



УДК 591.185.5:597.584.4 (282.256.341)

## Исследование сенсорной слуховой системы байкальских рогатковидных рыб (*Cottoidei*) методами электронной микроскопии

Ю. П. Сапожникова, И. В. Клименков, А. О. Ермакова, Л. М. Шидловский,  
П. Г. Гершевский, А. Р. Томас

Лимнологический институт СО РАН, Иркутск

E-mail: [jsap@lin.irk.ru](mailto:jsap@lin.irk.ru)

**Аннотация.** При помощи сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии выявлены специфические особенности секреции отокоциальных масс саккулярным эпителием у *Paracottus knerii* (каменной широколобки). Предполагается, что сгруппированное расположение отокоциев в саккулярном слуховом аппарате – характерная черта отолитового аппарата донных обитателей прибрежной зоны озера Байкал. Полученные результаты в перспективе могут иметь важное значение для изучения принципов закладки и адаптивного формирования различных форм отолитов.

**Ключевые слова:** поведение и экология рыб, слуховой аппарат рыб, ультраструктура саккулюса, саккулярный отолит, *Paracottus knerii* (каменная широколобка).

Слуховая система рыб служит предметом специальных исследований на протяжении уже многих десятилетий. Эти исследования, разносторонние по задачам и методическим приемам, позволили накопить довольно большой по объему и глубине материал о различных аспектах структурной и функциональной организации слуховой системы и ее значении в поведении рыб [1; 3; 4; 5; 9; 10].

Слуховые камушки карбонатной природы – отолиты – имеют у рогатковидных рыб (*Cottoidei*) строго определенную ориентацию в каждом отолитовом органе (саккулюсе, утрикулюсе и лагене), а сенсорная макула, воспринимающая колебания отолита, строго обозначенную ориентацию полярного направления киноцилий (морфологическую ориентацию). Морфологическая поляризация сенсорного эпителия у рогатковидных рыб отражает специфику их поведения при отличающемся образе жизни в оз. Байкал [3]. Сенсорную макулу окружает так называемый железистый эпителий. В состав железистого эпителия входят клетки, секретирующие отдельные отоконии и полиотокоциальные массы.

Цель настоящего исследования – выявить с использованием электронной микроскопии механизмы закладки в железистом эпителии отокоциальных масс карбонатной природы и уяснить их возможное участие в формировании микроприростов отолита на примере байкальских рогатковидных рыб (*Cottoidei*).

### Материалы и методы

В соответствии с поставленной целью при помощи электронной сканирующей и трансмиссионной микроскопии исследован слуховой саккулярный аппарат *Paracottus knerii* (каменной широколобки) – бентического вида, встречающегося в прибрежной зоне озера Байкал, иногда до глубины 250 м [12].

Сбор материала по *P. knerii* проводили в марте 2004 г. в процессе водолазных работ во время ледостава в Южном Байкале у м. Березовый (литораль, глубина 1–8 м). Для исследования слухового эпителия использовали половозрелых рыб (шесть особей). У отловленных рыб измеряли зоологическую длину и длину отолитов.

Для работы с помощью трансмиссионного микроскопа гистологическая обработка проводилась по стандартной методике [3; 9]. Слуховой эпителий фиксировали в 2,5%-ном растворе глутаральдегида на 0,1М фосфатном буфере (рН 7,4) 3 часа, затем промывали тем же буфером с добавлением глюкозы. После дофиксации 1%-ным раствором осмия и обезвоживания в ряду концентраций этанола слуховой эпителий заливали в эпоксидную смолу. Затем на ультрамикротоме (Leica ultracut R, Австрия) получали срезы толщиной 50–60 нм, которые просматривали под электронным микроскопом (LEO 906 E, Германия). Исследование напыленных золотом отолитов проводили с помощью сканирующего электронного микроскопа Philips 525M (Голландия).

### Результаты

У *Paracottus knerii* отдельные отоконии размером от 0,9–3,2 мкм и более закладываются в виде сферических образований, которые постепенно нарастают над апикальной поверхностью секретирующих клеток (рис. 1).

Именно из микрослоев таких сферических образований карбонатной природы нарастает отолит (рис. 2).

