

А.О.Касумян

*ВЕСТИБУЛЯРНАЯ СИСТЕМА*

*И*

*ЧУВСТВО РАВНОВЕСИЯ РЫБ*



Издательство Московского университета

*2004*

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

***K 250-летию МГУ***

**А.О.Касумян**

***ВЕСТИБУЛЯРНАЯ СИСТЕМА***

***И***

***ЧУВСТВО РАВНОВЕСИЯ РЫБ***

Учебное пособие к курсу лекций  
«Физиология рыб»

Издательство Московского университета

2004

УДК 597  
ББК 28.693.32  
К28

Издание осуществлено в авторской редакции при финансовой поддержке Программы  
“Ведущие научные школы” (грант №НШ-1334.2003.4)  
и Программы «Университеты России» (тема УР.07.03.011).

*Автор выражает свою искреннюю признательность коллегам по кафедре ихтиологии Московского государственного университета Д.С.Павлову, В.В.Махотину, Е.А.Марусову, Д.А.Павлову, А.П.Макеевой, К.В.Кузицину, Л.С.Червой и Г.В.Девициной, высказавшим полезные советы и замечания по тексту рукописи, Ф.С.Лобыреву за содействие в подготовке рисунков, Л.С.Алексеевой за помощь в поиске некоторых публикаций, М.Ю.Пичугину и А.Н.Строганову за отолиты рыб, предоставленные для фотографирования.*

### **Касумян А.О.**

К28        Вестибулярная система и чувство равновесия рыб. Учебное пособие. – М.: Издательство Московского университета, 2004. – 100 с.  
ISBN 5-211-05018-5

Приводятся основные сведения об анатомии и морфологии лабиринта рыб и рыбообразных, строении, клеточном составе и иннервации макул, принципе работы и функции лабиринта как детектора угловых (полукружные каналы) и линейных (отолитовые органы) ускорений, формировании вестибулярной системы в онтогенезе, о ее взаимодействии с тактильной и зрительной (“lichträckenreflex”, вестибуло-окулярный рефлекс) системами. Рассматривается значение чувства равновесия в проявлении рыбами разнообразных форм поведения, миграций и плавания.

Учебное пособие предназначено для студентов биологических факультетов университетов, ихтиологов, физиологов, экологов.

**УДК 597  
ББК 28.693.32**

# ОГЛАВЛЕНИЕ

1.	Введение	4
2.	Устройство лабиринта	5
2.1.	Полукружные каналы	10
2.2.	Отолитовые органы	15
2.2.1.	Отолиты	15
2.2.2.	Отолитовые макулы	31
2.3.	Макула неглекта	40
3.	Иннервация и центры	40
4.	Принцип работы и функция вестибулярной системы	42
4.1.	Волосковые клетки	42
4.2.	Полукружные каналы	44
4.3.	Отолитовые органы	47
5.	Вестибулярная система у рыб с нетипичной ориентацией тела в пространстве	55
6.	Участие зрительной и тактильной рецепции в поддержании равновесия	60
6.1.	Зрительная рецепция	60
6.1.1.	Рефлекс на падающий свет (“lichtrückenreflex”)	61
6.1.2.	Вестибуло-окулярный рефлекс	71
6.2.	Тактильная рецепция	74
7.	Значение вестибулярной системы в поведении рыб	75
8.	Формирование в онтогенезе	83
9.	Заключение	95
10.	Рекомендованная литература	98
11.	Дополнительная литература	99

## 1. ВВЕДЕНИЕ

Вестибулярная система, так же как слух и боковая линия, принадлежит к mechanosensorным системам. Ее функция заключается в контроле положения тела и обеспечении статического и динамического равновесия. Для рыб, обитающих в толще воды, чувство равновесия имеет большое значение для плавания в трехмерном пространстве, особенно в условиях, когда в силу тех или иных причин в этом не участвует другой важнейший механизм пространственной ориентации – зрительный. У донных и придонных рыб, наряду с вестибулярной и зрительной системами, положение тела контролирует также и тактильная рецепция. Таким образом, поддержание равновесия имеет комплексное сенсорное оснащение, при этом ведущая роль в обеспечении этой функции принадлежит вестибулярной системе.

Основной структурой вестибулярной системы, ответственной за чувство равновесия, служит верхняя часть лабиринта рыб. Впервые к такому выводу еще в начале прошлого столетия пришел известный американский исследователь Джордж Паркер (George Parker), показавший на примере американской куньей акулы *Mustelus canis* и королевского горбыля *Cynoscion regalis*, что разрушение верхней части лабиринта нарушает способность рыб поддерживать правильную ориентацию тела. Вскоре этот вывод был убедительно подтвержден Карлом фон Фришем (Karl von Frisch), установившим, что хирургическое удаление верхней части лабиринта приводит к потере рыбами чувства равновесия: после операции гольяны *Phoxinus phoxinus* теряли способность правильно ориентировать свое тело и при плавании перемещались головой, хвостом или брюхом кверху, а, находясь без движения, лежали на дне аквариума на боку, спине или на брюхе. Удаление нижней части лабиринта заметных нарушений в поведении гольянов не вызывало. Исследования последующих лет позволили прийти к выводу, что отолитовые органы нижней части лабиринта также принадлежат к структурным

элементам вестибулярной системы, но их роль менее заметна. Основное назначение этого отдела лабиринта – рецепция слуховых колебаний.

Значение и роль вестибулярной функции в жизни рыб, многие из которых проводят значительную или большую часть времени, перемещаясь в толще воды, представляется очевидной. Осуществление простых двигательных актов или сложных поведенческих реакций, имеющих отношение к питанию, защите, репродукции, миграциям и к другим формам поведения, сопряжено с необходимостью координации движений и правильной ориентации тела. Однако вестибулярная система рыб, несмотря на длительную историю исследований, остается еще слабо изученной. Прежде всего, это касается физиологических механизмов, функциональных параметров и возможностей этой сенсорной системы. Целью настоящего учебного пособия служит знакомство читателя с основными особенностями структурной организации и функцией вестибулярной системы, а также ее роли в поведении рыб, в обеспечении равновесия, осуществляемого во взаимодействии с другими сенсорными системами.

## 2. УСТРОЙСТВО ЛАБИРИНТА

Внутреннее ухо, или перепончатый лабиринт, у рыб, как и у других позвоночных животных, представляет собой парное образование, состоящее из системы полукружных каналов и отолитовых камер (рис. 1). Размещены лабиринты симметрично относительно друг друга на уровне продолговатого мозга в хрящевой или костной камере (костный лабиринт) в углублении черепа (рис. 2). Среднее ухо (улитка) и наружное ухо у рыб отсутствуют. Как полагают, лабиринт у позвоночных животных возник 440-500 млн. лет назад (в ордовике) в виде просто устроенной полости, открывающейся во внешнюю среду и имеющей скопление рецепторных клеток.

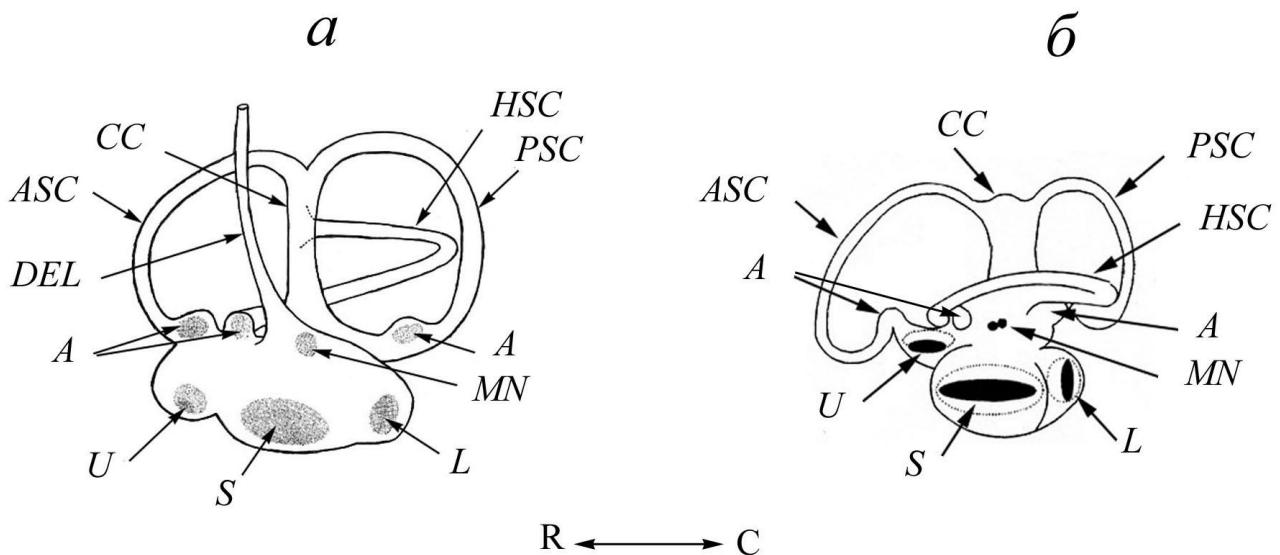


Рисунок 1. Лабиринт хрящевых (а) и костистых (б) рыб: *ASC* – передний вертикальный полукружный канал, *HSC* – горизонтальный полукружный канал, *PSC* - задний вертикальный полукружный канал, *CC* – ножка, *A* – ампула, *MN* – макула неглекта, *U* – утрикулюс, *S* – саккулюс, *L* – лагена, *DEL* – эндолимфатический проток; *R* и *C* – ростральное и каудальное направления.

Лабиринт хрящевых и костных рыб (рис. 1) имеет три полукружных канала и три отолитовых камеры, так же как и лабиринт высших позвоночных животных (исключение составляют плацентарные млекопитающие, у которых отолитовых камер только две). У миксин имеется одна общая отолитовая камера (*soccus communis*) и один вертикальный полукружный канал (*canales semicircularis*), который, как полагают, вторично образовался за счет слияния двух самостоятельных полукружных каналов. У миног имеется два вертикальных полукружных канала и 3 отолитовых органа. У некоторых из примитивных вымерших круглоротых число полукружных каналов достигало семи и более.

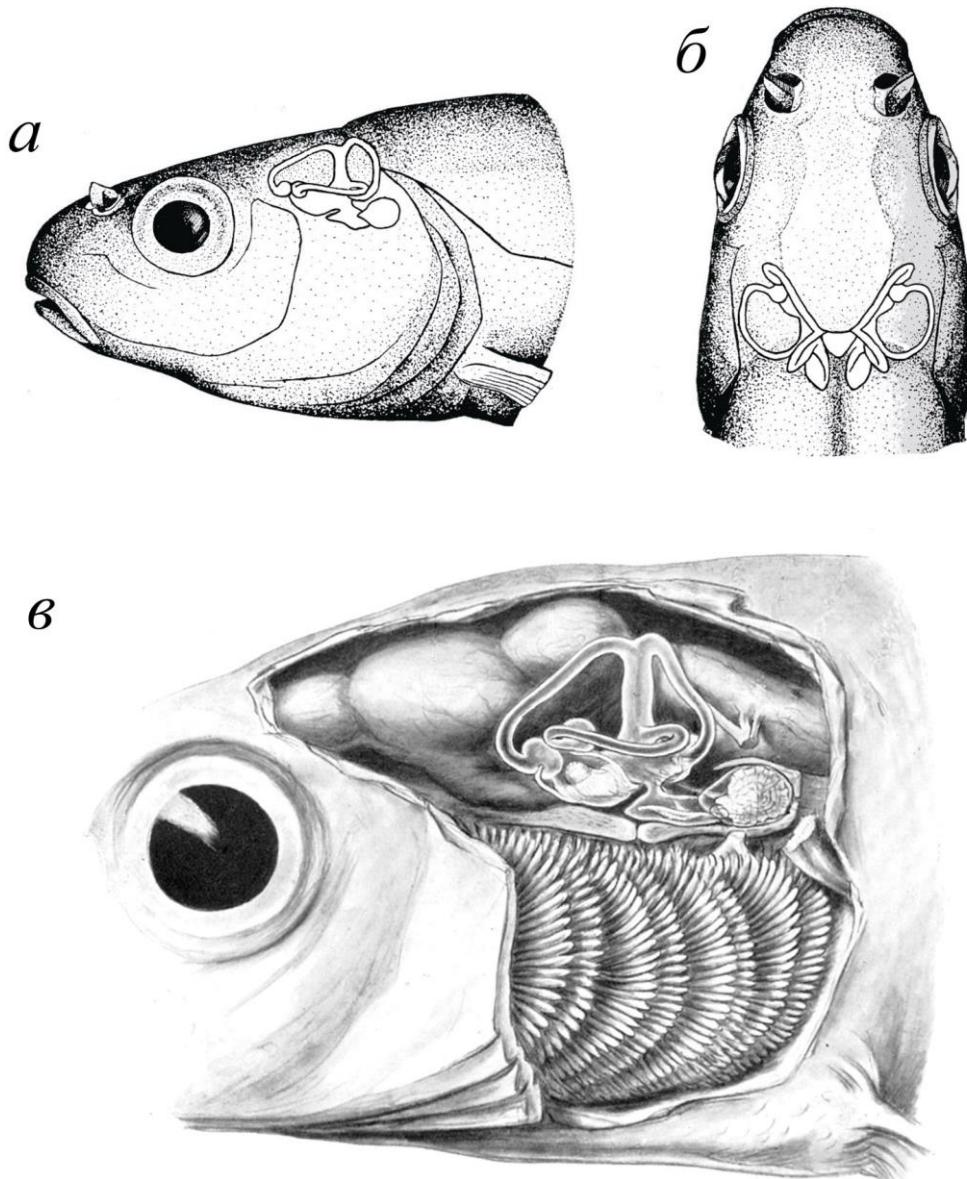


Рисунок 2. Расположение и относительные размеры лабиринта у гольяна *Phoxinus phoxinus*: а и в – вид сбоку, б – вид сверху (по Wohlfahrt, 1932 и Frisch, Stetter, 1932).

В каждом полукружном канале и в каждой отолитовой камере имеется макула (macula, « пятно ») – участок внутренней поверхности, покрытый рецепторным эпителием. Сенсорными элементами эпителия являются типичные волосковые клетки, такие же как в невромастах боковой линии.

Кроме полукружных каналов и отолитовых камер у миног, хрящевых и у многих костных рыб в нижней части утрикулюса, вблизи соединения верхней и нижней частей лабиринта, находится дополнительное сенсорное образование, получившее из-за своих небольших размеров название макула неглекта (*macula neglecta*), что в переводе с латинского языка означает «невзрачное пятно».

В лабиринте выделяют два отдела – верхний (*pars superior*) и нижний (*pars inferior*). Верхний отдел лабиринта объединяет три полукружных канала и один отолитовый орган – утрикулюс (*utriculus*, «пузырек» или «сумочка»). Нижний отдел образуют два отолитовых органа – саккулюс (*sacculus*, «мешочек») и примыкающая к нему с каудальной стороны лагена (*lagena*, «фляжка» или «колбочка»). У таких рыб, как бычковые и у многих карловых, верхняя и нижняя части лабиринта структурно довольно хорошо разграничены и соединяются коротким утрикуло-саккулярным каналом. От саккулюса вверх отходит эндолимфатический проток (*ductus endolymphaticus*), который у хрящевых рыб открывается наружу на дорсальной поверхности головы специальным щелевидным отверстием. Его длина у взрослых особей обыкновенного катрана *Squalus acanthias* составляет около 5 мм. У хрящевых ганоидов и у сельдевых рыб эндолимфатический проток открывается наружу только у ранней молоди, у взрослых особей он заканчивается слепо в виде эндолимфатического мешка (*saccus endolymphaticus*). Эндолимфатический проток заканчивается слепо (внутри хрящевой капсулы) и у миксин. У взрослых особей большинства костистых рыб эндолимфатический проток отсутствует, либо он представляет собой короткую и узкую трубку, не имеющую выхода наружу. Каналы и отолитовые камеры заполняет специальная жидкость – эндолимфа, а сам лабиринт погружен в перилимфу, которой заполнены костные или хрящевые полости (костный лабиринт) и в которых располагается перепончатый лабиринт. Именно из-за сложной формы внутреннее ухо и получило второе название – лабиринт.

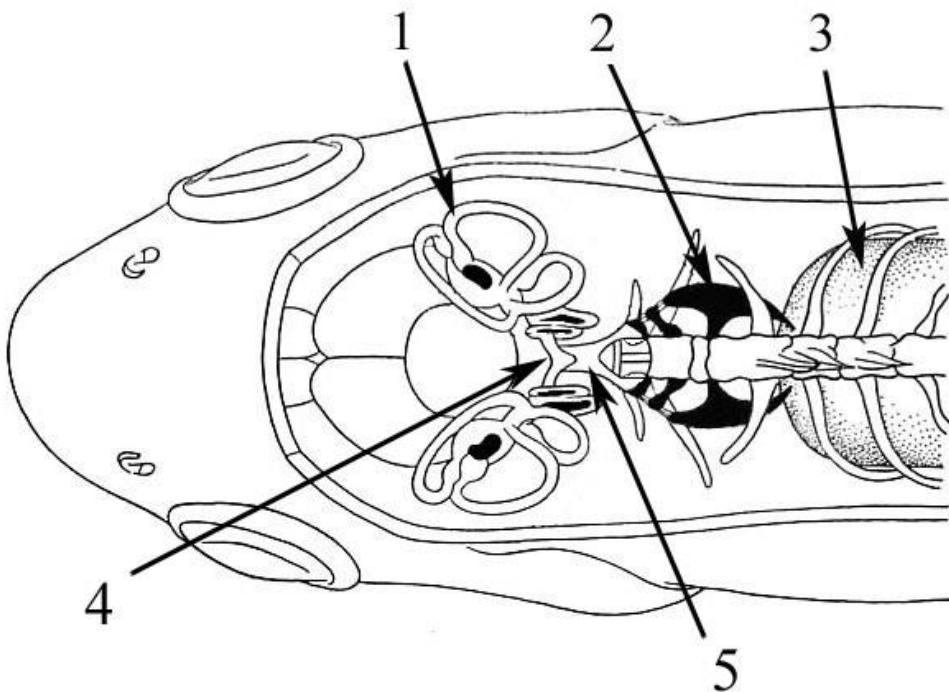


Рисунок 3. Расположение и относительные размеры лабиринта и Веберова аппарата у гольяна *Phoxinus phoxinus*: 1 – полукружные каналы, 2 – трипус, одна из косточек Веберова аппарата, 3 – плавательный пузырь, 4 – sinus endolymphaticus, 5 – sinus impar perilymphaticus (по Frisch, Stetter, 1932).

В лабиринте миног имеются крупные мерцательные камеры, выстланные мерцательным эпителием, благодаря которому обеспечивается постоянное течение эндолимфы. Эта особенность отличает миног от всех остальных групп позвоночных животных.

У рыб, относящихся к группе Otophysi надотряда Ostariophysi, которая объединяет более 6500 видов отрядов карпообразных (Cypriniformes), сомообразных (Siluriformes), харацинообразных (Characiformes) и гимнотообразных (Gymnotiformes), правый и левый лабиринты соединены между собой с помощью sinus endolymphaticus, отходящего от медиальной стенки саккулюса (рис. 3). У многих караповых рыб (Carapodidae) нижний отдел лабиринта гипертрофировано развит, саккулюсы и лагены правого и левого лабиринтов соприкасаются друг с другом. У карапуса *Carapus*

*boraboreensis* лабиринты занимают практически всю ушную капсулу, и их утрикулюсы и полукружные каналы разделяют лишь сжатые с боков мозжечок и задний мозг.

У ряда рыб лабиринт соединен с другими структурами – плавательным пузырем или каналами боковой линии. У рыб группы Otophysi лабиринты соединены с плавательным пузырем благодаря отходящему от *sinus endolymphaticus* непарному *sinus impar perilymphaticus*, соприкасающемуся с одной из подвижно сочлененных косточек Веберова аппарата (рис. 3). У входящих в надотряд Ostariophysi рыб отряда гоноринхообразных (Gonorynchiformes), которых относят к группе Anotophysi, Веберов аппарат развит крайне слабо и не обеспечивает связь между лабиринтом и плавательным пузырем. У сельдевых (Clupeidae) лабиринт непосредственно связан с парными воздушными камерами, представляющими собой выросты плавательного пузыря и сообщающиеся с ним тонкими протоками (precoelomic ducts). Специфической особенностью лабиринта сельдевых рыб является также наличие прямой связи (recessus lateralis) с каналами боковой линии на голове – перилимфа их лабиринта отделена от внутриканальной жидкости лишь тонкой эластичной мембраной. Парные выросты плавательного пузыря, идущие к слуховой капсуле или лабиринту, имеются у тресковых (Gadiformes) и голоцентровых (Holocentridae) рыб.

## 2.1. Полукружные каналы

Полукружные каналы лежат в трех взаимно перпендикулярных (ортогональных) плоскостях (рис. 1). Горизонтальный канал располагается латерально по отношению к утрикулюсу, поэтому его называют также наружным или латеральным каналом. Два вертикальных канала – передний и задний, располагаются под углом в  $45^{\circ}$  к сагиттальной плоскости и образуют между собой угол в  $90^{\circ}$ , открытый в латеральном направлении. В медиальной

части эти каналы, за исключением некоторых хрящевых рыб, объединяются в один общий широкий канал или ножку (*crus communis*); у скатов и акул вертикальные каналы топографически разделены друг от друга и соединяются с другими частями лабиринта короткими трубками. Полукружные каналы обоих лабиринтов, лежащие в одной плоскости, образуют так называемые функциональные пары. Внутренний диаметр полукружных каналов у рыб довольно близок таковому у представителей других классов позвоночных животных и не превышает 1 мм. Однако размеры каналов (радиус кривизны) и их форма у рыб разных видов довольно значительно варьируют. Сравнительные исследования многих видов рыб и других позвоночных животных позволили выявить прямую зависимость внутреннего диаметра (просвета) канала и размера самого канала (радиуса кривизны) от размеров тела животного. Положительная корреляционная связь между этими параметрами слабая, однако, как считается, свидетельствует о росте чувствительности сенсорной системы с увеличением размеров тела животных.

Каждый из каналов имеет в одном из своих оснований расширение – ампулу (*ampulla*), прилегающую к утрикулюсу. У латерального и переднего каналов ампула лежит в ростральной зоне утрикулюса, а у заднего канала – в каудальной. По дну ампул перпендикулярно длинной оси канала проходит гребень, или криста (*crista ampullaris*), покрытый рецепторными клетками, которые образуют вытянутый в длину сенсорный эпителий, или макулу (*macula*) (рис. 4). Волосковые клетки полукружных каналов отличаются необычно большой длиной киноцилии (до 100  $\mu\text{m}$ ), которая намного крупнее, чем киноцилии волосковых клеток в макулах отолитовых органов или в невромастах боковой линии (рис. 5). Все волосковые клетки в макуле полукружного канала имеют одно и то же направление оси поляризации: в горизонтальном канале по направлению к утрикулюсу, а в вертикальных каналах – от утрикулюса. Киноцилии и стереоцилии погружены в прозрачную желеобразную купулу, которая возвышается над кристой и полностью

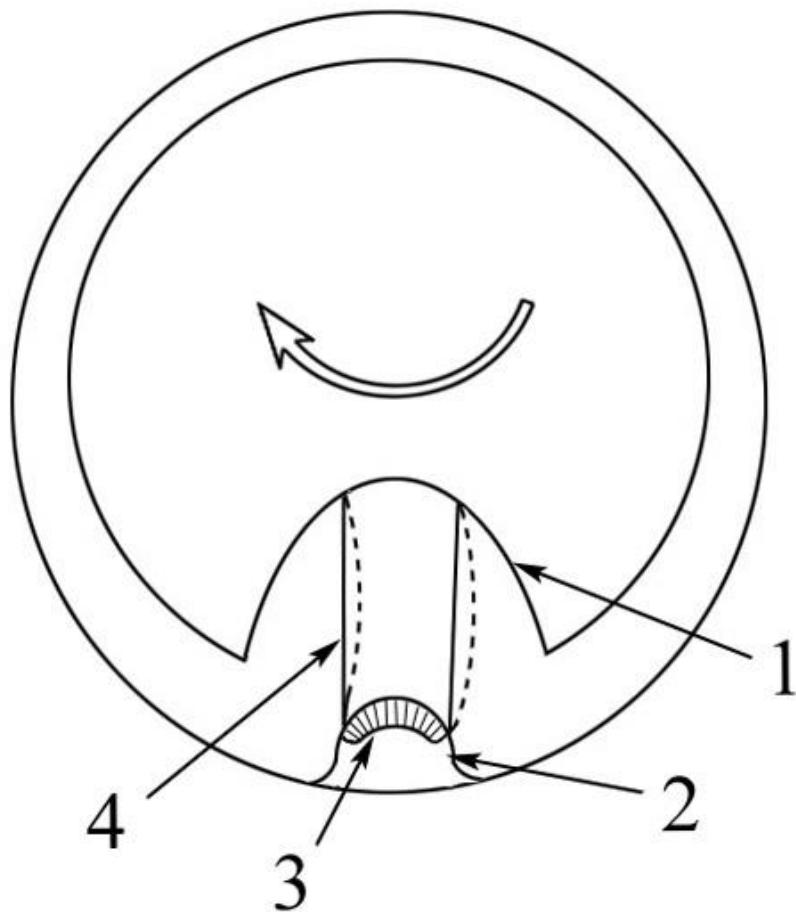


Рисунок 4. Схема полукружного канала: 1 – ампула, 2 – криста, 3 – макула, 4 – купула. Пунктирными линиями показан сдвиг купулы под действием инерционных сил, стрелка указывает направление вращения рыбы в плоскости полукружного канала.

перекрывает просвет ампулы (рис. 4). Как следует из специально выполненных исследований, купула прикреплена к крыше ампулярного расширения канала и функционирует подобно диафрагме или перепонке.

Считается, что форма и размеры полукружных каналов имеют прямое отношение к поведению рыб и их плаванию. В качестве подтверждения этому часто приводят летучих рыб, имеющих крупные полукружные каналы, что, как полагают, обеспечивает сохранение этими рыбами исходной ориентации тела во время полета над водой. Однако имеются примеры, не

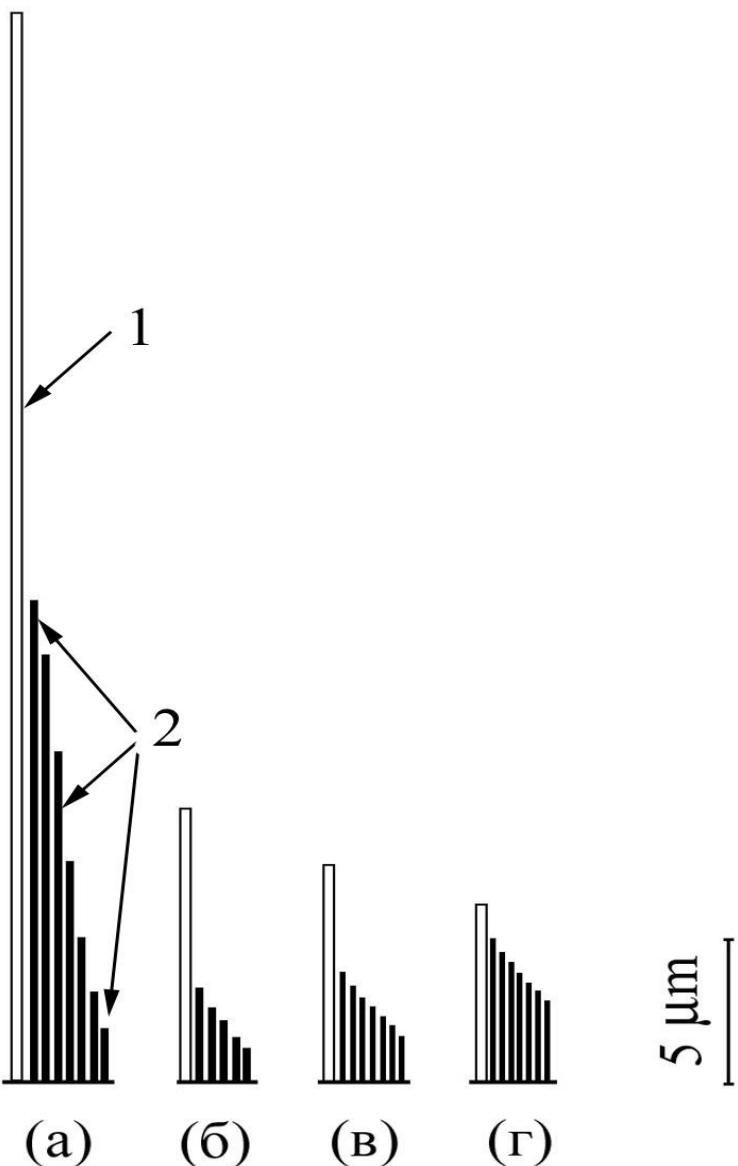
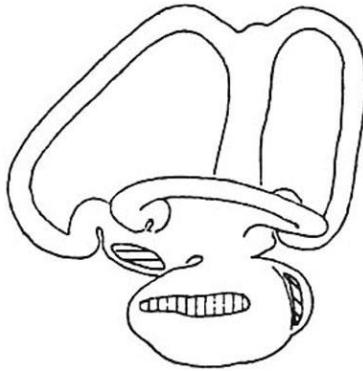
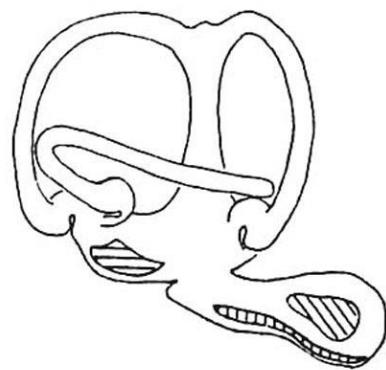


Рисунок 5. Высота  
киноцилий (1) и  
стереоцилий (2)  
волосковых клеток в  
макуле полукружных  
каналов (а), в краевых  
(б), прикраевых (в) и  
центральных (г)  
участках макулы  
отолитовых органов  
(по Popper, Platt, 1993).

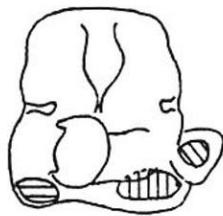
подтверждающие эту точку зрения. Так, европейский морской черт *Lophius piscatorius*, который ведет малоподвижный образ жизни, имеет столь же крупные полукружные каналы как и летучие рыбы, что, по-видимому, связано с координацией стремительных и точных бросков на жертву, совершаемых этим типичным представителем хищников-засадчиков. Многие речные рыбы, населяющие турбулентные потоки и активно перемещающиеся в них, например, лососевые (Salmonidae), особенно в период речной фазы миграции к нерестилищам, имеют каналы с относительно небольшим корреляция между размерами верхней части лабиринта и его



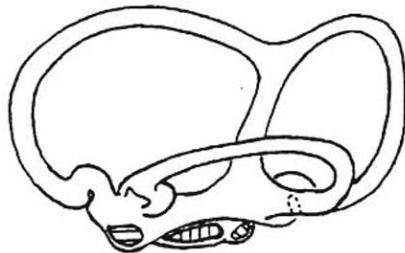
атлантический лосось,  
*Salmo salar*



карп,  
*Cyprinus carpio*



европейский  
морской конек,  
*Hippocampus hippocampus*



голубая  
летучая рыба,  
*Exocoetus volitans*

Рисунок 6. Внешний вид лабиринта костистых рыб (по Retzius, 1881).

