

А.О.Касумян

Боковая линия рыб



Издательство Московского университета

2003

Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова
Биологический факультет
Кафедра ихтиологии

А.О.Касумян

Боковая линия рыб

Учебное пособие к курсу лекций
«Физиология рыб»

Издательство Московского университета
2003

УДК 597

ББК 28.693.32

К 28

Издание осуществлено в авторской редакции при поддержке Программы
“Ведущие научные школы”, грант №НШ-1334.2003.4

ISBN 5-211-06024-5

© Касумян А.О., 2003

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | | |
|------|--|----|
| 1. | Введение | 4 |
| 2. | Структурная организация органов боковой линии | 5 |
| 2.1. | Свободные невромасты | 9 |
| 2.2. | Каналы | 17 |
| 2.3. | Пузырьки Сави и спиракулярный орган | 36 |
| 3. | Иннервация органов боковой линии | 38 |
| 4. | Функциональные характеристики | 39 |
| 5. | Природа и источники адекватных стимулов, гидродинамический камуфляж | 55 |
| 6. | Роль боковой линии в поведении рыб | 61 |
| 6.1. | Пищевое поведение | 61 |
| 6.2. | Защитное поведение | 72 |
| 6.3. | Стайное поведение | 73 |
| 6.4. | Нерестовое и родительское поведение | 74 |
| 6.5. | Ориентация в пространстве и реакция на поток | 77 |
| 7. | Формирование в онтогенезе | 82 |
| 8. | Влияние антропогенных факторов | 87 |
| 9. | Заключение | 89 |
| 10. | Рекомендованная литература | 90 |
| 11. | Дополнительная литература | 91 |

1. ВВЕДЕНИЕ

Боковая линия, или, как ее часто называют, **сейсмосенсорная система**, представляет собой специализированную механосенсорную систему, присущую большинству низших позвоночных животных (анамний) – круглоротым, всем классам рыб и многим амфибиям. Боковая линия считается эволюционной предшественницей других более сложно организованных механосенсорных систем – слуховой и вестибулярной, хотя следует отметить, такой взгляд в последнее время подвергается сомнению. Все эти системы имеют единое происхождение поскольку развиваются из общего зачатка (эктодермального утолщения): боковая линия – из клеток, относящихся к пре- и постслуховым плакодам, а сенсорные структуры лабиринта – из клеток центральной слуховой плакоды. Рецепторными элементами боковой линии, также как и слуховой и вестибулярной систем, являются типичные волосковые клетки. Благодаря общности происхождения и тому, что периферический отдел формируется одним и тем же типом рецепторных клеток, эти системы часто объединяют под одним общим названием – акустико-латеральная или октаво-латеральная система. Довольно длительное время к боковой линии относили электрорецепцию, которую называли специализированной системой боковой линии. И лишь относительно недавно электрорецепцию, сенсорными элементами которой являются модифицированные волосковые клетки, стали рассматривать в качестве самостоятельной сенсорной системы. Морфологические исследования, выполненные в последние годы, дают основание считать, что электрорецепция и боковая линия существовали в качестве самостоятельных сенсорных систем уже у примитивных форм позвоночных животных, предковых для рыб и рыбообразных.

Боковая линия относится к относительно хорошо изученным сенсорным системам рыб. Исследования в этой области продолжают успешно развиваться во многих странах. В России детальное изучение боковой линии было начато еще в 19 веке П.И.Митрофановым, который на обширном материале по

развитию миног, акул и костистых рыб впервые показал общность происхождения органов боковой линии и слуховой системы. В начале 20 века эти работы были продолжены исследованиями Н.К.Кольцова, Д.К.Третьякова, В.Владыкова. Большой вклад в раскрытии процессов формирования боковой линии в онтогенезе рыб сделан Н.Н.Дислером. Изучению морфологии боковой линии посвящены работы В.М.Макушка, А.В.Неелова, В.Г.Сиделевой, С.А.Смирнова, Н.В.Парина, Д.А.Астахова, А.В.Балушкина, С.А.Евсеев и других. Функциональные параметры боковой линии, организацию ее центральных структур и роль в поведении рыб исследовали Г.А.Малюкина, Ю.Н.Андриянов, О.Б.Ильинский, Д.С.Павлов, С.Н.Тюрюков. В последние десятилетия работы этого направления проводятся в России лишь спорадически.

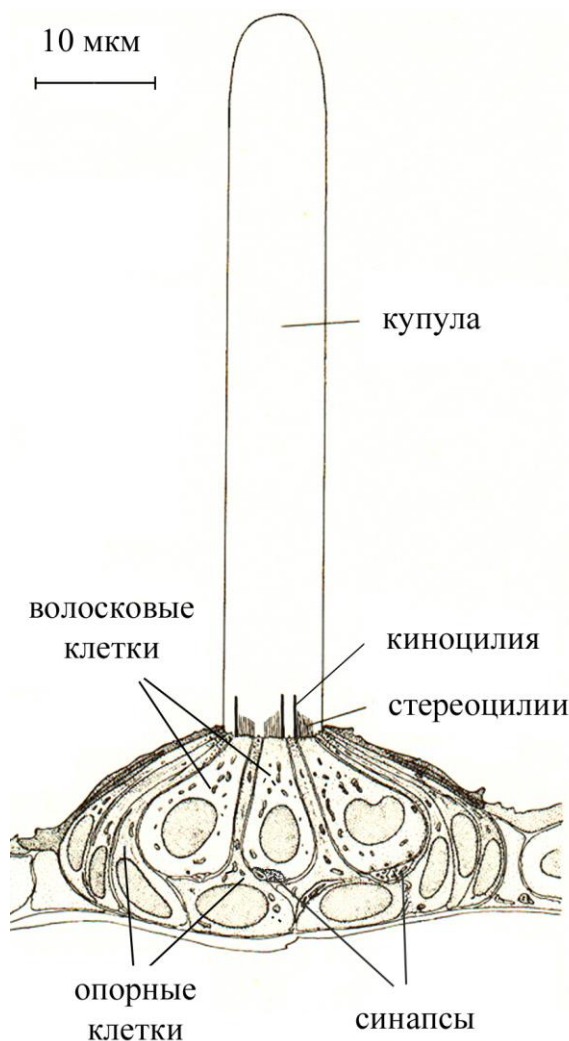


Рисунок 1. Основные структурные элементы невромаста.

2. СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ОРГАНОВ БОКОВОЙ ЛИНИИ

Органами боковой линии, формирующими периферический отдел этой сенсорной системы, служат **невромасты** — эпидермальные образования, имеющие характерную структуру (рис. 1). Невромасты («чувствующие бугорки» по устаревшей терминологии) состоят из двух основных типов клеток — волосковых и опорных. **Волосковые клетки** относятся к вторичночувствующим рецепторным клеткам и имеют

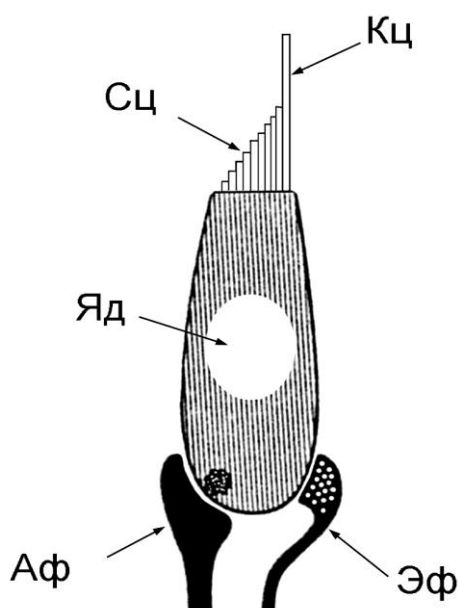


Рисунок 2. Схема волосковой клетки: Кц – киноцилия, Сц – стереоцилии, Яд – ядро клетки, Аф – афферентное нервные волокно, Эф – эфферентное нервные волокно.

эпидермальное происхождение (рис. 2). Каждая из волосковых клеток несет на своей свободной поверхности одну высокую **киноцилию** (5-10 мкм) и от 30 до 150 более коротких, но разных по высоте **стереоцилий** (до 2-3 мкм). Высота стереоцилий закономерно снижается по мере удаления от киноцилии, всегда располагающейся эксцентрично. Такое положение киноцилии делает волосковую клетку морфологически **поляризованной**. По своему внутреннему строению киноцилия напоминает подвижные жгутики, имеющие характерную систему микротрубочек (9+2), у стереоцилий подобные структуры отсутствуют.

Число волосковых клеток в невромах зависит от его размера и широко варьирует – от нескольких десятков или сотен до нескольких тысяч.

Средняя плотность волосковых клеток в невромах варьирует в меньшей степени и составляет у обыкновенного ерша *Gymnocephalus cernuus* около 38.000 шт./мм², в невромах подкаменщика *Cottus bairdi* – около 50.000 шт./мм² и в невромах австралийской куньей акулы *Mustelus antarcticus* (Triakidae) – 40.000-52.500 шт./мм². Волосковые клетки в невромах ориентированы в двух взаимно противоположных направлениях (рис. 3). Зоны с одинаково ориентированными рецепторными клетками в невромах отсутствуют и поэтому даже соседние волосковые клетки в невромах могут

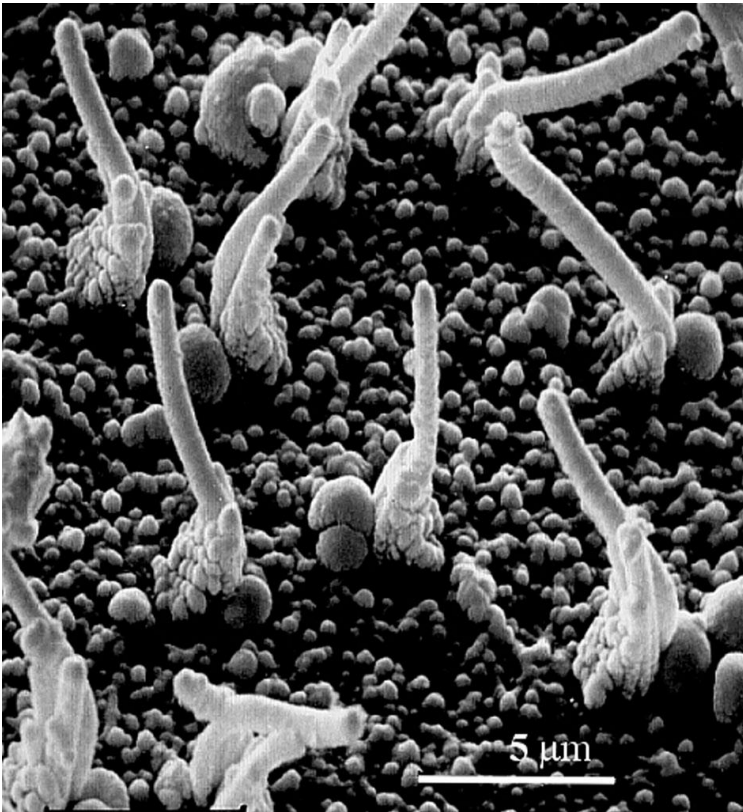


Рисунок 3. Поверхность сенсорного эпителия невромаста обыкновенного ерша, *Gymnocephalus cernuus* (по Jakubowski – <http://darwin.iz.uj.edu.pl/iz/anatomy/jakub/>).

быть ориентированы в противоположные стороны. Соотношение клеток с противоположной ориентацией в канальных невромастах близко к 1:1.

Каждая из волосковых клеток окружена **опорными клетками**, а по периферии невромаста, где рецепторные клетки отсутствуют, располагаются так называемые **покровные клетки**, отделяющие **сенсорный эпителий** невромаста от обычного эпителия. Поверхность сенсорной зоны невромаста составляет от 40 до 80% от общей площади основания

невромаста. В базальной своей части волосковая клетка имеет синаптические контакты с афферентными и эфферентными нервными волокнами. **Афферентные нервные волокна**, по которым электрический сигнал поступает в нервные центры боковой линии, подходя к невромасту, у многих рыб теряют миелиновую оболочку и сильно ветвятся, образуя плотный нервный клубочек (рис. 4). Каждое из нервных волокон контактирует не с одной, а с несколькими одинаково ориентированными волосковыми клетками. Центральная регуляция волосковых клеток осуществляется благодаря **эфферентным нервам**.

Киноцилии и стереоцилии волосковых клеток погружены в прозрачную и гибкую **купулу**, вертикально возвышающуюся над поверхностью сенсорного

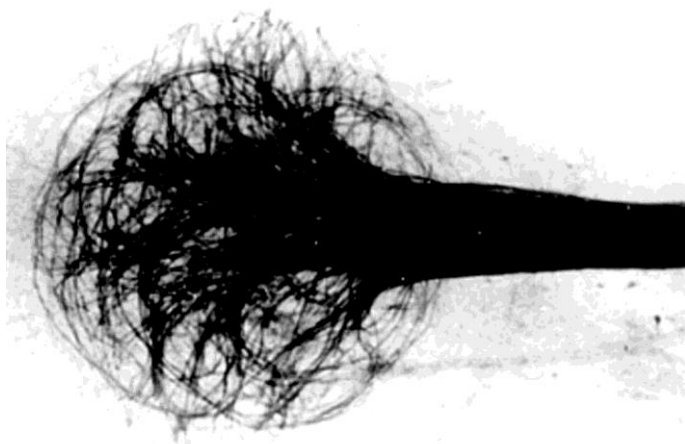


Рисунок 4. Ветвление нервного волокна, подходящего к невромасту у обыкновенного ерша, *Gymnocephalus cernuus* (по Jakubowski – <http://darwin.iz.uj.edu.pl/iz/anatomy/jakub/>)

эпителия и имеющую вид цилиндра, полусферы или лопасти. Гелеобразная вязкая масса мукополисахаридной природы, из которой состоит купулы, секретируется нерецепторными клетками невромаста: внутренняя часть купулы, как полагают, опорными клетками, а наружный слой купулы – покровными. Имеются данные, что купула имеет определенную внутреннюю структуру в виде нитей или тяжей повышенной плотности.

Выработка секрета, так же как и его потеря из-за эрозии апикального участка купулы происходит постоянно. У разных видов рыб и в зависимости от расположения невромаста высота купулы составляет от 0.1 до 0.7 мм и поэтому хорошо различима уже при небольшом увеличении. Невромасты обильно снабжаются кровью благодаря развитой сети кровеносных капилляров (рис. 5).

Различают два типа невромастов – свободные, или поверхностные, и канальные. **Свободные невромасты** располагаются открыто на поверхности тела рыб, их купула омывается водой и испытывает непосредственное воздействие внешней среды. Среди свободных невромастов выделяют первичные, или **педоморфные невромасты**, которые развиваются из плакод, и вторичные, или **неоморфные невромасты**, которые либо отпочковываются от первичных невромастов, либо возникают из эпидермальных клеток благодаря индуцирующему влиянию афферентных нервов. Все **канальные невромасты** относятся к первичным невромастам, они скрыты внутри эпидермальных или костных каналов, имеющих у рыб на туловище и на голове и открывающихся

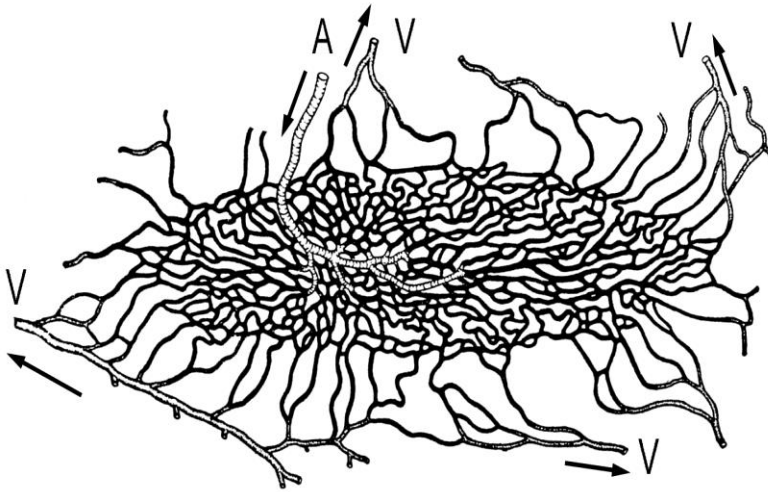


Рисунок 5. Капиллярная сеть невромаста смариды *Spicara smaris*: А – артерии, V - вены (по Jakubowski, 1966b).

наружу специальными порами. Свободные и каналные невромасты различаются структурными особенностями и функциональными характеристиками, а также той ролью, которую они играют в поведении рыб. Невромасты, свободные или каналные, или и те и другие одновременно, имеются у всех без исключения видов рыб.

2.1. Свободные невромасты

Свободные невромасты сравнительно небольшие по размерам, обычно они имеют цилиндрическую купулу и округлое основание, диаметр которого редко достигает 100 мкм (рис. 6 и 7). У представителей некоторых родов (*Phrynichthys*, *Neoceratias*, *Astyanax*, *Gobius*) основание свободных невромастов вытянуто, а купула сжата с боков, т.е. соответствует по своему сечению основанию невромаста. Число волосковых клеток в свободных невромастах относительно невелико — от нескольких десятков до нескольких сотен.

Свободные невромасты имеются у миног Petromyzontes (у миксин Mixini типичные невромасты отсутствуют), весьма многочисленны они у хрящевых

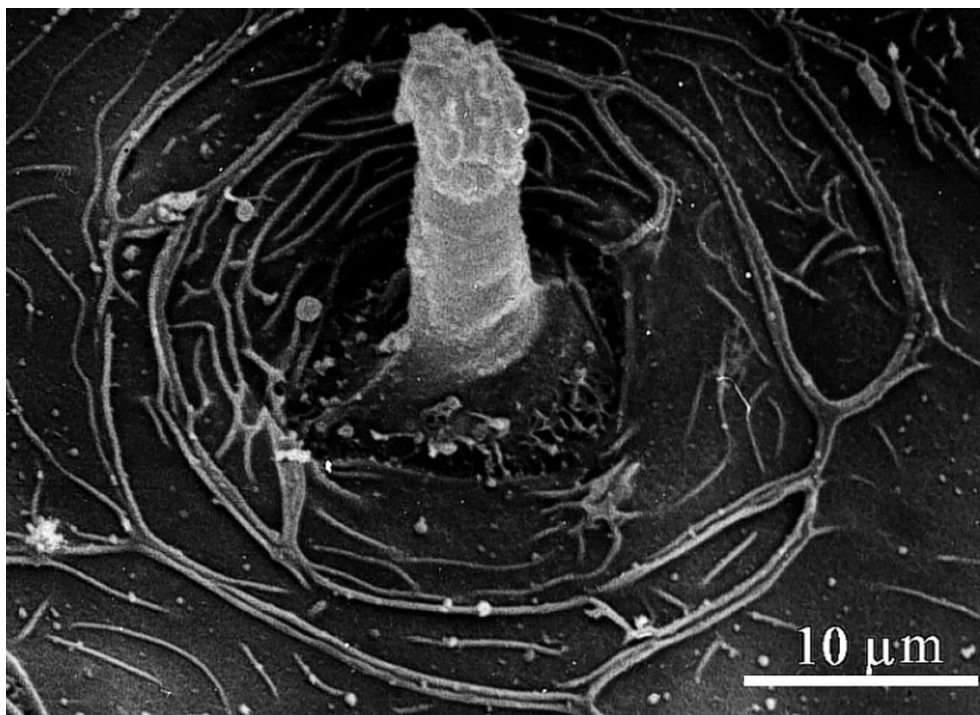


Рисунок 6. Купула свободного невромаста мексиканской пещерной рыбы *Astyanax jordani* (по Jakubowski – <http://darwin.iz.uj.edu.pl/iz/anatomy/jakub/>).

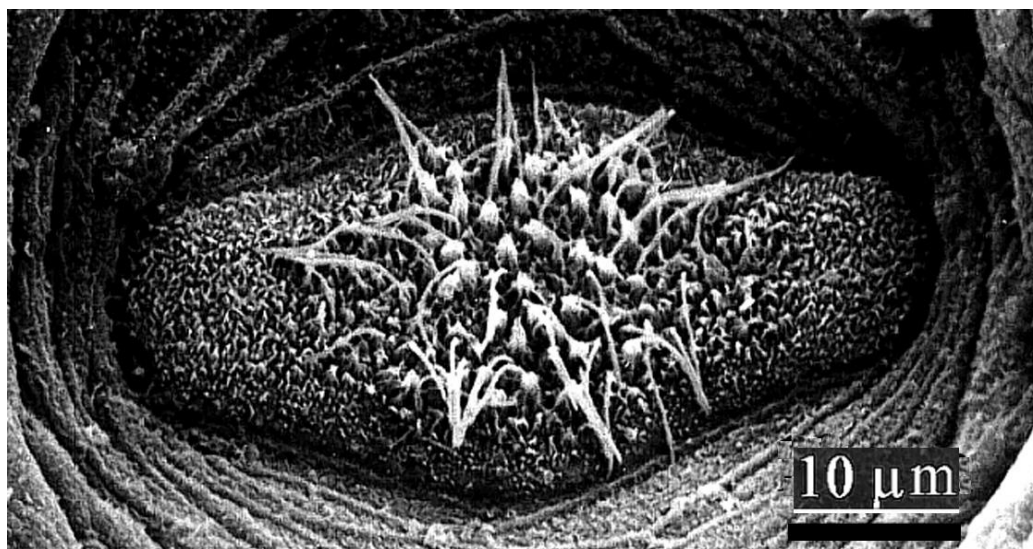


Рисунок 7. Основание свободного невромаста линя *Tinca tinca* после удаления купулы (по Jakubowski – <http://darwin.iz.uj.edu.pl/iz/anatomy/jakub/>).

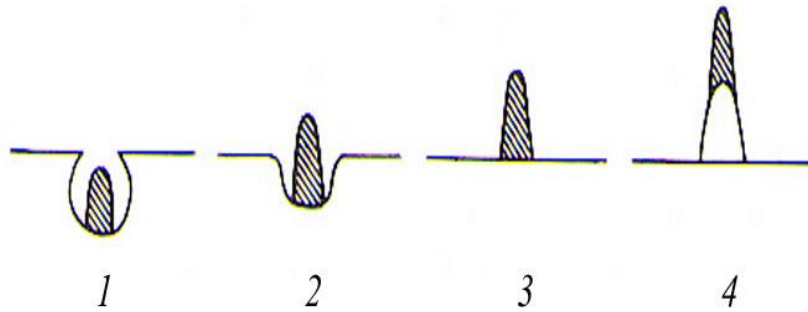


Рисунок 8. Основные типы расположения свободных невромастов:

1 – невромаст и его купула полностью скрыты в эпидермальной ямке;
 2 – основание невромаста находится на дне ямки, но вершина купулы выходит за пределы ямки; 3 – основание невромаста располагается на одном уровне с внешней поверхностью тела рыб; 4 – невромаст располагается на эпидермальном бугорке или папилле.

рыб Chondrichthyes и у ряда групп костистых рыб – сельдевых Clupeidae, карповых Cyprinidae, у некоторых из харациновых Characinidae (*Astyanax*). Располагаются свободные невромасты открыто на голове и туловище рыб, а у некоторых видов и на хвостовом плавнике, чаще всего на одном уровне с поверхностью окружающего их эпителия (рис. 8). Иногда свободные невромасты встречаются на небольших по высоте **бугорках**, как у миног. У бычков *Gobius*, *Pomatoschistus* (Gobiidae), у глубоководных удильщиков *Neoceratias* (Neoceratiidae), *Phrynychtyis* (Diceratiidae) и других Ceratoidea (Lophiiformes) бугорки, несущие свободные невромасты, довольно крупные и имеют вид высоких **папилл** (рис. 9). У хрящевых и некоторых других рыб (например, у американской щуки *Esox americanus*, канальных сомов Ictaluridae, у ильной рыбы *Amia calva*, личинок карпа *Cyprinus carpio* и др.) свободные невромасты могут находиться в углублениях эпителия. У акул, скатов, химер и у некостистых костных рыб – двоякодышащих (*Lepidosiren*, *Neoceratodus*, *Protopterus*), многоперовых (Polypteridae) и других – невромасты

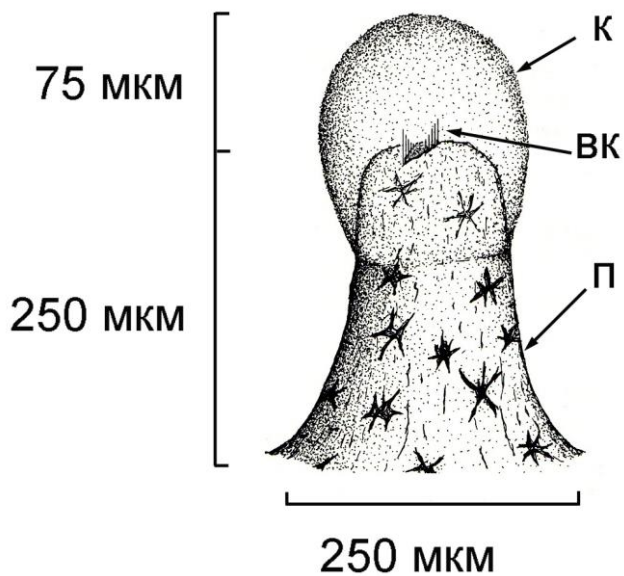


Рисунок 9. Свободный невромаст черного бычка *Gobius niger* на вершине эпидермальной папиллы: К – купула; ВК – волосковая клетка; П – папилла (по Marshall, 1986).

располагаются на небольших бугорках, возвышающихся на дне эпителиальных ямок или углублений. Свободные невромасты у этих рыб называют **ямковыми органами** (pit organs). Ранее их ошибочно относили к электрорецепторным структурам, однако детальные морфологические исследования, выполненные в последнее время, показали, что ямковые органы представляют собой типичные свободные невромасты. У низших акул, химер и многих некостистых костных рыб ямковые органы располагаются на теле в виде рядов, иногда погруженных в желобки. Это послужило основанием для гипотезы о том, что такие ряды ямковых органов представляют собой аналоги каналов боковой линии и что они возникли в процессе эволюции из типичных каналов боковой линии, присущих уже примитивным предковым формам позвоночных. Предполагается, что у этих рыб процесс формирования каналов не завершается образованием эпидермальной крыши и что ямковые органы представляют собой модифицированные канальные невромасты. Примечательно, что у латимерии *Latimeria chalumnae* желобки, на дне которых имеются ямковые органы, покрыты тонкой кожной мембраной.

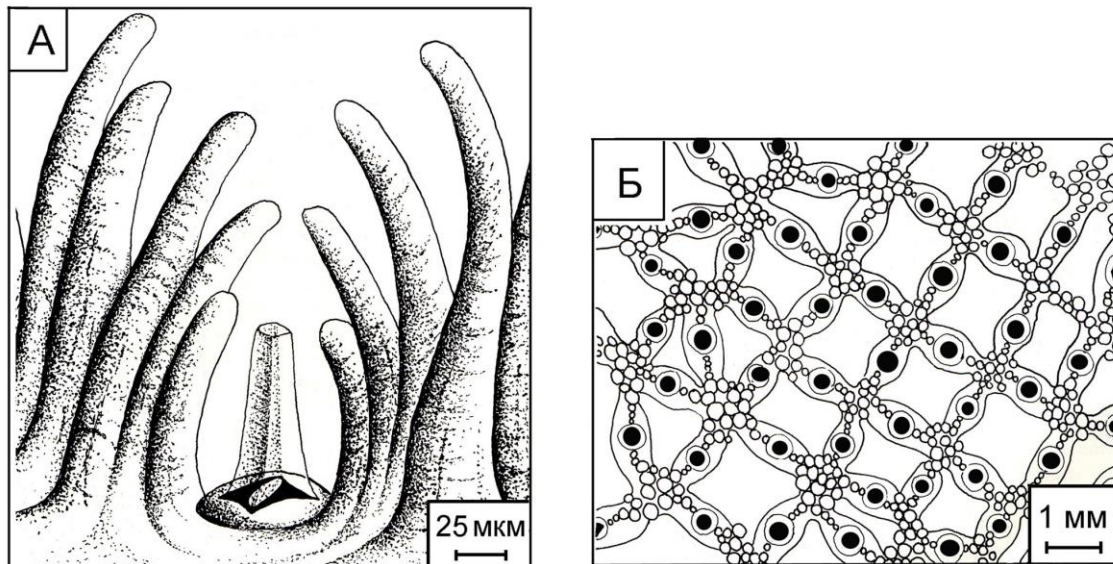


Рисунок 10. Свободные невромасты на слепой поверхности головы европейской морской солеи *Solea vulgaris*: А – одиночный невромаст, окруженный многочисленными эпидермальными папиллами; Б – схема расположения свободных невромастов (темные круги) и эпидермальных папилл (светлые круги) (по Appelbaum, Schemmel, 1983).

