

УДК 611/612.591.4

Адаптивные особенности периферического отдела слуховой системы млекопитающих в онтогенезе

Г. Н. Солнцева

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (ФГБУН «ИПЭЭ РАН»),
г. Москва
E-mail: olga.chernova.moscow@gmail.com

Периферический отдел слуховой системы различных видов млекопитающих имеет общие основные черты в строении и развитии. Тем не менее, использование отдельными группами животных лишь определённых акустических свойств среды обитания обусловило ярко выраженный полиморфизм всех её отделов, начиная с наружного уха. Освоение млекопитающими различных сред обитания, выработка разных способов пространственной ориентации и коммуникации сопровождалась значительными морфологическими преобразованиями всех звеньев периферического отдела слуховой системы, в особенности филогенетически молодых, характерных только для класса млекопитающих. При адаптивной радиации у филогенетически далеких, но сходных по образу жизни форм, возникают сходные морфологические признаки в строении различных органов. По пути параллельной эволюции пошло развитие слуховых приёмников эхолоцирующих млекопитающих, обитающих в разных средах. В работе исследованы представители отряда насекомоядных, рукокрылых, грызунов, китообразных и хищных.

Ключевые слова: наружное, среднее и внутреннее ухо, слуховые косточки, bulla tympanica, улитка.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение на современной уровне акустической системы млекопитающих, освоивших воздушную и водную среды обитания, показало, что слух у них доминирует среди дистантных анализаторов, а ряд форм (летучие мыши, дельфины) обладают особым способом акустической ориентации — эхолокацией, благодаря которой водные и воздушные виды максимально используют особенности среды обитания.

Благодаря проведённым исследованиям в значительной степени продвинулось понимание того, как идет разделение функции частотной избирательности между периферическим и центральным отделами слуховой системы.

Оказалось, что некоторые из функций, приписываемые ранее «мозговым уровням», могут осуществляться звукопередающим и звуковоспринимающим аппаратами. Так, выделение биологически важных частот у эхолоцирующих видов происходит уже на уровне наружного, среднего и внутреннего уха. Эти данные позволили оценить роль периферического отдела слуховой системы в обработке акустической информации у большого ряда видов, обладающих низко-, средне- и высокочастотным слухом.

Наши исследования обнаружили широчайший диапазон адаптивных возможностей всех звеньев периферического отдела слуховой си-

Солнцева Галина Николаевна (18.08.1939–21.12.2016) в 1964 г. окончила Биофак МГУ им. М.В. Ломоносова по специальности «биолог-зоолог». С 1966 г. работала в Институте биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, в 1973 г. защитила кандидатскую диссертацию на тему «Морфо-функциональные особенности строения периферического отдела слухового аппарата у наземных полуводных и водных млекопитающих». В 1991 г. защитила докторскую диссертацию на тему «Закономерности эволюционных преобразований и онтогенетического развития периферической слуховой системы у млекопитающих с различной экологией», и с 1994 г. переведена в Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, РАН. Г.Н. Солнцева была высококвалифицированным специалистом, руководила исследованиями сотрудников из разных организаций (ВНИРО, МГУ) по проблеме адаптации слухового анализатора млекопитающих (в основном, водных видов) к условиям обитания. Общий трудовой стаж Г.Н. Солнцевой составил 60 лет. За это время ею опубликовано 3 монографии, 101 статья, из них более 70-ти в рецензируемых журналах (в том числе в высочайших зарубежных). В 2007 г. она избрана академиком Международной академии экологии и природопользования им. В.С. Алтунина. Включена в престижный перечень ведущих ученых по версии «The Marquis Who's Who Publications Boards».

Галина Николаевна представила обзорную статью по результатам собственных исследований слуховой системы млекопитающих в августе 2016 г., а декабре ее уже не стало. Доработку статьи, в частности подготовку раздела «Материалы и методы», и краткую биографию Г.Н. Солнцевой подготовила Чернова Ольга Федоровна, д.б.н., заведующая лабораторией морфологических адаптаций позвоночных Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

стемы, основанный на вариациях его структур и функций, вплоть до образования совершенно новых дополнительных структур у ластоногих и китообразных, не свойственных наземным видам. Как показали наши данные, только сравнительное исследование по ходу онтогенеза способно показать широкий размах адаптивных преобразований периферического отдела слуховой системы, прошедшей в процессе эволюции сложный путь развития и обособления от других структур.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В постнатальном онтогенезе были исследованы следующие виды млекопитающих: отряд насекомоядные Insectivora (*Talpa europaea* Linnaeus, 1758); рукокрылые Chiroptera (*Rhinolophus ferrumequinum* Schreber, 1774, *Pipistrellus pipistrellus* Schreber, 1774); грызуны Rodentia (*Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769, *Myocastor coypus* Molina, 1782, *Cavia porcellus* L., 1758); китообразные Cetacea (Odontoceti: *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821), *Delphinus delphis* L., 1758, *Phocoena phocoena* (L., 1758); Mysticeti: *Balaenoptera acutorostrata* Lacepede, 1804, *Balaenoptera physalus* (L., 1758)); хищные Carnivora (*Canis familiaris* L., 1758, *Vulpes vulpes* L., 1758, *Enhydra lutris* (L., 1758), *Mustela vison* Schreber, 1777; Otariidae: *Callorhinus ursinus* (L., 1758), *Eumetopias jubatus* (Schreber, 1776); Phocidae: *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben, 1777), *Phoca vitulina* L., 1758, *Erignathus barbatus* (Erxleben, 1777), *Pusa hispida* Schreber, 1775, *Pusa caspica* Gmelin, 1788; Odobenidae: *Odobenus rosmarus divergens* (L., 1758)). Для проведения сравнительно-эмбриологического анализа изучены представители наземных (грызуны Rodentia: *Rattus norvegicus*, *Cavia porcellus*; парнокопытные Artiodactyla: *Sus scrofa domestica* L., 1758).

Морфологический материал фиксировали 10%-ным нейтральным формалином и в фиксаторе Витмаака, обезвоживали в спиртах возрастающей крепости и заливали в целлоидин. Серийные срезы толщиной 10–15 мкм окрашивали гематоксилин-эозином, а также по методам Маллори и Кульчицкого и импрегнировали солями азотнокислого серебра. Для проведения сравнительного анализа был

использован принцип сопоставления развивающихся структур на сравнимых стадиях с имеющимися данными по нормальному развитию лабораторных животных [Дыбан и др., 1975].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящей статье будут рассмотрены адаптивные особенности в строении наружного, среднего и внутреннего уха (улитка), возникшие в связи с переходом наземных млекопитающих к воздушному, подземному, полуводному и водному образу жизни.

Наружное ухо млекопитающих отличается разнообразием в строении. У наземных и воздушных форм наружное ухо включает ушную раковину и наружный слуховой проход, который представлен в виде полой трубки с постоянно открытым входным отверстием. Такое строение наружного уха оптимально приспособлено для нормального звукопроведения в воздушной среде.

У животных, образ жизни которых связан с водными условиями обитания, появляется тенденция к закрыванию слухового прохода под водой и открыванию его на суше. Механизмы закрывания и открывания наружного уха обеспечиваются различными морфологическими преобразованиями как со стороны ушной раковины, так и слухового прохода.

У полуводных животных (норка) в ушной раковине имеются кожные выросты, с помощью которых обеспечивается полная изоляция слухового прохода от среды при погружении животного под воду. Посредством сокращения ушной мускулатуры кожные выросты закрывают входное отверстие, ведущее в слуховой проход, и процесс звукопроведения осуществляется уже при закрытом слуховом проходе. Унутри верхний край ушной раковины завернут в сторону входного отверстия, снизу к слуховому отверстию прилежит волосяной пучок, состоящий из длинных и жестких волос, почти не смачиваемых в воде. В момент погружения животного под воду сокращением ушных мышц завернутая часть ушной раковины плотно прилегает к верхней части слухового отверстия, а снизу слуховое отверстие закрывается с помощью волосяного пучка. Эти механизмы полностью предотвращают проникновение воды в полость слухового прохода и тем самым

обеспечивают нормальное функционирование наружного уха под водой. У некоторых полуводных насекомоядных (выхухоль) ушная раковина густо опушена и надёжно защищена от воды шерстью.

Ушастые тюлени и калан, перейдя к водному образу жизни, не потеряли связь с сушей, в результате чего их орган слуха адаптирован для водного и воздушного звукопроведения. У сивуча и калана ушная раковина закручена и имеет форму конуса. У котика происходит перегибание ушной раковины по длинной оси, что вызывает плотное соприкосновение её краёв. В воздушной среде за счёт сокращения ушной мускулатуры происходит частичное открывание ушной раковины. Под водой ушные мышцы расслабляются, и края ушной раковины вновь соприкасаются, закрывая входное отверстие и изолируя полость слухового прохода от среды.

У подземных форм (крот), ластиногих (настоящие тюлени) и типично водных млекопитающих (китообразные) в состав наружного уха входит только наружный слуховой проход. Ушная раковина полностью редуцирована, поэтому механизмы изоляции слухового прохода от среды (вода) и открывание его в воздушной среде обеспечиваются самим слуховым проходом.

У крота слуховой проход приобретает форму двучленной трубки, начальный отдел которой (область слухового отверстия) окружён подвижно соединёнными между собой хрящевыми пластинками. Такое строение слухового прохода позволяет закрывать область входного отверстия в зависимости от частоты и интенсивности поступающих в наружное ухо звуковых сигналов. В месте перехода хрящевого отдела слухового прохода в костный имеется «дисковидное расширение», которое считают предназначенным для снятия звуковой энергии с вибрирующих костей черепа и переброски её в полость слухового прохода и на его стенки.

У настоящих тюленей слуховой проход имеет форму S-образной трубки, расположенной диагонально непосредственно под кожей. Поверхностное расположение слухового прохода дало возможность некоторым исследователям предположить, что при таком строении и расположении слухового прохода вполне до-

статочно будет давления воды, чтобы предотвратить попадание воды в слуховой проход. Однако другие исследователи придерживаются иной точки зрения и считают, что благодаря особенностям в строении и расположении слухового прохода под водой происходит его перегибание в месте коленообразного изгиба с помощью наружных и внутренних мышц [Ramprashad et al., 1971; Солнцева, 1975]. Перегибание слухового прохода возможно из-за коленообразного изгиба в нём, изменения диаметра и формы его просвета, а также за счёт подвижности в соединении хрящевых пластинок между собой.

Закрывание слухового прохода настоящих тюленей посредством его перегибания с помощью ушных мышц подтверждено экспериментально [Mohl, 1968]. Было показано, что закрывание слухового прохода может происходить произвольно, даже раньше погружения животного под воду, и продолжаться до тех пор, пока животное пребывает под водой.

В связи с обитанием морского котика как в воде, так и на суше возникли механизмы, открывающие наружное ухо на воздухе и закрывающие его под водой. Это обеспечивается морфологическими перестройками со стороны ушной раковины. Перегибание ушной раковины по длинной оси вызывает плотное соприкосновение её краёв. Посредством сокращения ушной мускулатуры происходит открывание ушной раковины на воздухе, и звукопроводение осуществляется так же, как и у наземных млекопитающих. Расслабление мышц наружного уха вызывает плотное соприкосновение краёв ушной раковины, что предотвращает проникновение воды в полость слухового прохода. Такое предположение было выдвинуто на основании данных, полученных расчётным путём для закрытого слухового прохода дельфинов [Липатов, Солнцева, 1974]. Зарастание слухового прохода в его дистальной части у дельфинов и разнообразные механизмы закрывания слухового прохода у ластоногих являются прогрессивными адаптациями для осуществления подводного слуха.

У китообразных слуховой проход постоянно закрыт. У зубатых и некоторых видов усатых китов слуховой проход на определённом участ-

ке зарастает, а потом просвет вновь появляется и сохраняется до барабанной перепонки. Для полосатиков и горбачей характерно наличие серной ушной пробки.

