

УДК 591

СРЕДНЕЕ УХО МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ОНТОГЕНЕЗЕ

© 2011 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 12.06.10 г.

Окончательный вариант получен 28.09.10 г.

Среднее ухо млекопитающих характеризуется разнообразными структурными вариациями и широким спектром адаптационных преобразований, связанных с особенностями экологии вида, сохраняя общий основной принцип строения у большинства млекопитающих. У филогенетически далеких видов, но сходных по экологической специализации, возникают черты параллелизма в развитии отдельных элементов слуховых косточек, а также в способе их соединения между собой и прикрепления в барабанной полости. На пути адаптации к водному образу жизни у полуводных и водных видов появляются новые дополнительные структуры, несвойственные для исходных наземных форм. Использование эколого-морфологического подхода при изучении периферического отдела слуховой системы у млекопитающих с различной экологической специализацией в онтогенезе позволило установить, что особенности в ее строении у различных групп млекопитающих обусловлены приспособлением животных к конкретным акустическим свойствам среды обитания. Главными в эволюции являются морфофункциональные адаптации периферической слуховой системы, направленные на оптимизацию слуховой чувствительности в различных по физическим свойствам средах обитания. Адаптивные особенности в строении среднего уха водных видов появляются на ранних стадиях развития, несмотря на то, что развитие в утробе матери происходит без непосредственного влияния условий окружающей среды.

Ключевые слова: bulla tympanica, барабанная полость, молоточек, наковальня, стремя, барабанная перепонка, кавернозное сплетение, венозные синусы

Значительные успехи последних десятилетий в изучении слуховой системы, связанные с появлением принципиально новой акустической аппаратуры, привели к кардинальному пересмотру традиционных представлений о способах и значении звуковой сигнализации в мире животных. Работы в области биоакустики млекопитающих продемонстрировали необычайную значимость слуха для пространственной ориентации и коммуникации всех представителей этого класса.

В процессе эволюции произошли значительные изменения в развитии слуховой системы у ряда позвоночных животных. Морфологическая перестройка коснулась всех звеньев периферического отдела слуховой системы и, прежде всего, наружного и среднего уха как филогенетически наиболее молодых образований. Например, в среднем ухе вместо одной слуховой косточки, характерной для низших позвоночных – колумеллы, появляются три косточки: молоточек, наковальня и стремечко. Такая система слуховых косточек обеспечила млекопитающих специальной механической системой, способной увеличивать звуковое давление на мембрану овального окна внутреннего уха. Передача звукового давления из воздушной

среды в жидкость улитки является наиболее эффективным приспособлением у млекопитающих в эволюционном плане.

В результате многолетних исследований слуховых и вестибулярных структур у наземных млекопитающих и человека накопился целый ряд фундаментальных работ, выполненных на морфологическом, электронно-микроскопическом и физиологическом уровнях.

Большие трудности в сборе эмбрионального материала по морским млекопитающим неизбежно приводили к тому, что органы слуха и равновесия большой группы млекопитающих долгое время оставались неизученными и выпадали из общей схемы изучения развития этих органов у млекопитающих в целом. Все это не давало ответа на многие вопросы, касающиеся структурной организации периферической слуховой системы у различных групп млекопитающих, и не позволяло установить общие закономерности развития периферической слуховой системы у млекопитающих в целом.

Наиболее важные данные относительно адаптивных и эволюционных изменений слуховой си-

стемы можно получить только путем сравнительных исследований эмбриогенеза этой системы у широкого набора видов, филогенетически близких, но с разной экологией, и филогенетически далеких, но со сходным образом жизни.

Задача настоящего исследования — выявление видовых и адаптивных особенностей в строении среднего уха у млекопитающих с различной экологией в пре- и постнатальном онтогенезе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В постнатальном онтогенезе были исследованы следующие виды млекопитающих: Insectivora (*Talpa europaea*); Chiroptera (*Rhinolophus ferrumequinum*, *Pipistrellus pipistrellus*); Rodentia (*Rattus norvegicus*, *Miocastor coypus*, *Cavia porcellus*); Cetacea (Odonotoceti: *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 были исследованы представители наземных (Rodentia: *Rattus norvegicus*, *Cavia porcellus*; Artiodactyla: *Sus scrofa domestica*); воздушных (Chiroptera: *Rhinolophus ferrumequinum*, *Nictalus noctula*); полуводных (Otariidae: *Eumetopias jubatus*; Phocidae: *Pusa hispida*, *Erignathus barbatus*; Odobenidae: *Odobenus rosmarus divergens*) и водных млекопитающих (Odonotoceti: (*Stenella attenuata*, *Tursiops truncatus*, *Delphinus delphis*, *Phocoena phocoena*, *Delphinapterus leucas*; Mysticeti: *Balaenoptera acutorostrata*).

Морфологический материал фиксировали 10% нейтральным формалином и фиксаторе Витмаака, обезживали 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

Периферический отдел слуховой системы млекопитающих включает три звена: наружное, среднее и внутреннее ухо.

Наружное и среднее ухо являются звукопередающим аппаратом. Звуковая волна проходит через

наружное ухо, вызывая колебания барабанной перепонки. Эти колебания через цепь слуховых косточек передаются во внутреннее ухо, в котором механические колебания преобразуются в нервные раздражения.

Изучение среднего уха млекопитающих издавна привлекало внимание многих исследователей, поэтому в настоящее время существует ряд фундаментальных работ, посвященных сравнительно-анатомическому исследованию элементов среднего уха у представителей разных отрядов (Hyrthl, 1848; Doran, 1878; Denker, 1899; Bondy, 1907; Frey, 1911; Crowe et al., 1931; Wassif, 1948; Yamada, 1953; Webster, 1960; Werner, 1960; Hentzen, 1970; Ramprasad et al., 1973 и др.).

Среднее ухо млекопитающих представлено барабанной полостью (*cavum tympani*), которая евстахиевой трубой соединяется с полостью глотки, барабанной перепонкой (*membrana tympani*) и цепью слуховых косточек (*ossicula auditus*): молоточек (*malleus*), наковальня (*incus*) и стремя (*stapes*). К слуховым косточкам прикрепляются связки и две мышцы среднего уха (*m. tensor tympani*, *m. stapedius*). Мышцы барабанной полости регулируют передачу звуковой энергии и предохраняют внутреннее ухо от сверхинтенсивных звуков. Связки удерживают слуховые косточки в определенном положении.

Среднее ухо отделено от наружного барабанной перепонкой, натянутой на барабанное кольцо (*annulus tympanicus*). Барабанная перепонка образована тремя слоями. Ее основу составляют радиально и циркулярно направленные соединительнотканые волокна, которые в центре срastaются с перистомом рукоятки молоточка (*manubrium mallei*), вправленной в перепонку. Барабанная перепонка изнутри покрыта слизистой оболочкой (*stratum mucosum*), образованной однослойным плоским эпителием, а снаружи — кожным покровом (*stratum cutaneum*), лишенным волос, желез и сосочкового слоя. Барабанная перепонка имеет вид конуса с вершиной, обращенной в барабанную полость. На барабанной перепонке различают натянутую часть (*pars tensa*) и небольшой участок — ненапрянутую часть (*pars flaccida*), которая лишена основы, поэтому более подвижна.

Барабанную полость выстилает слизистая оболочка, в среднем слое которой располагаются кровеносные сосуды, от количества которых зависит толщина самой оболочки. Барабанная полость расположена между наружным слуховым проходом и лабиринтом внутреннего уха и отделена от этих образований тонкими мембранами. В барабанной полости различают 6 стенок: переднюю, в которой находится устье евстахиевой трубы, заднюю, имеющую отверстие, ведущее в *antrum mastoideum*, медиальную, верхнюю, латеральную, об-

разованную барабанной перепонкой, и дно. Медиальная стенка образована капсулой лабиринта и отделяет среднее ухо от внутреннего. В этой стенке располагаются овальное и круглое окна. Верхняя стенка имеет вид костной перегородки.