Весьма своеобразна система свободных невромастов на слепой стороне головы европейской морской солеи *Solea vulgaris*. Плотность невромастов здесь варьирует от 5 до 10 шт./мм², располагаются они упорядоченно на равном расстоянии друг от друга и окружены со всех сторон высокими (до 3 мм у взрослых особей) пальцеобразными выростами-папиллами (рис. 10). Считается, что папиллы, возвышающиеся над относительно высокой (около 100 мкм) ромбовидной куполой невромаста, защищают ее от повреждений во время перемещений и питания этих донных рыб. Подобные же папиллы окружают свободные невромасты на слепой стороне тела у новозеландской солевидной камбалы *Peltorhamphus novaezeelandiae*. В связи с большим разнообразием свободных невромастов предложена система их классификации.

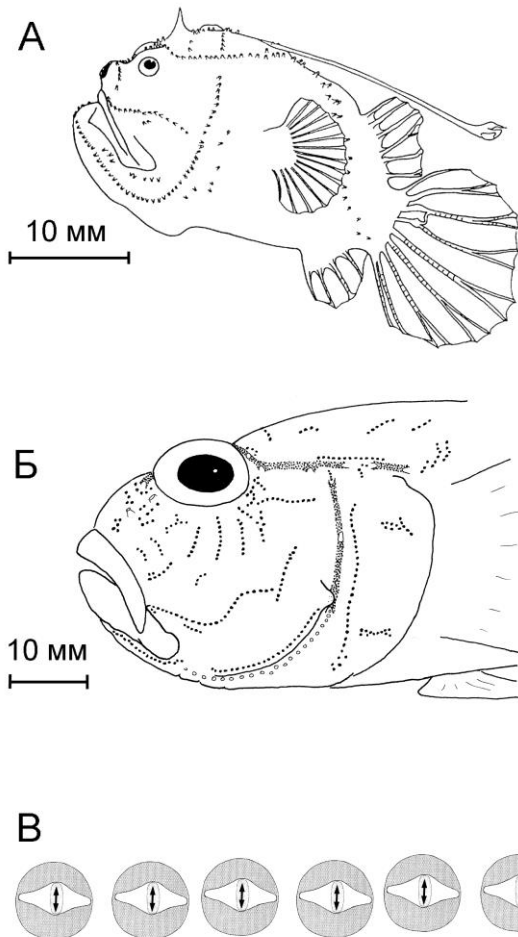


Рисунок 11. Ряды свободных невромастов: А – на голове и туловище типового фринихта *Phrynichthys wedli* (по Marshall, 1996), Б – на голове черного бычка *Gobius niger*, В – поляризация свободных невромастов, образующих ряды на голове черного бычка (по Marshall, 1986).

Свободные невромасты могут образовывать группы или короткие не соединяющиеся между собой ряды, как, например, у бычковых рыб (Gobiidae) или глубоководных удильщиков *Phrynichthys* (Diceratiidae) (рис. 11). Ориентация объединенных в один и тот же ряд невромастов, совпадает и, как правило, перпендикулярна направлению ряда. На поверхности туловища и на голове рыб свободные невромасты часто встречаются вблизи каналов боковой линии. В последнем случае невромасты ориентированы параллельно или перпендикулярно направлению канала (педоморфные, или первичные свободные невромасты). Свободные невромасты неоморфного типа (вторичные невромасты) имеет самую разную ориентацию, независимую от направления канала. Благодаря способности к пролиферации их число,

Таблица 1. Число свободных и канальных невроматов на голове и туловище у тресковых рыб (по Halama, 1977).

| Вид | Число невроматов | | | |
|--|------------------|----------------|--------------|----------------|
| | Свободных | | канальных | |
| | на голове | на туловище | на голове | на туловище |
| Мерланг, <i>Odontogadus merlangus</i> | 54-66 | 87-101 | 32 | 26-31 |
| Сайда, <i>Pollachius virens</i> | 61-85 | 67-89 | 32 | 38-44 |
| Атлантическая треска, <i>Gadus morhua</i> | 76-91 | 78-101 | 32 | 37-44 |
| Атлантический томкод, <i>Microgadus tomcod</i> | 95-117 | 90-110 | 32 | 45-51 |
| Обыкновенная навага, <i>Eleginus navaga</i> | 113-115 | 106 | 32 | - |
| Дальневосточная навага, <i>Eleginus glacilis</i> | 118-122 | 105-111 | 32 | 52-54 |
| Сайка, <i>Boreogadus saida</i> | 121-147 | 72-81 | 32 | 29-35 |
| Востоносибирская треска, <i>Arctogadus borisovi</i> | - | - | 32 | - |
| Ледовая треска, <i>Arctogadus glacialis</i> | 168-173 | 84-85 | 32 | 32-34 |
| Минтай, <i>Theragra chalcogramma</i> | 110-128 | - | 32 | 25-31 |
| Путассу, <i>Micromesistius poutassou</i> | - | - | 32 | 31 |

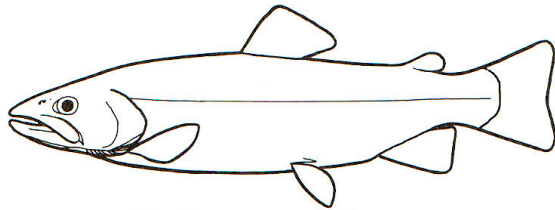
особенно в раннем онтогенезе рыб, быстро увеличивается. Количество и топография свободных невроматов на голове рыб варьируют слабее, чем на туловище.

Подсчитано, что у половозрелой золотой рыбки *Carassius auratus* число свободных невроматов на каждой стороне туловища составляет около 1000, число канальных невроматов значительно меньше и колеблется от 52 до 60. Количество свободных невроматов выше, чем канальных и у тресковых рыб Gadidae (табл. 1). Однако у многих рыб свободных невроматов мало или они почти полностью отсутствуют, как, например, у сомовых Siluridae и клюворылых Mormyridae, что связывают с наличием у этих пресноводных рыб многочисленных ампулярных электрорецепторов, гомологичных свободным невромам. У рыб, обитающих в условиях потока и турбулентции, свободные невроматы обычно немногочисленны или отсутствуют практически полностью. У рыб – обитателей медленных или стоячих вод, свободные невроматы гораздо многочисленнее. От образа жизни рыб и роли боковой линии в их поведении может зависеть не только численность, но и некоторые другие структурные особенности свободных невроматов. Например, у пещерной (слепой) формы астианакса *Astyanax fasciatus* (ранее рассматривавшейся в качестве самостоятельного вида *A. mexicanus*) купула свободных невроматов в 2 раза выше, чем у невроматов зрячей формы этого вида. Аналогичным образом по высоте купулы отличаются между собой виды рыб, в разной степени адаптированные к жизни в подземных водоемах. У слепых рыб наиболее высокие купулы имеют невроматы, расположенные на голове (до 300 мкм), на теле невроматы почти в 3 раза ниже, их высота закономерно уменьшается в ростро-каудальном направлении.

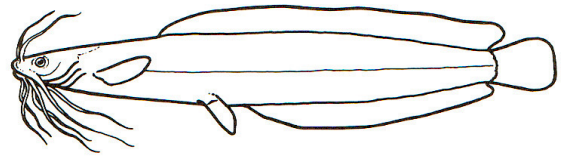
2.2. Каналы

О существовании у рыб каналов боковой линии известно по крайней мере с 17 века. В то время их относили не к сенсорным структурам, а к органам, отвечающим за выделение кожной слизи. У большинства видов рыб каналы боковой линии имеются на туловище и на голове. **Туловищный канал** обычно один и проходит в rostro-каудальном направлении по середине боковой поверхности тела (медиолатеральное положение) от височной области до хвостового плавника или даже заходит на хвостовой плавник, как у палтусов *Hippoglossus*, *Reinhardtius*, *Atheresthes*. У некоторых рыб боковая линия смещена в дорзальном (*Uranoscopidae*, *Trachiidae*) или вентральном (*Exocoetidae*) направлении, может изгибаться характерным для данного вида рыб образом (*Chaetodontidae*, *Pentacerotidae* и др.), чаще всего вблизи грудных плавников, может резко менять свое направление (*Balistidae*), иметь разрывы (*Scaridae*, *Cichlidae*) или завершаться, не достигнув хвостового стебля или хвостового плавника (у некоторых карповых и корюшковых рыб – верховки *Leucaspius delineatus*, горчака *Rhodeus sericeus amarus*, европейской корюшки *Osmerus eperlanus* и др.) (рис. 12, 13 и 14).

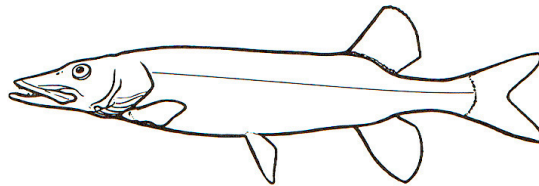
У большинства видов на боковой поверхности туловища имеется один канал, но у таких рыб, как терпуговые (*Hexagrammidae*), восьмилинейные морские выюны *Xiphister* (*Stichaeidae*) и нототениоидные (*Notothenioidi*) с каждой стороны тела имеется несколько параллельных каналов – 4-6 и более. Несколькими туловищными каналами боковой линии обладали многие древние (вымершие) костные рыбы. У ныне живущих рыб **множественность туловищных каналов** встречается у представителей 13 семейств. **Дополнительные ветви** боковой линии имеются на хвостовом плавнике у палтусов *Hippoglossus* и *Reinhardtius*. В соответствии с расположением на туловище различают **дорсальный, медиальный, анальный, инфраанальный**



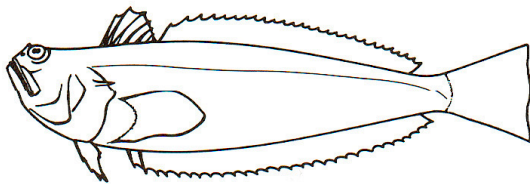
Salmonidae



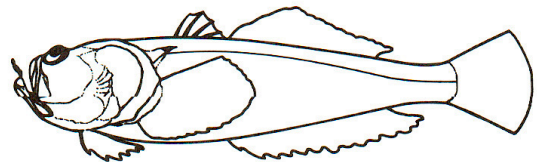
Clariidae



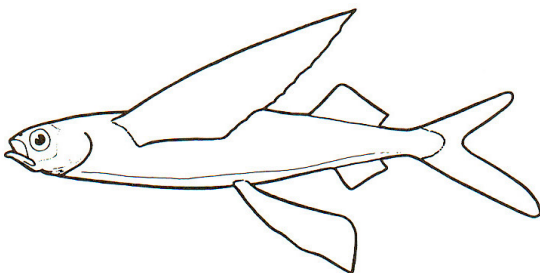
Esocidae



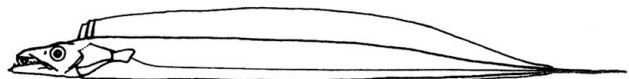
Trachiidae



Uranoscopidae

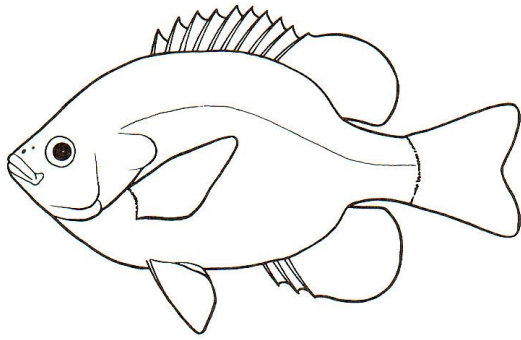


Exocoetidae

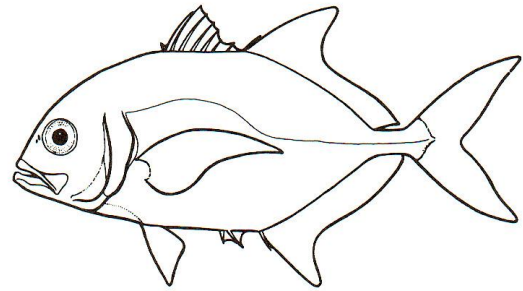


Trichiuridae

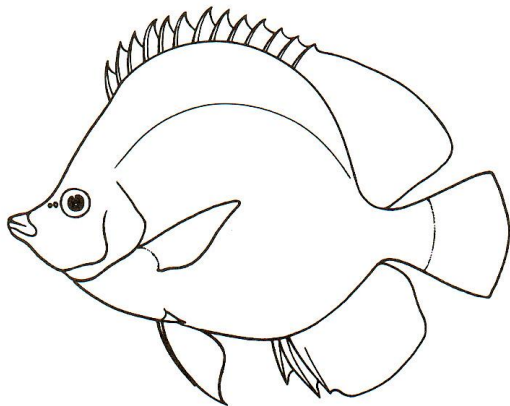
Рисунок 12. Примеры рыб с прямым медио-латеральным туловищным каналом боковой линии (Salmonidae, Clariidae, Esocidae) и рыб с туловищным каналом, смещенным в дорсальном (Trachiidae, Uranoscopidae) или вентральном направлении (Exocoetidae, Trichiuridae).



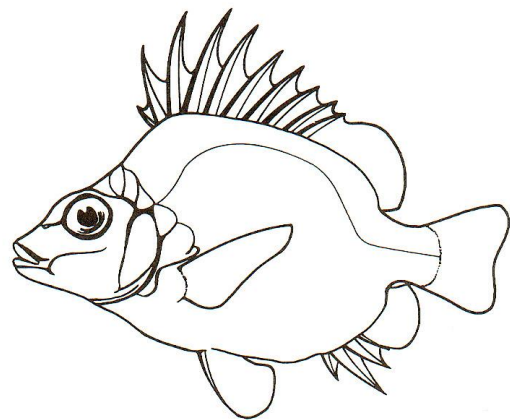
Centrarchidae



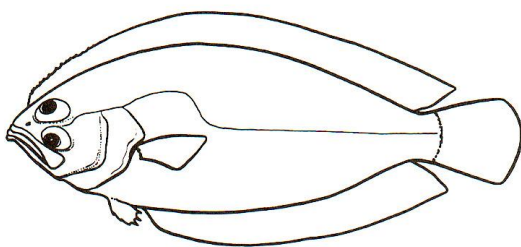
Carangidae



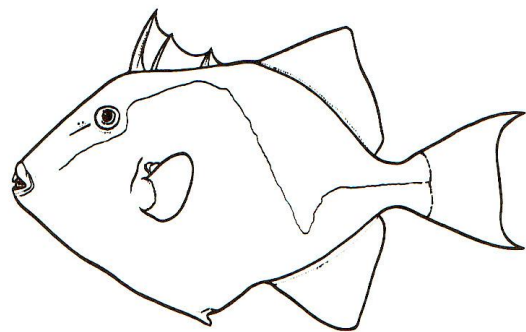
Chaetodontidae



Pentocerotidae

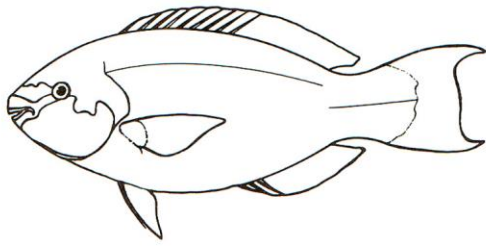


Pleuronectidae

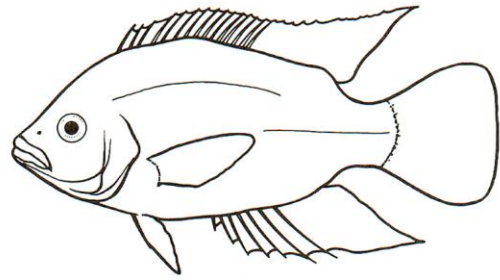


Balistidae

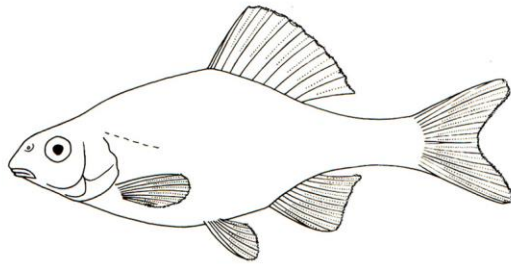
Рисунок 13. Примеры рыб с изогнутым (Centrarchidae, Carangidae, Chaetodontidae, Pentocerotidae, Pleuronectidae) или зигзагообразным (Balistidae) туловищным каналом боковой линии.



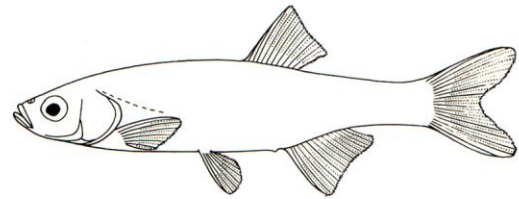
Scaridae



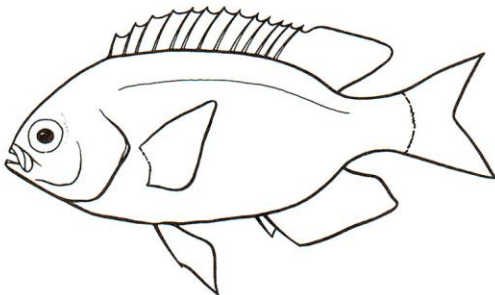
Cichlidae



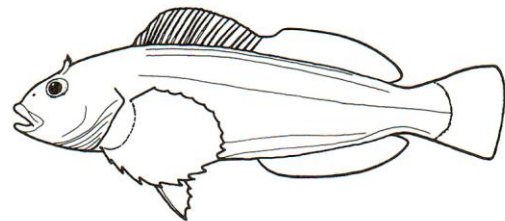
Rhodeus sericeus



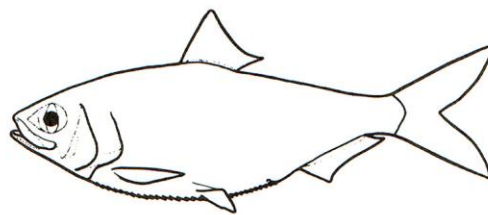
Leucaspius delineatus



Pomacentridae



Hexagrammidae



Clupeidae

Рисунок 14. Примеры рыб с прерывистым туловищным каналом боковой линии (Scaridae, Cichlidae), с неполным туловищным каналом (горчак *Rhodeus sericeus*, верховка *Leucaspius delineatus*), с несколькими параллельными туловищными каналами (Hexagrammidae) и рыб, не имеющих туловищных каналов (Clupeidae).

и другие туловищные каналы. У сельдевых рыб (Clupeidae), у байкальских эндемиков – глубоководных туловищные каналы отсутствуют вовсе.

На голове рыб имеется широколобок (Abyssocottidae) и у глубоководных удильщиков надсемейства Ceratoidea не один, а несколько каналов, которые могут проходить как в коже, так и в покровных костях. В первом случае каналы имеют относительно большой внутренний просвет и их называют **широкими каналами**, в таких каналах костный свод может быть лишь над местом расположения невромаста. Диаметр **узких каналов**, проходящих в костях, значительно меньше. В среднем, ширина каналов на голове рыб колеблется в

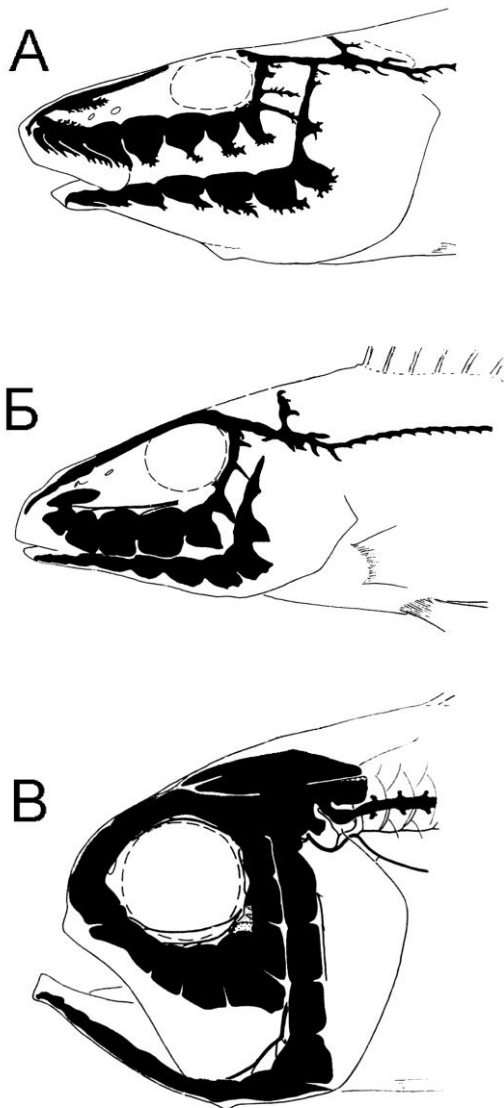


Рисунок 15. Каналы боковой линии на голове у обыкновенного чопы, *Zingel zingel* (А), полосатого ерша, *Gymnocephalus schraetser* (Б) и средиземноморского большеголова *Hoplostethus mediterraneus* (В) (по Jakubowski, 1967, 1974).

в широких пределах, от 0.1 до 2-3 мм. Наиболее крупные каналы – до 7 мм в ширину – имеет мелкая батипелагическая рыба поромитра *Poromitra* (Melamphaeidae). У тупорылого макруруса *Coryphaenoides rupestris* внутренний объем широких каналов может составлять не менее 3.5% от общего объема тела. Широкие каналы на голове имеют многие представители ошибневых (Brotulidae), галозавровых (Halosauridae), светящихся анчоусов (Myctophidae), меламафевых (Melamphaeidae), эверманелловых (Evermannellidae), платитроктных (Platytrichtidae) и другие обитатели океанических глубин. У Holocerphali широкие каналы на голове окружены поддерживающей их хрящевой оболочкой. У большинства видов рыб каналы боковой линии на голове образуют развитую, сложно разветвленную систему, которая в ряде случаев может занимать почти всю поверхность головы или ее значительную часть (рис. 15). У некоторых из Cobitidae, Gobiidae, Cyprinodontidae и Nemyrhamphidae каналы на голове отсутствуют, также как и на туловище, и поэтому у этих рыб боковая линия представлена лишь свободными невромастами.

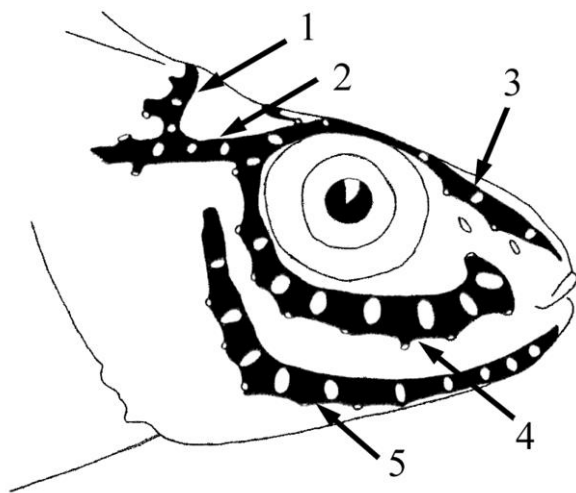


Рисунок 16. Каналы боковой линии на голове у обыкновенного ерша

Gymnocephalus cernuus:

- 1 – верхневисочная, или фронтальная, комиссура, 2 – височный,
- 3 – надглазничный,
- 4 – подглазничный,
- 5 – предкрышечно-нижнечелюстной.

Белыми овалами показано расположение и размеры канальных невроматов (по Jakubowski, 1967).

В соответствии с расположением и приуроченностью к определенным костям головы у рыб выделяют **надглазничный** (infraorbital) и **подглазничный** (supraorbital) каналы, **височный** канал (temporal), **нижнечелюстной** (mandibular), **крышечный** (opercular), **предкрышечный** (preopercular), **предкрышечно-нижнечелюстной** (preoperculo-mandibular) и ряд других. Каналы на разных сторонах головы связывает в единую сеть **верхневисочный** канал, или **верхневисочная комиссура** (supratemporal commissure) (рис. 16). Эта схема является обобщенной, у многих видов рыб некоторые из этих каналов либо слабо развиты, либо полностью редуцированы (например, подглазничный канал на глазной стороне у камбал рода *Liopsetta*). Могут присутствовать другие каналы, замещающие или дополняющие перечисленные выше, например, **этмоидальный** канал у сельдевых, (Nototheniidae). У таких рыб как сельдевые (Clupeidae), ставридовые (Carangidae), скумбриевого (Scombridae), парусниковые (Istiophoridae) основные каналы многократно ветвятся (**рамыфикация каналов**) и создают на голове сложно организованную сеть **канальцев** (canaliculi) (рис. 17).

В типичном случае каналы на туловище и на голове сообщаются с внешней средой короткими соединительными трубками, заканчивающимися на поверхности тела рыб **порами**. Поры удалены друг от друга примерно на одинаковое расстояние, однако имеются и исключения – так, у налима *Lota lota* в туловищном канале поры имеются лишь в его ростральном и куадальном участках и отсутствуют в средней части канала. На голове рыб поры боковой линии, как правило, особенно хорошо заметны из-за своих больших размеров. Например, у таких относительно мелких рыб как байкальские подкаменщики (*TL* 8-10 см) – большеголовой широколобки *Batrachocottus baicalensis* и каменной широколобки *Paracottus knerii* – диаметр пор в мандибулярном канале достигает соответственно 0.6-0.8 и 0.4-0.5 мм. У бычковых рыб крупные поры получили специальное название – **генипоры** (щечные поры).

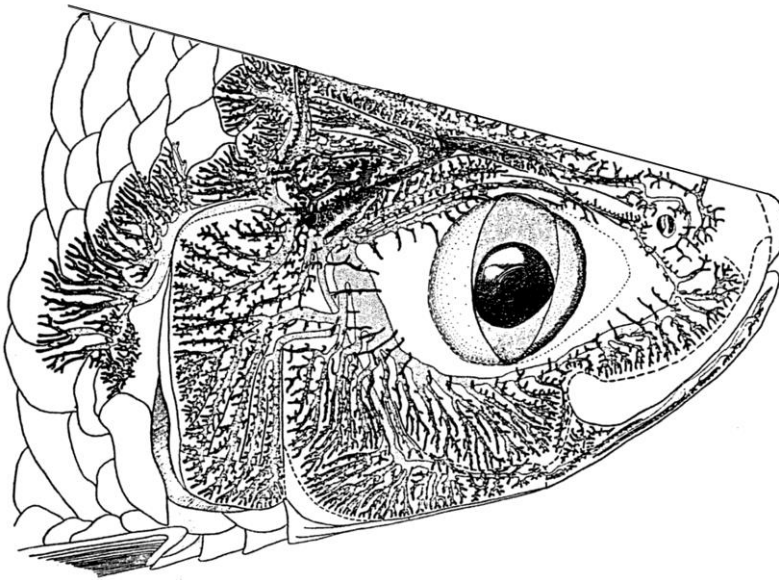


Рисунок 17.

Сеть каналов и
канальцев боковой
линии на голове
европейской сардины
Sardina pilchardus
(по Wohlfahrt, 1937).