По вопросу зарастания слухового прохода зубатых китообразных до сих пор существуют самые противоречивые мнения. Одни исследователи считают, что на всём протяжении слуховой проход идёт в виде полой S-образной трубки [Reysenbach de Naan, 1957; Fraser, Purves, 1960]. По мнению других исследователей, наружный слуховой проход зубатых китов представляет собой трубку с заросшим просветом. Такое зарастание было отмечено у кашалота [Clarke, 1948; Yamada, 1953], афалины и обыкновенного дельфина [Белькович, Солнцева, 1970].

Зарастание слухового прохода зубатых китообразных позволяет предполагать не только наличие других путей прохождения звука, минуя наружное и среднее ухо, но и существование иных систем звукопроводения и звуковосприятия, не связанных с органом слуха вообще.

За последние годы появились другие гипотезы, согласно которым низкочастотные сигналы проходят через заросший слуховой проход, а высокочастотные сигналы — через нижнюю челюсть [Ketten, 1992; Попов et al., 1992; Сысуева, 2012]. Существует и другое предположение, что традиционный путь, предназначенный для низкочастотных сигналов (1–10 кГц), обеспечивает животным обзорно-круговой тип слуха. Через нижнюю челюсть идут ультразвуковые сигналы (80 кГц и выше) — это так называемый остронаправленный слух, который обеспечивает успех эхолокации зубатых китов. Дельфины могут пользоваться обеими акустическими системами.

Однако основной до сих пор остается гипотеза К. Норриса (Norris, 1964), согласно которой проводником звука к среднему уху является жировой тяж, идущий внутри нижней челюсти. Считают, что это предположение имеет экспериментальное подтверждение.

В противоположность этим гипотезам ряд исследователей выдвинули предположение о сохранении у дельфинов основного принципа звукопроводения, характерного для всех млекопитающих. В пользу этого предположения

на основании расчётных данных была разработана гипотеза, объясняющая механизм звукопроводения под водой при условии закрытого слухового прохода дельфинов. Оказалось, что необходимым условием для функционирования органа слуха под водой является закрытый слуховой проход, наполненный воздухом. Это подтверждено экспериментально в результате определения диаграммы направленности приёма у морской свиньи [Стосман, 1978]. На основании этих результатов можно предположить, что у других водных и полуводных млекопитающих (ластоногие), для которых характерны механизмы закрывания слухового прохода под водой, нормальное звукопроводение в водной среде без потери чувствительности осуществляется только при закрытом слуховом проходе как и у дельфинов. Это предположение подтверждено экспериментально методом измерения и сравнения частотно-пороговых кривых в водной и воздушной средах у каспийского тюленя, в результате чего было показано, что звук может проходить с переднего направления по тканям головы, но сигнал при этом ослабевает в 1,5–2 раза по сравнению с прямым прохождением [Купин, 1986]. Тенденция к закрыванию наружного уха и его зарастание в дистальном отделе у дельфинов являются прогрессивными адаптациями наружного уха для обеспечения подводного слуха.

Что же касается нижней челюсти, то её участие в полноценной передаче сложных акустических сигналов весьма сомнительно по ряду причин, главной из которых является полное отделение *bulla tympanica* от костей черепа системой перibuллярных синусов, заполненных эмульсией, включающей воздушные пузырьки. С черепом *b. tympanica* соединена посредством короткой и жёсткой связки, которая не связана с нижней челюстью. Все звуковые сигналы, поступающие с костей черепа, гасятся эмульсией перibuллярных синусов. Единственно возможный путь костного звукопроводения — через малоинерционную связку, которая соединяет череп и *b. tympanica*, но такой путь звукопроводения ещё не рассматривался исследователями.

Такого же мнения придерживаются ученые, которые считают, что нижняя челюсть не имеет отношения к проведению ультразвука в орган

слуха. Они полагают, что у дельфинов излучающее устройство одновременно может быть и принимающим. Этим же аппаратом, с участием линзы и рефлектора, дельфин фокусирует ультразвуковые волны на чувствительную мембрану, которая, по всей вероятности, находится между лобно-жировым выступом и вогнутой частью лобной кости. Неизвестно, существует ли такая мембрана, но то, что ультразвук от излучающего и принимающего устройства по костям черепа, через связку, соединяющую *b. tympanica* с костями черепа, может проникать в полость среднего уха, вполне реально. Именно такой путь не исключает участия традиционного органа слуха в звукопроводении и звуковосприятии.

В результате возникает вопрос: какую же функцию выполняет костный канал в нижней челюсти, заполненный жиром, если он не имеет подхода к *b. tympanica*?

Как известно, у дельфинов очень тонкие кости черепа, в то время как нижняя челюсть представлена тяжёлым костным образованием. По всей вероятности, костный канал, заполненный гелеобразным жиром, служит для уменьшения массы тяжёлой нижней челюсти. Не исключено, что такое образование в строении нижней челюсти делает её более облегчённой и несомненно является адаптацией для быстрого плавания дельфинов. Как показали данные морфологического исследования, к звукопроводению этот канал не имеет никакого отношения.

Чтобы прояснить вопросы звукопроводения у зубатых китов, целесообразно обратиться к морфологическим данным. Классиком в этой области справедливо считается Г. Флейшер [Fleischer, 1973]. Сравнительно-анатомическое исследование этого автора, весьма обширное по числу видов зубатых китообразных, а также наши материалы, показали, что зубатые китообразные могут обладать двумя способами приёма акустических сигналов и их проведения к косточкам среднего уха.

Согласно данным некоторых авторов [Nummela, 1995], функции барабанной перепонки у зубатых китов перешли к барабанной пластинке, т.е. к латеральной части барабанной кости. От барабанной пластинки звуковые колебания передаются напрямую косточкам

среднего уха, а далее схема передачи акустического сигнала аналогична таковой у наземных млекопитающих. Это ошибочное представление автора. Как и у большинства млекопитающих, барабанная перепонка у дельфинов располагается между концевым отделом костного слухового прохода и барабанной полостью.

Результаты морфологического исследования показали, что барабанная перепонка дельфинов сильно видоизменена, она округлой формы, небольшого размера, значительно утолщена и не имеет непосредственной связи с рукояткой молоточка. Их соединение осуществляется посредством треугольной связки, асимметрично прикреплённой к барабанной перепонке. При этом барабанная перепонка-связка значительно повышает коэффициент передачи звукового давления под водой. Утолщённая и очень упругая барабанная перепонка дельфинов способна передавать звуки широкого диапазона часто, включая ультразвуки. Из представителей зубатых китообразных барабанная перепонка отсутствует только у *Kogia*, *Physeter catodon* и *Berardius*, у которых возникает принципиально новый тип звукопроводения: передача звука осуществляется костями черепа до латеральной стенки барабанной полости, которая и является специализированной звукопередающей поверхностью, заменяющей барабанную перепонку [Fleischer, 1973].

Ярким подтверждением того, что у дельфинов барабанная перепонка хорошо развита, является схема строения элементов среднего уха и их соединения, выполненная Г. Флейшером [Fleischer, 1973], который очень наглядно изобразил барабанную перепонку с отходящей от неё связкой, а также данные сравнительно-гистологического исследования барабанной перепонки у различных видов млекопитающих [Солнцева, 1997]. Особое внимание исследователям следует обратить на то, что у дельфинов самое совершенное устройство среднего и внутреннего уха, что не свойственно для других видов млекопитающих (рис. 1, 2).

Наружное ухо, по сравнению со средним и внутренним ухом, не имеет особых морфологических преобразований, не считая редукции ушной раковины и эпителиального зарастания слухового прохода в дистальном его отделе. Эти особенности в строении являются сугубо

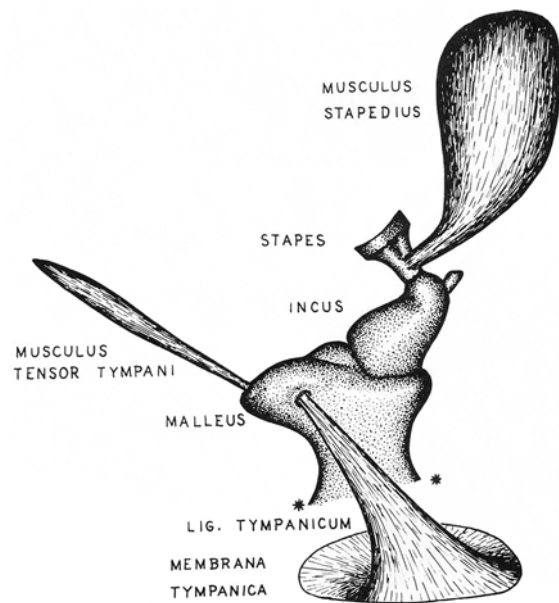


Рис. 1. Схема строения и соединения структур среднего уха у представителя сем. Delphinidae, *Tursiops truncatus* (Fleischer, 1973): *Musculus stapedius* — стременинная мышца; *Stapes* — стремя; *Incus* — наковальня; *Malleus* — молоточек; *Musculus tensor tympani* — барабанная мышца; *Lig. tympanicum* — связка барабанной перепонки; *Membrana tympanica* — барабанная перепонка

адаптивными и служат для обеспечения подводного слуха.

Среднее ухо дельфинов представляет собой сложный звукопередаточный аппарат с дополнительными структурами, не свойственными другим видам млекопитающих, независимо от их экологической принадлежности. В среднем ухе слуховые косточки необычайно малы по сравнению с крупным телом животного, они жёстко соединены друг с другом и со стенкой барабанной полости. Всё это представляет собой упругую вибрационную и малоинерционную систему, способную передавать высокочастотные сигналы. Кроме того, среднее ухо дельфинов хорошо адаптировано для восприятия и проведения в водной среде частот широкого диапазона, а также способно выравнять давление в барабанной полости при погружении животного на глубину за счёт специального кавернозного сплетения и венозных синусов.

Всё это говорит о том, что среднее ухо дельфинов является высокоорганизованным звеном периферической слуховой системы,

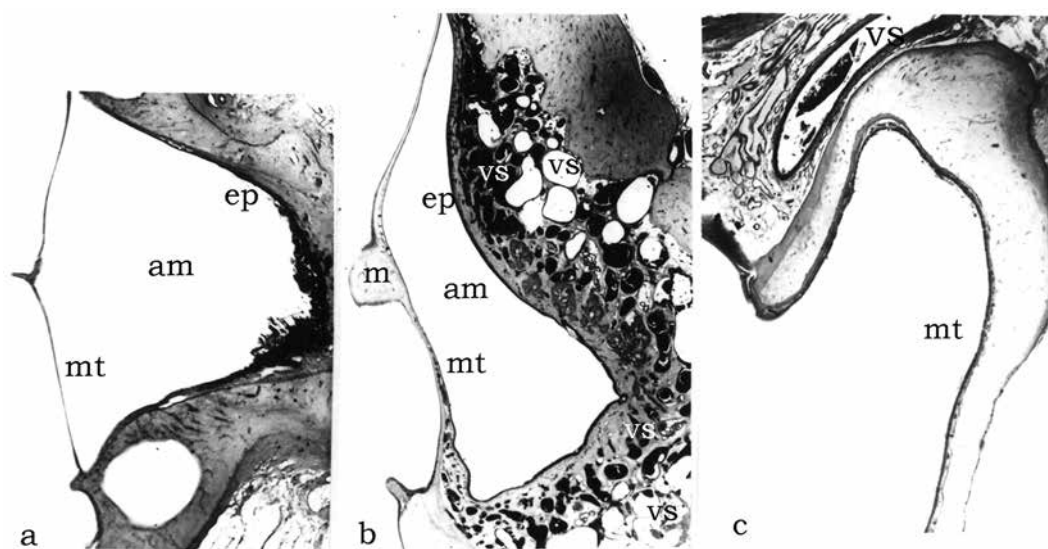


Рис. 2. Гистологическое строение барабанной перепонки у представителей полуводных и водных млекопитающих: *a* — *Myocastor coypus*; *b* — *Pagophilus groenlandicus*; *c* — *Tursiops truncatus*; am — слуховой проход; mt — барабанная перепонка; ep — эпителий; vs — венозный синус; m — молоточек

выполняющим разные функции и, прежде всего, способно передавать сигналы широкого диапазона частот, включая высокочастотные сигналы, на рецепторные клетки улитки. Посредством натяжения барабанной перепонки и слуховых косточек мышцы среднего уха (*m. tensor tympani*, *m. stapedius*) создают условия для проведения ультразвука, расслабление этих мышц предохраняет улитку от сверхинтенсивных сигналов. Существует предположение, что мышцы среднего уха способны обеспечивать настройку слуховой системы на определённые частоты.

