

УДК 597.584.4.591.185.5

УЛЬТРАСТРУКТУРА СЕНСОРНЫХ КЛЕТОК САККУЛЯРНОГО ЭПИТЕЛИЯ У ЧЕТЫРЁХ ВИДОВ РОГАТКОВИДНЫХ РЫБ (COTTOIDEI) ОЗЕРА БАЙКАЛ В СВЯЗИ С ИХ ОБРАЗОМ ЖИЗНИ

© 2016 г. Ю. П. Сапожникова*, И. В. Клименков*, **,
И. В. Ханаев*, М. М. Макаров*, А. А. Белоус**

*Лимнологический институт Сибирского отделения РАН – ЛИИ СО РАН, Иркутск

**Иркутский государственный университет

E-mail: jsap@mail.ru

Поступила в редакцию 26.11.2014 г.

С помощью сканирующей электронной микроскопии исследовано разнообразие структурных элементов апикального отдела волосковых клеток и их расположение в саккулярной макуле у четырёх видов рогатковидных рыб (Cottoidei) оз. Байкал – большой голомянки *Comephorus baicalensis*, малой голомянки *C. dybowski*, северобайкальской желтокрылки *Cottocomephorus alexandrae* и каменной ши-роколобки *Paracottus knerii*. У обитающей в прибрежье и ведущей донный образ жизни каменной широколобки разнообразие волосковых клеток по высоте киноцилии и стереоцилий выражено сильнее, чем у вторично пелагических большой и малой голомянок, а также у обитающей в при-склоновой зоне северобайкальской желтокрылки. Стереоцилии волосковых клеток каменной ши-роколобки и северобайкальской желтокрылки более короткие, чем у других исследованных видов. Присутствие таких клеток в макуле может обеспечить чувствительность к более высокочастотным звуковым колебаниям и облегчить их восприятие рыбами на фоне низкочастотных шумов, харак-терных для прибрежной зоны озера.

Ключевые слова: рогатковидные рыбы (Cottoidei), озеро Байкал, экология, слуховая система, волос-ковые клетки, ультраструктура, саккулюс.

DOI: 10.7868/S0042875216010161

Для рыб характерно большое разнообразие структурно-функциональных особенностей слу-хового аппарата (Popper et al., 1993; Rowe, Peter-son, 2004). Однако до сих пор немногие исследо-ватели связывали макро- и ультраструктуру слу-хового эпителия (макулы) с функциональными параметрами слуха рыб (Salem, Zaghloul, 2001; Хуе, Peterson, 2006; Smith et al., 2011). Важными характеристиками слуха являются частота вос-принимаемых звуков, пороговая величина их ам-плитуды и способность рыб распознавать направ-ление на источник звука, т.е. обладать направлен-ным, или дирекционным, слухом (Platt, Popper, 1981; Rowe, Peterson, 2006). Механизмы, лежащие в основе направленного слуха, связаны со струк-турной особенностью сенсорного эпителия – на-личием локальных групп рецепторных (волоско-вых) клеток, имеющих одинаковую морфологи-ческую поляризацию (Platt, Popper, 1981; Ricci et al., 2002; Kasumyan, 2005; Popper et al., 2005; Са-пожникова и др., 2007). Под морфологической поляризацией подразумевается ацентричное рас-положение киноцилии на апикальной поверхно-

сти волосковой клетки, где вектор поляризации направлен от стереоцилий к киноцилии (рис. 1).

В саккулярной макуле у рыб обычно имеется несколько зон, в пределах которых все волоско-вые клетки имеют один вектор поляризации. При этом волосковые клетки с разным направлением поляризации, как правило, различаются длиной стереоцилий и киноцилии. Сенсорная чувстви-тельность волосковых клеток непосредственно зависит от длины стереоцилий: чем она больше, тем выше восприимчивость рыб к низкочастот-ным колебаниям (Platt, Popper, 1981; Saunders, Dear, 1983; Sugihara, Furukawa, 1989; Lombarte, Fortuño, 1992; Ricci et al., 2002; Popper, Fay, 2011; Smith et al., 2011).

Всесторонние исследования рогатковидных рыб (Cottoidei) показывают, что они являются удобными объектами для изучения разного рода адаптаций и видообразования рыб в оз. Байкал (Sideleva, 2003). Поскольку на долю рогатковид-ных рыб приходится до 70–80% всей рыбопро-дукции озера (Байкал является голомянко-под-каменщиновым водоёмом), знание их особеннос-тей имеет и практическую ценность. Эти рыбы

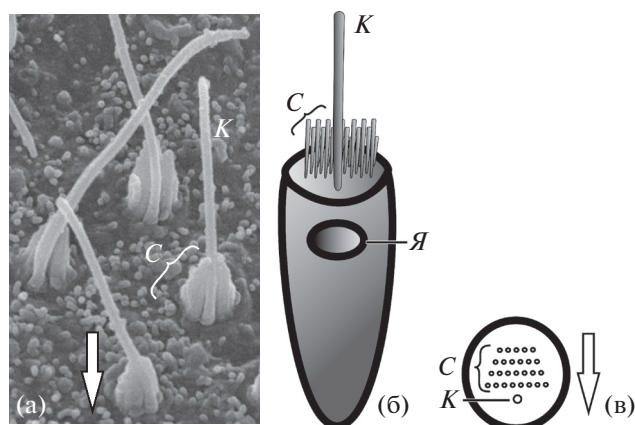


Рис. 1. Морфологическая поляризация волосковых клеток: а — участок саккулярной макулы каменной широколобка *Paracottus knerii* с волосковыми клетками с одинаковым вектором поляризации, световая электронная микроскопия; б, в — схема расположения киноцилии и стереоцилий на апикальной поверхности волосковой клетки, вид сбоку (б) и сверху (в); (↓) — вектор поляризации (от стереоцилий к киноцилии), С — стереоцилии, К — киноцилия, Я — ядро клетки.

характеризуются высокой степенью эндемизма, а также значительным разнообразием морфологического строения и образа жизни, что позволило им освоить разные экологические ниши озера (Талиев, 1955; Сиделева, 1982; Сиделева, Козлова, 2010).