радиусом (рис. 6). Все эти примеры свидетельствуют о том, что прямая функциональной нагрузкой отсутствует. Интересно, что сравнение нескольких десятков видов позвоночных животных, включая рыб, отличающихся по массе тела в 30000 раз, показывает, что внутренний диаметр их полукружных каналов отличается всего лишь в 5 раз (от 0.07 до 0.36 мм), а радиус самих каналов – в 12 раз (от 0.9 до 11 мм). Обнаружено также, что радиус и внутренний диаметр каналов у рыб в среднем выше, чем у многих рептилий, птиц и млекопитающих. Эти различия, как полагают исследователи, связаны с

тем, что рыбы неспособны к столь же резким и быстрым движениям головой как другие позвоночные животные, обладающие хорошо выраженным шейным отделом позвоночника и обитающие в менее плотной среде.

## 2.2. Отолитовые органы

Отолитовые органы рыб – утрикулюс, саккулюс и лагена представляют собой расширенные полости лабиринта, в которых находится по одному отолиту, или ушному камню (рис. 1 и 7). О существовании отолитов у рыб известно уже несколько столетий, еще в конце 16 века в работе Athenoeus Naucratita упоминается об ушном камне в полости лагены. Каждый из трех отолитов имеет свое собственное название: лапиллюс (*lapillus*, «камешек») – для отолита утрикулюса, сагитта (*sagitta*, «стрела») – для отолита саккулюса и астерискус (*asteriscus*, «звездочка») – для отолита лагены. Имеются отолиты и в макуле неглекте хрящевых и костных рыб, однако о размерах, структуре или составе находящихся здесь отолитов практически ничего не известно. У миног (речная минога *Lampetra fluviatilis*) в лабиринте также имеется три ушных камня: два в утрикулюсе (крупный отолит в ростральной части камеры и в 10 раз меньший по массе отолит в каудальной) и небольшой отолит в саккулюсе, в лагене же отолит отсутствует. У миксин отолитов нет, а имеются разрозненные отоконии – небольшие кристаллические образования округлой формы, состоящие из фосфата кальция.

### 2.2.1. Отолиты

У миног и ныне живущих рыб выделяют отолиты трех разных типов – цельный аморфный, композиционный и цельный поликристаллический. Цельный аморфный отолит рассматривается в качестве первичного типа; он

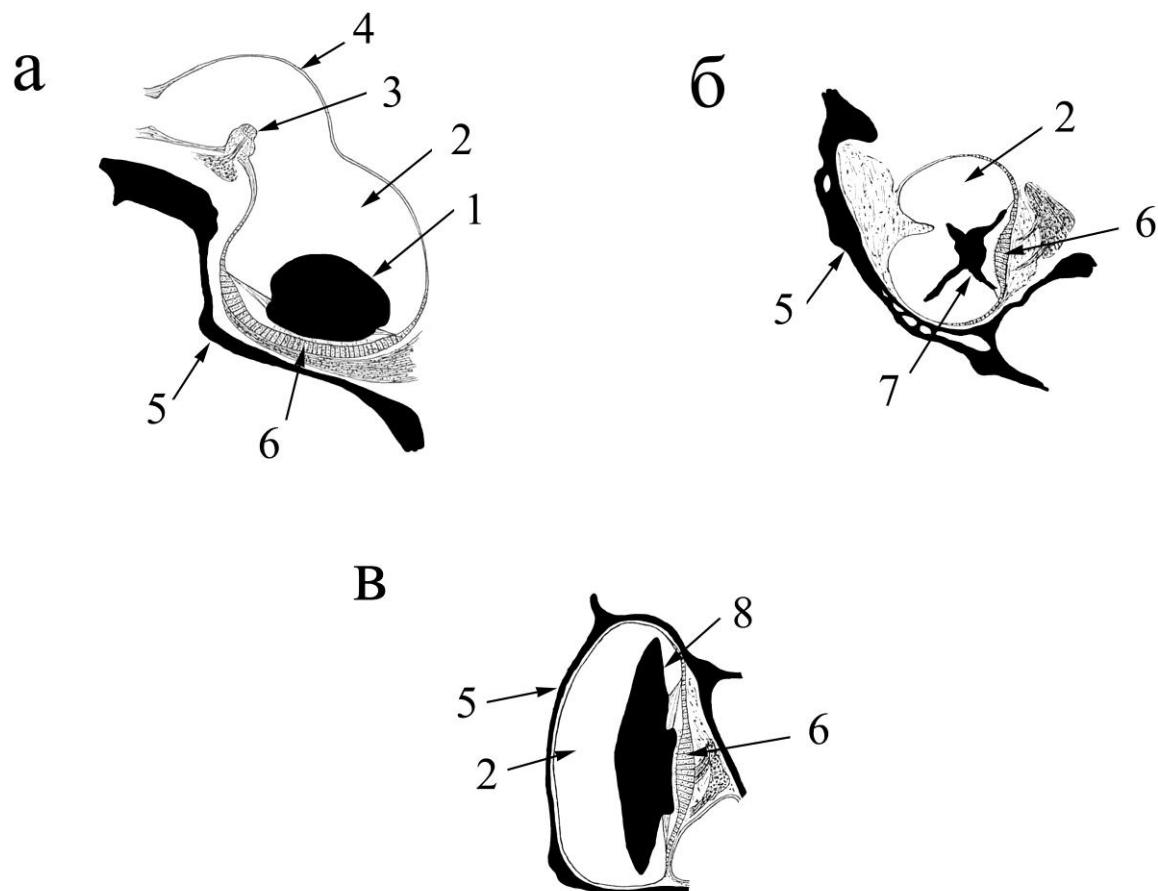


Рисунок 7. Расположение и относительные размеры отолита в отолитовой камере на поперечном срезе утрикулюса (а), саккуллюса (б) и лагены (в) гольяна *Phoxinus phoxinus*: 1 – лапиллюс, 2 – внутренняя полость отолитовой камеры, 3 и 4 – криста и ампула горизонтального полукружного канала, 5 – костная капсула лабиринта, 6 – макула, 7 – сагитта, 8 – астерискус (по Frisch, Stetter, 1932).

образован путем плотного соединения отдельных отоконий, содержащих фосфат кальция в аморфной форме, так, что границы между отокониями в отолите отсутствуют. Такие отолиты характерны для миног. Содержание фосфата кальция (апатита) в аморфных отолитах миног относительно невелико, около 54%. Покрывающая отолиты общая отолитовая мембрана содержит в себе также и разрозненные шаровидные отоконии, диффузно располагающиеся над макулой тонким слоем и, как и отолиты, состоящие из фосфата кальция.

У челюстноротовых аморфный фосфат кальция замещается более тяжелым кристаллическим карбонатом кальция. Увеличение удельной плотности отолитов служит важным прогрессивным эволюционным преобразованием. Однако объединения отоконий в отолитах не происходит, что приводит к образованию композиционного отолита, представляющего собой по существу конгломерат неслившихся отоконий. Такие отолиты имеются у хрящевых рыб. Связь между отокониями в композиционном отолите варьирует от слабой (рыхлые отолиты) до сильной (плотные отолиты). Форма отоконий у хрящевых рыб чрезвычайно разнообразна – от шаровидных или вытянутых в длину с различными выростами и ребрами на поверхности до крестообразных, имеющих вид параллелепипеда, бипирамиды, сферул, вакуолей. Карбонат кальция в отокониях хрящевых рыб у большинства видов кристаллизован в виде арагонита, у некоторых видов – в виде кальцита. У акул или скатов, особенно ведущих придонный или донный образ жизни, в состав отолита включаются экзогенные частицы, попадающие внутрь отолитовой камеры по открытому наружу эндолимфатическому протоку. Такие экзогенные частицы называют *otarena*. На долю экзогенных частиц может приходиться от 20 до 60% от общей массы отолита, они отличаются крупными размерами (до 200-250 мкм в диаметре), некоторые из этих частиц обладают магнитными свойствами. У черного электрического ската *Torpedo nobiliana* и мраморного электрического ската *T. marmorata* размеры песчинок, состоящие на 85-90% из кварца, достигают 400 мкм. Они в большом количестве находятся не только в отолитах, но и во взвешенном состоянии в эндолимфе, заполняющей отолитовую камеру. Рост композиционных отолитов происходит за счет включения в их состав отоконий, которые в течение всей жизни хрящевых рыб образуются в различных участках лабиринта – в отолитовой мемbrane вблизи макулы, в эпителиальной стенке лабиринта или эндолимфатического протока.

Цельные поликристаллические отолиты имеют костные рыбы, за исключением двоякодышащих, у которых в отолитовой мемbrane присутствуют лишь разрозненные отоконии из арагонита, и осетровых,

имеющих такой тип отолита только в саккулюсе (в утрикулюсе и лагене осетровых отолит композиционный; в отолитовой мемbrane всех отолитовых органов некоторых из осетровых рыб вместе с отолитами присутствует и небольшое количество свободных отоконий. Цельные поликристаллические отолиты образуются за счет отложения микроскопических слоев карбоната кальция, кристаллизующегося у большинства костных рыб в виде арагонита – минерала, составляющего значительную часть жемчуга и перламутрового слоя раковин многих моллюсков. В сагитте осетрообразных карбонат кальция кристаллизуется в виде фатерита, представляющего собой наиболее нестабильную кристаллическую модификацию карбоната кальция, а у кистеперых – в виде кальцита. Цельные поликристаллические отолиты обладают рядом прогрессивных качеств, прежде всего, высокой удельной массой, около  $2.9 \text{ г}/\text{см}^3$ , т.е. почти в 3 раза выше средней плотности тела рыб. Цельная структура отолита позволяет также уменьшить потерю энергии колебаний на внутренних неоднородностях и улучшить остроту настройки, что особенно важно с точки зрения слуховой рецепции.

Таким образом, от круглоротых к костищым рыбам прослеживается отчетливая тенденция к формированию самостоятельных отолитовых органов за счет структурной дифференциации единого комплекса отолитовой мембранны и мақулы (миксины и миноги) и образования самостоятельных утрикулярного, саккулярного и лагенарного отолитовых аппаратов. Эволюционное развитие отолитовых органов осуществляется по пути возникновения единых плотных кристаллических отолитов (костищие рыбы и некоторые костные некостищие рыбы) вместо композиционных кристаллических (хрящевые рыбы) и цельных аморфных (миноги) отолитов или диффузно распределенных в отолитовой мемbrane отоконий (миксины, многие двоякодышащие). Параллельно с процессом образования единого и массивного отолита и заменой аморфного фосфата кальция на карбонат кальция при построении отоконий, идет поиск наиболее приемлемой для этого минерала кристаллической формы (от кальцита или фатерита к арагониту).

Вместе с карбонатом кальция в отолитах рыб откладывается небольшое количество органического вещества (от 0.2 до 10% от массы отолита), формирующего так называемый белковый матрикс. Механизмы, приводящие к образованию новых слоев в отолите, как установлено на примере золотой рыбки *Carassius auratus*, имеют четкую суточную динамику и зависят от интенсивности обменных процессов. Радиоактивный углерод, вводимый в организм рыб перорально в виде  $^{14}\text{C}$ -глюкозы, метаболизируется вначале до  $^{14}\text{CO}_2$ , затем происходит последовательное преобразование углекислого газа в  $\text{H}^{14}\text{CO}_3^-$  и  $^{14}\text{CO}_3^{2-}$  и включение в состав отолита в виде карбоната кальция. Основное значение в обеспечении роста отолита играет углерод, поступающий из окружающей воды в виде карбонатных ионов – около 83%, на долю углерода, образующегося в виде  $\text{CO}_2$  в результате обменных процессов, приходится лишь 17%.

Участвующий в формировании белкового матрикса относительно низкомолекулярный протеин (65-100 кДа и более), близкий по аминокислотному составу у рыб разных видов к коллагену, получил специальное название – отолин. В отличие от молекул обычного фибрillярного коллагена, служащего основным структурным белком животных, молекулы отолина намного короче и способны формировать объемную, трехмерную сеть. Относительно недавно установлено, что кроме отолина в состав матрикса входят и гликопротеины. Рост отолитов происходит благодаря способности отолина и гликопротеинов связывать кальций, которым насыщена эндолимфа. Ионы кальция и карбоната выделяют многочисленные небольшие по размерам ионоциты, располагающиеся в пределах макулы и вокруг нее. Таким же образом распределены и опорные клетки, осуществляющие, как полагают, секрецию отолина и гликопротеинов.

Отолин выделяется в эндолимфе в виде предшественника - проколлагена, который под действием специальных ферментов преобразуется в более крупные молекулы коллагена. Концентрация ионов кальция, карбоната и органических веществ матрикса в эндолимфе имеет выраженную суточную

динамику: в течение светлого времени суток растет содержание отолина и гликопротеинов и снижается содержание ионов, ночью наблюдается обратная закономерность – рост концентрации ионов и снижение концентрации органических веществ. Такая динамика определяет последовательность образования суточных колец отолита. Кольцо, состоящее из органического вещества, начинает формироваться в конце дня с достижением максимального уровня содержания этих веществ в эндолимфе. Образование кольца из арагонита начинается в начале дня, когда насыщение эндолимфы ионами кальция и карбоната достигает максимума.

В процессах роста отолита основная роль принадлежит белковому матриксу, связывающему ионы кальция и карбоната. Вместе с ионами кальция белковый матрикс может связывать и некоторое количество других двухвалентных катионов, например, стронция, если их содержание в окружающей среде увеличивается, как это происходит у пресноводных рыб, вышедших на нагул в море. Элементный состав в сформировавшихся слоях отолита соответствует содержанию химических элементов в окружающей рыб воде и в дальнейшем не изменяется даже при изменении условий обитания. Современные инструментальные методы позволяют количественно оценивать в разных слоях отолитов содержание различных элементов или их стабильных изотопов (Ca, Sr, Ba, Li, Mg, Mn, S,  $^{16}\text{O}$ ,  $^{18}\text{O}$ ,  $^{12}\text{C}$ ,  $^{13}\text{C}$  и др.). Сравнение соотношения элементов в слоях отолита и в воде соответствующих водоемов позволяет выяснить жизненный цикл особи и ее жизненную стратегию, популяционную принадлежность, миграционный путь, приходить к заключению о продолжительности пребывания рыб в тех или иных условиях. С помощью такого приема удается с высокой достоверностью различать особей проходных и жилых форм, реконструировать перемещения рыб из одного водоема в другой или смену участков обитания в одном и том же водоеме, оценивать продолжительность пребывания рыб в них (рис. 8).

У рыбообразных и рыб отолиты растут в течение всей жизни особи, тогда как у остальных позвоночных рост отолитов завершается еще до наступления



Рисунок 8. Инвертированная фотография в рентгеновских лучах сагиттального среза сагитты проходной особи кумжи *Salmo trutta*, длиной 37.5 см. Соотношение Sr:Ca в центральной (светлой) и периферической (темной) зонах среза –  $1.3 \times 10^{-3}$  и  $4.3 \times 10^{-3}$  соответственно (Arai et al., 2002).

периода половой зрелости. Постоянный рост отолитов связывают с увеличением длины тела в течение всей жизни рыб, увеличением доступных скоростей движения, усилением значения сил инерции и уменьшением влияния сил вязкости при плавании. Более крупная рыба под действием сил инерции перемещается на большее расстояние, чем мелкая, поэтому, чем крупнее рыба, тем точнее ей необходимо реагировать на ускорения для совершения рассчитанных движений.

У круглоротых, пластиножаберных, двоякодышащих рыб и хрящевых ганоидов общая масса отолита по мере роста особи увеличивается за счет присоединения новых отоконий. У костистых рыб отоконий нет, а отокониевые сферулы в процессе эмбрионального развития служат лишь первичными центрами при образовании ядра отолита, на которое в дальнейшем в процессе

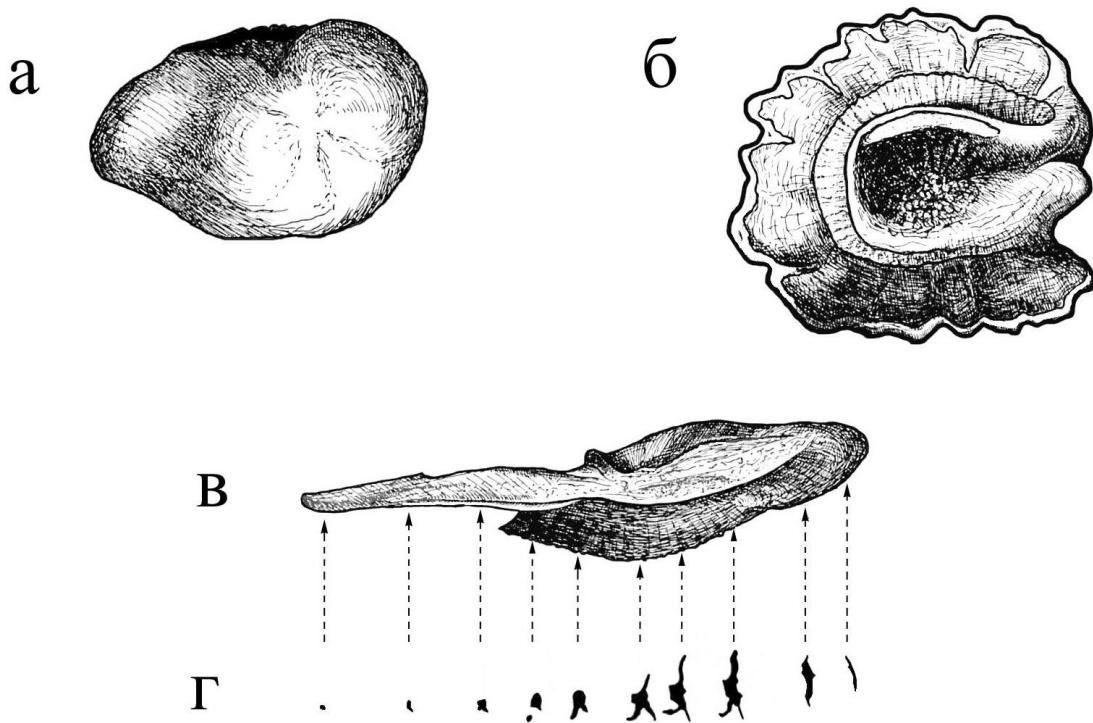


Рисунок 9. Лапиллюс (а), астерискус (б), сагитта (в) и ее поперечные сечения (г) у гольяна *Phoxinus phoxinus*. Пунктирными линиями показаны места проведения поперечных срезов (по Wohlfahrt, 1932).

роста отолита слоями откладываются кристаллический карбонат кальция и органическое вещество. Новые слои появляются каждые сутки. Механизм роста поликристаллических отолитов обеспечивает тонкую регулировку отложения суточных слоев по всей поверхности, а не только у его основания, как это происходит у миног. Такой способ роста позволяет сохраняться весьма причудливой форме отолита в процессе его роста.

Форма отолитов крайне разнообразна и специфична, она различается не только в разных отолитовых органах особей одного и того же вида (рис. 9), но и у рыб разных видов (рис. 10). Считается, что наиболее вариабельна форма сагитты (рис. 11). Однако у представителей одного вида одноименные отолиты близки по форме. Это сходство используется для определения видовой принадлежности рыб, в том числе ранней молоди, для изучения внутривидовой

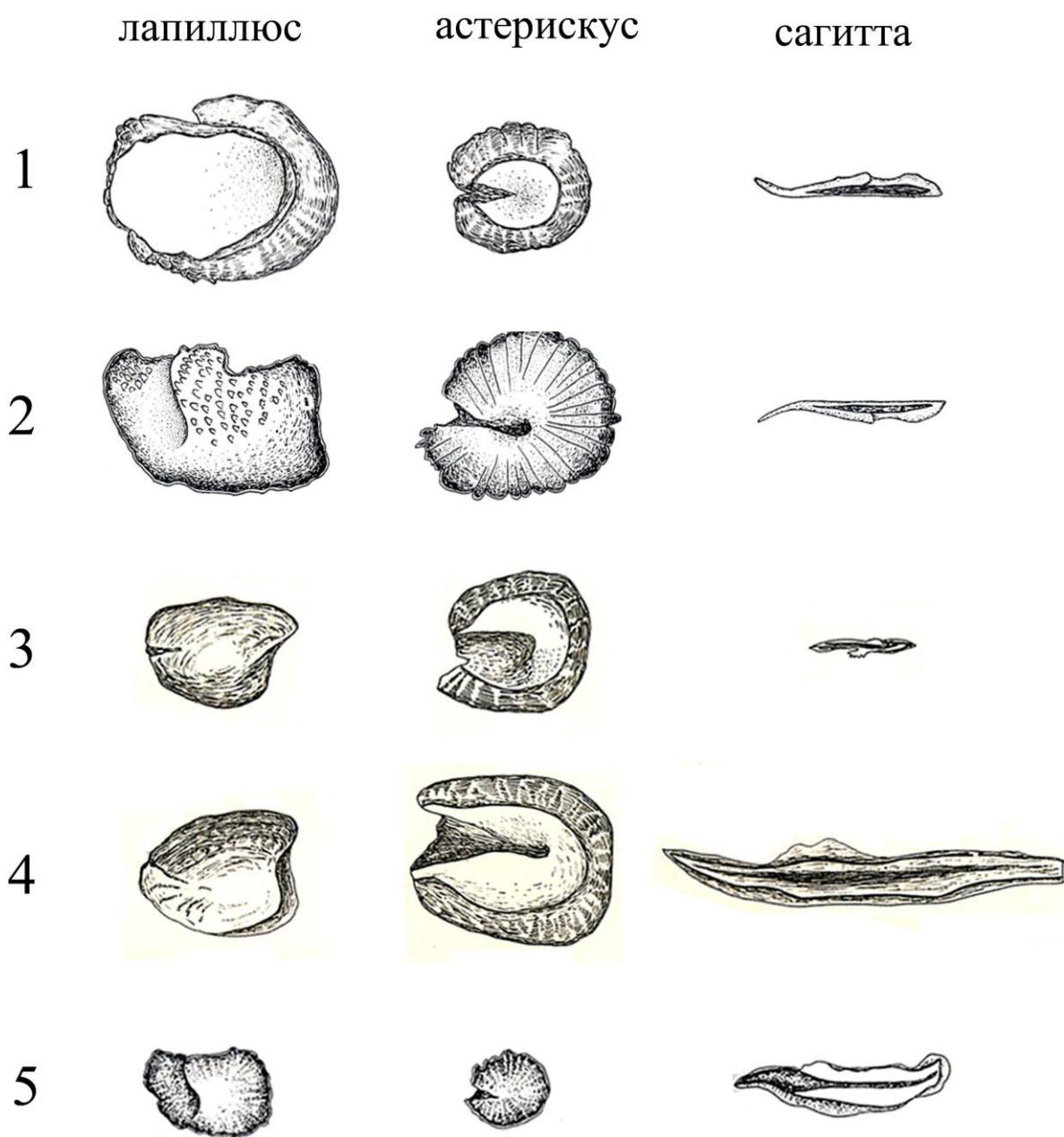
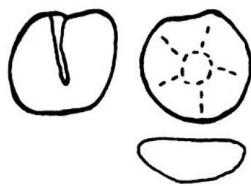
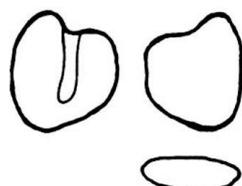


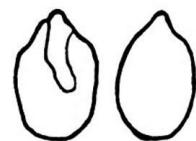
Рисунок 10. Форма и относительные размеры лапиллюса, астерискуса и сагитты некоторых видов рыб отряда Siluriformes: 1 – угрехвостый сом *Plotosus arab* (Plotosidae), 2 – пресноводный сом-валлаго *Wallago attu* (Siluridae), 3 – морской сом *Arius fulcarius* (Ariidae), 4 – ариус *Arius coelatus* (Ariidae), 5 – двупятнистый каллихрой *Callichrous bimaculatus* (Siluridae). Отолиты ориентированы ростральной частью влево, лапиллюс изображен с вентральной стороны, астерискус – с медиальной, сагитта – с дорсальной (по Tilak, 1964).



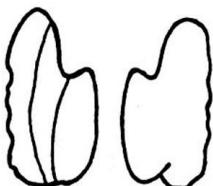
Трехиглая колюшка  
*Gasterosteus aculeatus*



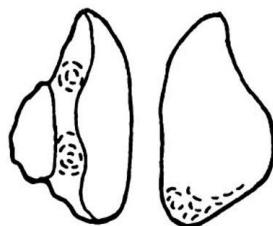
Девятииглая колюшка  
*Pungitius pungitius*



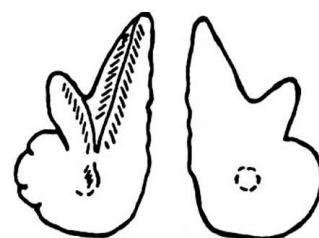
Европейская  
многопозвонковая  
песчанка  
*Ammodytes marinus*



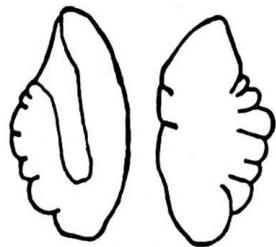
Беломорская сельдь  
*Clupea pallasii marisalbi*



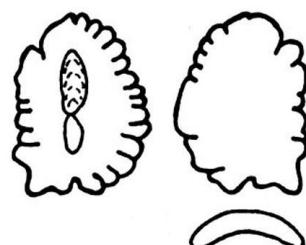
Кумжа  
*Salmo trutta*



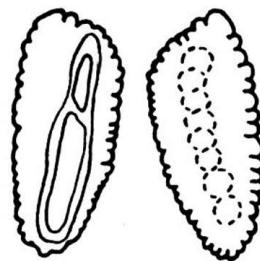
Синяя зубатка  
*Anarchichas denticulatus*



Остроносый триглопс  
*Triglops pingeli*



Морская камбала  
*Pleuronectes platessa*



Навага  
*Eleginops navaga*

Рисунок 11. Разнообразие форм сагитты у рыб. Слева приведено изображение внутренней стороны отолита, справа – внешней; для трехиглой и девятииглой колюшек и морской камбалы дополнительно приведена форма поперечного сечения отолита (по Светочевой и др., 2002).

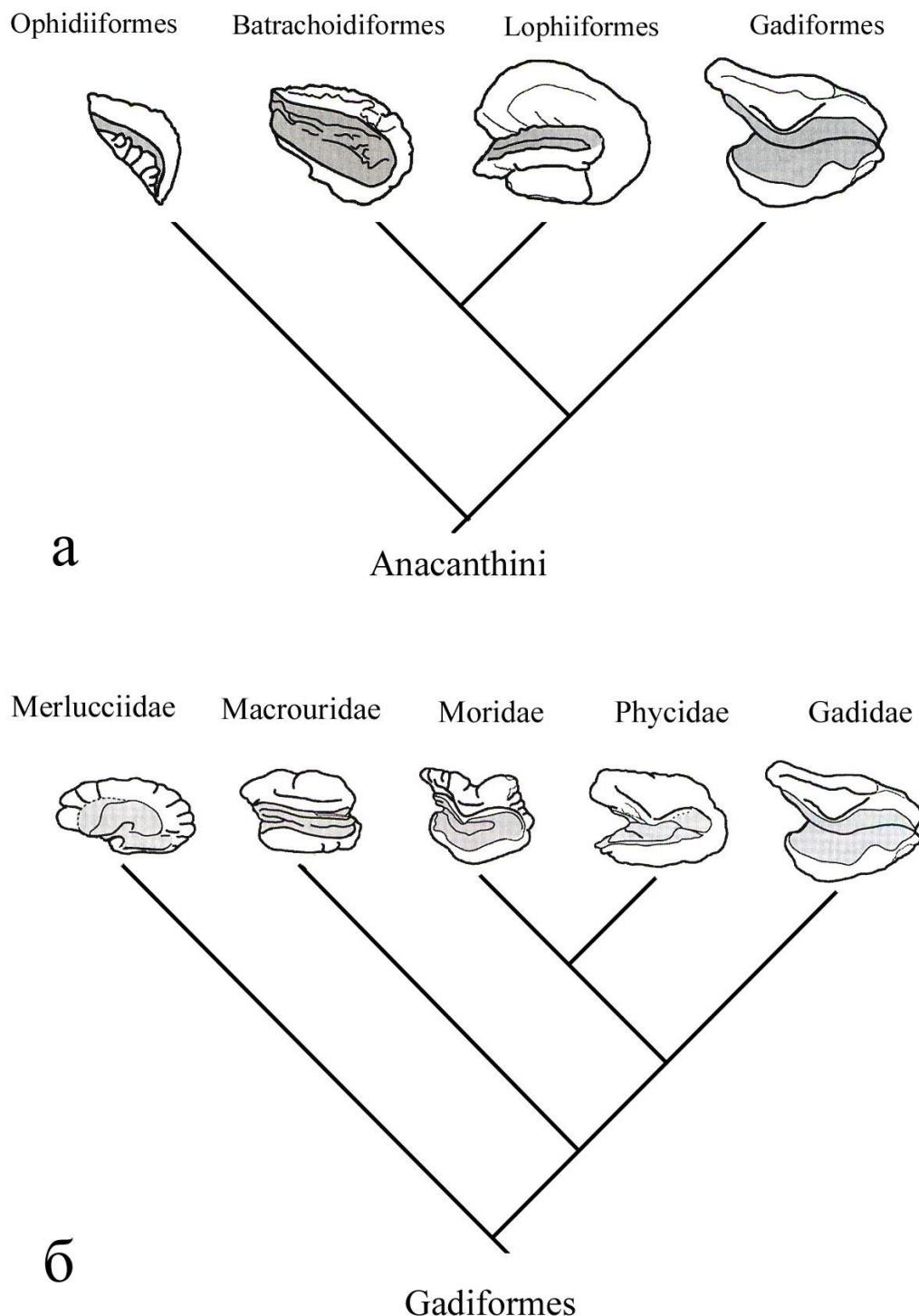


Рисунок 12. Предполагаемые филогенетические связи в пределах надотряда Anacanthini (а) и отряда Gadiformes (б); кладограммы построены по результатам анализа морфологических признаков астерискуса. Затемненная зона – слуховая ямка астерискуса, fossa acustica. На рисунке отолиты из правого лабиринта рыб обращены дорсальной стороной вверх и ростральной стороной влево (по Assis, 2003).