Апикальная поверхность других клеток железистого эпителия, на поверхности которых группируются отоконии, в диаметре составляет в среднем 5,8–6,9–7,0 мкм. Кальцинированные полиотоконониальные массы разного размера от 10,3 мкм до 51,7 мкм формируются непосредственно на железистом эпителии. Необходимо заметить, что отоконии каменной широколобки имеют примечательную топографию с одной – несколькими выемками. Иногда вместо типичной сферической формы отоконии имеют форму дисков. Вероятно, подобная модификация формы способствует скреплению отоконий между собой.

### Обсуждение

Мы предполагаем, что сгруппированное расположение отоконий (наличие полиотоконониальных масс) – характерная черта отолитового аппарата донных обитателей прибрежной зоны озера Байкал, в частности каменной широколобки. Ранее Брутерс [6] говорил только об использовании отокониеподобных сферул в процессе эмбрионального развития рыб в качестве первичных центров при образовании ядра отолита. У разных видов рыб отоконии находятся либо в разобщенном, либо соединенном состоянии в течение эмбрионального периода [6]. Было отмечено также, что тип слияния отоконий, их форма, размеры и количество являются полезной таксономической характеристикой. Например, у *Salmoniformes* отоконии в эмбриональный период развития отделены друг от друга, в то время как у *Atheriniformes* отоконии достаточно хорошо сгруппированы [11].

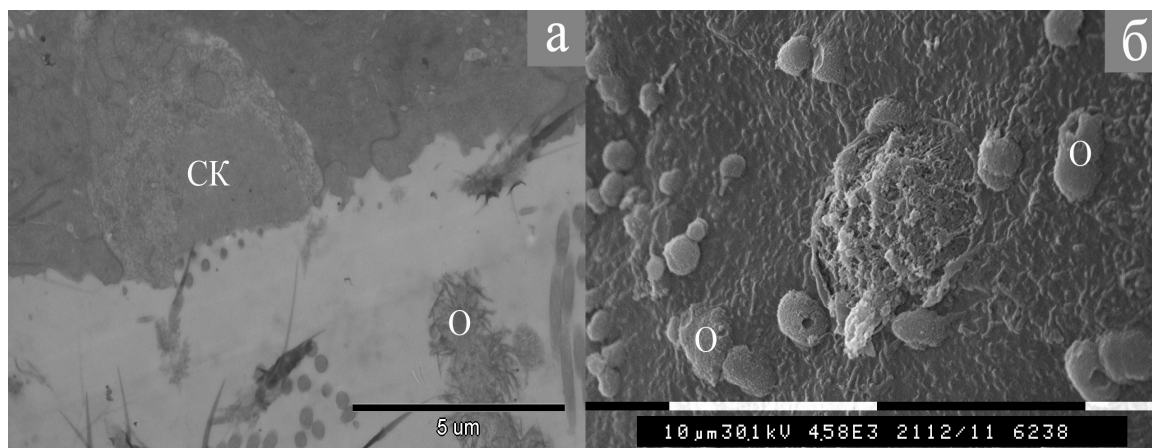


Рис. 1. Секретия и закладка отоконий на поверхности железистого эпителия *Paracottus knerii* (каменной широколобки): а – ТЭМ LEO 906 E, б – СЭМ Philips 525M. О – отокония, СК – сенсорная клетка