Ранее были представлены схемы расположения участков с разной морфологической поляризацией волосковых клеток в макуле рогатковидных рыб Байкала, различающихся образом жизни (Сапожникова и др., 2007). Цель настоящей работы — оценка разнообразия ультраструктуры апикальных участков сенсорных клеток саккулярного эпителия у байкальских рогатковидных рыб, а также поиск взаимосвязи между морфологиче-

скими характеристиками слуховой системы рыб и особенностями акустической среды их обитания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для изучения межвидовых отличий в ультраструктуре сенсорного слухового эпителия рогатковидных рыб выбраны четыре вида, значительно отличающиеся образом жизни: каменная широколобка *Paracottus knerii* — донная рыба, встречается в прибрежной и склоновой зонах озера, наиболее многочисленна на глубинах до 40–50 м; северобайкальская желтокрылка *Cottocomephorus alexandrae* — бентопелагическая рыба, обитает в присклоновой зоне, предпочитает глубины от 10 до 250 м; большая *Comephorus baicalensis* и малая *C. dybowskii* голомянки — вторично пелагические рыбы, населяют всю водную толщу открытых районов озера до максимальных глубин, совершают вертикальные сезонные и суточные миграции (Талиев, 1955; Коряков, 1972; Стариков, 1977). Рыб для исследования отлавливали разнозначейными жаберными сетями в августе–октябре 2008 г. в южном Байкале у пос. Большие Коты. Характеристика материала приведена в табл. 1.

Непосредственно после отлова у рыб с вентральной стороны вскрывали черепную коробку, удаляли головной мозг, обнажали ушные капсулы и с помощью пинцета извлекали правый и левый лабиринты. Затем отделяли саккулюс вместе с сагиттой (отолитом) и фиксировали их в 2.5%-ном растворе глутарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере (рН 7.4) в течение 3 ч, промывали тем же буфером в течение 5 мин, дофиксировали 1%-ным раствором четырёхоксида осмия в течение 12 ч и обезвоживали в ряду возрастающих концентраций этанола (30, 50, 70 и 98%) по 10 мин в каждой. Далее под биноклем отделяли саккулярный сенсорный эпителий от отолитов, заливали в эпоксидную смолу и с помощью ультра-

Таблица 1. Характеристика материала, использованного для исследования

Вид	Средняя полная длина (TL), мм	Средняя длина отолитов, мм	Возраст (по отолитам), лет	Глубина лова, м	Число рыб, экз.
Большая голомянка	149	1.752 ± 0.002	3+	150–200	25
	143	1.93 ± 0.003	2+–3+	150–200	25
Малая голомянка	114	1.65 ± 0.004	2+–3+	150–200	23
	129	1.71 ± 0.002	2+	150–200	27
Северобайкальская желтокрылка	117	1.46 ± 0.007	2+–3+	3–15	32
	113	1.63 ± 0.006	3+	3–15	18
Каменная широколобка	119	4.38 ± 0.021	2+–5+	1–6	15
	112	3.94 ± 0.023	3+–4+	1–6	35

Примечание. Над чертой — самки, под чертой — самцы.