Внутреннее ухо млекопитающих является наиболее важным звеном периферической слуховой системы, поскольку проводящий путь слухового анализатора начинается от клеток кортиева органа, в котором заложены слуховые рецепторы VIII пары черепно-мозговых нервов.

Улитка дельфинов во многом обнаруживает сходство с другими млекопитающими. Однако у эхолоцирующих дельфинов в строении улитки обнаружены значительные морфологические преобразования. Прежде всего, наибольшего развития достигает базальный оборот улитки, который отвечает за восприятие ультразвуковых сигналов. Значительное развитие получает вторичная костная спиральная пластинка, ко-

торая характерна только для эхолоцирующих видов. Первичная костная спиральная пластинка одинаково развита у большинства млекопитающих. У дельфинов расстояние между первичной и вторичной костными спиральными пластинками очень небольшое, поэтому базальная мембрана, натянутая между обеими пластинками, оказывается необычайно узкой и жёстко закреплённой между ними. Такое строение создаёт необходимые условия для восприятия ультразвуковых сигналов.

Анализируя основные высказывания исследователей по поводу путей проведения акустических сигналов во внутреннее ухо у дельфинов и основываясь на собственные морфологические данные, полученные позже, можно считать, что звуковые волны могут проходить классическим путём: непосредственно через слуховое отверстие, дистальный отдел слухового прохода, далее через область его зарастания, представляющую собой «акустически прозрачную» мембрану, образованную эпителиальными клетками толщиной до 50–60 мкм, по проксимальному отделу слухового прохода на барабанную перепонку и цепь слуховых косточек (рис. 3).

На основании этих результатов можно предположить, что у других водных и полуводных млекопитающих (ластоногие), для

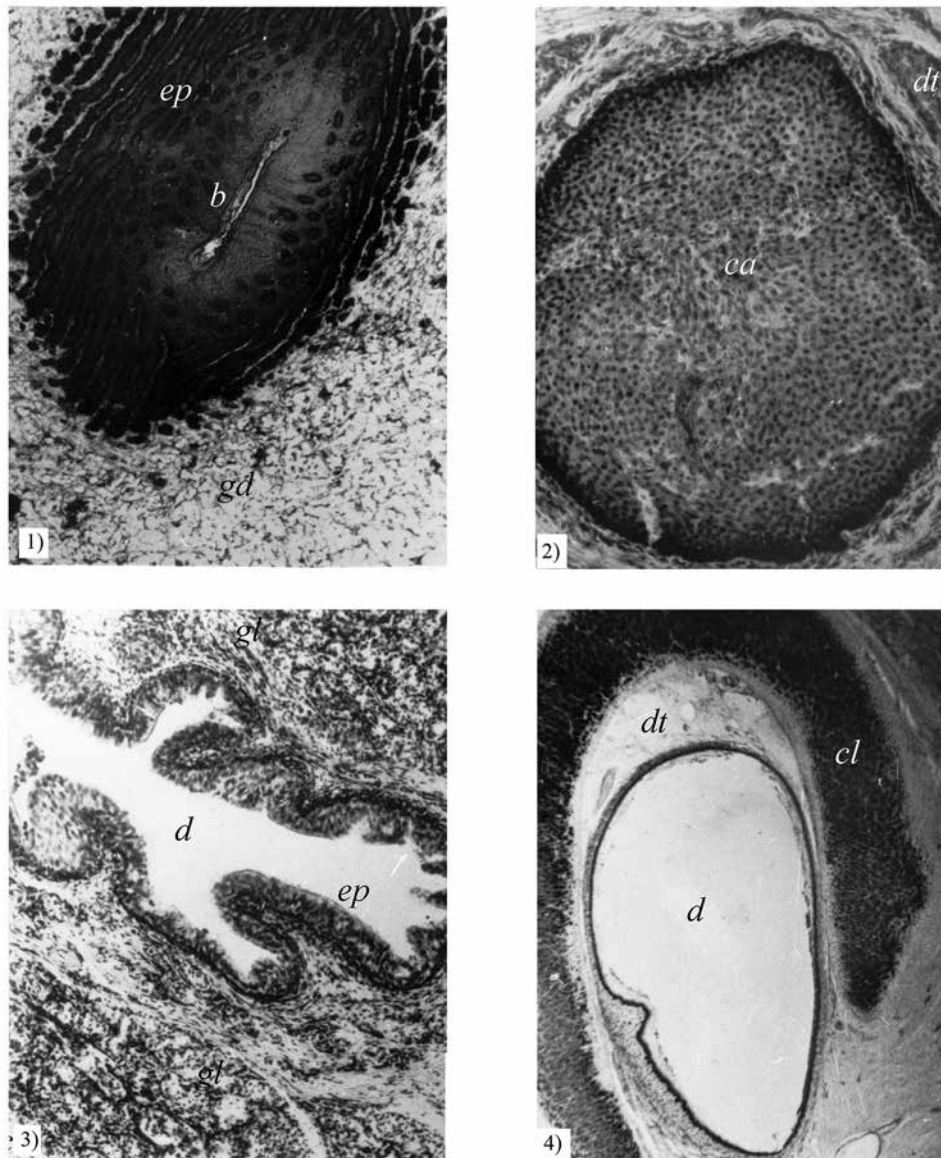


Рис. 3. Наружный слуховой проход у *Tursiops truncatus*. Поперечные срезы. Окраска гематоксилин-эозином: 1) — область входного отверстия; 2) — область зарастания слухового прохода; 3) — средняя часть слухового прохода; 4) — концевой отдел слухового прохода

Примечание: *b* — входное отверстие в слуховой проход; *ep* — эпителий; *gl* — железы; *ca* — эпителиоидное зарастание дистального отдела слухового прохода; *at* — плотная соединительная ткань; *d* — полость слухового прохода; *cl* — хрящевая пластинка.

которых характерны механизмы закрывания слухового прохода под водой, нормальное звукопроведение в водной среде без потери чувствительности осуществляется только при закрытом слуховом проходе, как и у дельфинов.

Это предположение подтверждено экспериментально методом измерения и сравнения частотно-пороговых кривых в водной и воздушной средах у каспийского тюленя, в результате чего было показано, что звук может проходить с переднего направления по тканям головы, но сигнал при этом ослабевает

в 1,5–2 раза по сравнению с прямым прохождением [Купин, 1986].

Тенденция к закрыванию наружного уха и его зарастание у дельфинов являются прогрессивными адаптациями наружного уха для обеспечения подводного слуха.

Bulla tympanica млекопитающих представляет собой *tympano-periotic* (барабанно-околоушный) комплекс, который образован *os tympanicum* и *os perioticum*. *Os tympanicum* образована костными стенками, формирующими барабанную полость, в которой располагаются элементы среднего уха. В *os perioticum* располагается *os cochlearis*, в толще которой проходит улитковый канал. Толщина стенок *os tympanicum* резко меняется от вида к виду. Так у наземных и полуводных видов стенки *os tympanicum* утолщены по сравнению с такими зубатых китообразных. У усатых китов стенки *os tympanicum* резко гипертрофированы. У представителей сем. *Delphinidae* *bulla tympanica* имеет уникальное строение, отличающее её от других видов млекопитающих. *Os tympanicum* и *os perioticum* частично срастаются друг с другом в области *pr. posterior*, *pr. sigmoid* и *pr. tubarius* (добавочная косточка) [Kasuya, 1973]. У амазонского речного дельфина (*Inia geoffrensis*) в отличие от морских видов дельфинов (*Tursiops truncatus*, *Delphinus delphis*, *Phocoena phocoena*, *Stenella attenuata*) *bulla tympanica* образована толстыми костными стенками. *Os tympanicum* и *os perioticum* у речного дельфина относительно плотно прилегают друг к другу. У морских видов дельфинов *bulla tympanica* образована более тонкими и довольно хрупкими костными стенками. Расположение *os tympanicum* и *os perioticum* таково, что создается впечатление изолированности этих костей относительно друг друга.

Сравнительный анализ строения *bulla tympanica* у речного дельфина и морских видов дельфинов показал, что у речного дельфина *bulla tympanica* имеет видоспецифические особенности в строении, которые, по всей вероятности, связаны с особенностями экологии вида и функционированием органа слуха в условиях большой зашумленности и загрязнённости среды обитания. Особенности в расположении *os tympanicum* и *os perioticum* у речного дельфина, по всей вероятности, зна-

чительно снижают чувствительность приёма звуковых сигналов, в результате чего слуховой приёмник этого вида максимально приспособлен для работы на близких дистанциях, на которых созданы оптимальные условия для ближней локации. У морских видов дельфинов *bulla tympanica* «раскрыта», такое расположение *os tympanicum* и *os perioticum* повышает чувствительность приёма звуковых сигналов и позволяет дельфинам использовать как ближнюю, так и дальнюю локацию.

Bulla tympanica у дельфинов не срастается с черепными костями и соединена с ними посредством сухожильной связки [Oelschlaeger, 1990; Солнцева, 1997]. У зубатых и усатых китообразных в элементах, связывающих *os perioticum* с черепом, находятся многочисленные сесамовидные косточки, которые обеспечивают некоторую подвижность слуховой кости относительно черепа [Yamada, 1953].

В среднем ухе различных видов млекопитающих отмечается различная степень сращения *bulla tympanica* с костями черепа [Fraser, Purves, 1960]. У большинства форм *bulla tympanica* срастается с черепными костями, принимая участие в образовании стенки черепа. Известно, что такое сращение может обеспечивать костную звукопроводимость.

Под влиянием звуковых колебаний движения костей черепа передаются на костный лабиринт внутреннего уха и на перилимфу. У некоторых видов летучих мышей, грызунов и зубатых китообразных этого не происходит за счёт того, что *bulla tympanica* полностью отделена от костей черепа и соединена с ним подвижно посредством соединительной ткани. В результате такого соединения оба уха становятся независимыми приёмниками и могут обеспечивать направленный приём акустических сигналов.

Изоляция *bulla tympanica* от костей черепа достигается тем, что она со всех сторон окружена синусами, заполненными пеной из жировой эмульсии. Пена состоит из мельчайших воздушных пузырьков, которые являются хорошим изолятором звука, в результате чего все звуковые колебания, которые идут с костей черепа, не доходят до внутреннего уха. Остаётся единственный путь к улитке — через наружное ухо и систему слуховых косточек

[Fraser, Purves, 1960; Солнцева, 1997]. Благодаря такому раздельному восприятию звука, т.е. каждым из слуховых приёмников, для дельфинов характерен так называемый бинауральный эффект, который позволяет животным определять направление на звучащий объект [Kellogg, 1958]. Кроме того, *b. tympanica* у зубатых китообразных с помощью мышц может совершать незначительные перемещения относительно черепа, за счёт чего обеспечивается стереофонический (объёмный) приём отражённых эхолокационных сигналов. У большинства млекопитающих, в т.ч. и у *Soricidae*, в жёстком соединении с черепом находится только *pars mastoidea*, в то время как большая часть *b. tympanica* соединена с черепом с помощью соединительной ткани.

На пути адаптации к водному образу жизни изменяются весовые соотношения слуховых косточек, которые проявляются в увеличении веса наковальни относительно молоточка. Изменяется относительная величина и форма отдельных элементов слуховых косточек. При этом происходит утолщение и расширение рукоятки молоточка (ластоногие) и её редукция у китообразных, удлиняется *rg. longus* молоточка и *sg. longum* наковальни, а также уменьшается междужковое пространство стремени вплоть до полного его исчезновения у зубатых китообразных. Увеличивается жёсткость в области соединения молоточка с наковальней.

