

УДК 591

## ВНУТРЕННЕЕ УХО МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ОНТОГЕНЕЗЕ

© 2010 г. Г. Н. Солнцева

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

119071 Москва, Ленинский проспект, д. 33

E-mail: g-solntseva@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.06.09 г.

Окончательный вариант получен 22.10.09 г.

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 различного эволюционного возраста, из которых филогенетически молодым является наружное ухо.

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.

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, копытные) дифференцировка структур внутреннего уха в основном завершается к моменту рождения.

*Ключевые слова:* улитка, вестибулярный аппарат, кортиева орган, саккулос, утрикулос, ампулярная криста, полукружные каналы, саккулярная макула, утрикулярная макула.

Вопрос об эволюционном происхождении улитки и лабиринта у позвоночных до сих пор остается 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. При выходе позвоночных на сушу улитка и лабиринт сохранили связь со средой и оказались погруженными в среду организма.

Усложнение структур и функций органов боковой линии вызвало появление нового структурного образования — вестибулярного аппарата, из которого в дальнейшем формируется кохлеарный аппарат (улитка).

Однако проследить за тем, как шла эволюция от открытого лабиринта к закрытому, расположенному глубоко в черепе, никому из исследователей еще не удалось.

Настоящее исследование не дает прямого ответа на этот вопрос, но вносит существенный вклад в его решение и посвящено сравнительному анализу развития вестибулярной и кохлеарной частей внутреннего уха у наземных, полуводных и водных млекопитающих в пре- и постнатальном онтогенезе. Именно сенсорные системы наиболее ярко демон-

стрируют размах эволюционных и адаптивных преобразований, возникших у млекопитающих при переходе от наземного к водному образу жизни.

Задача настоящего исследования — выявление видовых и адаптивных особенностей кохлеарного и вестибулярного аппаратов у млекопитающих с различной экологией в пре- и постнатальном онтогенезе.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В постнатальном онтогенезе были исследованы следующие виды млекопитающих: *Insectivora* (*Talpa europaea*); *Chiroptera* (*Rhinolophus ferrumequinum*, *Pipistrellus pipistrellus*); *Rodentia* (*Rattus norvegicus*, *Myocastor coypus*, *Cavia porcellus*); *Cetacea* (Odontoceti: *Tursiops truncatus*, *Delphinus delphis*, *Phocoena phocoena*; Mysticeti: *Balaenoptera acutorostrata*, *Balaenoptera physalus*); *Carnivora* (*Canis familiaris*, *Vulpes vulpes*, *Enhydra lutris*, *Mustela vison*); *Pinnipedia* (Otariidae: *Callorhinus ursinus*, *Eumetopias jubatus*; Phocidae: *Pagophilus groenlandicus*, *Phoca vitulina*, *Phoca insularis*, *Erignathus barbatus*, *Pusa hispida*, *Pusa caspica*; Odobenidae: *Odobenus rosmarus divergens*).

Для проведения сравнительно-эмбриологического анализа изучены представители наземных (*Rodentia*: *Rattus norvegicus*, *Cavia porcellus*; *Artiodactyla*:

*Sus scrofa domestica*); воздушных (Chiroptera: *Rhinolophus ferrumequinum*, *Nictalus noctula*); полуводных (Otiariidae: *Eumetopias jubatus*; Phocidae: *Pusa hispida*, *Erignathus barbatus*; Odobenidae: *Odobenus rosmarus divergens*) и водных млекопитающих (Odontoceti: *Stenella attenuata*, *Tursiops truncatus*, *Delphinus delphis*, *Phocoena phocoena*, *Delphinapterus leucas*; Mysticeti: *Balaenoptera acutorostrata*).

Морфологический материал фиксировали 10%-ным нейтральным формалином и в фиксаторе Виттмаака, обезвоживали в спиртах возрастающей концентрации и заливали в целлоидин. Серийные срезы толщиной 10–15 мкм окрашивали гематоксилин-эозином, а также с помощью методов 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

Как известно, внутреннее ухо, образованное улиткой и вестибулярным аппаратом, располагается в каменистой части (пирамиде) височной кости. Из-за сложности в строении его также называют лабиринтом. Существуют два лабиринта – костный и перепончатый. Костный лабиринт включает улитку, преддверие и три полукружных канала. Преддверие имеет вид полости овальной формы. Оно располагается между улиткой и полукружными каналами. Перепончатый лабиринт лежит внутри костного, по форме обычно повторяет его, но значительно меньшего размера. Стенки перепончатого лабиринта образованы плотной соединительной тканью.

Улитка млекопитающих, в отличие от низших позвоночных (амфибии, рептилии, птицы), обнаруживает черты прогрессивного развития, которые проявляются в ее спиралеобразном закручивании и наличии сложноустроенного кортиева органа. Если у представителей однопроходных еще и сохраняется lagena papilla, характерная для птиц, то уже у сумчатых и плацентарных развивается кортиев орган.

Os perioticum, в которой располагается улитка, у большинства млекопитающих срастается с os tympanicum (грызуны, хищные, ластоногие и др.). У зубатых китообразных она лишь частично прирастает к os tympanicum и располагается вне барабанной полости.

Улитка располагается вокруг своей оси – модиолуса, состоящего из губчатой ткани, толщину которой пронизывают скопления ганглиозных клеток с отходящими от них нервными волокнами спирального ганглия. От модиолуса отходит тонкий костный листок (lamina spiralis ossea), состоящий из двух слоев, между которыми проходят дендриты нейронов спирального ганглия. Верхний слой костного листка

(habenula perforata) переходит в спиральный лимб, а нижний – в базиллярную мембрану. У основания улиткового канала имеется расширение – слепой мешок преддверия, который соединяется с полостью саккулуса.

Принцип строения улитки обнаруживает сходство почти у всех млекопитающих. Число ее оборотов варьирует с 0.5 до 5. Наименьшее число оборотов характерно для улитки дельфинов – 1.5; у крота, белухи и стенеллы их 2; у сивуча, котика, морского зайца, кольчатой нерпы, моржа и малого полосатика – 2.5 оборота; у домашней свиньи, крысы, калана, карликового нетопыря – 3; у большого подковоноса – 3.5; у нутрии, морской свинки – 4.5 оборота (рис. 1). Увеличение числа оборотов улитки объясняется ее морфологическим прогрессом (Fleischer, 1973a, b). Однако у таких эхолоцирующих животных, как дельфины, улитка плоская и образует всего 1.5–2.0 оборота, в то время как у летучих мышей число ее оборотов составляет 3.5. Такое разнообразие в числе оборотов улитки у эхолоцирующих видов убеждает в том, что высота улитки за счет увеличения числа оборотов не влияет на диапазон воспринимаемых частот.

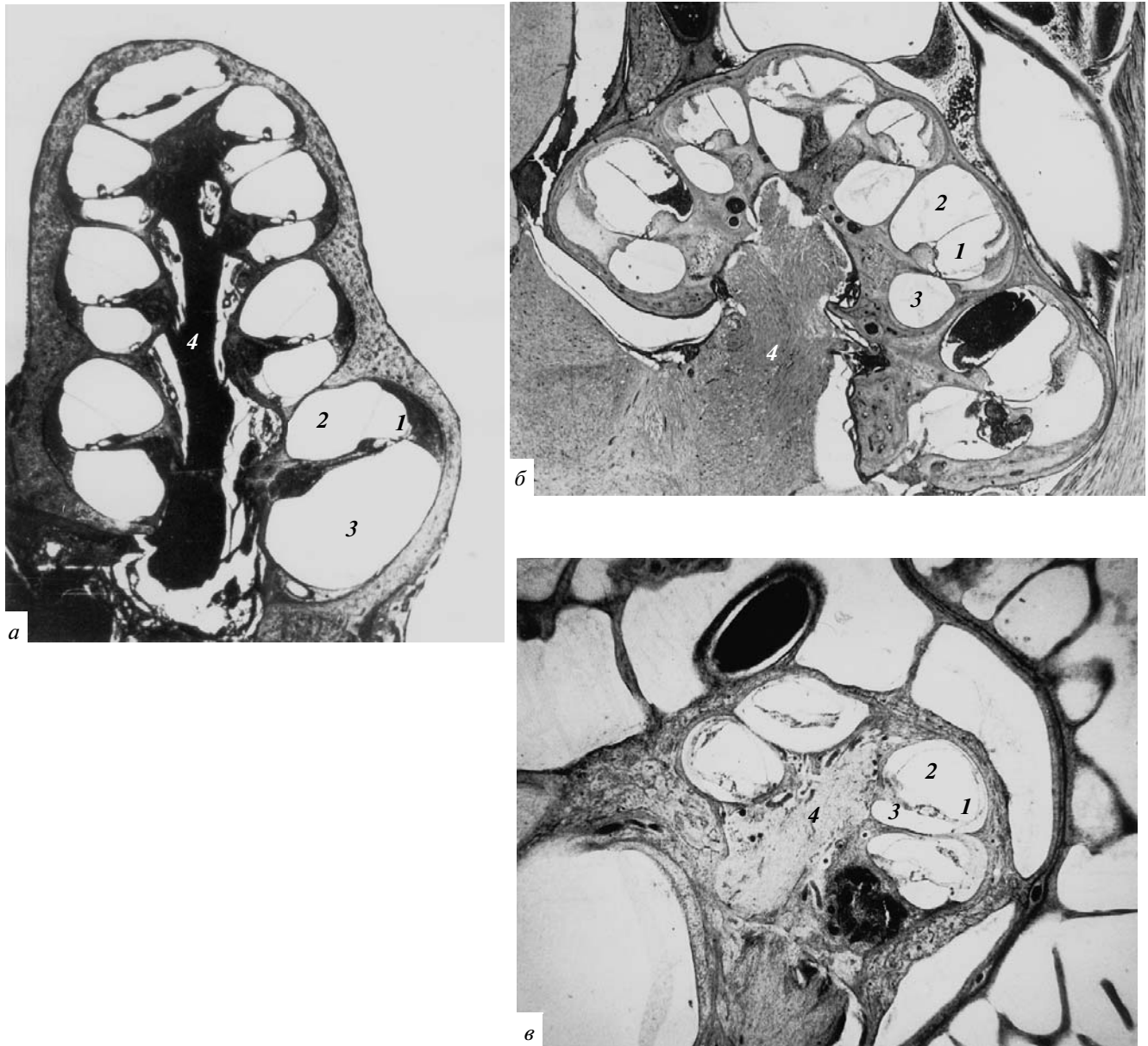
У большинства млекопитающих величина базального оборота улитки незначительно отличается от таковой расположенного выше оборота. Для представителей некоторых родов характерно резкое увеличение базального оборота улитки (землеройки, летучие мыши, зубатые китообразные, ластоногие).