У рыб, имеющих чешую, например, у лососевых и многих других, поры туловищных каналов прободают ее в нескольких местах и обеспечивают связь невромастов с окружающей средой (рис. 18). У скумбриевых рыб такие чешуи значительно крупнее, толще других и называются **щитками** (scutes). У щук чешуи боковой линии имеют в своей задней (свободной) части характерный вырез и углубление с дорсальной стороны, в котором располагаются туловищные невромасты. У некоторых рыб (хрящевые рыбы, некоторые костистые – *Dorosoma*) от основного канала боковой линии к поре идет относительно длинный канал, который в свою очередь может неоднократно ветвиться и открываться на поверхность тела самостоятельными порами (до 10 у гладкого ската-бабочки *Gymnura micrura*) (рис. 19). Обычно ветвление каналов и образование **дополнительных пор** наблюдается у крупных особей. Считается, что таким образом обеспечивается хорошее сообщение канальных невромастов, число которых остается постоянным, с внешней средой, несмотря на продолжающийся рост рыб и соответствующее увеличение длины туловищного канала. У европейской морской солеи вскоре после

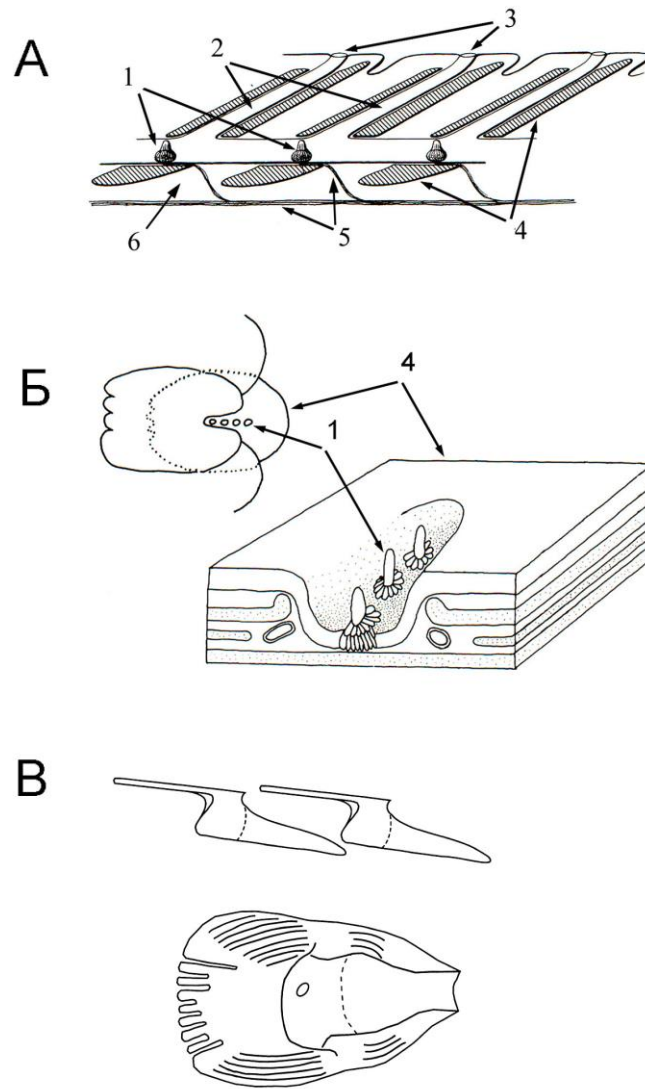


Рисунок 18. Особенности морфологии туловищных каналов рыб, имеющих чешую. А – сагиттальный разрез канала: 1 – невромасты, 2 – каналы, прободающие чешую, 3 – поры каналов, 4 – чешуя, 5 – нервные волокна, иннервирующие невромасты, 6 – основной канал боковой линии (по Bond, 1979); Б – чешуи боковой линии американской красноперой щуки *Esox americanus*: 1 – невромасты, 4 – чешуя с желобком (по Merrilees, Crossman, 1973); В – чешуи медио-латерального туловищного канала десятилинейного терпуга *Hexagrammos decagrammus*, вид сверху и сбоку (по Wonsettler, Webb, 1997).

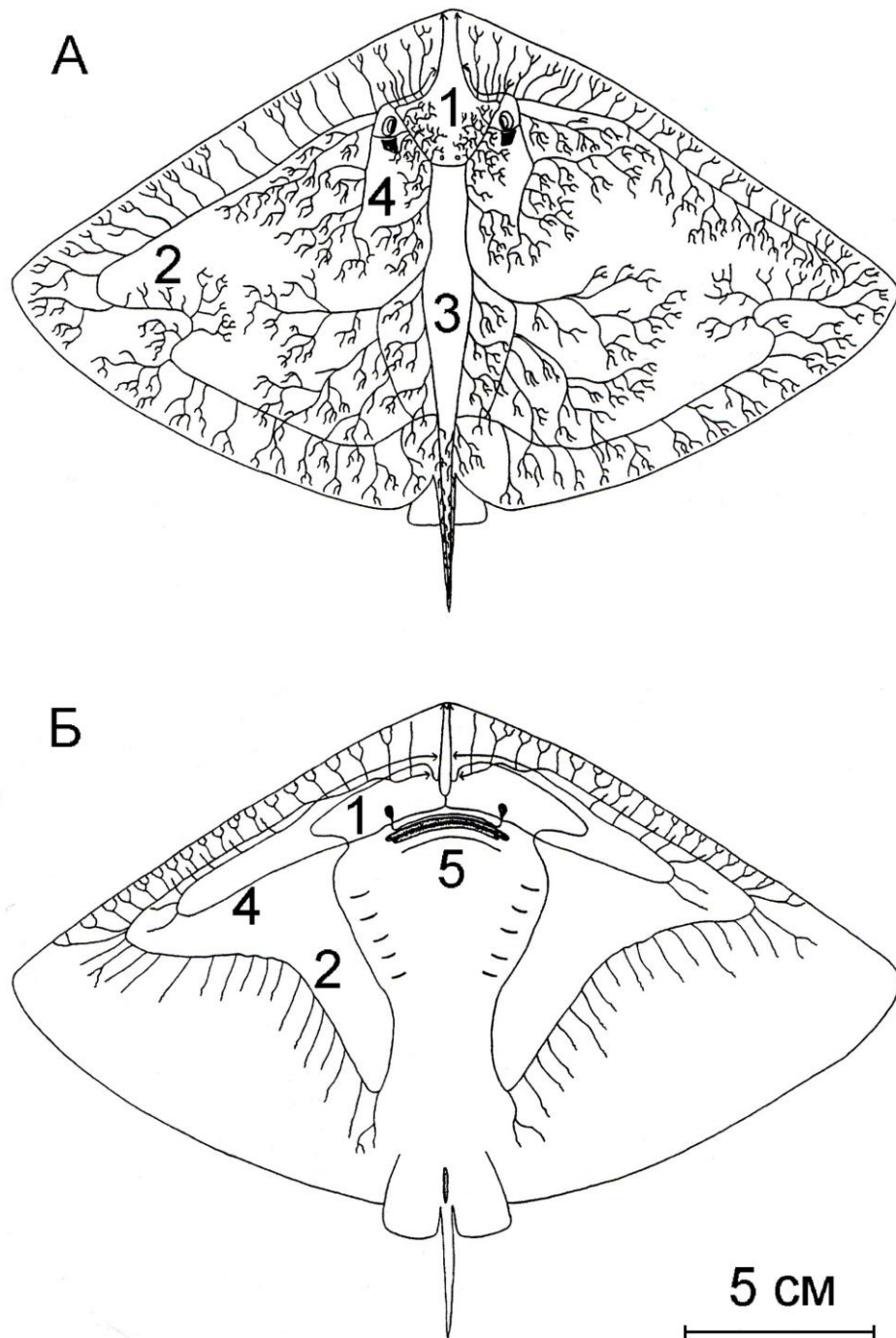


Рисунок 19. Система каналов боковой линии на дорсальной (А) и вентральной (Б) сторонах тела у гладкого ската-бабочки *Gymnura micrura*:
 1 – надглазничные каналы, 2 – гиомандибулярный канал, 3 – задние каналы, 4 – подглазничный канал, 5 – нижнечелюстной канал (по Maruska, 2001).

метаморфоза поры в ростральной части туловищного канала **мультиплицируются** и на месте каждой из них со временем образуется конгломерат коротких и узких трубок (рис. 20). Полагают, что благодаря увеличению числа пор их размеры уменьшаются, что предохраняет каналы этих донных рыб от засорения мелкими частицами.

У спиноперых (Notopteridae), клюворылых (Mormyridae) и у представителей ряда других систематических групп поры каналов закрывает эластичная **мембрана**, изолирующая канал от окружающей среды. У хрящевых рыб, в частности, у многих скатов (например, у гладкого ската-бабочки *G. micrura* – см. рис. 19) имеются каналы боковой линии или участки каналов, в которых поры отсутствуют вовсе, но сохраняются типичные невромасты. Связь невромастов с внешней средой поддерживается благодаря тому, что такие каналы или их участки являются частью сложно организованной системы связанных между собой каналов, большая часть которых имеет нормально развитые поры. У камбалообразных рыб системы каналов боковой линии на разных сторонах тела несимметричны относительно друг друга и развиты в разной степени – сильнее на глазной стороне и гораздо слабее – на слепой (рис. 21). У скатов каналы каждой стороны тела образуют сходные системы,

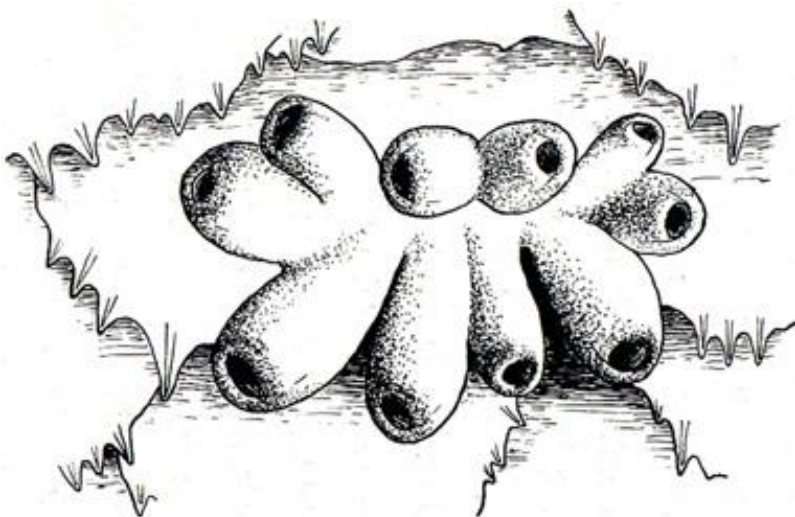


Рисунок 20.

Мультиплицированная пора в ростральной части туловищного канала у европейской морской солеи *Solea vulgaris* (по Appelbaum, Schemmel, 1983).

соединяющиеся между собой специальными каналами, пронизывающими тело рыб в дорсо-вентральном направлении (рис. 19). Однако, несмотря на симметрию, между системами вентральных и дорсальных каналов боковой линии у скатов имеются различия. Так, у хвостокола *Dasyatis sabina* дополнительные каналы на дорсальной поверхности тела более многочисленны и ветвятся сильнее, а число пор боковой линии почти в 3 раза больше, чем на вентральной поверхности тела (рис. 22). Некоторые из каналов на вентральной стороне тела хвостокола (подглазничный) или их протяженные участки (гиомандибулярный) пор не имеют. Однако в вентральных каналах намного больше невромастов, а просвет каналов в несколько раз шире, чем у дорсальных (рис. 22). Столь же сильно различаются системы боковой линии на разных сторонах тела и у других исследованных скатов – летнего американского ската *Raja eglanteria*, бразильской нарцины *Narcine brasiliensis*,

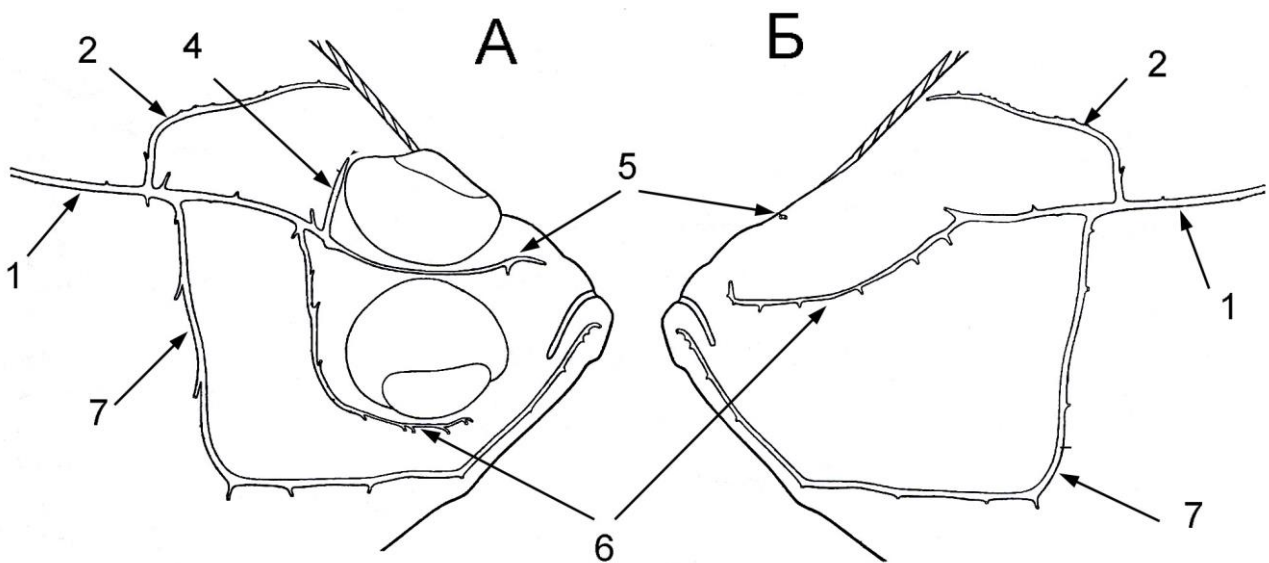


Рисунок 21. Система каналов боковой линии на глазной (А) и слепой (Б) сторонах тела у морской камбалы *Pleuronectes platessa*: 1 – туловищный канал, 2 – надвисочный канал, 3 – височный канал, 4 – надглазничная комиссура, 5 – надглазничный канал, 6 – подглазничный канал, 7 – предкрышечно-нижнечелюстной канал (по Ворониной, 2002).

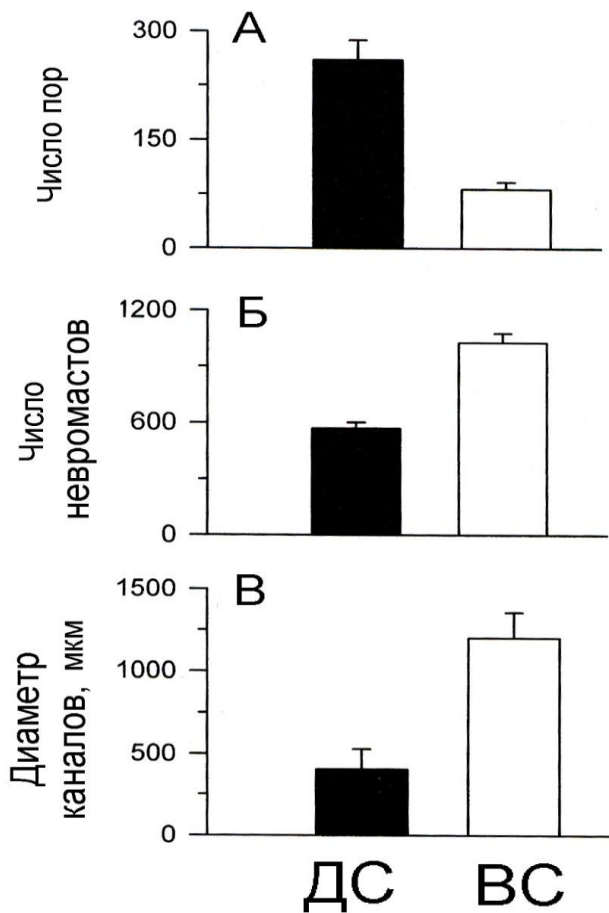


Рисунок 22. Морфологические параметры каналов боковой линии на дорсальной (ДС) и вентральной (ВС) сторонах тела у хвостокола *Dasyatis sabina*: А – число пор на поверхности тела; Б – число невромастов в каналах; В – средний диаметр гиомандибулярного канала (по Maruska, 2001).

гладкого ската-бабочки *G. micrura*, в меньшей степени эти различия выражены на голове малоголовой молот-рыбы *Sphyrna tiburo*. Предполагается, что структурные особенности каналов на вентральной и дорсальной сторонах тела отражают участие боковой линии в сенсорном обеспечении пищевого, защитного и репродуктивного поведения рыб. Полость каналов боковой линии заполняет вязкая жидкость, состав которой остается мало исследованным. У активно плавающих рыб, таких как бронзовая молот-рыба *Sphyrna lewini*, внутриканальная жидкость слабо перемещается по каналу в rostro-каудальном направлении. На дне канала примерно на равном расстоянии от соседних пор располагается по одному невромасту, такой тип расположения невромастов в каналах считается эволюционно продвинутым – **апomorphicным**, он присущ лучеперым (Actinopterygii), а также более древним рыбам – кистеперым (*Latimeria*), некоторым двоякодышащим (*Neoceratodus*) (рис. 23). В местах

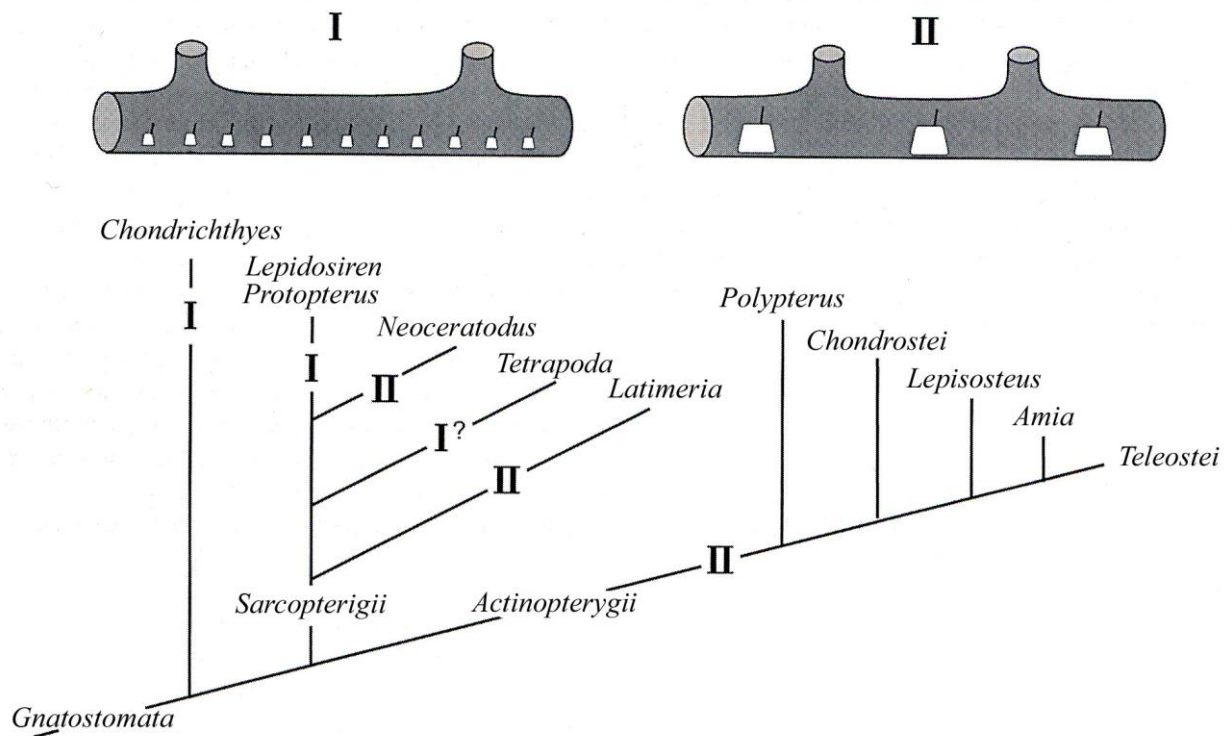


Рисунок 23. Плезиоморфный (I) и апоморфный (II) тип распределения невромастов в каналах боковой линии у разных групп рыб (по Webb, Northcutt, 1997).

Расположения невромастов канал обычно сужается (рис. 24 и 25), в головных каналах, проходящих в толще эпидермиса, ограниченный участок канала с невромастом может быть окружен костной оболочкой. У саблезуба *Anoplogaster* (Anoplogastridae) и индийского спинопера *Notopterus chitala* (Notopteridae) в широких головных каналах имеются внутренние эпителиальные складки или костные **перегородки**, разделяющие канал на отдельные отсеки. Невромасты в таких каналах располагаются в небольшом проеме, имеющемся в каждой перегородке (рис. 24).

У хрящевых рыб, химер и двоякодышащих (*Lepidosiren*, *Protopterus*, многих ископаемых представителей Dipnoi) на участках канала между

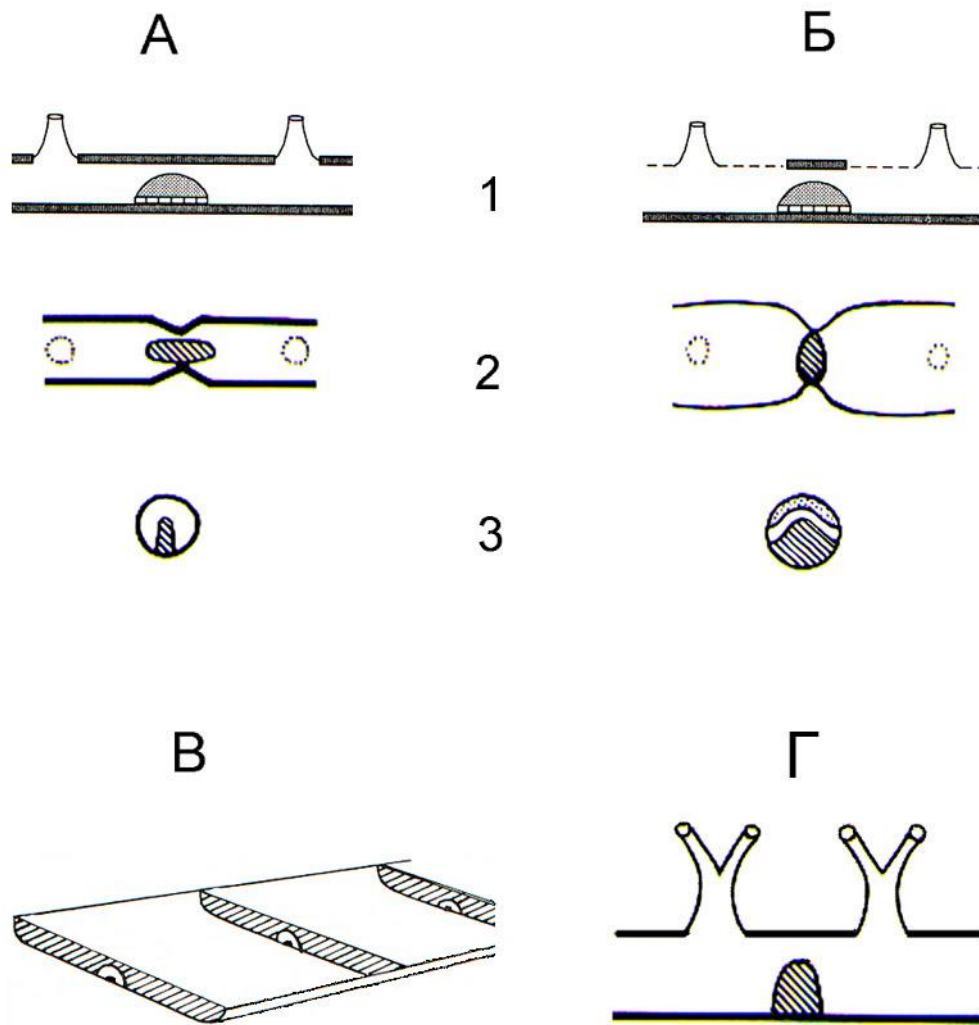


Рисунок 24. Схема внутреннего устройства канала боковой линии.

А и Б – соответственно узкий и широкий каналы на голове рыб:

1 – сагиттальный разрез, 2 – фронтальный разрез, 3 – поперечный разрез

(по Coombs et al., 1988); В – широкий канал с внутренними

перегородками и покрывающей тонкой эпидермальной мембраной на

голове обыкновенного саблезуба *Anoplogaster cornuta* (по Denton, Gray,

1988); Г – канал с ветвящимися канальцами, заканчивающимися порой

(по Coombs et al., 1988).

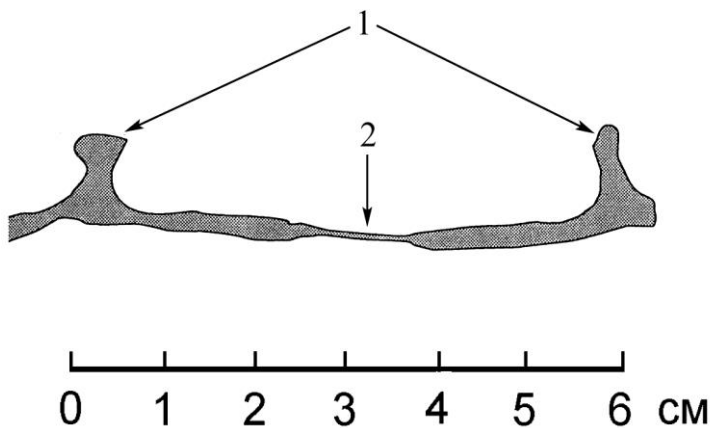


Рисунок 25. Внутренняя полость нижнечелюстного канала боковой линии антарктического клыкача

Dissostichus mawsoni

длиной тела около 1 м:

1 – поры канала,

2 – ссужение полости

канала в зоне расположения невромаста (по Montgomery et al., 1994).

соседними порами может быть по несколько отдельно лежащих невроматов – это **плезиоморфный**, более примитивный тип расположения невроматов (рис. 23). У многих акул (*Squalus*, *Mustelus* и др.) и химер (*Chimaera monstrosa*, *Hydrolagus collei*) невроматы располагаются близко друг к другу, так что создается практически непрерывное сенсорное поле, которое покрывает общая купула. В онтогенезе этих рыб многочисленные канальные невроматы между смежными порами образуются из единого эпидермального зачатка (плакоды). У терпугов родов *Hexagrammos* и *Pleurogrammus* невроматы имеются только в одном из нескольких туловищных каналов – в медио-латеральном, соединяющимся с головными каналами. В остальных туловищных каналах терпугов невроматы отсутствуют, назначение этих каналов остается неясным.

Канальные невроматы значительно крупнее поверхностных (рис. 26). Их длина может достигать нескольких миллиметров (табл. 2), а число волосковых клеток составлять несколько тысяч, например, у обыкновенного ерша по данным разных авторов в невроматах подглазничного канала их

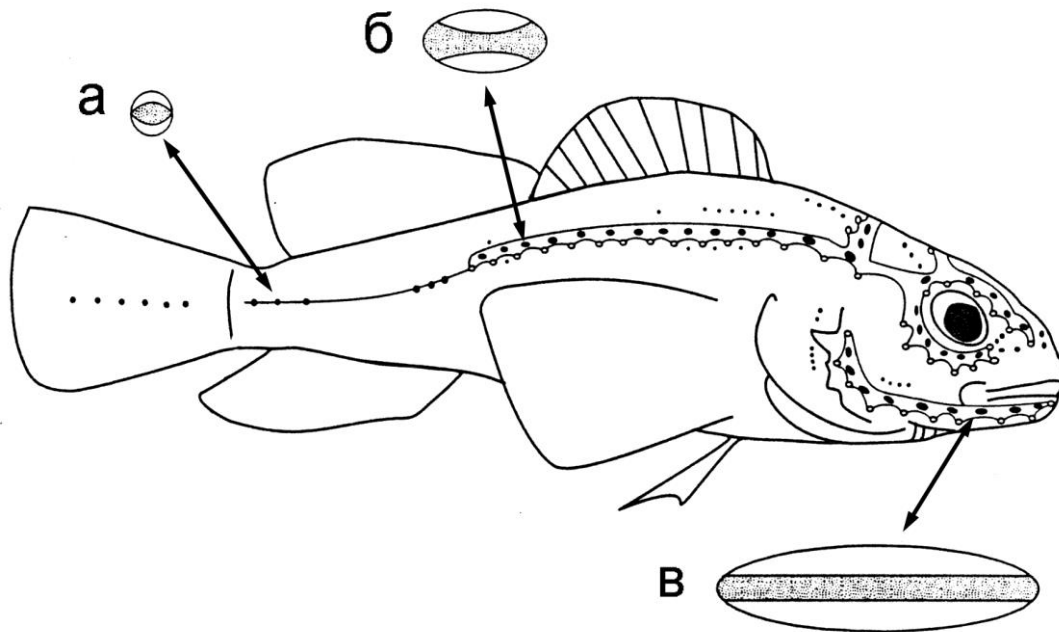


Рисунок 26. Относительные размеры свободных (а) и канальных (б, в) невромастов у подкаменщика *Cottus bairdi* (по Coombs et al., 1989).