структуры благодаря выраженной географической или иной изменчивости отолитов, для таксономической классификации рыб. Сравнение формы отолитов позволяет высказывать предположения о филогенетических связях между отрядами или даже семействами (рис. 12). Хорошая сохранность отолитов при их прохождении через пищеварительный тракт позволяет анализировать питание рыбоядных животных (рыб, рептилий, птиц, млекопитающих). Встречаемость отолитов в ископаемых отложениях, относящихся, например, к кайнозойской или палеозойской эрам, используется для исследования вымерших костных рыб. Отолиты рыб относятся к типичным включениям глубоководных абиссальных донных отложений. Для описания внешних особенностей отолитов используют большое число диагностических признаков (рис. 13), эти признаки отличаются для разных отолитов (сагитты,

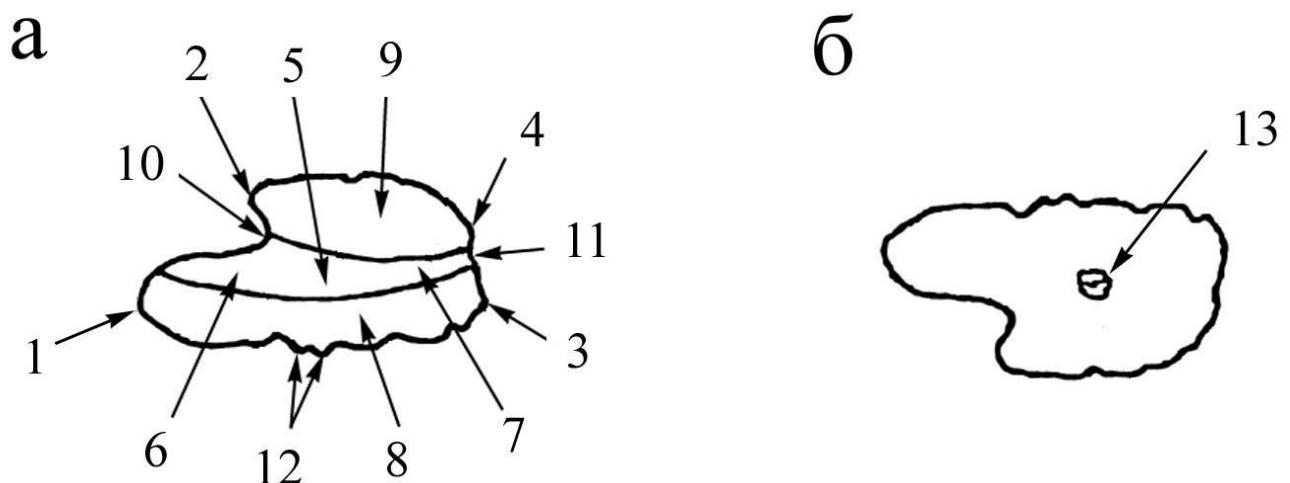


Рисунок 13. Морфологические признаки отолита костистых рыб: а – внутренняя сторона отолита, б – внешняя сторона отолита. 1 – рострум, 2 – антирострум, 3 – построструм, 4 – паррострум, 5 – желобок, или акустическая ямка *fossa acustica*, 6 – остиум, 7 – кауда, 8 – основание, 9 – открылок, 10 – большая выемка, 11 – малая выемка, 12 – сосочки, 13 – ядрышко (по Светочевой и др., 2002).

Таблица 1. Длина сагитты у некоторых видов рыб (по Светочевой и др., 2002).

Вид	Длина	
	рыб (TL) мм	сагитты, мм
Беломорская сельдь, <i>Clupea pallasii marisalbi</i>	119-362	2.2-5.4
Мойва, <i>Mallotus villosus villosus</i>	80-105	1.5-2.2
Беломорская корюшка, <i>Osmerus eperlanus dentex</i>	90-269	3.1-7.4
Сиг ледовитоморской, <i>Coregonus lavaretus pidshian</i>	215-415	5.0-9.2
Атлантический лосось, <i>Salmo salar</i>	690-750	6.1-6.6
Кумжа, <i>Salmo trutta</i>	380-410	4.2-4.8
Арктический голец, <i>Salvelinus alpinus</i>	355	3.4
Сайка, <i>Boreogadus saida</i>	161-240	5.9-9.2
Навага, <i>Eleginops navaga</i>	80-300	4.3-14.5
Атлантическая треска, <i>Gadus morhua</i>	195-430	8.8-14.8
Трехиглая колюшка, <i>Gasterosteus aculeatus</i>	44-67	1.0-1.3
Девятииглая колюшка, <i>Pungitius pungitius</i>	37-45	0.5-0.7
Синяя зубатка, <i>Anarhichas denticulatus</i>	660	3.8
Полосатая зубатка, <i>Anarhichas lupus</i>	348-446	2.8-3.6
Европейская многопозвонковая песчанка, <i>Ammodytes marinus</i>	57-120	0.8-2.3
Ершоватка, <i>Limanda limanda</i>	200-213	3.9-4.7
Полярная камбала, <i>Liopsetta glacialis</i>	84-293	1.9-5.9
Морская камбала, <i>Pleuronectes platessa</i>	230-300	6.1-7.2

астерискуса). Среди морфологических признаков особое внимание с сенсорной точки зрения привлекает желобок (*sulcus acusticus*, сагитта) или акустическая ямка (*fossa acustica*, астерискус), которые непосредственно прилегают к макуле.

Широко вариируют абсолютные размеры отолитов и та часть объема отолитовой камеры, которую они занимают (табл. 1). Размеры сагитты, по данным, полученным для 247 видов морских рыб из 147 семейств, колебляются от 0.4 до 31.4 мм или от 0.08 до 11.2% от длины тела особи. У большинства рыб масса отолитов утрикулюса, саккулюса и лагены сильно различается, наиболее крупные размеры чаще всего имеет саккулярный отолит (табл. 2). Однако у карпообразных (*Cypriniformes*), сомообразных (*Siluriformes*), харацинообразных (*Characiformes*) и других представителей надотряда *Ostariophysi*, а также у представителей семейств *Polypteridae* и *Amiidae* и некоторых других видов больших размеров достигает астерискус, который у этих рыб гораздо крупнее сагитты. Соотношение между размерами разноименных отолитов не меняется с ростом рыб и соответственно с ростом отолитов и служит устойчивой видовой характеристикой. Интересно, что у рыб выявлена и асимметрия размеров отолитов левого и правого лабиринтов (табл. 3).

Отолиты окружены широкой гелеобразной оболочкой, так называемой отолитовой мембраной (рис. 14). Отолитовая мембрана имеет более плотную и вязкую консистенцию, чем заполняющая отолитовую камеру эндолимфа, основными компонентами мембранны служат олигопептиды. В саккулярной мемbrane синежаберного солнечника *Lepomis macrochirus* молекулярная масса олигопептидов равна 95000 Да. Отолитовую мембрану пронизывают многочисленные микропоры, обеспечивающие транспорт к отолиту необходимых для его роста веществ, прежде всего, карбоната кальция. В ней проходят также волокна субкупулярной сети, связывающей отолит с макулой и прилегающим к макуле нерецепторным эпителием. Некоторые исследователи под термином «отолитовая мембрана» подразумевают не только собственно гелеобразную оболочку, покрывающую отолит и волокна субкупулярной сети, но и сам отолит или отоконий.

Таблица 2. Масса отолитов и их соотношение у некоторых видов рыб (по материалам Лычакова, 1990)

Вид	Длина тела рыб, см	Масса, в мг:			Отношение массы астерискуса к массе лапиллюса и сагитты
		астерискус	лапиллюс	сагитта	
Черноморская сельдь <i>Alosa pontica</i>	11.5	0.096	0.148	0.681	1:1.5:7.1
Европейский анчоус <i>Engraulis encrasicholus</i>	12.0	0.094	0.069	2.412	1:0.7:25.7
Европейский шпрот <i>Sprattus sprattus</i>	10.5	0.067	0.026	0.600	1:0.4:9.0
Черноморская ставрида <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i>	10.5	0.237	0.769	7.430	1:3.2:31.4
Обыкновенная атерина <i>Atherina mochon pontica</i>	11.0	0.119	0.173	5.570	1:1.5:46.8
Черноморский мерланг <i>Merlangius merlangus euxinus</i>	10.0	0.099	0.099	8.380	1:1:84.7
Темный горбыль <i>Sciaena umbra</i>	25.0	1.070	1.630	377.180	1:1.5:352.5
Ласкирь <i>Diplodus annularis</i>	11.5	0.411	0.943	13.963	1:2.3:34.0
Смартида <i>Spicara smaris</i>	10.0	0.152	0.542	11.080	1:3.6:72.3
Средиземноморский налим <i>Gaidropsarus mediterraneus</i>	21.5	0.105	0.389	6.180	1:3.7:58.9
Европейский звездочет <i>Uranoscopus scaber</i>	11.5	0.062	0.090	24.800	1:1.5:400
Морской ерш <i>Scorpaena porcus</i>	11.0	0.112	0.300	11.413	1:2.7:101.9
Камбала <i>Scophthalmus maeoticus maeoticus</i>	55.0	0.423	0.432	116.580	1:1:275.6

Таблица 3. Масса лапиллюса из левого и правого лабиринтов щуки *Esox lucius* (по Самарину и Егорову, 1973).

Номер рыбы	Масса лапиллюса, мг:		Разница массы левого и правого лапиллюса, %
	левого	правого	
1	4.01	4.36	8.7
2	4.46	4.21	-5.6
3	3.31	3.56	7.6
4	5.96	5.90	-1.0
5	6.35	6.21	-2.2
6	3.75	3.88	3.5
7	6.28	6.05	-3.8
8	3.93	4.43	12.7
9	6.39	6.08	-4.9

В каждом отолитовом органе отолиты располагаются в непосредственной близости от скоплений волосковых клеток (макулы) и ориентированы строго определенным образом. В утрикулюсе лапиллюс находится над макулой, покрывающей центральную поверхность отолитовой камеры. Сагитта, обычно имеющая вытянутую в длину форму, ориентирована в ростро-каудальном направлении и обращена своей внутренней уплощенной поверхностью к макуле, лежащей на медиальной стенке отолитовой камеры. Дисковидный астерискус также обращен своей внутренней широкой поверхностью к макуле, покрывающей участок медиальной стенки лагены (рис. 7).

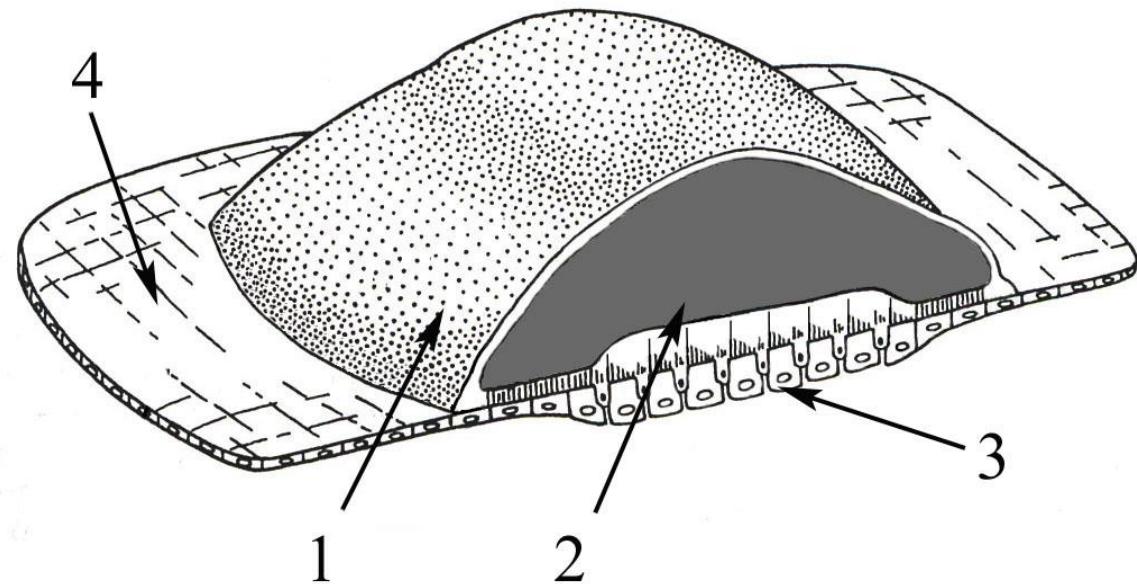


Рисунок 14. Схема отолитового аппарата рыб: 1 – отолитовая мембрана, 2 – отолит, 3 – сенсорные клетки макулы, 4 – нерецепторный эпителий (по Лычакову, 1988а).

## 2.2.2. Отолитовые макулы

У круглоротых имеется общая отолитовая макула, в которой пространственное разделение на утрикулярную, саккулярную и лагенарную зоны выражено слабо, особенно у миксин (рис. 15). У хрящевых рыб макула утрикулюса располагается изолированно, но разделение макул саккулюса и лагены у многих хрящевых рыб еще не завершилось и последняя может выглядеть как отросток саккулярной макулы.

Относительные размеры макул в разных отолитовых органах и у разных видов рыб варьируют в широких пределах. У некоторых рыб площадь макулы превышает площадь проекции прилегающего к ней отолита, а у других, наоборот – меньше этой величины. Общее число волосковых клеток в

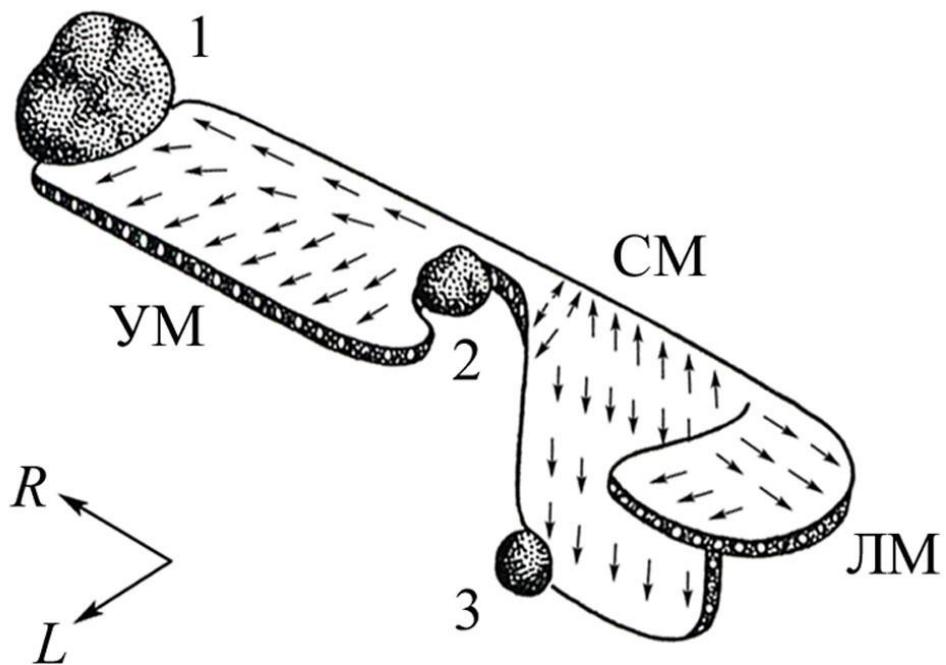


Рисунок 15. Схема строения отолитового аппарата речной миноги *Lampetra fluviatilis*: УМ, СМ и ЛМ – соответственно утрикулярный, саккулярный и лагенарный участки единой макулы; 1, 2 и 3 – соответственно передний утрикулярный, задний утрикулярный и саккулярный отолиты; R и L – ростральное и латеральное направления (по Лычакову, 1988а).

макуле достигает нескольких сотен тысяч или миллионов, например, у обыкновенного хека *Merluccius merluccius* возрастом 9 лет и длиной 75 см в саккулярной макуле их около 900000, у половозрелого глазчатого астронотуса *Astronotus ocellatus* длиной 18-19 см - 200000-250000, у половозрелой длиннокрылой серой акулы *Carcharhinus longimanus* длиной 1.6 м - около 4200000, а у малой черноперой акулы *C. limbatus* длиной 1.7 м – около 3200000. Плотность рецепторных клеток колеблется от 20 до 60-70 на  $1000 \text{ мкм}^2$  сенсорного эпителия. Для сравнения, у человека общее число волосковых клеток в саккулюсе около 33000, у птиц – меньше 10000.

Волосковые клетки в макулах отолитовых органов, в отличие от полукружных каналов, ориентированы по-разному. Клетки с одинаковым вектором морфологической поляризации объединены в хорошо обособленные группы. Ориентация соседних групп клеток может быть противоположной, в пределах макулы таких групп бывает несколько – от двух до четырех или шести, а у некоторых видов рыб и больше.

Наиболее сложным образом волосковые клетки расположены в саккулярной макуле (рис. 16). Стандартный (standard) тип расположения клеток, когда они образуют четыре по разному ориентированных сенсорных поля, имеется у большинства костистых рыб, у которых отсутствует связь между лабиринтом и плавательным пузырем, т.е. у тех, которые не попадают под определение «слуховых специалистов» – у окунеобразных Perciformes, камбалообразных Pleuronectiformes, лососеобразных Salmoniformes и многих других. (В саккулюсе высших позвоночных животных таких групп клеток лишь две.) Граница между разными группами внешне не выражена, оси поляризации клеток соседних групп ориентированы не навстречу друг другу, как в утикулюсе, а в противоположные стороны. В верхней задней четверти макулы клетки ориентированы киноцилией в дорсальном направлении, а нижней задней четверти макулы – вентральном. Верхняя передняя четверть макулы объединяет клетки, у которых киноцилия располагается в каудальной зоне клетки, тогда как нижняя передняя четверть – клетки, ориентированные в ростральном направлении. Наряду со стандартным типом волосковые клетки в саккулярной макуле могут иметь и другие типы расположения. У хрящевых (Chondrichthyes) и костных некостистых рыб (Dipnoi, Chondrostei, Coelacanthiformes) встречается преимущественно вертикальный искривленный тип расположения волосковых клеток в саккулярной макуле (curved vertical). У рыб, обладающих Веберовым аппаратом или имеющих иной способ соединения лабиринта с плавательным пузырем, в основном встречаются такие типы расположения волосковых клеток, как вертикальный (vertical), противоположный (opposing), чередующийся (alternating) и двойственный

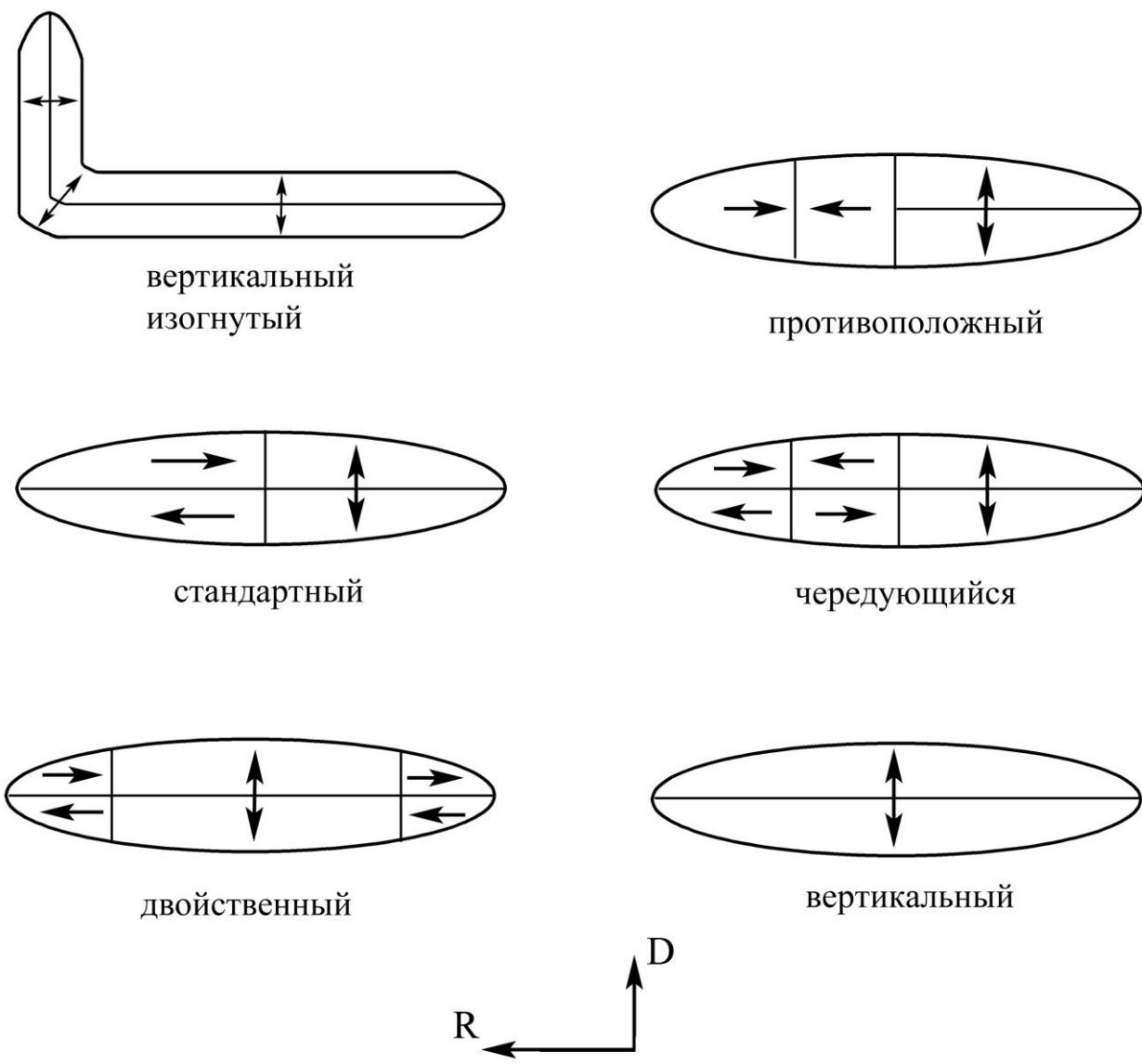
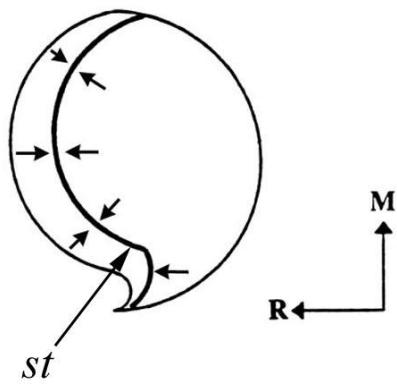


Рисунок 16. Типы расположения участков с разной ориентацией волосковых клеток в макуле саккулярного отолитового органа рыб: вертикальный изогнутый (Chondrichthyes, Dipnoi, Coelacanthiformes, Chondrostei); стандартный (Perciformes, Pleuronectiformes, Salmoniformes, Gonorhynchiformes и др.); двойственный (Gadiformes); противоположный (Bericiformes); чередующийся (Elopiformes); вертикальный (Cypriniformes, Siluriformes, Mormyridae). R и D – соответственно ростральное и дорсальное направления (по Popper, Platt, 1993).

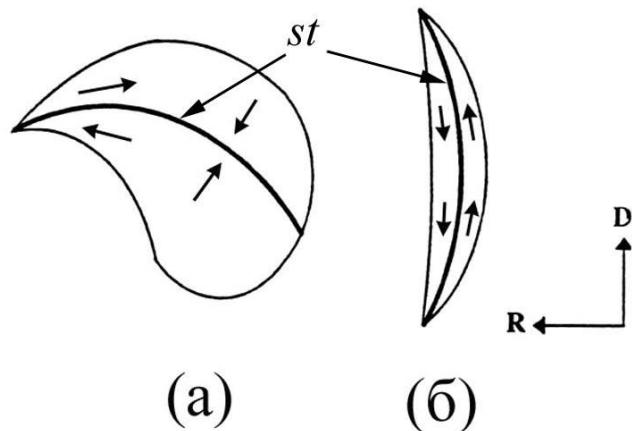
(dual). Тип расположения клеток в саккулярной макуле не является жестким (строгим) признаком отряда или семейства и определяется, скорее всего, наличием у того или иного вида рыб связи между лабиринтом и плавательным пузырем. Так, даже в пределах одного семейства Holocentridae (Beryciformes) представители рода *Myripristis* (мирипристы), у которых плавательный пузырь соединен с лабиринтом, имеют противоположный тип (opposing) расположения волосковых клеток в саккулярной макуле. У рыб рода *Adioryx* из того же семейства, у которых такая связь отсутствует, клетки имеют стандартный тип распределения.

Макула лагены, как и макула саккулюса, располагается вертикально на внутренней стенке отолитового органа и имеет две группы волосковых клеток, ориентированных во взаимно противоположных направлениях. Группы клеток отделяет хорошо заметная проходящая вертикально линия раздела – стриола (рис. 17). Несколько сложнее расположены сенсорные клетки в лагенарной макуле у рыб, имеющих Веберов аппарат. В утрикулюсе обычно имеется лишь две группы волосковых клеток, ориентированных навстречу друг другу сторонами, несущими киноциллии (рис. 17). Хорошо заметная изгибающаяся линия раздела между этими группами – стриола (striola) разделяет макулу на две части. Киноциллии и стереоциллии у волосковых клеток, располагающихся вдоль стриолы намного длиннее, чем у клеток в других участках макулы. В макуле неглекте группы одинаково ориентированных клеток отсутствуют, например, у скатов. Однако у некоторых акул, прежде всего у пелагических хищников, каждая из двух макул имеет единые векторы поляризации, причем направленные в противоположные стороны (рис. 17). Расположение отолитов и макул в отолитовых органах, ориентация групп волосковых клеток и прохождение линии, разделяющей эти группы – все эти и ряд других особенностей обеспечивают максимальную чувствительность отолитовых органов к стимулам, отличающимся своими параметрами – интенсивностью, направлением, частотными характеристиками.

утрикулюс



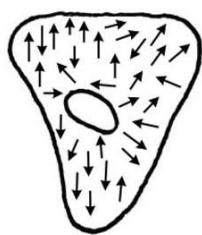
лагена



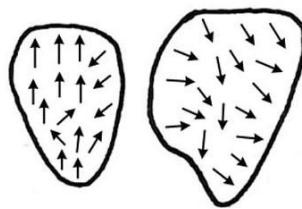
(а)

(б)

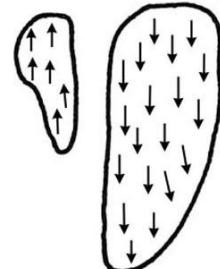
макула неглекта



(в)



(г)



(д)

Рисунок 17. Расположение участков с разной ориентацией волосковых клеток в макуле утрикулюса и лагены костистых рыб, необладающих (а) и обладающих (б) Веберовым аппаратом (по Popper, Platt, 1993) и в макуле неглекта хрящевых рыб – скатов-орляков *Myliobatis* (в), усатых акул-нянек *Ginglymostoma* (г) и серых акул *Carcharhinus* (д) (по Myrberg, 2001).

Стрелки в макулах указывают направление поляризации волосковых клеток; *st* – стриола, R, M и D – соответственно ростральное, медиальное и дорсальное направления.

У волосковых клеток, находящихся на краях макул отолитовых органов, высота киноцилии и стереоцилий резко отличается. В центральной зоне макул разница между их размерами уменьшается, а у клеток, располагающихся вблизи стриолы, высота киноцилий и стереоцилий близка или совпадает. Киноцилии и стереоцилии волосковых клеток погружены в гелеобразную мембрану, покрывающую отолит. Поверхность макулы обычно имеет сложный рельеф с вогнутыми или выпуклыми участками, в значительной мере отображающий такой же по сложности рельеф поверхности отолита, обращенной к макуле. Например, макула утрикулюса, располагающаяся в горизонтальной плоскости, у многих рыб имеет вогнутую чашеобразную форму, что, по-видимому, обеспечивает чувствительность этого органа не только к изменению положения тела рыб в сагиттальной и фронтальной плоскостях (наклоны вверх или вниз и в боковые стороны), но и в горизонтальной плоскости (рыскание – смещения в правую и левую стороны от основной траектории движения).

Сложному рельефу поверхности макулы соответствует, вероятно, и не менее сложный рельеф внутренней поверхности отолита, обращенной к макуле, в частности, проходящая здесь борозда (*sulcus acusticus*) у сагитты или акустическая ямка (*fossa acustica*) у астерискуса (рис. 13 и 18). Между массой отолита и площадью его проекции на плоскость макулы (под площадью проекции понимается площадь соприкосновения отолита с макулой) существует строго специфичное для каждого из отолитовых органов соотношение, независимое от размера и формы отолита, а также вида и длины тела рыб. Это соотношение, установленное по результатам измерений отолитов 15 видов рыб Черного моря, описывается степенной функцией  $S=1.1632 m^{0.6782}$  – для утрикулюса,  $S=1.969 m^{0.6356}$  – для саккулюса,  $S=2.5378 m^{0.7918}$  – для лагены, где  $m$  – масса в мг,  $S$  – площадь проекции в  $\text{мм}^2$ . Несомненно, что при расширении числа исследованных видов рыб параметры уравнений могут изменяться. Поскольку виды рыб для выполнения исследования были отобраны случайным образом, а сила связи между признаками

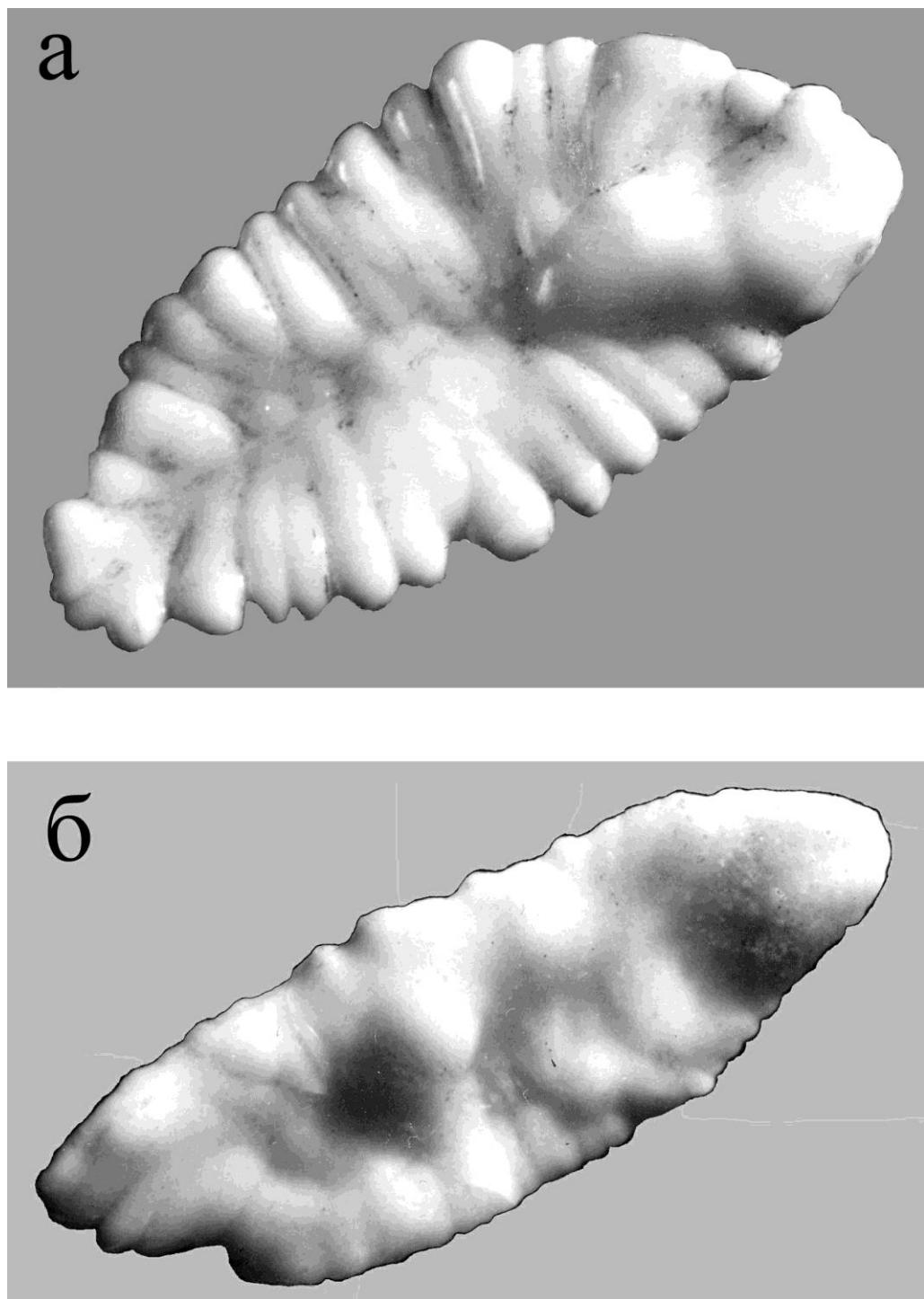


Рисунок 18. Фотография медиальной стороны сагитты атлантической трески *Gadus morhua* (а) и дальневосточной наваги *Eleginops gracilis* (б).