У эхолоцирующих видов одним из важных приспособлений, обеспечивающих высокочастотный слух, является значительное 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 ее оборотов увеличено до 3.5.

В улитковом канале располагаются первичная и вторичная костные спиральные пластинки. Интересные особенности выявляются при сравнении первичной и вторичной костных спиральных пластинок в базальном и апикальном оборотах улитки. Протяженность первичной пластинки по длине улиткового хода изменяется значительно меньше таковой вторичной пластинки (Fleischer, 1973a, b).

Структура первичной костной спиральной пластинки неоднородна у различных видов. Образующие ее вестибулярный и тимпанальный костные листки могут быть как толстые и компактные, так и менее развитые. Например, у человека оба листка первичной спиральной пластинки имеют губчатое строение, в то время как у *Loxodonta* отмечено сильное разрыхление тимпанального листка (Fleischer, 1973a, b).

Вторичная костная спиральная пластинка у большинства млекопитающих в базальной части улитки более развита, чем в апикальной, где она



**Рис. 1.** Улитка млекопитающих в постнатальном развитии; продольный разрез через ось улитки; окраска гематоксилин-эозином: *a* – *Myocastor coypus* – 4.5 оборота улитки; *б* – *Rhinolophus ferrumequinum* – 3.5 оборота; *в* – *Talpa europaea* – 2 оборота; *г* – *Enhydra lutris* – 3 оборота; *д, е* – *Delphinus delphis* – 1.5 оборота, анатомический и гистологический препараты соответственно.

Условные обозначения: 1 – улитковый канал; 2 – вестибулярная лестница; 3 – барабанная лестница; 4 – модиолус (ось улитки); 5 – вестибулярный аппарат. Увел.  $\times 25$ .

утончается. У рукокрылых и зубатых китообразных вторичная пластинка занимает весь улитковый ход, простираясь от базального до апикального оборотов. У большинства млекопитающих и человека вторичная пластинка в базальной части улитки хорошо выражена, а в апикальной быстро исчезает.

Сопоставление строения двух спиральных пластинок показывает, что виды, обладающие толстой вторичной пластинкой, имеют хорошо развитую

первичную. В основном это характерно для форм с узкой базиллярной мембраной. У форм со слабо развитой вторичной костной пластинкой расстояние между двумя пластинками больше. Им характерна широкая базиллярная мембрана (*Talpa*, *Syncephalus*, *Spalax*, *Homo sapiens*).

Другой важной особенностью в строении улитки эхолоцирующих млекопитающих является хорошо развитая вторичная костная спиральная пластинка.

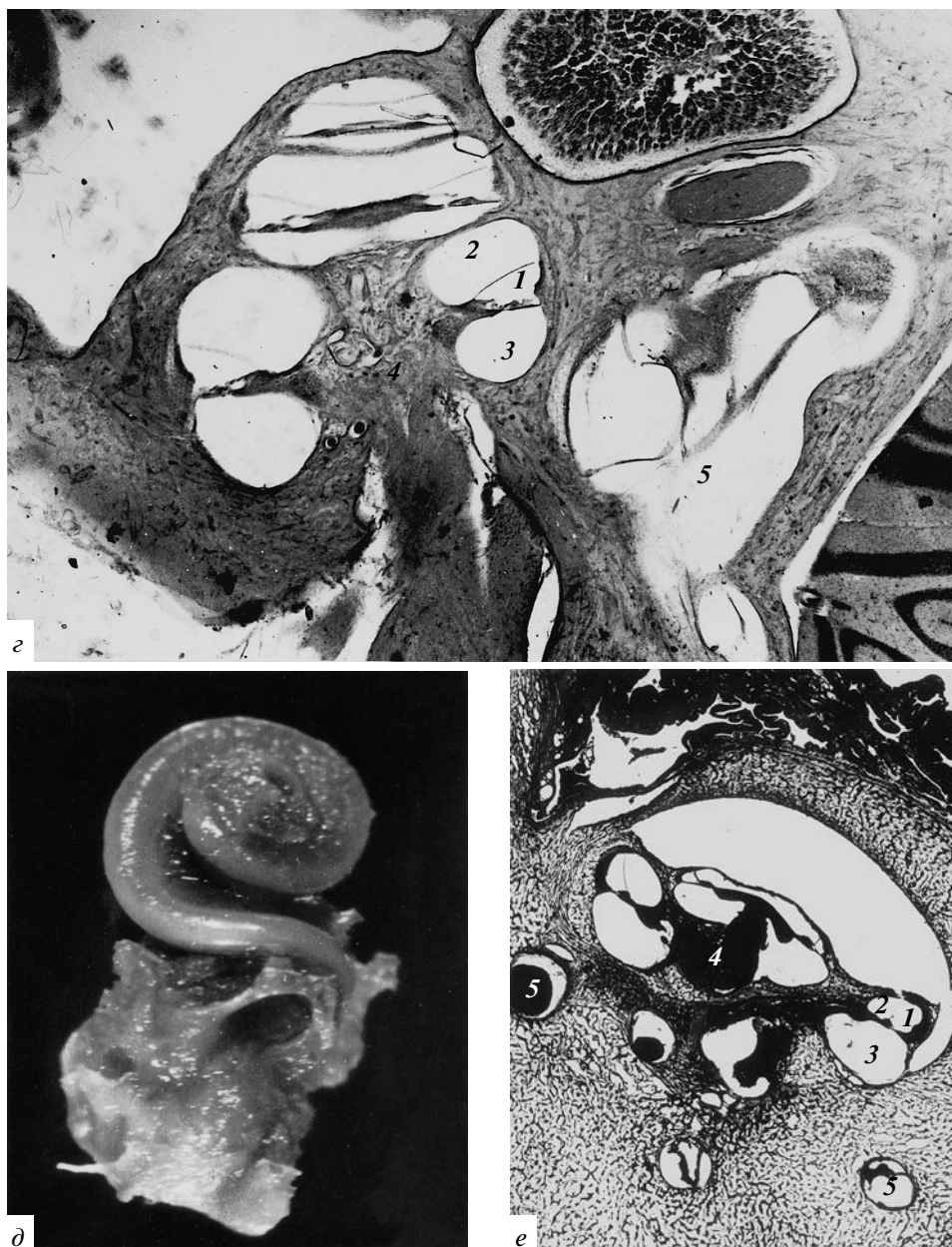
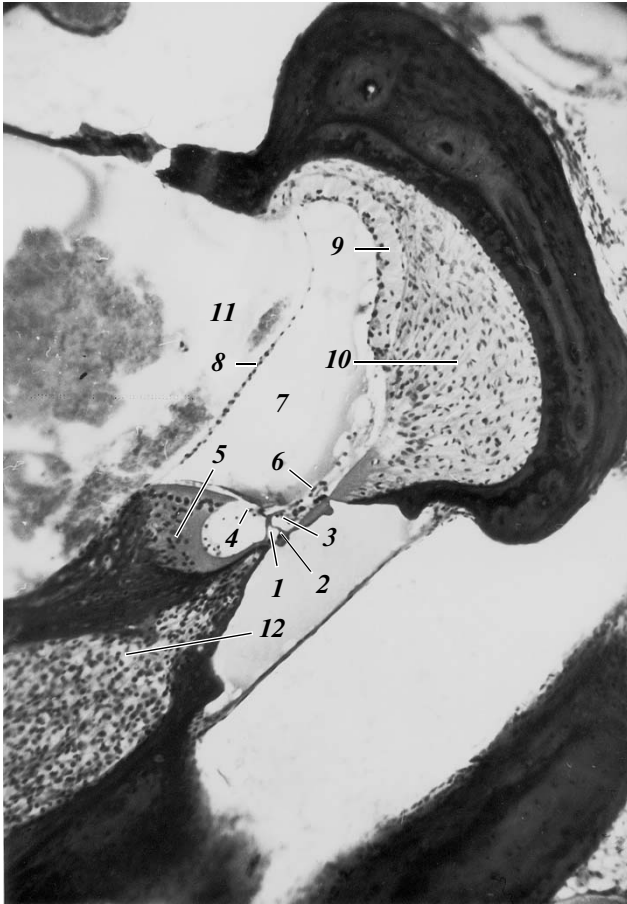


Рис. 1. Окончание.