насчитывают от 1000 до 5000. Однако киноцилии и стереоцилии рецепторных клеток канальных невромастов короче, чем у свободных. Канальные невромасты отличаются от поверхностных, по-видимому, не только размерами, но и другими свойствами – на это указывает то, что при содержании рыб в растворе гентамицина (0.002%) – антибиотика аминогликозидной природы, происходит избирательное повреждение волосковых клеток только в канальных невромастах. Свободные невромасты после такой обработки остаются интактными, что, возможно, связано с особенностями состава их купулы.

Волосковые клетки в канальных невромастах, также как и в свободных невромастах, ориентированы в двух взаимно противоположных направлениях, но всегда параллельно длинной оси канала. Максимальное отклонение ориентации отдельных клеток от оси канала составляет не более 10-15 градусов. Участки с одинаково ориентированными клетками в невромастах

Таблица 2. Максимальные размеры и относительная площадь сенсорной зоны канальных невроматов у некоторых окуневых рыб (по Jakubowski, 1967).

| Вид | Длина тела рыб, см | Максимальные размеры невроматов, мм | Относительная площадь сенсорной зоны невромаста, % |
|---|--------------------------|--|---|
| Речной окунь, <i>Perca fluviatilis</i> | 18 | 1.3x0.5 | 47 |
| Обыкновенный судак, <i>Stizostedion lucioperca</i> | 20 | 1.4x0.6 | 51 |
| Обыкновенный ерш, <i>Gymnocephalus cernuus</i> | 15 | 2.0x1.0 | 78 |
| Донской ерш, <i>Gymnocephalus acerinus</i> | 18 | 2.5x1.5 | 45 |
| Полосатый ерш, <i>Gymnocephalus schraetser</i> | 18.5 | 2.8x1.7 | 70 |
| Обыкновенный чоп, <i>Zingel zingel</i> | 22 | 2.4x0.9 | 64 |
| Малый чоп, <i>Zingel streber</i> | 16 | 1.0x0.8 | 71 |
| Перкарина, <i>Percarina demidoffi</i> | 9.5 | 1.5x1.0 | 37 |

отсутствуют. В отличие от волосковых клеток, основание канальных невроматов может быть вытянуто по длине канала и иметь вид эллипса или полосы, как это наблюдается в относительно узких каналах. В широких

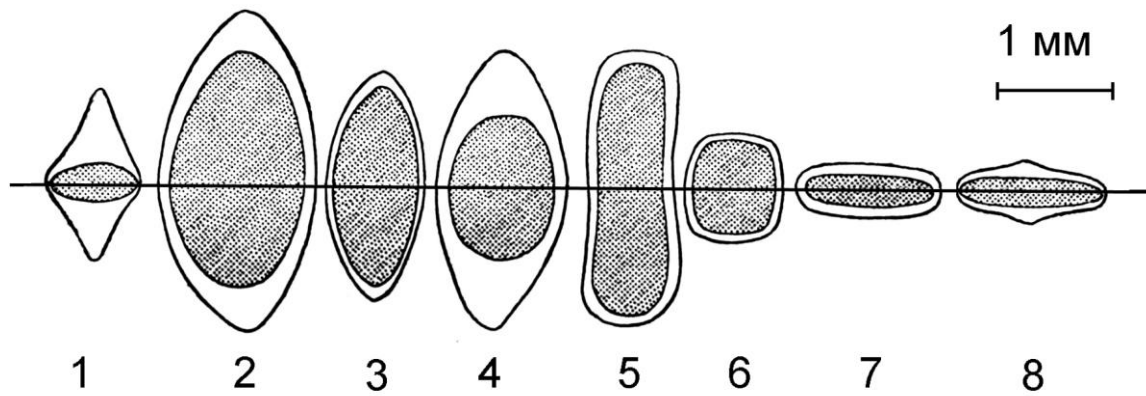


Рисунок 27. Ориентация канальных невромастов и их относительные размеры у окуневых рыб: 1 – перкарина, *Percarina demidoffi* (9.5 см, TL), 2 – полосатый ерш, *Gymnocephalus schraetser* (18.5 см), 3 – донской ерш, *Gymnocephalus acerinus* (15 см), 4 – обыкновенный ерш, *Gymnocephalus cernuus* (18 см), 5 – обыкновенный чоп, *Zingel zingel* (22 см), 6 – малый чоп, *Zingel streber* (16 см), 7 – речной окунь, *Perca fluviatilis* (18 см), 8 – обыкновенный судак, *Stizostedion lucioperca* (20 см). Затемненная область – сенсорная зона невромаста (по Jakubowski, 1967).

каналах основание невромастов располагается перпендикулярно длинной оси канала (обыкновенный ерш *Gymnocephalus cernuus*, пиратоокунь *Aphredoderus sayanus*, полосатый ерш *G. schraetser*, обыкновенный чоп *Zingel zingel*, перкарина *Percarina demidoffi*) (рис. 27).

Структурные особенности боковой линии (число и расположение каналов боковой линии, изгибы и протяженность каналов, число пор и др.) относятся к устойчивым морфологическим признакам и часто используются в качестве ключевых при диагностике видовой принадлежности рыб, определении внутри- и межвидовых родственных связей и для характеристики крупных таксонов – родов, семейств, подотрядов.

2.3. Пузырьки Сави и спиракулярный орган

У скатов (*Torpedo*, *Narcine*, *Dasyatis*) имеются своеобразные структуры – **пузырьки Сави** (vesicles of Savi), также принадлежащие к системе боковой линии. Происхождение и функция пузырьков Сави до настоящего времени невыяснены, несмотря на то, что эти образования были детально описаны уже в середине 19 века. Пузырьки Сави представляют собой замкнутые полости, расположенные на глубине 0.5-2.0 мм под слоем эпидермиса, дермы и соединительной ткани. Они окружены хрящевой оболочкой и не соединены с внешней средой. Располагаются пузырьки Сави симметричными рядами на голове скатов, наиболее многочисленны они на ее вентральной поверхности. Пузырьки имеют овальную форму и ориентированы в пределах одного ряда одинаково – под углом в 45° к росто-каудальной оси тела рыб. Ориентация же пузырьков соседних рядов ортогональна по отношению друг к другу. На дне пузырьков Сави находится обычно один крупный центральный невромаст и два более мелких невромаста, каждый из них имеет самостоятельную купулу и иннервацию (рис. 28). Но у представителей рода *Dasyatis* в пузырьках Сави имеется лишь один невромаст, а сами пузырьки находятся только на вентральной стороне головы этих рыб, соединены между собой и с одним из каналов боковой линии.

Функция пузырьков Сави остается неясной. Электрофизиологические данные свидетельствуют о том, что максимум чувствительности пузырьков Сави лежит в диапазоне 150-200 Гц, т.е. в относительно высокочастотной зоне спектра. Такая спектральная чувствительность может объясняться, как полагают, отсутствием связи пузырьков Сави с внешней средой и их изоляцией от низкочастотных колебаний. Считается, что рыбы могут использовать эти рецепторы для обнаружения источника вибраций в грунте, для получения информации о соприкосновении с субстратом или о касании тела партнера по группе или организма-жертвы. В пользу этого предположения указывает тот факт, что пузырьки Сави, также как и каналы, не имеющие пор, встречаются

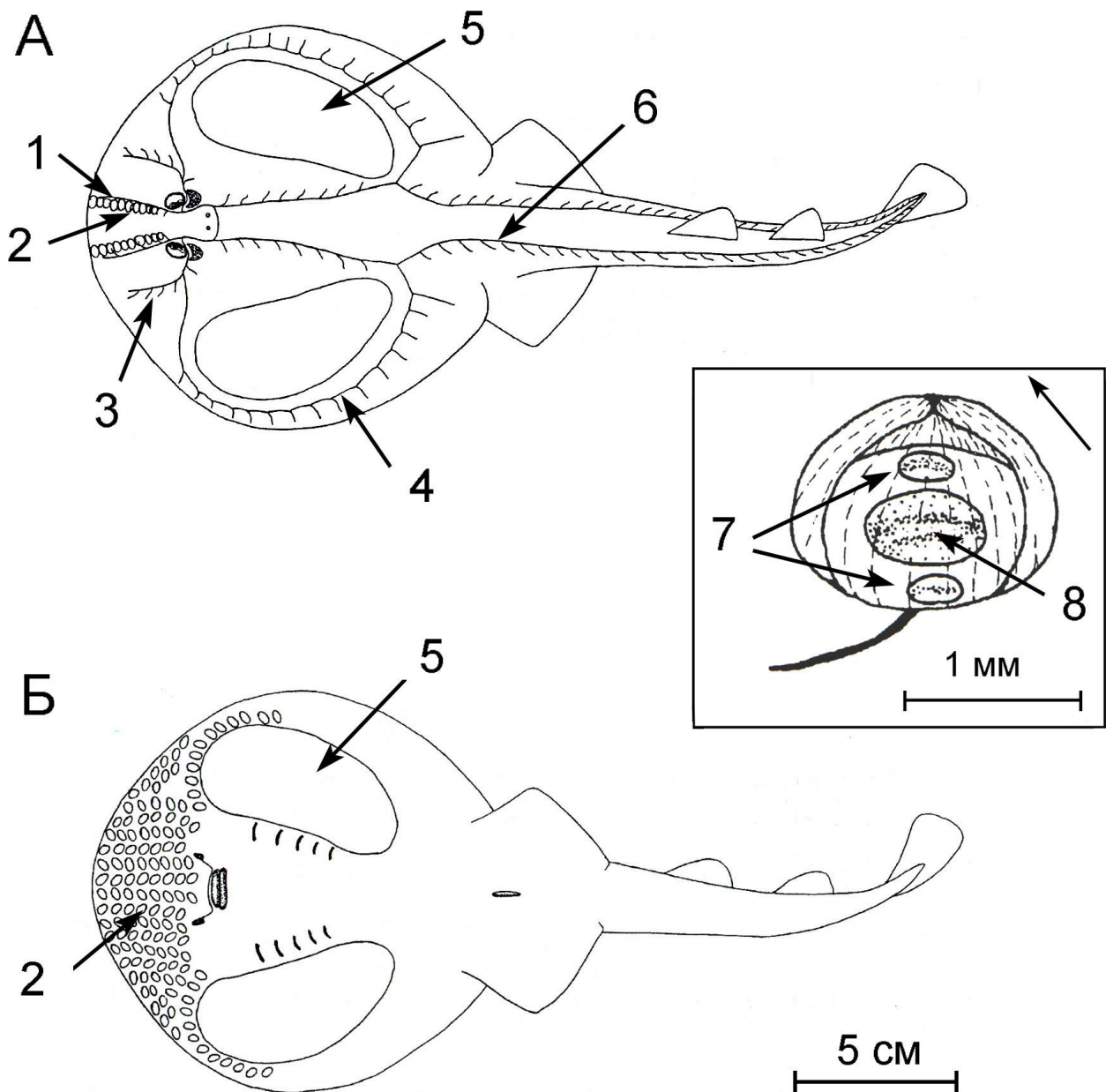


Рисунок 28. Органы боковой линии на дорсальной (А) и вентральной (Б) сторонах тела у слабоэлектрического ската, бразильской нарцины *Narcine brasiliensis*; в рамке – пузырек Сави. 1 – надглазничный канал, 2 – пузырьки Сави, 3 – подглазничный канал, 4 – гиомандибулярный канал, 5 – электрический орган, 6 – задний канал, 7 – периферические невромасты, 8 – центральный невромаст (по Maruska, 2001).

преимущественно у донных рыб (скатов) и отсутствуют у пелагических.

Спираккулярный орган имеется у хрящевых и большинства некостистых костных рыб. Орган представляет собой изолированную от внешней среды полость в области гиоидной дуги. Морфология спираккулярного органа остается еще слабо исследованной, а о его назначении имеются лишь предположения. Считается, например, что он может выполнять проприорецепторные функции и контролировать движения гиомандибулярного аппарата рыб.

3. ИННЕРВАЦИЯ ОРГАНОВ БОКОВОЙ ЛИНИИ

Долгое время общепризнанной была точка зрения, что иннервация невромастов осуществляется ветвями тройничного (*nervus trigeminus*, V), лицевого (*n. facialis*, VII), языкоглоточного (*n. glossopharyngeus*, IX) и блуждающего (*n. vagus*, X) черепно-мозговых нервов. Полагали, что ветви лицевого и тройничного нервов, объединяясь, образуют так называемый передний нерв боковой линии, *nervus lateralis anterior*, который иннервирует невромасты на голове рыб. Невромасты на туловище и на хвостовом стебле иннервируются задним нервом боковой линии, *n. lateralis posterior*, образованным преимущественно ветвями языкоглоточного и блуждающего нервов. Считалось, что некоторые из ветвей заднего нерва боковой линии иннервируют также и невромасты, располагающиеся на задних участках головы рыб. Например, одна из ветвей заднего нерва боковой линии иннервировала среднюю часть надвисочного канала и прилегающие к нему свободные невромасты.

В последнее время эта схема иннервации невромастов отвергается. Полагают, что у костистых рыб имеется **группа передних нервов боковой линии (ALL)** и **группа задних нервов боковой линии (PLL)**, каждая из которых представляет собой объединение 3-х самостоятельных нервов боковой линии с собственными ганглиями. У древних ископаемых черепных животных

было, по-видимому, не менее 4-х нервов боковой линии, а у некоторых из них возможно и больше, до 7-ми. У миксин выделяют два нерва боковой линии – предглазничный и передний.

Центральные ядра боковой линии располагаются в акустико-латеральной области продолговатого мозга над слуховыми центрами и вблизи от них, а также в *eminencia granularis* мозжечка. Восходящие внутримозговые пути связывают эти центры с отделами среднего мозга (*torus semicircularis*), а затем с таламусом и с конечным мозгом. О важной роли мозжечка в центральной обработке информации, поступающей от рецепторов боковой линии, свидетельствует то, что его экстирпация приводит к потере ранее выработанных и блокирует выработку новых условных рефлексов на сигналы, адекватные для боковой линии.

4. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

Функция боковой линии долгое время оставалась непонятной и загадочной, несмотря на то, что в структурном отношении она была хорошо известна анатомам и морфологам по крайней мере начиная с XVI века. Наиболее ранним и распространенным было предположение о предназначении боковой линии для выработки кожной слизи, обильно покрывающей поверхность тела рыб. И лишь в XIX веке вначале Якобсоном, а затем Лейдигом на основании детальных морфологических исследований, в частности, особенностей иннервации невроматов, было сделано важное заключение о том, что эти структуры представляют собой сенсорные (чувствующие) образования. В начале XX века известный американский физиолог Паркер, посвятивший много усилий изучению органов чувств и центральной нервной системы рыб, выяснил, что невроматы принадлежат к механорецепторам. Спустя еще несколько лет прямыми экспериментами было показано, что боковая линия служит рыбам для восприятия водных потоков и

стимулов, исходящих от подвижных подводных объектов. Впоследствии справедливость этого вывода была подтверждена на большом числе примеров, в том числе и работами известного голландского исследователя Свена Дайкграафа (Sven Dijkgraaf). Именно Дайкграаф предложил называть чувство, обеспечиваемое боковой линией, **«дистантным осязанием»**, поскольку присутствие подвижного объекта обнаруживается рыбами не за счет прямого контакта с ним, а опосредованно, благодаря восприятию тех возмущений в водной среде, которые создаются этим объектом. В честь Дайкграафа, много сделавшего для выяснения структурных и функциональных свойств боковой линии, предложено новое название для этого чувства – “svenning” (по аналогии с “hearing”).

Использование электрофизиологических и условно-рефлекторных методов и прямых наблюдений за поведением рыб и их реакциями на предъявлявшиеся стимулы показало, что рецепторы боковой линии являются детекторами **волн смещения**, исходящих от относительно близко расположенных источников подводных колебаний. Достигая невромаста, волна смещения отклоняет купулу, и, соответственно, киноцилии и стереоцилии волосковых клеток. Если отклонение стереоцилий происходит по направлению к киноцилии, то такие клетки возбуждаются, их клеточная мембрана гиперполяризуется и в результате резко возрастает частота электрических импульсов, регистрируемых в афферентном нерве. При отклонении купулы в противоположную сторону электрическая активность клетки подавляется, наблюдается деполяризация клеточной мембраны и уменьшение частоты импульсов (рис. 29). При промежуточных воздействиях на невромаст ответ пропорционален косинусу угла между направлением действующего стимула и ориентацией клетки; если стимуляция осуществляется перпендикулярно оси поляризации клетки, ответ не возникает. Сила электрического ответа волосковых клеток прямо зависит от интенсивности действующего стимула, т.е. от амплитуды колебаний, которая, в случае подвижного объекта,

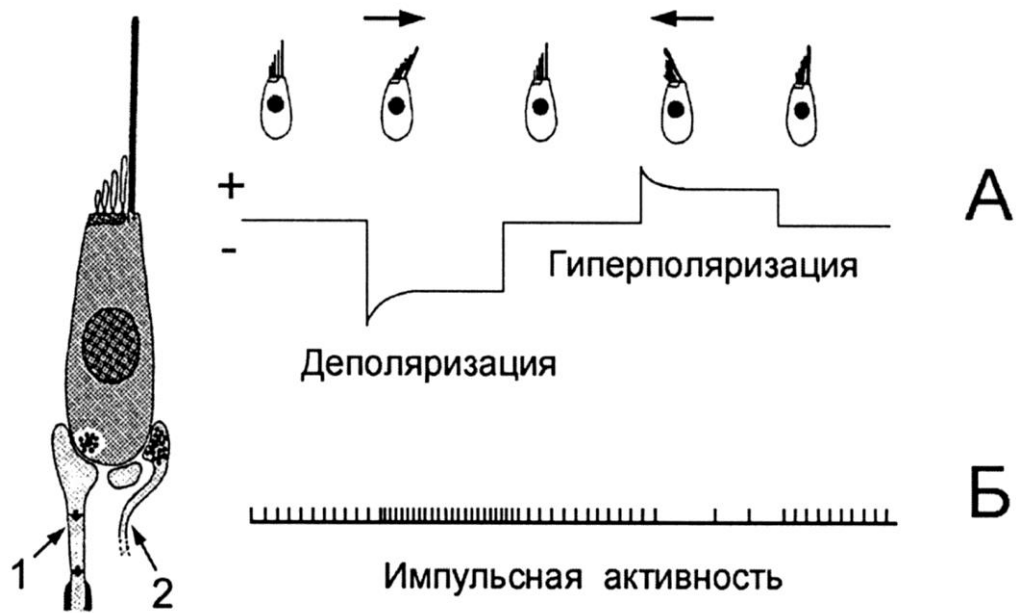


Рисунок 29. Изменение рецепторного потенциала волосковой клетки (А) и импульсной активности в афферентном нерве (Б) при воздействии стимулов, имеющих противоположную направленность. 1 и 2 – соответственно афферентное и эфферентное нервные волокна; направление стимуляции показано стрелками; «+» и «-» указывают вектор изменения рецепторного потенциала (по Blaxter, 1987).

определяется расстоянием до этого объекта, его формой и скоростью движения. Важное значение имеет также и направление движение объекта – при изменении его на противоположное, электрический ответ поляризованной волосковой клетки также изменяется на диаметрально противоположный. Следует, однако, иметь в виду, что в невромастах не у всех волосковых клеток ось поляризации точно совпадает с направлением поляризации собственно невромаста, поэтому при его стимуляции от источника, расположенного под углом в 90° , в афферентном нерве может возникать относительно слабый электрический ответ (рис. 30).

Воспринимаемые рецепторами боковой линии колебания лежат в низкочастотном диапазоне: от 1-5 до 100-200 Гц. В пределах этого диапазона

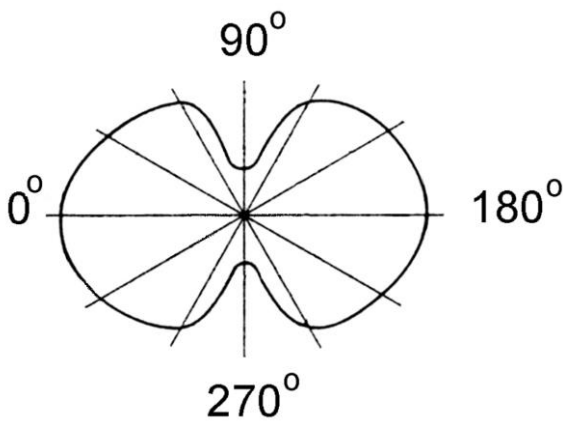


Рисунок 30. Интенсивность ответа в афферентных нервных волокнах при стимуляции купулы под разными углами к оси поляризации волосковых клеток невромаста (ось поляризации волосковых клеток – 0° - 180°) (по Bleckmann, 1993).

зоны максимальной чувствительности канальных и свободных невроматов различаются. У канальных невроматов она сдвинута в более высокочастотную область спектра и у большинства рыб охватывает диапазон от 20-30 до 100 Гц, тогда как свободные невроматы проявляют максимальную чувствительность к колебаниям с частотой от 2-5 до 10-15 Гц (рис. 29). У подкаменщика *Cottus bairdi*, например, наивысшая чувствительность канальных невроматов наблюдается при 50 Гц, а свободных невроматов – при 10 Гц. В силу этих функциональных особенностей роль свободных невроматов связывают прежде всего с получением рыбами информации о наличии течения и его направления, а также с восприятием колебаний, распространяющихся от относительно крупных подвижных объектов. В условиях потока, когда свободные невроматы находятся под постоянным воздействием, они не чувствительны к относительно слабым биологически значимым стимулам. Канальные же невроматы позволяют рыбам определять изменения гидродинамической ситуации в окружающей среде даже в условиях постоянного потока.

Функциональная специализация канальных невроматов достигается, прежде всего, благодаря их изолированности от окружающей среды. Низкочастотные компоненты волны смещения, проникающей через поры в полость канала, из-за сопротивления стенок канала затухают намного быстрее,

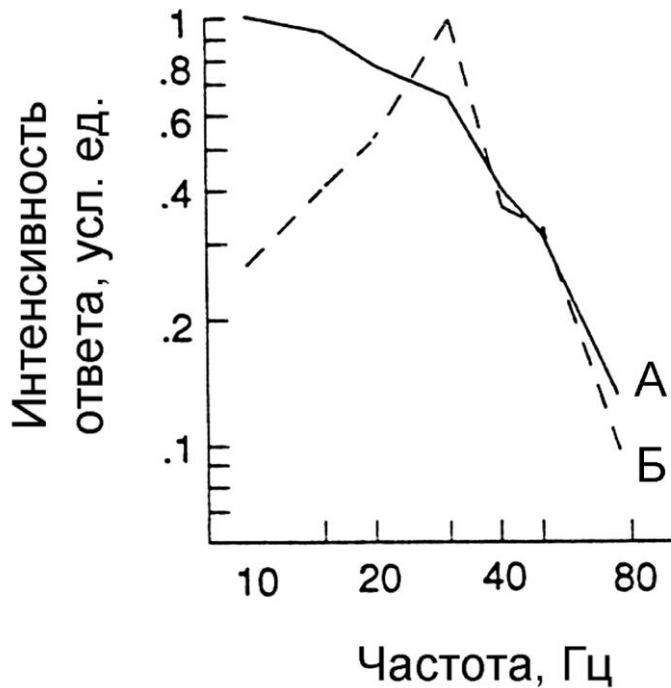


Рисунок 31. Спектральная чувствительность свободных (А) и канальных (Б) невроматов антарктического клыкача *Dissostichus mawsoni* (по Montgomery et al., 1994).

чем относительно более высокочастотные. Затухание низкочастотных колебаний усиливается также за счет таких анатомических особенностей каналов как сужение их просвета в зонах расположения невроматов (рис. 25), что еще более повышает относительную эффективность высокочастотных компонентов.

Следует подчеркнуть, что спектральные диапазоны чувствительности боковой линии и слуховой системы частично совпадают, однако зоны максимальной чувствительности этих двух систем располагаются в разных областях спектра. Основное же функциональное отличие между этими двумя системами заключается в том, что боковая линия воспринимает волны смещения, распространяющиеся от подводного источника акустических колебаний, а слуховая система реагирует на преобразованные в отолитовых органах или в плавательном пузыре волны давления. Звуковые колебания (волны давления) не могут восприниматься с помощью боковой линии, поскольку для них тело рыб (за исключением плотных отолитов или наполненных газами плавательного пузыря или других полостей) акустически прозрачно: под действием пришедшей акустической волны одинаковым

образом колеблется тело рыб, купулы невромасов и окружающая вода. Отсутствие относительного смещения (изгиба) купулы, а значит и соответствующего смещения (изгиба) киноцилии и стереоцилий волосковых клеток невромасов, делает невозможным возникновение электрического сигнала. В слуховом органе (лабиринте) стимуляция рецепторных клеток волнами давления достигается благодаря инерции отолитов, почти в три раза более плотных, чем тело рыб.

Боковая линия характеризуется высокой **чувствительностью**. Свободные невромасты способны реагировать на слабые потоки воды, имеющие скорость от 0.03 мм/с и выше, а каналные невромасты – на изменения (ускорение) скорости потока, составляющие от 0.3 до 20 мм/с². Пороговая амплитуда колебаний (смещений) для каналных невромасов составляет 0.1-0.5 мкм, чувствительность их наиболее высока к колебаниям, идущим параллельно поверхности тела рыб в соответствии с ориентацией канала, а не к колебаниям, подходящим к телу рыб под прямым углом. Для невромаста пороговым является смещение купулы на 25 Å. **Дифференциальная чувствительность** боковой линии рыб, как это установлено методом условных рефлексов, составляет 3 Гц (серебряный карась *Carassius auratus*). Полосатые светлоглазки *Aplocheilichthys lineatus*, питающиеся упавшими на поверхность воды воздушными насекомыми, различают колебания, отличающиеся по частоте от базовой на 4-15%. Для снижения гидродинамических помех (гидродинамического шума) и эффективного вычленения полезного сигнала у рыб выработался ряд адаптаций: отдаление невромасов от зон турбулентции, возникающих при работе плавников (характерные изгибы туловищного канала боковой линии вблизи грудных плавников или его смещение в дорсальном или вентральном направлениях), чередования активного плавания с кратковременными остановками или скольжением вперед по инерции, временная задержка дыхательных движений и т.п.

Разрешающая способность невромасов определяется чувствительностью купулы к адекватным стимулам, ее способностью отзываться даже на

незначительные, слабые воздействия. Чем больше отклоняется купула, тем сильнее возникающий в волосковых клетках электрический сигнал. Достигается высокая чувствительность прежде всего благодаря морфологическим и анатомическим особенностям невромаста и его купулы.

Очевидно, что чем выше купула, тем менее сильные воздействия требуются для ее изгиба. Высота купулы особенно важна для свободных невроматов. При незначительных скоростях потока или при его почти полном отсутствии, а также при пассивном перемещении рыб в ламинарном потоке, пограничный неподвижный слой воды, прилегающий к поверхности тела рыбы, имеет большую толщину и может изолировать купулу от внешних воздействий. Поэтому у рыб, обитающих в таких условиях, например, у бычков *Gobius*, удильщиков *Neoceratias*, *Phrynichthys* и других представителей *Ceratoidea* невроматы располагаются на вершине высоких папилл, выносящих купулу невромаста за границы пограничного слоя (рис. 9). У типового фринихта *Phrynichthys wedli*, длиной тела около 4 см, с каждой стороны тела имеется около 400 свободных невроматов, которые располагаются на бугорках высотой около 5 мм, что составляет 12.5% от длины тела этих рыб! Купула у этих рыб часто не цилиндрическая, а уплощенная, а волосковые клетки ориентированы перпендикулярно длинной (поперечной) оси невромаста, что делает их наиболее чувствительными к смещениям воды относительно поверхности тела рыб. С тем, чтобы свести к минимуму гидродинамические помехи, создаваемые самой рыбой и мешающие работе невроматов, удильщики благодаря нейтральной плавучести и низкому уровню обмена, могут долгое время не совершать плавательных движений и производят лишь редкие дыхательные движения. Канальные невроматы у удильщиков полностью редуцированы. Неоморфные, так называемые вторичные свободные невроматы, располагающиеся на удалении от каналов боковой линии и отличающиеся друг от друга ориентацией, имеют особое значение для обнаружения рыбами разных по направлению колебаний, достигающих поверхности тела рыб.

В каналах боковой линии волна смещения распространяется по его длине, поэтому максимальный ответ, а значит и максимальную чувствительность к стимулу, обеспечивает ориентация волосковых клеток вдоль оси канала. Этому же способствуют такие структурные особенности самого канала, как сужение его просвета в местах расположения невроматов, образование внутренних перегородок с небольшими проемами для купул невроматов (рис. 24), уплощение купулы в перпендикулярном по отношению к длинной оси канала направлении, перекрывание купулой всего просвета канала и т.п.