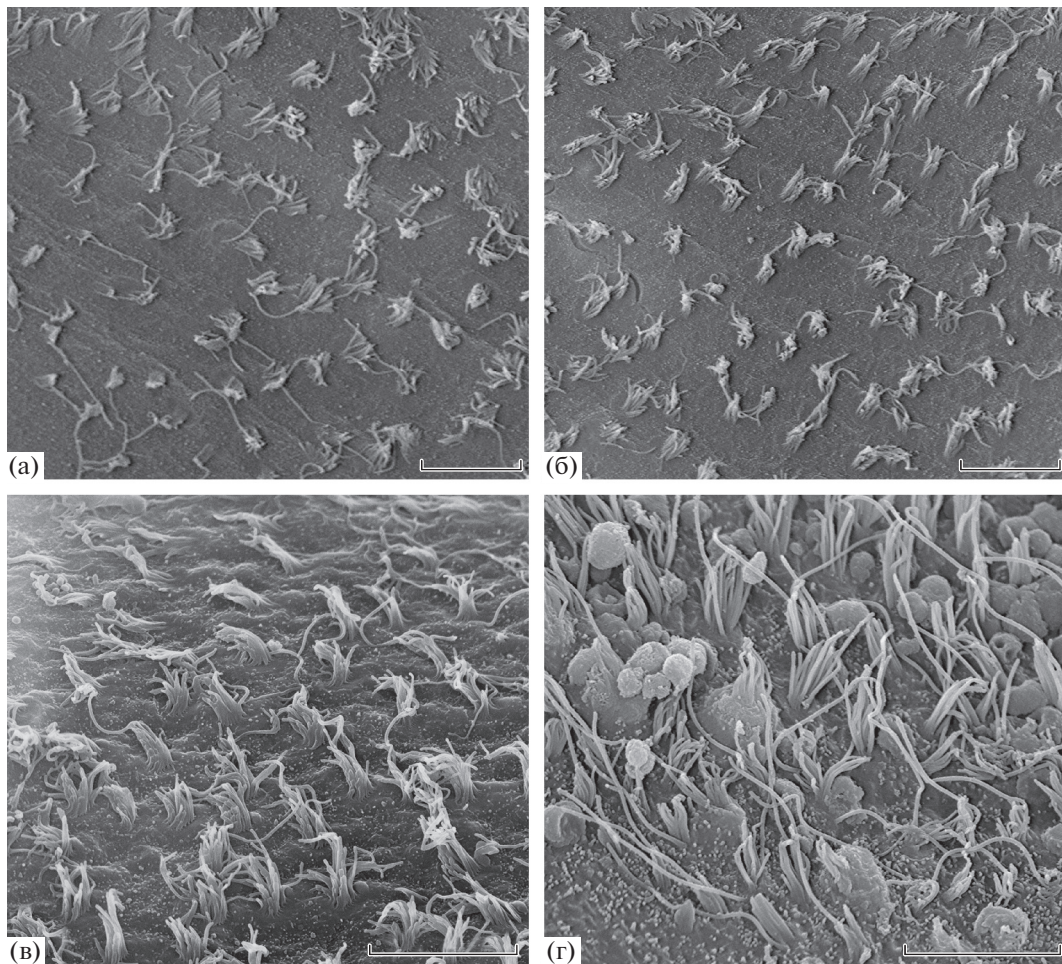


Рис. 2. Плотность расположения волосковых клеток в периферическом участке саккулярной макулы большой голомянки *Comephorus baicalensis* (а), малой голомянки *C. dybowski* (б), северобайкальской желтокрылки *Cottocomephorus alexandrae* (в) и каменной широколобки *Paracottus knerii* (г). Здесь и на рис. 3, 5: световая электронная микроскопия, масштаб: 10 мкм.

микротом (Leica ultracut R, Австрия) получали срезы толщиной 70 нм, которые просматривали на трансмиссионном электронном микроскопе LEO 906 E (Германия).

Для исследования с помощью сканирующего электронного микроскопа Philips 525M (Голландия) отолиты и саккулярный сенсорный эпителий, зафиксированный по описанной выше методике и обезвоженный в ряду возрастающих концентраций этанола, высушивали при критической точке на аппарате Balzers CPD 030 и напыляли золотом.

Для морфометрического анализа сенсорного эпителия сделано от 30 до 50 фотоснимков с шагом, равным 30 мкм. Длину, ширину и площадь макулы, длину киноцилий и стереоцилий рассчитывали с помощью программы Image-Pro Plus. Длину каждой макулы измеряли от её рострального участка до каудального, ширину макулы определяли для трёх её участков — рострального,

центрального и каудального. Соотношение площадей разных зон макулы рассчитывали относительно её общей площади в процентах.

Для классификации сенсорных клеток использовали кластерный метод анализа, включая методы *k*-средних и иерархической кластеризации, с помощью программы Statistica 8.0. Количественный показатель сходства волосковых клеток, принадлежащих к одному кластеру, рассчитывали на основании максимальной и минимальной длины стереоцилий, длины киноцилии и числа стереоцилий у клетки, толщины стереоцилий и киноцилий.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Саккулярная макула у исследованных видов располагается на медиальной стороне отолитового органа, имеет вытянутую форму и ориентирована в ростро-каудальном направлении. У большой голомянки длина макулы равна 1.295 ± 0.008 мм, у ма-

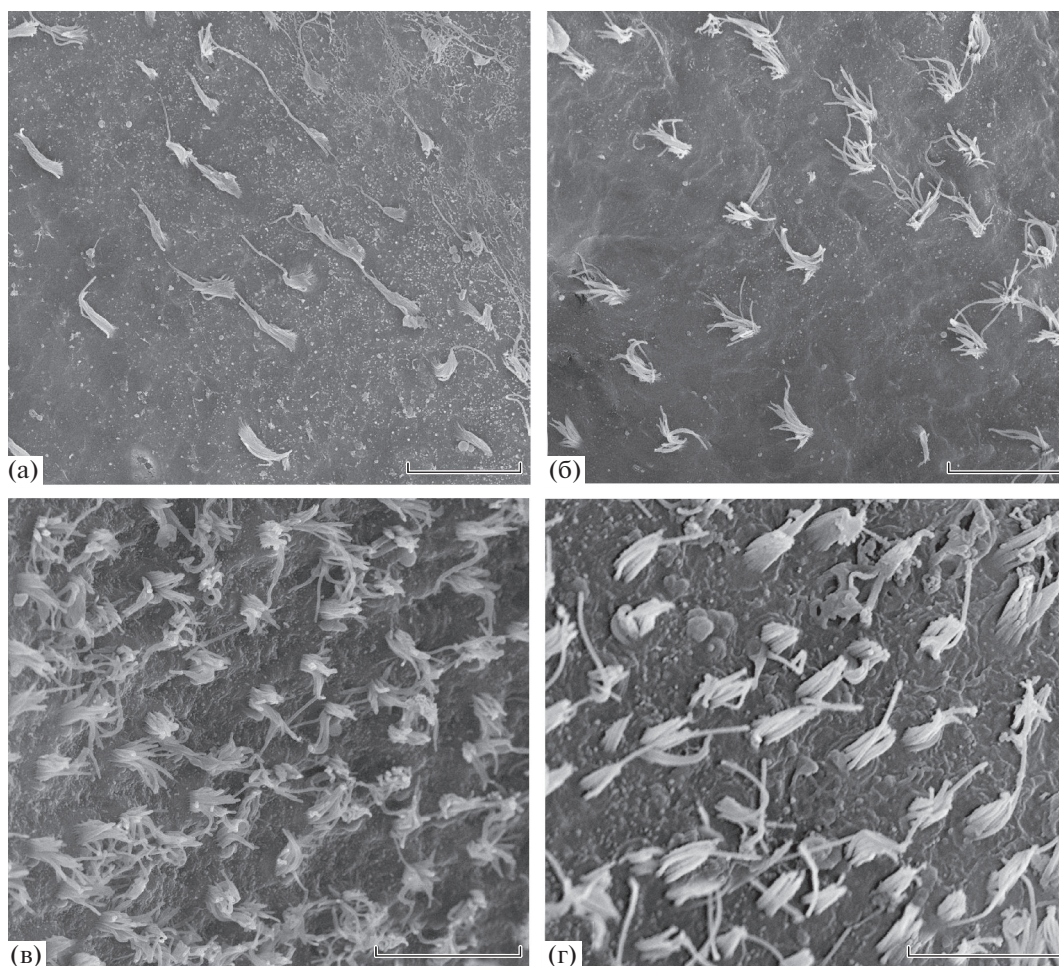


Рис. 3. Плотность расположения волосковых клеток в центральном участке саккулярной макулы большой голомянки *Comephorus baicalensis* (а), малой голомянки *C. dybowski* (б), северобайкальской желтокрылки *Cottocomephorus alexandrae* (в) и каменной широколобки *Paracottus knerii* (г).