Слуховые косточки млекопитающих устроены более сложно, чем у представителей других классов наземных позвоночных. Молоточек дифференцирован на головку (*capitulum mallei*), шейку (*collum mallei*) и рукоятку (*manubrium mallei*). Головка несет суставную поверхность для соединения с наковальней. На медиальном крае рукоятки близ шейки располагается небольшой мускульный отросток (*processus muscularis*), который служит для прикрепления напрягателя барабанной перепонки. На дорзальном конце рукоятки прикрепляется короткий отросток (*pg. brevis*), а на дорзальном крае шейки — длинный отросток (*pr. longus*), который у большинства млекопитающих редуцируется до небольшого острого выступа (*pg. gracilis*), соединенного с помощью связки со стенкой барабанной полости. У других же видов длинный отросток сильно развит и жестко срастается со стенкой барабанной полости. К рукоятке молоточка прикрепляется *m. tensor tympani*, при сокращении которой барабанная перепонка втягивается внутрь и через систему слуховых косточек вдавлиывает стремя в овальное окно. Молоточек удерживается в определенном положении с помощью трех связок: передняя связка достигает *fissura Glasseri* и прикрепляется к *pg. anterior* молоточка, наружная связка располагается в области, противоположной шейке молоточка, аксиальная связка представляет собой ось, вокруг которой вращается молоточек.

Наковальня состоит из тела и двух отростков: длинного (*crus longum*) и короткого (*cg. brevis*). Длинный отросток тянется параллельно относительно рукоятки молоточка. Нижний его конец изгибается, образуя сочленение со стремением с помощью *pg. lenticularis*. Короткий отросток располагается в костном углублении барабанной полости, где посредством связки соединяется с последней.

Стремя состоит из тела, образованного двумя дужками (*scuga*) головки (*capitulum stapedius*) и подножной пластинки (*basis stapedius*). Головка стремени соединяется с *cr. longum* наковальни. Дужки образуют междужковое пространство. Подножная пластинка овальной формы и удерживается в овальном окне внутреннего уха с помощью кольцевидной связки. К головке стремени прикрепляется *m. stapedius*, которая лежит в области задней стенки барабанной полости.

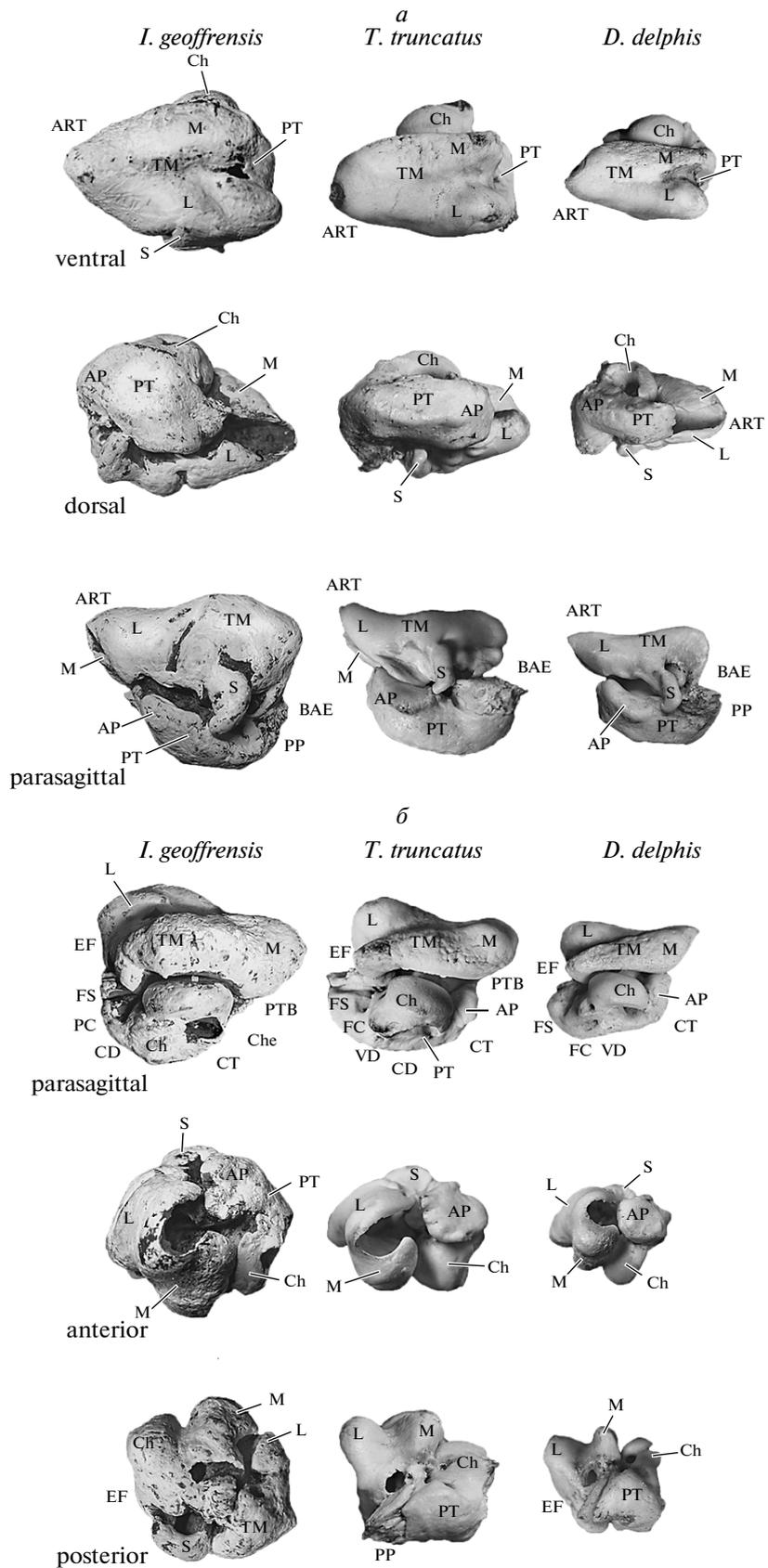
Обобщение результатов собственных и литературных данных позволило провести сравнительный анализ строения и топографии элементов среднего уха у млекопитающих, принадлежащих к разным отрядам.

Bulla tympanica млекопитающих представляет собой *tympano-periotic* (барабанно-околоушный) комплекс, который образован *os tympanicum* и *os perioticum*. *Os tympanicum* образован 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 водными млекопитающими, как зубатые китообразные. У усатых китов стенки *os tympanicum* резко гипертрофированы.

У представителей сем. *Delphinidae* *bulla tympanica* имеет уникальное строение, отличающее ее 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; Pilleri, 1987; Oelschläger, 1990). 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 создает впечатление изолированности этих костей относительно друг друга (рис. 1).

Сравнительный анализ строения *bulla tympanica* у речного дельфина и морских видов дельфинов показал, что она построена по единому плану, характерному для всех представителей сем. *Delphinidae*, и имеет видоспецифические черты в строении у исследованных видов, связанные с особенностями их экологии.

Верхняя граница слухового восприятия, как и частота наилучшей чувствительности, у речного дельфина значительно ниже, чем у океанических видов дельфинов, поэтому в строении *bulla tympanica* этого вида отмечены некоторые особенности, которые, по всей вероятности, связаны с особенностями его экологии, т.е. функционированием органа слуха в условиях большой зашумленности и загрязненности среды. Под загрязненностью среды подразумевается перемешивание воды с воздушными пузырьками, частичками ила и песка, что значительно ухудшает процесс эхолокации в условиях реки, так как препятствует восприятию отраженных эхо-сигналов (Солнцева, 2009). Поэтому на дальних расстояниях эхолокационные сигналы могут затухать, не возвращаясь в слуховой приемник дельфина, что является одной



из причин работы локационно-слухового аппарата речного дельфина на сравнительно небольших дистанциях при частоте наилучшей чувствительности порядка 20–60 кГц.

Bulla tympanica у дельфинов не срастается с черепными костями и соединена с ними посредством сухожильной связки. 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 срастания *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 срастание может обеспечивать костную звукопроводимость (Kunze, Kietz, 1949).

Под влиянием звуковых колебаний движения костей черепа передаются на костный лабиринт внутреннего уха, а следовательно, и на перилимфу. У некоторых видов летучих мышей, грызунов (Fleischer, 1973) и зубатых китообразных этого не происходит за счет 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 приемниками и могут обеспечивать направленный прием 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. Остается единственный путь к улитке – через наружное ухо и систему слуховых косточек (Fraser, Purves, 1960; Solntseva, 1995). Благодаря такому раздельному восприятию звука, т.е. каждым из слуховых приемников, 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 счет чего

обеспечивается стереофонический (объемный) прием отраженных эхолокационных сигналов.