Как отмечалось ранее, скрытые в каналах невроматы в значительной мере экранированы от внешнего низкочастотного гидродинамического шума, возникающего при активном плавании рыб или за счет потока воды (турбулентного или ламинарного). **Фильтрация шумов**, т.е. их задерживание, делает возможным рецепцию канальными невроматами полезного сигнала, имеющего более высокочастотные характеристики. Поэтому у быстро плавающих рыб или рыб, обитающих в потоке, каналы боковой линии обычно хорошо развиты. Изоляцией канальных невроматов от источника гидродинамического шума объясняются хорошо выраженные у многих рыб изгибы туловищного канала вблизи грудных плавников, где создаются турбулентные потоки при плавании рыб, или смещение туловищного канала на вентральную поверхность тела у рыб, перемещающихся за счет ундуляции спинного плавника (рис. 12 и 13).

Этому же способствуют и мембраны, закрывающие поры канала, что, как считается, значительно повышает восприимчивость канальных невроматов к более высокочастотным стимулам, генерируемым планктонными беспозвоночными. Согласно другим предположениям, благодаря мембранам в каналах происходит **резонансное усиление** колебаний в области 5-10 Гц, что значительно повышает чувствительность рыб. В качестве примера могут служить батипелагические рыбы – саблезубы *Anaplogaster* (Anaplogastridae), у которых широкие и неглубокие каналы боковой линии разделены на отсеки костными перегородками и затянуты сверху тонким слоем кожи (рис. 24). Они

не имеют пор и покрывают почти всю поверхность головы. У других батипелагических рыб – поромитр *Poromitra* (Melamphaeidae) необычайно широкие каналы (до 7 мм у особей длиной около 5 см) также покрывают почти всю поверхность головы. Несмотря на то, что в располагающейся сверху кожной перепонке имеются поры диаметром около 0.4 мм, в таких каналах возникновение резонанса также возможно. Расчеты показывают, что благодаря возникающему резонансу чувствительность боковой линии у поромитр должна быть в 8 раз выше, чем у таких же по размеру рыб, но обладающих обычными по размеру каналами.

Еще один путь повышения восприимчивости боковой линии к адекватным стимулам связан с **увеличением числа рецепторных клеток** в невромасте. Поскольку плотность рецепторных клеток варьирует незначительно, то этот путь роста чувствительности выражается в увеличении линейных размеров невромастов, и, как правило, сопровождается соответствующим увеличением ширины каналов. Так, согласно расчетам, наличие у поромитр не только значительно более крупных, чем у других рыб невромастов, но и необычайно широких каналов на голове обеспечивает в итоге дополнительный рост чувствительности боковой линии в целом почти в 100 раз. Широкие, хорошо развитые каналы боковой линии присущи преимущественно рыбам малоподвижным или обитающим в условиях слабого течения или его полного отсутствия. С функциональной точки зрения этот путь приводит к такому же конечному результату, что и усиление системы свободных невромастов, также наблюдающемуся у многих рыб, населяющих стоячие или медленно текущие воды – к росту чувствительности к относительно низкочастотным колебаниям.

Уникальный способ повышения чувствительности боковой линии имеется у сельдевых (Clupeidae) и мормировых (Mormyridae) рыб, у которых, как отмечалось выше, в отличие от подавляющего большинства других видов туловищные каналы отсутствуют (рис. 14). Однако на голове этих рыб боковая линия хорошо развита. Специфической для этих групп рыб особенностью

является **наличие прямой связи между каналами и лабиринтом** (recessus lateralis) – внутриканальная жидкость и перилимфа лабиринта отделены друг от друга лишь тонкой эластичной мембраной. В свою очередь, лабиринт сельдевых рыб имеет непосредственный контакт с парными воздушными пузырями, представляющими собой выросты плавательного пузыря и сообщающиеся с ним тонким протоком (precoelomic ducts) (рис. 32). Благодаря такой структурной особенности боковая линия этих рыб высоко чувствительна не только к волнам смещения, но и к изменениям объема плавательного пузыря, вызываемым волнами давления, идущими от источника подводных колебаний, создаваемых, например, мелкими планктонными организмами. Предполагается, что таким путем значительно повышается результативность питания этих рыб.

Наличие сложно организованной, сильно разветвленной системы каналов боковой линии на голове связывают с контролем скорости плавания рыб, т.е. скорости набегающего потока. Представляется закономерным, что у менее скоростных рыб (черноморская ставрида *Trachurus mediterraneus ponticus*, атлантическая скумбрия *Scomber scombrus*) **ветвление (рамыфикация) каналов** головы распространяется на дорсальную поверхность передней части туловища, т.е. в зону вихреобразования у этих рыб. У рыб, плавающих с большей скоростью, таких как индо-тихоокеанский парусник *Istiophorus platypterus*, вихреобразование происходит в зоне рострума, который у парусника покрыт густой сетью ветвящихся каналов боковой линии.

В качестве адаптации, направленной на усиление разрешающих возможностей системы, рассматривалась **множественность туловищных каналов**, характерная для ряда видов рыб. Однако детальные исследования, выполненные на американском десятилинейном терпуге *Hexagrammos decagrammus* и пятнистом терпуге *H. stelleri* не подтвердили эту гипотезу. Оказалось, что из пяти изолированных друг от друга каналов, проходящих у этих рыб по боковой поверхности туловища, только в среднем канале имеются

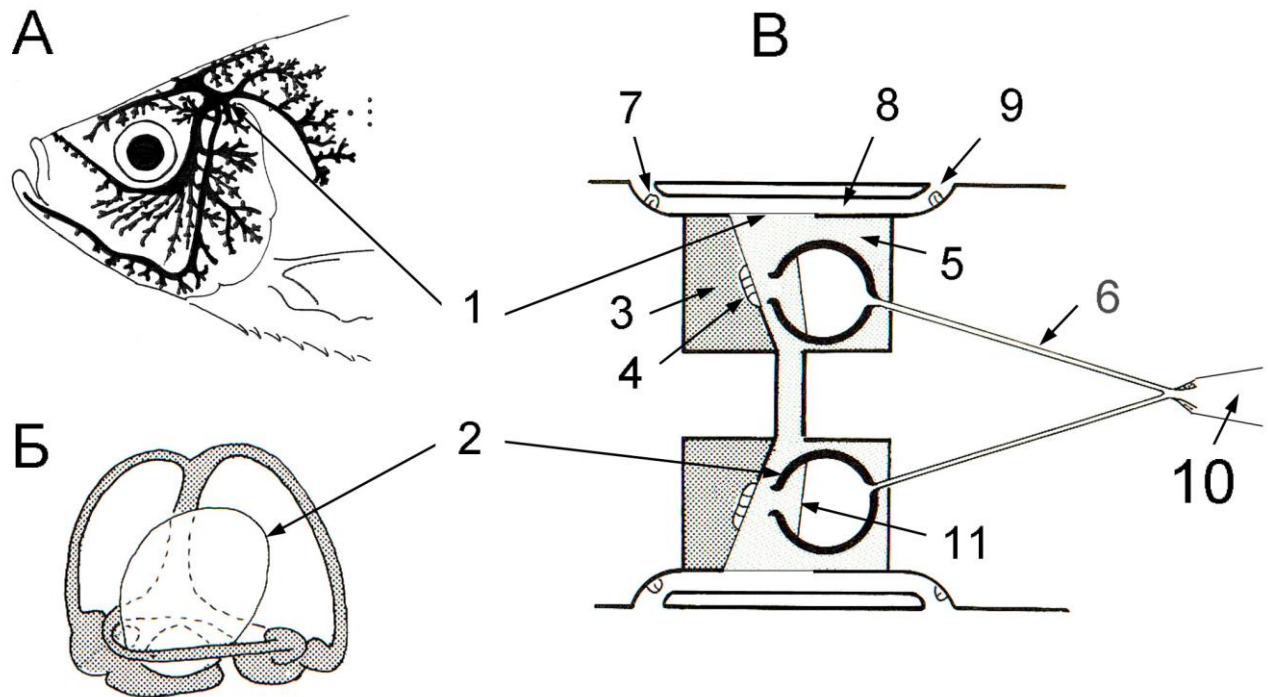


Рисунок 32. Связь между боковой линией, лабиринтом и плавательным пузырем у сельдевых рыб: А – система каналов боковой линии на голове молоди сероспинки *Alosa pseudoharengus*, Б – лабиринт, В – схема связи между каналами боковой линией на голове, лабиринтом и плавательным пузырем. 1 – мембрана, отделяющая канал боковой линии от перилимфатической полости лабиринта и место расположения мембраны на голове сероспинки; 2 – воздушный пузырь; 3 – эндолимфа утрикулуса; 4 – макула утрикулуса; 5 – перилимфа лабиринта; 6 – протоки, соединяющие полости воздушных пузырей с плавательным пузырем; 7 – канальный невромаст; 8 – полость канала боковой линии; 9 – пора канала; 10 – роstralный участок плавательного пузыря; 11 – мембрана, отделяющая перилимфу лабиринта от полости воздушного пузыря (по Denton, Blaxter, 1976 и Janssen et al., 1995).

невромасты и только этот канал соединяется с головными каналами боковой линии. Назначение дополнительных каналов остается невыясненным.

Пока еще мало понятна **роль центральной регуляции** в функционировании невроматов и боковой системы в целом. Обнаружено, что в момент совершения рыбами резких бросков или маневров, или непосредственно перед этим, активность невроматов сильно снижается. Такое тормозное действие может рассматриваться как важная адаптация, предохраняющая систему от нежелательных функциональных перегрузок.

Волна смещения является **векторной величиной**, т.е. указывает направление смещения частиц воды. Воспринимая с помощью рецепторов боковой линии волны смещения, рыбы могут быстро и точно определять направление на источник подводных колебаний. Этому способствует и расположение рецепторов боковой линии, которые обычно образуют вытянутые ряды или каналы: быстро затухающие волны смещения, достигая разных участков таких рядов или каналов, имеют разную амплитуду, что облегчает ориентацию на источник стимула.

Способность рыб определять местонахождение источника волн смещения демонстрируют изящные опыты, выполненные Г.А.Малюкиной на серебряных карасях. У рыб вырабатывали вначале пищевой рефлекс на место расположения скрытого за ширмой генератора низкочастотных колебаний, затем в противоположном углу аквариума размещали второй генератор, положительная реакция подопытной рыбы на который не подкреплялась кормом. После длительной стадии генерализации, когда рыба положительно реагировала и на «положительный» и на «отрицательный» раздражители, появлялась дифференцировка (после 70-90 предъявлений) и рыба начинала безошибочно различать какой из двух генераторов работает, т.е. различать направление на источник колебаний.

Волны смещения имеют ограниченную зону распространения из-за быстрого снижения амплитуды колебаний по мере удаления от источника. Поэтому боковая линия, как сенсорная система, имеет небольшую

дистантность действия и эффективна на малых расстояниях. Установлено, что рыбы реагируют на подвижные предметы, отстоящие от них на расстоянии от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров или десятков сантиметров, в зависимости от размеров предмета, интенсивности (амплитуды) и частоты производимых им колебаний. Чем более высокочастотные и высокоамплитудные колебания генерирует объект (естественно, в пределах адекватного для боковой линии частотного диапазона), тем с большего расстояния рыбам удастся определять его присутствие. Принято считать, что предельное расстояние до источника колебаний, который рыбы способны воспринимать, не превышает длины их тела. Экспериментальным путем показано, что голяны *Phoxinus phoxinus* легко обнаруживают струю воды (2.5 см³/мин), выпущенную из трубки диаметром 0.7 мм с расстояния в 2-3 см, а также стеклянную прозрачную нить диаметром 0.25 мм на расстоянии в 10 мм. Байкальские подкаменщики – большеголовая широколобка *Batrachocottus baicalensis* и каменная широколобка *Paracottus knerii*, длиной тела 80-95 мм реагируют на проплывающих мимо них амфипод *Gmelenoides fasciatus* длиной 6.6 мм с расстояния соответственно 7-9 мм и 3-4 мм (табл. 3). Подкаменщик *Cottus bairdi* в 50% случаев обнаруживает живую подвижную дафнию длиной 2 мм, приблизившуюся к нему на расстояние 7 мм. Пещерные рыбы-слепоглазки из рода *Amblyopsis* обнаруживают дафнию на гораздо большем расстоянии – 2-4 см. Более крупную подвижную добычу (молодь рыб) синежаберные солнечники *Lepomis macrochirus* замечают с помощью боковой линии с расстояния в 3 см. Лишенная зрения обыкновенная щука *Esox lucius* успешно схватывает подвижных рыб-жертв с расстояния в 5-10 см и не может охотиться после разрушения боковой линии. Ослепленная североамериканская щука-маскинонг *Esox masquinongy* совершает прицельный бросок на жертву с расстояния около 3.2 см. По-видимому, максимальной экспериментально установленной дистанцией действия для боковой линии является расстояние в 50-60 см – с такого расстояния предварительно обученные серебряные караси реагировали на скрытые от рыб за перегородкой колеблющиеся пластинки.

Таблица 3. Обеспечиваемое боковой линией максимальное расстояние реагирования рыб на подвижную жертву или ее акустическую имитацию.

| Виды рыб | Максимальное расстояние, см | Источник |
|---|-----------------------------|--------------------------|
| Каменная широколобка, <i>Paracottus kneri</i> | 0.3-0.4 | Janssen et al., 1999 |
| Лещ, <i>Abramis brama</i> | 0.5 | Townsend, Risebrow, 1982 |
| Подкаменщик, <i>Cottus bairdi</i> | 0.7 | Coombs, Janssen, 1989 |
| Большеголовая широколобка, <i>Batrachocottus baicalensis</i> | 0.7-0.9 | Janssen et al., 1999 |
| Хологастер Агассица, <i>Chologaster agassizi</i> | 2-3 | Poulson, 1963 |
| Щука-маскинонг, <i>Esox masquinongy</i> | 3.2 | New et al., 2001 |
| Пещерная слепоглазка, <i>Ambloysis splelaca</i> | 2-4 | Poulson, 1963 |
| Южная слепоглазка, <i>Typhlichtys subterraneus</i> | 4-5 | Poulson, 1963 |
| Обыкновенная щука, <i>Esox lucius</i> | 5-10 | Wunder, 1927 |
| Черноморской морской ерш, <i>Scorpaena porcus</i> | 30-35 | Андрияшев, 1944а |
| Большой морской дракон, <i>Trachinus draco</i> | 30-40 | Андрияшев, 1944б |

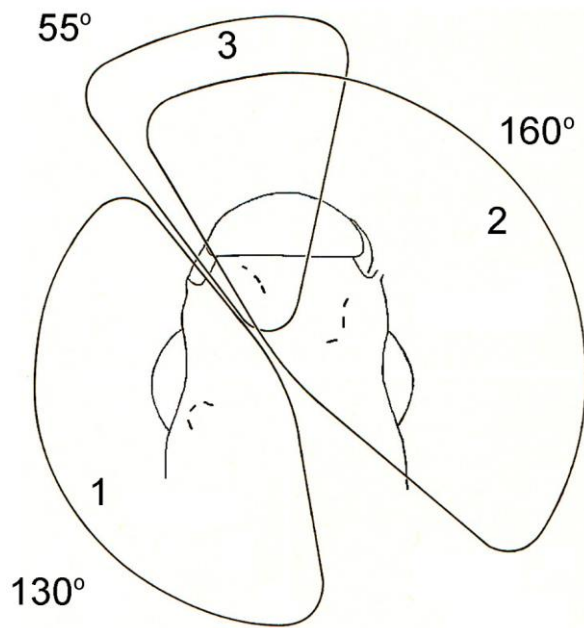


Рисунок 33. Зоны чувствительности разных групп свободных невромастов у полосатой светлоглазки *Aplocheilichthys lineatus*: 1 – заглазничная, 2 – надглазничная, 3 – носовая группы. Цифры указывают угловой размер зон чувствительности (по Schwartz, 1967).

Наибольшую чувствительность и наибольшую дистанцию реагирования обеспечивают наиболее крупные невромасты, при этом спектральные характеристики невромастов, разных по размеру и локализации, совпадают. Каждый из каналов боковой линии имеет **зону чувствительности**, которая зависит от длины и расположения канала и размеров невромастов (рис. 33). Для определения рыбами направления на источник стимула и расстояния до него требуется, по-видимому, информация, поступающая от невромастов, находящихся в разных каналах: у ослепленных подкаменщиков *Cottus bairdi* с интактной боковой линией наблюдается тесная корреляция между расстоянием до источника колебаний и протяженностью броска по направлению к стимулу. Если туловищный канал блокировать, а каналы на голове рыб оставить интактными, то корреляция уже не наблюдается и протяженность броска в этом случае не соответствует расстоянию до источника колебаний (рис. 34). Возможно, как предполагают некоторые исследователи, определение рыбами направления на источник колебаний облегчает то, что боковая линия вытянута вдоль продольной ростро-каудальной оси тела рыб.

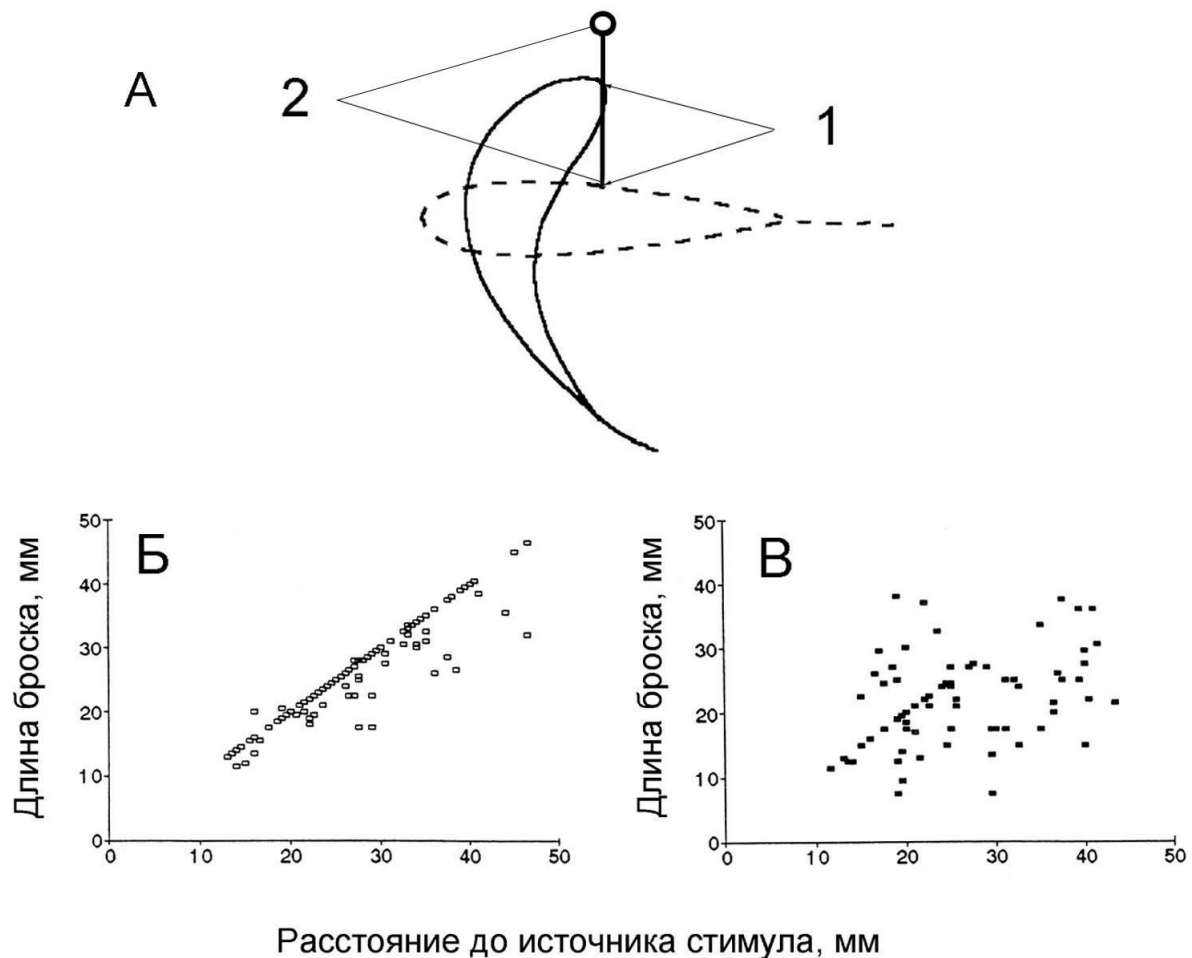


Рисунок 34. Зависимость длины броска (1) слепых подкаменщиков *Cottus bairdi* от расстояния до вибрирующей бусинки (2): А – схема опыта и регистрировавшиеся параметры; Б – реакция подкаменщиков с intactным туловищным каналом боковой линии; В – реакция подкаменщиков с заблокированным туловищным каналом. Пунктиром показано исходное положение, занимаемое подопытной рыбой до совершения броска (по Janssen, Corcoran, 1998).

Рыбы способны определять не только направление на источник колебаний и расстояние до него, но и реагировать на изменение направления и скорости движения объекта, различать его размеры и форму. Например, у

слепых особей золотой рыбки частота жаберных движений изменялась, если скорость перемещения предъявлявшейся им вертикально ориентированной плексигласовой палочки различалась на 1 см/с (5 и 6 см/с), или предъявлялись палочки с разной площадью поперечного сечения ($1 \times 1 \text{ см}^2$ и $1.4 \times 1.4 \text{ см}^2$) и разной формы (с квадратным, круглым или треугольным сечением).

5. ПРИРОДА И ИСТОЧНИКИ АДЕКВАТНЫХ СТИМУЛОВ, ГИДРОДИНАМИЧЕСКИЙ КАМУФЛЯЖ

Любой подвижный объект в воде является источником акустических колебательных возмущений и генерирует одновременно волны смещения и волны давления. Волны давления распространяются в воде с большей скоростью, медленнее затухают и образуют так называемое **дальнее акустическое поле**. Волны смещения имеют меньшую скорость, затухают гораздо быстрее и поэтому имеют значительно меньшую зону распространения – **ближнее акустическое поле**. Для рецепторов боковой линии, как отмечалось выше, адекватными стимулами служат относительно низкочастотные волны смещения, а также любые иные движения воды или самих рыб, приводящие к смещению частиц воды относительно поверхности тела рыб.

Источниками таких гидродинамических стимулов могут быть сами рыбы и другие гидробионты, активно перемещающиеся в воде, в донном субстрате или на поверхности воды, струи воды или слои воды, различающиеся гидродинамическими характеристиками (скоростью, турбулентностью). Неподвижные объекты, отражая подводные колебания или искажая гидродинамическое поле, служат вторичными источниками адекватных стимулов. Как было обнаружено, это позволяет рыбам обнаруживать подвижную добычу даже в том случае, если она временно прекращает движение и опускается на дно.

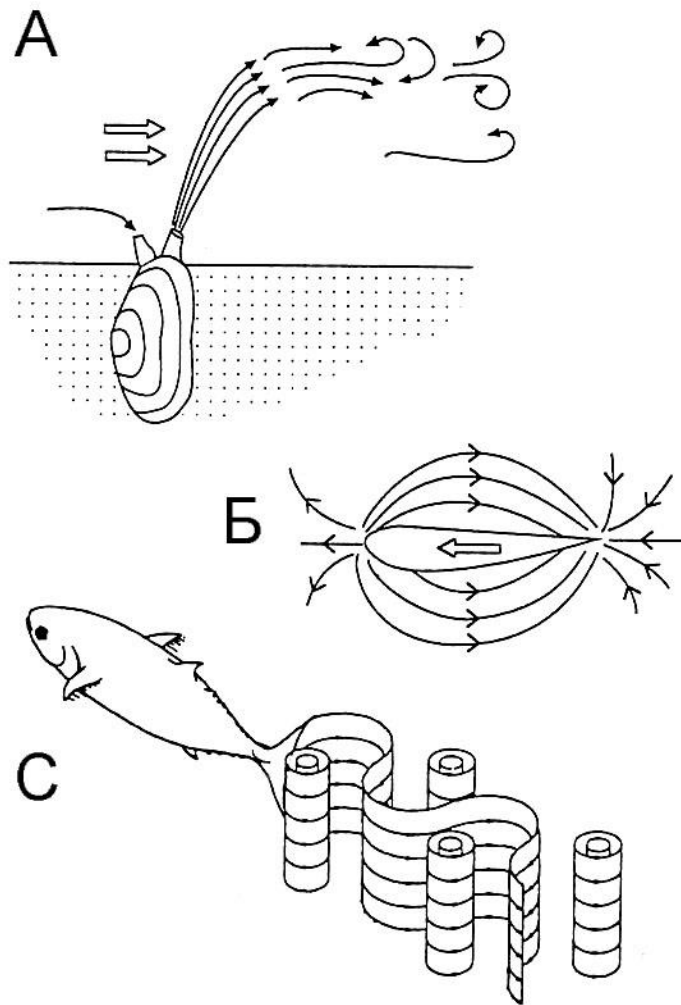


Рисунок 35.

Примеры источников
низкочастотных подводных
колебаний:

А – потоки воды,
создаваемые двустворчатым
моллюском-фильтратором;
Б – гидродинамическое поле,
создаваемое движущейся по
инерции рыбой;
В – вихревая дорожка,
возникающая позади
плывущей рыбы (по
Montgomery et al., 1995).

Стимулами для рецепторов боковой линии рыб служат также небольшие локальные струи воды, создаваемые многими водными животными при движении, например, разнообразными планктонными организмами, или неподвижными животными-фильтраторами, такими как двустворчатые моллюски (рис. 35). По разным оценкам, скорость потока на выходе из сифона моллюсков варьирует от 6 до 14 см/сек. О том, что такие потоки могут реально использоваться рыбами для обнаружения жертв, свидетельствуют данные о заметной доле сифонов моллюсков в питании ряда прибрежных морских рыб.

Интенсивность и спектральные свойства возникающих в воде гидродинамических возмущений зависит от многих параметров – от скорости, траектории и ускорения движущегося объекта, от его размеров и формы, от сопротивления, оказываемого ему водной средой, типа используемого для

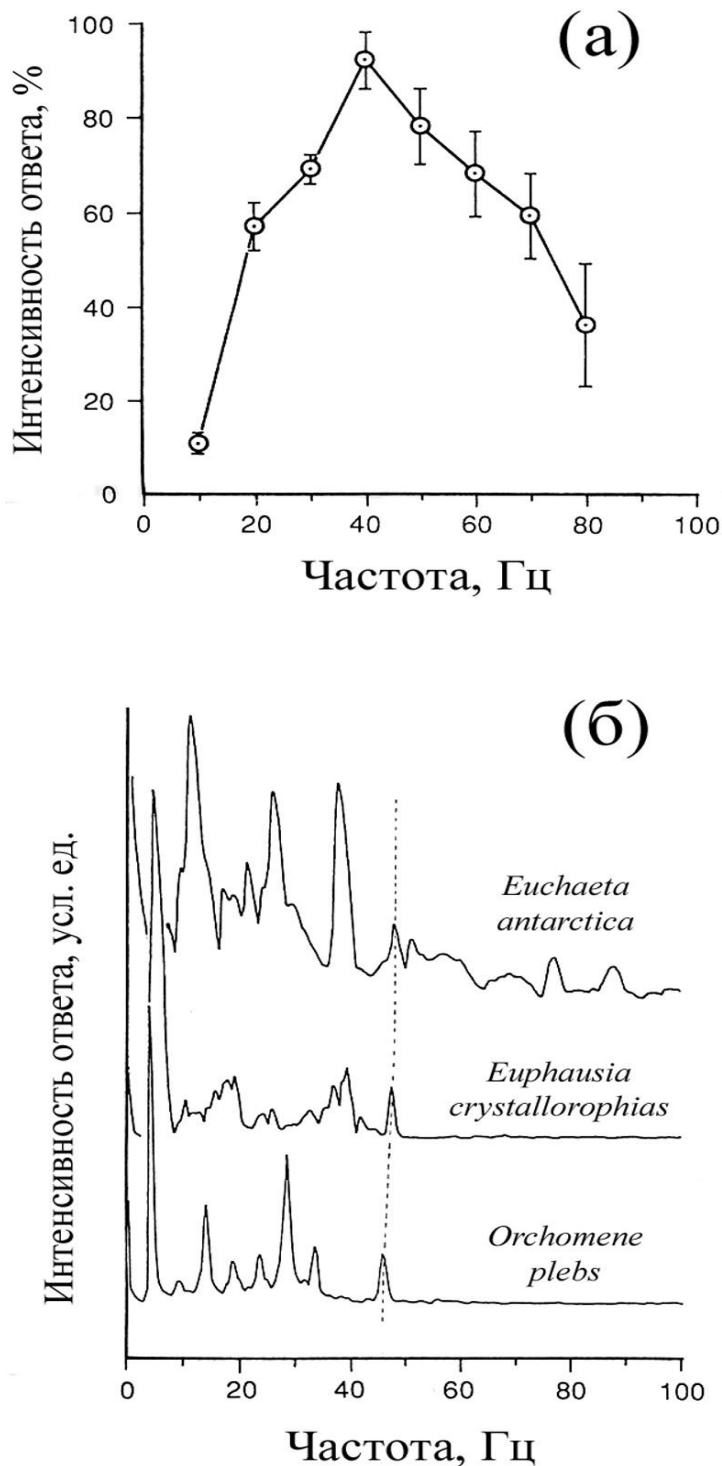


Рисунок 36. Спектральная чувствительность боковой линии большого широколобика *Pagothenia borchgrevinki* (а) и амплитудно-спектральные характеристики гидродинамических возмущений, создаваемых зоопланктонными организмами (б): *Euchaeta antarctica* (Calanoida), *Euphausia crystallorophias* (Euphausiacea), *Orchomene plebs* (Amphipoda). Пунктирной линией на спектрограммах отмечен пик, создаваемый лабораторным электрооборудованием (по Montgomery, Macdonald, 1987).

