (слизи). Двигательная активность обонятельных жгутиков обеспечивается энергией АТФ и зависит от рН, осмолярности и ионного состава среды. Пахучие вещества в изофизиологической концентрации не влияют заметно на их движения.

5. Постепенное разрушение жгутиков растворами детергентов сопровождается параллельной утратой обонятельными клетками способности генерировать рецепторный потенциал -

электроольфактограмму (ЭОГ) в ответ на стимуляцию пахучими веществами. Экспериментальное прекращение движений жгутиков не вызывает исчезновения ЭОГ, однако, способность обонятельных клеток отвечать на повторные стимулы в этих условиях снижается. Полученные данные предполагают, что мембраны обонятельных жгутиков обладают хемочувствительными свойствами, и что движения облегчают процессы десорбции молекул пахучих веществ с поверхности хемочувствительных зон их плазматической мембраны.

6. Ко второму типу рецепторов относятся обонятельные клетки, снабженные вместо жгутиков микровиллами. У первичноводных позвоночных микровиллярные рецепторные клетки располагаются в основном органе обоняния среди рецепторных клеток со жгутами, но в отдельных случаях (пластиножаберные) являются единственной формой рецепторов. У наземных позвоночных микровиллярные рецепторные клетки обособляются в вомероназальном органе.

7. Исходной формой обонятельных рецепторов позвоночных являлись, по всей видимости, клетки, снабженные как жгутами, так и микровиллами. Из этой формы дивергентно дифференцировались относительно узкоспециализированные микровиллярные и приобретшие главенствующую роль жгутиковые обонятельные клетки.

8. Выход позвоночных на сушу сопровождался некоторым усложнением тонкого строения жгутиковых обонятельных клеток, выражающимся в более четком обособлении основных морфофункциональных отделов этих рецепторов. Такое усовершенствование связано, вероятно, с повышением эффективности и экономичности метаболических процессов, обеспечивающих специфическую функцию обонятельных клеток.

9. В перикарионе обоих типов обонятельных клеток (у низших позвоночных также и в проксимальном отделе периферического отростка) сосредоточены шероховатая эндоплазматическая сеть, свободно лежащие рибосомы и полисомы, аппарат Гельджи, митохондрии, лизосомоподобные тельца. То-

пография этих ультраструктур и их зональное распределение свидетельствуют о том, что значительная часть синтезирующихся в перикарионе обонятельной клетки веществ (вероятно, белков) транспортируется затем к её вершине.

10. Периферический отросток жгутиковых и микровиллярных обонятельных клеток у высших позвоночных по набору ультраструктур (многочисленные микротрубочки, митохондрии, элементы гладкой эндоплазматической сети), и, очевидно функции, сходен с дендритом нервных клеток. Центральные отростки обонятельных клеток позвоночных выполняют роль аксонов и имеют аналогичную с ними ультраструктурную организацию.

11. Опорные клетки обонятельного эпителия богаты различными ультраструктурами и полифункциональны. Они поддерживают в определенном положении рецепторные клетки, изолируют их или их группы друг от друга, участвуют в образовании обонятельной слизи, осуществляют лизис дегенерировавших элементов эпителия, а у некоторых низших первичноводных позвоночных обеспечивают с помощью мерцательных ресничек перемещение слизи над его поверхностью. Секреторная функция опорных клеток наиболее выражена в обонятельном эпителии большинства рыб, амфибий и пресмыкающихся. У птиц и млекопитающих процессы секретообразования в опорных клетках становятся менее интенсивными.

12. Боуменовы железы наземных позвоночных включают секреторные клетки одного типа, находящиеся на различных стадиях образования и накопления секреторных гранул. Электронномикроскопические данные подтверждают вероятность образования клетками боуменовых желез многокомпонентного секрета белковой природы.

13. Безмякотный обонятельный нерв у всех позвоночных сходен по строению и состоит из тонких (диаметром 0,1-0,2 мкм) аксонов обонятельных клеток, сгруппированных в пучки. Для аксонов обонятельного нерва характерны вари-

козные расширения с диаметром от 0,5 до 1,0 мкм, в которых располагаются одна или несколько митохондрий. В обонятельном эпителии позвоночных отсутствуют свободные нервные окончания и эфферентные нервные волокна.