У нелоцирующих млекопитающих строение среднего уха обнаруживает черты сходства, хотя строение барабанных полостей и слуховых косточек весьма варьирует. Для этого типа строения среднего уха характерно срастание *bulla tympanica* с костями черепа, утончение и заострение длинного отростка молоточка до его редукции и перехода в *rg. gracilis*, который эластично соединён со стенкой барабанной полости, а также увеличение суставной поверхности в области молоточко-наковальневого сочленения. Благодаря анатомической перестройке слуховых косточек с их особенностями в топографии сохраняется основной принцип звукопередачи среднего уха в различных средах обитания.

Как известно, система слуховых косточек построена по классической рычажной схеме.

Ось вращения слуховых косточек проходит через точки прикрепления короткого отростка наковальни и длинного отростка молоточка к *os tympanicum*. Оказалось, что у большинства млекопитающих (наземные, воздушные, подземные, полуводные) ось вращения слуховых косточек параллельна плоскости подножной пластинки стремени. У обитателей водной среды (калан, ластоногие, китообразные) ось вращения слуховых косточек располагается под углом к плоскости подножной пластинки стремени [Липатов, Солнцева, 1972]. При таком расположении оси вращения в расчёт коэффициента передачи средним ухом звукового давления вводится коэффициент увеличения давления за счёт винтового эффекта, проявляющегося в результате наклона оси вращения относительно подножной пластинки стремени.

Расчётным путём показано, что среднее ухо у большинства наземных и некоторых полуводных форм имеет самый низкий коэффициент передачи звукового давления (K , равный 25–29). У калана и ластоногих значение K увеличивается в 1,5–2 раза по сравнению с таковым наземных форм и составляет около 40–60. Повышение значения K этих животных обусловлено наклоном оси вращения молоточка и наковальни относительно подножной пластинки стремени (K_3). У дельфинов среднее ухо имеет самый высокий K , который почти в 2,5–3 раза превышает таковой калана и ластоногих. Значение K у дельфинов составляет около 110–166. Увеличение значения K у дельфинов происходит за счёт K_3 и дополнительного рычага в виде треугольной связки, асимметрично прикреплённой к барабанной перепонке, а также в связи с её жёсткостью, позволяющей передавать всё приложенное на неё усилие [Липатов, Солнцева, 1972]. Одним из факторов, способствующих повышению звукового давления, является то, что амплитуда движения стремени в 30 раз больше амплитуды движения барабанной перепонки.

Таким образом, биомеханические особенности среднего уха млекопитающих, образ жизни которых связан с обитанием преимущественно в водной среде, направлены на повышение коэффициента передачи звукового давления средним ухом. По всей вероятности это и определяет эффективность работы периферической

слуховой системы при ориентации млекопитающих в водной среде и значительно расширяет диапазон воспринимаемых ими частот.

Для максимальной передачи энергии поступающего сигнала необходимо, чтобы удельное акустическое сопротивление среды было согласовано со слуховым приёмником. Такое согласование достигается разнообразием в строении передаточного аппарата среднего уха в зависимости от среды, где происходит передача звуковой информации. В воде для оптимального принятия звуковых сигналов слуховой приёмник должен обладать высоким модулем упругости, что обеспечивается жёсткостью в соединении слуховых косточек между собой и их прикреплении в барабанной полости. Например, у северного морского котика молоточек и наковальня образуют единый молоточко-наковальневый комплекс, поскольку обе косточки прочно сращены между собой и функционируют как единое целое. Расширение диапазона в ультразвуковую область вызывает повышение резонансной частоты собственных колебаний слуховых косточек, а также увеличение упругости барабанной перепонки.

Помимо звукопроводения, среднее ухо млекопитающих выполняет и предохранительную функцию, уменьшая энергию поступающего сигнала во внутреннее ухо. Эта функция обеспечивается посредством сокращения мышц среднего уха: *m. tensor tympani* и *m. stapedius*, которые хорошо развиты у эхолоцирующих видов (дельфины, летучие мыши). Посредством натяжения барабанной перепонки и слуховых косточек мышцы среднего уха создают условия для проведения ультразвука, расслабление этих мышц предохраняет улитку от сверхинтенсивных сигналов. Существует предположение, что мышцы среднего уха способны обеспечивать настройку слуховой системы на определённые частоты.

У животных, образ жизни которых связан с обитанием преимущественно в водной среде (калан, водные млекопитающие), в стенках барабанной полости располагаются венозные синусы, сконцентрированные вблизи барабанной перепонки. Венозные синусы рассматриваются как дополнительные образования, функциональное назначение которых заключается в выравнивании давления в барабанной полости при погружении на глубину. Анало-

гичную функцию выполняет слизистая оболочка барабанной полости, которая в отличие от таковой наземных и некоторых полуводных форм, значительно утолщена за счёт многочисленных кровеносных сосудов, расположенных в её среднем слое.

У некоторых типично водных видов (дельфины) в барабанной полости располагается кавернозное сплетение, состоящее из густой сети кровеносных сосудов. Кавернозное сплетение, как и венозные синусы, рассматривается в качестве дополнительных образований, способных изменять объём за счёт наполнения их кровью и тем самым выравнивать давление в полости среднего уха при занывании животного на большую глубину.

Специального внимания заслуживает строение барабанной перепонки у различных млекопитающих. У наземных, воздушных и подземных форм барабанная перепонка очень тонкая, мягкая, округлой формы и несколько вытянута в конус. Подобное строение обнаруживает барабанная перепонка некоторых полуводных видов (норка, нутрия). У водных млекопитающих барабанная перепонка утолщена, а её форма может оставаться округлой или овальной. Однако у представителя полуводных видов северного морского котика барабанная перепонка тонкая, но её размеры значительно уменьшены, и она очень жестко закреплена на барабанном кольце, что увеличивает её упругость и создает условия для передачи частот широкого диапазона, включая ультразвуки [Солнцева, 1997]. У китообразных барабанная перепонка сильно видоизменена. У усатых китов барабанная перепонка представлена «перчаточным выростом» с отходящей от него фиброзной связкой, которая прикрепляется к редуцированной рукоятке молоточка. У зубатых китообразных барабанная перепонка сильно утолщена и не имеет непосредственной связи с рукояткой молоточка. Их соединение осуществляется посредством треугольной связки, асимметрично прикреплённой к барабанной перепонке. При этом барабанная перепонка и связка образуют дополнительный рычаг, имеющий важное значение для усиления передачи звукового давления средним ухом под водой.

На пути адаптации к водному образу жизни увеличивается жёсткость в соединении меж-

ду молоточком и наковальней (калан, ластоногие). Черты параллелизма в строении и соединении слуховых косточек можно наблюдать у филогенетически далеких видов (нутрия, морской котик), у которых происходит срастание двух косточек в области молоточко-наковальневого сочленения. Подобная жёсткость в соединении слуховых косточек у водных и эволюционирующих видов создает возможность беспрепятственной передачи звуковых сигналов во внутреннее ухо, поскольку снижает потери звуковой энергии в сочленениях и связках, создавая тем самым оптимальные условия для прохождения звука. В отличие от качающейся системы слуховых косточек наземных форм у водных и эволюционирующих видов возникает упругая вибрационная система, способная после удара звуковой волны вновь принимать прежнее положение.

В строении слуховых косточек различных видов млекопитающих существуют самые разнообразные структурные вариации. Однако, в ряду, отражающем путь адаптации к водному образу жизни, прослеживается четкая тенденция к утолщению и укорочению рукоятки молоточка (калан, ластоногие) до полной её редукции у китообразных, а также к удлинению и утолщению тонкого отростка молоточка. В строении наковальни обращает внимание удлинение и утолщение длинного отростка. В строении стремени резко уменьшается межжужковое отверстие вплоть до его полного исчезновения у дельфинов. Слуховые косточки обнаруживают межвидовую изменчивость, которая проявляется в изменении размеров и формы как самих слуховых косточек, так и их отростков в весовом соотношении слуховых косточек, а также в способе их прикрепления в барабанной полости. Сходный тип строения элементов среднего уха обнаруживают млекопитающие, обладающие высокочастотным слухом (землеройки, летучие мыши, крысы, китообразные, морской котик). Несмотря на внешние различия слуховых косточек этих животных, они имеют морфологическое сходство, которое выражается в удлинении, утолщении и видоизменении длинного отростка молоточка, его жёстком соединении со стенкой барабанной полости, а также в увеличении жёсткости в области молоточко-наковальневого

сочленения. Жёсткость в соединении длинного отростка молоточка с *os tympanicum* даёт возможность предположить, что цепь слуховых косточек у китообразных не функционирует, а проведение акустических сигналов обеспечивается посредством костной звукопроводимости. Вместе с тем было высказано мнение, что костная звукопроводимость невозможна вследствие изоляции *bulla tympanica* от костей черепа [Reysenbach de Naan, 1957]. Кажущиеся неподвижными слуховые косточки китообразных способны передавать звуковые колебания во внутреннее ухо, что было подтверждено экспериментально [Fraser, Purves, 1960; Purves, 1966] и расчётным путём [Липатов, Солнцева, 1972]. Морфологические и биомеханические особенности среднего уха, несомненно, являются адаптивными и служат для передачи частот широкого диапазона.

Итак, при переходе к водному образу жизни выявляются следующие особенности в строении среднего уха:

1) изменение относительной величины и формы отдельных элементов слуховых косточек:

— утолщение рукоятки молоточка до полной её редукции у китообразных;

— удлинение длинного отростка наковальни и уменьшение межжужкового отверстия вплоть до его исчезновения у зубатых китов;

2) значительное увеличение жёсткости в соединении между молоточком и наковальней;

3) изменение весовых соотношений в системе слуховых косточек;

4) резкое утолщение слизистой оболочки, выстилающей барабанную полость, за счёт увеличения в её среднем слое кровеносных сосудов;

5) относительное утолщение барабанной перепонки, особенно у китообразных, за счёт развития элементов соединительной ткани;

6) развитие венозных синусов, сконцентрированных вблизи барабанной перепонки и в стенках, формирующих барабанную полость;

7) развитие кавернозного сплетения, характерного только для китообразных.

Во внутреннем ухе принцип строения улитки обнаруживает сходство почти у всех млеко-

питающих. Число оборотов улитки варьирует с 0,5 до 5. Увеличение количества оборотов улитки объясняется её морфологическим прогрессом [Fleischer, 1973]. Однако у таких эхолоцирующих животных, как дельфины, улитка плоская образует всего 1,5–2,0 оборота, в то время как у летучих мышей число её оборотов составляет 3,5. Такое разнообразие в количестве оборотов улитки эхолоцирующих форм убеждает в том, что высота улитки за счёт увеличения числа оборотов не влияет на диапазон воспринимаемых частот.

Сравнительный анализ показывает, что у эхолоцирующих видов одним из важных приспособлений улитки, обеспечивающих высокочастотный слух, является увеличение базального оборота улитки. Так, у дельфинов поверхность базального оборота увеличилась вследствие «раскручивания» улитки до 1,5–2,0 оборотов. То же самое обнаруживает улитка летучих мышей, несмотря на то, что число её оборотов увеличено до 3,5.

Другой важной особенностью в строении улитки эхолоцирующих млекопитающих является хорошо развитая вторичная костная спиральная пластинка. Чем меньше расстояние между первичной и вторичной костными спиральными пластинками, тем уже ширина базилярной мембраны и оказывается более развитой вторичная костная спиральная пластинка, жёсткость которой уменьшается от базального оборота улитки к апикальному непрерывно и неравномерно.

У большинства млекопитающих строение кортиева органа проявляет черты сходства. Не изменяется и число рецепторных клеток у лоцирующих и нелоцирующих форм. Однако некоторыми исследователями отмечены особенности в строении опорных элементов кортиева органа дельфинов и летучих мышей, у которых эти клетки увеличены в размерах и компактно расположены [Wever et al., 1971]. В пользу данных о высокой способности дельфинов и летучих мышей к переработке акустической информации, начиная с периферического отдела слухового анализатора, говорит увеличение числа клеток спирального ганглия (в 3 раза) и их размеров по сравнению с человеком [Firbas, Welleschik, 1973].