Чем меньше расстояние между первичной и вторичной костными спиральными пластинками, тем уже ширина базилярной мембраны и более развита вторичная костная спиральная пластинка, жесткость которой уменьшается от базального оборота улитки к апикальному непрерывно и неравномерно.

Улитковый канал у млекопитающих на поперечном разрезе имеет вид треугольника, в котором различают три стенки – верхнюю, наружную и нижнюю. Верхняя образована рейснеровой мембраной. Наружная стенка выстилает верхнюю половину спиральной связки в виде сосудистой полоски, она

принимает участие в образовании эндолимфы. Нижняя стенка устроена наиболее сложно. Она является продолжением lamina spiralis ossea, на которой располагается спиральная губа с отходящей от нее текториальной мембраной и спиральная вырезка, за которой следует базилярная мембрана с расположенным на ее поверхности кортиевым органом. Базилярная мембрана прикрепляется к спиральной связке, состоящей из тонких коллагеновых волокон – струн, которые тянутся в виде радиального пучка, направленного перпендикулярно ее длине. Самые тонкие и короткие волокна располагаются в базаль-



**Рис. 2.** Общий вид кортиева органа у *Pipistrellus pipistrellus*, поперечный разрез через ось улитки на уровне базального оборота, окраска гематоксилин-эозином.

1 – столбы и туннель Корти; 2 – базилярная мембрана; 3, 4 – наружные и внутренние волосковые клетки соответственно; 5 – лимб; 6 – клетки Клаудиуса; 7 – улитковый канал; 8 – рейснерова мембрана; 9 – сосудистая полоска; 10 – спиральная связка; 11 – вестибулярная лестница; 12 – клетки спирального ганглия. Увел.: об.  $\times 90$ , ок.  $\times 5$ .

ном обороте улитки. По мере продвижения к вершине улитки эти волокна удлиняются и становятся более широкими.

Базилярная мембрана, на которой располагаются элементы кортиева органа, у большинства млекопитающих неоднородно расширяется по ее ходу. Так, у морской свинки (*Cavia porcellus*) и нутрии базилярная мембрана широкая в базальной части улитки, узкая – в медиальной и вновь расширяется в апикальной части. У зубатых китообразных (морская свинья *Phocoena phocoena*) диаметр базилярной мембраны изменяется от базального оборота к апикальному в 5.4 раза (Kolmer, 1908), у берердиуса – в 10 раз (Yamada, 1953).

У большинства млекопитающих базилярная мембрана имеет толщину до 29 мкм. У летучих мышей и зубатых китообразных она самая узкая и тон-

кая, так, например, толщина ее у дельфинов составляет 6.5 мкм.

Строение кортиева органа у многих видов проявляет черты сходства. Не изменяется и число рецепторных клеток у лоцирующих и нелоцирующих форм. Однако некоторые исследователи отметили особенности строения опорных элементов кортиева органа дельфинов и летучих мышей, у которых эти клетки увеличены в размерах и компактно расположены (Wever et al., 1971a, b; 1972). В пользу данных о высокой способности дельфинов и летучих мышей к переработке акустической информации (начиная с периферического отдела слухового анализатора) говорит увеличение числа (в три раза) и размеров клеток спирального ганглия по сравнению с человеком (Firbas, Welleschik, 1973).

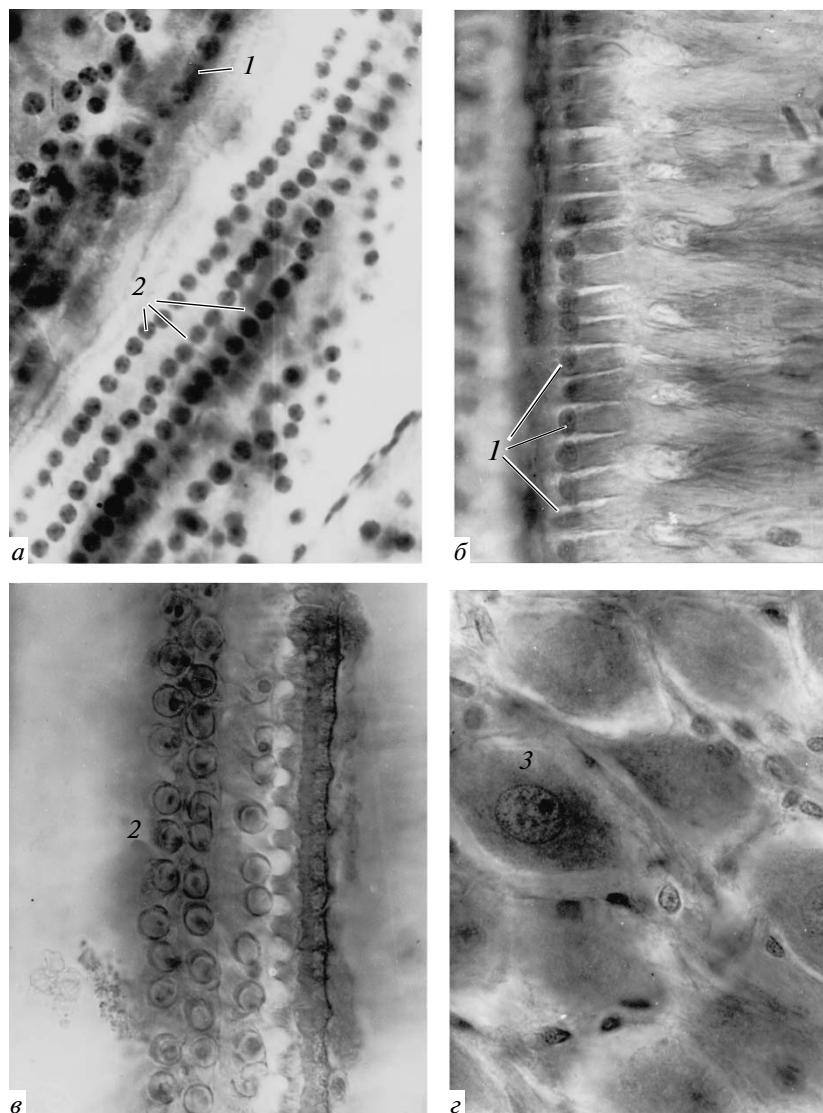
При изучении строения кортиева органа выявляются интересные данные. Прежде всего, это существование двух типов рецепторов разного эволюционного возраста (наружные и внутренние волосковые клетки), которые пространственно отделены друг от друга. Кроме того, еще крайне небольшое общее число рецепторных клеток и их достаточная стабильность у животных с самой разнообразной специализацией слуха. В слуховой системе приблизительно равным числом волосковых клеток и одинаковым характером их распределения вдоль базилярной мембраны обладают эхолоцирующие виды и животные с низкочастотным слухом.

Рецепторные клетки кортиева органа представлены внутренними (ВВК) и наружными (НВК) волосковыми клетками. ВВК имеют кувшинообразную форму и располагаются в один ряд между внутренними опорными клетками-фалангами и пограничными высокими внутренними вырезками. НВК обычно цилиндрической формы и располагаются в три ряда. В отличие от рецепторных опорные клетки кортиева органа своими основаниями лежат на базилярной мембране, что служит защитой рецепторных клеток от непосредственных колебаний (рис. 2, 3).

С внутренней стороны к кортиеву органу примыкает утолщение, расположенное на lamina spiralis ossea, – вестибулярная губа, от острого угла которой отходит текториальная мембрана, покрывающая сверху все элементы кортиева органа.

Строение кортиева органа, а также число его рецепторных элементов у большинства млекопитающих сходны. Общее число волосковых клеток у человека составляет 14975, у морской свинки – 8939, у кошки – 2500, кролика – 7800, тюленя – 17972, нерпы – 21792, у афалины – 17384, а у тихоокеанского короткоголового дельфина – 12899 (Ramprashad et al., 1976; таблица).

Число волосковых клеток обычно уменьшается в направлении от базального оборота улитки к апикальному. Объем ядер волосковых клеток кортиева органа, наоборот, увеличивается в том же направле-



**Рис. 3.** Кортиев орган у *Delphinus delphis*, продольный разрез через ось улитки на уровне базального оборота, окраска гематоксилин-эозином: *a* – общий вид; *б, в* – внутренние и наружные волосковые клетки соответственно; *з* – клетки спирального ганглия.

*1* – внутренние волосковые клетки (один ряд); *2* – наружные волосковые клетки (три ряда); *3* – клетки спирального ганглия. Увел.: об.  $\times 90$ , ок.  $\times 7$ .

нии, а также от внутреннего ряда НВК к периферии (Акимов, 1976).

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 одновременно позволяет использовать сравнительно небольшое количество параллельных каналов на периферии слуховой системы (Богословская, Солнцева, 1979).

Нейроны, иннервирующие слуховые рецепторные клетки, образуют спиральный ганглий – нервный узел акустической порции пары VIII черепно-мозговых нервов. Ганглий заполняет канал Розенталя в оси улитки и повторяет число спиральных завитков последней. Ганглиозный нейрон имеет, как правило, сильно расширенное тело с двумя отростками – периферическим и центральным. Тело нейрона покрыто особой, сложно устроенной миелинизированной оболочкой, или капсулой (Богословская, Солнцева, 1979).