перемещения движителя и т.п. Установлено, что спокойно плавающая рыба генерирует колебания частотой от нескольких герц до 10 Гц, при резких бросках или быстрых изменениях направления движения распространяются колебания частотой до 100 Гц. Планктонные беспозвоночные при плавании генерируют колебания частотой от нескольких герц до 30-40 Гц, т.е. в



Рисунок 37. Гидродинамические возмущения, создаваемые плавающей данио-рерио *Brachydanio rerio* в температурно стратифицированной среде (для визуализации регистрировали преломления лучей света в мелководном аквариуме, вертикальный перепад температуры – $2^{\circ}\text{C}/\text{см}$) (по McCutchen, 1976).

диапазоне максимальной чувствительности боковой линии рыб, питающихся этими объектами (рис. 36).

Плывущая рыба не только является источником колебаний определенной частоты, но и оставляет за собой **гидродинамический след**, представляющий собой строго организованную систему микровихрений. Визуализация

турбулентных потоков, генерируемых плывущей рыбой или стоящей на течении, позволяет составить хорошее представление об их реальной картине и масштабе (рис. 37). Эти микровихрения, в зависимости от размеров рыбы, скорости и особенностей ее плавания, сохраняются в воде довольно длительное время – от нескольких десятков секунд до нескольких минут и распространяются на достаточно большое расстояние (по оценкам некоторых исследователей – до нескольких метров). Экспериментальным путем, помещая в воду микрочастицы с нейтральной плавучестью и используя специальную

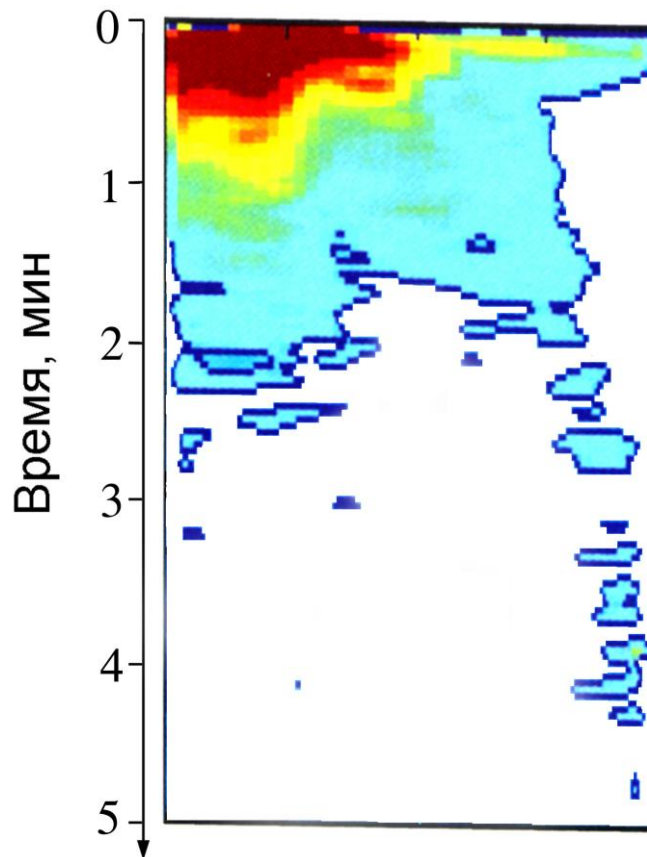


Рисунок 38. Динамика сохранения в воде микровихрений, генерируемых плавающей золотой рыбкой *Carassius auratus* (TL 6 см). Гидродинамические возмущения созданы рыбой, плывущей со средней скоростью 9.0 см/с и пересекающей зону регистрации (крайняя верхняя часть схемы) в течение 2.8 секунд; ширина зоны регистрации – 27 см; темной контурной линией отмечены участки, в которых скорость перемещения частиц воды превышает пороговый уровень чувствительности боковой линии (0.02 см/с). Продолжительность регистрации гидродинамических возмущений – 5 минут (по Hanke et al., 2000).

регистрирующую лазерную технику, удалось установить, что спокойно плавающие по прямолинейной траектории золотые рыбки (TL 6-10 см; скорость плавания 7-14 см/с) оставляют за собой микровихрения, пространственная структура которых в отсутствии потока сохраняется в воде по крайней мере в течение 30 с. В течение 3-5 мин в воде сохраняются частицы, скорость

движения которых превышает пороговую для рецепторов боковой линии (0.2 мм/с) (рис. 38). Попадая в такой след, рыбы могут определять время, прошедшее от момента образования вихрей, размеры рыб, оставивших этот след, а также направление и скорость движения рыб и, возможно, еще более специфическую информацию, например видовую принадлежность. Предполагается, что хищные рыбы могут выслеживать подвижную добычу, следуя за ней по ее гидродинамическому следу.

Гидродинамический след демаскирует рыб. Безусловно, его интенсивность и длительность существования зависят от размера рыб и от типа плавания: более заметный след остается от рыб с торпедовидной и стреловидной формой тела. Угревидный тип плавания сопровождается гораздо меньшими по интенсивности возмущениями, поэтому, как предполагается, большинство глубоководных рыб и многие рыбы с ночным типом активности (угревые *Anguillidae*, сомовые *Siluridae*, муреновые *Muraenidae* и т.п.) имеют вытянутое в длину тело и используют угревидный тип плавания, который позволяет им успешно хищничать, не вспугивая добычу своим приближением. Этот тип плавания рассматривается в качестве своеобразного **гидродинамического камуфляжа**, используемого такими рыбами.

Существует и другие виды гидродинамического камуфляжа и способы снижения гидродинамического шума, производимого рыбами. Так, многие рыбы используют сальтационный тип поискового поведения, когда случайные (невекторизированные) перемещения чередуются с кратковременными остановками, что позволяет им, снижая уровень гидродинамических возмущений, незаметно приблизиться к жертве. Такую стратегию использует нототениевая рыба *Trematomus bernacchii*, подкаменщик *Cottus bairdi*, личинки рыб. Кратковременная неподвижность не только камуфлирует хищника, но и дает ему возможность легче обнаруживать невысокие по интенсивности сигналы, продуцируемые мелкими объектами питания. Ряд рыб (нижнерыл *Hyporhamphus ihi*, угольная рыба-сабля *Aphanopus carbo*) для этих целей применяют тактику чередования периодов кратковременного, но быстрого

плавания с периодами скольжения вперед по инерции. Длительная неподвижность, свойственная хищникам-засадчикам, также может рассматриваться в качестве примера гидродинамического камуфляжа. Глубоководные рыбы для этих целей задерживают дыхательные движения, что резко снижает уровень гидродинамического шума и облегчает обнаружение полезных сигналов.

6. РОЛЬ БОКОВОЙ ЛИНИИ В ПОВЕДЕНИИ РЫБ

Боковая линия принимает участие в обеспечении пищевого, защитного, стайного, репродуктивного и миграционного поведения рыб, позволяет им ориентироваться в полной темноте, проявлять реореакцию. При достаточной освещенности в реализации этих форм поведения ведущая роль принадлежит другим органам чувств, участвующим наряду с боковой линией в сенсорном обеспечении поведенческих реакций. У рыб с ночным типом активности или у глубоководных и пещерных рыб иерархия сенсорных систем иная и информация, поступающая от рецепторов боковой линии, становится для них определяющей.

6.1. Пищевое поведение

Способность реагировать на подвижные и относительно небольшие по размерам объекты позволяет рыбам определять присутствие жертвы, устанавливать с большой точностью ее местоположение и совершить прицельный бросок. О значении боковой линии в обнаружении жертв может свидетельствовать расположение каналов боковой линии и их размеры, количество невроматов. Так наиболее крупные и хорошо заметные каналы боковой линии у многих рыб располагаются на голове, что, как предполагается, позволяет получать информацию о расположении и перемещении кормовых объектов близи ротового отверстия и совершать рыбам результативный бросок

на жертву. У рыб, питающихся упавшими на воду воздушными насекомыми, крупные невромасты располагаются на дорсальной поверхности головы.

Пищевое поведение хищников, обладающих хорошо развитой боковой линией, в значительной мере строится на информации, обеспечиваемой рецепторами этой сенсорной системы. На примере североамериканской щуки-маскинонга *Esox masquinongy* показано, что в обнаружении жертвы и медленном к ней приближении основную роль играет зрительная рецепция, тогда как завершающий бросок и схватывание жертвы требует участия боковой линии (рис. 39). Интактные щуки-маскинонги (TL 15-25 см) совершали бросок на жертву (черный толстоголов *Pimephales promelas*, TL 5 см) в среднем с расстояния в 13.5 см. После выключения рецепторов боковой линии (перерезка переднего и заднего нервов боковой линии) прицельный бросок совершался с достоверно более близкого расстояния – 10.1 см. Слепые щуки (перерезка зрительного нерва) схватывали жертв только в том случае, если они случайно приближались к хищнику ближе, чем 3.2 см. Рыбы, лишенные и зрения и сейсмо-сенсорной рецепции, не делали даже попыток схватить жертву. Потеря любой из этих двух сенсорных систем требовала от рыб более точной ориентации на жертву перед совершением завершающего броска – у рыб после перерезки зрительного нерва или нервов боковой линии угол между направлением на жертву и положением тела был намного меньше, чем у интактных особей.

Способность слепых особей успешно охотиться характерна и для обыкновенной щуки. Такие рыбы как налим *Lota lota*, европейский сом *Silurus glanis*, европейский угорь *Anguilla anguilla*, черный горбыль *Corvina nigra*, пятиусый морской налимчик *Gaidropsarus mediterraneus* и многие другие ночные или сумеречные рыбы намного эффективнее питаются в полной темноте, чем на свету. Активно питается в темноте синежаберный солнечник *Lepomis macrochirus*, но после выключения боковой линии схватывание жертв (золотой рыбки) происходит только при случайном и непосредственном контакте с ней. Депривированный хищник не может обнаружить жертву даже

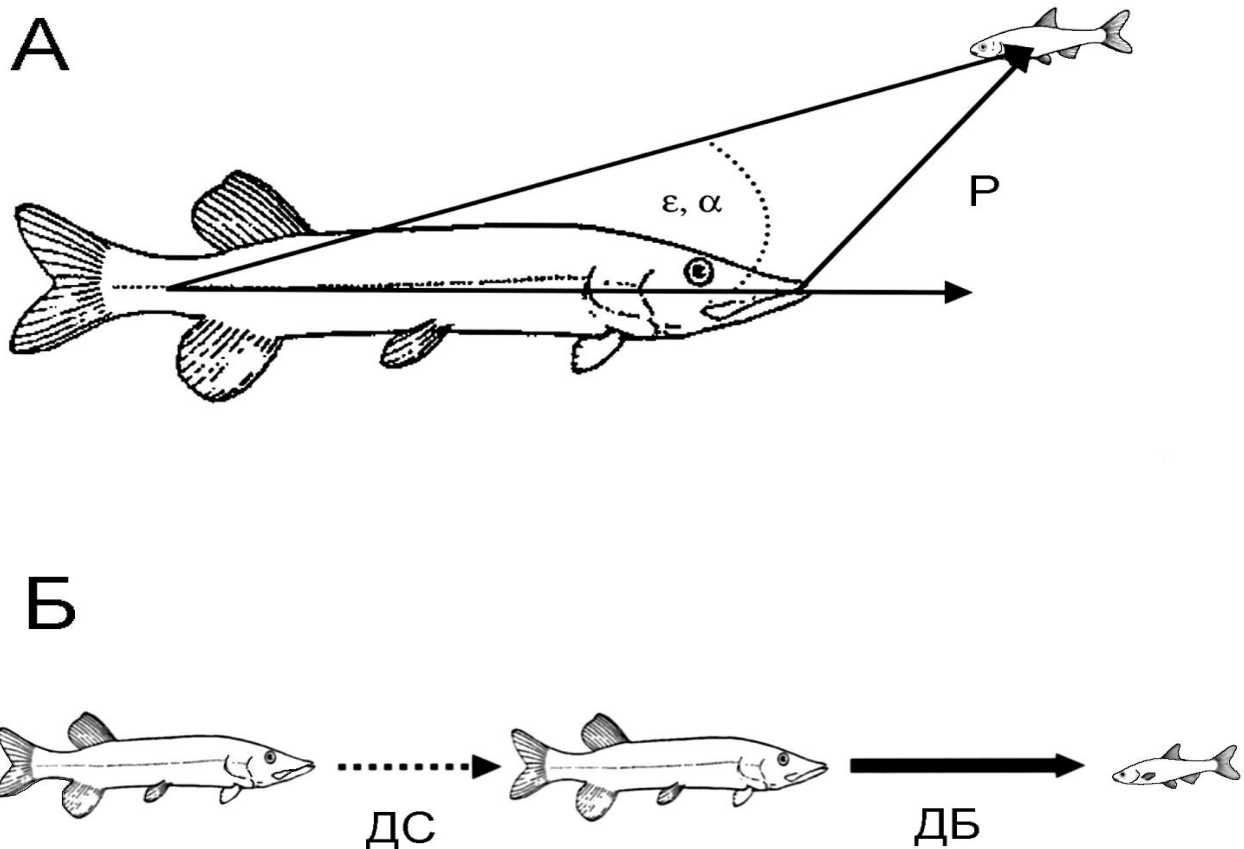


Рисунок 39. Параметры, используемые для исследования реакции щуки-маскинонга *Esox masquinongy* на подвижную жертву: координаты жертвы (А) и двигательная реакция хищника (Б). ε - высота, α - азимут, p – расстояние до жертвы, ДС – дистанция скрадывания, ДБ – дистанция броска (New et al., 2001).

если она находится на расстоянии всего 0.2 см от него. Мальки обыкновенного ерша способны в абсолютной темноте питаться крупными планктонными организмами. Китайский окунь *Siniperca chuatsi* (TL 10-12 см) с равной результативностью питается амурским чебачком *Pseudorasbora parva* (TL 3.5-4.0 см) как при неповрежденном зрении или боковой линии, так и при исключении одной из этих систем. Обученные получать корм через подающую трубку зеленые солнечники *Lepomis cyanellus* и большеротые окуни *Micropterus salmoides* схватывают струю воды, выходящую из этой трубки, а не предъявлявшийся в это же время зрительный пищевой стимул, что может

рассматриваться в качестве примера доминирования стимулов, воспринимаемых боковой линией над зрительными.

Чем лучше развита боковая линия, чем крупнее каналы и невромасты, тем рыбы успешнее осуществляют поведенческие реакции. Сравнение **питания в темноте** обыкновенного ерша и желтого окуня *Perca flavescens* показывает, что в таких условиях ерш питается живой дафнией гораздо успешнее. Он способен обнаруживать жертву не только с большего, чем окунь, расстояния, но и во время перемещения вперед по инерции, когда рыба не совершает движений плавниками; у окуня схватывание дафнии наблюдается лишь после полной остановки рыбы (рис. 40). Более эффективный пищевой поиск в темноте у

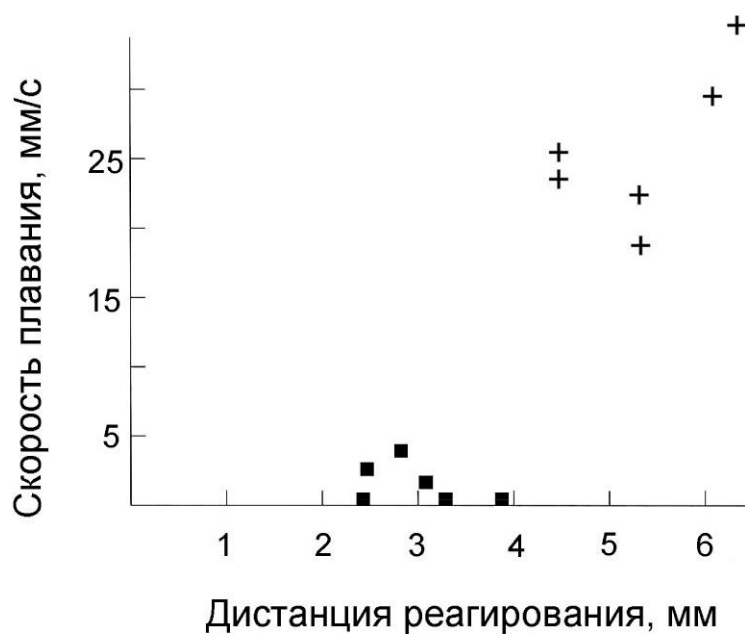


Рисунок 40. Зависимость дистанции реагирования в темноте обыкновенного ерша *Gymnocephalus cernuus* (TL 5.3-6.2 см) (+) и желтого окуня *Perca flavescens* (TL 5.3-5.8 см) (■) на живых дафний (длина 3.0-3.5 мм) от скорости плавания рыб (по Janssen, 1997).

ерша обеспечивается структурными особенностями боковой линии – крупными канальными невромастами и наличием эластичных мембран, закрывающих каналы. По степени развития каналов боковой линии ерш значительно отличается от многих других представителей окуневых рыб и напоминает обитателей батипелагиали. Предполагается, что мембраны отсеивают низкочастотный гидродинамический «шум», неизбежно возникающий даже при движении рыбы вперед по инерции: они остаются вогнутыми, но перемещение внутриканальной жидкости не происходит – именно в это время возможна успешная детекция возмущений среды, создаваемых дафниями. Согласно другой гипотезе, мембрана может обладать свойствами резонатора, усиливающего сигнал, поступающий от жертвы.

Благодаря боковой линии многие рыбы, прежде всего пелагические планктонофаги, например сельдевые, некоторые карповые, молодь многих рыб, сохраняют возможность питаться в полной темноте или после лишения их зрительной рецепции и используют при этом поштучный способ поимки планктонных жертв. Блокирование рецепторов боковой линии (обработкой стрептомицином) приводит к потере ослепленными рыбами такой способности. Основная роль в этом, как показывают опыты на питающихся в ночные часы подкаменщиках *Cottus bairdi*, принадлежит канальным невромастам. Лишенные зрения рыбы (длина тела 7.5 см) реагируют ориентацией и прицельным броском на живую дафнию размером около 2 мм или бусинку диаметром около 3 мм, генерирующую колебания той же частоты, что и плывущая дафния – около 3 Гц. Дистанция реагирования достигает 5 мм при стимуляции наиболее крупных невромастов на нижней боковой поверхности головы (мандибулярный канал) и на жаберных крышках (оперкулярный канал). При стимуляции менее чувствительного сектора боковой линии слепая рыба изменяет свое положение таким образом, чтобы источник стимула попадал в более чувствительную зону, и лишь после этого следует прицельный бросок (рис. 41).

Перепозиционирование, т.е. изменение положение тела таким образом, чтобы источник колебаний попадал в наиболее чувствительную зону, имеет

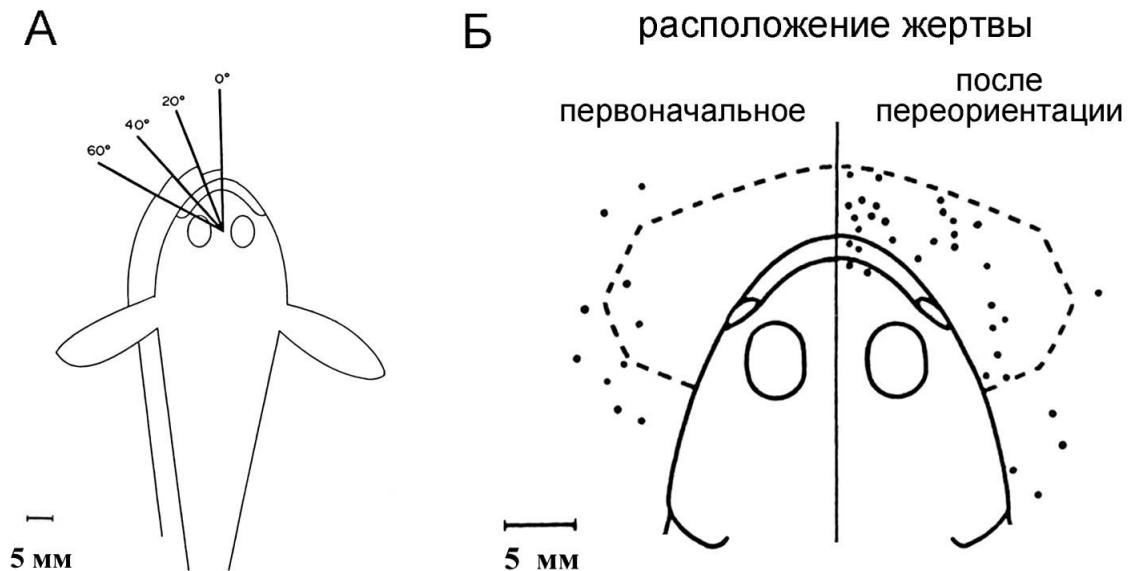


Рисунок 41. Зоны реагирования, обеспечиваемые различными участками боковой линии (А) и переориентация (Б) у подкаменщика *Cottus bairdi*; пунктирной линией ограничена зона, попав в которую жертва схватывается рыбой без предварительной переориентации (Hoekstra, Janssen, 1986).

большое значение для точной ориентации и схватывания объекта. В большинстве случаев (83%) неудачные завершающие броски подкаменщика наблюдаются, если источник колебаний располагается непосредственно перед рыбой (сектор в $\pm 20^\circ$). При перемещении подкаменщиков короткими бросками к источнику колебаний сохраняется его расположение в наиболее чувствительном секторе, т.е. сбоку. Траектория перемещения представляет собой дугу, если рыба все время обращена к источнику одной и той же стороной тела. Рыбы могут приближаться к источнику, воспринимая его попеременно рецепторами, расположенными на правой и левой сторонах тела.

Для обнаружения жертв в темноте рыбы, прежде всего пелагические планктонофаги, часто используют сальтационный поиск, когда периоды активного плавания чередуются кратковременными остановками. Именно в этот момент, когда улучшается соотношение между силой полезного сигнала и

гидродинамическим шумом, и происходит детекция жертвы. Дистанция обнаружения жертвы и совершения прицельного броска обычно не превышает одной длины тела.

Мало перемещающиеся рыбы, обитающие в тихой или слабо подвижной водной среде, например, многие глубоководные батипелагические рыбы для обнаружения в полной темноте подвижных жертв или приближающихся хищников, используют свободные невромасты. Это становится возможным благодаря ряду структурных и физиологических адаптаций, снижающих уровень низкочастотных гидродинамических шумов, воздействующих на рецепторы. К таким адаптациям относятся высокие латерально уплощенные купулы невромастов, крупные размеры самих невромастов, наличие дермальных бугорков и папилл, выносящих невромасты за пределы малоподвижного пограничного слоя воды, слабая двигательная активность рыб, способность поддерживать низкий уровень метаболизма. У других глубоководных рыб имеются необычайно широкие и неглубокие каналы боковой линии на голове, которые в функциональном отношении (спектральная чувствительность) мало отличаются от свободных невромастов. Для многих глубоководных рыб характерно удлиненное тело и угревидный тип плавания, при котором возникают гораздо меньшие возмущений среды, что снижает нежелательный для работы собственных рецепторов боковой линии гидродинамический шум и в то же время делает этих рыб менее заметными для других представителей глубоководного сообщества.

Относительно недавно обнаружено, что боковая линия совместно, как полагают, со слуховой системой, участвует в **поиске рыбами подвижных жертв** не только в воде, но и **в донном субстрате**. Подкаменщики *C. bairdi* безошибочно находят скрытый в грунте вибратор, генерирующий колебания частотой 10 Гц и имитирующий перемещающихся в грунте бентосных организмов (*Nereis*, *Lumbriculus*). Реакция в ответ на включение вибратора наблюдается лишь в том случае, если подкаменщик находится на грунте: рыба касается нижней челюстью поверхности субстрата и задерживает не более чем

на 1 секунду дыхательные движения. Если в этот момент она улавливает сигнал, то коротким и быстрым броском разворачивается в сторону источника стимуляции. После этого следует серия коротких бросков по направлению к вибратору, причем после каждого броска, включая первый, рыба обязательно прикасается нижней челюстью к субстрату. Реакция завершается прицельным и точным захватом грунта в месте расположения источника колебаний. Расстояние, с которого рыба проявляет ответ, достигает 30 см, т.е. 4-5 длин тела. Если вибратор обнажен и не соприкасается с грунтом, то расстояние реагирования составляет всего 1-2 см. Обработка мандибулярных невромастов, находящихся на нижней челюсти у наиболее крупных рыб, стрептомицином или раствором соли кобальта, приводит к частичному нарушению ответа: рыбы по-прежнему реагировали на включение вибратора касанием нижней челюстью грунта, но броски по направлению к источнику стимула не совершали (рис. 42). По-видимому, многие из донных рыб, питающихся инфауной могут использовать боковую линию совместно со слуховой системой для обнаружения и схватывания скрытых в грунте пищевых объектов.

У рыб, специализирующихся на **питании упавшими на воду насекомыми**, боковая линия в ночное время обеспечивает не только получение сигнала о жертве, но и позволяет рыбам определять направление и расстояние до нее. Механизм точной детекции места расположения жертвы связан с особенностями распространения **поверхностных волновых колебаний**, исходящих от насекомого и способностью рыб воспринимать и анализировать эти колебания. Имеется ряд важных физических различий между поверхностными волнами и волнами, распространяющимися в воде. В частности, низкочастотные компоненты поверхностных волн распространяются с большей скоростью, чем высокочастотные, тогда как для волн смещения наблюдается обратная зависимость. В целом скорость распространения поверхностных волн более чем в 1000 раз ниже скорости волн, распространяющихся в водной среде. Они слабо проникают в толщу воды,

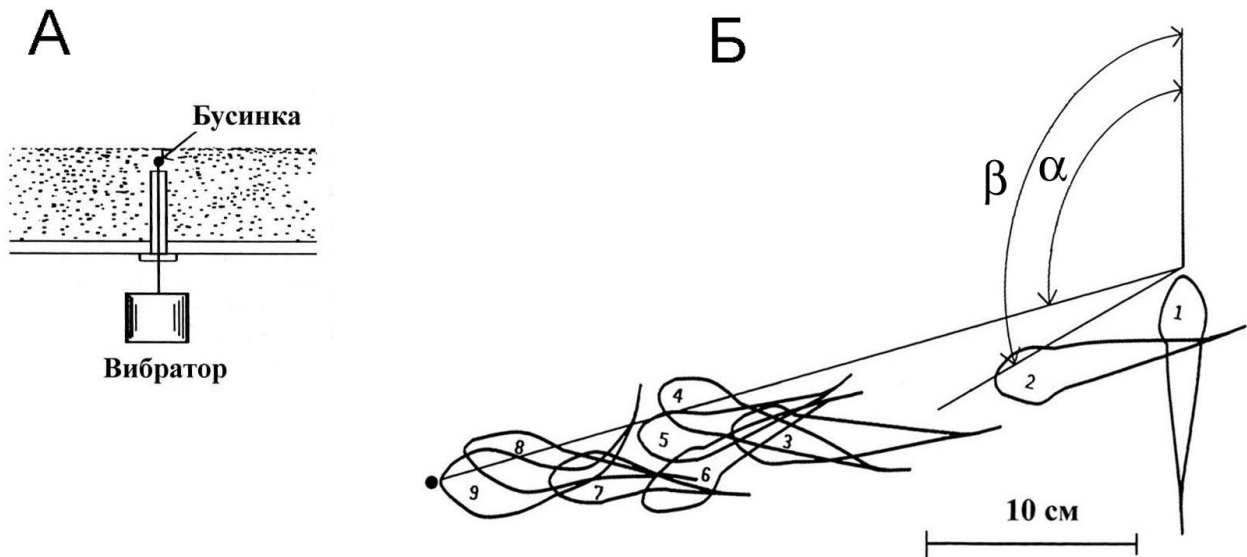


Рисунок 42. Обнаружение подкаменщиком *Cottus bairdi* скрытого в грунте источника низкочастотных колебаний (10 Гц), имитирующего подвижный пищевой объект. А – бусинка, подключенная к вибратору и скрытая в песчаном грунте на глубине 4 мм от поверхности; Б – поисковые перемещения подкаменщика. Силуэты (1-9) указывают последовательное изменение положения и ориентации рыбы, углы между направлением первоначальной ориентации рыбы (до начала стимуляции) и направлением на источник колебаний (α) и направлением рыбы после переориентации в результате первого броска (β) (по Janssen, 1990).