Наиболее интересные данные выявляются при изучении строения внутреннего уха млеко-

питающих. Прежде всего, это существование двух типов рецепторов разного эволюционного возраста (наружные и внутренние волосковые клетки), которые пространственно отделены друг от друга. Кроме того, крайне небольшое общее число рецепторных клеток и их достаточная стабильность у животных с самой разнообразной специализацией слуха. В слуховой системе приблизительно равными количествами волосковых клеток и одинаковым характером их распределения вдоль базилярной мембраны обладают эхолоцирующие виды и животные с низкочастотным слухом. То, что большинство млекопитающих, даже виды с необычайно широкими слуховыми возможностями, имеют относительно малое количество и рецепторов, и волокон слухового нерва, связано, на наш взгляд, с временной спецификой восприятия и обработки акустических сигналов. Именно последовательное поступление информации позволяет использовать одновременно сравнительно небольшое количество параллельных каналов на периферии слуховой системы [Богословская, Солнцева, 1979].

Таким образом, при адаптивной специализации у представителей различных экологических групп наибольшим морфологическим изменениям, связанным с адаптацией к наземному, воздушному, подземному, полуводному и водному образу жизни, подвергается, в основном, наружное ухо как непосредственно контактирующее со средой; среднее ухо сохраняет общий основной принцип строения у большинства млекопитающих; у филогенетически далёких видов, но сходных по экологической специализации, возникают черты параллелизма в развитии отдельных структур слуховых косточек, а также в способе их соединения между собой и прикрепления в барабанной полости. Внутреннее ухо (улитка) приобретает некоторые видовые особенности в строении, однако строение кортиева органа сходно у большинства видов, за исключением эхолоцирующих млекопитающих (дельфины, летучие мыши).

У эхолоцирующих видов, принадлежащих к различным экологическим и таксономическим группам, развитие периферического отдела слуховой системы приобрело общие свойства путём параллельной эволюции, в процессе

которой были созданы условия для их внутривидовой акустической коммуникации в условиях, неблагоприятных для зрения, и в связи со специфическими свойствами среды как канала акустической связи.

Несмотря на то, что общий план структурной организации периферического отдела слуховой системы проявляется у большинства видов млекопитающих, для каждой экологической группы характерно собственное направление в эволюции этой системы, каждая из которых развивалась самостоятельно для функционирования в зависимости от физических свойств среды обитания. С экологией видов связаны не только строение и развитие у млекопитающих периферического отдела слуховой системы, функционирующей в определенном для каждой группы спектре частот, но строение и развитие системы звуковой сигнализации [Айрапетьянц, Константинов, 1974], направленной на оптимизацию внутривидового общения животных в специфических для них условиях обитания.

ПРЕНАТАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНА СЛУХА

Впервые проведенное сравнительно-эмбриологическое исследование периферического отдела слуховой системы у представителей наземных, полуводных и водных млекопитающих с использованием уникальных эмбриональных коллекций по китообразным и ластоногим позволило более подробно изучить структурную организацию наружного, среднего и внутреннего уха у представителей различных экологических групп, а также определить этапы формирования выявленных нами ранее морфологических адаптаций и других основных структур [Solntseva, 1999].

Парный зачаток перепончатого лабиринта отмечен на стадии 2—3 пар сомитов [Wilson, 1914]. В дальнейшем на стадии 6—9 пар сомитов образуется слуховая плакода, а на стадии 14—15 пар сомитов образуется слуховая ямка, из которой на стадии 20 пар сомитов (почка передней конечности, ст. 13) развивается слуховой пузырек. На этой же стадии у всех исследованных видов обнаружена закладка слуховых косточек в виде сгущения мезенхимы.

Подразделение слухового пузырька на верхний и нижний отделы у исследованных ви-

дов млекопитающих отмечено на 14—15 стадиях. Из нижнего отдела формируется улитковый канал, а из верхнего — вестибулярный аппарат. В улитковом канале хорошо различимы основание, образованное цилиндрическим эпителием, и крыша, состоящая из кубического эпителия (ст. 16). На этой же стадии улитковый канал начинает закручиваться по спирали, формируя базальный оборот улитки. Окружающая улитковый канал капсула состоит из уплотненной мезенхимы.

У всех исследованных видов на 16-й стадии из первой жаберной щели образуется углубление, по краю которого формируются небольшие бугорки. Из боковых стенок первой жаберной щели начинает формироваться хрящевой отдел слухового прохода.

Среднее ухо млекопитающих закладывается выпячиванием первого глоточного кармана, энтодерма которого преобразуется в общее трубо-барабанное выпячивание. Уже упоминалось, что закладка слуховых косточек у всех исследованных видов появляется на 13-й стадии в виде сгущения мезенхимы, и лежит она изолированно от закладки пирамиды височной кости. На 16-й стадии в закладке слуховых косточек выявляются их контуры, соединенные между собой непрерывно. Барабанная полость на данной стадии представлена в виде узкого, слепого канала, лежащего ниже закладки слуховых косточек. Отмечена закладка барабанной перепонки.

На 17-й стадии во внутреннем ухе формируется медиальный оборот улитки. В наружном ухе образуется единая мезенхимная закладка ушной раковины за счёт слияния бугорков, расположенных по краям углубления. В среднем ухе каждая из закладок слуховых косточек представляет собой уже самостоятельное образование, их основу составляет незрелая предхрящевая ткань (рис. 4).

Барабанная перепонка у всех видов толстая и очень рыхлая. Увеличены размеры барабанной полости. На 18-й стадии во внутреннем ухе у большинства исследованных видов завершается анатомическое формирование улитки, образуется апикальный оборот. Отмечено замещение зрелой предхрящевой ткани в эмбриональный гиалиновый хрящ ушной капсулы. Элементы кортиева органа находятся



Рис. 4. Гистотопография периферического отдела слуховой системы в дорсовентральных срезах головы у предплода *Eumetopias jubatus*, стадия 17

На рис. 4–7: *am* — external auditory meatus; *ct* — tympanum; *m* — malleus; *i* — incus; *s* — stapes; *mtt* — musculus tensor tympani; *ms* — musculus stapedius; *ch* — cochlea; *sk* — sacculus; *ut* — utriculus; *sc* — semicircular canal; *vs* — venous sinuses; *mt* — tympanic membrane; *cr* — cerebrum; *c* — corpus cavernosum; *n.* 8 — n. acusticus; *nv* — nervus vestibularis; *nch* — nervus cochlearis; *asc* — ampulla semicircular canal; *acr* — ampulla cristae.

на одной и той же стадии клеточной дифференцировки во всех оборотах улитки. На этой стадии развития цилиндрический эпителий улиткового канала раздвигается, в результате чего образуются два утолщения — аксиальное и латеральное. В наружном ухе ушная раковина приобретает более чёткие контуры, появляется её небольшой завиток. На этой же стадии у некоторых представителей настоящих тюленей (кольчатая нерпа) было отмечено формирование ушной раковины, которая в плодном периоде не развивается, а у взрослых форм отсутствует.

Хрящевой отдел наружного слухового прохода у всех изученных видов представляет собой короткий прямой канал. Костный его отдел формируется позже — у незрелорождающихся млекопитающих (крыса, летучие мыши) в раннем постнатальном развитии, а у зрелорождающихся видов (китообразные, ластоногие, парнокопытные) — перед рождением. Заполнение слухового прохода эпителиальными клетками начинается с его дистального отдела, постепенно распространяясь на проксимальный отдел. В среднем ухе отмечено формирование структурных элементов слуховых косточек, которые увеличены в размерах и погружены вглубь барабанной полости, хорошо выражены головка, шейка, рукоятка. В наковальне сформированы тело и оба отростка (длинный и короткий). Стремля подразделено на дужки и основание. На данной стадии развития слуховые косточки настолько увеличены, что их размер лишь в 4,5–5 раз меньше



Рис. 5. Гистотопография периферического отдела слуховой системы в дорсовентральных срезах головы у предплода, *Pagophilus groenlandicus*, стадия 18

того, который они приобретают в дефинитивный период (рис. 5).

Основу слуховых косточек составляет зрелая предхрящевая ткань, но уже в конце этой стадии отмечено замещение зрелой предхрящевой ткани эмбриональным гиалиновым хрящом. Процесс этот начинается в центре каждой закладки слуховых косточек, постепенно распространяясь на их периферию. Слуховые косточки окружены надхрящницей, которая состоит из мелких плоских клеток-хондробластов. Благодаря надхрящнице места соединений слуховых косточек хорошо выражены. На этой же стадии отмечено формирование особенностей, связанных с взаиморасположением слуховых косточек. Слуховые косточки изменяют свое положение в результате их поворота вокруг сагиттальной и фронтальной осей тела животного. Стремя располагается более каудально относительно молоточка и наковальни. В результате поворота подножная пластинка стремени оказывается расположенной каудально. Барабанная перепонка значительно утончена, имеет трехслойное строение и распо-

лагается почти горизонтально на латеральной поверхности полости среднего уха.

У зубатых и усатых китообразных барабанные перепонки-связки обнаруживают сходство в строении на сходных стадиях развития в раннем предплодном периоде, тогда как в плодном периоде их строение приобретает видоспецифические черты. Дифференцировка элементов кортиева органа начинается с базального оборота улитки, постепенно распространяясь на расположенные выше обороты. В результате во всех оборотах улитки отмечена разная степень анатомической и клеточной дифференцировки.

К концу 19-й стадии латеральный отдел наружного слухового прохода заполняется эпителиальными клетками (рис. 6).

У китообразных и ластоногих отмечено формирование видоспецифических особенностей наружного уха. У ластоногих наблюдается заметное сужение хрящевое отдела слухового прохода в его дистальной части. У зубатых китов, настоящих тюленей и моржа слуховой проход значительно удлиняется, изгибается и приобретает S-образную форму.

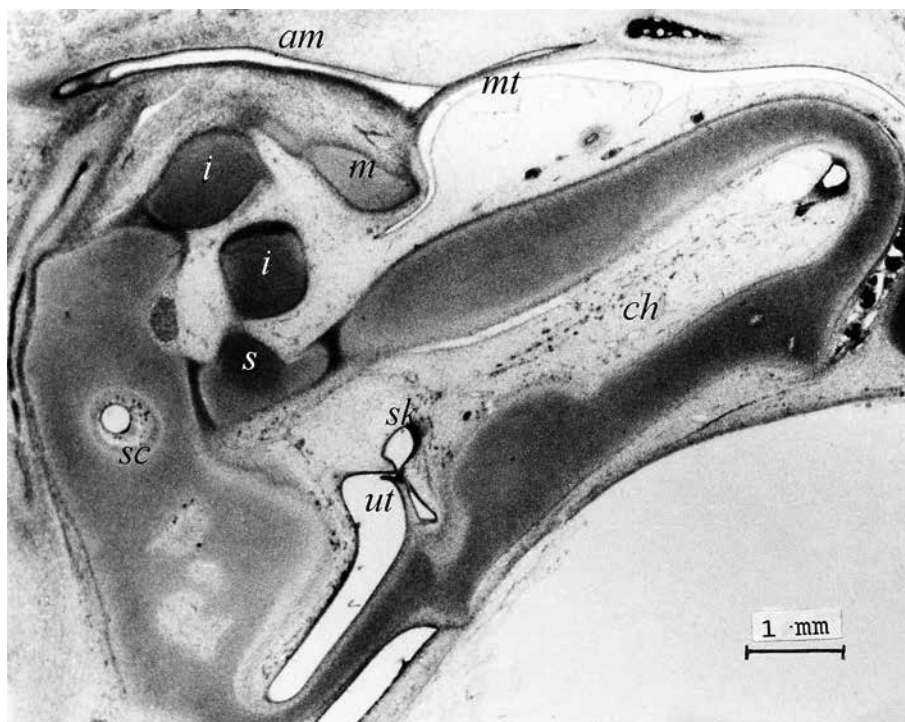


Рис. 6. Гистопография периферического отдела слуховой системы в дорсовентральных срезах головы у предплода *Balaenoptera acutorostrata*, стадия 18

Вокруг слухового прохода отмечено формирование хряща. У настоящих тюленей вокруг слухового прохода образуются 4 закладки будущих хрящевых пластинок, имеющих разную форму. В среднем ухе продолжается формирование барабанной полости. Замещение зрелой предхрящевой ткани первичной хрящевой тканью происходит одновременно у разных видов. Например, на данной стадии основу слуховых косточек у серой крысы, по-прежнему, образует зрелая предхрящевая ткань. У летучих мышей, как и у крысы, слуховые косточки образованы зрелой предхрящевой тканью. У ластоногих созревание слуховых косточек происходит одновременно. Раньше созревает молоточек, затем тело наковальни, в то время как лентикулярный отросток наковальни и стремя образованы зрелой предхрящевой тканью. У китообразных в первую очередь происходит замещение предхрящевой ткани первичной хрящевой тканью в стремени и наковальне, тогда как в молоточке этот процесс только начался. Однако у предплодов зрелорождающихся видов к ст. 20 замещение зрелой предхрящевой ткани эмбриональным хрящом полностью заканчивается.