Периферический отросток (дендрит) проникает в кортиев орган через отверстие в *habenula perforata*;

Некоторые количественные характеристики рецепторных и периферических нервных элементов слуховой системы млекопитающих (по: Богословская, Солнцева, 1979)

Вид	Число		Нейроны спирально-го ганглия		Число волокон слухового нерва	Источник
	оборотов улитки	рецепторов ВВК + НВК и их сумма	число	размеры, мкм		
Крыса	3	1899 + 7040 Σ8939			3000	Drooglever- Fortuyn, 1914; Wustefeld, 1957
Морская свинка	4.5	1660 + 6150 Σ7800				Retzius, 1884; Rasmussen, 1960; Perkins, Morest, 1975
Кролик	2.5	2600 + 9900 Σ12500	40000	15–22 18–22.5	50000	Schuknecht, 1960
Кошка	3	3232 + 13497 Σ16729				Retzius, 1884; Ramprashad et al., 1976
Кольчатая нерпа	2.5	3000 + 11500 Σ14500		16–25		Ramprashad et al., 1976
Гренландский тюлень	2.5	3654 + 14318 Σ17972	52000			Hall et al., 1974; Ramprashad et al., 1976
Тихоокеанский короткоголовый дельфин	1.75	3272 + 12899 Σ16350	65000	22.6		Wever et al., 1972; Богословская, Солнцева, 1979
Афалина	1.5	3451 + 13933 Σ17384	95004 94000	34.4–38.4 24–36	101000 104000	Wever et al., 1971a, b;
Человек	2.5	3400 + 13400 Σ16800	25500			Bredberg, 1968; Guild et al., 1931
Макак-резус		3475 + 11500 Σ14975	30500 30000			Retzius, 1884; Wever, 1949; Chow, 1951

таких отверстий у кошки насчитывают до 2500 (Sproendlin, 1966). Дендрит одет миелиновой (мякотной) оболочкой, которая утрачивается лишь при вхождении в отверстие habenula. Периферический отросток, как и центральный, является аксоном, поскольку место окончания миелиновой оболочки морфологически подобно перехвату Ранвье (Engstrom, Wersall, 1958) и, по существующим представлениям, именно в этой области, аналогичной начальному сегменту аксона, генерируется потенциал действия. Центральный отросток (аксон) вместе с себе подобными формирует слуховой нерв, волокна которого, объединившись с вестибулярными, входят в ЦНС на границе продолговатого мозга и варолиева моста (Богословская, Солнцева, 1979).

Не сложилось единого мнения о том, сколько типов клеток можно выделить среди нейронов спирального ганглия. В зависимости от методов и целей исследования применялись настолько разные критерии, что полученные результаты, несмотря на их принципиальный характер, очень трудно согласовать между собой. Мы считаем необходимым привести здесь основные точки зрения по этому вопросу.

Наиболее старым и общепринятым является деление ганглиозных клеток на два типа по характеру распределения их периферических отростков. Нейроны с радиальным распределением дендритов иннервируют только ВВК, причем каждый нейрон контактирует лишь с одной-двумя ВВК, при этом каждая из них взаимодействует со многими нейронами. Такие “радиальные” клетки составляют подавляющее большинство нейронов спирального ганглия и осуществляют проекцию улитки на мозговые центры по принципу “точка в точку”. Клетки второго типа имеют дендриты, идущие спирально на значительном протяжении вдоль хода завитков улитки и контактирующие с большим количеством НВК, которые в свою очередь связаны со спиральными дендритами многих нейронов (Smith, Sjostrand, 1961a, b). Гораздо менее многочисленные “спиральные” клетки осуществляют иннервацию кортиева органа на основе очень широкой конвергенции своих отростков. Существование ганглиозных элементов с разной геометрией периферических отростков было блестяще продемонстрировано с помощью метода Гольджи в улитке молодых крыс и кошек (Perkins, Morest, 1975). Как замечают авторы



этой работы, в пределах самого спирального ганглия оба типа нейронов практически неразличимы по форме и величине клеточных тел.

В исследованиях Спендлина (Spendlin, 1957, 1969, 1972, 1975), много сделавшего для познания структуры кортиева органа, у кошки также выделены два типа ганглиозных нейронов, но уже на основании миелинизации дендритов. Основным (95%) является тип клетки с миелинизированным дендритом, хорошо различимым ядром и ядрышком. Второй тип, составляющий только 5% от всех клеток, представлен более мелким нейроном с эксцентричным ядром и немиелинизированным дендритом.

Таким образом, в спиральном ганглии млекопитающих существуют два или три, а возможно, и более типов нейронов. Однако при анализе данных разных авторов остается неясным, как соотносятся между собой типы клеток, выделенные на основании различных структурных критериев, поскольку ни один из них полностью не совпадает с другим по количественным показателям. Кроме того, до сих пор не определено соответствие морфологических типов клеток спирального ганглия характеристикам их реакций и ответам волокон слухового нерва, которые зарегистрированы электрофизиологически (Kiang et al., 1965; Kohloffel, 1974).

Важными показателями общей структурной организации спирального ганглия и интенсивности слуховой функции являются такие характеристики, как число нейронов, их размеры, плотность распределения вдоль завитков улитки и соотношение с количеством волосковых клеток. У млекопитающих с разной специализацией слуха разница в числе ганглиозных нейронов намного значительней, нежели в числе рецепторов. Человек и дельфины, например, обладают приблизительно одинаковым количеством волосковых клеток, а число спиральных нейронов возрастает у эхолоцирующих форм в два–три раза. Отношение нейронов к рецепторным клеткам в среднем составляет: у дельфинов – 4–5.5 : 1, у тюленя и кошки – 3 : 1, у человека – 2 : 1. Для ушана из сем. гладконосых летучих мышей оно найдено равным 6 : 1 (Firbas, Wellenschick, 1973). Однако это соотношение непостоянно по всей длине улитки и постепенно снижается от 6 : 1 в базальном завитке до 3 : 1 в апикальном конце кортиева органа.

Слуховой нерв представляет собой сложную волокнистую систему, состоящую из нескольких компонентов. Основная его часть сформирована аксонами, или центральными отростками клеток спирального ганглия. Они передают специфическую информацию в первичные акустические центры, расположенные в ЦНС (Echandia, 1967). Было показано, что волокна от апикального завитка идут в центр слухового нерва, а от базального оборота – на периферию нервного ствола (Sando et al., 1965). Этот факт согласуется с электрофизиологическими данными по тонотопической организации слухового нерва. Существуют сведения о тонкой анатомиче-

ской структуре слухового нерва (Гаглоева, 1976). У кошки, обезьяны и человека нерв делится по характеру расположения волокон на дорсомедиальную, идущую от второго и третьего завитков улитки, и вентролатеральную, идущую от базального завитка, части (Gacek, Rasmussen, 1961). В сравнительно-анатомическом ряду дорсолатеральная часть нерва появляется только у животных с настоящей улиткой, и у высших представителей млекопитающих пучки ее более выражены и сильнее перекручены (Moskowitz, Liu, 1969).

Толщина слуховых волокон наземных млекопитающих в диаметре в среднем равна 2–4 мкм, тогда как у афалины обычным является диаметр 5–7 мкм. Из 50 поперечных сечений слуховых волокон афалины у 6 диаметр составляет 0.9–4, у 8 – 4–5 мкм, у 11 по 5–6 и 6–7 мкм соответственно, у 12 – 7–12 мкм и по 1–13 и 16 мкм соответственно. Эти значения получены при измерениях слуховых волокон на электроннограммах и соответствуют только диаметру аксоплазмы. Измерения толщины миелиновой оболочки обнаружили, что она прямо не зависит от размеров аксоплазмы и колеблется в пределах 0.7–2.5 мкм (Богословская, 1975).

Таким образом, сравнительно-морфологический анализ улитки млекопитающих показывает, что существуют два типа ее строения. Первый тип обнаруживают нелоцирующие млекопитающие, образ жизни которых не связан с использованием ультразвуковой ориентации. Для него характерен менее развитый базальный оборот улитки, широкая и толстая базилярная мембрана, большое расстояние между первичной и вторичной костными спиральными пластинками, слабое развитие вторичной пластинки и ее исчезновение в апикальных оборотах улитки.

Второй тип строения улитки отмечен у лоцирующих видов, использующих ультразвуковую ориентацию и эхолокацию (землеройки, крысы, летучие мыши, коты, дельфины). Для этого типа характерно значительное увеличение базального оборота улитки, узкая и тонкая базилярная мембрана, узкое расстояние между спиральными пластинками, хорошо развитая вторичная костная спиральная пластинка.

При адаптивной специализации у представителей различных экологических групп улитка приобретает некоторые видовые особенности, 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 путем параллельной эволюции, в процессе которой были созданы условия для их внутривидовой акустической коммуникации в условиях, неблагоприятных для зрения, и в свя-





**Рис. 4.** Гистотопография периферического отдела слуховой системы в дорсовентральных срезах головы у предплодов стадии 14–15 (подразделение внутреннего уха на кохлеарный и вестибулярный отделы): *a* – *Stenella attenuata*; *б* – *Balaenoptera acutorostrata*. 1 – улитковый канал; 2 – вестибулярный аппарат; 3, 4 – кохлеарный и вестибулярный ганглии соответственно; 5 – ушная капсула; 6 – полукружный канал; 7 – мозг.

зи со специфическими свойствами среды как канала акустической связи.