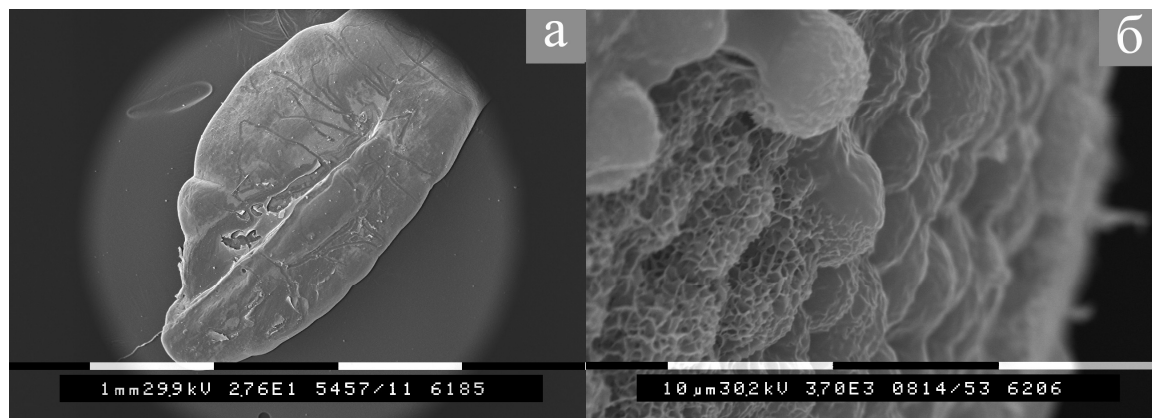


Рис. 2. Отолит *Paracottus knerii* (каменной широколобки): а – общий вид отолита, СЭМ Philips 525M; б – отдельные отоконии на поверхности отолита, СЭМ Philips 525M

С учетом этих данных можно полагать, что сгруппированные на начальном этапе формирования на поверхности железистого эпителия отоконии в процессе роста рыбы адсорбируются на отолите. Адсорбция полиотокоциальных образований происходит в местах прироста дополнительной массы, за счет которой у отолита формируются характерные борозды и неровности. Благодаря тому, что отолит нарастает неравномерно относительно первичного центра закладки, сохраняется его видоспецифичная более или менее фигурная форма (рис. 2).

Отолиты имеют строго определенную ориентацию в каждом отолитовом органе, а сенсорная макула, воспринимающая колебания отолита, строго обозначенную ориентацию полярного направления киноцилий. Отолит, фактически перемещающийся относительно сенсорного пятна, создает движение сенсорных пучков, стимулируя сенсорные клетки, различная ориентации которых может «кодировать» звуковую информацию [2; 3; 7; 8].

Из сказанного следует, что форма и скульптурированность поверхности отолитов являются, прежде всего, показателями адаптивности рыб к различным условиям окружающей звуковой среды, соответственно, глубинам и поведенческой активности. Особо чувствительным к разнородным гидродинамическим колебаниям, по-видимому, является асимметричный отолит обитателей прибрежной зоны.

#### Литература

1. Касумян А. О. Структура и функция слуховой системы рыб : учеб. пособие / А. О. Касумян. – М. : МГУ, 2005. – 110 с.
2. Лычаков Д. В. Отолиты круглоротых и рыб: эволюция и некоторые количественные соотношения / Д. В. Лычаков // Сенсорные системы. – 2004. – Т. 8 (3–4). – С. 7–15

3. Сапожникова Ю. П. Особенности морфологической поляризации сенсорных элементов слухового саккулярного эпителия у байкальских рогатковидных рыб (Cottoidei) / Ю. П. Сапожникова, И. В. Клименков, Н. Г. Мельник // Сенсорные системы. 2007. – Т. 21 (2). – С. 140–146

4. Сапожникова Ю. П. Особенности макро- и ультраструктур сенсорного слухового аппарата Cottoidei озера Байкал / Ю. П. Сапожникова, И. В. Клименков, И. В. Ханаев // Бюл. ВСНЦ СО РАМН. – 2003. – Т. 7. – С. 138–140.

5. Сиделева В. Г. Особенности строения отолитов у экологически различных видов байкальских подкаменщиковых рыб (Cottoidei). 1. Морфология отолитов / В. Г. Сиделева, Л. В. Зубина // Зоол. журн. – 1990. – Т. 69 (8). – С. 66–75.

6. Brothers E. B. Otolith studies. – Ontogeny and Systematics of Fishes. Special Publication / E. B. Brothers [et al.] // American Society of Ichthyology and Herpetologist. – 1984. – Vol. 1. – P. 50–57.

7. Lychakov D. V. Otolithic apparatus in Black Sea elasmobranchs / D. V. Lychakov [et al.] // Fisheries research. – 2000. – Vol. 46. – P. 27–38.

8. Lychakov D. V. Otolith regularities / D. V. Lychakov, Yu. T. Rebane // Hearing Research. – 2000. – Vol. 143. – P. 83–102.

9. Popper A. N. Why otoliths? Insights from inner ear physiology and fisheries biology / A. N. Popper, J. Ramcharitar, S. E. Campana // Marine and Freshwater Research. – 2005. – Vol. 56. – P. 497–504.