высокая, то изменения параметров уравнений, по-видимому, не будут значительными.

Характеризуя лабиринт рыб в целом, необходимо отметить, что его верхняя часть по своей морфологии довольно стабильна и слабо отличается у представителей разных групп рыб или разных классов позвоночных животных. Среди данных, полученных для рыб, известно крайне ограниченное число примеров, когда верхняя часть лабиринта, прежде всего утрикулюс, обладает какими-либо специфическими особенностями строения. Так, у угрехвостых сомов *Plotosidae* и ариевых сомов *Ariidae* сферической формы отолит в утрикулюсе имеет необычайно крупные размеры и заполняет все пространство внутри дуги горизонтального полукружного канала, а макула имеет вид узкой полосы рецепторного эпителия. У сельдевых рыб (*Clupeidae*) макула утрикулюса разделена на три отдельных сенсорных поля, при этом одна из этих трех макул непосредственно прилегает к воздушной полости, имеющейся у сельдевых и соединяющейся с плавательным пузырем.

В отличие от верхней части лабиринта, его нижняя часть – саккулюс и лагена крайне вариабельны не только по размерам и форме соответствующих отолитов, но и по размерам макул и по распределению в них рецепторных клеток. Например, если у большинства видов рыб макула саккулюса в десятки и даже сотни раз крупнее макулы лагены, то у карпообразных (*Cypriniformes*) и сомообразных (*Siluriformes*), обладающих Веберовым аппаратом, а также у мормировых рыб (*Mormyridae*) макула лагены равна или даже превосходит своими размерами макулу саккулюса. У рыб, у которых лабиринт соединен с плавательным пузырем, отолиты сравнительно крупнее, чем у рыб, не имеющих такой связи.

### 2.3. Макула неглекта

Макула неглекта представляет собой участок рецепторного эпителия вблизи утрикулюса (рис. 1), покрытый гелеобразной вязкой жидкостью – купулой с погруженным в нее небольшим отолитом. Впервые макула неглекта была описана известным шведским морфологом Густавом Ретциусом. У значительного числа костистых рыб макула неглекта отсутствует. У тех же костистых рыб, которые имеют макулу неглекту (до 70% видов), она трудно различима из-за своих небольших размеров и состоит лишь из нескольких сотен рецепторных клеток. Макула неглекта хрящевых рыб намного крупнее, содержит до нескольких миллионов рецепторных клеток. В лабиринте акул находятся две макулы неглекты, у скатов – одна.

## 3. ИННЕРВАЦИЯ И ЦЕНТРЫ

Иннервация сенсорных образований лабиринта – макул полукружных каналов и отолитовых органов осуществляется за счет слухового нерва, *nervus acusticus* (VIII). Подходя к лабиринту, слуховой нерв разделяется на два ствола: ростральный и каудальный. Ростральный ствол, в свою очередь, делится на три ветви, которые подходят к кристам полукружных каналов; каудальный ствол образует ветви, иннервирующие макулы отолитовых органов и макулу неглекту (рис. 19).

Первичные центры слухового нерва располагаются в продолговатом мозге (*medulla oblongata*) и у костистых рыб представлены пятью ядрами: передним слуховым, крупноклеточным, нисходящим, задним слуховым и тангенциальным (у хрящевых и некостистых костных рыб тангенциальное ядро отсутствует). Заднее слуховое, тангенциальное и крупноклеточное ядра связаны, как полагают, исключительно с вестибулярной функцией, два других ядра, нисходящее и переднее слуховое – смешанные, вестибуло-слуховые.

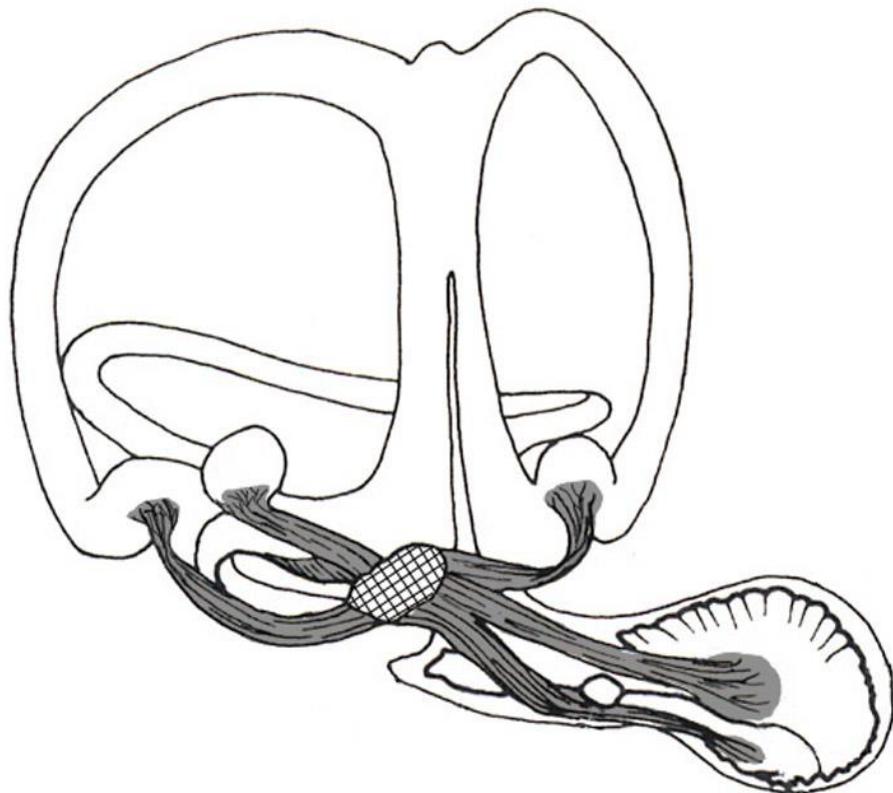


Рисунок 19. Иннервация лабиринта карповой рыбы: разделение слухового нерва на ветви, подходящие к макулам полукружных каналов и отолитовых органов (по Retzius, 1881).

Нисходящее ядро наиболее крупное по размерам из всех слуховых ядер. Первичные ядра имеют восходящие связи с вторичными слуховыми центрами, располагающимися как в продолговатом мозге, так и в других отделах мозга – в полукружных валиках (*torus semicircularis*) среднего мозга (*mesencephalon*) и в коре мозжечка (*cerebellar cortex*). В центрах происходит интеграция поступающей информации, на основе которой координируется и контролируется деятельность различных сенсорных систем, формируются сигналы, направляемые в другие мозговые центры. Заднее слуховое, тангенциальное и крупноклеточное ядра слухового нерва, а также участки, ответственные за вестибулярную функцию смешанных вестибуло-слуховых

ядер (нисходящего и переднего слухового), через маутнеровские нейроны связаны со спинномозговыми моторными трактами. Вестибуло-моторные рефлексы во взаимодействии с другими рефлексами обеспечивают контроль за нормальным (относительно вектора гравитации) положением тела рыб в пространстве, координируют работу глазодвигательной мускулатуры.

Структуры лабиринта получают также и эфферентную иннервацию, однако особенности центральной регуляции вестибулярной функции остаются слабо исследованными. Согласно экспериментальным данным, полученным в последнее время, иннервация лабиринта необходима для нормального роста отолитов – односторонняя перерезка слухового нерва на ранних этапах развития (меченосец *Xiphophorus helleri*) приводит к резкому отставанию темпов увеличения размеров отолитов лабиринта на оперированной стороне головы рыб.

## 4. ПРИНЦИП РАБОТЫ И ФУНКЦИЯ ВЕСТИБУЛЯРНОЙ СИСТЕМЫ

### 4.1. Волосковые клетки

Волосковые клетки макул лабиринта имеют такую же структурную и функциональную организацию, что и волосковые клетки невромастов. Они принадлежат к вторичночувствующим клеткам, у которых отсутствует собственный механизм генерации нервных импульсов и которые представляют собой эпителиальные клетки, преобразованные в рецепторные под индуцирующим влиянием подходящего к ним нервного окончания. На свободной поверхности волосковые клетки несут одну ацентрично расположенную киноцилию и несколько десятков стереоцилий (до 100 шт), высота которых закономерно уменьшается по мере удаления от киноцилии (рис. 5). Ацентричное расположение киноцилии делает волосковую клетку морфологически поляризованной с осью поляризации, направленной к

киноцилии. Киноцилия по своей внутренней структуре представляет собой жгутик с системой микротрубочек, тогда как стереоцилии, как полагают, следует относить к микровиллям.

Киноцилии и стереоцилии волосковых клеток погружены в гелеобразную отолитовую мембрану в отолитовом органе или в купулу – в полукружных каналах. Изменения положения отолита относительно макулы или смещения купулы приводят к стимуляции волосковой клетки и генерации ее рецепторного потенциала. Сгибание стереоцилий в направлении к киноцилии вызывает деполяризацию волосковой клетки (ее возбуждение), тогда как сгибание стереоцилий в обратном направлении – гиперполяризацию, т.е. подавление активности клетки. Если в эксперименте в течение длительного времени механически удерживать стереоцилии в согнутом по направлению к киноцилии состоянии, то происходит генерация незатухающего электрического ответа, что указывает на отсутствие адаптации к длительно действующему стимулу. Изолированное сгибание только киноцилии не приводит к возникновению электрического ответа. Удаление киноцилии не влияет на ответ клетки.

Таким образом, ответ клетки полностью определяется изгибом стереоцилий и происходящих в них механоэлектрических преобразований (процессов трансдукции), тогда как киноцилия, по-видимому, служит связующим звеном передачи механического смещения стереоцилиям. Деполяризация волосковой клетки при отклонении стереоцилий в сторону киноцилии открывает калиевые каналы, локализованные на верхушках стереоцилий. Поступление ионов калия внутрь клетки приводит к распространению процесса деполяризации и к открытию кальциевых каналов в базальной части клетки. Проникая в клетку, ионы кальция приводят к высвобождению нейротрансмиттера из расположенных здесь везикул. Диффундируя через синаптическое пространство между волосковой клеткой и терминалю афферентного нервного волокна, нейротрансмиттер вызывает деполяризацию в нервном окончании, генерацию локального

постсинаптического потенциала и появление распространяющихся нервных импульсов. Если стереоцилии отклоняются в направлении от киноцилии, то происходящая гиперполяризация клетки приводит к закрытию кальциевых каналов и уменьшению выхода нейротрансмиттера. Поддерживание вестибулярной аfferентной импульсации на определенном уровне создает основу вестибулярного тонуса.

Характер и интенсивность электрического ответа волосковой клетки определяется направлением и величиной смещения стереоцилий. Как следует из электрофизиологических исследований, максимальный по силе электрический ответ возникает в той группе клеток макулы, ось поляризации которых в наибольшей мере соответствует направлению смещения отолита. Сила ответа клетки (амплитуда рецепторного потенциала) определяется косинусом угла между направлением поляризации клетки и вектором смещения отолита, т.е. с увеличением угла сила ответа снижается, достигая нуля при величине угла в  $90^\circ$ . При кратковременных воздействиях на волосковые клетки их электрический ответ достигает максимума при наклоне киноцилии и стереоцилий на  $10\text{--}15^\circ$ , при длительном воздействии этот диапазон расширяется до  $30^\circ$ . Установлено также, что смещения отолита, достаточные для генерации волосковой клеткой электрического ответа во много раз ниже тех, которые необходимы для проявления вестибулярного ответа животного, т.е. на уровне целого организма.

#### 4.2. Полукружные каналы

Полукружные каналы служат детекторами угловых ускорений в трех ортогональных плоскостях, т.е. ускорений, возникающих при непрямолинейном плавании рыб вверх, вниз или в стороны или при боковых смещениях (наклонах). Перемещение с угловым ускорением приводит к смещению купулы канала, лежащего в плоскости движения, в сторону, противоположную направлению движения рыбы (рис. 4). После остановки или

смены рыбой направления движения, происходит изгибание купулы в обратную сторону, т.е. в сторону перемещения рыбы. В обоих случаях купула, достигнув максимального сдвига, в силу присущей ей эластичности и при отсутствии дальнейших воздействий, возвращается в исходное положение.

Смещения купулы происходят благодаря инерции заполняющей полукружный канал эндолимфы. Из-за инерции движение эндолимфы происходит со смещением во времени, т.е. с запаздыванием, зависящим от удельной плотности эндолимфы и ее вязкости. Купула, возвышающаяся над кристой и полностью перекрывающая просвет канала, обладает и собственной инерцией. Поэтому в итоге изгиб купулы, возникающий при движении рыб по круговой траектории, определяется суммарным действием сил инерции эндолимфы и купулы и сил трения эндолимфы о стенки канала, а также такими свойствами, как вязкость эндолимфы и эластичность купулы. Эти и многие другие физические параметры используются для создания биофизических моделей купуло-эндолимфатической системы лабиринта и выполнения сложных математических расчетов, имитирующих и описывающих те или иные движения животных в пространстве.

Под влиянием инерции и вязкости эндолимфы, а также инерции и эластичности купулы происходит ее изгибание в сторону, противоположную движению рыбы. Достигнув максимального отклонения, купула при отсутствии дальнейших внешних воздействий стремится вернуться в исходное положение в силу своих эластических свойств. Время возвращения купулы к исходному состоянию колеблется от 1 до 60 сек и зависит от величины предшествующего ускорения. Отклонение или изгиб купулы вызывает электрический ответ волосковых клеток макулы, характер и величина которого зависит от степени изгиба киноцилии и стереоцилий.

Смещение купулы-диафрагмы невелико и для пороговых величин чувствительности вестибулярной системы ( $0.5^\circ/\text{сек}^2$ ) составляет около  $0.01 \mu\text{м}$ . В целом, купула и эндолимфа образуют единую купуло-эндолимфную систему, анализу механизмов работы которой посвящен ряд специальных публикаций.

Согласно существующим представлениям, чувствительность вестибулярного органа к угловым ускорениям определяется величиной внутреннего диаметра канала и радиусом (кривизной) самого канала. Величина внутреннего диаметра канала определяет скорость движения эндолимфы, а радиус – инерцию эндолимфы. Расчеты также показывают, что купуло-эндолимфная система позволяет с высокой точностью реагировать на движения головы, происходящие с частотой от 0.025 до 25 Гц.

В понимании функции полукружных каналов не только у рыб, но и в целом у позвоночных животных важную роль сыграли основополагающие работы немецкого исследователя В.Штайнхаузена (W.Steinhausen), использовавшего метод прижизненной окраски купулы в полукружных каналах обыкновенной щуки *Esox lucius*. Наблюдая за изменением формы и положения купулы, импрегнированной частицами введенной в полость канала туши, В.Штайнхаузену впервые удалось экспериментально показать, что адекватным стимулом для рецепторов полукружных каналов служит изгиб купулы, связанный с действием сил инерции, возникающих при плавании рыб с угловыми ускорениями. Этими работами была обоснована точка зрения, согласно которой купуло-эндолимфатическая система полукружного канала представляет собой торсионный маятник с высокой степенью затухания и большой инерцией.

О роли полукружных каналов как детекторов угловых ускорений свидетельствуют наблюдения за поведением гитарного ската *Rhinobatos sp.* после перерезки веточки слухового нерва, подходящей к макуле горизонтального канала. Во время спокойного, медленного плавания поведение оперированных и интактных рыб не отличается. При резком увеличении скорости плавания, вызванного, например, испугом, рыбы не способны перемещаться по прямолинейной траектории и плавают по кругу, поскольку не могут ощутить и компенсировать соответствующим образом характерное смещение передней части туловища в боковую сторону при первом быстром взмахе хвостового плавника.

### 4.3. Отолитовые органы

Вестибулярная функция отолитовых органов связана с детекцией линейных ускорений, возникающих при прямолинейном плавании рыб, а также с контролем и регуляцией статического положения (ориентации) тела рыб в трехмерном пространстве.

Адекватными стимулами для отолитовых рецепторов являются смещения отолита относительно макулы. Силы, направленные на смещение отолита и обусловленные силой тяжести (гравитационным ускорением), действуют постоянно независимо от того, находится ли рыба в стационарном положении или перемещается (рис. 20). Направление и величина вектора действующей на макулу силы смещения отолита, связанной с гравитационным ускорением, изменяется при изменении ориентации тела рыб. Сила смещения, возникающая при движении рыб с ускорениями, связана с инерцией значительно более плотного, чем эндодолимфа отолита. Эта сила направлена в обратную относительно движения рыбы сторону и сохраняется в течение некоторого времени и после перехода рыб к движению с постоянной скоростью. Кроме того, отолиты, располагающиеся в отолитовой камере над макулой (лапиллюс) или сбоку от нее (сагитта, астерискус), продолжают оказывать воздействие на сенсорные клетки макулы и во время неподвижного состояния рыб. Таким образом, при любой ориентации тела неподвижной рыбы в гравитационном поле или при прямолинейных перемещениях рыб с ускорениями, в макулах возникают электрические импульсы, поступающие затем в нервные центры. Эти импульсы имеют специфичный для каждой конкретной ситуации паттерн, определяемый характером и интенсивностью перемещений рыб и, соответственно, направлением и величиной действующих на отолит сил смещения.

Отолиты ведут себя как критически демпфированные маятники. Это означает, что при возвращении в исходное, нейтральное положение после прекращения воздействия ускорения, отолиты не совершают колебаний около

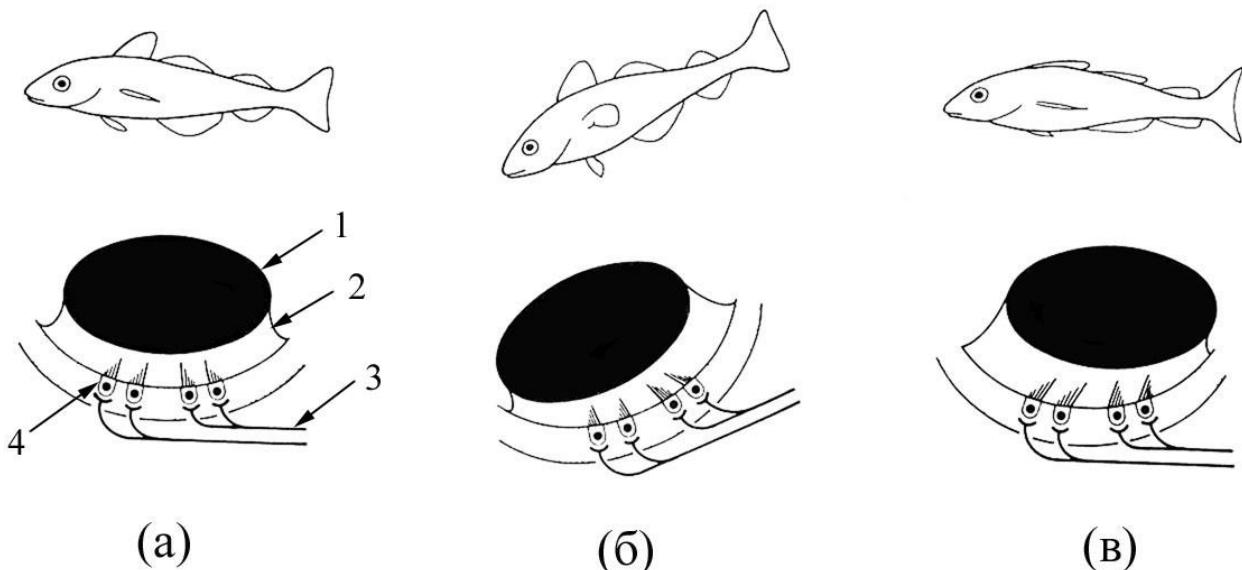


Рисунок 20. Положение отолита, отолитовой мембранны и волосковых клеток у рыбы, находящейся в стационарном горизонтальном положении (а), в стационарном наклонном положении (б) и плывущей с линейным ускорением (в). 1 – отолит, 2 – отолитовая мембра, 3 – ветвь слухового нерва, 4 – волосковая клетка (по Hawkins, 1993).

положения равновесия. Возвращение отолита в нейтральное положение при переходе рыб к равномерному плаванию или восстановлении нормальной ориентации тела в пространстве происходит благодаря упругости отолитовой мембранны и тонким нитям субкубулярной сети.

Основные сведения о реакциях отолитовых рецепторов на адекватные стимулы были получены в исследованиях, проведенных на хрящевых рыбах. На примере этих рыб было установлено существование у рыб двух групп отолитовых рецепторов, различающихся по скорости адаптации к действующему стимулу. Медленно адаптирующиеся рецепторы (статорецепторы) наиболее сильно отвечают на длительно действующие раздражители и поэтому их считают ответственными за контроль положения тела рыб в пространстве, т.е. за статическое равновесие. Быстро

адаптирующиеся рецепторы реагируют на динамические изменения положения тела, происходящие с постоянной скоростью в какой-либо из трех плоскостей. По данным этих авторов, в контроле за статическим равновесием или линейными перемещениями у рыб участвуют не только утикулярный, но также саккулярный и лагенарный отолитовые аппараты. Эти данные находят экспериментальное подтверждение и в исследованиях последних лет.

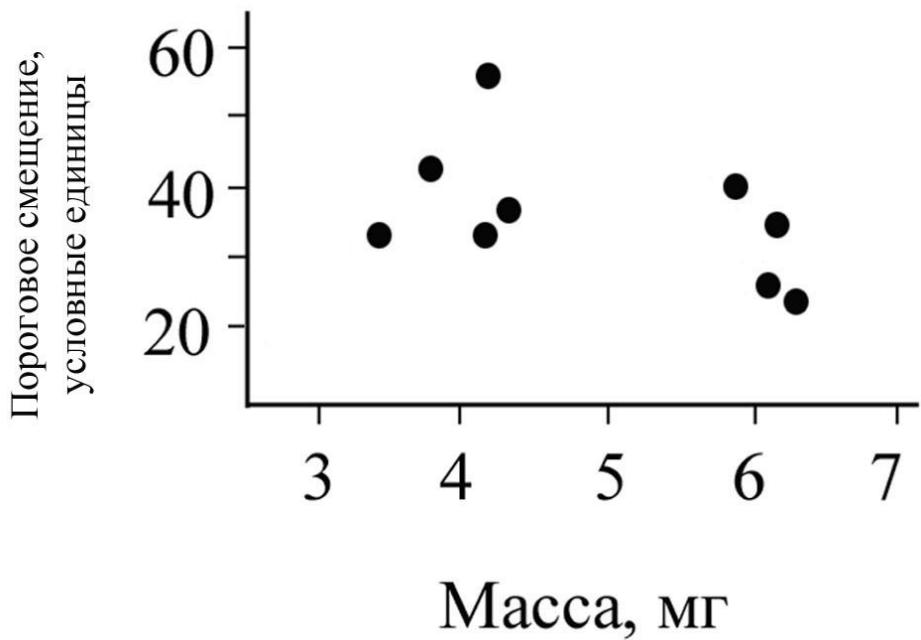


Рисунок 21. Зависимость между массой лапиллюса щуки *Esox lucius* и пороговой величиной его смещения, вызывающего движение глаз рыбы (по Лычакову, 1988б).

Важнейшей характеристикой отолитового органа служит масса отолита. От ее величины зависят абсолютная и дифференциальная чувствительность органа, диапазон воспринимаемых ускорений, его быстродействие, т.е. скорость, с которой орган способен отзываться на изменения положения или ориентации тела рыб в пространстве. Интересно, что с увеличением массы отолита пороговая величина его смещения, достаточная для распознавания

рыбой, увеличивается лишь в диапазоне небольших значений массы отолита (рис. 21). Это позволяет прийти к выводу о том, что в более крупных отолитах пороговое смещение достигается при меньших ускорениях, т.е., иными словами, чем большую массу имеет отолит, тем большей чувствительностью обладает такой отолитовый орган.

Одновременно с ростом чувствительности увеличение массы отолита приводит к потере быстродействия органа и в результате время, необходимое для достижения порогового смещения, возрастает (рис. 22). Чем выше величина возникающего при движении рыбы ускорения, тем больше смещается отолит, но связь между этими двумя параметрами нелинейная (рис. 23). При сильных ускорениях сдвиг отолита прекращается полностью, поскольку его смещение ограничено сопротивлением упругих фибрилл отолитовой мембранны, а у некоторых рыб наличием дополнительных упругих растяжек, связывающих отолит со стенками отолитовой камеры. Чем крупнее отолит, тем при меньших ускорениях он достигает предельного смещения, тем уже диапазон ускорений, регистрируемый отолитовым органом. В то же время, для крупных отолитов зависимость смещения от величины действующего линейного ускорения выражена намного сильнее (рис. 23), поэтому у отолитовых органов с крупными отолитами дифференциальный порог будет ниже, а разрешающая способность, соответственно, выше, чем у отолитовых органов, снабженных более мелкими отолитами.

Отолитовые органы, содержащие крупные отолиты, из-за большой их инерции обладают более высокой абсолютной и дифференциальной чувствительностью и могут обеспечивать восприятие малых ускорений и их незначительные изменения, но имеют относительно низкое быстродействие. Отолитовые органы, содержащие мелкие отолиты, работают в более широком диапазоне ускорений и с более высоким быстродействием, но имеют низкую абсолютную и дифференциальную чувствительность (табл. 4). Предполагается, что присутствие в лабиринте отолитов разной массы позволяет вестибулярной системе в целом охватывать более широкий диапазон ускорений. Кроме того,

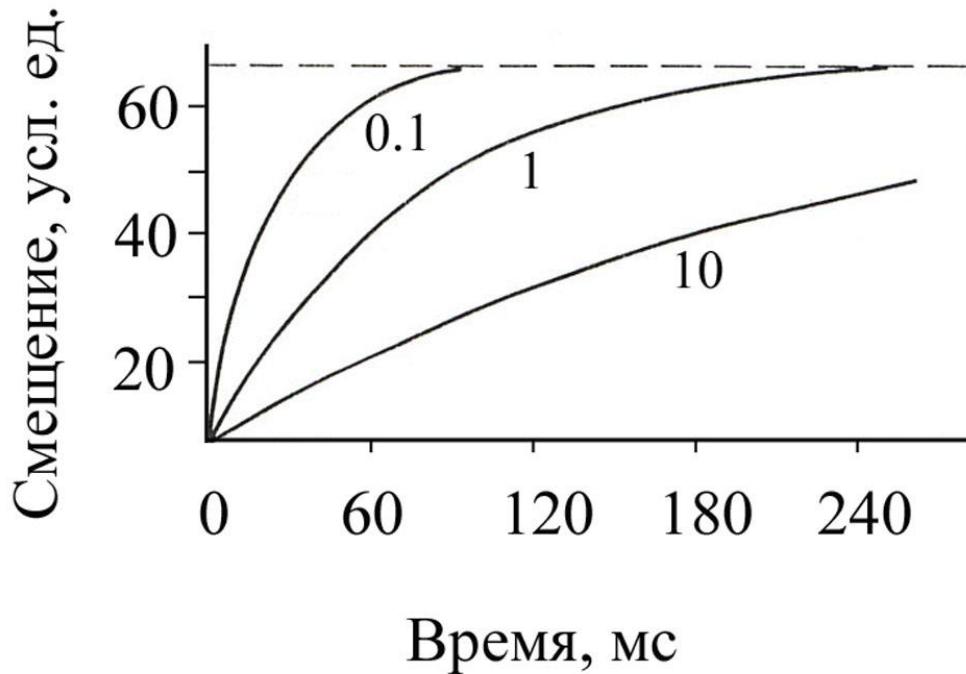


Рисунок 22. Зависимость между продолжительностью воздействия линейного ускорения и величиной смещения для отолитов массой 0.1, 1 и 10 мг. Пунктирная линия означает пороговый уровень смещения отолита (по Лычакову, 1988б).

поскольку макулы и соответствующие им отолиты расположены в разных плоскостях, рыбы способны воспринимать ускорения, разные не только по величине, но и по направлению. Эти выводы, важные для понимания механизмов функционирования вестибулярной системы, основаны на результатах сравнительно-морфологических исследований и математических расчетов и требуют экспериментального подтверждения.

Соотношение между массой лапиллюса, сагитты и астерискуса остается постоянным на протяжении жизни рыб, но отличается у представителей разных видов и связано с образом жизни рыб, в первую очередь с их двигательной активностью. Наиболее сильно различаются по массе отолиты у донных и прибрежных рыб, что позволяет воспринимать широкий спектр ускорений, развиваемых при плавании. Наличие крупного отолита обеспечивает высокую чувствительность вестибулярной системы и дает возможность рыбам

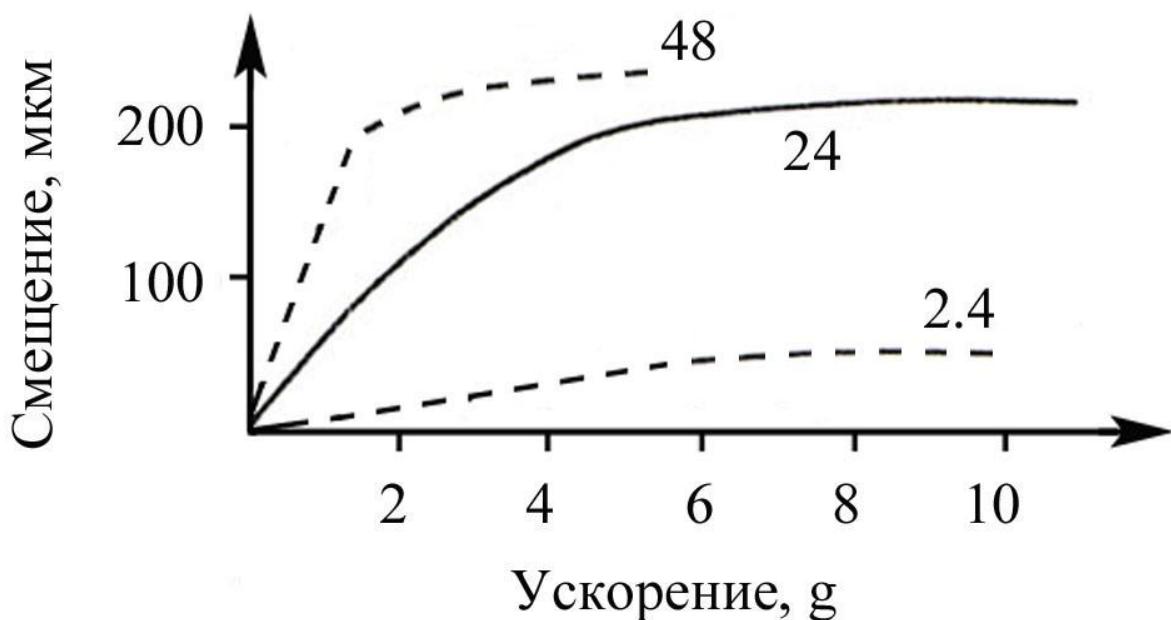


Рисунок 23. Зависимость смещения отолита от величины линейного ускорения. Сплошная линия построена по экспериментальным данным, полученным для сагитты ерша *Gymnocephalus cernuus*, массой 24 мг (De Vries, 1950); пунктирные линии построены по расчетным значениям для отолитов массой 2.4 и 48 мг (по Лычакову, 1988б).