**Вестибулярный аппарат** у исследованных видов сохраняет те же компоненты, которые характерны для большинства млекопитающих, независимо от их экологической принадлежности. Он состоит из системы перепончатых мешочков и каналов, замкнутых между собой и заполненных эндолимфой. Эта система называется перепончатым лабиринтом, включающим круглый (sacculus) и овальный (utricle) мешочки, а также три полукружных канала, расположенных в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. В каждом из полукружных каналов имеются расширения – ампулы, образующие соединения с утрикулюсом. В ампулах располагаются рецепторные структуры – ампулярные кисты, или слуховые гребешки (crista ampullaris). Рецепторные структуры саккулуса и утрикулюса представлены слуховыми пятнами, или макулами: саккулярной

(macula sacculi), расположенной на латеральной стенке саккулуса; утрикулярной (macula utriculi), расположенной в основании утрикулюса; и macula neglecta, которая находится на медиальной стенке утрикулюса и располагается во внутреннем ухе, но у многих видов млекопитающих 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 вершках 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 (Титова, 1968).

Рецепторные пятна саккулярной и утрикулярной макул образуют относительно друг друга прямой угол. Существует предположение о том, что в структуре этих макул нет принципиальных различий (Burlet de, 1934), однако электронно-микроскопические исследования показали, что чувствующий эпителий органа равновесия состоит из рецепторных волосковых клеток типов I и II. Клетки типа I имеют кувшинообразную форму, а типа II – цилиндрическую; 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 типа I 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).

**Пренатальное развитие внутреннего уха.** Парный зачаток перепончатого лабиринта отмечен на стадии 2–3 пар сомитов (Wilson, 1914). На стадии 6–9 пар сомитов закладка перепончатого лабиринта представляет собой слуховую плакodu (Kappers, 1941). Далее на стадии 14–15 пар сомитов образуется слуховая ямка, из которой на стадии 20 пар сомитов (13-я стадия развития) развивается слуховой пузырек, который без особых границ переходит в эндолимфатический проток. На этой стадии развития появляется закладка слуховых косточек в виде сгущения мезенхимы.

У всех исследованных видов подразделение слухового пузырька на верхний и нижний отделы происходит на 14–15-й стадиях. Оба отдела окружены мезенхимой. В дальнейшем из верхнего отдела формируется вестибулярный аппарат, а из нижнего начинается формирование улиткового канала (рис. 4), в котором хорошо различимы основание, образо-

ванное цилиндрическим эпителием, и крыша, состоящая из кубического эпителия.

В верхнем отделе слухового пузырька наблюдается дифференциация вестибулярной части на полукружные каналы и мешочки. В кохлеарной части отмечен только удлиненный эндолимфатический канал, из которого в дальнейшем образуется улитка. На этой стадии наблюдается разделение слухового нерва на вестибулярную и кохлеарную ветви с их ганглиями.

На 16-й стадии улитковый канал начинает закручиваться по спирали, формируя нижний, или базальный, оборот улитки, окруженный ушной капсулой, состоящей из уплотненной мезенхимы. Развитие базального оборота улитки значительно опережает развитие медиального и апикального оборотов. Процесс образования оборотов улитки сопровождается формированием кохлеарного нерва, дорсовентральная часть которого направляется к медиальному и апикальному оборотам после их формирования. Вентролатеральная часть нерва идет к базальному обороту улитки. У наземных и некоторых полуводных видов размеры вестибулярного аппарата в два раза превосходят размеры улитки. У полуводных морских млекопитающих размеры этих структур обнаруживают сходство. И только у абсолютных гидробионтов (дельфины, киты) размеры улитки вдвое превосходят размеры вестибулярного аппарата. Дифференцировка клеточных элементов кортиева органа у них отсутствует (рис. 5).

Полукружные каналы очень узкие в диаметре у большинства исследованных видов. Саккулос и утрикулос 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 утрикулоса. Другие концы полукружных каналов впадают непосредственно в утрикулос, в результате чего образуются расширения — ампулы.

На 17-й стадии формируется медиальный оборот. Элементы улиткового хода не образованы, а клетки кортиева органа находятся на одной и той же стадии дифференцировки во всех оборотах улитки. Закончился основной процесс формирования улиткового хода. Начинается формирование базилярной и рейснеровой мембран, которые в отличие от других деталей улитки начинают развиваться одними из первых.

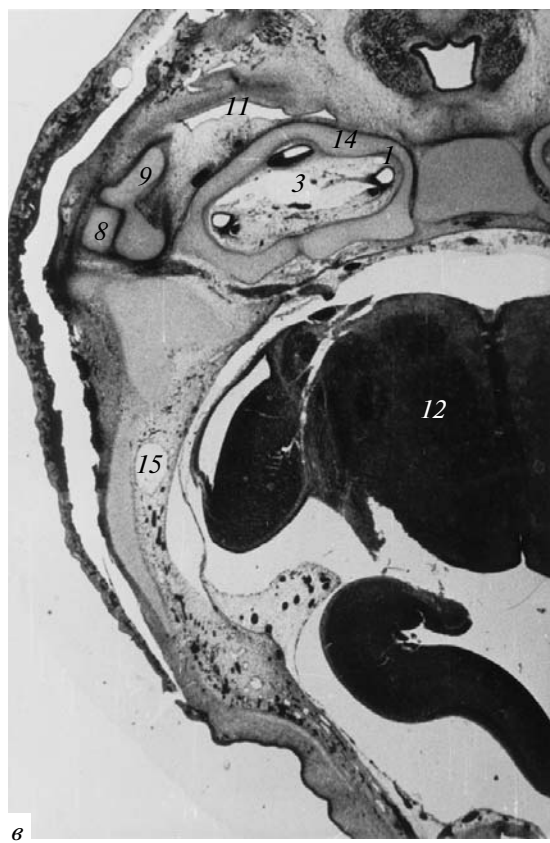
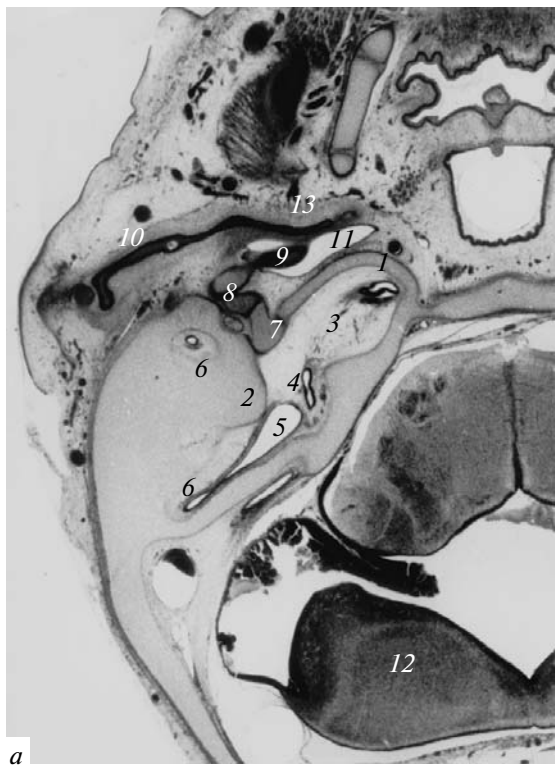
У наземных видов, ушастых тюленей и моржа размеры вестибулярного аппарата вдвое превосхо-

дят таковые кохлеарной части внутреннего уха; просветы полукружных каналов широкие, утрикулос овальной формы, а саккулос имеет более округлую форму (рис. 6, а, б, в, г, д). У настоящих тюленей размеры кохлеарной и вестибулярной частей внутреннего уха обнаруживают сходство, в то время как форма и размеры саккулоса, утрикулоса и полукружных каналов сохраняют сходство с наземными видами (рис. 6, в). У китообразных вестибулярный аппарат необычайно мал, он вдвое меньше размеров улитки (рис. 6, е). Связь между утрикулосом и саккулосом происходит с помощью узкого канала ductus utriculosaccularis, который открывается в ductus endolymphaticus. Утрикулос сообщается с саккулосом посредством саккуло-эндолимфатического канала. Увеличиваются просветы полукружных каналов, а также размеры саккулоса, утрикулоса 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 18-й 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*, *Phoca 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*).

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; формируется 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. Из цилиндрического эпителия улиткового канала образуются два утолщения: аксиальное и латеральное, из которых формируются структуры улиткового хода и клетки кортиева органа (рис. 6).

В вестибулярном аппарате увеличение размеров его структур происходит пропорционально росту предплода у всех исследованных видов. У ушастых



тюленей, как и у видов, образ жизни которых в большей степени связан с пребыванием на твердом 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, высланные цилиндрическим эпителием. Каждая из них несет свою строго специфическую функцию.

В сформированных ампулах полукружных каналов китообразных и ластоногих, как и у наземных видов, располагаются слуховые гребешки, или ампулярные кристы (*crista ampullaris*), рецепторный эпителий которых сходен по строению с таковым 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 (Гаглоева, 1973). Автор связывает это 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 происхо-

дит одновременная дифференцировка чувствующего эпителия в утрикулярной и саккулярной макулах. У китообразных первоначальная клеточная дифференцировка чувствующего эпителия отмечена в саккулярной макуле на одном из ее участков.