14. Поверхность обонятельного эпителия покрыта «обонятельной слизью», секретирваемой у первичноводных позвоночных бокаловидными железами и опорными клетками, а у наземных позвоночных опорными клетками и боуменовыми железами. Благодаря обонятельной слизи, играющей роль промежуточной среды, переход от рецепции растворенных в воде пахучих веществ (первичноводные позвоночные) к восприятию пахучих веществ, находящихся в газообразном состоянии (наземные позвоночные), не сопровождался существенными изменениями ультраструктурной организации обонятельных клеток, и, очевидно, не был связан с изменениями первичных механизмов обонятельной рецепции.

15. Обонятельная слизь состоит из аморфной массы и нескольких видов гранул. Она содержит около 100 мэкв  $\text{Na}^+$  и 75 мэкв  $\text{K}^+$  на кг влажного веса. Источником натрия у наземных позвоночных является секрет боуменовых желез и в меньшей мере секрет опорных клеток. Гетерогенный состав обонятельной слизи и значительное содержание в ней ионов предполагают существенное значение этой промежуточной среды в первичных процессах обонятельной рецепции, возможно, в качестве источника (резервуара) ионов, необходимых для работы электрогенной мембраны обонятельной клетки.

Работы, опубликованные по материалам диссертации

1. Бронштейн А.А. 1964. Прижизненные наблюдения над движением волосков обонятельных клеток. Докл. АН СССР, 156, 3 : 715-718.

2. Бронштейн А.А. 1965. Электронномикроскопическое исследование обонятельных рецепторов низших позвоночных.

В сб.: Электронномикроскопические исследования по проблеме гистогенеза и регенерации (тезисы докл. к симпозиуму). Наука, М.-Л. : 5-6.

3. Бронштейн А.А., Иванов В.П. 1965а. Электронномикроскопическое исследование органа обоняния миноги. Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1, 3 : 251-261.

4. Бронштейн А.А., Иванов В.П. 1965б. Ультраструктурная организация волосков обонятельных клеток некоторых низших позвоночных и насекомых. IV Научное совещание по эволюционной физиологии (тезисы и рефераты докладов). Л. : 43-44.

5. Бронштейн А.А. 1966. Некоторые данные о тонкой структуре и цитохимии обонятельных рецепторов. В кн.: Первичные процессы в рецепторных элементах органов чувств. Наука, М.-Л. : 65-83.

6. Бронштейн А.А., Пяткина Г.А. 1966. Ультраструктурная организация волосков обонятельных клеток костистых рыб. Цитология, 8, 5 : 642-645.

7. Бронштейн А.А. 1968. Сравнительное электронномикроскопическое исследование органа обоняния позвоночных. У Научное совещание по эволюционной физиологии (тезисы и рефераты докладов). Наука. Лен. отд., Л. : 48-49.

8. Бронштейн А.А., Пяткина Г.А. 1968. Ультраструктурная организация органа обоняния степной черепахи *Testudo horsfieldi*. Журн. эволюц. биохим. и физиол., 4, 5 : 449-456.

9. Бронштейн А.А., Пяткина Г.А., Костянин Э.Г. 1968. Электронномикроскопическое и цитохимическое исследование органа обоняния земноводных. Материалы Всесоюзн. конф. "Электронномикроскопические исследования клеток и тканей", Наука, Лен. отд., Л. : 59-60.

10. Бронштейн А.А. 1969. Ультраструктурная и цитохимическая характеристика обонятельных рецепторов позвоночных. I Всесоюзн. конф. по структуре и функции обоня-

тельного анализатора. Тезисы и рефераты докл. Изд. МГУ. Москва : II-12.

11. Бронштейн А.А., Иванов В.П. 1969. Цитофизиологические и электронномикроскопические исследования органа обоняния позвоночных. Труды VII Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов. Изд. Менциереба, Тбилиси : 816-817.

12. Бронштейн А.А., Пяткина Г.А. 1969а. Электронномикроскопическое исследование локализации ионов натрия в органе обоняния лягушки *Rana temporaria*. Журн. эволюц. биохим. и физиол., 5, 3 : 274-278.

13. Бронштейн А.А., Пяткина Г.А. 1969б. Ультраструктурная организация органа обоняния птиц. VII Всесоюзн. конфер. по электронной микроскопии (тезисы докладов). Киев, Секция IV : 130.

14. Винников Я.А., Бронштейн А.А. 1969. Обонятельный анализатор. Ежегодник БМЭ, Изд. "Советская энциклопедия", Москва, 2 : 659-667.