У большинства млекопитающих, в том числе и у *Soricidae*, в жестком соединении с черепом находится только *pars mastoidea*, в то время как большая часть *b. tympanica* соединена с черепом с помощью соединительной ткани.

У некоторых полуводных (калан, ластоногие) и водных (китообразные) форм в стенках барабанной полости располагаются венозные синусы, сконцентрированные, в основном, в костном отделе слухового прохода.

В зависимости от экологической специализации видов выделено несколько типов строения барабанных полостей (Симкин, 1977). Шаровидный тип характерен для видов, использующих ультразвуковую ориентацию и эхолокацию (лесные и домовые мыши, тушканчики, рыжие полевки, летучие мыши, китообразные, ластоногие). Губчатый тип слуховой полости встречается у видов, обитающих в условиях уплотненной среды (подземные и водные формы), или у обитателей твердого и каменистого субстрата (серые полевки, степные пеструшки, пищухи, ласки, горностаи). Камерный тип слуховой полости характерен для сусликов и сонь. При этом типе слуховая полость разделена тонкими костными перегородками на ряд незамкнутых камер. Крупноячеистый тип сходен с камерным и встречается у белок, бурундуков, сурков, куниц. Слуховая полость перегороджена слабо выраженными костными ребрами.

У большинства млекопитающих барабанная полость выстлана тонкой слизистой оболочкой за счет небольшого числа пронизывающих ее кровеносных сосудов. У форм, преимущественно обитающих в водной среде, слизистая оболочка барабанной полости сильно утолщена из-за обилия в ней кровеносных сосудов, пронизывающих ее средний слой. Кроме того, в барабанной полости дельфинов (Yamada, 1953), которые являются абсолютными гидробионтами, располагается кавернозное сплетение, состоящее из густой сети кровеносных сосудов.

У большинства млекопитающих барабанная перепонка округлой формы, слегка вытянута в конус и очень тонкая. Значительное утолщение барабанной перепонки происходит у полуводных и водных видов (рис. 2, 4). Барабанная перепонка дельфинов не связана непосредственно с рукояткой молоточка, как это имеет место у большинства

Рис. 1. *Bulla tympanica* у дельфинов *Inia geoffrensis* (1), *Tursiops truncatus* (2), *Delphinus delphis* (3) в проекциях: а – ventral; б – dorsal; в, г – parasagittal; д – anterior; е – posterior. PT – *os perioticum*; TM – *os tympanicum*; AP – передний отросток перитикума; Ch – кохлеарная часть перитикума; Chc – кохлеарный канал; S – сигмовидный отросток; ВАЕ – костный отдел наружного слухового прохода; L – латеральная доля тимпаникума; М – медиальная доля тимпаникума; РТВ – *pr. tubarius*; EF – эллипсоидное отверстие; FS – углубление для *m. stapedius*; FC – кохлеарное окно; CD – латеральная часть кохлеарного протока; VD – латеральная часть вестибулярного протока; СТ – *crista transversalis*; SL – *sulcus lateralis*; АРТ – передний отросток тимпаникума; РР – задний отросток тимпаникума.

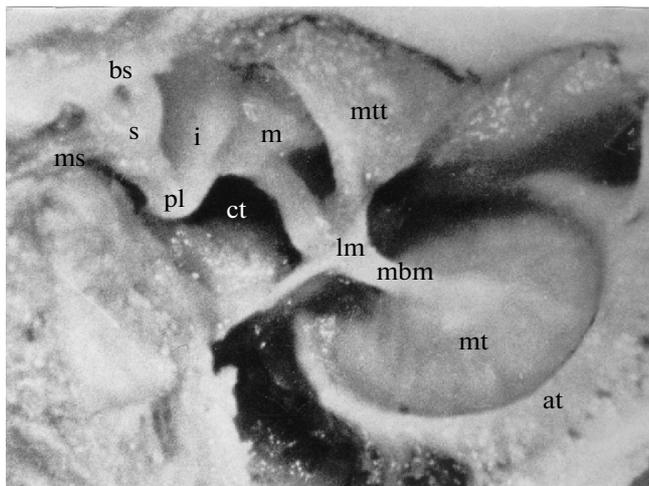


Рис. 2. Расположение структур среднего уха в барабанной полости у *Pagophilus groenlandicus*. Анатомический препарат. mt – барабанная перепонка; at – барабанное кольцо; mbm – рукоятка молоточка; m – молоточек; lm – связка молоточка; i – наковальня; pl – pr. lenticularis; s – стремя; bs – основание стремени; ms – m. stapedius; mtt – m. tensor tympani; ct – барабанная полость.

млекопитающих. Их соединение осуществляется посредством треугольной связки, асимметрично прикрепленной к округлой и очень толстой барабанной перепонке. У усатых китов барабанная пе-

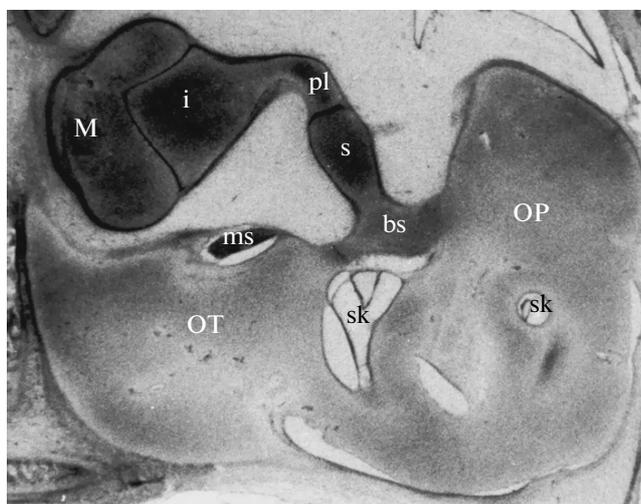


Рис. 3. Гистотопография среднего уха в дорсовентральных срезах головы у эмбриона *Delphinapterus leucas* (длина эмбриона 250 мм). Показано расположение слуховых косточек в полости среднего уха; молоточек и наковальня соединены между собой под прямым углом, что лишает их возможности совершать независимые друг от друга движения. M – молоточек; I – наковальня; S – стремя; pl – pr. lenticularis; bs – основание стремени; ms – m. stapedius; sk – полукружные каналы; OP – os perioticum; OT – os tympanicum.

репонка состоит из двух частей: безволокнутого “перчаточного выроста”, выступающего в полость наружного слухового прохода, и отходящей от него фиброзной связки, которая прикрепляется к цилиндрической рукоятке молоточка. Фиброзная связка усатых китов аналогична треугольной связке зубатых китообразных. Барабанная перепонка гладких китов по структуре и форме занимает как бы промежуточное положение между таковой *Balaenopteridae* и *Odontoceti* (Fraser, Purves, 1960).

Уменьшение поверхности барабанной перепонки наблюдается у форм, способных к эхолокации или ультразвуковой ориентации (землеройки, летучие мыши, некоторые виды ластоногих, китообразные).

Несмотря на то, что принцип организации слуховых косточек сходен у всех млекопитающих, у представителей различных экологических групп обнаруживаются характерные особенности строения (Солнцева, 1975, 1987). Структурные вариации проявляются в изменении размеров, формы элементов, весовом соотношении слуховых косточек, а также в способе их соединения и прикрепления в барабанной полости (рис. 3, 4, 5). У представителей различных отрядов отмечается срастание между молоточком и наковальней (нутрия, морской котик) (рис. 5Б). У большинства млекопитающих длинный отросток молоточка срастается со стенкой барабанной полости, а его форма значительно варьирует. У некоторых насекомоядных и летучих мышей хорошо развита *pars transversalis* молоточка; наковальня при этом небольшая, уменьшается суставная поверхность в области молоточко-наковальневого сочленения, рг. muscularis располагается в окципитальной части *pars transversalis*.

У различных представителей отряда грызунов, непарнокопытных и хищных длинный отросток молоточка уменьшается или совсем отсутствует (род *Cricetus*, *Rattus*, *Tapirus*, *Vulpes*). Одновременно для этих форм характерны хорошо выраженная *pars transversalis* молоточка, уменьшенная суставная поверхность между молоточком и наковальней. Хорошо развитая *pars transversalis* молоточка и увеличенная наковальня характерны для китообразных, у которых обнаруживается большая жесткость в соединении между молоточком и наковальней. Рукоятка молоточка китообразных редуцирована до округлого бугорка у зубатых и конического отростка у усатых китов. Увеличение рукоятки молоточка *Odontoceti* в отличие от *Mysticeti* происходит за счет мускульного отростка (Yamada, 1953).