На 20-й стадии во внутреннем ухе происходит значительное увеличение размеров улитки относительно размеров вестибулярного аппарата (в 2 раза) у дельфинов и летучих мышей. У всех исследованных видов в улитковом канале начинается дифференцировка спирального лимба, сосудистой полоски, текториальной мембраны. Сосудистую полоску образует недифференцированный эпителий. Будущая спиральная вырезка состоит из многорядного высокоцилиндрического эпителия. Увеличены размеры нейронов спирального ганглия. Хорошо выражены кохлеарная и вестибулярная ветви слухового нерва. Продолжается дифференцировка элементов улиткового хода и кортиева органа. В наружном ухе зубатых китообразных, настоящих тюленей и моржа отмечено расширение проксимального отдела слухового прохода. Увеличение абсолютных размеров слухового прохода у всех исследованных видов происходит пропорционально росту предплода. На данной стадии заканчивается основной процесс формирования наружного уха.

В среднем ухе зубатых китов отмечено формирование кавернозного сплетения (рис. 7).

В костном отделе слухового прохода у предплодов ластоногих и китообразных отмечено формирование венозных синусов. Развитие перibuллярных синусов, расположенных между черепной стенкой и *b. tympanica* характерно только для китообразных. У зубатых китообразных (белуха) прослеживается отделение *b. tympanica* от черепа. Стадией 20-й завершается вторая половина раннего предплодного периода. Закончился основной процесс формирования наружного, среднего и внутреннего уха.

К началу 20-й стадии слуховой проход у исследованных видов полностью заполняется эпителиальными клетками. Эти клетки резорбируются у зрелорождающихся видов к моменту рождения, у незрелорождающихся видов процесс резорбции заканчивается лишь в раннем постнатальном развитии.

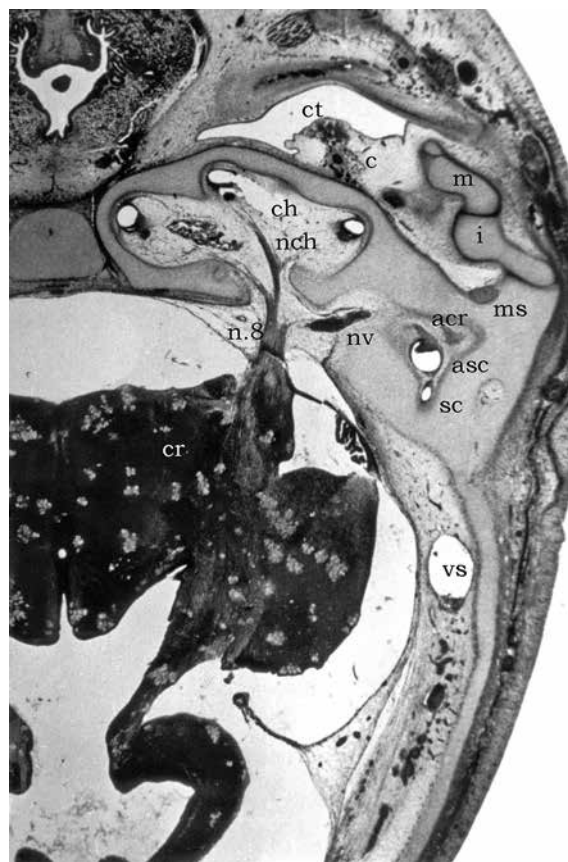


Рис. 7. Гистотопография периферического отдела слуховой системы в дорсовентральных срезах головы у предплода *Tursiops truncatus*, стадия 18

Впервые нами выяснен источник эпителиоидного зарастания в дистальном отделе слухового прохода у некоторых дельфинов и белухи [Solntseva, 1992]. У зубатых китов строение слухового прохода отличается от такового всех рассмотренных видов млекопитающих. Только у зубатых китов слуховой проход имеет ярко выраженную S-образную форму. На некотором расстоянии от входного отверстия полость слухового прохода зарастает, вследствие чего образуются два отдела: дистальный и проксимальный. Как мы уже упоминали, на ст. 20-й слуховой проход уже полностью заполнен эпителиальными клетками, которые у незрелорождающихся видов полностью резорбируются только в раннем постнатальном онтогенезе, а у зрелорождающихся — к моменту рождения. У зрелорождающихся зубатых китообразных полная резорбция эпителиальных клеток происходит лишь в проксимальном отделе слухового прохода, в то время как в дистальном отделе часть эмбриональной эпителиальной пробки сохраняется, не подвергаясь резорбции, и на её основе в дальнейшем формируется эпителиальная ткань взрослых форм, которая была обнаружена нами ранее.

Результаты сравнительного изучения развития периферического отдела слуховой системы у представителей различных экологических групп показали, что формирование у них структур наружного, среднего и внутреннего уха протекает в раннем предплодном периоде в сходной последовательности и приблизительно на сходных стадиях развития. Наибольшее сходство в формировании периферического отдела слуховой системы млекопитающих отмечается в первой половине раннего предплодного периода. Видоспецифические особенности в структурной организации органа слуха формируются во второй половине раннего предплодного периода в зависимости от экологической специализации вида. Процесс клеточной дифференцировки кортиева органа и резорбция эпителиальных клеток слухового прохода у зрелорождающихся животных (парнокопытные, ластоногие, китообразные и др.), в основном, заканчивается к моменту их рождения.

У незрелорождающихся видов (крыса, мышь) дифференцировка элементов улитково-

го хода, клеток кортиева органа, а также резорбция эпителия слухового прохода завершается лишь к 20-му дню раннего постнатального развития, а у летучих мышей — к 25–30-му дню [Айрапетьянц, Константинов, 1974], поскольку часть плодного периода завершается у них уже после рождения.

У эхолоцирующих форм (летучие мыши, дельфины), принадлежащих к различным таксономическим и экологическим группам, развитие среднего и внутреннего уха приобрело общие свойства путём параллельной эволюции, в процессе которой были созданы условия для их внутривидовой акустической коммуникации в условиях, неблагоприятных для зрения, и в связи со специфическими свойствами среды как канала акустической связи.

ПРЕНАТАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ВЕСТИБУЛЯРНОГО АППАРАТА

Вопрос об эволюционном происхождении лабиринта у позвоночных до сих пор остаётся открытым, несмотря на существующие гипотезы, объясняющие его эволюцию, начиная от ланцетника до млекопитающих. Общеизвестной гипотезой является то, что лабиринт возник на основе органов боковой линии, расположенных на поверхности тела животного открыто и имеющих непосредственный контакт со средой. Усложнение структур и функций органов боковой линии вызвало появление нового структурного образования — вестибулярного аппарата. Однако проследить за тем, как шла эволюция от открытого лабиринта к закрытому, расположенному глубоко в черепе, никому из исследователей ещё не удалось.

Настоящее исследование не даёт прямого ответа на этот вопрос, но вносит существенный вклад в его решение и посвящено сравнительному анализу раннего эмбриогенеза вестибулярной и кохлеарной частей внутреннего уха у наземных, полуводных и водных млекопитающих, поскольку именно сенсорные системы наиболее ярко демонстрируют размах эволюционных и адаптивных преобразований, возникших у млекопитающих при переходе от наземного к водному образу жизни.

Вестибулярный аппарат исследованных видов, состоит из системы перепончатых мешочков и каналов, замкнутых между собой

и заполненных эндолимфой. Эта система называется перепончатым лабиринтом, включающим круглый (*Sacculus*) и овальный (*Utriculus*) мешочки, а также три полукружных канала, расположенных в трёх взаимно перпендикулярных плоскостях. В каждом из полукружных каналов имеются расширения — ампулы, образующие соединения с утрикулюсом. В ампулах располагаются рецепторные структуры — ампулярные кресты или слуховые гребешки (*Crista ampularis*). Рецепторные структуры саккулюса и утрикулюса представлены слуховыми пятнами или макулами: саккулярная макула (*Macula sacculi*), расположенная на латеральной стенке саккулюса, утрикулярная макула (*Macula utriculi*), расположенная в основании утрикулюса, и *Macula neglecta*, которая находится на медиальной стенке утрикулюса и располагается во внутреннем ухе, но у многих видов млекопитающих она отсутствует. Как у наземных, так и у полуводных и водных млекопитающих все структуры перепончатого лабиринта различаются между собой по расположению во внутреннем ухе, а также по размерам и форме. Однако для всех видов характерно наличие в макулах отолитовой мембраны желатинообразной консистенции, а на верхушках слуховых гребешков желатинообразных купул. Макула является рецепторным образованием, состоящим из чувствующих клеток, которые покрыты отолитовой мембраной с мелкими кристаллами — отокониями, погруженными внутрь отолитовой мембраны. Аналогичную структуру имеют слуховые гребешки, но в отличие от макул поверхностный слой рецепторного эпителия этих гребешков покрыт желатинообразной купулой.

Другим рецепторным образованием внутреннего уха является *Papilla basilaris*, которая у высших пресмыкающихся и птиц развивается в орган слуха (*Papilla acusticabasilaris*) и кортиев орган млекопитающих, расположенный в замкнутом улитковом канале, закрученном в спиралеобразную улитку.

Рецепторные пятна саккулярной и утрикулярной макул образуют относительно друг друга прямой угол. Существует предположение о том, что в структуре этих макул нет принципиальных различий, однако электронно-микроскопические исследования показали,

что чувствующий эпителий органа равновесия состоит из рецепторных волосковых клеток I и II типов. Клетки I типа имеют кувшинообразную форму, а клетки II типа — цилиндрическую, а более значительные различия между обоими типами чувствующих клеток обнаружены в связи с особенностями их иннервации [Wersall et al., 1965]. Исследования других авторов показали, что рецепторные клетки I типа появились во внутреннем ухе млекопитающих в процессе эволюции в связи с изменением положения тела животного в гравитационном поле после их выхода на сушу [Титова, 1968].

Как показал сравнительный анализ развития внутреннего уха, у большинства млекопитающих на стадии 20 пар сомитов (почка передней конечности, ст. 13) развивается слуховой пузырьёк.

Как у наземных млекопитающих, так и у ластоногих и китообразных слуховой пузырьёк делится на 14–15-й стадиях развития на верхний и нижний мешочки. Из нижнего мешочка формируются саккулюс и улитковый канал, а из верхнего — утрикулюс и полукружные каналы. Оба отдела окружены уплотнённой мезенхимой. Стенка слухового пузырьёка состоит из однослойного эпителия. Эпителиальное утолщение медиальной стенки слухового пузырьёка является зачатком терминальных органов лабиринта — *Macula communis*. Макула и слуховой пузырьёк увеличиваются в размерах и одновременно разделяются на верхний и нижний отделы. Посредством эпителиального мостика эти отделы оказываются временно связанными между собой. Далее эпителиальный мостик замещается индифферентным эпителием, и образуются два нейроэпителиальных пятна, одно из которых располагается в *Pars superior*, а другое — в *Pars inferior*. Зачаток терминальных органов, расположенный в *Pars superior*, даёт начало развитию утрикулярного слухового пятна (*Macula utriculi*) и ампулярным гребешкам (*Crista ampularis*) переднего вертикального и горизонтального полукружных каналов. Зачаток терминальных органов *Pars inferior* даёт отросток внутрь и кзади в ампулу заднего вертикального полукружного канала, образуя слуховой гребешок. Остальная часть этого зачатка растёт в длину и разделяется на два зачатка: верхний маленький и большой нижний. Из

первого образуется саккулярное слуховое пятно (*Macula sacculi*), второй развивается дальше, образуя зачаток кортиева органа. На 16-й стадии улитковый канал закручивается по спирали, формируя нижний или базальный оборот улитки, окружённый ушной капсулой, состоящей из уплотнённой мезенхимы. На данной стадии формирование улитки у наземных и полуводных видов отстаёт от формирования органа равновесия. Полукружные каналы очень узкие в диаметре у большинства исследованных видов. Саккулюс и утрикулюс небольших размеров и округло-овальной формы.