На 19-й стадии в улитке отмечено формирование модиолуса, образованного плотной соединительной тканью, между пучками которой располагаются многочисленные кровеносные сосуды. На данной стадии начинается дифференцировка элементов улиткового хода и клеток кортиева органа. Происходит уплощение клеток кубического эпителия и разрыхление соединительной ткани, прилежащей к этому эпителию. На этом месте начинается образование вестибулярной лестницы. Клетки кортиева органа дифференцируются из клеток цилиндрического эпителия, происходит их раздвигание. Клеточные элементы кортиева органа располагаются более разреженно и приобретают упорядоченность в расположении. Отсутствует резко выраженная базофилия ядер, обнаруженная у более ранних эмбрионов. Это начальный этап дифференцировки клеток кортиева органа. Клетки спирального ганглия находятся на прежней стадии дифференцировки, они компактно собраны, не имеют отчетливых границ. Отмечена дифференцировка эпителия сосудистой полоски, который состоит из 6–7 слоев клеток. Спиральная пластинка хрящевая, рейснерова мембрана сформирована, сосудистую полосу образует недифференцированный эпителий. Будущая спиральная вырезка состоит из многоядного высокоцилиндрического эпителия. Туннель еще не образован. Увеличены размеры нейронов спирального ганглия, а также кохлеарная и вестибулярная ветви слухового нерва. На последующих стадиях развития продолжается дифференцировка элементов улиткового хода и клеток кортиева органа (Солнцева, 1983, 1985а, б, 1986, 1996–1999б).

В ушной капсуле вокруг хондроцитов нарастает перичеселлюлярное вещество и образуются изогенные группы.

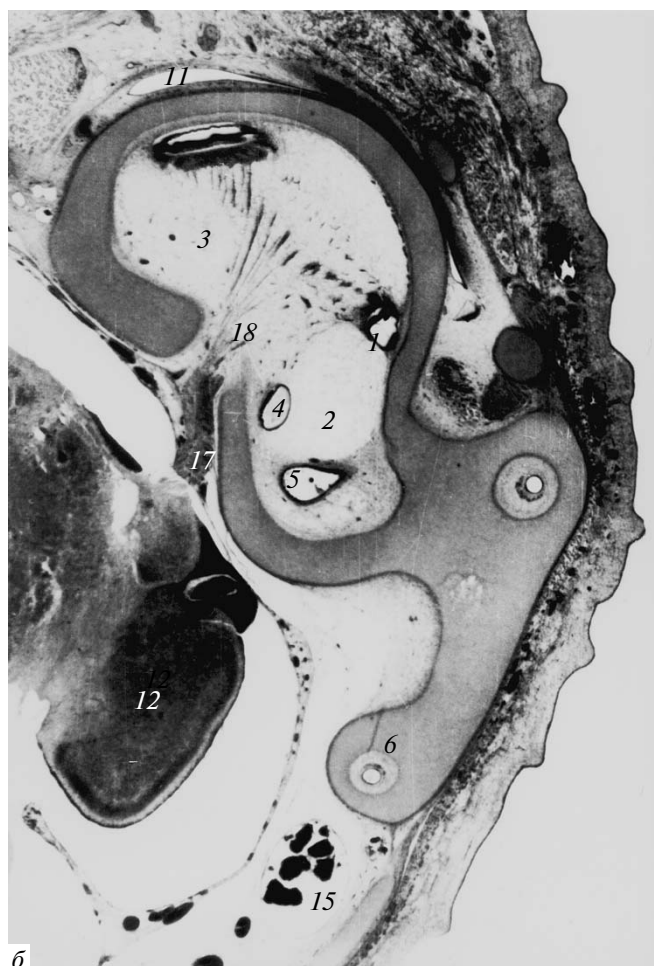
В вестибулярном аппарате дифференцировка чувствующего эпителия в саккулярной макуле на рецепторные и опорные клетки происходит одновременно в нескольких участках макул и крист, захватывая их большую поверхность. Хорошо прослеживается структура клеток, которые образуют мозаичность в расположении, как и клетки кортиева органа. Нейроны вестибулярного ганглия содержат

**Рис. 5.** Гистотопография периферического отдела слуховой системы в дорсовентральных срезах головы у предплодов стадии 16–17: а — *Eumetopias jubatis*; б — *Odobenus rosmarus divergens*; в — *Stenella attenuata*.

Условные обозначения здесь и на рис. 6: 1 — улитковый канал; 2 — вестибулярный аппарат; 3 — улитка; 4 — саккулус; 5 — утрикулус; 6 — полукружный канал; 7 — стремя; 8 — наковальня; 9 — молоточек; 10 — наружный слуховой проход; 11 — барабанная полость; 12 — мозг; 13 — барабанная перепонка; 14 — ушная капсула; 15 — венозный синус; 16 — вестибулярная ветвь слухового нерва; 17 — слуховой нерв; 18 — кохлеарная ветвь слухового нерва; 19 — стремени мышца; 20 — ампула полукружного канала; 21 — вестибулярная лестница; 22 — барабанная лестница; 23 — базальный оборот улитки; 24 — медиальный оборот улитки; 25 — связка.



a



б

**Рис. 6.** Гистотопография периферического отдела слуховой системы (дорсовентральные срезы головы предплодов):  
 а – *Sus scrofa domestica*, стадии 18–19; б – *Erignathus barbatus*, стадии 18–19; в – *Eumetopias jubatus*, стадии 18–19; г –  
*Odobenus rosmarus divergens*, стадии 19–20; д – *Balaenoptera acutorostrata*, стадии 18–19; е – *Stenella attenuata*,  
 стадии 18–19.

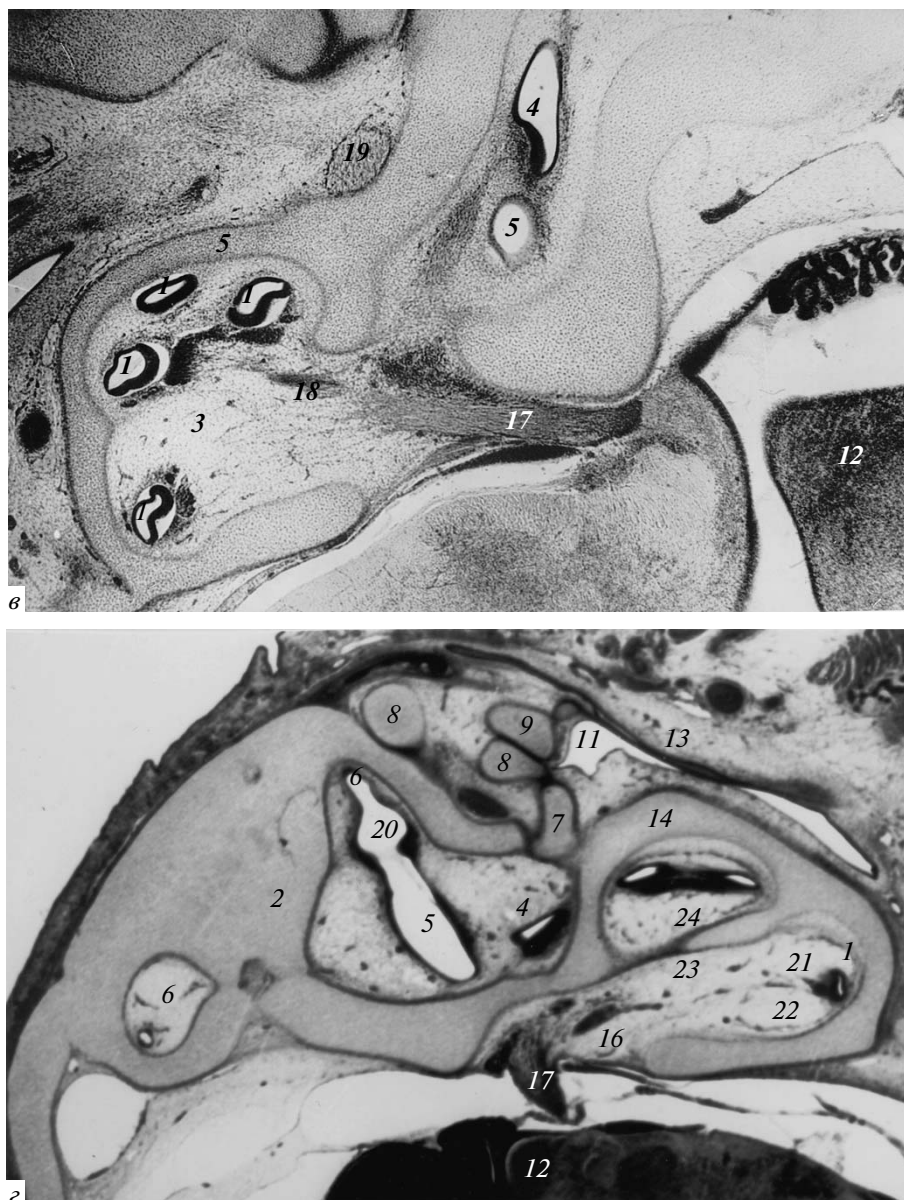


Рис. 6. Продолжение.

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 утрикулуса превосходят размеры саккулуса. У настоящих тюленей и китообразных утрикулос и саккулос обнаруживают сходные размеры.

На разрезе через базальный оборот улитки можно наблюдать начало формирования туннеля в виде появления между аксиальным и латеральным утолщениями небольшой бороздки. В эпителиальных клетках аксиального утолщения ядра располагаются разреженно, их кариоплазма светлая. Над этими клетками располагается темная полоска, которая

дает начало образованию текториальной мембраны. Из клеток аксиального утолщения образуются будущие ВВК, из эпителиальных клеток латерального утолщения — будущие НВК. Нейроны спирального ганглия с отчетливыми границами расположены на определенном расстоянии друг от друга. Ядра их светлые, с многочисленными ядрышками; прослеживаются нервные волокна, начинается процесс дифференцировки опорных элементов кортиева органа.