У некоторых представителей подотряда парнокопытных и отряда хищных уменьшается *pars transversalis* молоточка, но увеличивается поверхность в области молоточко-наковальневого сочле-

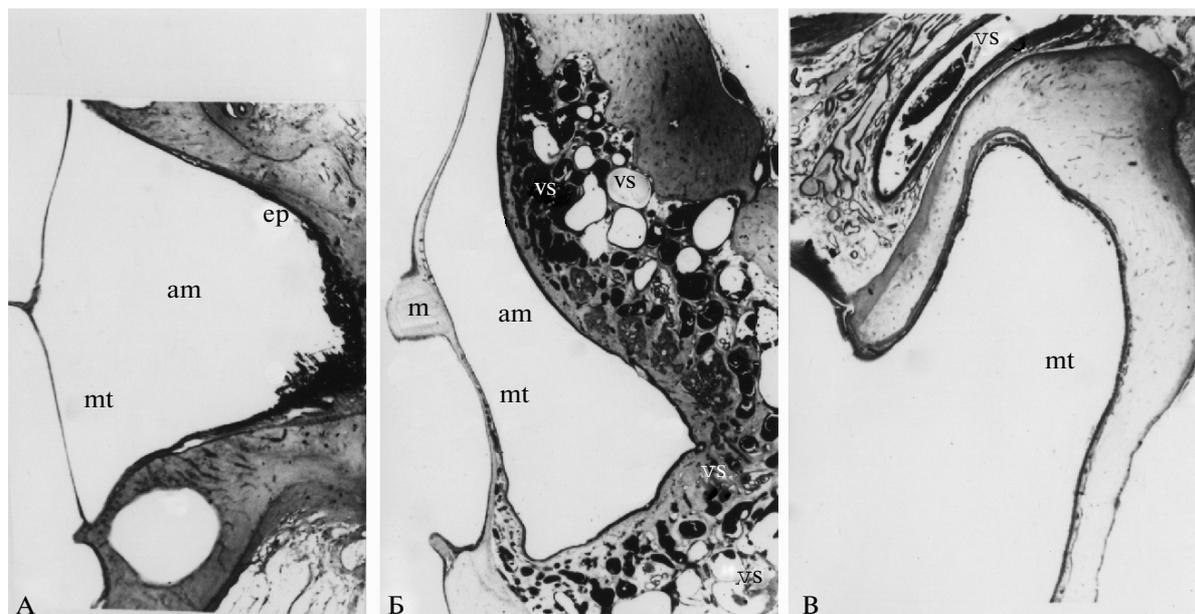


Рис. 4. Барабанная перепонка у различных видов млекопитающих. Гистологические препараты. Окраска гематоксилин-эозином. Увеличение 25х. А – *Myocastor coypus*; Б – *Pagophilus groenlandicus*; В – *Tursiops truncatus*. mt – барабанная перепонка; am – полость наружного слухового прохода; ep – эпителий; m – молоточек; vs – венозные синусы.

нения и размер наковальни (*Martes, Sus*). Накоевальня обнаруживает у различных млекопитающих вариации как в строении и величине самого тела, так и в топографии его отростков. У большинства млекопитающих длинный и короткий отростки наковальни располагаются под углом к телу наковальни. У настоящих тюленей они располагаются почти параллельно друг к другу. Резкое утолщение и удлинение длинного отростка наковальни отмечено у китообразных. У усатых китов почти редуцирован короткий отросток наковальни, что лишает наковальню опоры на стенке *os tympanicum* и дает основание предполагать, что у усатых китов наковальня может функционировать несколько иначе, чем у зубатых китов (Yamada, 1953).

Строение стремени обнаруживает значительное видовое разнообразие. У однопроходных стремня не дифференцировано на дужки и имеет вид столбика. Заметное сужение стремени характерно для крота и, особенно, для тенелюбов (Fleischer, 1973). Отсутствует дифференцировка стремени у зубатых китообразных (дельфины), в результате чего стремня приобретает вид конуса округлой формы. Стремня усатых китов дифференцировано на дужки, но междуушкового пространство затянуто костной пластинкой. Головка стремени дельфинов без заметной шейки переходит в ножку овальной формы, которая расширена в основании и точно подогнана к овальному окну (Yamada, 1953). Такое расположение основания стремени в овальном окне дало возможность некоторым исследователям ошибочно говорить о прирастании стремени в

овальном окне внутреннего уха у дельфинов (Hyrtil, 1845; Voeninghaus, 1903). У ластоногих и калана компактное и тяжелое стремя имеет сильно утолщенные дужки, образующие небольшое междуушкового пространство. У ушастых тюленей (котик, сивуч) заметна некоторая дифференцировка стремени на дужки с полным отсутствием междуушкового пространства. У всех мелких млекопитающих стремня хрупкое и легкое (*Suncus, Crocidura, Chiroptera, Microtus, Spalax*). У большинства млекопитающих стремня внутри полое. Основание стремени может быть плоским, вогнутым или овальным. Плоское основание имеют *Thylogale, Heliophobius, Loxodonta*. Вогнутое основание характерно для *Nyctalus, Tapirus*. Выпуклое основание имеют *Syncephalus, Microtus, Mustela, Procavia*. Форма и размеры основания стремени также могут варьировать. У однопроходных, рукокрылых, китообразных (*Odontoceti*) основание стремени округлой формы. Очертание эллипса имеет основание стремени некоторых насекомоядных, приматов, грызунов и непарнокопытных (Fleischer, 1973).

Кроме анатомической перестройки слуховых косточек изменяются их весовые соотношения, особенно между молоточком и наковальней. Так, например, у лисицы, норки и нутрии вес молоточка в два раза превышает таковой наковальни. У калана, котика и сивуча весовые соотношения равны. У настоящих тюленей вес молоточка в 2–2.5 раза меньше таковой наковальни. У зубатых китообразных вес молоточка превышает вес наковальни.

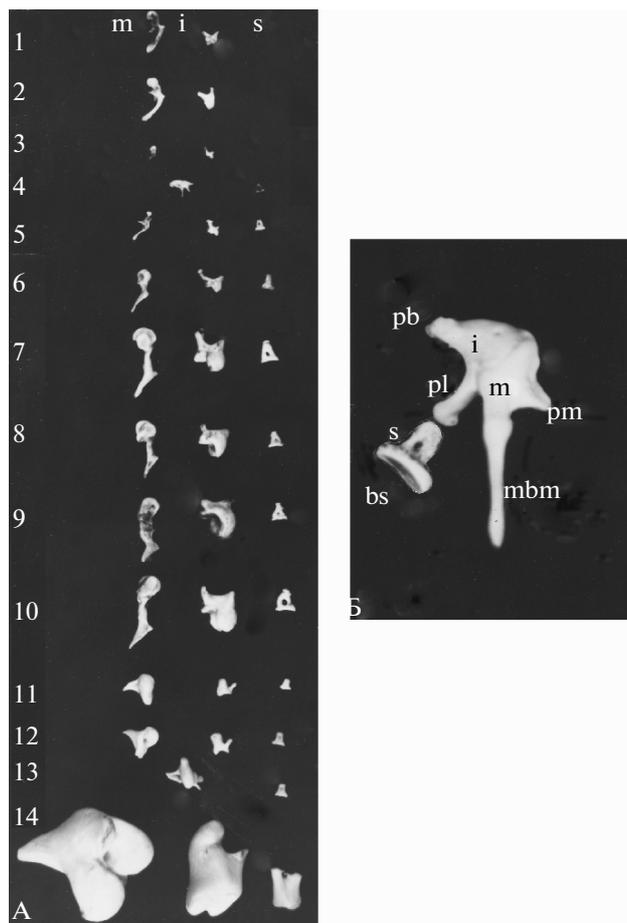


Рис. 5. Слуховые косточки у различных видов млекопитающих (А)

по вертикали — названия слуховых косточек, по горизонтали — вид животного. Увеличение 1.2х.