15. Бронштейн А.А. (Bronshstein A.A.) 1970. Ultrastructural organization of the olfactory organ in vertebrates. IX Intern. Congress of Anatomists. Изд. ВНИИТИ, Москва : I-7.

16. Бронштейн А.А., Певзнер Р.А., Пяткина Г.А. 1971. Структурная и цитохимическая организация периферических отделов обонятельного и вкусового анализаторов птиц. В сб.: Анализаторные системы и ориентационное поведение птиц (матер. к симпозиуму). Изд. МГУ, Москва : I4-I6.

17. Бронштейн А.А. 1972. Структурная организация периферических отделов обонятельного анализатора и обонятельной луковицы. В руководстве "Физиология сенсорных систем", часть 2, Изд. Наука, Лен. отд. Л. : 515-529.

18. Бронштейн А.А., Леонтьев В.Г. 1972. О содержании натрия и калия в слизи обонятельной выстилки позвоночных. Журн. эволюц. биохим. и физиол., 8, 6 : 580-585.

19. Бронштейн А.А., Леонтьев В.Г., Пяткина Г.А. 1972. Строение обонятельной рецепторной клетки и некоторые физико-химические особенности окружающей ее среды. Тезисы IУ Международного биофизического конгресса. Москва, 4, сек. 16 : 28-29.

20. Бронштейн А.А. 1973а. Влияние некоторых физико-химических факторов на движения обонятельных волосков. I. Роль осмолярности. Цитология, 15, 7 : 841-865.

21. Бронштейн А.А. 1973б. Влияние некоторых физико-химических факторов на движения обонятельных волосков. II. Роль ионного состава среды. Цитология, 15, 8 : 995-1000.

22. Бронштейн А.А., Леонтьев В.Г., Пяткина Г.А. 1973. О содержании ионов в обонятельной слизи и о роли ионов в движении обонятельных жгутиков. В сб.: Механизмы работы рецепторных элементов органов чувств. Наука, Лен. отд., Л. : 98-103.

23. Бронштейн А.А., Минор А.В. 1973. О значении жгутиков и их подвижности для функции обонятельных рецепторов. Докл. АН СССР, 213, 4 : 987-989.

24. Бронштейн А.А., Пяткина Г.А. 1973. Электронно-микроскопические данные о тонком строении органов обоняния костнохрящевых и поперечноротых рыб. Бионика-1973 (IУ Всесоюзн. конфер. по бионике), 2 : 18-22.

25. Бронштейн А.А. 1974а. Электронно-микроскопические исследования органа обоняния позвоночных. Архив анатомии, гистологии и эмбриол., 67, 9 : 22-40.

26. Бронштейн А.А. 1974б. Орган обоняния позвоночных в филогенезе. Тезисы УШ Всесоюзн. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, Изд. Медицина. Узб. ССР, Ташкент : 61.

27. Бронштейн А.А., Пяткина Г.А. 1974. Особенности строения рецепторного эпителия органа обоняния осетровых и поперечноротых рыб по данным электронной микроскопии. Тезисы отчетной сессии ЦНИИОРХ, Астрахань : 23-24.

Материалы диссертации докладывались:

- На IX Международном конгрессе анатомов, Ленинград, 1970.
- На IV Международном биофизическом конгрессе, Москва, 1972.
- На VI и VIII Всесоюзных съездах анатомов, гистологов и эмбриологов, Тбилиси, 1966; Ташкент, 1974.
- На I Всесоюзной конференции по структуре и функции обонятельного анализатора, Москва, 1969.
- На Всесоюзной конференции: Электронномикроскопические исследования клеток и тканей, Ленинград, 1968.
- На VII Всесоюзной конференции по электронной микроскопии, Киев, 1969.
- На IV Всесоюзной конференции по бионике, Москва, 1973.
- На I и II Всесоюзных симпозиумах по механизмам рецепторных процессов органов чувств, Пушкино-на-Оке, 1965 и 1971.
- На IV и V совещаниях по эволюционной физиологии памяти Л.А.Орбели, 1965, 1968.
- На XIII и XVI сессиях Научного совета по комплексным проблемам физиологии человека и животных (Ленинград, 1969 и 1972).



РТИИ ТИИ. ВМП ЗАК. 933 ТИР. 299 4/Х-74Г.