На этой же стадии развития у представителей различных экологических групп участки верхней части стенки верхнего мешочка утолщаются, и из них образуются плоские карманы, противоположные стенки которых прилегают друг к другу. В дальнейшем эти места слипания рассасываются и из наружных частей карманов формируются полукружные каналы. Передний и задний вертикальные полукружные каналы развиваются из общего зачатка, их задние концы впадают в среднюю часть утрикулюса. Другие концы полукружных каналов впадают непосредственно в утрикулюс, в результате чего образуются расширения — ампулы.

На 17-й стадии развития увеличиваются просветы полукружных каналов, а также размеры саккулюса, утрикулюса и слуховых гребешков. У ушастых тюленей, как и у наземных видов, первоначальная клеточная дифференцировка чувствующего эпителия на рецепторные и опорные клетки отмечена в утрикулярной макуле. У зубатых и усатых китообразных более ранняя дифференцировка чувствующего эпителия отмечена в саккулярной макуле, в то время как у настоящих тюленей и моржа клеточная дифференцировка не отмечена ни в саккулярной, ни в утрикулярной макулах.

На указанной выше стадии развития кохлеарный аппарат у всех исследованных видов представлен улитковым каналом щелевидной формы, в котором хорошо различимы основание, образованное цилиндрическим эпителием, и крыша, состоящая из клеток кубического эпителия.

У наземных видов, ушастых тюленей и моржа размеры вестибулярного аппарата вдвое

превосходят размеры кохлеарной части внутреннего уха, просветы полукружных каналов широкие, утрикулюс овальной формы, саккулюс имеет более округлую форму. У настоящих тюленей размеры кохлеарной и вестибулярной частей внутреннего уха обнаруживают сходные размеры, в то время как форма и размеры саккулюса, утрикулюса и полукружных каналов сохраняют сходство с наземными видами. У китообразных вестибулярный аппарат необычайно мал. Связь между утрикулюсом и саккулюсом происходит с помощью узкого канала *Ductus utriculosaccularis*, который открывается в *Ductus endolymphaticus*. Утрикулюс сообщается с саккулюсом посредством саккуло-эндолимфатического канала. В кохлеарной части внутреннего уха формируется медиальный оборот улитки. Структуры улиткового хода не сформированы, клеточная дифференцировка кортиева органа отсутствует.

На 18-й стадии развития увеличение размеров структур вестибулярного аппарата происходит пропорционально росту предлода у всех исследованных видов млекопитающих. У ушастых тюленей, как и у видов, образ жизни которых в большей степени связан с пребыванием на твёрдом субстрате, увеличение размеров всех структур вестибулярного аппарата происходит пропорционально увеличению размеров улитки. У абсолютных гидробионтов (китообразные) размеры улитки значительно опережают рост структур органа равновесия. Рецепторное пятно утрикулярной макулы принимает более горизонтальное положение по отношению к рецепторному пятну саккулярной макулы, которая лежит почти вертикально. В результате оба пятна образуют по отношению друг к другу прямой угол. Макулы представляют собой рецепторные образования, выстланные цилиндрическим эпителием. Каждая из них несёт свою строго специфическую функцию.

В сформированных ампулах полукружных каналов китообразных и ластоногих, как и у наземных видов, располагаются слуховые гребешки или ампулярные кристы (*Crista ampularis*), рецепторный эпителий которых сходен по строению с рецепторным эпителием макул. Над поверхностью чувствующего эпителия располагается отолитовая мембрана,

которая у водных видов значительно тоньше, чем у наземных и полуводных млекопитающих. Ампулярные кристы у китообразных большие и занимают значительную часть ампулярного пространства полукружных каналов. Рецепторный эпителий покрывает всю поверхность крист. В отличие от переднего и заднего вертикальных полукружных каналов формирование горизонтального полукружного канала на данной стадии продолжается у всех изученных видов. У человека рост горизонтального и заднего вертикального полукружных каналов заканчивается к 7-му месяцу внутриутробной жизни, в то время как рост переднего вертикального полукружного канала — только к моменту рождения. Это связано с тем, что передний вертикальный полукружный канал по сравнению с задним вертикальным и горизонтальным полукружными каналами имеет важное значение в жизнедеятельности развивающегося плода, поскольку именно эти структуры принимают участие в становлении тела в вертикальное положение.

Дифференцировка чувствующего эпителия макул и крист отмечена у всех исследованных животных. У моржа первоначальная клеточная дифференцировка наблюдается в утрикулярной макуле, как и у наземных видов. У настоящих тюленей происходит одновременная дифференцировка чувствующего эпителия в утрикулярной и саккулярной макулах. У китообразных первоначальная клеточная дифференцировка чувствующего эпителия отмечена в саккулярной макуле на одном из её участков.

На данной стадии формирование улитки завершается образованием последнего апикального оборота. У представителей зубатых китообразных (*Stenella attenuata*, *Delphinapterus leucas*) высота улитки составляет 2,0 оборота, у ластоногих (*Eumetopias jubatus*, *Erignathus barbatus*, *Pusa hispida*, *Odobenus rosmarus divergens*) и представителя усатых китообразных (*Balaenoptera acutorostrata*) — 2,5 оборота. У наземных видов (*Sus scrofa domestica*, *Rattus norvegicus*) улитку образуют 3 оборота, у летучих мышей (*Rhinolophus ferrumequinum*) — 3,5 оборота. У некоторых наземных млекопитающих высота улитки достигает 4,5 оборота (*Cavia porcellus*). Элементы улиткового хода не образованы, а клет-

ки кортиева органа находятся на одной и той же стадии дифференцировки во всех оборотах улитки. Из цилиндрического эпителия улиткового канала образованы два утолщения: аксиальное и латеральное, из которых формируются структуры улиткового хода и клетки кортиева органа.

На 19-й стадии развития дифференцировка чувствующего эпителия в саккулярной макуле на рецепторные и опорные клетки происходит одновременно в нескольких участках макул и крист, захватывая их большую поверхность. Хорошо прослеживается структура клеток, которые образуют мозаичность в расположении, как и клетки кортиева органа. Нейроны вестибулярного ганглия содержат большие ядра овальной формы с выраженными ядрышками. Значительно увеличены размеры всех структур органа равновесия. У ушастых тюленей и моржа, как и у наземных млекопитающих, размеры утрикулюса превосходят размеры саккулюса. У настоящих тюленей и китообразных утрикулюс и саккулюс обнаруживают сходные размеры.

В улитке отмечено формирование элементов улиткового хода. Происходит уплощение клеток кубического эпителия и разрыхление соединительной ткани, прилежащей к этому эпителию. На этом месте образуются вестибулярная и барабанная лестницы. Сформирована рейснерова мембрана. Дифференцировка клеток кортиева органа начинается с момента раздвигания клеток цилиндрического эпителия в базальном обороте улитки и постепенно распространяется на расположенные выше обороты. В результате во всех оборотах улитки наблюдается разная степень анатомической и клеточной дифференцировки.

На 20-й стадии развития вестибулярный аппарат ушастых тюленей и моржа вдвое больше кохлеарной части, как и у наземных млекопитающих; у настоящих тюленей их размеры обнаруживают сходство. У китообразных вестибулярный аппарат вдвое меньше улитки. Продолжается клеточная дифференцировка чувствующего эпителия макул, крист, кортиева органа. Сформированы кохлеарная и вестибулярная ветви слухового нерва.

В улитковом канале формируются спиральный лимб, сосудистая полоска и текториальная

мембрана. Продолжается дифференцировка клеток кортиева органа. Увеличены размеры улитки. На данной стадии закончился основной процесс анатомического формирования структур внутреннего уха.

Как в филогенезе, так и в онтогенезе прежде всего формируется внутреннее ухо как стержневое, филогенетически наиболее древнее образование периферического отдела слуховой системы. По мере развития внутреннего уха начинают формироваться другие звенья периферической слуховой системы разного эволюционного возраста, из которых филогенетически молодым является наружное ухо.

Сравнительный анализ развития слуховых и вестибулярных структур у представителей наземных, полуводных и водных млекопитающих показал, что формирование этих структур происходит в раннем предплодном периоде и растянуто во времени, что обусловлено наличием гетерохронии в развитии внутреннего уха.

У представителей различных экологических групп в раннем эмбриогенезе слуховые и вестибулярные структуры отделяются друг от друга одновременно и обнаруживают сходные черты в строении. В первой половине раннего предплодного периода (ст. 13–15) как слуховые, так и вестибулярные структуры имеют общие черты в строении у большинства млекопитающих. Видовые особенности в структурной организации органов слуха и равновесия формируются во второй половине раннего предплодного периода (ст. 16–20) на сходных стадиях развития и в определенной последовательности. Анатомическое формирование структур внутреннего уха в основном заканчивается в раннем предплодном периоде, в то время как клеточная дифференцировка чувствующего эпителия улитки, макул и крист у незрелорождающихся видов продолжается вплоть до ранних стадий постнатального онтогенеза. У зрелорождающихся видов (китообразные) дифференцировка структур внутреннего уха завершается к моменту рождения [Solntseva, 2002].

У исследованных групп млекопитающих выявлены особенности, связанные с этапами дифференцировки чувствующего эпителия макул и крист на рецепторные и опорные клетки. У наземных и полуводных млекопитающих

(ушастые тюлени, морж), образ жизни которых в большей степени связан с пребыванием на твёрдом субстрате, первоначальная клеточная дифференцировка чувствующего эпителия происходит в утрикулярной макуле, что указывает на важную роль органа гравитации в жизнедеятельности этих млекопитающих. Одновременная клеточная дифференцировка чувствующего эпителия в саккулярной и утрикулярной макулах, а также сходство размеров кохлеарной и вестибулярной частей внутреннего уха у настоящих тюленей могут служить основой для предположения о том, что органы гравитации и вибрации у этих видов одинаково жизненно необходимы. Каждый из этих органов адаптирован для функционирования в определённой по физическим свойствам среде обитания. У абсолютных гидробионтов (китообразные) первоначальная клеточная дифференцировка в саккулярной макуле указывает на то, что орган вибрации у водных млекопитающих выполняет более важную функцию по сравнению с органом гравитации.

Все звенья периферической слуховой системы являются многокомпонентными образованиями. В отличие от наружного и среднего уха, которые характеризуются самыми разнообразными структурными вариациями и широким спектром адаптационных преобразований, связанных с особенностями экологии вида, внутреннее ухо у представителей различных экологических групп при многообразии функций сохраняет однообразную структурную организацию. Как в кохлеарном, так и в вестибулярном анализаторах обычно варьируют топография, форма и размеры отдельных компонентов.

Значительное увеличение размеров улитки по сравнению с размерами вестибулярного аппарата, как и другие особенности в строении улиткового хода и клеток кортиева органа у эхолоцирующих млекопитающих, являются адаптацией улитки к восприятию частот широкого диапазона, включая ультразвуки (дельфины, летучие мыши). В то же время огромная улитка и необычайно малого размера вестибулярный аппарат у абсолютных гидробионтов с различной направленностью слуха могут рассматриваться как адаптация внутреннего уха к жизни в воде, поскольку слух у водных млекопитающих доминирует среди дистантных

анализаторов, обеспечивая тем самым выживаемость этих животных в условиях постоянного обитания в водной среде.