- 1 — обыкновенная лисица (*Vulpes vulpes*);
- 2 — обыкновенная собака (*Canis familiaris*);
- 3 — американская норка (*Mustela vison*);
- 4 — нутрия (*Myocastor coypus*);
- 5 — калан (*Enhydra lutris*);
- 6 — сивуч (*Eumetopias jubatus*);
- 7 — гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandicus*);
- 8 — каспийский тюлень (*Pusa caspica*);
- 9 — ларга (*Phoca vitulina*);
- 10 — островной тюлень (*Phoca insularis*);
- 11 — обыкновенный дельфин (*Delphinus delphis*);
- 12 — афалина (*Tursiops truncatus*);
- 13 — морская свинья (*Phocoena phocoena*);
- 14 — финвал (*Balaenoptera physalus*);

Б — цепь слуховых косточек у *Callorhinus ursinus*.

Показаны элементы слуховых косточек и срастание между молоточком и наковальней в области молоточко-наковальневого сочленения.

На пути адаптации к водному образу жизни изменяются весовые соотношения слуховых косточек, которые проявляются в увеличении веса наковальни относительно молоточка. Изменяется от-

носительная величина и форма отдельных элементов слуховых косточек. При этом происходит утолщение и расширение рукоятки молоточка (ластоногие) и ее редукция у китообразных, удлиняется *pt. longus* молоточка и *st. longum* наковальни, а также уменьшается междужковое пространство стремени вплоть до полного его исчезновения у зубатых китообразных. Увеличивается жесткость в области соединения молоточка с наковальней.

У нелозирующих 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 *pt. gracilis*, который эластично соединен 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.

Для максимальной передачи энергии поступающего сигнала необходимо, чтобы удельное акустическое сопротивление среды было согласовано с удельным акустическим сопротивлением слухового приемника. 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 приемник должен обладать высоким модулем упругости, что обеспечивается жесткостью 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 (Солнцева, 1987). 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 определенные частоты (Blair, 1964).

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 (Tandler, 1899). Аналогичную функцию выполняет слизистая оболочка барабанной полости, которая в отличие от таковой наземных и некоторых полуводных форм, значительно утолщена за счет многочисленных кровеносных сосудов, расположенных в ее 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, рассматриваются в качестве дополнительных образований, способных изменять объем за счет наполнения их кровью, и тем самым выравнивать давление в полости среднего уха при зануривании животного на большую глубину (Solntseva, 1995).

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 ее форма может оставаться округлой или овальной. Однако у представителя полуводных видов северного морского котика барабанная перепонка тонкая, но ее размеры значительно уменьшены, и она очень жестко закреплена на барабанном кольце, что увеличивает ее упругость и создает условия для передачи частот широкого диапазона, включая ультразвуки (Солнцева, 1998).

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, жесткая и не имеет непосредственной связи с рукояткой молоточка. Их соединение осуществляется посредством треугольной связки, асимметрично прикрепленной к барабан-

ной перепонке (Solntseva, 1990). 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 жесткость в соединении между 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 жесткость в соединении слуховых косточек у водных и эхолоцирующих 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 эхолоцирующих видов возникает упругая вибрационная система, способная после удара звуковой волны вновь принимать прежнее положение (Симкин, 1977).

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 ее 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 межжировое пространство 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 жестком соединении со стенкой барабанной полости, а также в увеличении жесткости в области молоточко-наковальневого сочленения.

Жесткость в соединении длинного отростка молоточка с *os tympanicum* дает возможность предположить (Künze, Kietz, 1949), 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 *bullae tympanicae* 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 расчетным путем (Липатов, Солнцева, 1972).

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 ее редукции у китообразных; удлинение длинного отростка наковальни и уменьшение междушкового отверстия вплоть до его исчезновения у зубатых китов; (2) значительное увеличение жесткости в соединении между молоточком и наковальней; (3) изменение весовых соотношений в системе слуховых косточек; (4) резкое утолщение слизистой оболочки, выстилающей барабанную полость, за счет увеличения в ее среднем слое кровеносных сосудов; (5) относительное утолщение барабанной перепонки, особенно у китообразных, за счет 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.

Для выявления акустических возможностей среднего уха была предпринята попытка провести анализ биомеханики этого звена в ряду от наземных к водным формам.

Сравнение полученных данных показывает, что у типичных представителей наземных (лисица, собака) и полуводных млекопитающих (норка, нутрия) среднее ухо имеет самый низкий коэффициент передачи звукового давления (25–29). У калана и ластоногих он увеличивается в 1.5–2 раза (40–60). У дельфинов среднее ухо имеет самый высокий коэффициент, который почти в 2.5–3 раза превышает таковой калана и ластоногих. Такое увеличение значения коэффициента передачи звукового давления у дельфинов, прежде всего, связано с наклоном оси вращения слуховых косточек и наличием дополнительного рычага в виде треугольной связки, асимметрично прикрепленной к выгнутой барабанной перепонке, что характерно только для дельфинов. Кроме того, большую роль играют и особенности в строении барабанной перепонки (значительное ее утолщение и большая упругость), позволяющие передавать всю поступа-

ющую на барабанную перепонку звуковую информацию (Липатов, Солнцева, 1972).

Биомеханические особенности среднего уха млекопитающих, образ жизни которых связан с обитанием преимущественно в водной среде, направлены на повышение коэффициента передачи звукового давления среднего уха. По всей вероятности, это и определяет эффективность работы периферического отдела слухового анализатора при ориентации млекопитающих в водной среде и значительно расширяет диапазон воспринимаемых ими частот.

Морфологические и биомеханические особенности среднего уха, несомненно, являются адаптивными и служат для передачи частот широкого диапазона.

Таким образом, среднее ухо млекопитающих характеризуется разнообразными структурными вариациями и широким спектром адаптационных преобразований, связанных с особенностями экологии вида, сохраняя общий основной принцип строения у большинства млекопитающих. У филогенетически далеких видов, но сходных по экологической специализации или по частотной настройке слуховой системы, возникают черты параллелизма в развитии отдельных элементов слуховых косточек, а также в способе их соединения между собой и прикрепления в барабанной полости. На пути адаптации к водному образу жизни у полуводных и водных видов появляются новые дополнительные структуры, несвойственные для исходных наземных форм.

ПРЕНАТАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ СРЕДНЕГО УХА

Изучив особенности структурной организации среднего уха у представителей различных экологических групп в постнатальном онтогенезе, мы встали перед необходимостью проведения сравнительно-эмбриологического исследования этого звена периферической слуховой системы в пренатальном онтогенезе у представителей наземных, полуводных и водных форм, обладающих низко-средне- и высокочастотным слухом (Солнцева, 1982, 1983, 1985а, б, 1986а–в, 1988а, б, 1993).

Это позволило не только более подробно изучить структурные особенности среднего уха исследованных видов, но и выяснить особенности его формирования в связи с акустическими свойствами среды их обитания, а также найти объяснение возникновению некоторых структурных адаптаций у полуводных и водных форм, определив их этапы формирования (Solntseva, 1992, 1999).

Впервые нами проведено сравнительно-эмбриологическое исследование среднего уха с использованием уникальных эмбриональных коллекций по ластоногим и китообразным, что позво-

лило более подробно изучить его структурную организацию, выявить черты сходства и различия в формировании его компонентов на разных стадиях развития, определить этапы формирования выявленных нами ранее структурных адаптаций и установить закономерности развития структур среднего уха у млекопитающих, принадлежащих к различным экологическим группам.

Результаты сравнительно-эмбриологического исследования показали, что развитие структур среднего уха у всех изученных видов происходит в раннем предплодном периоде, т.е. во время формирования хрящевого скелета, начиная с образования слухового пузырька (ст. 13) до завершения анатомического формирования основных структур (ст. 20) (Солнцева, 1983, 1985а, б, 1986а–в, 1988а, б, 1990).

Парный зачаток перепончатого лабиринта отмечен на стадии 2–3 пар сомитов (Wilson, 1914). В дальнейшем на стадии 6–9 пар сомитов образуется слуховая плакода (Kappers, 1941), 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.

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 15–16-й стадиях в закладке слуховых косточек выявляются их контуры (рис. 6). Барабанная полость на данной стадии представлена в виде узкого, слепого канала, лежащего ниже закладки слуховых косточек. Отмечена закладка барабанной перепонки.