лой голомянки — 1.380 ± 0.011 мм, у каменной широколобки — 1.670 ± 0.012 мм, у северобайкальской желтокрылки — 1.020 ± 0.006 мм. Максимальная ширина макулы у большой и малой голомянок, как правило, приходится на роstralную часть и равна соответственно 0.230 ± 0.001 и 0.198 ± 0.001 мм. К каудальному концу макула этих видов сужается до 0.150 ± 0.001 и 0.114 ± 0.002 мм; в центре макула имеет сужение до 0.160 ± 0.002 мм и до 0.138 ± 0.003 мм. Максимальная ширина у макулы каменной широколобки (0.190 ± 0.001 мм) и северобайкальской желтокрылки (0.120 ± 0.001 мм) приходится на центральную часть, минимальная ширина — на каудальную часть (соответственно 0.120 ± 0.001 и 0.094 ± 0.001 мм).

В состав саккулярной макулы изученных видов входят волосковые (рецепторные) клетки и поддерживающие микровиллярные эпителиоциты. Смещение сагитты относительно макулы ограничивает отолитовая мембрана. Численность волосковых клеток макулы (рис. 2). В централь-

ной зоне макулы волосковые клетки располагаются на значительном расстоянии друг от друга, особенно у голомянок (рис. 3). Средняя плотность волосковых клеток составляет: у большой голомянки — 28100 ± 1232 (рис. 2а, 3а), у малой голомянки — 27600 ± 511 (рис. 2б, 3б), у северобайкальской желтокрылки — 46000 ± 795 (рис. 2в, 3в) и у каменной широколобки — 34400 ± 358 клеток/мм² (рис. 2г, 3г).

Апикальная поверхность каждой волосковой клетки увенчана пучком из 20–30 стереоцилий и ацентрично расположенной киноцилии (рис. 1, 4а, 4б). Стереоцилии располагаются четырьмя–шестью правильными рядами, отходящими от киноцилии. Расстояние между стереоцилиями в одном ряду у изученных видов рыб составляет 0.43 ± 0.001 мкм, что меньше, чем таковое в соседних рядах — 0.85 ± 0.002 мкм (рис. 4в). Диаметр апикальной поверхности волосковых клеток, расположенных по периферии макулы, составляет 2.40 ± 0.075 мкм, что в два раза меньше, чем у волос-

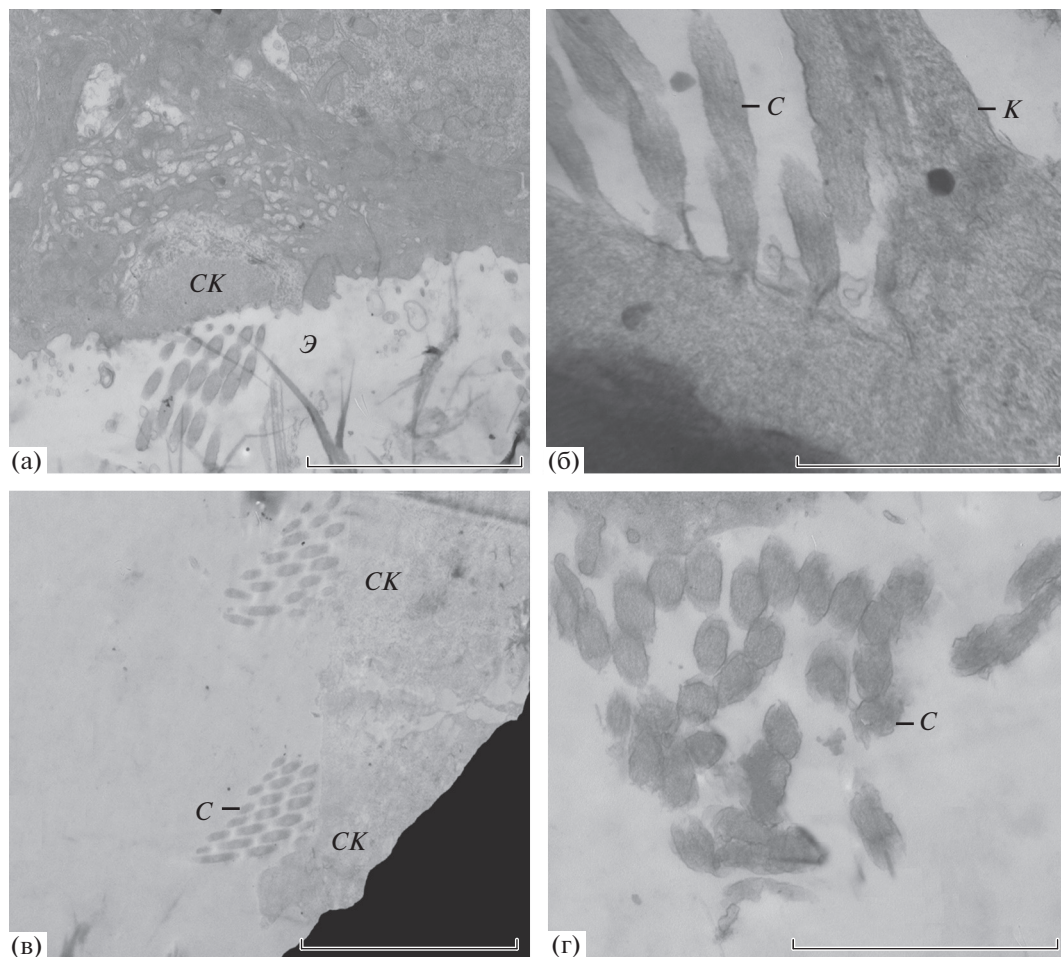


Рис. 4. Стереоцилии и киноцилии на апикальной поверхности волосковых клеток саккулярной макулы у каменной широколобки *Paracottus knerii*: а — продольный срез макулы апикальной поверхности сенсорного саккулярного эпителия, б — поверхность волосковой клетки с отходящими от неё стереоцилиями и киноцилией, в — апикальный участок волосковых клеток со стереоцилиями, г — поперечный срез стереоцилий. ск — сенсорная клетка, э — эндолимфа, с — стереоцилии, к — киноцилия. Трансмиссионная электронная микроскопия, масштаб: а, в — 10, б, г — 2 мкм.