поэтому рыбы, специализирующие на питании упавшими на воду насекомыми, обычно держатся у самой поверхности воды.

Детекция поверхностных волн осуществляется канальными или свободными невромастами, расположенными на голове и структурно хорошо развитыми у таких питающихся падающими на поверхность воды насекомыми рыб как, например, пресноводная рыба-бабочка *Pantodon buchholzi* (Pantodontidae), полосатая галаксия *Galaxias fasciatus* (Galaxiidae, Osmeriformes), длинноносый фундулюс *Fundulus notatus* (Cyprinodontidae) или

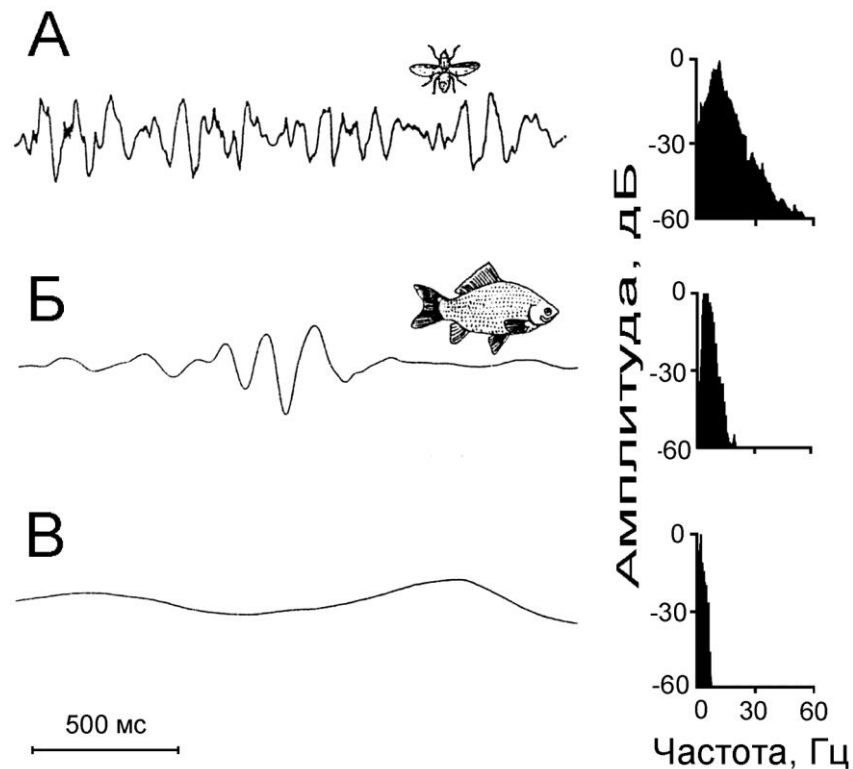


Рисунок 43. Амплитудные, динамические и частотные параметры поверхностных волновых колебаний, генерируемых упавшими на воду летающими насекомыми (А), рыбами (Б) и ветром (В) (по Beckmann et al., 1989).

полосатая светлоглазка *Aplocheilus lineatus* (Cyprinodontidae). Определение направления на жертву происходит за счет разницы во времени и в амплитуде волны, приходящей к симметричным невромастам, расположенным на разных сторонах головы рыбы. Определение расстояния до источника достигается за счет хорошо развитой способности этих рыб анализировать спектральный состав поверхностных волн, пришедших от жертвы и его динамику. Бьющееся на воде насекомое исходно генерирует колебания в широком частотном диапазоне, гораздо более широком, чем колебания поверхности воды, возникающие под воздействием ветра или производимые собственно рыбами (рис. 43). Но спустя небольшое время, после того как сигнал распространится даже на небольшое расстояние, этот спектр изменяется из-за более быстрого

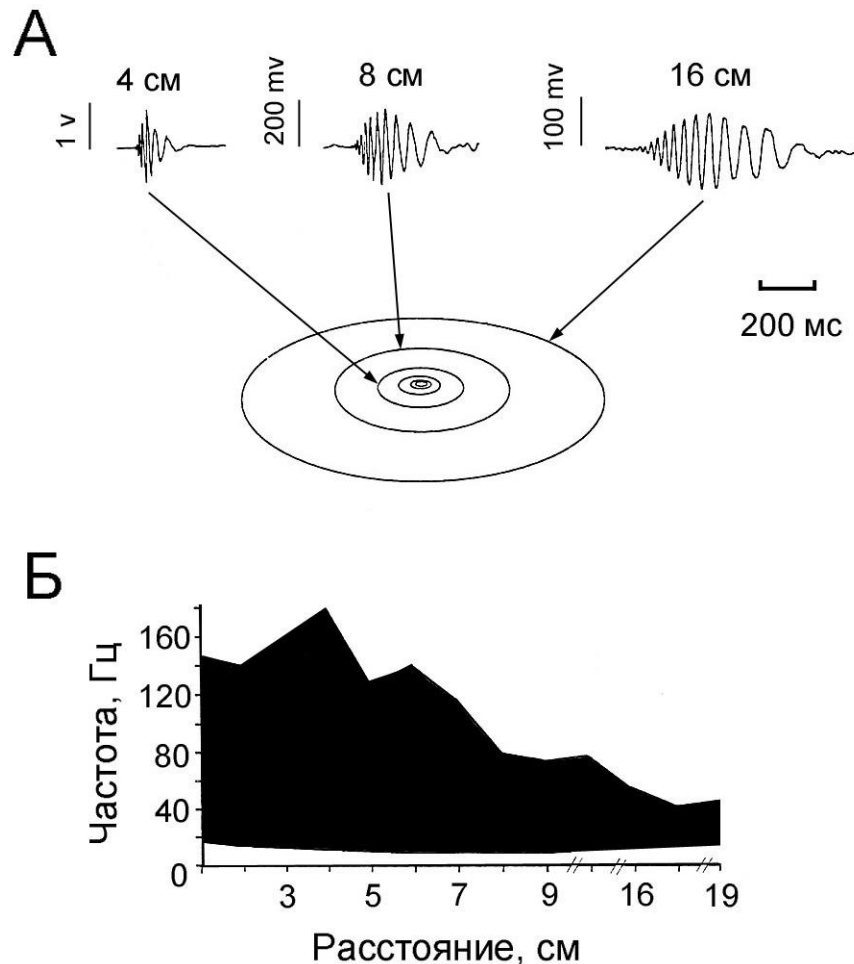


Рисунок 44. Амплитудные, динамические (А) и частотные (Б) параметры поверхностной волны, регистрируемые на разном удалении от источника колебаний (по Montgomery et al., 1995).

затухания высокочастотных составляющих и их более медленного распространения. По мере удаления от источника колебаний стремительно уменьшается амплитуда колебаний (рис. 44).

Анализируя частотные, временные и амплитудные параметры сигнала, достигающего рецепторов, расположенных на разных сторонах тела или рецепторов, удаленных друг от друга, рыбы легко определяют направление на жертву. Отклонение (ошибка) броска рыб составляет всего $\pm 5^\circ$. Дальность реагирования рыб достигает 50-60 см у длинноносого фундулуса и до 1 м у

полосатой светлоглазки, при этом латентность ответа может составлять всего 0.038 секунды. Полосатой светлоглазке достаточно уловить всего лишь 8-10 первых волновых колебательных циклов, чтобы локализовать источник. Если рыбам в эксперименте предъявлять от близко расположенного вибратора искусственный сигнал, который по своим спектральным свойствам соответствует тому, который пришел издалека, то рыбы ошибаются и совершают более протяженный бросок. Возможность ориентироваться и схватывать упавшее насекомое рыбы сохраняют даже в том случае, если у них удалить почти все невромасты, но теряют эту способность, если источник (искусственный) генерирует не поличастотные, а моночастотные колебания.

6.2. Защитное поведение

Крупные подвижные объекты создают в водной среде относительно низкочастотные и сильные, высоко амплитудные возмущения, которые достаточно далеко распространяются в воде и легко улавливаются рецепторами боковой линии, прежде всего свободными невромастами. Источниками таких сигналов обычно служат крупные рыбы. Поведенческая реакция на стимулы подобного рода выражается в стремительном бегстве или затаивании рыб, что позволяет им избежать встречи с хищниками, особенно в ночные и сумеречные часы, когда обнаружение опасности с помощью других сенсорных систем невозможно или ограничено. Защитная поведенческая реакция на высокоамплитудные низкочастотные колебания врожденная и возникает в онтогенезе рыб очень рано – с появлением первых свободных невромастов у молоди еще не приступившей к активному питанию, или в самом начале личиночного периода. Об участии боковой линии в сенсорном обеспечении защитного поведения рыб свидетельствуют контакты нервов боковой линии с Маутнеровскими клетками, которые ответственны за выполнение рыбами резких двигательных реакций.

6.3. Стайное поведение

Существует небольшое число данных, указывающих на возможное участие боковой линии в стайном поведении. Так, согласно наблюдениям за слепой особью *Anchoviella*, она неизменно присоединялась к стае и вместе с ней выполняла все стайные движения. В опытах с пятнистым индо-тихоокеанским тунцом *Euthynnus affinis*, подопытные рыбы, разделенные прозрачной перегородкой, располагались относительно друг друга иначе, чем при объединении в стаю, что может указывать на роль боковой линии в упорядочении внутривидовой организации. Лишенные зрительной рецепции особи сайды *Pollachius virens* сохраняли внутривидовые контакты, но теряли их после перерезки нерва боковой линии. К сожалению, во многих из этих работ не проводился строгий контроль полноты сенсорной депривации и ее сохранения у подопытных особей на протяжении всего эксперимента. Мало убедительными следует признать и попытки прямо связывать переход ранней молоди к стайному образу жизни с формированием невромастов.

Гораздо более многочисленны примеры, свидетельствующие об отсутствии какой-либо заметной роли боковой линии в стайном поведении рыб, когда сохранение боковой линии интактной, но лишение рыб зрительной рецепции приводит к распадению стаи и полной потере стайного поведения. По-видимому, следует признать верным представление о том, что боковая линия выполняет в стайном поведении лишь вспомогательную роль и обеспечивает наряду со зрением взаимную координацию особей в стае во время быстрых маневров, когда расстояние между партнерами по стае сокращается настолько, что рыбы попадают в зону восприятия рецепторов боковой линии. Однако, как справедливо полагают некоторые исследователи, даже в компактных стаях участие боковой линии в обеспечении координации плавания представляется не вполне убедительным, поскольку, к примеру, у сельдевых (*Clupeidae*) с хорошо развитым стайным поведением, каналы боковой линии на поверхности туловища отсутствуют. Высказывается предположение, что у

сельдевых, а также у ставридовых (Carangidae), скумбриевых (Scombridae) и парусниковых (Istiophoridae) сложно организованная сеть канальцев на голове может служить для взаимного контроля и согласования скорости движения рыб в стае.

6.4. Нерестовое и родительское поведение

Сложно организованное нерестовое поведение многих рыб сопровождается демонстрацией брачными партнерами различных поз, «смещений», танцев, судорожных вибраций и других характерных двигательных актов. Совершенно очевидно, что возникающие при этом низкочастотные колебания несут важную сигнальную функцию и обеспечивают синхронизацию нерестового поведения и собственно нереста. Эффективность такой сигнализации обеспечивается расположением брачных партнеров обычно на расстоянии менее одной длины тела друг от друга, т.е. в зоне ближнего акустического поля.

Участие боковой линии в сенсорном обеспечении нерестового поведения долгое время лишь предполагалось. Строгие экспериментальные данные, подтверждающие это предположение, получены относительно недавно на примере нерки *Oncorhynchus nerka*. Нерестовое поведение самок и самцов этих рыб представляет собой цепочку последовательных актов. Резкие и сильные изгибы тела самки, находящейся на гнезде, вызывают у располагающегося несколько ниже по течению самца бросок вперед к самке и характерное мелкое «дрожание» (вибрацию), которое вызывает ответную «дрожь» у самки, сигнализирующую, как предполагается, о ее готовности к вымету икры. Ответная реакция самца заключается в приближении вплотную к самке, вибрировании, широком раскрытии рта и высвобождении порции спермы, что, в свою очередь, стимулирует у самок ответную вибрацию и вымет порции икры. Во время изгибов тела и дрожания возникают колебания частотой от 2 до

37 Гц, при этом миограммы у самок и самцов на разных фазах нерестового поведения отличаются.

Для того чтобы выяснить значение низкочастотных колебаний в нерестовом поведении этих рыб наблюдали за реакцией карликовых самцов нерки на предъявлявшиеся им искусственные пластиковые модели, которые по своим размерам и форме соответствовали таковым зрелых самок (длина модели 24 см, высота 6 и толщина 4 см). Модель, вибрирующая в вертикальной плоскости с частотой 2-32 Гц и амплитудой 1.7-2.5 мм, вызывала у подопытного самца, помещенного в проточный бассейн (142x42x45 см; скорость потока 5-6 см/с) с гравийным субстратом, проявление всего нерестового поведенческого репертуара, включая высвобождение спермы. В зависимости от частоты вибрации модели у самцов наблюдалось от 2-4 до 7-10 нерестовых циклов в течение 2 мин опыта. Особенности окраски модели (черная или белая или модели с черной верхней или нижней частью) какого-либо заметного влияния на поведение самцов не оказывали. Эффективность прозрачной вибрирующей модели была заметно слабее. Нерестовое поведение не наблюдалось при отсутствии вибраций, при экранировании вибрирующей модели стеклянным боксом и в том случае, если зрительная и гидродинамическая модели были разобщены, т.е. располагались на удалении друг от друга. Интересно, что бросок самца и дрожание лучше всего стимулировали колебания модели частотой 2 Гц, тогда как дрожание, разевание рта и высвобождение спермы – колебания частотой 5 и 21 Гц, что хорошо совпадает с частотой колебаний, производимых самкой на соответствующих фазах нерестового цикла (рис. 45).

Сигналы, воспринимаемые с помощью рецепторов боковой линии, могут иметь большое значение и в родительском поведении некоторых рыб. Самцы бойцовой рыбки *Betta splendens* используют такие сигналы в случае возникновения опасности для быстрого привлечения к себе молоди, плавающей недалеко от гнезда в непосредственной близости от поверхностной пленки воды. В такие моменты самец принимает наклонную позу, касается

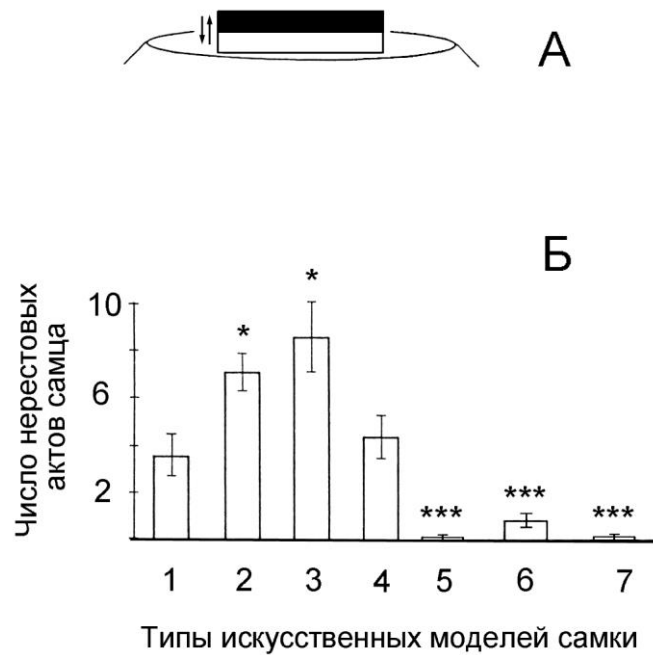


Рисунок 45. Реакция самцов нерки *Oncorhynchus keta* на искусственные гидродинамические модели самки: А – нерестовое гнездо и модель самки, стрелки указывают направление вибраций модели; Б – число нерестовых актов самца (вибрация телом, раскрытие рта и выброс порции спермы), вызываемых разными моделями самки. 1, 2, 3 и 4 – черно-белые модели с частотой вибрации 2, 5, 21 и 37 Гц, 5 – неподвижная черно-белая модель, 6 – прозрачная модель с частотой вибрации 21 Гц, 7 – черно-белая модель с частотой вибрации 21 Гц, расположенная внутри прозрачного экрана. * и *** достоверность различий по отношению к реакции самцов на модель №1 соответственно $p < 0.05$ и 0.001 (по Satou et al., 1994b).

поверхности воды головой и производит частые трепещущие движения грудными плавниками. Это приводит к возникновению поверхностной волны, которую молодь воспринимает на расстоянии до 40 см и которая вызывает у нее направленное движение к источнику стимула. Реакция проявляется как на свету, так и в полной темноте, может проявляться в ответ на искусственно генерируемые сигналы, оптимальная частота которых составляет 8-10 Гц, а

амплитуда – не менее 13 мкм. Эффективность такой сигнализации довольно высока – уже через 1-2 мин после подачи сигнала до 70 % выводка собирается у его источника.

6.5. Ориентация в пространстве и реакция на поток

Большинство рыб живет в условиях потока. Способность определять его наличие, силу, направление и структуру, проявлять **реореакцию** имеет важное значение для успешного осуществления рыбами основных форм поведения – защитного, территориального, нерестового, стайного, миграционного и других. Особо важна такая способность для рыб, которые живут в высоко турбулентных потоках, либо постоянно обитают в условиях темноты или реализуют различные формы поведения в темное время суток. Рыбам, питающимся дрейфом, ориентация навстречу потоку необходима для своевременного получения запаховой информации и определения направления поиска его источника, для энергетически менее затратного сопротивления потоку, для осуществления миграций или для перераспределения в пределах одного и того же биотопа, как это имеет место у прибрежных морских рыб приливно-отливной зоны, для сохранения своего местоположения в потоке

Восприятие рыбами течения осуществляется благодаря свободным невромастам, на купулы которых оказывает прямое и постоянное действие поток воды, проходящий вдоль тела рыб. Удаление свободных невромастов приводит к такому же повышению порога реагирования рыб на течение (новозеландская папанока *Cheimarrichthys fosteri*, большой широколобик *Pagothaenia borchgrevinki*, слепая форма астианакса *Astyanax fasciatus*), как и одновременное удаление всех типов невромастов. Блокирование же только внутриканальных невромастов не вызывает каких-либо отклонений в чувствительности рыб к потоку. При появлении в воде пищевых запахов чувствительность рыб к течению повышается в несколько раз (рис. 46). Удаление свободных невромастов (ямковых органов) серьезно нарушает

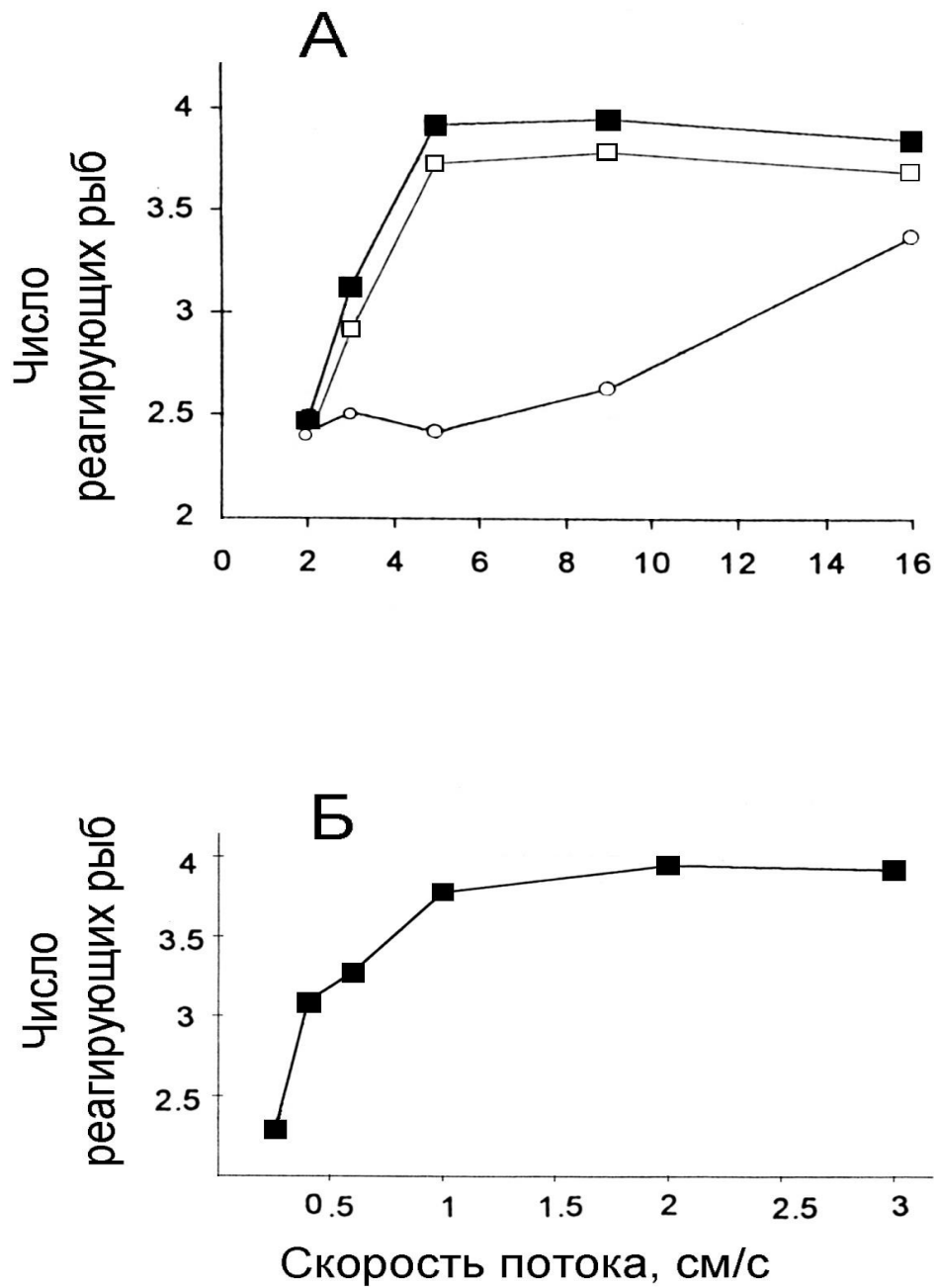


Рисунок 46. Чувствительность слепой рыбы *Astyanax fasciatus* к потоку воды.

А – число проявляющих реореакцию интактных рыб (■), рыб с заблокированными гентамицином канальными невромастами (□), рыб после удаления поверхностных невромастов (○); Б – число интактных рыб, проявляющих реореакцию в присутствии экстракта корма (по Baker, Montgomery, 1999b).

реореакцию и у морских хрящевых рыб, как это показано на примере австралийской бычьей акулы *Heterodontus portusjacksoni*.

Благодаря боковой линии рыбы способны ориентироваться в окружающей обстановке в условиях полной темноты, обнаруживать препятствия и не сталкиваться с ними при плавании. Впервые такое предположение было высказано Дайкграафом еще в 1963 году, а впоследствии оно было блестяще подтверждено экспериментальным путем на примере пещерных рыб. Было установлено, что пещерные рыбы осуществляют постоянный гидродинамический мониторинг среды, своеобразное **гидродинамическое лоцирование**, сравнимое с эхолокацией рукокрылых (Chiroptera) и ночных бабочек-совок (Lepidoptera, Noctuidae) или активной электролокацией слабозлектрических рыб. В результате лоцирования у рыб создается трехмерное «гидродинамическое представление», или **«гидродинамический образ»** окружающего их пространства, что значительно облегчает ориентацию в условиях полной темноты. Перемещаясь вперед по инерции, т.е. не производя собственных активных движений, рыба распространяет волновые колебания и создает вокруг себя гидродинамическое поле, которое нарушается любыми относительно близко расположенными объектами, отражающими эти колебания (рис. 47). Характер искажения поля зависит от размеров и формы объекта, а при его подвижности – от скорости перемещения, особенностей плавания и т.п.

При лоцировании пространства и обнаружении в нем нового, незнакомого объекта рыбы, как это показали наблюдения за поведением астианакса – слепой мексиканской рыбы *Astyanax fasciatus* (Characidae), применяют своеобразную исследовательскую тактику: приблизившись к объекту, они проплывают вблизи от него, двигаясь по инерции. Такое поведение может повторяться несколько раз, при этом рыба каждый раз меняет направление плавания, приближаясь к объекту с разных сторон. Если рыба проходит над объектом, то она смещается от вертикальной оси так, чтобы боковая поверхность туловища была обращена к объекту исследования. Таким

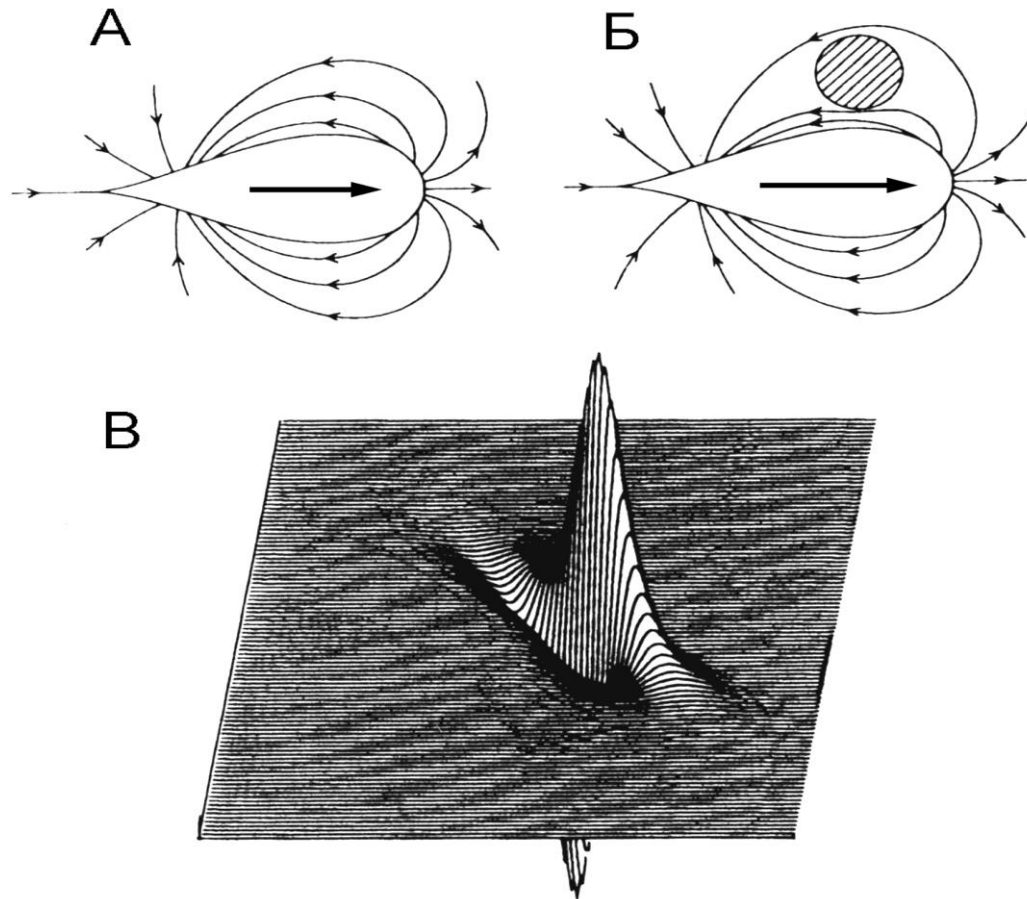


Рисунок 47. Схема гидродинамического поля, генерируемого рыбой, плывущей вперед по инерции (А), искажение поля неподвижным объектом (Б) и схема гидродинамического градиента, возникающего у поверхности тела рыбы при ее прохождении вблизи неподвижного объекта (В) (по Montgomery et al., 2001).