На 17-й стадии в среднем ухе каждая из закладок слуховых косточек представляет собой уже самостоятельное образование, их основу составляет незрелая предхрящевая ткань. Барабанная перепонка у всех видов толстая и очень рыхлая. Увеличены размеры барабанной полости.

На 18-й стадии в среднем ухе отмечено формирование структурных элементов слуховых косточек, которые увеличены в размерах и погружены в глубь барабанной полости. В молоточке хорошо выражены головка, шейка, рукоятка (рис. 7–12). В наковальне сформированы тело и оба отростка (длинный и короткий). Стремя подразделено на дужки и основание. На данной стадии развития слуховые косточки настолько увеличены, что их размер лишь в 4.5–5 раз меньше того, который они

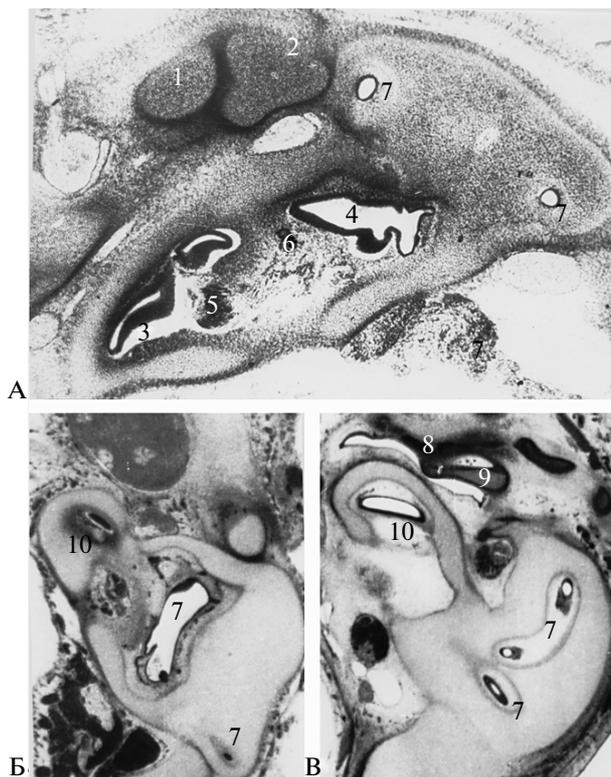


Рис. 6. Гистотопография периферического отдела слуховой системы в пренатальном развитии у предплода *Odobenus rosmarus divergens*, стадия 15. Слуховые косточки имеют четкие очертания, хорошо выражено молоточко-наковальневое соединение. Условные обозначения здесь и на рис. 7–12: 1 – молоточек; 2 – наковальня; 3 – улитковый канал; 4 – вестибулярный аппарат; 5 – кохлеарная ветвь слухового нерва; 6 – вестибулярная ветвь слухового нерва; 7 – полукружные каналы; 8 – барабанная перепонка; 9 – рукоятка молоточка; 10 – улитка; 11 – стремя; 12 – мозг; 13 – саккулос; 14 – утрикулос; 15 – наружный слуховой проход; 16 – стремленная мышца; 17 – барабанная мышца; 18 – венозные синусы; 19 – кавернозное сплетение; 20 – слуховой нерв.

приобретают в дефинитивный период. Основу слуховых косточек составляет зрелая предхрящевая ткань, но уже в конце этой стадии отмечено замещение зрелой предхрящевой ткани эмбриональным гиалиновым хрящом. Процесс образования хрящевой ткани 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



Рис. 7. Гистотопография периферического отдела слуховой системы у предплота *Sus scrofa domestica*, стадия 18. Показано расположение слуховых косточек в барабанной полости. Рукоятка молоточка по всей длине соединена с барабанной перепонкой, как и у других наземных видов.

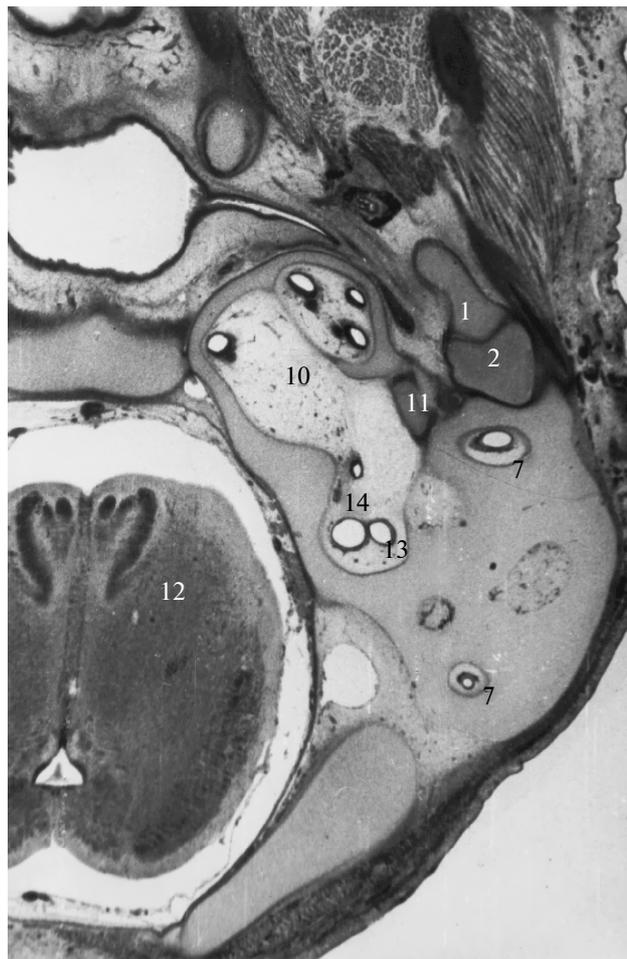


Рис. 8. Гистотопография периферического отдела слуховой системы у предплота *Eumetopias jubatus*, стадия 18. Слуховые косточки увеличены в размерах и дифференцированы на образующие их элементы.

каудально относительно молоточка и наковальни. В результате поворота подножная пластинка стремени оказывается расположенной каудально. Барабанная перепонка значительно утончена, имеет трехслойное строение и располагается 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 (Солнцева, 1983, 1985).

К концу 19-й стадии в среднем ухе продолжается формирование барабанной полости и начинается образование хрящевой ткани в слуховых косточках. Замещение зрелой предхрящевой ткани первичной хрящевой тканью происходит неодно-

временно у разных видов. Например, на данной стадии основу слуховых косточек у серой крысы по-прежнему образует зрелая предхрящевая ткань. У морской свинки процесс образования хрящевой ткани в молоточке закончился, в то время, как в наковальне и стремени этот процесс только начался. У летучих мышей, как и у крысы, слуховые косточки образованы зрелой предхрящевой тканью. У ластоногих созревание слуховых косточек происходит неодновременно. Раньше созревает молоточек, затем тело наковальни, в то время, как лентиккулярный отросток наковальни и стремя образованы зрелой предхрящевой тканью. У китообразных, наоборот, в первую очередь хрящевая ткань образуется в стремени и наковальне, тогда как в молоточке ее образование только начинается. Однако у предплодов зрелорождающихся видов



Рис. 9. Гистотопография периферического отдела слуховой системы у предплота *Erignathus barbatus*, стадия 18. Молоточек и наковальня под прямым углом соединены между собой, что препятствует независимым движениям этих косточек относительно друг друга.