10. Ricci A. J. Mechanisms of Active Hair Bundle Motion in Auditory Hair Cells / A. J. Ricci, A. C. Crawford, R. Fettiplace // The J. of Neuroscience. – 2002. – Vol. 22 (1). – P. 44–52.

11. Salem M. A. Structure and development of the saccular sensory epithelium in relation to otolith growth in the perch *Perca fluviatilis* (Teleostei) / M. A. Salem, M. S. Zaghoul // Egyptian J. of Biology. – 2001. – Vol. 3(2). – P. 1–12

12. Sideleva V. G. The endemic fishes of Lake Baikal / V. G. Sideleva. – Leiden : Backhuys Publishers, 2003. – 270 p.

## Research of sensory acoustical system of baikal cottoid fishes (Cottoidei) with methods of electronic microscopy

Y. P. Sapozhnikova, I. V. Klimenkov, A. O. Ermakova, L. M. Szydlowski,  
P. G. Gierszewski, A. R. Thomas

Institute of Limnology SB RAS, Irkutsk

**Abstract.** By means of scanning and transmission electron microscopy, specific features of secretion of otoconials by saccular epithelium of *Paracottus knerii*. It is supposed that the group arrangement of otocinia in a saccular auditory system is a characteristic feature of an otolith apparatus of benthic inhabitants of a coastal zone of lake Baikal. Results obtained touching saccular macula, in the long term, can provide a great deal of information for studying principles of formation, and adaptive differentiation of various forms of otoliths.

**Key words:** behaviour and ecology of fish, hearing apparatus of fishes, ultrastructure of sacculus, saccular otolith, *Paracottus knerii*.

Сапожникова Юлия Павловна  
Лимнологический институт СО РАН  
664033, г. Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3, а/я 278  
аспирант  
тел. (395 2) 42-32-80, факс (395 2) 42-54-05  
E-mail: jsap@lin.irk.ru

Клименков Игорь Викторович  
Лимнологический институт СО РАН  
664033, г. Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3, а/я 278  
кандидат биологических наук, старший научный  
сотрудник отдела ультраструктуры клетки  
тел. (395 2) 42-32-80, факс (395 2) 42-54-05  
E-mail: iklimen@mail.ru

Ермакова Анна Олеговна  
Эдинбургский университет  
студент биологического факультета  
2 Charles Street, Edinburgh EH8 9AD,  
тел. +79272601401; +441316501000

Шидловский Лукаш Михал  
Эдинбургский университет  
студент биологического факультета  
4/3 South, Oxford Street, EH8 9QF, Edinburgh UK,  
тел. +44842917632

Гершевский Петр Гжегож  
Императорский колледж Лондонского университета  
студент химического факультета  
3d, Cathcart Hill, Tufnell Park, London, N19 5QW,  
тел. +442074859377

Томас Анджела Роза  
Вестминский университет  
студент факультета социальной географии  
115 New Cavendish Street, London, W1W 6UW,  
тел. +44(0)2079115000

Sapozhnikova Yuliya Pavlovna  
Institute of Limnology SB RAS  
664033, Irkutsk, 3, Ulan-Batorskaya St.  
doctoral student  
phone: (395 2) 42-32-80, fax: (395 2) 42-54-05  
E-mail: jsap@lin.irk.ru

Klimenkov Igor Viktorovitch  
Institute of Limnology SB RAS  
664033, Irkutsk, 3, Ulan-Batorskaya St.  
Ph. D. in Biology, senior research scientist  
Department of Cell Ultrastructure  
phone: (395 2) 42-32-80, fax: (395 2) 42-54-05  
E-mail: iklimen@mail.ru

University of Edinburgh  
Ermakova Anna Olegovna  
2 Charles Street, Edinburgh EH8 9AD, UK  
student  
phone: +79272601401; +441316501000

Szydlowski Lukas Mikhal  
University of Edinburgh  
4/3 South, Oxford Street, EH8 9QF, Edinburgh UK  
student  
phone: +44842917632

Gierszewski Petr  
University College London  
3d, Cathcart Hill, Tufnell Park, London, N19 5QW, UK  
student  
phone: +442074859377

Thomas Angela Rosa  
University of Westminster  
115 New Cavendish Street, London, W1W 6UW, UK  
student  
phone: +44(0)2079115000