способом пещерные рыбы способны легко обнаруживать в воде цилиндрические предметы диаметром до 2 мм на расстоянии нескольких миллиметров от них, что установлено с помощью метода условных рефлексов. Рыбы могут легко различать решетки, если расстояние между образующими их вертикально расположенными перегородками отличается на 12.5% в сторону его увеличения или уменьшения, например решетки с интервалом между перегородками в 10 мм от решеток с шагом 8.75 или 11.25 мм.

Если усложнить задачу и предъявлять рыбам не какие-либо незнакомые для них объекты, а переместить рыб в новую для них обстановку (аквариум), исследовательское поведение рыб выглядит иначе и выражается в более быстром, чем обычно плавании в течение первых суток. При этом мелкие особи плавают с относительно большей скоростью, чем крупные, что, как полагают, связано с необходимостью генерации более высокоамплитудных волн смещения, т.е. для формирования большего по размерам ближнего акустического поля. Блокада рецепторов боковой линии солями тяжелых металлов приводит к компенсаторному увеличению скорости плавания рыб, т.е. потеря специфической чувствительности вызывает стремление к генерации более сильного сигнала. Создаваемый гидродинамический образ окружающего их пространства (когнитивная карта) сохраняется в памяти рыб по крайней мере в течение нескольких дней – особи, которых возвращают после двух дней в знакомый им аквариум, затрачивали гораздо меньше времени на исследовательское поведение, чем при помещении в новую для них обстановку. Гидродинамическое лоцирование и ориентация пещерных рыб обеспечивается преимущественно за счет канальных невромастов.

Использование боковой линии для предотвращения столкновений в темноте с препятствиями экспериментально показана и для других рыб – интактные ельцы *Leuciscus leuciscus* длиной 4-5 см успешно избегали встречи с пластиной, помещенной в поток воды с градиентом скоростей течения от 0.3 до 2.0 (см/с)/см, на расстоянии не более 20 см от нее. Рецепция отраженных от крупных подводных предметов колебаний, источником которых служит поток воды, позволяет использовать эти предметы в качестве стационарных ориентиров, что особенно важно для территориальных речных рыб, например, молоди лососевых, которые сохраняют свое местоположение не только в светлое, но и в темное время суток, а также успешнее сопротивляются потоку. После перерезки нервов, иннервирующих невромасты на одной стороне тела, эти рыбы сохраняют ориентацию относительно таких объектов благодаря рецепторам на интактной стороне.

7. ФОРМИРОВАНИЕ В ОНТОГЕНЕЗЕ

В онтогенезе рыб первые невромасты начинают возникать еще у эмбрионов, находящихся под оболочкой, как, например, у карпа и многих других рыб. Формирование невроматов происходит под индуцирующим влиянием нервов боковой линии, которые развиваются из ганглиозных клеток, происходящих из соответствующих плакод. Рост нервных волокон и их ветвление приводит к быстрому усложнению периферической нервной сети боковой линии (рис. 48). В местах подрастания ветвящегося нервного волокна к покровному эпителию и возникают невромасты.

Первыми появляются свободные невромасты, у многих видов рыб (японский морской судак *Lateolabrax japonicus*, дальневосточный морской карась *Acanthopagrus schlegeli*, двуцветная камбала *Kareius bicoloratus*, темный трехзубый бычок *Tridentifer obscurus* и др.) они хорошо заметны на голове уже у только что вылупившихся эмбрионов, несмотря на относительно небольшие размеры невроматов и малочисленность (рис. 49). У других рыб (тихоокеанская корюшка *Hypomesus transpacificus*, крупночешуйчатый угай *Tribolodon hakonensis*, обыкновенный закко *Zacco platypus*, японская оризия *Oryzias latipes* и др.) невромасты становятся заметными спустя 1 сутки после вылупления или чуть больше. Размеры и число свободных невроматов быстро увеличиваются и уже через несколько дней или даже часов после вылупления, они появляются и на туловище, вначале в передней его части, а затем постепенно распространяются и в каудальном направлении и довольно равномерно покрывают тело личинок (рис. 49, 50).

Высота купулы в момент образования невромаста быстро увеличивается, как было установлено на примере личинок сельди и трески, ее рост происходит со скоростью 1.4-4.1 мкм/час. Благодаря способности к пролиферации свободные невромасты возникают на протяжении всей жизни рыб, или, по крайней мере, в течение значительной ее части, а не только в ограниченный по протяженности ранний период онтогенеза. Скорость образования свободных

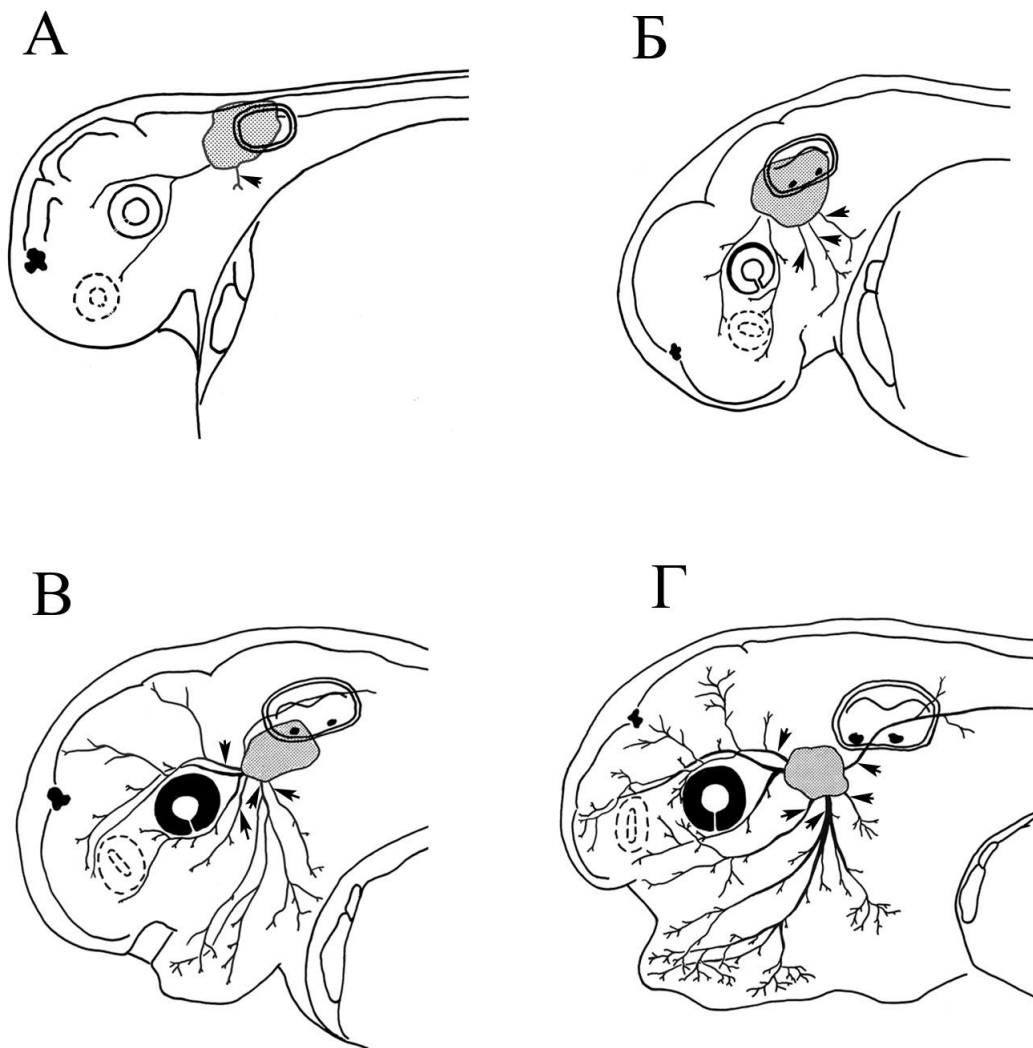


Рисунок 48. Развитие периферической сети переднего нерва боковой линии в онтогенезе ножегелки *Eigenmannia* sp. : А – молодь возрастом 3 дня и длиной 5.5 мм, невромасты на голове отсутствуют; Б – молодь возрастом 4 дня и длиной 6.25 мм, на голове имеется 17 невроматов; В – молодь возрастом 5 дня и длиной 6.5 мм, на голове имеется 23 невромата; Г – молодь возрастом 7 дней и длиной тела 7.0 мм, на голове имеется 35 невроматов. Затемненная зона указывает место инъекции флуоресцентного красителя, распространяющегося по нервным волокнам. Стрелками отмечены ветви переднего нерва боковой линии, иннервирующие одновременно невромасты и электрорецепторные органы (по Vischer et al., 1989).

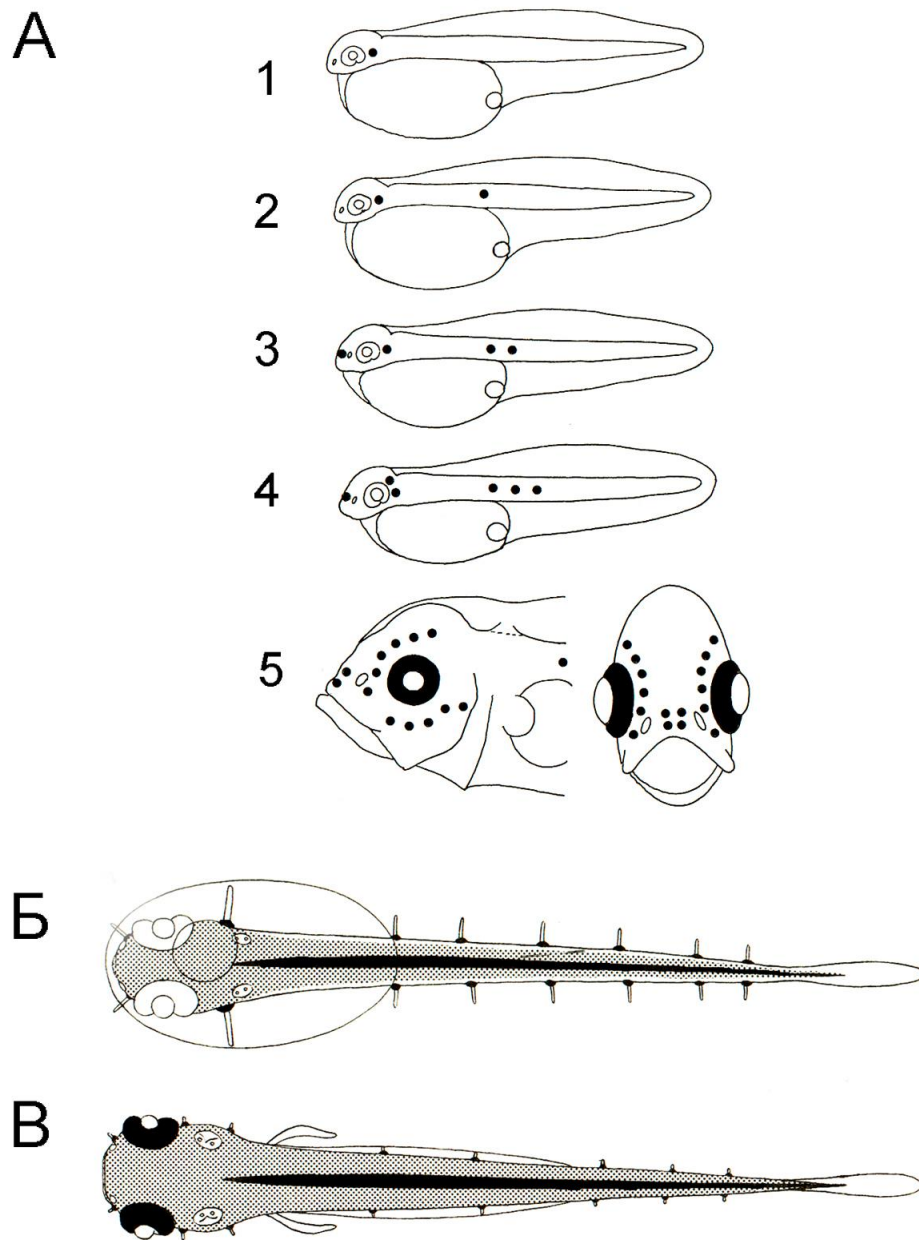


Рисунок 49. Появление свободных невроматов в раннем онтогенезе рыб: А – азиатский паралихт *Paralichthys olivaceus*, 1 – эмбрионы в момент вылупления, 2, 3, 4 и 5 – спустя 9, 21, 30 часов и 9 суток после вылупления (Kawamura, Ishida, 1985); Б – однодневная молодь японского морского судака *Lateolabrax japonicus*; В – однодневная молодь золотой рыбки *Carassius auratus* (по Iwai, 1980).

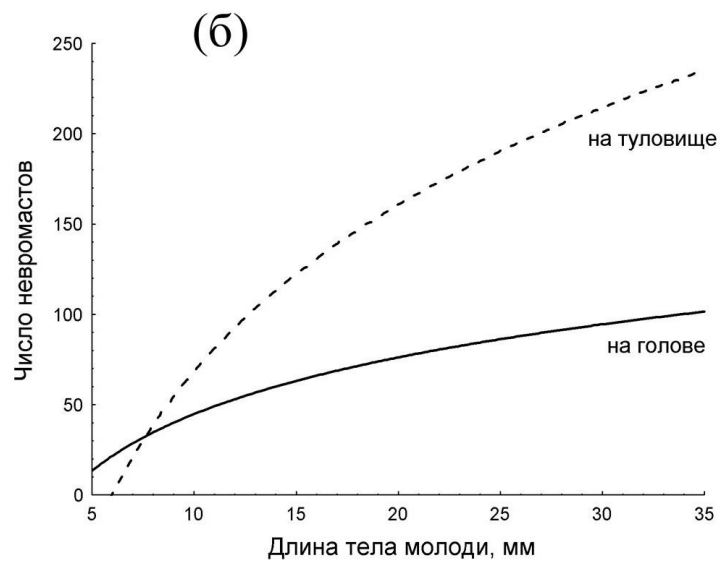
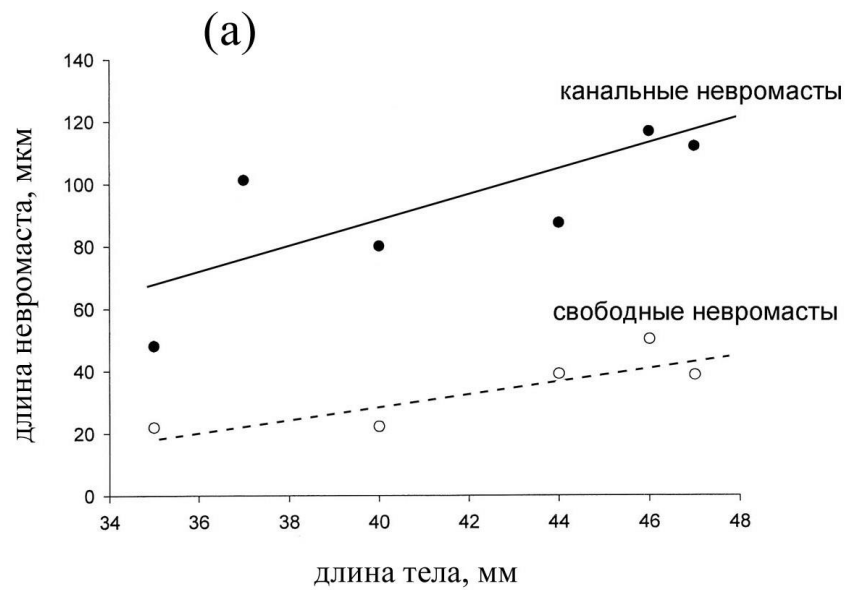


Рисунок 50. Изменение размера свободных и канальных невромастов (А) и количества невромастов на голове и туловище (Б) по мере роста молоди соответственно пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* (по Wonsettler, Webb, 1997) и золотого карася *Carassius carassius* (по Дислеру, 1960).

невромастов различается у молоди рыб, отличающейся образом жизни, в частности теми гидродинамическими условиями, в которых проходит их дальнейшее развитие. Так у рыб, откладывающих икру на растения (плотва *Rutilus rutilus*, лещ *Abramis brama*, верховка *Leucaspius delineatus*) свободные невромасты развиваются быстрее, и у вылупившихся эмбрионов этих рыб на единицу поверхности тела приходится почти вдвое больше невромастов, чем у эмбрионов рыб, нерестящихся в горных реках на каменистом грунте (пятнистый чешуйчатый осман *Diptychus maculatus*, голый осман *D. dybowskii*, илийская маринка *Schizothorax pseudaksaiensis issikkuli*, иссык-кульский чебак *Leuciscus schmidtii*). Размеры свободных невромастов у молоди старших возрастных групп изменяются слабо (рис. 50).

Формирование каналов происходит значительно позже, но имеет тот же вектор — первыми возникают каналы на голове молоди и лишь затем — туловищный канал боковой линии. Каналы возникают под индуцирующим влиянием невромастов. В местах формирования будущих каналов вначале появляются отдельные свободные невромасты, затем число их увеличивается, они образуют правильные ряды и постепенно опускаются в эпидермальную бороздку. После этого происходит формирование крыши канала, у туловищного канала она появляется в его передней части и затем распространяется в каудальном направлении. Относительные размеры пор, ведущих в канал, постепенно уменьшаются. У более крупных рыб поры могут возвышаться над поверхностью эпителия в виде коротких трубок.

По мере роста рыб каналные невромасты становятся крупнее (рис. 50), в них быстро растет число рецепторных клеток — у молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss* в невромастах на голове ежедневно в среднем появляется от 1 до 6 новых волосковых клеток. Новые клетки, как выяснено на примере вытянутого приакантуса *Parapriacanthus ransonetti* и апогона *Apogon cyanosoma* возникают преимущественно по периметру сенсорной зоны невромаста. Общее число каналных невромастов после формирования канала не меняется. У молоди азиатского паралихта *Paralichthys olivaceus* первым формируется

мандибулярный канал – на 25-й день после вылупления (при температуре 16.2° – 20.7° C), формирование всех каналов на голове завершается к 53-у дню, а образование туловищного канала происходит к 67-му дню. У камбалообразных рыб после метаморфоза развитие каналов боковой линии на разных сторонах тела происходит асинхронно – опережающими темпами на зрячей стороне и запаздывающими на слепой. У латимерии *Latimeria chalumnae* каналы формируются необычайно рано, уже у эмбрионов с желточным мешком число пор каналов на голове приближается к 300, у ранней молодежи – к 500, а у половозрелых особей – почти к 3000.

Почти сразу же после появления первых невромастов боковая линия становится функционально активной. Ранние личинки рыб и даже предличинки, например кеты *Oncorhynchus keta*, уже способны реагировать на адекватные для боковой линии стимулы, такие как течение, крупные подвижные предметы. Вскоре у поздних личинок и ранних мальков, проявляется реакция и на более слабые гидродинамические сигналы, производимые более мелкими подвижными объектами, такими как разнообразные пищевые организмы.

8. ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ

Как и большинство других сенсорных систем, рецепторы боковой линии легко уязвимы к действию загрязняющих веществ. Наиболее сильное воздействие на функцию боковой линии оказывают попадающие в воду ионы тяжелых металлов. Так, экспозиция в течение 24 часов в растворе с концентрацией ионов Cd^{+2} 450 мкг/л вызывает у черного толстоголова *Pimephales promelas* полную элиминацию электрических ответов на адекватную стимуляцию в нервных волокнах, иннервирующих невромасты. Под действием тяжелых металлов нарушается способность рыб и к ориентации в потоке воды – у полосатой галаксии *Galaxias fasciatus* ухудшение реореакции наблюдается

уже после пребывания в течение 1 сут в воде с концентрацией ионов кобальта 2 мкг/л. После возвращения в чистую воду реореакция у рыб восстанавливается, но для этого требуется около 14 дней.

Тяжелые металлы часто используют в экспериментальных целях для временного (обратимого) выключения рецепторов боковой линии. Для этих же целей применяют и некоторые другие препараты, например антибиотик сульфат стрептомицина, который блокирует не только поверхностные, но и канальные невромасты.

Функция боковой линии нарушается и при перенасыщении воды газами. Даже кратковременное (несколько часов) пребывание рыб в таких условиях подавляет работу канальных невроматов, вначале лишь некоторых из них, а при увеличении экспозиции – большинства или всех. Это происходит из-за того, что избыточное содержание газов в крови приводит к их частичному высвобождению через капиллярную сеть невромата в полость канала, где формируются вначале небольшие воздушные пузырьки, которые со временем увеличиваются, сливаются и заполняют весь канал. Выходу воздушных пузырьков из канала, особенно туловищного, препятствуют узкие каналы, идущие к порам. Воздушные пузырьки механически блокируют невромасты, что делает боковую линию нечувствительной к адекватным стимулам, нарушает способность рыб к ориентации в потоке, обнаружению опасности, объектов питания и т.п. Именно этими причинами объясняют, в частности, повышенную смертность скатывающейся молоди лососей и других рыб на участках рек ниже по течению от плотин и крупных водопадов. При выходе рыб из такой зоны воздушные пузырьки в каналах постепенно исчезают благодаря реабсорбции и функция боковой линии полностью восстанавливается.

9. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящем пособии представлены основные сведения о морфологии, функции и значении боковой линии в поведении рыб. Исследования в этой области продолжают интенсивно развиваться, для их проведения все больше привлекаются современные методы и подходы, связанные с использованием разнообразной электрофизиологической техники и видео регистрирующей аппаратуры, электронной микроскопии, иммуно-гистохимии и др. Их применение в сочетании с традиционными методами исследования позволило получить в последние годы большой объем данных, дающих хорошее представление об особенностях и многообразии структурной организации периферического отдела боковой линии, об основных функциональных характеристиках этой сенсорной системы. Выяснена роль боковой линии в сенсорном обеспечении многих важнейших форм поведения рыб.

Однако многие вопросы остаются еще слабо исследованными. Это касается, в частности, таких образований боковой линии как пузырьки Сави и спиракулярный орган, назначение которых по-прежнему не определено. Мало известно о внутренней структуре купулы, ее механических свойствах, особенностях образования и скорости обновления, химической природе образующих ее веществ, особенностях крепления купулы к основанию невромаста. Не до конца выясненной остается также ультраструктура волосковых клеток, иннервация невроматов у разных групп рыб. Недостаточно полно исследованы функциональные характеристики боковой линии, структура ее центральных отделов и особенности переработки поступившей информации, эфферентная регуляция работы невроматов. Нет полной ясности о роли боковой линии в осуществлении рыбами стайных реакций и некоторых других форм поведения, о процессах взаимодействия между боковой линией и другими сенсорными системами, комплиментарности органов чувств в обслуживании поведенческих реакций. Недостаточно данных, раскрывающих закономерности функционального созревания боковой линии в

онтогенезе рыб. Большая неопределенность сохраняется в представлениях о тех эволюционных преобразованиях, которые привели к возникновению боковой линии и близких к ней по происхождению механосенсорных систем – слуховой, вестибулярной и высоко специализированной электрорецепторной системы. Безусловно, необходимы дополнительные исследования по выяснению уязвимости боковой линии к действию различных типов загрязняющих веществ и к сильным искусственным сейсмическим стимулам, таким как подводные взрывы, применяемым, например, при разведке нефтяных и иных месторождений на морском шельфе.

10. РЕКОМЕНДОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

Андриянов Ю.Н., Ильинский О.Б. 1983. Органы боковой линии // Эволюционная физиология. Ч.2. (под ред. Е.М.Крепса). Л.: Наука. С.110-160.

Дислер Н.Н. 1960. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М.: Изд-во АН СССР. 310 с.

Дислер Н.Н. 1977. Система органов чувств боковой линии акул. М.: Наука. 181 с.

Малюкина Г.А. 1955. Об анализаторе боковой линии рыб // Вопросы ихтиологии. Вып. 5. С.3-20.

Павлов Д.С., Касумян А.О. 2002. Изучение поведения и сенсорных систем рыб в России. Часть 2. Сенсорные системы рыб. Учебное пособие. М.: Издательство Московского университета. 30 с.

Сиделева В.Г. 1982. Сейсмочувствительная система и экология байкальских подкаменщиков рыб Cottoidei. Новосибирск. Наука. 152 с.

Blaxter J.H.S. 1987. Structure and development of the lateral line // Biol. Rev. V.62. N4. P.471-514.

Bleckmann H. 1993. Role of the lateral line in fish behaviour // Behaviour in teleost fishes, 2nd edition (ed. T.J.Pitcher). London: Chapman and Hall. P.201-246.

Coombs S., Janssen J., Webb J. 1988. Diversity of lateral line systems: evolutionary and functional considerations // *Sensory biology of aquatic animals* (eds. Atema J., Fay R.R., Popper A.N., Tavalga W.N.). New York: Springer-Verlag. P.553-593.

Kasumyan A.O. "Fish lateral line: structure, function and role in behaviour", *Journal of Ichthyology*, 2003, v.43, Suppl. 2, p.S175-S213.

Montgomery J., Coombs S., Halstead M. 1995. Biology of the mechanosensory lateral line in fishes // *Rev. Fish Biol. Fish.* V.5. P.399-416.

Popper A.N., Platt C. 1993. Inner ear and lateral line // *The fish physiology* (ed. by D.H.Evans). Boca Raton: CRC Press Inc. P.99-135.

Sand O. 1981. The lateral line and sound reception // *Hearing and sound communication in fishes* (eds. W.N.Tavalga, A.N.Popper, R.R.Fay). New York: Springer-Verlag. P.459-480.

Webb J.F. 1989. Gross morphology and evolution of the mechanoreceptive lateral-line system in teleost fishes // *Brain, Behav. Evol.* V.33. P.34-53.

11. ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

Малюкина Г.А. 1956. Некоторые вопросы физиологии органа слуха и боковой линии рыб // *Труды Совещания по физиологии рыб.* М. С.77-81.

Jakubowski M. 1967. Cutaneous sense organs of fishes. Part VII. The structure of the system of lateral-line canal organs in the Percidae // *Acta Biologica Cracoviensia. Series Zoologia.* V.10. P.69-81.

Marshall N.J. 1996. The lateral line systems of three deep-sea fish // *J. Fish Biol. (Suppl. A).* P.239-258.

Maruska K.P. 2001. Morphology of the mechanosensory lateral line system in elasmobranch fishes: ecological and behavioral considerations // *Environ. Biol. Fish.* V.60. P.47-75.

Parin N.V., Astakhov D.A. 1982. Studies on the acoustico-lateralis system of beloniform fishes in connection with their systematics // Copeia. №2. P.276-291.

Popper A.N., Fay R.R., Platt C., Sand O. 2003. Sound detection mechanisms and capabilities of teleost fishes // Sensory processing in aquatic environments. Eds. S.P.Collin and N.J.Marshall. Springer-Verlag. New York. P.3-38.

Vischer H.A. 1989. The development of lateral line receptors in *Eigenmannia* (Teleostei, Gymnotiformes). I. The mechanoreceptive lateral-line system // Brain Behav. Evol. V.33. P.205-222.

*** *** ***

Настоящее пособие составлено на основе обзорной статьи А.О.Касумяна (Kasumyan A.O. "The lateral line in fish: structure, function and role in behaviour", Journal of Ichthyology, 2003, v.43, Suppl.2, p.S175-S213), в которой приводятся ссылки на публикации, содержащие оригинальные данные, сведения и представления о структуре, функции и роли боковой линии в поведении рыб.

Учебное издание

Касумян Александр Ованесович

Боковая линия рыб

Подписано в печать 14.11.2003.

Формат 60x84/16. Бумага офс. №1.

Печать Ризо. Усл. печ. л. 6.0.

Уч.-изд. л. 5.4. Тираж 250 экз. Заказ 1428.

Ордена «Знак Почета» Издательство Московского университета.

125009, Москва, ул. Б.Никитская, 5/7.

Типография ордена «Знак почеты» издательства МГУ

117234 Москва, Ленинские горы