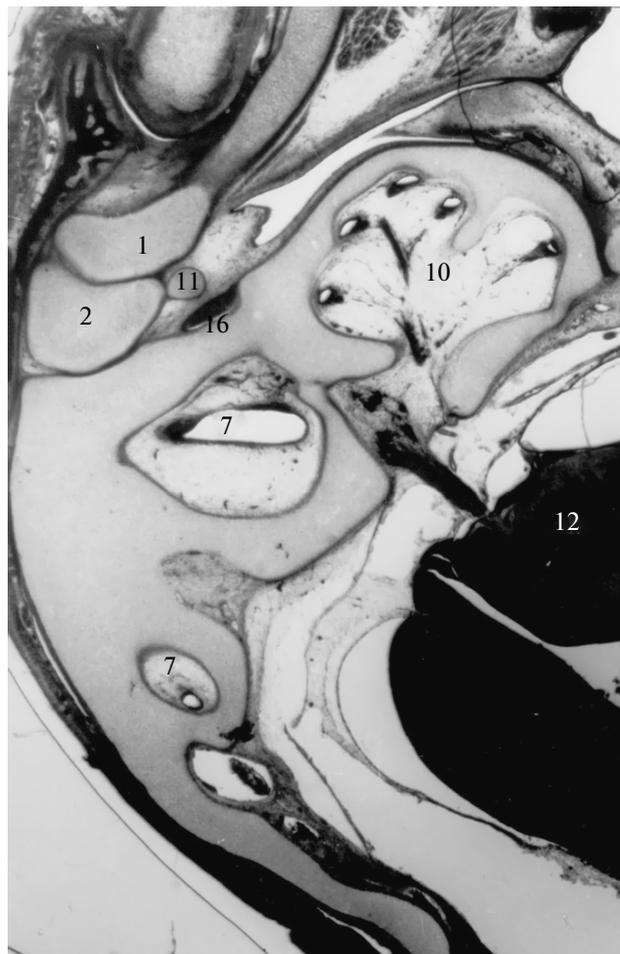


Рис. 10. Гистотопография периферического отдела слуховой системы у предплота *Odobenus rosmarus divergens*, стадия 18. Слуховые косточки массивные. Соединение между молоточком и наковальней сходно с таковым наземных видов, т.е. слуховые косточки способны совершать независимые движения относительно друг друга.

к ст. 20 замещение зрелой предхрящевой ткани эмбриональным хрящом полностью заканчивается.

На 20-й стадии в среднем ухе зубатых китов отмечено формирование кавернозного сплетения. 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 завершается вторая половина раннего предплодного периода. Закончился основной процесс формирования среднего уха (Solntseva, 1990, 1992, 1999).

Результаты сравнительного изучения развития периферического отдела слуховой системы у представителей различных экологических групп пока-

зали, что формирование у них структур среднего уха протекает в раннем предплодном периоде в сходной последовательности и приблизительно на сходных стадиях развития. Наибольшее сходство в формировании среднего уха млекопитающих отмечается в первой половине раннего предплодного периода. Видоспецифические особенности в структурной организации среднего уха формируются во второй половине раннего предплодного периода в зависимости от экологической специализации вида. Адаптивные особенности в строении среднего уха водных млекопитающих появляются на ранних стадиях развития, несмотря на то, что развитие в утробе матери происходит без непосредственного влияния условий окружающей среды (Солнцева, 1983, 1985а, б, 1986, 1988а, б, 1997, 1998).

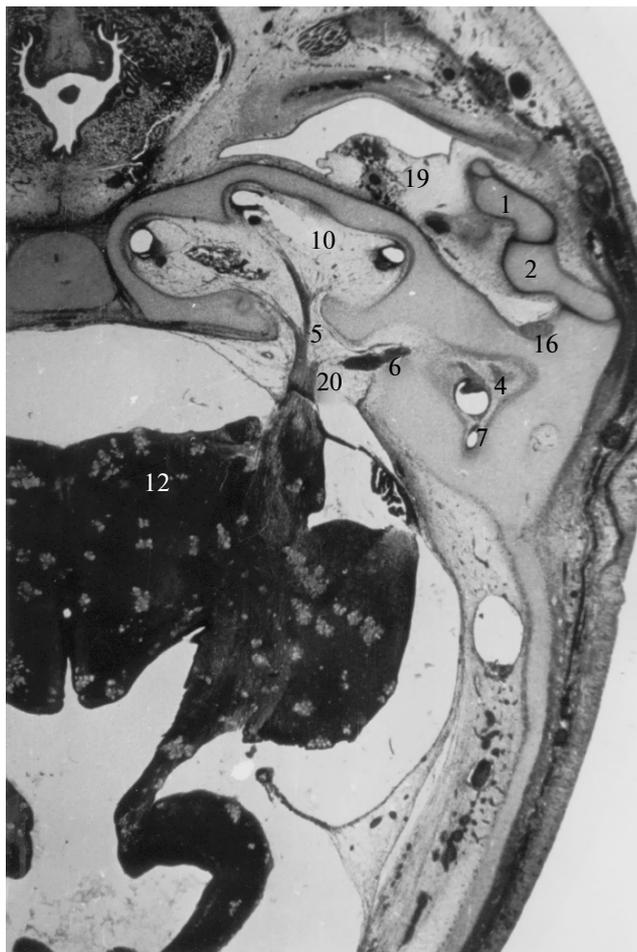


Рис. 11. Гистотопография периферического отдела слуховой системы у предплода *Stenella attenuata*, стадия 18–19. В барабанной полости отмечено формирование сосудистого (кавернозного) сплетения, характерного только для китообразных.

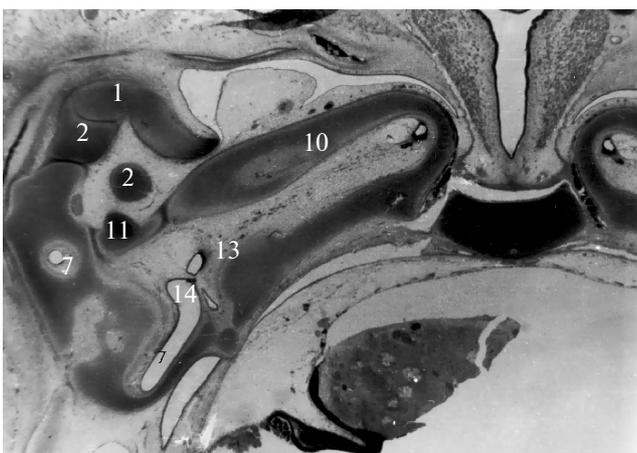


Рис. 12. Гистотопография периферического отдела слуховой системы у предплода *Balaenoptera acutorostrata*, стадия 18–19. Молоточек представлен массивным образованием относительно наковальни и стремени.

Использование эколого-морфологического подхода при изучении среднего уха у млекопитающих с различной экологической специализацией в онтогенезе позволило установить, что особенности в его строении у различных групп млекопитающих обусловлены приспособлением животных к конкретным акустическим свойствам среды обитания. Главными в эволюции являются морфо-функциональные адаптации среднего уха, направленные на оптимизацию слуховой чувствительности в различных по физическим свойствам средах обитания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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.
- Липатов Н.В., Солнцева Г.Н. Некоторые особенности биомеханики среднего уха дельфинов // Тезисы докл. V Всес. совещ. по изуч. морских млекопитающих. Махачкала, 1972. Ч. 2. С. 140–142.
- Симкин Г.Н. Акустическая ориентация и общение млекопитающих // Автореф. дисс. доктора биол. наук. М., 1977. С. 1–37.
- Солнцева Г.Н. Морфо-функциональные особенности органа слуха наземных, полуводных и водных млекопитающих // Зоол. журн. 1975. Т. 44. Вып. 10. С. 1529–1539.
- 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*) // ДАН СССР. 1985б. Т. 286. № 4. С. 1504–1508.
- Солнцева Г.Н. Ранний эмбриогенез периферического отдела слухового анализатора моржа (*Odobenus rosmarus divergens*) // ДАН СССР. 1986. Т. 283. № 4. С. 984–988.
- Солнцева Г.Н. Направление эволюционных преобразований периферического отдела слухового анализатора у млекопитающих с различной экологией // Журн. Общ. Биол. 1987. Т. 158. № 3. С. 403–410.
- Солнцева Г.Н. Морфологические адаптации периферического отдела слухового анализатора у эволюционирующих китообразных в пре- и постнатальном развитии. ДАН СССР, 1988а. Т. 298. № 1. С. 219–224.
- Солнцева Г.Н. Формирование периферического отдела слухового анализатора у представителя настоящих тюленей кольчатой нерпы (*Pusa hispida*) // ДАН СССР. 1988б. Т. 302. № 6. С. 1489–1493.