Сравнительное изучение развития периферического отдела слуховой системы позволило выявить общие закономерности его формирования в онтогенезе у представителей различных экологических групп: на ранних стадиях развития (ст. 13–16) периферический отдел слуховой системы имеет общие основные черты в строении у большинства млекопитающих; видоспецифические особенности в структурной организации периферического отдела слуховой системы формируются в раннем предплодном периоде в зависимости от частотной настройки слуховой системы каждого вида; эти черты строения обусловлены особенностями среды обитания и развиваются из гомологичных зачатков периферического отдела слуховой системы параллельно у филогенетически далёких и близких форм; сформированные в раннем предплодном периоде морфологические особенности периферического отдела слуховой системы млекопитающих продолжают развиваться в плодном периоде и в ходе всего периода постнатального развития.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э.Ш., Константинов А.И. 1974. Эхолокация в природе. Л.: Наука. С. 8–64.
- Белькович В.М., Солнцева Г.Н. 1970. Морфо-функциональные особенности органа слуха некоторых дельфинов // Зоол. журн. Т. 49. № 2. С. 273–280.
- Богословская Л.С., Солнцева Г.Н. 1979. Слуховая система млекопитающих // М.: Наука. 238 с.
- Дыбан А.П., Пучков В.Ф., Баранов В.С., Самошклина Н.А., Чеботарь Н.А. 1975. Лабораторные млекопитающие: мышь *Mus musculus*, крыса *Rattus norvegicus*, кролик *Oryctolagus cuniculus*, хомячок *Cricetus griseus* // Объекты биологии развития / Под ред. акад. Б.Л. Астаурова. М.: Наука. С. 505–566.
- Купин А.Г. 1986. Пути проведения звука у *Pusa caspica* // Морские млекопитающие (ред. Земский В.А.). Архангельск. С. 357–358.
- Липатов Н.В., Солнцева Г.Н. 1972. Функциональные основы подводного слуха млекопитающих // Тез. докл. V Всес. Совец. по изуч. морских млекопитающих. Махачкала. Т. 2. С. 137–140.
- Липатов Н.В., Солнцева Г.Н. 1974. Морфо-функциональные особенности наружного слухового прохода у обыкновенного дельфина и афалины // Бионика. Вып. 8. С. 113–117.
- Солнцева Г.Н. 1975. Морфо-функциональные особенности органа слуха наземных, полуводных и водных млекопитающих // Зоол. журн. Т. 44. № 10. С. 1529–1539.
- Солнцева Г.Н. 1997. Структурно-функциональная организация периферической слуховой системы афалины (*Odontoceti: Tursiops truncatus*) в пре- и постнатальном развитии // Черноморская афалина. М.: Наука. С. 420–441.
- Стосман И.М. 1978. Электрические реакции слуховых структур мозга морской свиньи при моно- и бинауральном раздражении ультразвуковым стимулятором // Морские млекопитающие. Тез. Докл. 7-й Всес. конф., Москва. С. 308–309.
- Сысуева Е.В. 2012. Звукопроводение в слуховой системе зубатых китообразных // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М. 26 с.
- Тимова Л.К. 1968. Развитие рецепторных структур внутреннего уха позвоночных. Л.: Наука. 192 с.
- Clarke R. 1948. Hearing in *Cetacea* // Nature. London. V. 161. P. 979–980.
- Firbas W., Welleschik B. 1973. A quantitative study on the spiral ganglion of the Chiroptera // Period. Biologorum. V. 75. № 1. P. 67–70.
- Fleischer G. 1973. Studien am Skelett des Gehörorgans der Säugetiere, einschliesslich des Menschen // Säugetierk. Mitt. V. 21 (H. 2–3). P. 131–239.
- Fraser F. C., Purves P. E. 1960. Hearing in Cetaceans // Bul. Brit. Mus. Natur. Hist. Zool. V. 7. № 1. P. 1–140.
- Kasuya T. 1973. Systematic consideration of resented toothed whales based on the morphology of tympano-periotic bone // Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo. V. 25. P. 1–103.
- Kellogg W.H. 1958. Echo ranging in porpoise (Perception of objects by reflected sound is demonstrated for the first time in marine animals) // Science V. 128 (3330). P. 982–988.
- Ketten D. R. 1992. The marine mammal ear: Specializations for aquatic audition and echolocation // Evolutionary Biology of hearing (Eds. Webster D., Fay R. and Popper A. J.), Springer-Verlag N.Y. P. 717–754.
- Mohl B. 1968. Auditory sensitivity of the common seal in air and water // J. Acoust. Res. V. 1. P. 27–38.
- Norris K. S. 1964. Some problems of echolocation in *Cetacea* // Marine bioacoustics Ed. by W.N. Tavolga. N.Y.: Pergamon Press. P. 317–336.
- Nummela S. 1995. Scaling of the mammalian middle ear // Hearing Research. V. 85. P. 18–30.
- Oelschlager H. A. 1990. Evolutionary Morphology and Acoustics in the Dolphin Skull // Sensory abilities of cetaceans (Eds. Thomas J. A. and Kastelein R. A.). Plenum Press. N.Y. P. 137–162.

- Popov V. V., Supin A. Ya., Klishin V. O.* 1992. Electrophysiological study of sound conduction in dolphins // Marine Mammal Sensory System. Eds. J. A. Thomas, R. A. Kastelein, A. Ya. Supin, New-York, London: Plenum Press. P. 269–276.
- Purves P. E.* 1966. Anatomy and physiology of the outer and middle ear in Cetaceans // Whales, dolphins and porpoises. Ed. K. S. Norris. Berkeley, Los Angeles. Univ. Calif. Press. P. 320–380.
- Ramprasad F., Coray S., Ronald K.* 1971. The harp seal, *Pagophilus groenlandicus* (Erleben, 1777). XIII. The gross microscopic structure of the auditory meatus // Can. J. Zool. V. 49. № 2. P. 241–248.
- Reysenbach de Haan F. W.* 1957. Hearing in whales // Acta otolaryngol. V. 134. P. 1–114.
- Solntseva G. N.* 1992. Prenatal development of the peripheral part of the auditory system in mammals of different ecologies // Marine Mammal Sensory Systems. N.Y.: Plenum Press. Thomas J. A., R. A. Kastelein & A. Ya. Supin (Eds.). P. 179–195.
- Solntseva G. N.* 1999. Development of the auditory organ in terrestrial, semi-aquatic and aquatic mammals // J. Aquatic Mammals. V. 25. № 3. P. 135–148.
- Solntseva G. N.* 2002. Early embryogenesis of the vestibular apparatus in mammals with different ecologies // J. Aquatic Mammals. V. 28. № 2. P. 159–169.
- Wever E. G., McCormick J. G., Palin J., Ridgway S. H.* 1971. The cochlea of the dolphin, *Tursiops truncatus*: hair cells and ganglion cells // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. V. 68. P. 2908–2912.
- Wersall J., Frock A., Lundquist P. G.* 1965. Structural basis for directional sensitivity in cochlear and vestibular sensory receptors // Cold spring Harbor Symp. Quant. Biol. V. 30. P. 115–145.
- Wilson J. T.* 1914. Observations upon young human embryos // J. Anat. Physiol. V. 48. P. 315.
- Yamada M.* 1953. Contribution to the anatomy of the organ of hearing of Whales // Sci. Repts Whales Res. Inst. V. 8. P. 1–79.
- REFERENCE**
- Ayrapel'yants E. SH., Konstantinov A. I.* 1974. Ekholokatsiya v prirode [Echolocation in the nature]. L.: Nauka. S. 8–64.
- Bel'kovich V. M., Solntseva G. N.* 1970. Morfo-funktional'nyye osobennosti organa slukha nekotorykh del'finov [Morpho-functional features of the hearing organ of some dolphins] // Zool. Zhurn. T. 49. № 2. S. 273–280.
- Bogoslouskaya L. S., Solntseva G. N.* 1979. Slukhovaya sistema mlekopitayushchikh [Mammalian auditory system] // M.: Nauka. 238 s.
- Dyban A. P., Puchkov V. F., Baranov V. S., Samoshkina N. A., Chebotar' N. A.* 1975. Laboratornyye mlekopitayushchiye: mysh' *Mus musculus*, krysa *Rattus norvegicus*, krolik *Oryctolagus cuniculus*, khomyachok *Cricetus griseus* [Laboratory mammals: mouse *Mus musculus*, rat *Rattus norvegicus*, rabbit *Oryctolagus cuniculus*, hamster *Cricetus griseus*] // Ob'yekty biologii razvitiya / Pod red. Akad. B. L. Astaurova. M.: Nauka. S. 505–566.
- Kupin A. G.* 1986. Puti provedeniya zvuka u Pusa caspica // Morskiye mlekopitayushchiye [Marine Mammals] (Red. Zemskiy V. A.) Arkhangel'sk. S. 357–358.
- Lipatov N. V., Solntseva G. N.* 1972. Funktsional'nyye osnovy podvodnogo slukha mlekopitayushchikh [Functional features of the underwater hearing of mammals] // Tez. Dokl. V Vses. Soveshch. Po izuch. Morskikh mlekopitayushchikh. Makhachkala. T. 2. S. 137–140.
- Lipatov N. V., Solntseva G. N.* 1974. Morfo-funktional'nyye osobennosti naruzhnogo slukhovogo prokhoda u obyknovennogo del'fina i afaliny [Morpho-functional features of the external auditory canal in a common dolphin and bottlenose dolphin] // Bionika. Vyp. 8. S. 113–117.
- Solntseva G. N.* 1975. Morfo-funktional'nyye osobennosti organa slukha nazemnykh, poluvodnykh i vodnykh mlekopitayushchikh [Morpho-functional features of the hearing organ of terrestrial, semi-aquatic and aquatic mammals] // Zool. Zhurn. T. 44. № 10. S. 1529–1539.
- Solntseva G. N.* 1997. Strukturno-funktional'naya organizatsiya perifericheskoy slukhovoy sistemy afaliny (Odontoceti: *Tursiops truncatus*) v pre- i postnatal'nom razvitii [Structurally functional organization of the peripheral auditory system of the bottlenose dolphin] // Chernomorskaya afalina. M.: Nauka. S. 420–441.
- Cosman I. M.* 1978. Elektricheskiye reaktsii slukhovykh struktur golovnogo mozga pri svin'i pri mono- i binaural'nom razdrzhenii ul'trazvukovogo stimulyatora [Electrical reactions of auditory structures of the porcine brain in mono- and binaural stimulation with an ultrasound stimulator] // Morskiye mlekopitayushchiye. Tez. Dokl. 7-oy Vses. Konf. Moskva. S. 308–309.
- Sysuyeva Ye. V.* 2012. Zvukopovedeniye v slukhovoy sisteme zubatykh kitoobraznykh [Sound reproduction in the auditory system of toothed cetaceans] // Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk. M. 26 s.
- Titova L. K.* 1968. Razvitie retseptornykh struktur vnutrennego ukha pozvonochnykh [Development of receptor structures of the inner ear of vertebrates]. L.: Nauka. 192 s.

Поступила в редакцию: 12.08.2016 г.
Принята к публикации: 28.03.2017 г.

Adaptive features of the peripheral part of the auditory system of mammals in ontogenesis

G.N. Solntseva

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS (FSBIS «IPEE RAS»), Moscow

Basic features of structure and development of the peripheral auditory system in different mammalian species are common. Nevertheless, the usage of only definite acoustic characteristics of habitat by the separate groups of animals has caused the pronounced polymorphism of all parts of the auditory system beginning from the outer ear. Development of different habitats by mammals, forming of various forms of spatial orientation and communication have been accompanied by substantial morphological transformations of all units of the peripheral auditory system, especially of the phylogenetically young units, which are typical only for the mammalian class. During the adaptive radiation of biological forms, which are phylogenetically distant, but similar in habitat conditions, similar morphological features in the structure of different organs appear. The development of the auditory receivers of the ultrasonic mammals living in different habitats has gone on the way of parallel evolution. In work representatives of Insectivora, Chiroptera, Rodentia, Cetacea, Carnivora were investigated.

Key words: external ear, middle ear, inner ear, Auditory ossicles, bulla tympanica, snail flap.