ковых клеток в центре макулы (3.73 ± 0.050 мкм). Диаметр постепенно сужающихся к основанию стереоцилий варьирует в пределах 0.32–0.15 мкм, диаметр киноцилий — 0.44–0.25 мкм (рис. 4б, 4г).

Несмотря на общее сходство ультраструктуры макул, изученные виды отличаются, прежде всего, длиной стереоцилий и киноцилии у периферических и центральных волосковых клеток. С помощью кластерного анализа по наиболее значимым и варьирующим признакам — длина киноцилии (к) и длина наиболее высокой стереоцилии (с) выделены шесть типов волосковых саккулярных клеток: к13с9, к9с8, к14с4, к8с4, к9с2, к11с1 (цифры обозначают длину киноцилии и наибольшей стереоцилии, в мкм) (рис. 5, табл. 2).

На основе полученных фотографий рассчитана площадь, занимаемая на макулах полями волосковых клеток разного типа (рис. 6). Соотношение таких полей для рогатковидных рыб при-

ведено в табл. 2. Важно, что у каждого вида рыб деление макулы на зоны с разными типами волосковых клеток не всегда совпадает с делением макулы на зоны, образуемые волосковыми клетками с разной морфологической поляризацией и описанные для рогатковидных рыб ранее (Сапожникова и др., 2007).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты, полученные с помощью сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов, показали, что макро- и ультраструктура саккулярных макул исследованных байкальских рогатковидных рыб является видоспецифичной. Однако для рыб, обитающих в одинаковых экологических условиях озера, отмечены некоторые общие морфологические особенности, касающиеся разновидностей волосковых клеток, плотно-

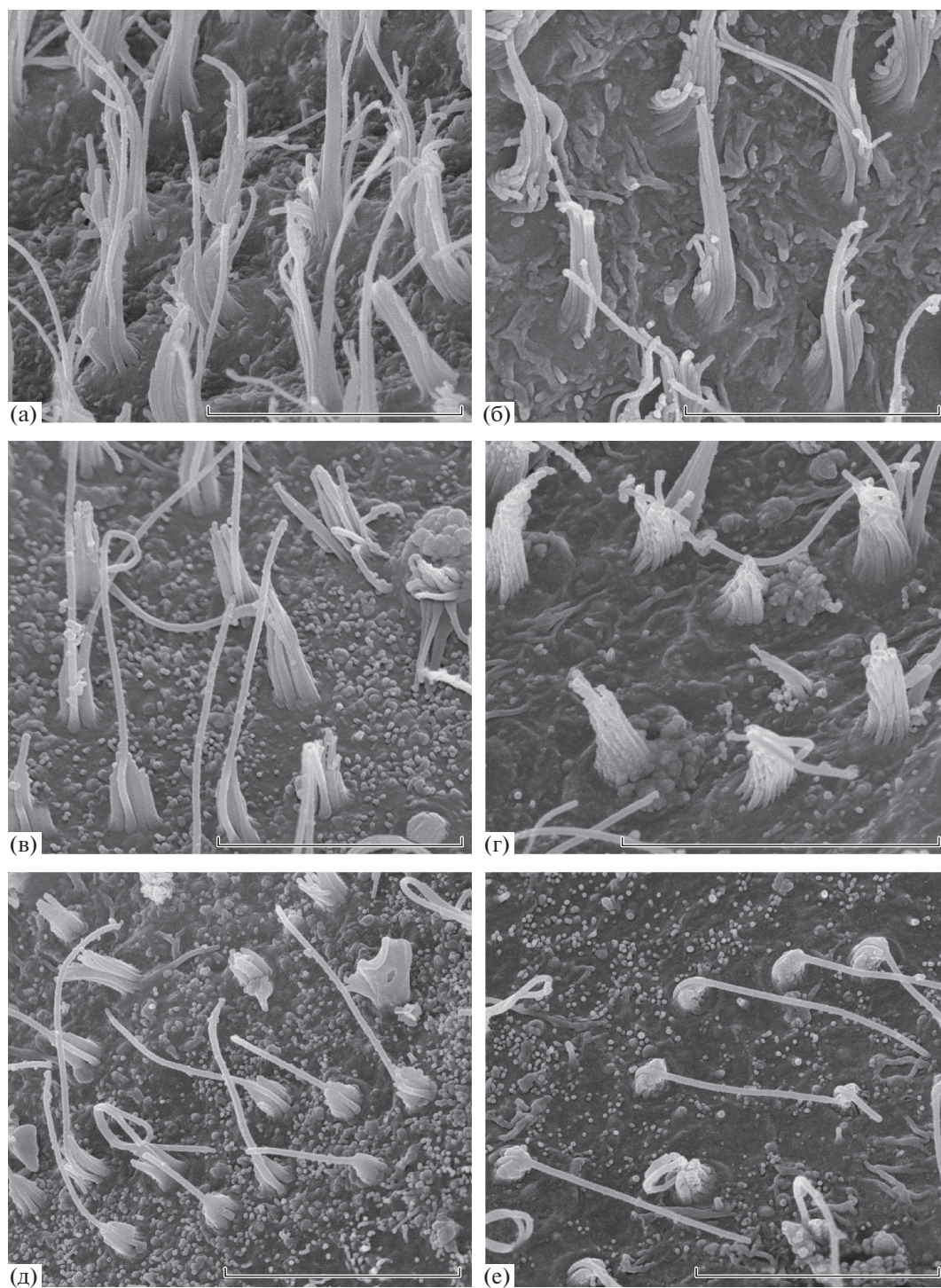


Рис. 5. Волосковые клетки с разной средней длиной максимальной стереоцилии (с) и средней длиной киноцилии (к) в саккулярной макуле у каменной широколобки *Paracottus knerii*, мкм: а – к13с9, б – к9с8, в – к14с4, г – к8с4, д – к9с2, е – к11с1.