- Солнцева Г.Н. Сравнительно-морфологический анализ развития органа слуха у млекопитающих // Онтогенез. 1993. Т. 24. № 5. С. 62–79.
- Солнцева Г.Н. Структурно-функциональная организация периферической слуховой системы афалины (*Odontoceti: Tursiops truncatus*) в пре- и постнатальном развитии // В кн.: Черноморская афалина. М.: Наука, 1997. С. 420–441.
- Солнцева Г.Н. Структурно-функциональная организация периферической слуховой системы северного морского котика в пре- и постнатальном онтогенезе // В кн.: Северный морской котик. М.: Наука, 1998. С. 303–319.
- Солнцева Г.Н. Сравнительно-морфологический анализ *Bulla tympanica* у речного (*Inia geoffrensis*) и черноморских дельфинов (*Tursiops truncatus*, *Delphinus delphis*) // ДАН. 2009. Т. 425. № 1. С. 1–5.
- Blair S.F. Perceptual theories of middle ear muscle function // Ann. Otol. Rhinol. Laryngol. 1964. V. 73. № 3. P. 724.
- Boenninghaus G. Das Ohr der Zahnwales, zugleich ein Beitrag zur Theorie der Schalleitung. // Zool. Jahrb., 1903. 19: 189–360.
- Bondy G. Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Gehörorgans der Säugetiere (Tympanicum, Membrana Shrapnelli und Chordaverlauf.) // Anat. Hefte I, Abt. Wiesbaden. 1907. Bd. 35(H. 106). S. 293–408.
- Crowe S.J., Hughson W., Witting E.G. Function of the tensor tympani muscles // Arch. Otolaryngol. 1931. V. 14. P. 5.
- Doran A.H.G. Morphology Mammalian *Ossicula auditus* // Trans. Linnean Soc. London. 1878. V. 1. P. 371–497.
- Denker A. Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Gehörorgan der Säugetiere nach Corrosionspräparaten und Knochenschnitten. Leipzig, 1899. P. 1–115.
- Fleischer G. Studien am Skelett des Gehörorgans der Säugetiere, einschliesslich des Menschen // Säugetierk. Mitt. 1973. V. 21. Ch. 2–3.: S. 131–239.
- Fraser F.C., Purves P. E. Hearing in Cetaceans // Bul. Brit. Mus. Natur. Hist. Zool 1960. V. 7. № 1. P. 1–140.
- Frey F. Vergleichend-anatomische Studien über die Hammer-Amboss-Verbindung der Säugetiere // Anat. Hefte, I. Abt., Wiesbaden. 1911. Bd 44. Ch. 2–3. 132–134.
- Hentzen E. Histology studies of the normal mucosa in the middle ear, mastoid cavities and Eustachian tube // Ann. Otol., Rhinol. and Laryngol. 1970. V. 79. № 4. P. 825–833.
- Hyrtil J. 1845. Vergleichend-anatomische Untersuchungen über des innere Gehörorgan des Menschen an der Säugetiere. Prage, pp. 1–139.
- Hyrtil J. Zur vergleichenden Anatomy der Trommelhöhle // Abh. math. naturw. Cl. kais. Acad. Wiss. Wien. 1948. Bd. 1. S. 1–17.
- Kappers A.C.U. Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen. Haarlem, 1921. S. 1–2.
- Kasuya T. Systematic consideration of recent toothed whales based on the morphology of tympano-periotic bone // Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo. 1973. V. 25. P. 1–103.
- Kellogg W.H. Echo ranging in porpoise (Perception of objects by reflected sound is demonstrated for the first time in marine animals) // Science. 1958. 128 (3330): 982–988.
- Künze W., Kietz H. Über Hörempfindungen in Ultraschallgebiet bei Knochenleitung // Arch. Ohren-, Nasen- und Kehlkopfheilk. 1949. Bd. 135. S. 683–692.
- Oelschläger H.A. Evolutionary Morphology and Acoustics in the Dolphin Skull. In: Sensory abilities of cetaceans (Eds. Thomas, J.A. and Kastelein, R.A.) // Plenum Press, N.Y. 1990. P. 137–162.
- Pilleri G. The Cetacea of the Italian Pliocene // Inst. of Brain Anatomy, University of Berne (Switzerland). 1987. P. 1–160.
- Purves P.E. Anatomy and physiology of the outer and middle ear in Cetaceans. In: Whales, dolphins and porpoises. Ed. Norris K.S., Berkeley, Los Angeles. Univ. Calif. Press. 1966. P. 320–380.
- Ramprasad F., Corey S., Ronald K. The harp seal, *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben, 1777). XIV. The gross and microscopic structure of the middle ear // Canad. J. Zool. 1973. V. 51. № 6. P. 589–600.
- Reysenbach de Haan F.W. Hearing in whales // Acta otolaryngol. 1957. V. 134. P. 1–114.
- Solntseva G.N. Formation of an adaptive structure of the peripheral part of the auditory analyzer in aquatic echolocating mammals during ontogenesis. In: "Sensory abilities of cetaceans". N.Y.: Plenum Press, 1990. pp. 363–383.
- Solntseva G.N. Prenatal development of the peripheral part of the auditory system in mammals of different ecologies. In: "Marine Mammal Sensory Systems" (Eds. Thomas, J.A., Kastelein, R.A. and Supin, A.). Plenum Press, New York, 1992. pp. 179–195.
- Solntseva G.N. 1995. The auditory organ of mammals in relation to the acoustic properties of the habitat and frequency tuning. In: "Sensory Systems of Aquatic Mammals". Woerden Netherlands: De Spil Publishers, pp. 455–475.
- Solntseva G.N. Development of the auditory organ in terrestrial, semi-aquatic, and aquatic mammals. J. Aquatic Mammals, 1999. 25(3): 135–148.
- Tandler J. Über ein corpus cavernosum tympanicum beim Seehund // Monatschr. Ohrenheilk. 1899. Bd. 33. № 10. S. 437–440.
- Wassif K. Studies on the structure of the auditory ossicles and tympanic bone in Egyptian Insectivora, Chiroptera and Rodentia // Bull. Fac. Sci., Fouad I Univ., Cairo. 1948. V. 27. P. 177–213.
- Webster D. Auditory significance of the hypertrophied mastoid bullae in *Dipodomys* // Anat. Rec. 1960. P. 136–299.
- Werner Cl.F. Das Gehörorgan der Wirbeltiere und des Menschen. Leipzig: Georg Thieme. 1960. P. 1–410.
- Wilson J.T. Observations upon young human embryos // J. Anat. Physiol. 1914. V. 48. P. 315.
- Yamada M. Contribution to the anatomy of the organ of hearing of Whales // Sci. Repts Whales Res. Inst. 1953. V. 8. P. 1–79.

The Middle Ear in the Ontogenesis of Mammals

G. N. Solntseva

*Severtsov's Institute of Problems of Ecology and Evolution, Russian Academy
of Sciences, Leninskii Prospekt 33, Moscow, 119071 Russia
e-mail: g-solntseva@yandex.ru*

Abstract—The middle ear in mammals is characterized by structural variations and a broad spectrum of adaptive transformations related to peculiarities of species ecology, but it preserves the general basic principle of structure in most mammals. In species remote from a phylogenetic point of view but close in ecologic specialization, features of parallelism are observed concerning the development of separate elements of auditory ossicles as well as the way of their interconnection and attachment to the tympanic cavity. Along the way to the adaptation to the water lifestyle in semi-aqueous and aqueous species, new additional structures, not intrinsic to initial terrestrial forms, have been formed. The use of ecological and morphological approaches to research the peripheral division of the auditory system of mammals with different ecological specialization in the ontogenesis permitted us to reveal that peculiarities of its structure in different groups of mammals are preconditioned by the animals' adaptation to specific acoustic properties of their environment. Morphofunctional adaptations of the peripheral auditory system aimed at optimizing auditory sensitivity in the environments differing in physical properties are of great importance in evolution. Adaptive specific features in the structure of the middle ear in aqueous species appear at early stages of development in spite of intrauterine growth without the direct influence of environmental conditions.

Keywords: bulla tympanica, tympanic cavity, malleus, anvil, stirrup, eardrum, cavernous plexus, and venous sinuses

Сдано в набор 11.07.2011 г.	Подписано к печати 14.10.2011 г.	Формат бумаги 60 × 88 ¹ / ₈
Цифровая печать	Усл. печ. л. 10.0	Усл. кр.-отт. 1.1 тыс.
	Тираж 103 экз.	Уч.-изд. л. 10.0
		Бум. л. 5.0
		Зак. 1836

Учредитель: Российская академия наук,
Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

Издатель: Российская академия наук. Издательство "Наука", 117997 Москва, Профсоюзная ул., 90
Оригинал-макет подготовлен МАИК "Наука/Интерпериодика"
Отпечатано в ППП "Типография "Наука", 121099 Москва, Шубинский пер., 6