Таблица 4. Сравнительная характеристика функциональных параметров отолитовых органов с крупным или мелким отолитом.

Функциональные параметры отолитового органа	Отолиты	
	крупные	мелкие
Инерция	<i>большая</i>	<i>малая</i>
Абсолютная чувствительность	<i>высокая</i>	<i>низкая</i>
Дифференциальная чувствительность	<i>высокая</i>	<i>низкая</i>
Быстродействие	<i>низкое</i>	<i>высокое</i>
Диапазон воспринимаемых ускорений	<i>узкий</i>	<i>широкий</i>

совершать хорошо организованные и рассчитанные движения в сложно структурированной прибрежной среде с большим числом препятствий, укрытий и т.п. Небольшие по массе отолиты обеспечивают быстродействие и высокую чувствительность к сильным ускорениям, возникающим при резких поворотах и непродолжительных по времени стремительных бросках, совершаемых рыбами при схватывании жертвы или уходе от хищника.

У пелагических рыб открытых вод различия между массами отолитов выражены слабее. Отолитовые органы у таких рыб, живущих в структурно более однородной среде и не совершающих тонких маневров вблизи препятствий, убежищ и т.п., настроены на работу в более узком диапазоне ускорений. Сагитта пелагических рыб всегда меньше по массе, чем у придонных или прибрежных рыб, и не столь значительно отличается по размерам от лапиллюса и астерискуса. Если связь между размерами отолитов и образом жизни рыб представляется очевидной, то причина существования для каждого из отолитовых органов строго определенного, не зависящего от поведения или систематического положения рыб соотношения между массой отолита и площадью его проекции на плоскость макулы, остается не раскрытоей. Несомненно, что размер этой проекции оказывает определяющее влияние на функциональные характеристики отолитового органа в целом.

Если сила смещения отолита определяется его массой, то траектория смещения зависит от положения его центра тяжести, т.е. от формы отолита. Поэтому даже при совпадении размеров (массы) отолитов траектории их перемещений относительно макулы будут разными из-за разной формы отолита и даже из-за различий в рельефе поверхности, которая редко бывает гладкой и обычно представляет собой сложное сочетание небольших бугорков, ямок и ложбинок (рис. 18). Таким образом, путь движения отолитов, даже идентичных по массе, будет разным, если они отличаются не только внешней формой, но и рельефом поверхности, а это, в свою очередь, приведет к возникновению разных по характеру и интенсивности ответов в разных группах сенсорных клеток макулы. У рыб выявлены различия массы одноименных отолитов

правого и левого лабиринтов, что служит причиной функциональной асимметрии, несовпадения чувствительности правого и левого вестибулярных аппаратов к адекватным стимулам.

В последние годы появляются данные, указывающие на отсутствие строгого разграничения функций между верхней и нижней частями лабиринта, и что саккулюс и лагена наряду с утрикулюсом могут играть заметную роль в обеспечении чувства равновесия, а утрикулюс, в свою очередь, может принимать участие в процессах слуховой рецепции рыб. В большинстве случаев, реально возникающих в жизни рыб при плавании по искривленным траекториям, ось вращения проходит не через центр какого-либо из полукружных каналов (эксцентричное вращение), и на рыб в таких случаях действует не только возникающее угловое ускорение, но и линейные – тангенциальное и центробежное. Поэтому правильнее говорить о преимущественной роли того или иного отдела вестибулярного аппарата в обеспечении контроля равновесия. В случае быстрых изменений положения тела или перемещений с угловыми ускорениями ведущая роль будет принадлежать полукружным каналам. При небольших величинах углового ускорения, когда рыба изменяет положение тела плавно и с небольшой скоростью, преимущественную роль будут играть отолитовые органы. Если же рыба прекращает движение или перемещается с ускорениями по линейной траектории, то в этом случае контроль за положение тела и направлением движения полностью переходит к отолитовым органам, причем значение отолитовых органов, снабженных разными по размерам отолитами, будет разной. Например, саккулярный орган, имеющий у большинства рыб наиболее массивный отолит, будет участвовать в наиболее тонких вестибулярных реакциях, обеспечивающих сложное маневрирование рыб. Неслучайно, при хирургическом удалении сагитты вестибулярные расстройства у рыб (бычок-паганель *Gobius paganellus*) выражены значительно слабее, чем при удалении лапиллюса.

Одновременная стимуляция разных вестибулярных входов, полукружных каналов и отолитовых органов, требует тесного функционального канал-отолитового взаимодействия. Это достигается конвергенцией афферентов на нейронах вестибулярных мозговых ядер. Физиологический смысл такого взаимодействия двух вестибулярных подсистем заключается в формировании адекватных реакций рыб на изменения ориентации тела в гравитационном пространстве, осуществлении компенсаторных двигательных движений и реакций. Управление компенсаторными движениями плавниками, регуляция и перераспределение тонуса соответствующей мускулатуры происходит благодаря вестибуло-спинальным связям, соединяющим вестибулярные ядра с моторными центрами спинного мозга.

## 5. ВЕСТИБУЛЯРНАЯ СИСТЕМА У РЫБ С НЕТИПИЧНОЙ ОРИЕНТАЦИЕЙ ТЕЛА В ПРОСТРАНСТВЕ

Существует достаточно большое число видов рыб, которые постоянно или значительную часть времени находятся в положении не характерном для рыб в целом (рис. 24). Многочисленные представители отряда камбалообразных (Pleuronectiformes) после метаморфоза постоянно держатся так, что их сагиттальная плоскость занимает горизонтальное положение, т.е. смещена на 90° относительно исходного положения. Небольшие по размерам и уплощенные с боков обыкновенная кривохвостка *Aeoliscus strigatus* (сем. кривохвостовых, Centriscidae) и далекая от нее по систематическому положению ежовая уточка *Diademichthys lineatus* (сем. присосковых, Gobiesocidae) при сильном испуге легко укрываются от врагов среди 30-см игл длинноиглого морского ежа *Diadema savignyi*. Располагаются они здесь вертикально, головой вниз. При отсутствии угрозы и плавании небольшими стайками на мелководье обыкновенная кривохвостка держится вертикально головой вниз или вверх. Для чернобрюхого перистоусого сомика *Synodontis*

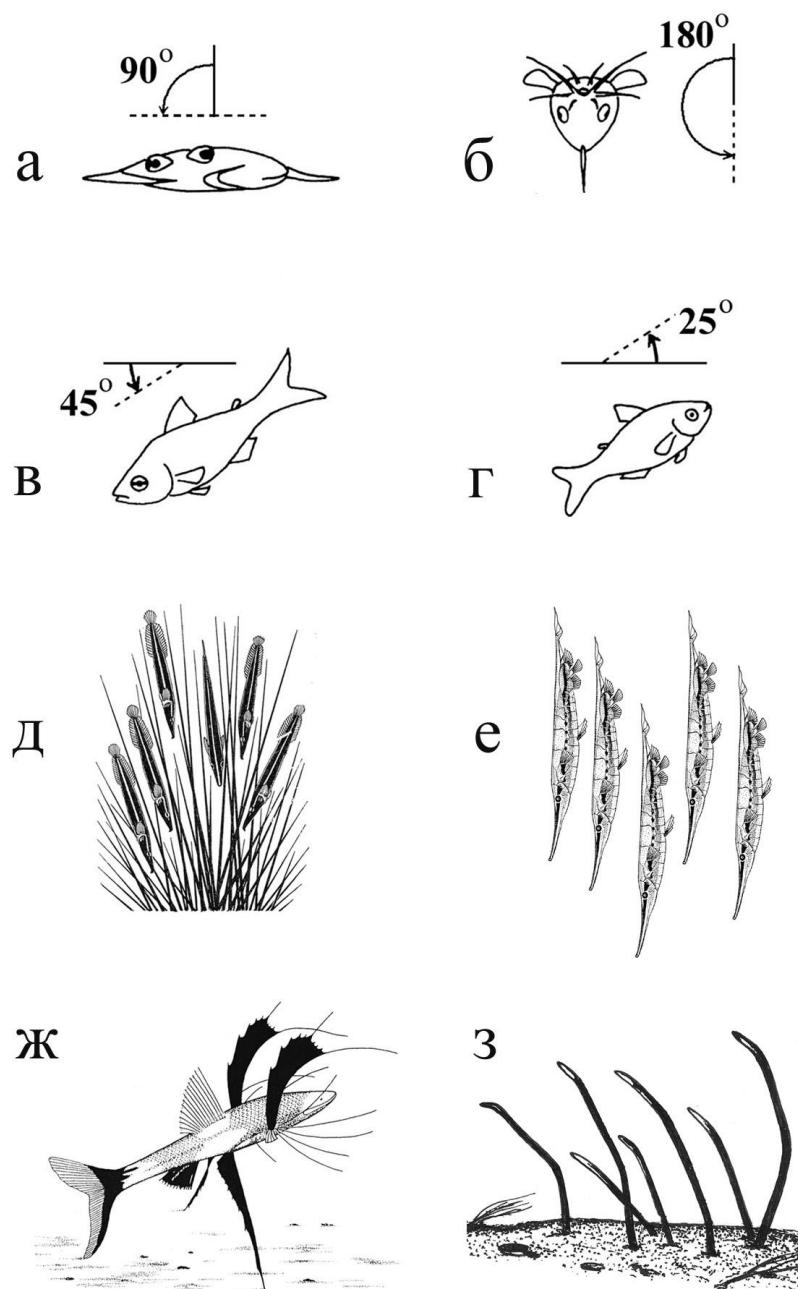


Рисунок 24. Примеры рыб с нетипичной ориентацией тела в пространстве:  
 а – камбалообразные Pleuronectiformes; б – чернобрюхий перистоусый сомик *Synodontis nigriventris*; в – пятнистый хилод *Chilodus punctatus*; г – однополый пецилобрикон *Nannostomus (Nannobrycon) eques*, д – ежовая уточка *Diademichthys lineatus* в укрытии среди игл морского ежа; е – стайка обычновенной кривохвостки *Aeoliscus strigatus*; ж – абиссальный батиптер *Bathypterois* sp. в ожидании добычи; з – колония полосатых конгеров *Taenionconger hassi* (а, б, в и г – по Platt, 1988; д – по Макушку, 1971; ж – по Paxton, Eschmeyer, 1998).

*nigriventris* характерно плавание вверх брюхом при питании обрастваниями с обратной стороны листьев растений.

В наклонном положении хвостом вниз под углом 25-30° плавают однополосый пецилобрикон *Nannostomus (Nannobrycon) eques* и обликва *Thayeria obliqua*, головой вниз под углом 45-50° плавает пятнистый хилод *Chilodus punctatus* (все – из сем. харациновых Characidae) (рис. 24). Вертикально головой вверх или вниз плавают хищные глубоководные веретенниковые рыбы (сем. Paralepididae), при этом они, согласно подводным наблюдениям, способны почти мгновенно переворачиваться и переходить из одного положения в другое. В таком же положении плавает близкий к веретенниковым кинжалозуб *Anotopterus pharaeo* (Anotopteridae), совершающий стремительные атаки снизу на других рыб. Обыкновенный сельдянной король *Regalecus glesne* – крупная рыба, достигающая в длину 5 м, а по некоторым данным – до 9 м, держится в толще воды в положении, близком к вертикальному. Головой вниз держатся американские малоротые салмлеры, или анастомовые – обитатели густо заросших растениями стоячих и медленно текущих вод (представители родов *Anostomus*, *Leporinus*, *Aramistes* – сем. Anostomidae). И только при непосредственной опасности рыбы-головостои (headstander) принимают горизонтальное положение и в стремительном броске пытаются скрыться в укрытии. Полосатые конгеры *Taenionemus hassi*, высунув из укрытия в песчаном грунте свое длинное тело более чем на треть, держатся вертикально, балансируют и пытаются схватывать мелких беспозвоночных, проносимых потоком.

Высказывались предположения, что у камбалообразных роль периферического отдела вестибулярной системы начинает выполнять не утрикулюс, а саккулюс, макула которого после метаморфоза рыб располагается в горизонтальной плоскости, поскольку лабиринты сохраняют свое типичное для всех рыб положение относительно структур нейрокраниума. Однако исследования, выполненные на правосторонних и левосторонних представителях камбалообразных (зимняя американская камбала

*Pseudopleuronectes americanus*, летний зубатый паралихт *Paralichthys dentatus*) позволили выяснить, что ведущая роль в поддержании равновесия у этих рыб все же сохраняется за утрикулюсом. Хирургическое удаление утрикулюса вызывает столь же сильные изменения в поведении камбал, как и удаление всего лабиринта, тогда как потеря саккулюса не приводит к каким-либо серьезным нарушениям поведения. Поскольку у камбал макула утрикулюса занимает стандартное для всех рыб положение – наentralной поверхности отолитовой камеры, результаты экспериментов указывают на то, что в контроле за положением тела рыб основное значение принадлежит не периферическому, а центральному отделу вестибулярной системы. Интересно, что односторонняя эктомия лабиринта слепой стороны тела камбал не имеет столь заметных последствий, как удаление лабиринта глазной стороны. В первом случае рыбы изредка поворачиваются вдоль ростро-каудальной оси к оперированной стороне тела, что характерно и для остальных нормально плавающих рыб при потере одного из лабиринтов. Если же у камбал удален лабиринт на глазной стороне, то они начинают совершать перевороты вперед и назад вокруг дорсо-вентральной оси до тех пора не опускаются на дно бассейна (рис. 25).

Определяющее значение мозговых центров вестибулярной системы в координации положения тела рыб подтверждают данные, полученные для чернобрюхого перистоусого сомика *Synodontis nigriventris*. Как оказалось, лабиринт у сомиков устроен типичным образом и поэтому во время плавания рыб вверх брюхом отолит утрикулюса оказывается под макулой и не оказывает соответствующего воздействия на рецепторные клетки. Предполагается, что при плавании в таком положении контроль за положением тела у сомиков осуществляется на основе информации, поступающей в мозговые центры от рецепторов полукружных каналов. Однако нельзя исключать и того, что утрикулюс у сомиков при плавании вверх брюхом по-прежнему осуществляет свои функции, поскольку даже при таком положении связь лапиллюса с макулой сохраняется благодаря отолитовой мембране, в которую погружены киноцилии и стереоцилии рецепторных клеток. У плавающего в наклонном

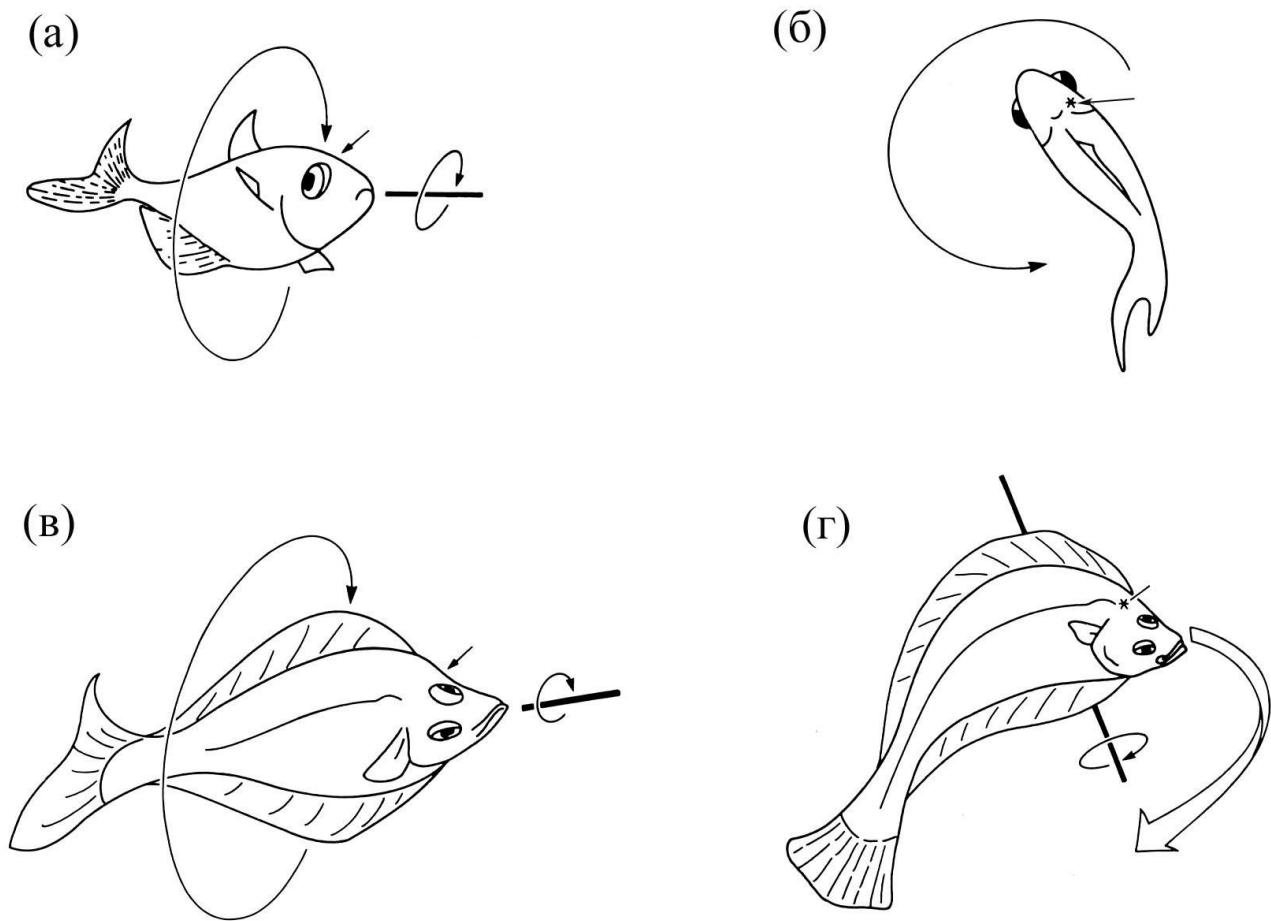


Рисунок 25. Поведение унилатерально лабиринтэктомированных рыб при плавании: а и б – рыбы с нормальной ориентацией тела, в и г – камбалы после удаления лабиринта на слепой и глазной сторонах тела; стрелки показывают направление вращения рыб (по Graf, Baker, 1990).

положении однополосого пецилобрикона и пятнистого хилода лапиллюс располагается обычным образом, т.е. почти параллельно фронтальной плоскости тела. Исключение составляет обликва – макула утрикулюса и находящийся над ней лапиллюс расположены у обликв так, что при наклонном положении тела рыбы они располагаются горизонтально, т.е. находятся под углом к фронтальной плоскости тела. Положение утрикулюса и макулы не влияет на способность рыб ориентировать тело на свету или в темноте –

пятнистый хилод и обликва держатся в наклонном положении при любой освещенности, тогда как однополосый пецилобрикон ночью принимает положение, близкое к горизонтальному. Интересно, что молодь пецилобрикона в отличие от взрослых рыб располагается практически вертикально, а положение утрикулюса у них смещено относительно фронтальной плоскости тела. По мере роста молоди угол наклона их тела постепенно уменьшается.

## 6. УЧАСТИЕ ЗРИТЕЛЬНОЙ И ТАКТИЛЬНОЙ РЕЦЕПЦИИ В ПОДДЕРЖАНИИ РАВНОВЕСИЯ

### 6.1. Зрительная рецепция

В поддержании равновесия зрительная рецепция играет важную роль. Участие зрения в контроле за положением тела рыб в пространстве наглядно демонстрируют опыты Карла фон Фриша, в которых было обнаружено, что после удаления верхней части лабиринта происходит лишь временная потеря равновесия. Уже через некоторое время оперированные рыбы восстанавливают нормальное плавание и мало отличаются по своему поведению от интактных особей. Однако если рыб одновременно лишить и зрительной рецепции, то восстановления нормального плавания не наблюдается. Золотой рыбке *Carassius auratus* с интактным зрением для восстановления равновесия после повреждения одного из лабиринтов иногда требуется всего несколько часов. Детальное исследование динамики этого процесса у рыб четырех видов показало, что уже спустя несколько часов или дней после унилатерального удаления лапиллюса рыбы начинают плавать в нормальном положении, однако проявляющаяся у них тенденция к наклону к оперированной стороне тела сохраняется довольно долго – до 5-6 недель. После зрительной депривации контроль за положением тела осуществляется благодаря вестибулярной системе: ослепленные золотые рыбки при искусственном усилиении

гравитационной силы принимают наклонную позу головой вверх, а при искусственном снижении гравитационной силы – головой вниз.

На важную роль зрительной рецепции в контроле и регуляции равновесия указывают и результаты наблюдений за поведением рыб в условиях невесомости. Ослепленные золотые рыбки при кратковременном отсутствии силы тяжести (опыты проведены на борту самолета, летящего по параболической траектории, когда сила тяжести меняется от 0 до 2-3 g) начинают плавать петлями, совершают кувырки вперед, врачаются вдоль продольной оси. Такую же реакцию на гипогравитацию (0.1 g и меньше) в темноте проявляют и другие виды рыб. Для рыб с интактным зрением и при достаточной освещенности такое поведение не столь заметно и при длительном пребывании в условиях невесомости постепенно нормализуется.

### 6.1.1. Рефлекс на падающий свет (“lichtrückenreflex”)

Оригинальные эксперименты, позволившие оценить роль зрительной и вестибулярной систем в обеспечении чувства равновесия, были выполнены замечательным немецким исследователем Эрихом фон Хольстом (von Holst). Фон Хольст впервые на примере ряда видов рыб (длиннорылая зеленушка *Sympodus rostratus*, обыкновенная тернеция *Gymnocranius ternezi*, скалярия *Pterophyllum eimecke*) обнаружил интересный феномен – стремление рыб занимать такое положение, чтобы быть обращенными спиной перпендикулярно к падающим на них лучам света. Это врожденная поведенческая "реакция на падающий свет" была названа фон Хольстом "lichtrückenreflex", в англоязычной литературе для ее обозначения используется хорошо соответствующее сути феномена выражение "dorsal light reflex". Реакция обеспечивается совместной работой двух сенсорных систем – зрительной и вестибулярной. В обычных условиях, когда свет падает на рыб сверху, функция зрительной системы находится в полном соответствии с функцией вестибулярной системы,

реагирующей на гравитационное ускорение и контролирующей вертикальное положение тела рыб в пространстве. Однако такая согласованная работа двух систем нарушается, если источник света поместить не строго над подопытной особью, а сбоку, так, чтобы лучи света падали на нее под углом (рис. 26). В этом случае рыба наклоняется на бок спиной в сторону источника света и занимает промежуточное положение между линией вертикали и направлением на источник света.

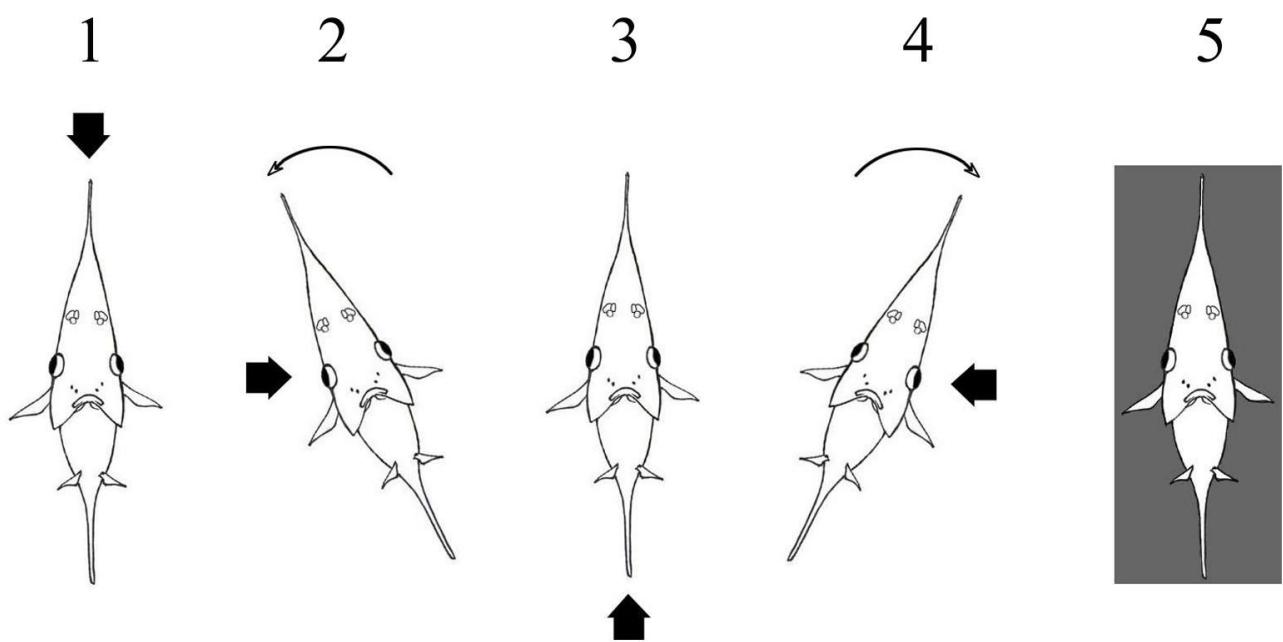


Рисунок 26. Ориентация тела в пространстве у интактных рыб при освещении сверху (1), слева (2), снизу (3), справа (4) и в темноте (5); широкие и тонкие прямые стрелки – направление падающего на рыб света, дугообразные стрелки – направление вращения рыб (по von Holst, 1938, 1950).

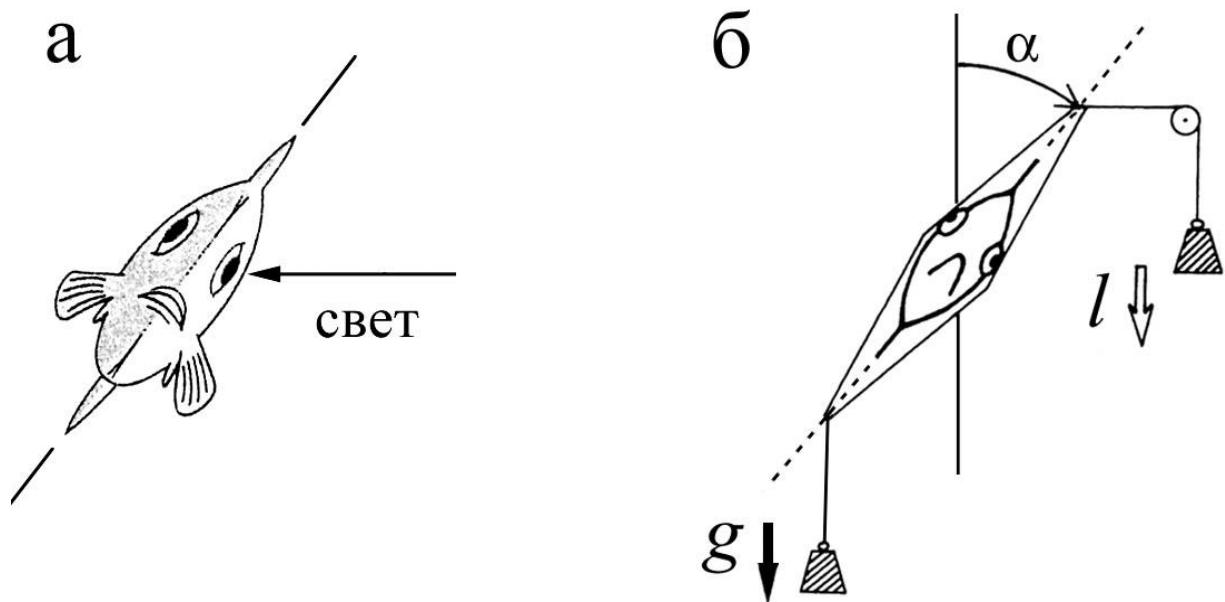


Рисунок 27. Проявление рыбами реакции на падающий свет (а) и схема действующих сил, обеспечивающих проявление этой реакции (б).  $l$  – сила, обусловленная функцией зрительной системы,  $g$  – сила, обусловленная функцией вестибулярной системы,  $\alpha$  – угол, образуемый сагиттальной плоскостью рыбы и линией вертикали (по Holst. 1935, 1950а).

Угол, который образует сагиттальная плоскость рыбы с линией вертикали, служит своеобразной результирующей между силами, контролируемыми двумя сенсорными системами – вестибулярной и зрительной (рис. 27). Если этот угол составляет  $45^\circ$  при освещении рыб горизонтальным пучком света, то можно говорить о равнозначности этих сил. Центры, обеспечивающие взаимодействие вестибулярной и зрительной систем и интеграцию поступающих по этим каналам сигналов, располагаются в среднем мозге (*torus semicircularis*).

Проявление рыбами рефлекса зависит от соотношения между его зрительной и вестибулярной компонентами: если, например, искусственно усилить вестибулярную компоненту, поместив рыб в центрифугу, то угол

отклонения при той же интенсивности света уменьшится (рис. 28). При увеличении интенсивности падающего света или длительности его воздействия, а также при увеличении продолжительности предварительной адаптации рыб к темноте зрительная компонента возрастает, что выражается в увеличении угла наклона рыб (рис. 29 и 30). Интересно, что при прекращении стимуляции боковым светом рыбы гораздо быстрее возвращаются к норме, чем они достигают максимального отклонения под воздействием бокового освещения: длиннорылая зеленушка при боковом освещении отклонялась на  $10^\circ$  после первых 10 минут опыта, через 60 минут – на  $30^\circ$ , а через 4 дня –  $58^\circ$ . Помещенные после этого в темноту рыбы в первые 5 минут сохраняли наклонное положение, но затем быстро в течение 35 минут восстанавливали нормальную ориентацию тела.

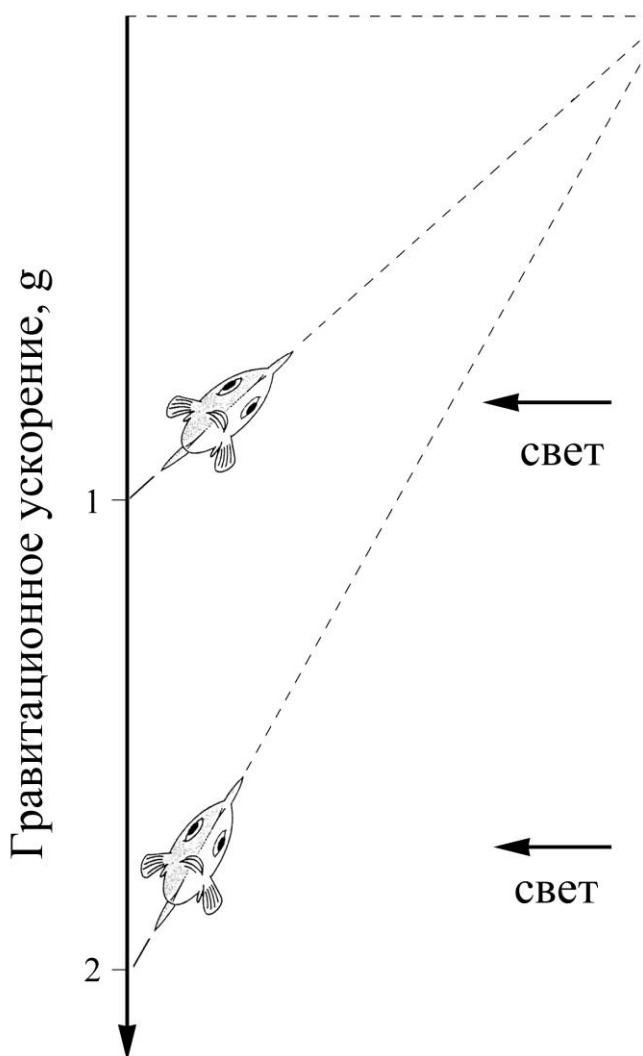


Рисунок 28.  
Зависимость угла  
отклонения рыб  
(*Gymnophorus*  
*ternetzii*,  
*Pterophyllum*  
*scalare*) от  
вертикали от  
величины  
гравитационного  
ускорения (по von  
Holst, 1950a).