На 20-й стадии в улитковом канале формируются спиральный лимб, сосудистая полоска и текториальная мембрана. Сосудистую полоску образует недифференцированный эпителий. Будущая спираль-



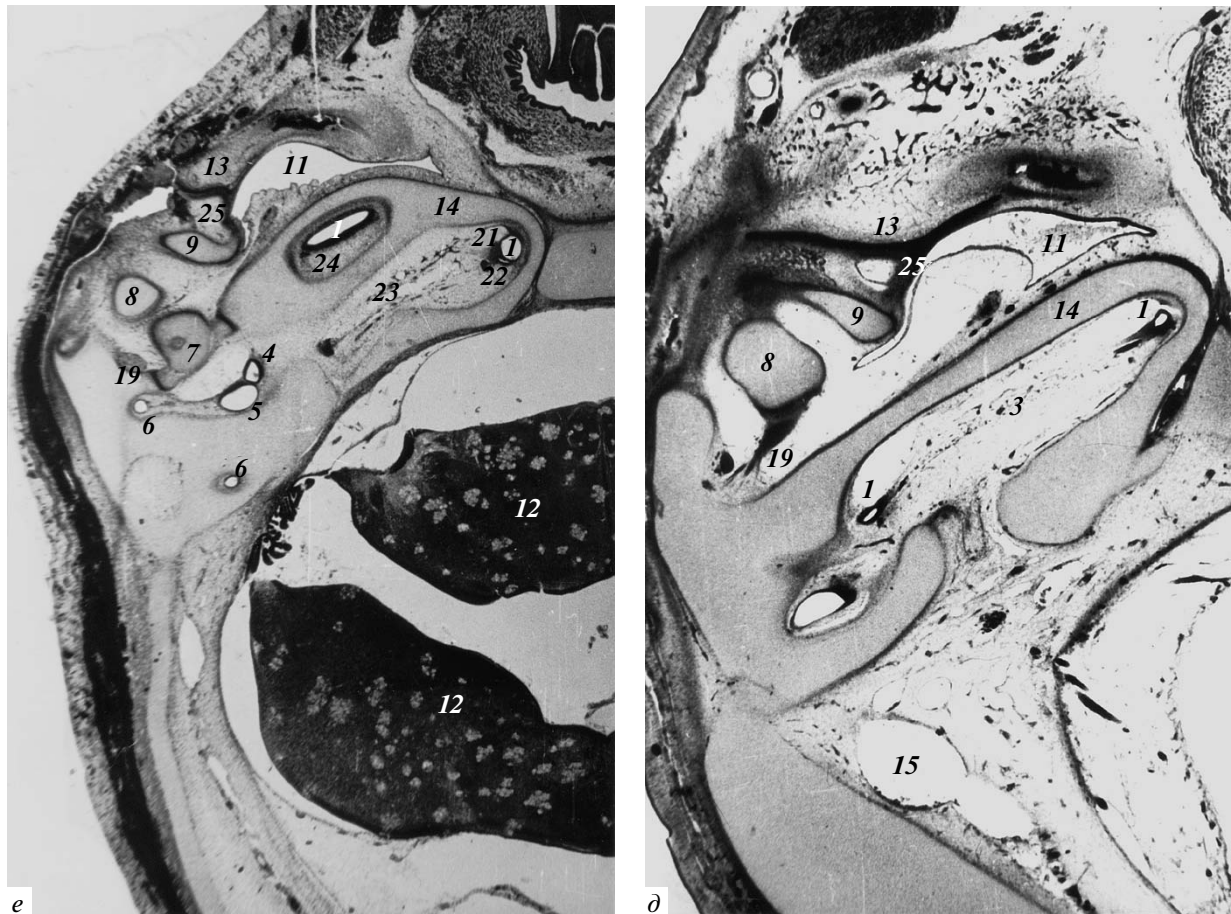


Рис. 6. Окончание.

ная вырезка состоит из многоядного высокоцилиндрического эпителия. Туннель еще не образован. Увеличены размеры нейронов спирального ганглия, а также кохлеарная и вестибулярная ветви слухового нерва. На последующих стадиях развития продолжается дифференцировка элементов улиткового хода и клеток кортиева органа. Увеличены размеры улитки. На данной стадии закончился основной процесс анатомического формирования структур внутреннего уха.

Вестибулярный аппарат ушастых тюленей и моржа вдвое больше кохлеарной части, как и у наземных млекопитающих; у настоящих тюленей размеры вестибулярного аппарата сходны. У китообразных он вдвое меньше улитки. Продолжается клеточная дифференцировка чувствующего эпителия макул, крист, кортиева органа. Сформированы кохлеарная и вестибулярная ветви слухового нерва.

Сравнительный анализ развития структур внутреннего уха показывает, что только у абсолютных гидробионтов размеры вестибулярного аппарата вдвое меньше размера улитки, что указывает на пер-

востепенное значение слуховой функции в жизнедеятельности этих млекопитающих.

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.

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.



У представителей различных экологических групп в раннем эмбриогенезе слуховые и вестибулярные структуры отделяются друг от друга одновременно и обнаруживают сходные черты строения. 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. Эти черты строения обусловлены особенностями среды обитания и развиваются из гомологичных зачатков периферического отдела слуховой системы параллельно у филогенетически далеких и близких форм; сформированные в раннем предплодном периоде морфологические особенности периферического отдела слуховой системы млекопитающих продолжают развиваться в плодном периоде и в ходе раннего периода постнатального развития.

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, копытные) дифференцировка структур внутреннего уха завершается к моменту рождения.

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 твердом 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 определенной 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.

Значительное увеличение размеров улитки по сравнению с размерами вестибулярного аппарата, как и другие особенности в строении улиткового хода и клеток кортиева органа у эхолоцирующих мле-

копитающих, являются адаптацией улитки к восприятию частот широкого диапазона, включая ультразвук (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. Только у водных видов происходит перераспределение функций внутреннего уха, где первостепенное значение приобретает слуховая функция, — это имеет важное значение для нормальной жизнедеятельности этих видов в условиях постоянного обитания в водной среде.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акимов В.Н. О морфологической и функциональной неоднородности рядов наружных волосковых клеток спирального органа улитки морской свинки // Вестн. оториноларингологии. 1976. № 3. С. 16–19.
- Богословская Л.С. Ультраструктура спирального ганглия и слухового нерва афалины // Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. по изучению морских млекопитающих. Т. 1. Киев: Наук. думка, 1975. С. 39–41.
- Богословская Л.С., Солнцева Г.Н. Слуховая система млекопитающих. М.: Наука, 1979. 238 с.
- Гаглоева К.Е. Развитие слухового и вестибулярного анализаторов человека // Вопросы морфологии нервной системы. М.: Медгиз, 1973. С. 54–60.
- Гаглоева К.Е. Топографо-анатомические взаимоотношения периферического звена слухового анализатора в сравнительно-анатомическом аспекте // Функциональные структурные основы системной деятельности и механизмы пластичности мозга. М.: Медгиз, 1976. С. 14–17.
- Дыбан А.П., Пучков В.Ф., Баранов В.С. и др. Лабораторные млекопитающие: мышь *Mus musculus*, крыса *Rattus norvegicus*, кролик *Oryctolagus cuniculus*, хомячок *Cricetus griseus* // Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 505–563.
- Солнцева Г.Н. Ранний эмбриогенез периферического отдела слухового анализатора у представителя зубатых китообразных *Stenella attenuata* // Онтогенез. 1983. Т. 14. № 3. С. 312–318.
- Солнцева Г.Н. Ранний эмбриогенез периферического отдела слухового анализатора представителя усатых китообразных (*Balaenoptera acutorostrata*) // ДАН СССР. 1985а. Т. 280. № 6. С. 1428–1432.
- Солнцева Г.Н. Формирование периферического отдела слухового анализатора у представителя настоящих тюленей морского зайца (*Erignathus barbatus*) // Там же. 1985б. Т. 285. № 6. С. 1504–1508.
- Солнцева Г.Н. Ранний эмбриогенез периферического отдела слухового анализатора моржа (*Odobenus rosmarus divergens*) // Там же. 1986. Т. 288. № 4. С. 984–988.
- Солнцева Г.Н. Структурно-функциональная организация периферического отдела слухового анализатора северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) // Там же. 1987. Т. 293. № 2. С. 450–458.