сти их расположения, длине стереоцилий и киноцилий (табл. 2).

Согласно данным, полученным для рыб (золотая рыбка *Carassius auratus*), звуковые стимулы вызывают разные электрофизиологические отве-

ты в волосковых клетках, отличающихся длиной стереоцилий (Sugihara, Furukawa, 1989). На примере тетрапод Tetrapoda выяснено, что волосковые клетки с короткими стереоцилиями более восприимчивы к высокочастотным колебаниям,

чем волосковые клетки, имеющие длинные стереоцилии (Saunders, Dear, 1983). На существование в слуховых макулах рыб участков, отличающихся тональной специализацией, указывают результаты экспериментов на атлантической треске *Gadus morhua*, в которых после интенсивной акустической стимуляции обнаружена разная степень повреждения волосковых клеток на разных участках макулы (Enger, 1981). Для ряда костистых рыб показано, что волосковые клетки с длинными стереоцилиями более чувствительны к низкочастотным звукам, что подтверждает функциональную специализацию разных участков слуховых макул (Lombarte, Fortuño, 1992; Ricci et al., 2002; Popper, Fay, 2011; Smith et al., 2011).

Результаты нашего исследования свидетельствуют, что морфофункциональная специализация разных участков слуховых макул различается у близкородственных рыб, обитающих в разных экологических условиях озера. Для пелагических рогатковидных рыб (большая и малая голомянки) характерны большие по площади (>50%) участки в саккулярной макуле, занимаемые волосковыми клетками с удлинёнными стереоцилиями (8 мкм). В макуле прибрежной каменной широколобки и обитающей в присклоновой зоне северобайкальской желтокрылки по площади доминируют участки с волосковыми клетками, несущими более короткие стереоцилии (<4 мкм) — соответственно 100 и 68%. Преобладание у пелагических голомянок волосковых клеток с длинными стереоцилиями, несомненно, связано с акустическими условиями мест обитания этих рыб и способствует восприятию ими низкочастотных звуковых колебаний. Акустический спектр в пелагиали, действительно, представлен в основном низкочастотными звуками — до 300 Гц (Карлик, Марапулец, 2004). Такие звуки затухают слабее, чем высокочастотные, и поэтому в условиях пелагиали распространяются на большие расстояния. Высокочастотная компонента в акустическом спектре открытой пелагиали водоёмов практически отсутствует (Урик, 1978).

В отличие от пелагиали прибрежная зона характеризуется шумами с широким спектром частот — от 0.05 до 16 кГц (Карлик, Марапулец, 2004). Благодаря наличию таких акустических источников, как волноприбойное воздействие, неоднородность рельефа, высокая плотность бентосного населения, акустический спектр прибрежной зоны насыщен высокочастотными звуковыми колебаниями, которые лучше, чем низкочастотные, распространяются в мелководной зоне водоёмов и имеют для многих водных животных сигнальный характер. Именно этой особенностью прибрежья объясняется то, что для каменной широколобки и северобайкальской желтокрылки более типичными в саккулярной макуле являются волосковые клетки с короткими

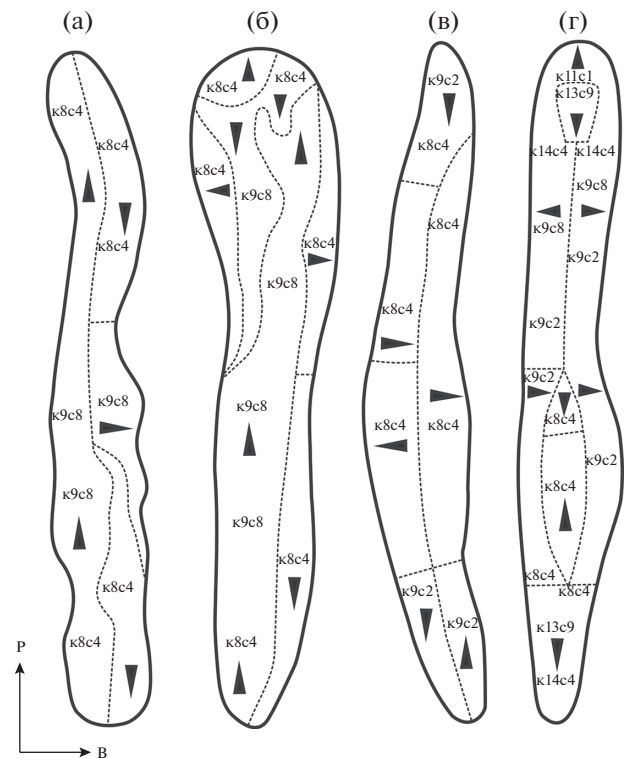


Рис. 6. Схема распределения волосковых клеток разного типа в саккулярной макуле, по данным световой электронной микроскопии: а — большая голомянка *Comephorus baicalensis*, б — малая голомянка *C. dybowskii*, в — северобайкальская желтокрылка *Cottocomephorus alexandrae*, г — каменная широколобка *Paracottus knerii*. (---) — границы зон макул с разной морфологической поляризацией волосковых клеток, (►) — вектор поляризации; Р, В — роstralная и вентральная стороны макулы; цифры в названии типов клеток — средняя длина киноцилии (к) и наиболее высокой стереоцилии (с), мкм.

стереоцилиями. Волосковые клетки такого типа обеспечивают лучшую восприимчивость этих рыб к высокочастотным звуковым сигналам, легче идентифицируемым на фоне низкочастотного шума прибрежной зоны (Урик, 1978).

Низкочастотный шум от прибора создаёт излишний шумовой фон, который способен скрыть коммуникативные акустические сигналы (Урик, 1978). Именно поэтому типичные обитатели прибрежной зоны должны иметь адаптации, направленные на высокодифференцированное восприятие биологически значимых акустических сигналов в условиях шума. У каменной широколобки к такого рода адаптациям можно отнести не только большие по площади участки макулы, занятые волосковыми клетками с короткими стереоцилиями, но и относительно большую общую площадь макулы, большое морфологическое разнообразие типов волосковых клеток и их высокую плотность (табл. 2).