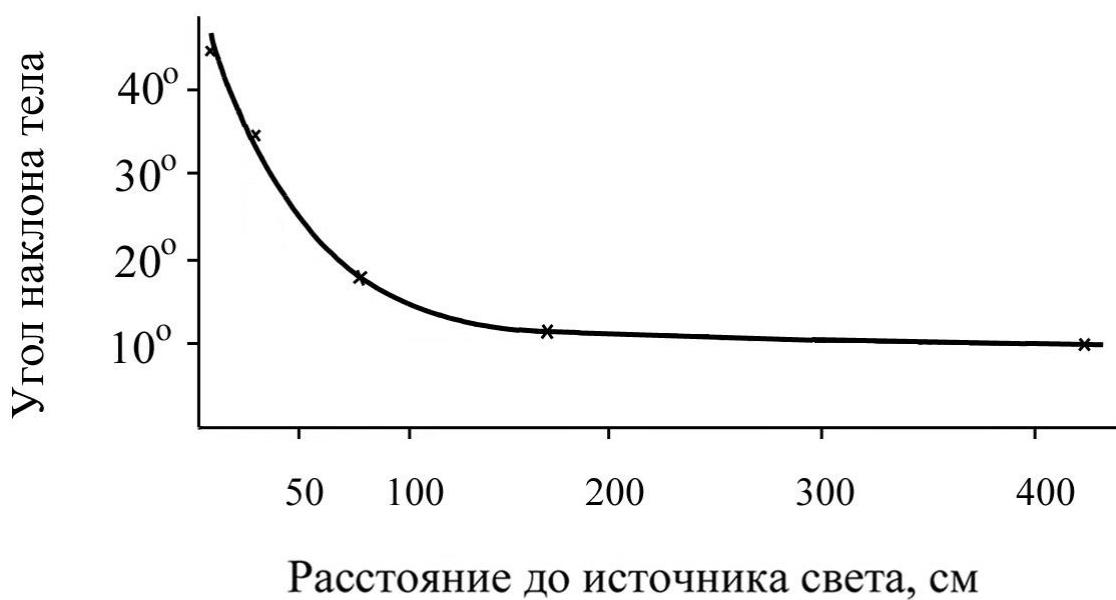


Рисунок 29. Изменение угла отклонения тела от вертикали у длиннорылой зеленушки *Syphodus rostratus* в зависимости от интенсивности бокового освещения (по von Holst, 1935).

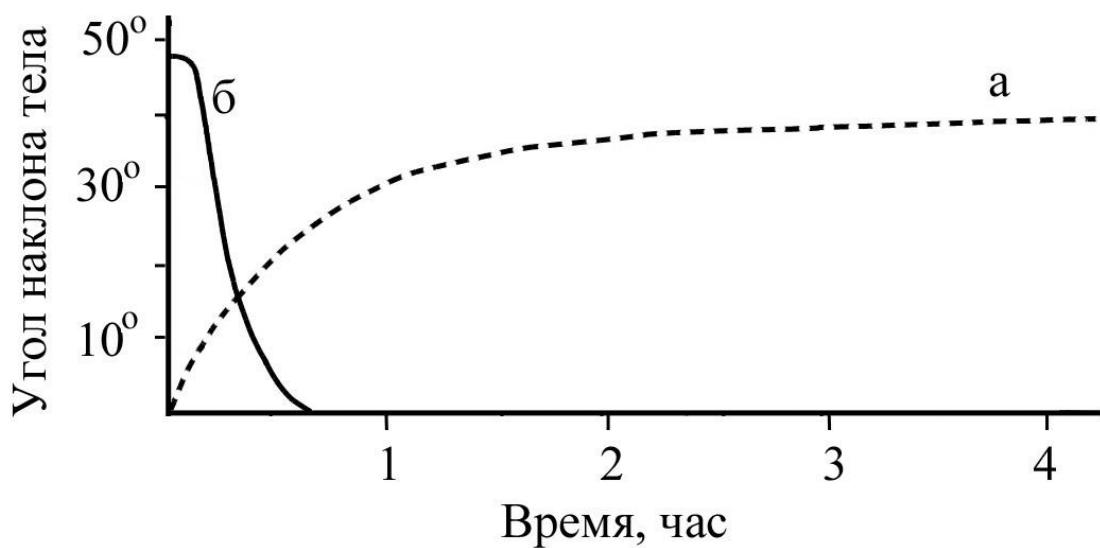


Рисунок 30. Изменение угла отклонения тела от вертикали после 4-часовой адаптации к темноте у длиннорылой зеленушки *Syphodus rostratus* в зависимости от продолжительности бокового освещения (а) и восстановление нормальной ориентации тела после перевода рыб в темноту (б) (по von Holst, 1935).

Для проявления рефлекса важен угол падающего света: чем больше он относительно вертикали, тем сильнее эффект, однако при освещении рыб снизу каких-либо изменений в поведении не наблюдается. Выяснено, что значение имеет не собственно угол между направлением падающих на рыбу лучей и перпендикуляром, а угол вхождения лучей в глаз рыбы, т.е. угол между падающими лучами и дорсо-центральной осью тела рыбы. Такая особенность объясняется неоднородностью распределения зрительных рецепторных клеток (колбочек и палочек) в сетчатке, поэтому при разных углах вхождения лучей они попадают в разные по плотности рецепторных клеток зоны сетчатки. Чем выше плотность рецепторных клеток, тем сильнее будет ответ рыб. Эта особенность объясняет также тот факт, что рефлекс проявляется с разной интенсивностью у рыб, различающихся образом жизни. Он выражен неотчетливо или отсутствует полностью у донных рыб со слабо развитой зрительной системой, а у пелагических рыб и у рыб прибрежья рефлекс проявляется наиболее ярко. Наличие потока усиливает реакцию рыб на боковой свет. Мотивационное состояние также может оказывать влияние на реакцию рыб. При стимуляции голодных скалярий *Pterophyllum eimecke* запахом пищи угол наклона тела увеличивает с  $50^\circ$  до  $65^\circ$ , а при предъявлении жертвы и ее преследовании и схватывании – до  $70^\circ$ . Реакция на боковой свет возрастает и при предъявлении феромона тревоги – химического отпугивающего вещества, содержащегося в коже конспецификов у большого числа видов. Наблюданное в эксперименте усиление отклонения рыб от вертикали трактуется как повышение роли зрительной рецепции, необходимое для проявления адекватных поведенческих ответов на пищевые или оборонительные стимулы.

Оригинальные и разнообразные эксперименты, выполненные фон Хольстом и его учениками позволили выяснить многие интересные особенности этой поведенческой реакции рыб, в частности ее проявление после уни- или билатеральной экстирпации отолитовых органов при интакном зрении или в сочетании с уни-, би-, контр- и ипсолатеральной зрительной депривацией, при разных направлениях падающего света, в темноте или при рассеянном

освещении (рис. 31а и 31б). После удаления одного из лабиринтов при нормальном освещении рыбы в первые часы после операции врачаются вокруг длинной оси тела. Вращение направлено к оперированной стороне и выражено гораздо сильнее при рассеянном освещении. Довольно быстро вращение прекращается и рыбы начинают плавать с небольшим наклоном к оперированной стороне, а затем полностью восстанавливают способность правильно ориентировать тело. Если направить на них свет с интактной стороны тела, то их реакция будет такой же, как и у неоперированных рыб. Если же свет будет падать с противоположной стороны, то рыбы будут реагировать так же, как и после билатеральной лабиринтэктомии – будут располагаться спиной перпендикулярно к источнику света при любом его направлении. Такой ответ вызван тем, что в обоих случаях проявление рефлекса на падающий свет определяется зрительной компонентой чувства равновесия и лишь незначительное отклонение унилатерально эктомированных рыб от направления света свидетельствует о функции неповрежденного второго лабиринта.

При освещении снизу унилатерально депривированные рыбы наклоняются в оперированную сторону до тех пор, пока не достигнут угла в  $180^\circ$ , а затем благодаря сохранившемуся лабиринту возвращаются к нормальному положению, совершив таким образом оборот в  $360^\circ$ . После одного цикла начинается следующий и, таким образом, происходит постоянное вращение рыб вдоль длинной оси тела по направлению к оперированной стороне. Такой же ответ проявляют рыбы, если у них удален глаз с одной стороны тела, а с другой стороны – лабиринт и с этой же стороны направлен горизонтальный луч света. Вращение рыб происходит за счет суммации оптического компонента рефлекса, стимулирующего наклон рыб в сторону падающего света, и характерной для унилатерально лабиринтэктомированных рыб тенденции к наклону к оперированной стороне. Если орган зрения и лабиринт удалены с одной и той же стороны тела, то реакция рыб такая же как и у интактных особей независимо от направления лучей света – сверху, снизу

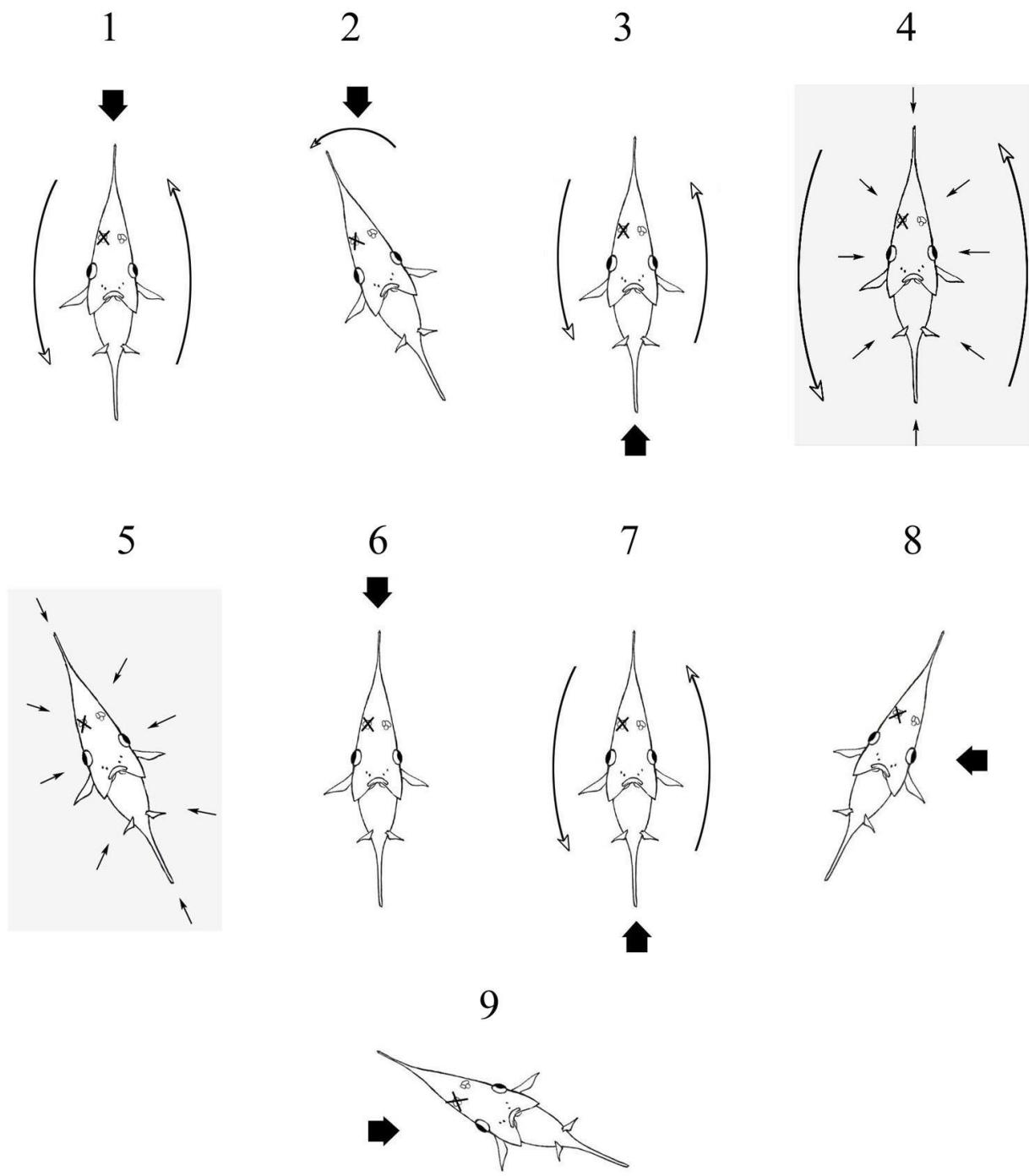


Рисунок 31а. Ориентация тела в пространстве у рыб сразу (1), через небольшое время (2-4) или после длительной послеоперационной адаптации рыб к унилатеральной лабиринтэктомии (5-9); 1-3, 6-9 – на свету, 4 и 5 – при освещении рассеянным светом; широкие и тонкие прямые стрелки – направление падающего на рыб света, дугообразные стрелки – направление вращения рыб; крестиками отмечены органы, использованные для сенсорной депривации подопытных рыб (по Holst, 1950а; Pfeiffer, 1964).

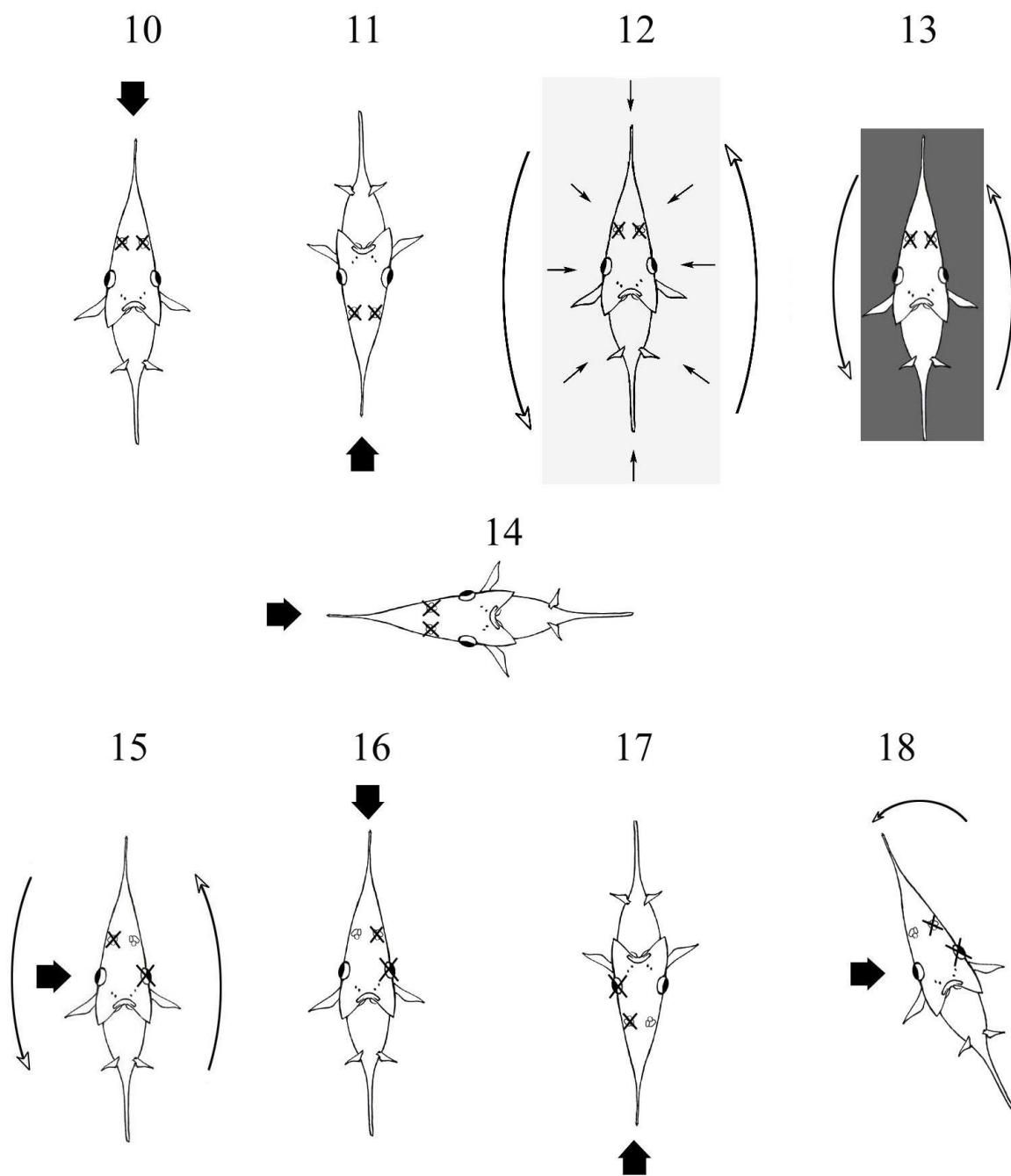


Рисунок 31б. Ориентация тела в пространстве у рыб после билатеральной лабиринтэктомии (10-14) и после унилатеральной лабиринтэктомии, совмещенной с одновременной зрительной депривацией (15-18); 9-11 и 14-18 – на свету, 12 – при освещении рассеянным светом, 13 – в темноте; широкие и тонкие прямые стрелки – направление падающего на рыб света, дугообразные стрелки – направление вращения рыб; крестиками отмечены органы, использованные для сенсорной депривации подопытных рыб (по Holst, 1950а; Pfeiffer, 1964).

или сбоку. Рыбы, лишенные обоих лабиринтов, при рассеянном освещении или в темноте из-за полной потери возможности ориентироваться в пространстве вращаются во всех направлениях, при освещении снизу они переворачиваются спинной стороной вниз к источнику света.

Избирательное удаление утрикулюса с сохранением остальных отолитовых органов неповрежденными вызывает у подопытных рыб такие же изменения поведения, что и удаление всего лабиринта, что подтверждает ведущую роль утрикулюса в поддержании равновесия. Удаление лаген сопровождается незначительными нарушениями проявления рефлекса на падающий свет, что указывает на вспомогательную роль этого органа в поддержании равновесия. К таким же выводам пришел и Карл фон Фриш, по наблюдениям которого избирательное удаление саккулюса или лагены не приводило к выраженным нарушениям поведения, тогда как послеэкстирпации утрикулюса рыбы теряли способность правильно ориентировать свое тело в пространстве.

Исследование рефлекса на падающий свет привело к уточнению или раскрытию важных функциональных характеристик вестибулярной системы. Именно фон Хольсту удалось экспериментально подтвердить точку зрения, что для утрикулюса действующим стимулом служит не давление, оказываемое лапиллюсом на макулу, а его смещение относительно макулы. Это заключение было сделано фон Хольстом при сравнении проявления рефлекса рыбами, помещенными в центрифугу и по разному расположенными относительно гравитационного вектора. Наиболее сильным эффект дополнительного гравитационного воздействия на рыб во время проявления ими рефлекса наблюдался в тех случаях, когда они располагались таким образом, что это приводило к возникновению максимальных по величине сил, направленных на смещение лапиллюса относительно макулы. Если же возникающие при центрифугировании силы лишь усиливали давление лапиллюса на макулу, то это не изменяло положение рыб относительно падающих на них лучей света.

Исследования фон Хольста раскрыли еще одну важную функциональную особенность вестибулярной системы – согласованную, взаимодополняющую друг друга работу обоих вестибулярных аппаратов. При двухкратном искусственном усилении действующих на лапиллюс сил смещения угол наклона у помещенных в центрифугу унилатерально лабиринтэктомированных рыб был таким же, как и у интактных рыб при условии равенства направления и интенсивности падающего света. В другом эксперименте, проведенном на рыбах вскоре после односторонней лабиринтэктомии, было показано, что вращение рыб вдоль длинной оси тела при диффузном освещении замедляется или полностью прекращается при дополнительной стимуляции рецепторов интактного утрикулюса у рыб, помещенных для этого в центрифугу. Удаление всего утрикулюса вызывало более сильный эффект, чем изолированное удаление лапиллюса, что дало возможность прийти к заключению о важной роли "фоновой активности" сенсорных клеток в регуляции равновесия.

### 6.1.2. Вестибуло-окулярный рефлекс

Еще одним примером проявления функциональной связи между вестибулярной и зрительной системами служит вестибуло-окуломоторная реакция, или вестибуло-окулярный рефлекс. Рефлекс проявляется при изменении положения тела рыбы и выражается в содружественном (скоординированном) отклонении глаз в сторону, противоположную движению рыбы. Благодаря такой реакции достигается стабилизация изображения на сетчатке, рыбы как бы пытаются сохранить неизменным первоначальное положение объекта в поле зрения. Однако угол, на который отклоняются глаза, как правило, меньше угла наклона рыбы (рис. 32). При наклонах рыб в разных плоскостях компенсаторные движения глаз всегда происходят в плоскости раздражаемого полукружного канала (или каналов). Например, при наклоне рыб вправо правый глаз отклоняется вверх, а левый – вниз, при повороте

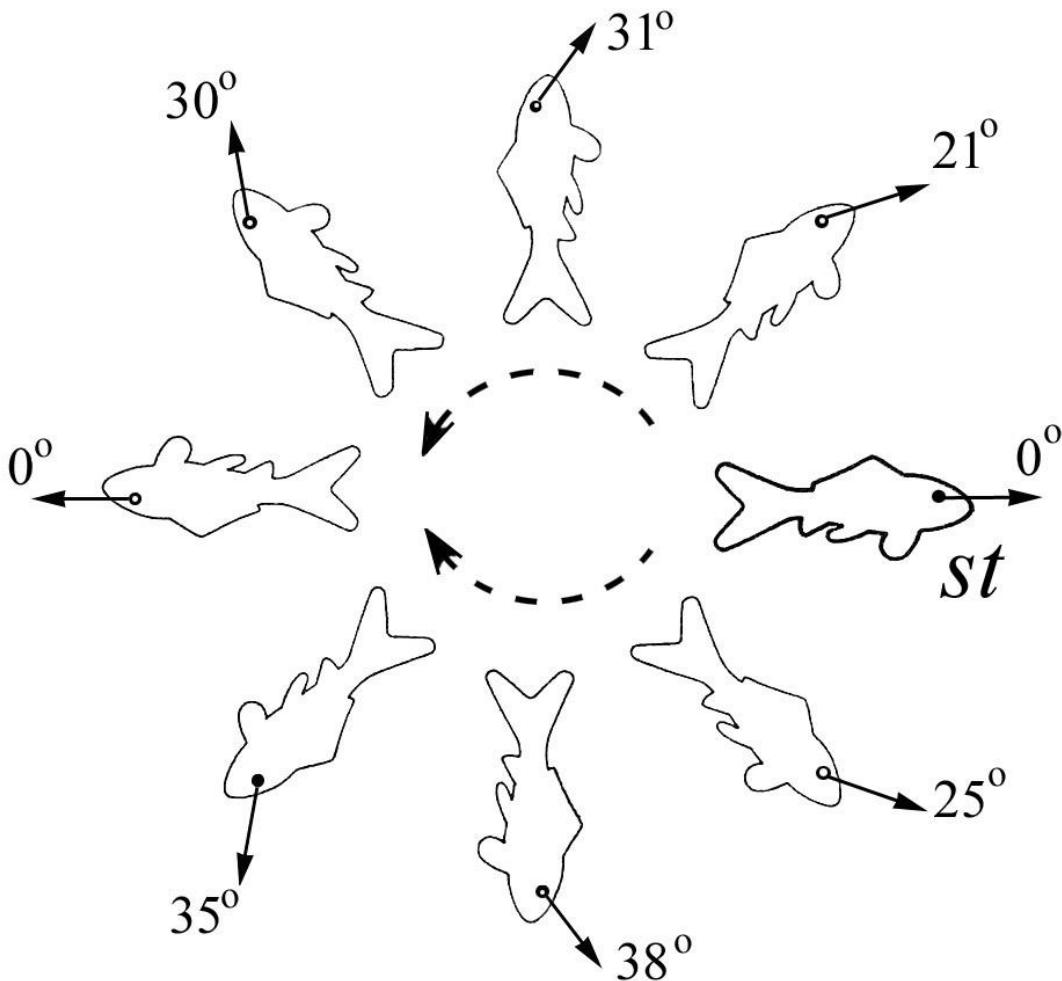


Рисунок 32. Компенсаторные смещения глаз при вращении золотой рыбки *Carassius auratus* в сагиттальной плоскости. Цифры означают угол смещения глаз относительно исходного их положения при горизонтальном положении рыбы; пунктирными стрелками показано направление вращения рыбы, *st* – исходное положение рыбы (по Traill, Mark, 1970).

вправо правый глаз отклоняется влево, а левый – вправо. У камбал оба глаза движутся в одну сторону – при изгибании тела головой вверх оба глаза поворачиваются вниз (рис. 33). При перерезке зрительного нерва или у спинальных рыб вестибуло-окулярный рефлекс по-прежнему проявляется и исчезает только после удаления лабиринта, что указывает на доминирующее значение сигналов, поступающих от вестибулярных рецепторов, для

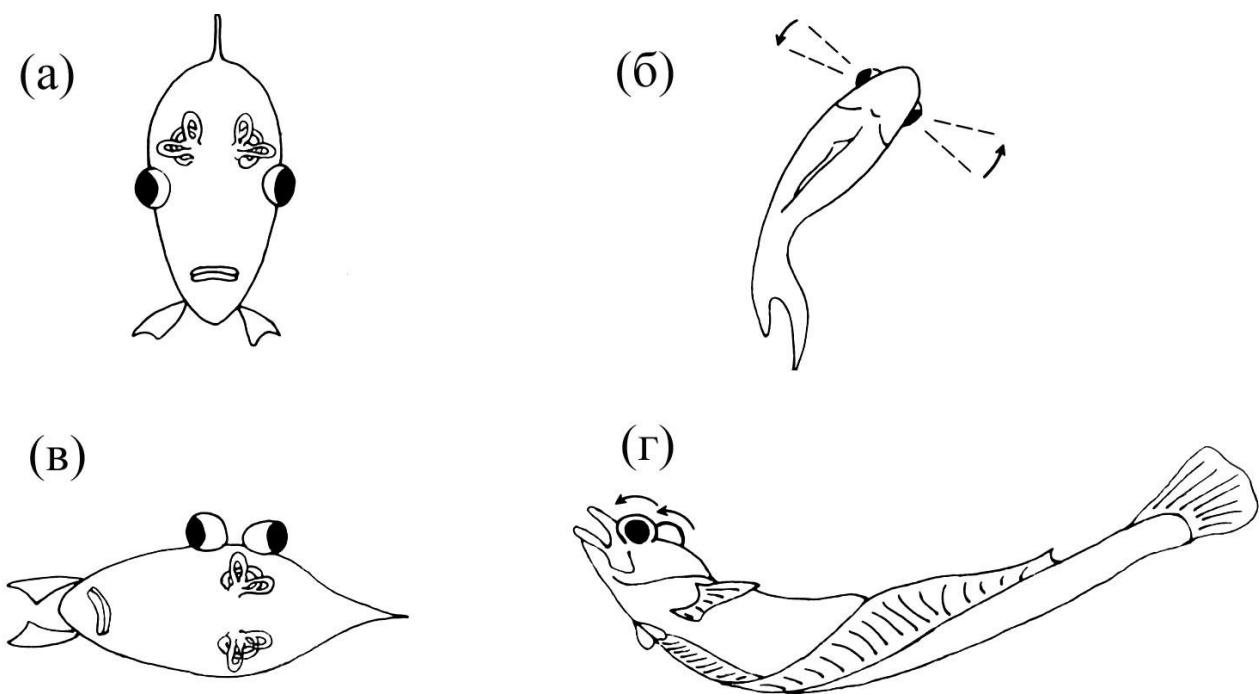


Рисунок 33. Расположение лабиринтов (а и в) и проявление глазодвигательного рефлекса (б и г) у рыб с нормальной ориентацией тела и у камбал (по Graf, Baker, 1990).

интегративного анализа в мозговых центрах и формирования соответствующего зрительного компенсаторного ответа.

Проявление вестибуло-окулярного рефлекса происходит и в том случае, если реального перемещения рыб в пространстве не происходит, а в эксперименте осуществляется электрическая стимуляция одной из ветвей слухового нерва, отходящих от крист лабиринта. Движения глаз происходят благодаря сокращению и расслаблению соответствующих глазных мышц. Если вестибулярная стимуляция настолько велика по амплитуде, что не может быть компенсирована движением глаз, то может проявляться нистагм – серия ритмических содружественных глазных движений, начинающихся с медленного компенсаторного отклонения глаза в одном направлении и

сменяющихся последующим быстрым его возвратом в исходную позицию. Как и при проявлении вестибуло-окулярного рефлекса, плоскость нистагмических глазных движений конгруэнтна плоскости стимулируемого полукружного канала. Отклонения глаз у рыб наблюдаются и в остром эксперименте при непосредственной механической стимуляции макулы в результате смещения лапиллюса щуки *E. lucius* с помощью тонкой препаровальной иглы.

Компенсаторные движения глаз происходят не только при наклонах тела, например, во время проявления реакции на падающий свет, но и при боковом освещении неподвижно закрепленных рыб, т.е. когда они не способны проявить соответствующий поведенческий ответ. Удаление обоих лабиринтов в этом случае приводит к усилению отклонения глаз от горизонтальной оси (рис. 34).

## 6.2. Тактильная рецепция

В поддержании равновесия наряду с вестибулярной и зрительной системами существует и тактильное чувство. К сожалению, экспериментальные факты, свидетельствующие о таком участии еще крайне малочисленны. Очень показательными и важными в этом отношении служат результаты наблюдений за реакцией рыб на кратковременную невесомость. Лишенные зрения рыбы в таких условиях начинают совершать беспорядочные кувырки и вращения. Если же слепые рыбы во время невесомости касаются телом или плавниками стенок аквариума, то такая реакция не наблюдается. Сохранение тактильного контакта с подводными предметами или поверхностью дна помогает рыбам поддерживать с помощью осязания нормальную ориентацию тела в темноте.