- Солнцева Г.Н. Морфологические адаптации периферического отдела слухового анализатора у эхолоцирующих китообразных в пре- и постнатальном развитии // Там же. 1988а. Т. 298. № 1. С. 219–224.
- Солнцева Г.Н. Формирование периферического отдела слухового анализатора у представителя настоящих тюленей кольчатой нерпы (*Pusa hispida*) // Там же. 1988б. Т. 302. № 6. С. 1489–1493.
- Солнцева Г.Н. Развитие вестибулярного аппарата у представителя водных млекопитающих, *Stenella attenuata* // Там же. 1996. Т. 347. № 1. С. 141–144.
- Солнцева Г.Н. Ранний эмбриогенез вестибулярного аппарата у представителя настоящих тюленей, морского зайца (*Phocidae*, *Erignathus barbatus*) // Там же. 1997а. Т. 354. № 2. С. 283–286.
- Солнцева Г.Н. Пренатальное развитие вестибулярного аппарата у моржа (*Pinnipedia*: *Odobenidae* – *Odobenus rosmarus divergens*) // Там же. 1997б. Т. 355. № 6. С. 846–849.
- Солнцева Г.Н. Структурно-функциональная организация периферической слуховой системы афалины (*Odontoceti*: *Tursiops truncatus*) в пре- и постнатальном развитии // Черноморская афалина. М.: Наука, 1997в. С. 420–441.
- Солнцева Г.Н. Развитие органов слуха и равновесия у представителя ушастых тюленей – сивуча // Докл. АН. 1998а. Т. 358. № 1. С. 140–144.
- Солнцева Г.Н. Развитие вестибулярного аппарата мало-го полосатика в сопоставлении с развитием слуховых структур (*Cetacea*: *Mysticeti* – *Balaenoptera acutorostrata*) // Там же. 1998б. Т. 361. № 1. С. 138–142.
- Солнцева Г.Н. Структурно-функциональная организация периферической слуховой системы северного морского котика в пре- и постнатальном онтогенезе // Северный морской котик. М.: Наука, 1998в. С. 303–319.
- Солнцева Г.Н. Сопоставление слуховых и вестибулярных структур у представителя зубатых китообразных – белухи (*Cetacea*: *Odontoceti* – *Delphinapterus leucas*) // Докл. АН. 1999а. Т. 364. № 5. С. 714–718.
- Солнцева Г.Н. Сравнительный анализ развития органов слуха и равновесия у представителя настоящих тюленей – кольчатой нерпы (*Pinnipedia*: *Phocidae* – *Pusa hispida*) // Там же. 1999б. Т. 365. № 6. С. 849–852.
- Тимова Л.К. Развитие рецепторных структур внутреннего уха позвоночных. Л.: Наука, 1968. 217 с.
- Bredberg G. Cellular patterns and nerve supply of the human organ of Corti // *Acta Otolaryngol.* 1968. V. 236. Suppl.
- Burlet H.M. de Vergleichende Anatomie des statoakustischen Organs // *Handb. Vergl. Anat. Wirb.* 1934. V. 2. № 2. P. 1293.
- Chow K.L. Numerical estimates of the auditory central nervous system of the rhesus monkey // *J. Comp. Neurol.* 1951. V. 95. P. 159–175.
- Drooglever-Fortuyn A.B. Cortical cell lamination of the hemispheres of some rodents // *Arch. Neurol. Pathol.* (L.) 1914. V. 6. P. 221–354.
- Echandia R.L.R. An electron microscopic study on the cochlear innervation. I. The recepto-neural junctions at the outer hair cells // *Z. Zellforsch.* 1967. V. 78. P. 30–46.
- Engstrom H., Wersall J. Structure and innervation of the inner ear sensory epithelia // *Intern. Rev. Cytol.* 1958. V. 7. P. 535.
- Firbas W., Welleschik B. A quantitative study on the spiral ganglion of the chiroptera // *Period. Biologorum.* 1973. V. 75. № 1. P. 67–70.
- Fleischer G. On structure and function of the middle ear in the bottle-nosed dolphin (*Tursiops truncatus*) // *Proc. 9th Ann. Conf. Biol. Sonar and Diving Mammals.* Stanford Res. Institute Press, 1973a. P. 137–179.
- Fleischer G. Studien am Skelett des Gehörorgans der Säugetiere, einschliesslich des Menschen // *Säugetierk. Mitt.* 1973b. V. 21. Ch. 2–3. P.131–239.
- Gacek R., Rasmussen G.L. Fibre analysis of the stato-acoustic nerve in guinea pigs, cats and monkeys // *Anat. Rec.* 1961. V. 139. P. 455–463.
- Guild S.R., Crowe S.J., Bunch C.C., Polvogt L.M. Correlations of differences in the density of innervation of the organ of Corti with differences in the acuity of hearing, including evidence as to the location in the human cochlea of the receptors of certain tones // *Acta Otolaryngol.* 1931. V. 15. P. 269–308.
- Hall J.G., Lindeman H.H., Mathisen H. The cochlea and the cochlear nuclei in the seals *Cystophora cristata* and *Phocida groenlandica* // *Neurobiology.* 1974. V. 2. P. 105–115.
- Kappers A. Kopfplacoden bei Wirbeltieren // *Ergebn. Anat. Entwicklungsgeschichte.* 1941. V. 33. P. 370.
- Kiang N., Pfeiffer R., War W.B., Backus A. Stimulus coding in the cochlear nucleus // *Ann. Oto-Rhino-Laryngol.* 1965. V. 74. № 2. P. 463–485.
- Kohloffel L.U.E. Recordings from spiral ganglion neurons // *Psychophysical Models and physiological facts in hearing* / Eds. Zwicker E., Terhard E. Berlin: Springer, 1974. P. 1–2.
- Kolmer W. Über das hautige Labyrinth des *Delphins* // *Anat. Anz.* 1908. V. 32. P. 295–300.
- Moskowitz N., Liu J.-Ch. Projections of the cochlear nerve fibers of the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*) // *Anat. Rec.* 1969. V. 163. P. 233–245.
- Perkins R.E., Morest D.K. A study of cochlear innervation patterns in cats and rats with the Golgi method and Nomarski optics // *J. Comp. Neurol.* 1975. V. 163. № 2. P. 129–158.
- Ramprasad F., Ronald K., Geraci J., Smith T.G. A comparative study of surface preparations of the organ of Corti of the harp seal (*Pagophilus groenlandicus*, Erxleben, 1777) and the ringed seal (*Pusa hispida*). I. Sensory cell population and density // *Canad. J. Zool.* 1976. V. 54. № 1. P. 1–9.
- Rasmussen G.L. Efferent fibers of the cochlear nerve and cochlear nucleus // *Neural mechanisms of the auditory and vestibular systems.* Ch. C / Eds. Rasmussen G.L., Windle W.F. Springfield, 1960. P. 105–115.
- Retzius G. Das Gehörorgan der Wirbeltiere. II. Das Gehörorgan der Reptilien, der Vogel und der Säugetiere. Stockholm, 1884.
- Sando I. The anatomical interrelationships of the cochlear nerve fibers // *Acta Otolaryngol.* 1965. V. 59. P. 417–436.

- Schuknecht H.F.* Techniques for study of cochlear function and pathology in experimental animals // *Ibid.* 1960. V. 58. P. 377–397.
- Smith C.A., Sjostrand F.A.* Structure of the nerve endings on the external hair cells of the guinea pig cochlea as studied by serial section // *J. Ultrastruct. Res.* 1961a. V. 5. P. 523–556.
- Smith C.A., Sjostrand F.S.* A synaptic structure in the hair cells of the guinea pig cochlea // *Ibid.* 1961b. V. 5. P. 184–192.
- Spoendlin H.* Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Cortischen Organ des Meerschweinchens // *Prakt. Oto-Rhino-Laryngol.* 1957. V. 10. P. 192.
- Spoendlin H.* The organisation of the cochlear receptor. Basel: Karger, 1966.
- Spoendlin H.* Innervation patterns in the organ of Corti of the cat // *Acta Otolaryngol.* 1969. V. 67. P. 239.
- Spoendlin H.* Innervation densities of the cochlea // *Ibid.* 1972. V. 73. P. 235–247.
- Spoendlin H.* Retrograde degeneration of the cochlear nerve // *Ibid.* 1975. V. 79. P. 266–275.
- Wersall J., Frock A., Lundquist P.G.* Structural basis for directional sensitivity in cochlear and vestibular sensory receptors // *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 1965. V. 30. P. 115–145.
- Wever E.G.* Theory of hearing. N.Y.: J. Willey and Sons, 1949. P. 291–293.
- Wever E.G., McCormick J.G., Palin J., Ridgway S.H.* The cochlea of the dolphin, *Tursiops truncatus*: hair cells and ganglion cells // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1971a. V. 68. P. 2908–2912.
- Wever E.G., McCormick J.G., Palin J., Ridgway S.H.* The cochlea of the dolphin, *Tursiops truncatus*: general morphology // *Ibid.* 1971b. V. 68. P. 2381–2385.
- Wever E.G., McCormick J.G., Palin J., Ridgway S.H.* Cochlear structure in the dolphin, *Lagenorhynchus obliquidens* // *Ibid.* 1972. V. 69. P. 657–661.
- Wilson J.T.* Observations upon young human embryos // *J. Anat. Physiol.* 1914. V. 48. P. 315.
- Wustefeld E.* Experimentelle Untersuchungen zum Problem der Schallanalyse im Innenohr // *Z. Mikr. Anat. Forsch.* 1957. V. 63. № 3. P. 327–387.
- Yamada M.* Contribution to the anatomy of the organ of hearing of Whales // *Sci. Repts Whales Res. Inst.* 1953. V. 8. P. 1–79.

## Inner Ears (Auris Interna) of Mammals in Ontogenesis

G. N. Solntseva

*Severtsov Institute of Ecological and Evolutionary Problems, Russian Academy of Sciences,  
Leninskii Prospect 33, Moscow 119071  
e-mail: gsolntseva@yandex.ru*

**Abstract**—In both phylogenesis and ontogenesis, the inner ear is formed first as a core, which, phylogenetically, is the most ancient part of the peripheral region of the auditory system. Along with the development of the inner ear, other links of different evolutionary ages (the auricle is a phylogenetically young link) begin to form in the peripheral auditory system.