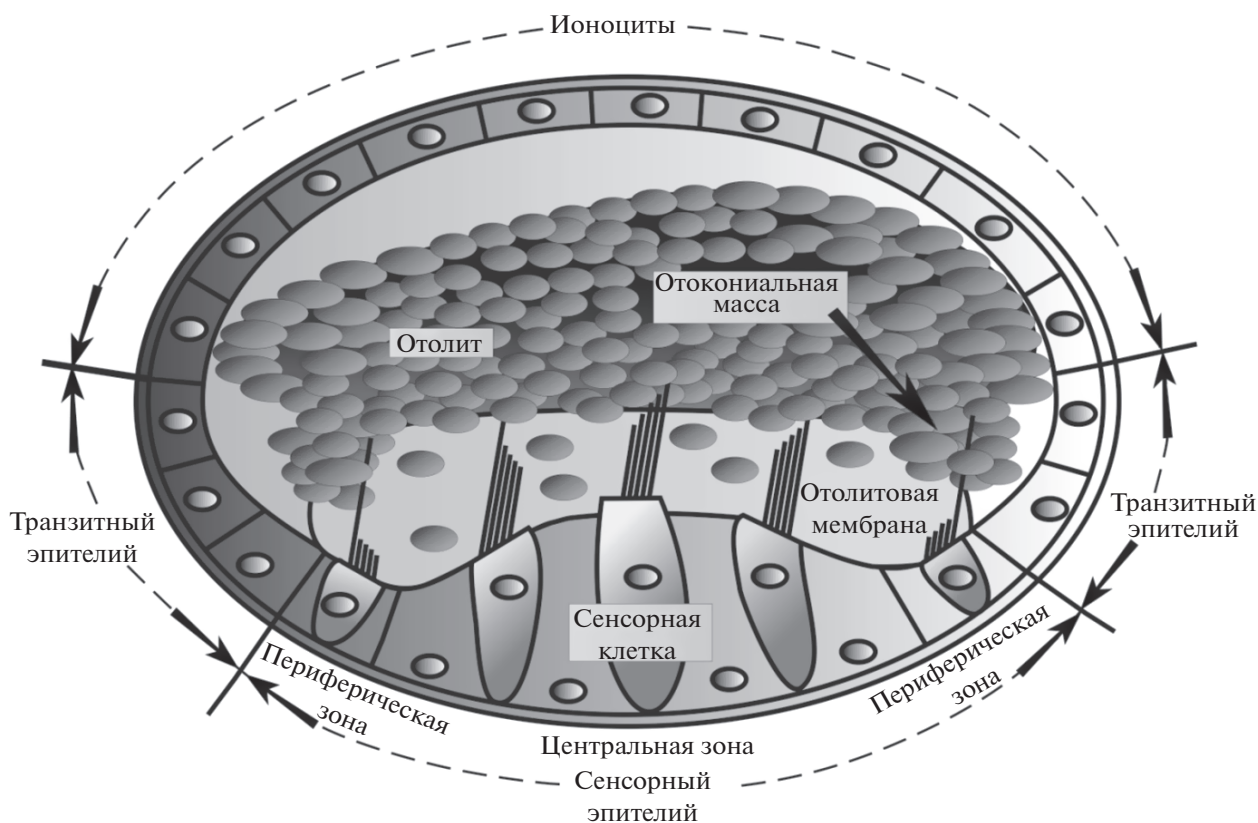


Рис. 7. Схема расположения волосковых клеток разного типа в саккулярной макуле с аберрантным отолитом у байкальских рогатковидных рыб (*Cottoidei*).

К таким адаптациям можно отнести и наличие у рогатковидных рыб так называемых аберрантных отолитов в саккулярном аппарате (рис. 7). К саккулярной макуле рыб прилегает отолит, при смещении которого в эндолимфе происходит стимуляция волосковых клеток (Rorreg et al., 2005). Отолит состоит из карбоната кальция в различных его модификациях — арагонита, ватерита или кальцита. Для прибрежных байкальских рыб более характерно наличие так называемых аберрантных (ватеритовых) отолитов, которые отличаются от обычных (арагонитовых) прежде всего геометрией кристаллов и низкой плотностью (Сапожникова и др., 2010). На молоди чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* показано, что низкая плотность ватеритовых отолитов (2.65 г/см^3) по сравнению с арагонитовыми (2.93 г/см^3) вызывает ослабление связи отолита с сенсорным эпителием и, соответственно, снижение слуховой чувствительности у рыб на 2.5–6.5 дБ за счёт повышения слухового порога в низкочастотной области (100–300 Гц) (Oxman et al., 2007).

Ранее нами было показано (Сапожникова и др., 2010), что аберрантные отолиты растут неравномерно относительно их первичного центра закладки за счёт так называемых отокониальных

масс, адсорбция которых происходит в местах прироста дополнительной массы на периферии отолита (рис. 7). Приведённые в нашей работе схемы распределения волосковых клеток разных типов в макуле рогатковидных рыб (рис. 6) показывают, что для периферической зоны макулы характерны типы волосковых клеток с короткими стереоцилиями (1–4 мкм), обеспечивающие восприимчивость рыб к более высоким частотам.

Прирост периферической зоны макулы у прибрежных рыб может расширить чувствительность этих рыб в высокочастотной области спектра и понизить чувствительность к низким частотам при наличии аберрантных отолитов. Такого рода механизм, по нашему мнению, может предохранять сенсорный аппарат рыб от малоинформативной и биологически не значимой информации в условиях высокого шумового фона в прибрежной зоне.