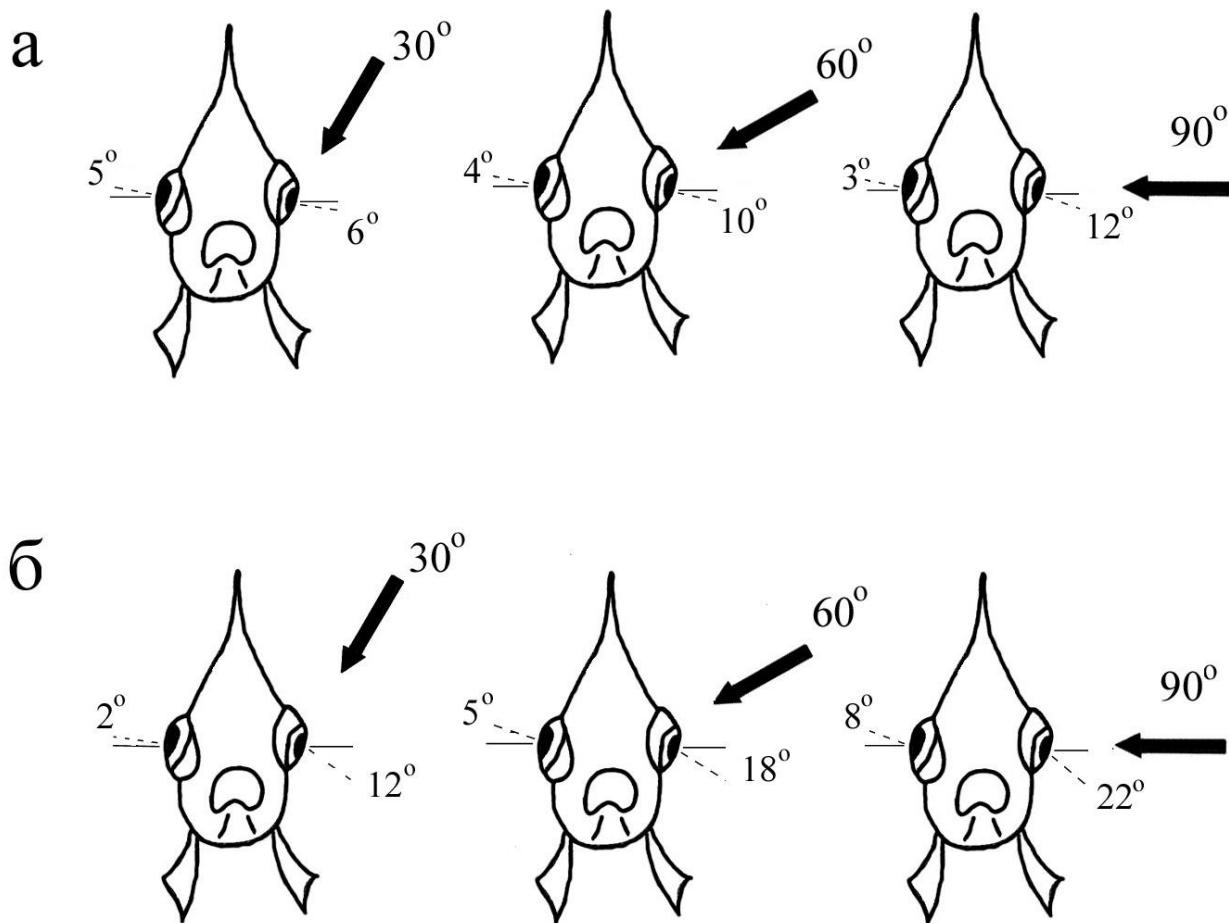


Рисунок 34. Компенсаторные движения глаз у неподвижно закрепленных интактных (а) и лабиринтэктомированных (б) золотых рыбок *Carassius auratus* при освещении боковым светом. Стрелки показывают направление падающего на рыб света (по Graf, Meyer, 1983).

## 7. ЗНАЧЕНИЕ ВЕСТИБУЛЯРНОЙ СИСТЕМЫ В ПОВЕДЕНИИ РЫБ

Значение вестибулярной системы в жизни рыб, в их поведении, очевидно.

Большинство рыб основную часть времени проводят в толще воды, активно перемещаясь в трехмерном пространстве. Такие перемещения требуют поддержания и контроля правильной ориентации тела и хорошо развитой координации движений при плавании, что обеспечивается в первую очередь

вестибулярной системой. Потребность в получении точной информации о положении тела в пространстве и сохранении равновесия необходимы для достижения рыбами максимальных скоростей плавания, для проявления хорошо скоординированных стайных маневров, бросков от хищника, для поиска, преследования и схватывания жертвы, для осуществления сложно организованного территориального, нерестового и родительского поведения, гнездостроительной деятельности, при миграциях и т.п.

Информация о положении тела важна не только для подвижных, активно плавающих рыб, но и для тех, кто большую часть времени проводит в укрытиях и перемещается лишь изредка. Даже донные рыбы или рыбы, подкарауливающие своих жертв из засады или проявляющие поведение скрадывания, совершают хоть и кратковременные, но сложные броски на жертву, требующие отрыва от донного субстрата или выхода из укрытий на открытые участки, быстрого маневрирования, бросков и т.п., т.е. поведения, адекватная реализация которого невозможна без контроля и точной координации двигательных актов. Например, сложно организованное пищедобывающее поведение брызгунов рода *Toxotes* включает в себя точную ориентацию на жертву для совершения прицельного выброса струи воды и высокие прыжки для схватывания пролетающих над водой насекомых. Прыжки из воды совершают и многие другие рыбы, особенно в период массового вылета насекомых. Аравана *Osteoglossum bicirrhosum*, обитающая в водоемах тропических лесов Южной Америки, способна в прыжке схватывать не только низко летящих насекомых, но и мелких птиц и летучих мышей. Небольшая по размерам пресноводная рыба-бабочка *Pantodon buchholzi* может выпрыгивать из воды на высоту до 2 м. Многие колониальные представители семейства гетероконгеровых *Heterocongridae*, в частности полосатый конгер *Taenioconger hassi*, во время питания выходят из своих убежищ в песке почти на половину своего длинного тела и поддерживают его в вертикальном положении. Проносимых мимо них течением мелких ракообразных эти рыбы схватывают точными и короткими бросками, при появлении опасности они молниеносно

прячутся в норке. Такие глубоководные рыбы, как бентозавр *Benthosaurus grallator* или абиссальные батиптеры *Bathypterois sp.* из семейства Bathypteridae, стоят над дном, балансируя на концах лучей длинных грудных и нижней лопасти хвостового плавников. Вырывая куски из крупной добычи, некоторые рыбы (американский речной угорь *Anguilla rostrata* и другие угревые, а также муреновые, сомовые, акуловые) совершают сильные вращательные движения вокруг длинной оси, также требующие хорошей координации движений тела в пространстве.

У многих рыб поиск и выбор брачного партнера, поведение ухаживания, постройка гнезда или подготовка нерестового субстрата, охрана икры и потомства и многие другие проявления репродуктивного поведения сопровождаются демонстрацией сложных движений, поз и плавания над субстратом и в толще воды или даже кратковременного выхода рыб в воздушную среду. Так, самец и самка копеины Арнольда *Copeina arnoldi* (Lebiasinidae, Characiformes) откладывают икру на обращенной к воде стороне листьев растений, свисающих над поверхностью воды, проявляя для этого буквально акробатическое мастерство. Готовые к нересту рыбы практически синхронно выпрыгивают из воды на высоту до 10 см, переворачиваются в воздухе брюхом кверху и на мгновение застывают на поверхности листа – самка для вымета нескольких икринок, а за ней самец – для их осеменения. Совершая последовательно несколько таких циклов, самка откладывает каждый раз не более 10-12 икринок. В течение всего инкубационного периода, продолжающегося 2-3 дня, самец проявляет родительскую заботу: он каждую минуту смачивает икринки, брызгая на них водой с помощью резких движений хвостовым плавником. Сложный двигательный репертуар сопровождает репродуктивное поведение и многих других рыб, например, рыб с внутренним осеменением (хрящевые и кистеперые рыбы и около 500 видов костищих рыб), или рыб, приклеивающих икру на нижнюю сторону камней (желтокрылая широколобка *Cottocomephorus grewingki*, санделия *Sandelia bainsii*). Роль вестибулярной функции возрастает и в случаях, когда заключительные фазы

сложного репродуктивного репертуара (поведение ухаживания и собственно нерест) проходят вочные часы суток – у калифорнийского анчоуса *Engraulis mordax*, японской сардины *Sardinops melanostictus* и других сельдеобразных, а также у трескообразных, камбалообразных, окунеобразных, сарганообразных и многих других групп рыб, у большинства рыб коралловых рифов и т.п. У нерестящейся ночью летучей рыбы – азиатско-американского короткорыла *Parexocoetus brachypterus* вымет половых продуктов происходит в момент посадки на воду взлетевших в воздух самки и нескольких самцов после их необычно стремительного группового плавания и полета.

Координация движений и контроль за положением тела в пространстве необходимы и при осуществлении рыбами оборонительного и стайного поведения, при проявлении различных демонстраций и поз, связанных с защитой собственной территории или отпугиванием конкурентов.

Контроль за движениями рыб в пространстве, осуществляемый вестибулярной системой, чрезвычайно важен для осуществления рыбами направленного плавания. При плавании с крейсерской скоростью у рыб, особенно имеющих торпедовидную или угревидную форму тела, при каждом ударе хвостового плавника передняя часть тела синхронно отклоняется в противоположную сторону с определенным угловым ускорением. Ускорение быстро достигает максимума, затем снижается до нуля, но с очередным взмахом хвостового плавника начинает вновь нарастать, но уже с обратным знаком (рис. 35). Эти движения воспринимаются рецепторами горизонтального полукружного канала, его деиннервация, как показывают эксперименты, приводит к тому, что, отклонившись в сторону при первом взмахе хвостового плавника в момент начала движения, оперированные рыбы остаются в таком положении и поэтому их плавание в дальнейшем происходит лишь по круговой траектории. При попадании рыб в потоки с сильной турбулентией, роль ведущего сенсорного канала в сохранении рыбами вертикальной ориентации тела переходит от вестибулярной системы к зрительной.

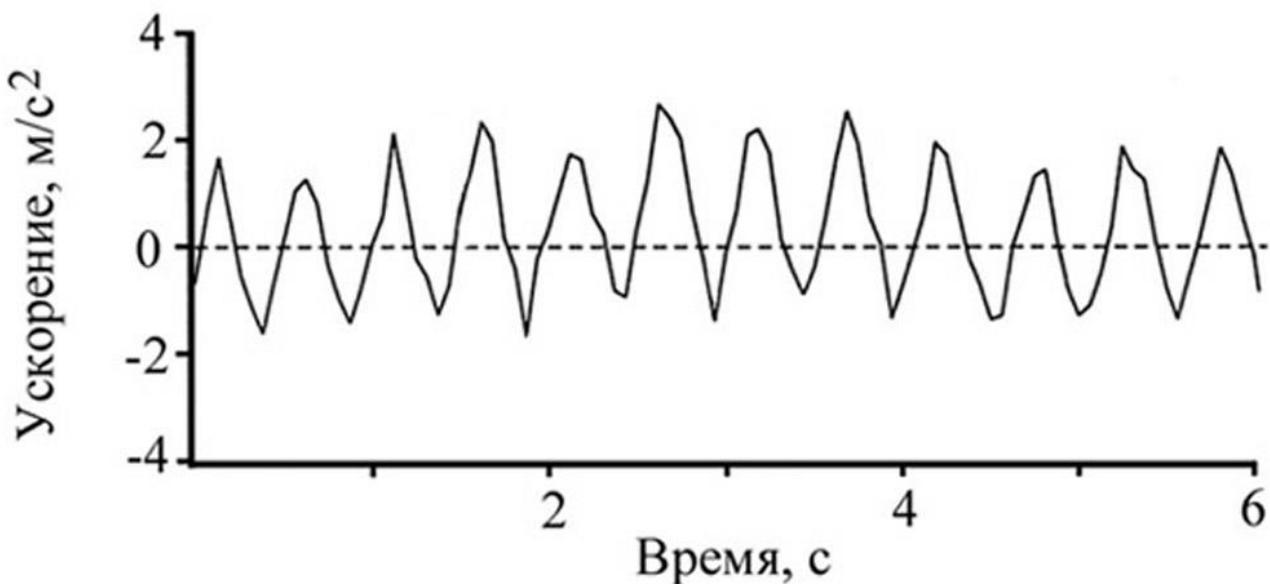


Рисунок 35. Динамика ускорений при боковых смещениях половозрелой кеты *Oncorhynchus keta* в гидродинамическом лотке при скорости потока 0.7 м/с (Tanaka et al., 2001).

При активных миграциях, например, у проявляющих хоминг лососей, характерны постоянные перемещения по вертикали при достижении рыбами прибрежной зоны (рис. 36). Перемещения по глубине позволяют лососям придерживаться того слоя воды, который несет ориентирующие их запахи родной реки. Прослеживание за мигрирующей кетой *Oncorhynchus keta* с помощью электронных датчиков, закрепленных на теле рыб и записывающих в своей памяти направление, скорость, ускорение и глубину плавания рыб, позволило выяснить, что кета (длина тела 60-70 см, масса 3-4 кг) перемещается в верхнем 100-метровом слое воды со средней скоростью от 0.5-0.6 до 0.9-1.0 м/с, постоянно изменяя глубину плавания. Эти изменения происходят каждые 6.7-14.6 мин. Совершая их, рыбы могут располагаться под углом от -40° до +40° к линии горизонта (в среднем – ±4°) (рис. 37). Контроль за достижением и сохранением необходимого угла наклона при перемещениях по вертикали

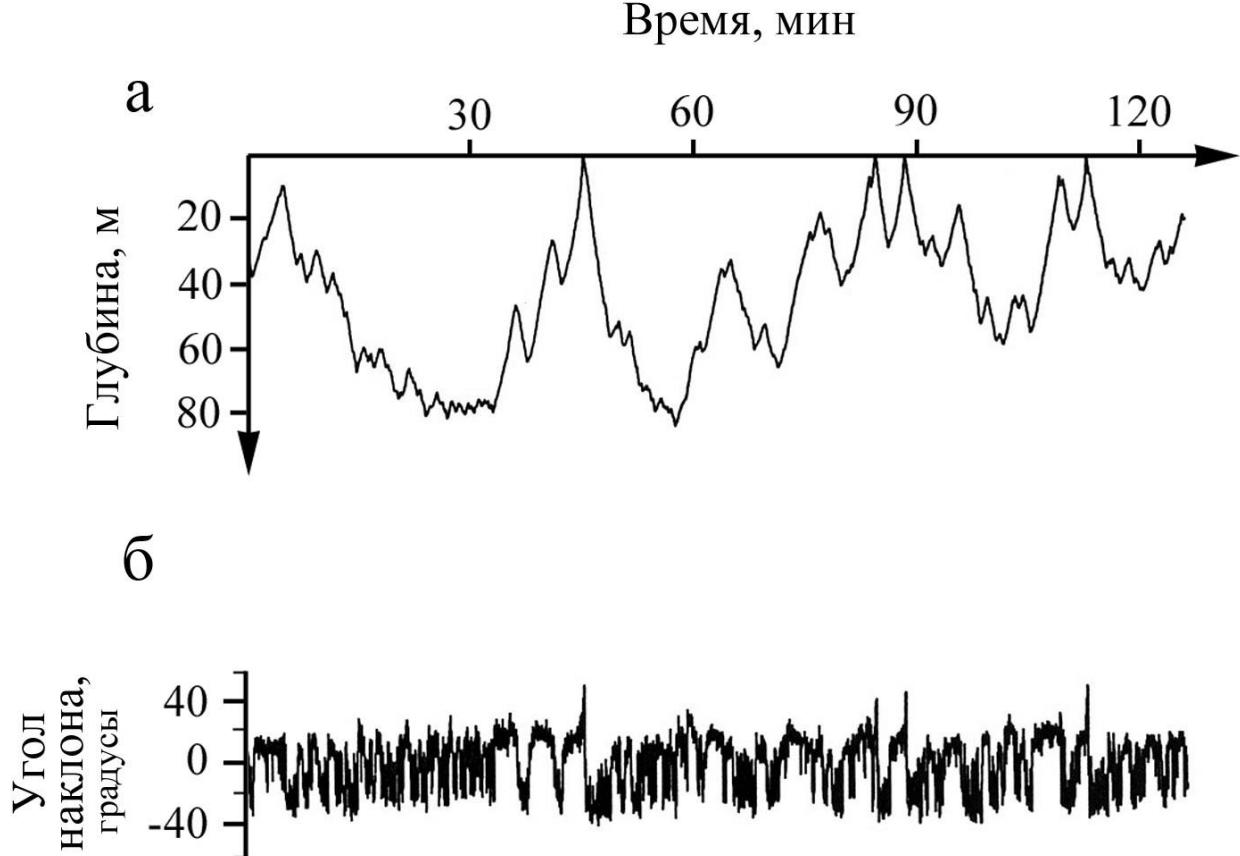


Рисунок 36. Динамика изменений горизонта плавания (а) и угла наклона тела (б) у половозрелых особей кеты *Oncorhynchus keta* в прибрежной зоне (Tanaka et al., 2001).

обеспечивается рецепторами переднего и заднего вертикальных полукружных каналов и утрикулюса.

Многие рыбы проводят значительную часть времени в потоках воды, которые, как правило, имеют сложную вихревую структуру макро- и микромасштабов и пульсирующую динамику. В таких условиях рыбы попадают под действие линейных и угловых ускорений и сил, способных нарушить нормальное положение тела. Экспериментальным путем показано, что вестибулярные органы обеспечивают не только поддержание равновесия рыбами, находящимися в возмущенном потоке, но и успешное избегание подводных препятствий.

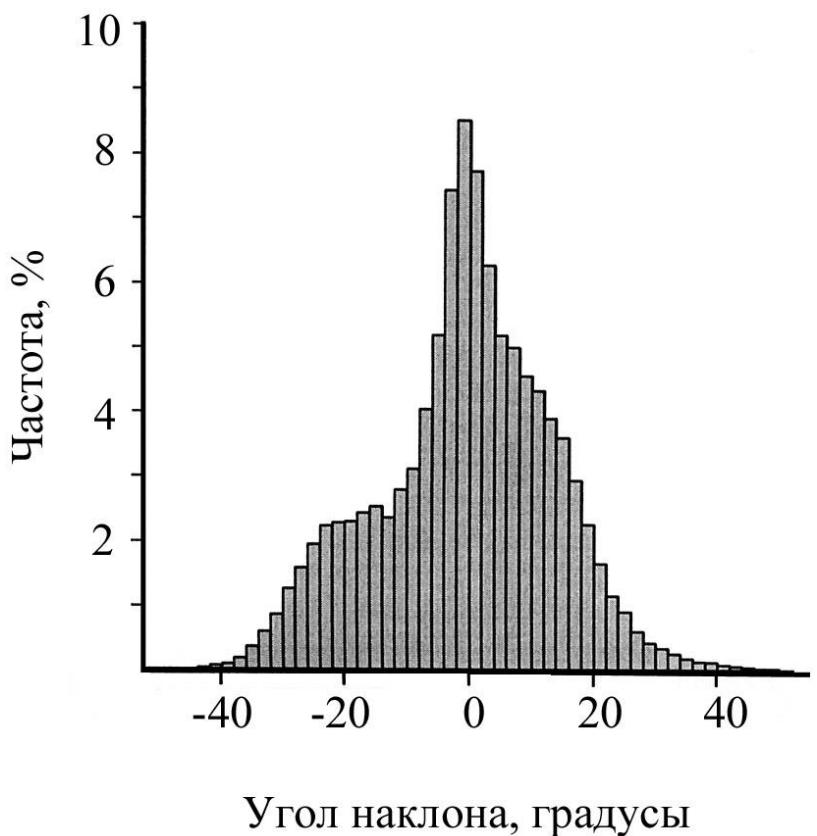


Рисунок 37. Частотное распределение угла наклона тела в сагиттальной плоскости у половозрелой кеты *Oncorhynchus keta* при плавании со скоростью более 0.3 м/с (Tanaka et al., 2001)

Благодаря вестибулярной системе большинство рыб, в том числе относимых к рыбам с дневным пиком активности, сохраняют равновесие не только в светлое время суток, но и вочные часы. Так, скатывающаяся вниз по течению в темноте молодь речных рыб поддерживает правильное положение тела в гравитационном поле. Таким же образом сносится сильным потоком в темноте и подросшая молодь речных рыб. Потеря зрительного механизма ориентации в пространстве часто компенсируется участием тактильной рецепции: рыбы становятся малоактивными или неподвижными, опускаются на дно или уходят в укрытия, при этом многие из них касаются плавниками или другими частями тела стационарных подводных объектов или поверхности грунта. Однако ориентация тела у них сохраняется нормальной. Пелагические рыбы, населяющие открытые участки крупных водоемов, например, атлантическая сельдь *Clupea harengus harengus*, в темноте также

распределоточиваются, но остаются в толще воды. В это время, по-видимому, из-за отсутствия тактильного контакта с субстратом, сельдь принимает самые разнообразные положения – вверх или вниз хвостом или спиной, находится под разными углами к горизонту и т.п. Возможно, что такое поведение вызвано сном рыб. Выход из такого состояния происходит в предрассветные часы. Многие губановые рыбы (Labridae) вочные часы становятся малоподвижными и обычно лежат на боку на грунте.

Некоторые из глубоководных батипелагических рыб в условиях полной темноты располагаются в толще воды хаотично и не поддерживают обычного для других рыб вертикального дорсо-вентрального положения тела. Эта особенность поведения может указывать на второстепенную роль чувства равновесия в их жизни. Однако такое предположение находится в противоречии с данными, согласно которым многие из батипелагических рыб имеют хорошо развитые полукружные каналы и утрикулюс. У карликовых самцов глубоководных удильщиков *Ceratioidei* и циклотонов *Cyclothon* из семейства гоностомовых (Gonostomatidae), например, на долю ушной капсулы приходится более половины объема нейрокраниума. Обитающие на глубинах от 1700 до 3700 м акантоноты *Acanthonotus* из семейства ошибневых Ophidiidae имеют максимальные для позвоночных животных размеры полукружных каналов относительно массы тела. Абиссальные донные рыбы батиптеры *Bathypterois* sp. или бентозавры *Bentosaurus grallator* в ожидании добычи балансируют над дном на кончиках удлиненных лучей нижней лопасти хвостового и брюшных плавников, удерживая свое тело в наклонном положении. Существует точка зрения, что в отличие от наземных позвоночных для рыб в целом гораздо большее значение имеет контроль над перемещениями в горизонтальной плоскости, поскольку перемещения в вертикальной плоскости контролируются также барорецепцией и регулируются плавучестью.

## 8. ФОРМИРОВАНИЕ ЛАБИРИНТА И ЧУВСТВА РАВНОВЕСИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ

В онтогенезе рыб формирование лабиринта начинается рано. У костистых рыб слуховые зачатки в виде эктодермальных плакод появляются у эмбрионов на стадии 8-12 сегментов (этап органогенеза) в области заднего мозгового пузыря (рис. 38). Вскоре в плакодах возникает и быстро увеличивается полость, что приводит к образованию слуховых пузырьков. Стенки слуховых пузырьков с увеличением полости утончаются, но в месте расположения общего зачатка всех рецепторных образований лабиринта – *macula communis*, остаются утолщенными. На этапе обособления хвостового отдела эмбриона от желточного мешка вблизи *macula communis* образуются два хорошо заметных отолита – вначале лапиллюс в передней части слухового пузырька и затем сагитта – в задней части. Значительно позже в каудально-дорсальной части ушной капсулы становится заметным и астерискус: у атлантической трески *Gadus morhua* – еще в конце эмбрионального периода, у японского угря *Anguilla japonica* и красного горбыля *Sciaenops ocellatus* – в начале личиночного периода в возрасте 6 дней после вылупления. У осетровых рыб первыми появляются отоконии, равномерно распределяющиеся в отолитовой мембране; соединение отоконий и образование композиционного отолита происходит намного позже, возможно только у мальков. Перед переходом на смешанное (эндогенно-экзогенное) питание у предличинок происходит разделение лабиринта на верхний и нижний отделы, одновременно с этим на две части делится и *macula communis*, в верхнем отделе начинается формирование полукружных каналов.

Процесс образования полукружных каналов начинается с появления на медиальной и латеральной стенках слухового пузырька растущих навстречу друг другу гребней, которые затем, соединяясь, отделяют от пузырька полости каналов. Только что образовавшиеся каналы короткие, ампулы в них отсутствуют, впадают они в общую, еще не разделенную в этом возрасте

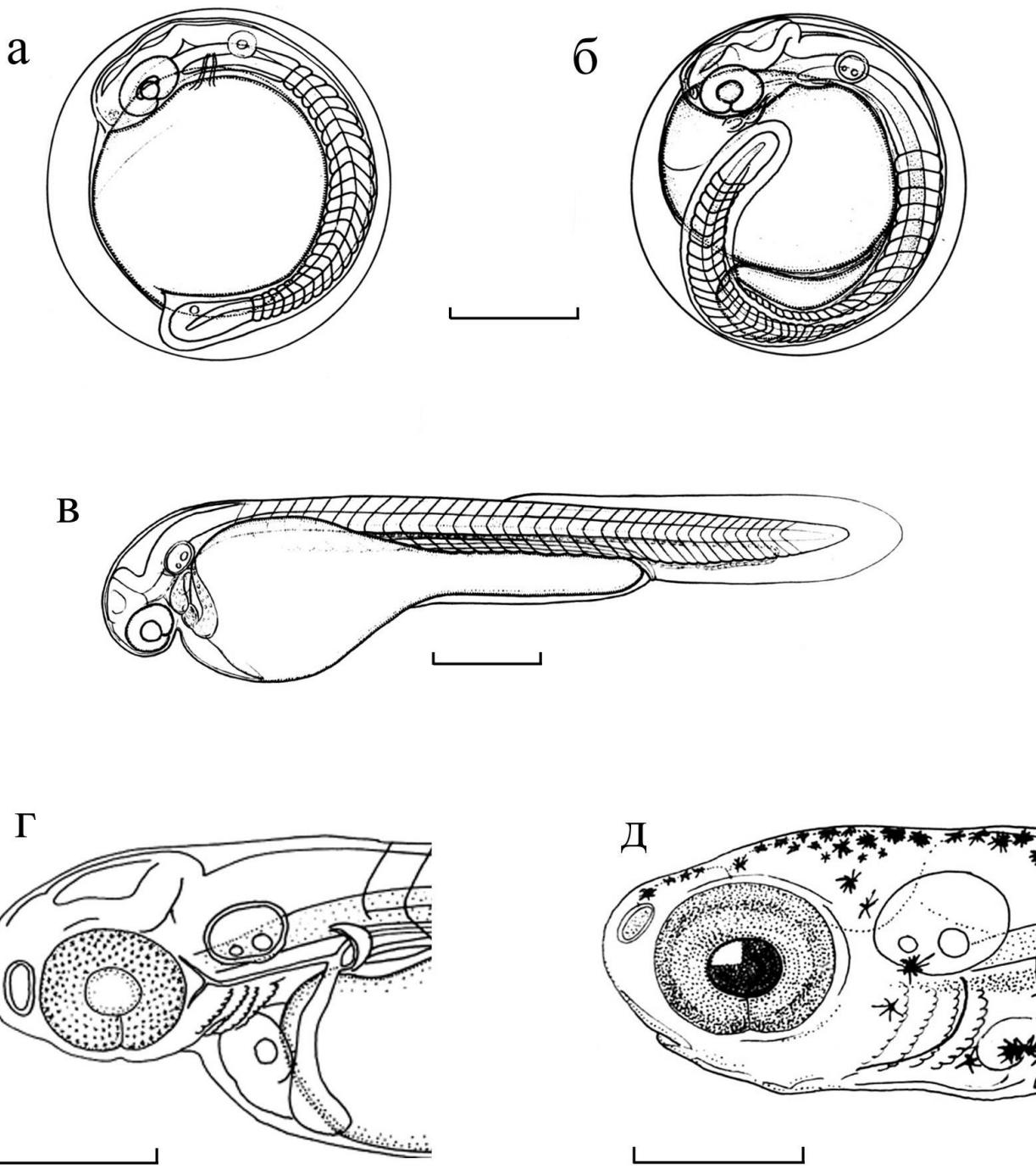


Рисунок 38. Формирование лабиринта у эмбрионов гольяна *Phoxinus phoxinus*:  
 а – этап образования слуховых капсул и хрусталика, возраст 1 сут 16 ч;  
 б – этап начала кровообращения, возраст 3 сут; в – начало этапа А<sub>1</sub>,  
 вылупившаяся предличинка, возраст 4 сут, длина 3.7 мм; г – конец этапа А<sub>1</sub>,  
 начало пигментации глаз, возраст 1 сут с момента вылупления, длина 6.0 мм;  
 д – этап А<sub>2</sub>, формирование ротового аппарата, возраст 4 сут с момента  
 вылупления, длина 7.2 мм. Масштабная линейка – 0.5 мм (по Соину, Касумяну  
 и Пащенко, 1981).

полость слухового пузырька. В развитии полукружных каналов наблюдается гетерохрония: первыми развиваются передний и задний вертикальные каналы и лишь затем – горизонтальный канал. Криста переднего вертикального и горизонтального каналов закладывается в виде общего зачатка, который вскоре разделяется на две самостоятельные кристы, причем дифференцировка кристы вертикального канала происходит намного быстрее, чем кристы горизонтального канала. Первые рецепторные клетки вначале возникают в центре будущих макул, отличающихся от окружающего их несенсорного эпителия лишь своей многорядностью. Дифференцировка волосковых клеток идет от центра макулы к ее периферии, в возникающих клетках чувствующие волоски (киноцилия и стереоцилии) вначале отсутствуют и появляются позже. Такая динамика характерна не только для макул полукружных каналов, но и отолитовых органов.

Эндолимфатический проток в онтогенезе многих костиных рыб появляется позднее полукружных каналов и зачатков отолитовых камер, но у сельдевых он становится заметным еще у эмбрионов и имеет вид небольшого канальца, открывающегося наружу. Наружное отверстие протока довольно быстро увеличивается и его размер у эмбрионов незадолго до перехода на внешнее питание становится соизмеримым с размером хрусталика. С переходом на личиночный период развития наружное отверстие протока довольно быстро уменьшается, а затем и полностью исчезает. Как аномалия в развитии слухового пузырька открытый эндолимфатический проток часто встречается у эмбрионов карловых и окуневых рыб. У осетровых рыб эндолимфатический проток открыт в окружающую среду только у молоди, а у взрослых особей заканчивается слепо, у хрящевых рыб он остается открытым в течение всей жизни. Полагают, что прямая связь между лабиринтом и наружной средой благодаря открытому эндолимфатическому протоку может иметь отношение к рецепции рыбами гидростатического давления, определения ими глубины плавания.

Наиболее детально процесс формирования лабиринта у рыб прослежен на примере данио рерио *Brachydanio rerio*, ставшего в последние годы одним из основных объектов в исследованиях биологии развития животных. Использование гистологических методов, прижизненных наблюдений с помощью светового микроскопа и некоторых других приемов позволило установить время появления и сроки формирования различных структур лабиринта в ходе эмбрионально-личиночного развития данио рерио (табл. 5). Из этих результатов следует, что верхняя часть лабиринта развивается в онтогенезе рыб намного быстрее, чем нижняя. У данио рерио полукружные каналы и их ампулы приобретают завершенный вид уже к концу 5-го дня с момента осеменения икры, тогда как нижняя часть лабиринта приобретает вид, близкий к дефинитивному, лишь к 17-му дню. Сроки появления тех или иных структур лабиринта и длительность их формирования зависят от условий, при которых проходит развитие молоди, прежде всего, от температуры воды. Так, образование канала, соединяющего левый и правый лабиринты, происходит за 17 дней у карпа и за 3 дня у данио рерио, образование слуховых пузырьков у данио рерио происходит в течение 2 часов.

Представление о процессах формирования отолитов в онтогенезе костищих рыб дают результаты исследования, выполненного на атлантической треске. У трески отолиты становятся заметными на стадии 30 сомитов спустя 1 неделю после оплодотворения при инкубации икры при 5°C. Формирование отолита начинается с образования ядра, или нуклеуса, представляющего собой плотное кристаллическое скопление гранул диаметром около 1 мкм. Полагают, что органическое вещество, из которого состоят гранулы, секretируется в виде хлопьевидного материала развивающимися рецепторными клетками. Отолит прилегает вплотную к киноцилиям и стереоцилиям волосковых клеток, которые, увеличиваясь в длину, отдаляют его от сенсорного эпителия. Вскоре после появления плотного ядра отолита на его поверхности начинает откладываться органический матрикс в виде филаментов белка отолина. В течение первых суток после выхода эмбриона из оболочки в отолите

Таблица 5. Сроки и последовательность формирования основных структур лабиринта в онтогенезе данио перио *Brachydanio rerio*. Температура инкубации икры и развития молоди 27-29° С (по Bever, Fekete, 2002 и Haddon, Lewis, 1996).

Время	Длина тела, мм	Структурные изменения
16 час	—	Появление слуховой плакоды.
24 час	—	Формирование отолитов, появление первых волосковых клеток.
3 сут	3.4	Сформированы все полукружные каналы, они отделены от утрикулюса и имеют кристы, покрытые сенсорным эпителием.
5 сут	3.8	Полукружные каналы и их ампулы приобретают завершенный вид, в утрикулюсе имеется отолит и сенсорная макула. Саккулюс представляет собой небольшое вентро-медиальное выпячивание в вентро-каудальной части утрикулюса с сенсорной макулой. В последующие дни это выпячивание быстро увеличивается в размерах, а единая макула разделяется на саккулярную, лагенарную и макулу неглекту.
8 сут	4.0	На гистологических срезах становится различимым эндолимфатический канал. Саккулюс соединен с утрикулюсом широким проходом, лагена плохо выражена и представляет собой каудальную часть широкого и неглубокого выпячивания в вентро-каудальной части утрикулярной камеры.
12 сут	4.4	В передней части саккулярной макулы имеются волосковые клетки, сагитта занимает большую часть объема камеры.
15 сут	5.2	Проход между утрикулюсом и саккулюсом по-прежнему широкий. Лагена хорошо выражена, полностью отделена от утрикулярной полости и выглядит как выпячивание задней латеральной стенки саккулюса. В лагенарной макуле появляются первые волосковые клетки. От дорсомедиальной стенки саккулюса вдоль медиальной стороны crus communis отходит небольшой эндолимфатический канал.

17 сут	5.7	Саккулярная полость продолжается каудальнее входа, ведущего в лагену, на медиальной стенке правого и левого саккулюсов появляются выпячивания, которые быстро растут навстречу друг другу, в лагене становится различимым астерискус (у особей длиной больше 5.6 мм). По некоторым данным (Riley, Moorman, 2000) астерискус у данио рерио виден уже на 12-й день после оплодотворения. Вблизи сужающегося отверстия между утрикулюсом и лагеной появляются два небольших пятна сенсорного эпителия, впоследствии сливающиеся вместе и образующие макулу неглекту.
20 сут	6.4	Нижняя часть лабиринта имеет все основные структуры, однако его формирование еще не завершено. Утрикулюс и лагена хорошо обособлены друг от друга, их соединяет лишь небольшое отверстие. Саккулюс и лагена соединены широким проходом. В вытянутом в ростро-каудальном направлении саккулюсе имеется дисковидная сагитта, она начинает приобретать вытянутую форму. Полоска сенсорного эпителия тянется вдоль почти всей внутренней медиальной стенки саккулюса. Тонкий конусовидный эндолимфатический канал хорошо заметен. От медиальной стенки саккулюса дорсальнее макулы отходит поперечный канал, проходящий под задним мозгом над хордой и соединяющийся с саккулюсом противоположного лабиринта. На каудальной стороне этого канала в средней его части образуется небольшое выпячивание будущего sinus impar.
22 сут	7.0	Просвет саккулярно-лагенарного канала сильно уменьшен, обмен эндолимфатической жидкостью между саккулюсом и лагеной затруднен.
30 сут	13.0	Форма сагитты у молоди этого возраста становится такой же, как и у взрослых особей.

Примечание. Время приведено с момента осеменения икры; длина молоди измерена от рострума до конца лучей хвостового плавника.

формируется первое кольцо (кольцо вылупления). В это же время начинается кальцификация отолита, однако нуклеус и зоны отолита в пределах кольца вылупления остаются некальцифицированными.

Новые кольца на отолитах образуются каждые сутки. Их образование зависит от многих факторов – питания, поведения, внутренней (эндогенной) ритмики организма, связанной с фотопериодом. Непосредственной побудительной причиной, стимулирующей формирование суточного кольца, служат, как считается, колебания двигательной активности молоди и ритмика обменных процессов. Этим объясняется тот факт, что при развитии в полной темноте, когда молодь большую часть времени малоподвижна, суточные кольца видны нечетко, а отолит хоть и продолжает расти при таких условиях содержания молоди, но его удельная плотность ниже, а размеры больше, чем у молоди, развивающейся при естественном фотопериоде. При содержании молоди при постоянном освещении кольца появляются нерегулярно из-за спорадичности плавания и питания молоди. Именно с усилением двигательной активности вылупившихся эмбрионов связывают появление кольца вылупления. Прямая зависимость приростов отолита от уровня метаболизма показана и для более старшей молоди и взрослых рыб. Вместе с тем, появление суточных приростов у молоди даже при постоянном освещении или в темноте свидетельствует о существовании эндогенных механизмов, регулирующих или влияющих на рост отолитов.

У рыб рост отолитов происходит в течение всей жизни вместе с линейным ростом. Это отличает рыб от многих других животных, например, от млекопитающих, у которых рост отолитов завершается уже к моменту рождения. Размеры отолитов у особей одного вида рыб близкой длины тела могут отличаться, поскольку размеры отолитов определяются не только длиной тела, но и темпом роста рыб: у медленно растущих особей отолиты крупнее, чем у таких же по размерам быстрорастущих рыб. Однако в пределах одной и той же группы особей или популяции связь между длиной тела рыб и размерами отолитов хорошо выражена. Несмотря на постоянный рост, форма

отолитов у мальков и более старших по возрасту рыб существенно не изменяется.

С ростом рыб происходит увеличение размеров не только отолитов, но и других структурных элементов лабиринта – полукружных каналов, отолитовых камер и макул, увеличивается число сенсорных клеток. Образование волосковых клеток происходит по краям макул, они отличаются от зрелых клеток меньшей высотой киноцилий и стереоцилий и их малым диаметром. По мере созревания клеток вначале достигают нормальной длины киноцилии и стереоцилии и лишь затем увеличивается диаметр этих структур. Детально эти процессы прослежены на примере глазчатого астронотуса *Astronotus ocellatus*. У молоди этих рыб длиной 2 см в макуле саккулюса имеется лишь около 5500 волосковых клеток, тогда как у взрослых двухлетних особей длиной 16-19 см число клеток достигает 170000, т.е. в среднем их количество ежедневно увеличивается на 170 штук. Близкими темпами число волосковых клеток увеличивается и у других видов рыб. У обыкновенного хека *Merluccius merluccius* в макуле саккулюса ежедневно в среднем возникает около 300 новых волосковых клеток, у молоди леопольдины *Pomacentrus partitus* в возрасте около месяца в саккулярной макуле каждый день появляется около 200 новых волосковых клеток, у 6-месячной молоди – в 3 раза меньше. В более раннем возрасте появление новых сенсорных клеток происходит преимущественно в каудальной части макулы, но затем относительно равномерно по всей ее площади. Об интенсивности пролиферации волосковых клеток в макуле свидетельствует быстрое (в течение 24 часов) появление инъецированного рыбам меченого  $^3\text{H}$ -тимицина в ядрах этих клеток. Вместе с ростом числа волосковых клеток возрастает и площадь макулы, эти процессы высоко коррелированы (рис. 39 и 40). Рост макулы и увеличение числа волосковых клеток наиболее быстрыми темпами происходит в саккулюсе и значительно медленнее в утрикулюсе и в лагене (рис. 41). Как уже отмечалось выше, размеры отолитов по мере роста рыб постоянно увеличиваются. Однако форма

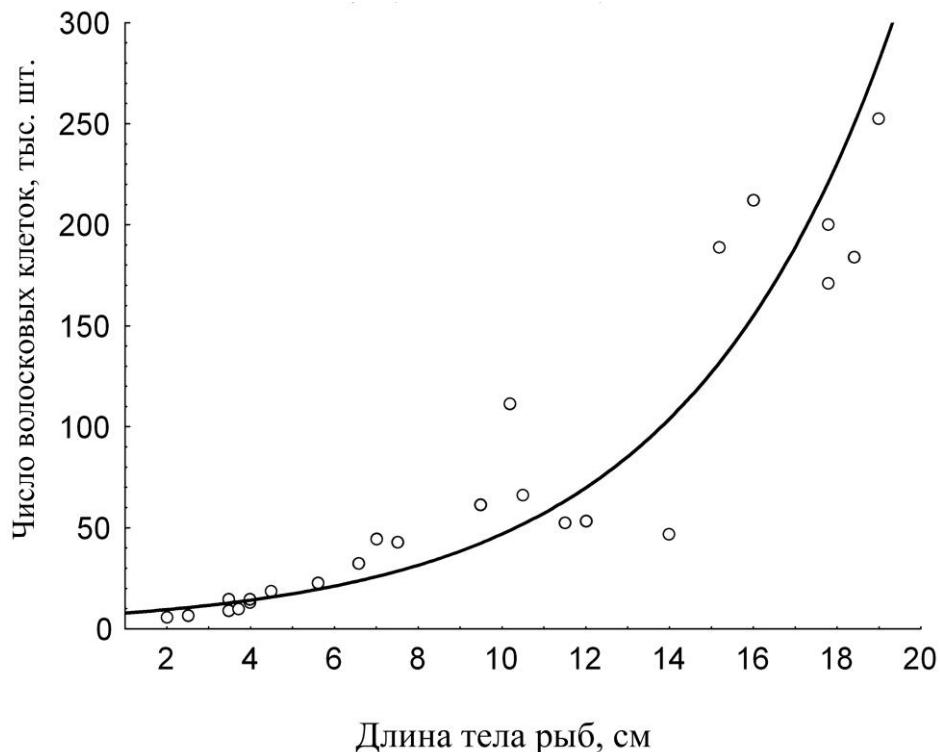


Рисунок 39. Увеличение числа волосковых клеток в саккулярной макуле в онтогенезе глазчатого астронотуса *Astronotus ocellatus* (по Popper, Hoxter, 1984).

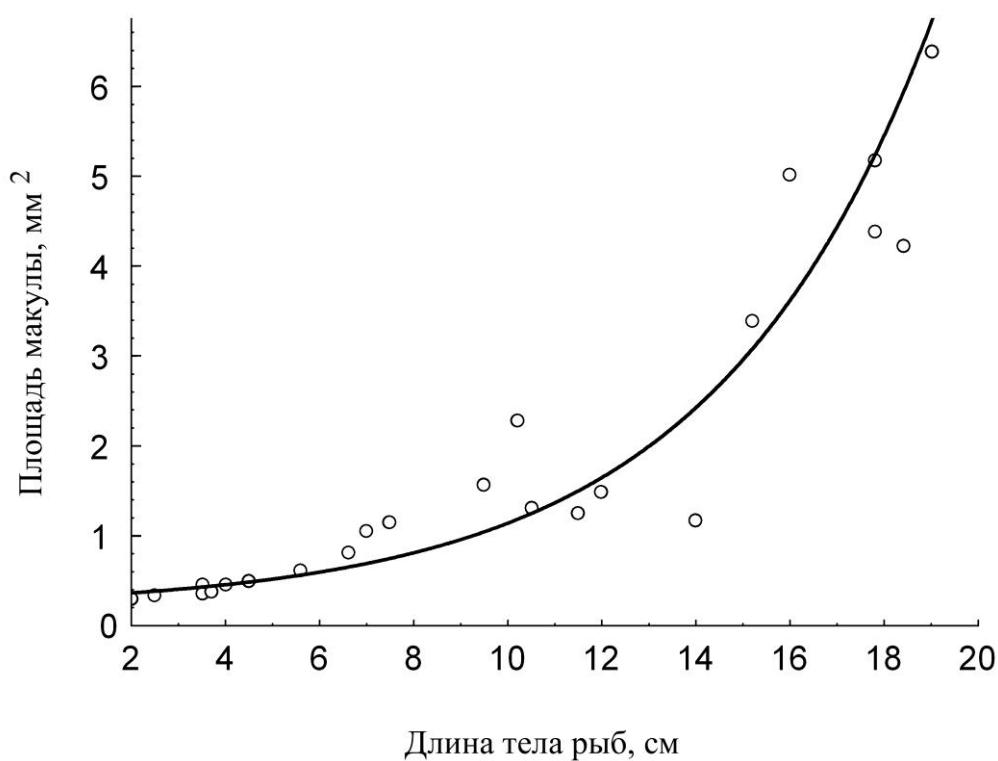


Рисунок 40. Увеличение площади саккулярной макулы в онтогенезе глазчатого астронотуса *Astronotus ocellatus* (по Popper, Hoxter, 1984).

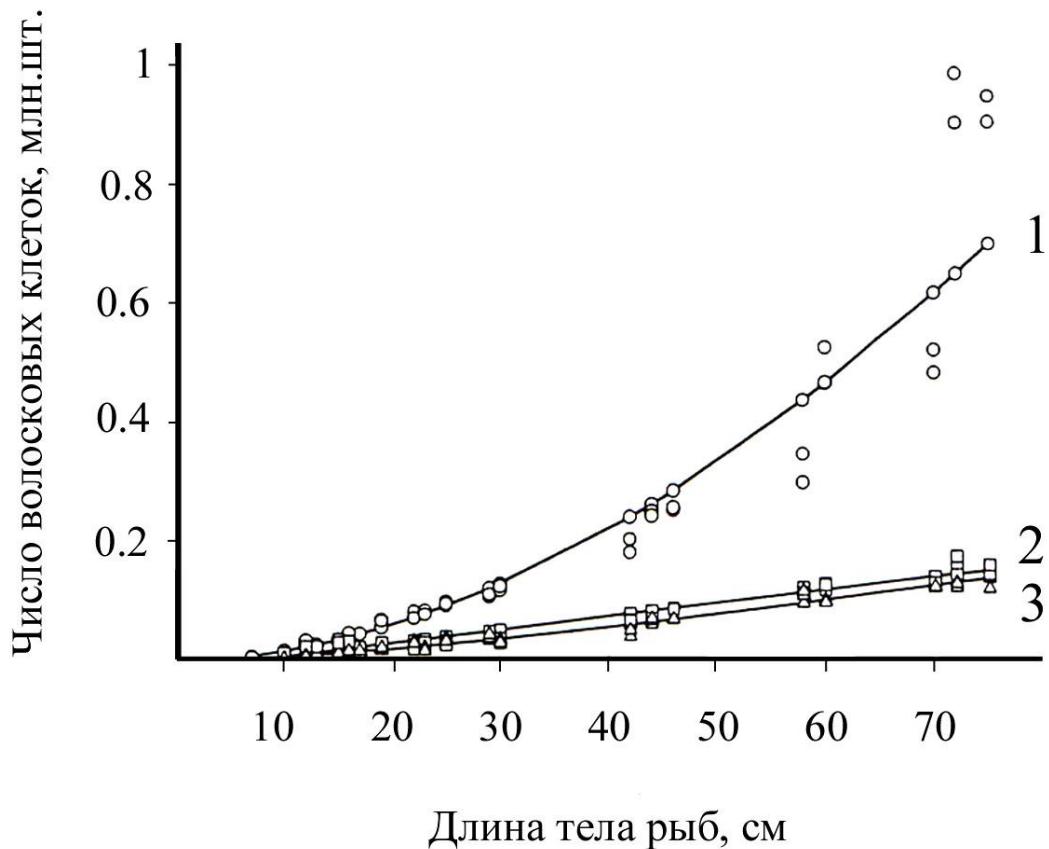


Рисунок 41. Увеличение числа волосковых клеток в макуле саккулюсса (1), утрикулюса (2) и лагены (3) в онтогенезе обыкновенного хека *Merluccius merluccius* (по Lombarte, Popper, 1994).

отолитов не изменяется благодаря особенностям формирования суточных слоев. Постоянным сохраняется также и соотношение масс отолитов разных отолитовых органов и соотношение между массой отолита и площадью его проекции на макулу.

По мере роста рыб утолщаются подходящие к макулам ветви слухового нерва, что приводит, безусловно, и к росту чувствительности органа. Так, на примере колючего ската *Raja clavata* показано, что у 6-летних рыб чувствительность макулы неглекти к слуховым колебаниям выше, чем у полугодовалых особей в 500 раз. Интересно, что нарастание числа рецепторных клеток в макуле происходит с большей скоростью, чем увеличение числа

афферентных нейронов, подходящих к соответствующей макуле. С возрастом у афферентных нейронов увеличивается число нервных окончаний, что позволяет охватывать большее число рецепторных клеток: у молоди глазчатого астронотуса на одно нервное волокно, подходящее к саккулярной макуле, приходится около 30 волосковых клеток, у взрослых особей это соотношение достигает 1:300.

Функция вестибулярной системы проявляется рано, уже вскоре после выхода эмбрионов из яйцевой оболочки. Согласно наблюдениям за поведением ранней молоди черноморско-азовской морской сельди *Alosa maeotica*, выполненным С.Г.Крыжановским, только что вышедшие из икринки эмбрионы способны подниматься со дна в толщу воды вертикально вверх или под наклоном, перемещаясь при этом только по спирали и вращаясь вокруг длинной оси тела. Достигнув верхней точки подъема, они пассивно опускаются вниз, либо плавно меняя по мере снижения угол наклона тела, либо принимают вертикальное положение головой вниз почти сразу после начала снижения (рис. 42а, 42б). Вскоре эмбрионы приобретают способность поддерживать правильную ориентацию тела во время плавного спуска, совершающегося по наклонной траектории. Однако подъем вверх совершается по-прежнему по спирали и с вращением (рис. 42в). К этому времени в лабиринте у молоди уже сформированы полукружные каналы, в них появляются кристы и первые рецепторные клетки, появляется открытый наружу эндолимфатический проток. С переходом на личиночный период развития правильная ориентация тела в пространстве поддерживается молодью сельди не только при спуске, но и при подъеме вверх или плавании в толще воды (рис. 42г). К моменту полного рассасывания желточного мешка плавание молоди еще более усложняется и она приобретает возможность резко изменять направление движения.

Раннее развитие чувства равновесия имеет большое значение для реализации молодью различных поведенческих реакций, требующих оценки положения тела в пространстве. Примерами такого поведения могут быть, например, не только рассмотренные выше периодические подъемы

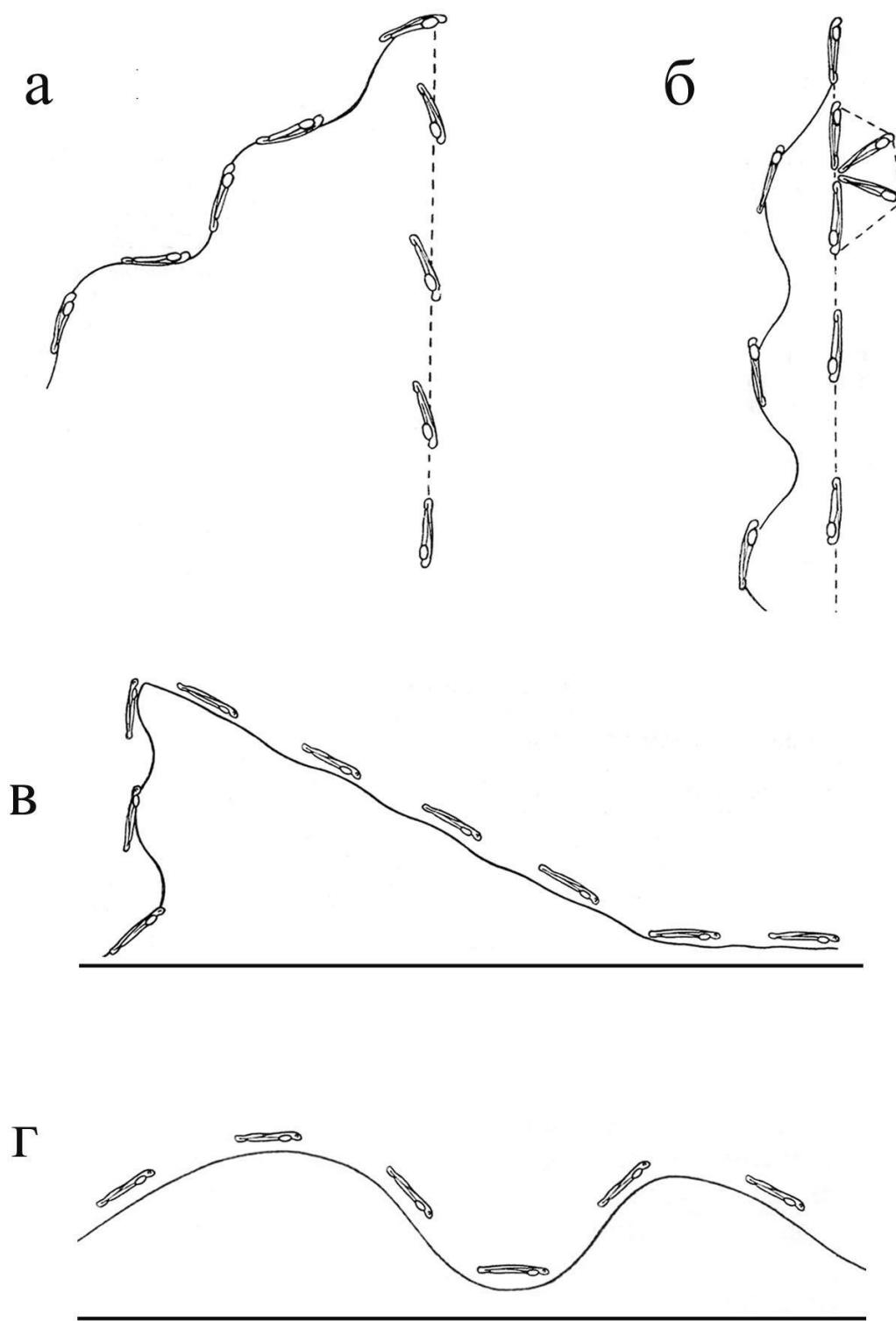


Рисунок 42. Плавание ранней молоди черноморско-азовской морской сельди *Alosa maeotica*: а и б – эмбрионы сразу после выхода из икринки, длина 4.5-5.8 мм; в – эмбрионы длиной около 6.4 мм; г – молодь в момент перехода к внешнему питанию, длина около 7.0 мм (по Крыжановскому, 1956).

вылупившихся эмбрионов проходных сельдевых рыб в толщу воды, но и «свечки» эмбрионов осетровых рыб, совершаемые ими вскоре после перехода к развитию вне оболочки, или прикрепление предличинок карповых рыб к водной растительности с помощью специальных желез приклеивания, находящихся на голове. Считается, что становление вестибулярной функции обеспечивается, прежде всего, развитием утрикулюса и его отолита – астерискуса. С завершением формирования основных структур лабиринта становится еще более совершенной способность молоди к быстрому плаванию по довольно сложным траекториям среди препятствий, что дает ей возможность уходить от опасности или преследовать и схватывать подвижную добычу, вести стайный образ жизни и т.п. Нарастание массы отолитов с возрастом приводит к дальнейшему увеличению абсолютной и дифференциальной чувствительности вестибулярной системы. Длительное пребывание ранней молоди (эмбрионы, ранние личинки) в условиях невесомости (орбитальный комплекс «Союз»-«Аполлон») не влияет заметным образом на формировании лабиринта и чувства равновесия рыб (обыкновенный фундулюс *Fundulus heteroclitus*) или проявление вестибуло-окулярного рефлекса (мозамбикская тиляпия *Oreochromis mossambicus*).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение вестибулярного аппарата рыб имеет достаточно длительную историю. Еще в конце 19 века известным шведским анатомом и морфологом Густавом Ретциусом были выполнены ставшие классическими исследования структуры лабиринта многих видов рыб. Уже тогда стало очевидным существование большого видового разнообразия в морфологической организации лабиринта и возможной связи между его структурными особенностями и функцией, ролью в жизни рыб, в их поведении. Однако до настоящего времени вестибулярная система принадлежит к числу наиболее

слабо исследованных среди органов чувств рыб. Накопленные в мировой литературе сведения о функционировании этой системы невелики по объему, спектр видов рыб, служивших объектами подобных работ, крайне ограничен и в известной степени случаен. Исследования вестибулярной функции рыб осуществляются значительно более медленными темпами, чем это происходит при изучении, например, других механосенсорных систем – слуха и боковой линии или таких сенсорных систем как обонятельная, зрительная, электрорецепция. На это указывает и сравнительно небольшой список публикаций, посвященных вестибулярной системе, прежде всего механизмам ее функционирования, эпизодичность, с которой появляются новые экспериментальные данные. Работы отечественных специалистов, посвященные изучению вестибулярной системы, весьма малочисленны.

В настоящем пособии представлены основные сведения о морфологии, функции и значении вестибулярной системы в поведении рыб, о роли и участии других сенсорных систем в поддержании равновесия. Некоторые из аспектов этой большой и многоплановой проблемы изложены схематично или не рассмотрены полностью, в ряде случаев привлекаются сведения, полученные на других позвоночных животных, что подчеркивает неполноту или отрывочность имеющихся данных.

Это касается, в частности, таких вопросов как внутренняя структура, химический состав и механические свойства купулы полукружных каналов и отолитовой мембранны. Отсутствуют ясные представления о том, каким образом и на каком уровне – рецепторном или центральном, осуществляется разделение вестибулярной и слуховой функций, обеспечивают ли волосковые клетки отолитовых макул одновременно рецепцию вестибулярных и слуховых стимулов или существует специализация среди популяции рецепторных клеток макулы, каков и насколько различен вклад в вестибулярную и слуховую рецепцию отдельных отолитовых органов у рыб разных видов, каким образом это связано или определяется биологией рыб, их поведением. К числу весьма далеких от разрешения относится вопрос об эфферентных (центральных)

влияниях на работу вестибулярной системы, о роли и значении такой регуляции. Остаются невыясненными многие функциональные характеристики вестибулярного аппарата в целом или отдельных полукружных каналов и отолитовых органов – абсолютная и дифференциальная чувствительность, функциональное взаимодействие в формировании адекватных реакций рыб на изменения ориентации тела в гравитационном пространстве. Большая неопределенность сохраняется в представлениях о функциональных параметрах и назначении макулы неглекты костных рыб, о закономерностях функционального созревания вестибулярной системы в онтогенезе рыб, о функции эндолимфатического протока, особенно в тех случаях, когда он открыт наружу в течение всего онтогенеза (хрящевые рыбы) или на ранних его этапах (молодь осетровых и сельдевых рыб).

Еще одним вопросом, требующим пристального внимания со стороны исследователей, безусловно, является выяснение тех негативных последствий для вестибулярного аппарата и его функции, вызываемых различными антропогенными факторами, прежде всего химическими загрязнителями. Многие загрязняющие вещества, прежде всего обладающие нейротропным действием, такие как нефть и нефтепродукты, фенолы, хлорорганические и фосфорорганические соединения и ряд других, вызывают у рыб быстро проявляющиеся нарушения равновесия и координации плавания. Механизмы такого воздействия на вестибулярную функцию, глубина поражения и обратимость патологических процессов, пороговые концентрации токсикантов – ответы на эти и многие другие вопросы имеют большое прикладное значение. В последние годы обнаружено, что в водоемах с повышенной кислотностью и высоким содержанием токсичных для рыб растворимых соединений алюминия, ионы этого металла быстро обнаруживаются в составе отолитов, влияют на процессы кальцификации и роста отолитов. Как это отражается на функциональных возможностях вестибулярной системы остается не установленным. Вестибулярная система может поражаться и в результате различных заболеваний рыб при их искусственном выращивании. Так

называемый вертеж молоди лососевых рыб (*Salmo*, *Salvelinus*, *Oncorhynchus*), проявляющийся в нарушении ориентации и плавания и часто заканчивающийся гибелью рыб, вызывается миксоспоридией *Myxosoma cerebralis*, разрушающей хрящевую ткань черепа вблизи лабиринта.

Выяснение этих и многих других вопросов позволит лучше представить функцию вестибулярной системы и ее нарушение при различных внешних повреждающих воздействиях, точнее понять значение чувства равновесия в поведении рыб. Сведения о способности рыб к ориентации тела в пространстве важны не только с научной точки зрения, но и могут найти применение при решении ряда прикладных задач, имеющих отношение к рыболовству и охране рыбных ресурсов.

## 10. РЕКОМЕНДОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

Касумян А.О. 2003. Боковая линия рыб. Учебное пособие. М.: Издательство Московского ун-та, 93 с.

Лычаков Д.В. 1990. Сравнительное исследование отолитов некоторых черноморских рыб в связи с вестибулярной функцией // Ж. эвол. биохимии и физиологии. Т.26. №4. С.550-556.

Лычаков Д.В. 1992. Морфометрическое исследование отолитов рыб в связи с вестибулярной функцией // Ж. эвол. биохимии и физиологии. Т.28. №4. С.531-539.

Лычаков Д.В. 1994. Отолиты круглоротых и рыб: эволюция и некоторые количественные соотношения // Сенсорные системы. Т.8. N3-4. С.7-15.

Суворов Е.К. 1948. Основы ихтиологии. Советская наука, 579 с.

Löwenstein O. 1971. The labyrinth // Fish physiology. V.5. Sensory organs. W.S.Hoar, D.J.Randall (eds.). New York: Academic Press. P.207-240.

Pfeiffer W. 1964. Equilibrium orientation in fish // Int. Rev. Gen. Exp. Zool. V.1. P.77-111.

Platt C. 1988. Equilibrium in the vertebrates: signals, senses, and steering underwater // Sensory biology of aquatic animals. J.Atema, R.R.Fay, A.N.Popper, W.N.Tavolga (eds.). New York: Springer-Verlag. P.783-809.

## 11. ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

Кисляков В.А., Левашев М.М., Орлов И.В. 1972. Вестибулярная система // Физиология сенсорных систем. Ч.2. Л.: Наука. С.57-129.

Орлов И.В. 1998. Вестибулярная функция. Санкт-Петербург: Наука, 248с.

Frisch K., von, Stetter H. 1932. Untersuchungen über den Sitz des Gehörsinnes bei der Elritze // Z.vergl. Physiol. Bd.17. S.686-801.

Holst E., von. 1950a. Die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen // Z. vergl. Physiol. Bd.32. S.60-120.

Myrberg A.A., Jr. 2001. The acoustical biology of elasmobranches // Environ. Biol. Fish. V.60. P.31-45.

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

\*\*\*     \*\*\*     \*\*\*

*Настоящее пособие составлено на основе обзорной статьи A.O.Касумяна (Kasumyan A.O. "The vestibular system and equilibrium sense in fish", Journal of Ichthyology, 2004, v.44, Suppl.2), 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

Вестибулярная система и чувство равновесия рыб

Подписано в печать 11.08.2004.

Формат 60x84/16. Бумага офс. №1.

Печать Ризо. Усл. печ. л. 6.0.

Ордена «Знак Почета» Издательство Московского университета.

125009, Москва, ул. Б.Никитская, 5/7.

Типография ордена «Знак почета» издательства МГУ.

117234, Москва, Ленинские горы.

Заказ №1475 Тираж 300 экз.