Таким образом, периферический отдел слуховой системы рогатковидных рыб отличается высокой морфологической специализацией, связанной с образом жизни этих рыб и способствующей эффективному восприятию ими акустических сигналов. Полученные результаты позволяют предположить, что акустическая сигнализация может играть

Таблица 2. Морфологические показатели саккулярной макулы байкальских рогатковидных рыб (Cottoidei)

Вид	Площадь макулы, мм ²	Отношение площади макулы к средней длине (TL) особей в выборке	Плотность расположения волосковых клеток в макуле, клеток/мм ²	Доля саккулярной макулы, занимаемая разными типами волосковых клеток, %					
				к13с9	к9с8	к14с4	к8с4	к9с2	к11с1
Большая голомянка	0.27 ± 0.001	0.0018	28100 ± 1232	0	53	0	47	0	0
Малая голомянка	0.24 ± 0.001	0.0020	27600 ± 511	0	67	0	33	0	0
Северобайкальская желтокрылка	0.09 ± 0.001	0.0008	46000 ± 795	0	0	0	77	23	0
Каменная широколобка	0.33 ± 0.003	0.0030	34400 ± 358	18	14	11	26	22	9

Примечание. Цифры в названии типов клеток (к13с9, к9с8, к14с4, к8с4, к9с2, к11с1) — средняя длина киноцилии (к) и наиболее высокой стереоцилии (с), в мкм.

заметную роль в регуляции поведения у рогатковидных рыб.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность А.О. Касумяну (МГУ) за конструктивные замечания и неоценимую помощь при работе над рукописью.

Исследования механизмов адаптаций генетически близких видов рыб выполнены в рамках бюджетной темы ЛИН СО РАН № VI.50.1.4 “Молекулярная экология...” (№ 0345-2014-0002). Ультразвуковой анализ сенсорного эпителия выполнен на базе Объединенного центра ультрамикрoанализа ЛИН СО РАН (<http://www.lin.irk.ru/corpr/gus/>), при поддержке программы СО РАН “Виварии, коллекции клеточных культур...” и грантов РФФИ № 13-04-01126-а, 14-04-01242-а, 15-05-10169-к.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Карлик Я.С., Марапулец Ю.В. 2004. Рыбопромысловая гидроакустика: учебно-методическое пособие. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 260 с.
- Коряков Е.А. 1972. Пелагические бычковые Байкала. М.: Наука, 156 с.
- Сапожникова Ю.П., Клименков И.В., Мельник Н.Г. 2007. Особенности морфологической поляризации сенсорных элементов слухового саккулярного эпителия у байкальских рогатковидных рыб (Cottoidei) // Сенсор. системы. Т. 21. № 2. С. 140–146.
- Сапожникова Ю.П., Клименков И.В., Ханаев И.В. 2010. Особенности формирования отолитов у некоторых рогатковидных рыб разных экологических групп озера Байкал // Там же. Т. 24. № 1. С. 73–86.

Сиделева В.Г. 1982. Сейсмочувствительная система и экология байкальских подкаменщиков рыб (Cottoidei). Новосибирск: Наука, 149 с.

Сиделева В.Г., Козлова Т.А. 2010. Сравнительное изучение эндемичных коттоидных рыб (Cottidae, Comphoridae) в связи с их приспособлением к обитанию в пелагиали озера Байкал // Тр. ЗИН РАН. Т. 314. № 4. С. 433–447.

Старилов Г.В. 1977. Голомянки Байкала. Новосибирск: Наука, 93 с.

Талиев Д.Н. 1955. Бычки-подкаменщики Байкала (Cottoidei). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 603 с.

Урик Р.Дж. 1978. Основы гидроакустики. Л.: Судостроение, 445 с.

Enger P.S. 1981. Frequency discrimination in teleosts — central or peripheral? // Hearing and sound communication in fishes // Eds. Tavolga W.N. et al. N.Y.: Springer-Verlag. P. 243–255.

Kasumyan A.O. 2005. Structure and function of auditory system in fish // J. Ichthyol. V. 45. Suppl. 2. P. S223–S270.

Lombarte A., Fortuño J.M. 1992. Differences in morphological features of the sacculus of the inner ear of two hakes (*Merluccius capensis* and *M. paradoxus*, Gadiformes) inhabits from different depth of sea // J. Morphol. V. 214. P. 97–107.

Oxman D.S., Barnett-Johnson R., Smith M.E. et al. 2007. The effect of vaterite deposition on sound reception, otolith morphology, and inner ear sensory epithelia in hatchery-reared chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 64. № 11. P. 1469–1478.

Platt C., Popper A.N. 1981. Fine structure of the ear // Hearing and sound communication in fishes. N.Y.: Springer-Verlag. P. 3–38.

Popper A.N., Fay R.R. 2011. Rethinking sound detection by fishes // Hear. Res. V. 273. P. 25–36.

- Popper A.N., Saidel W.M., Chang Janet S.Y. 1993. Two types of sensory hair cell in the saccule of a teleost fish // Ibid. V. 64. P. 211–216.
- Popper A.N., Ramcharitar J., Campana S.E. 2005. Why otoliths? Insights from inner ear physiology and fisheries biology // Mar. Freshwat. Res. V. 56. P. 497–504.
- Ricci A.J., Crawford A.C., Fettiplace R. 2002. Mechanisms of active hair bundle motion in auditory hair cells // J. Neurosci. V. 22. № 1. P. 44–52.
- Rowe M.H., Peterson E.H. 2004. Quantitative analysis of stereociliary arrays on vestibular hair cells // Hear. Res. V. 190. P. 10–24.
- Rowe M.H., Peterson E.H. 2006. Autocorrelation analysis of hair bundle structure in the utricle // J. Neurophysiol. V. 96. P. 2653–2669.
- Salem M.A., Zaghloul M.S. 2001. Structure and development of the saccular sensory epithelium in relation to otolith growth in the perch *Perca fluviatilis* (Teleostei) // Egypt. J. Biol. V. 3. № 2. P. 1–12.
- Saunders J.C., Dear S.P. 1983. Comparative morphology of stereocilia // Essays in Hearing and Honor of E.G. Wever / Eds. Fay R.R., Gourevitch G. Groton, CT: Amphora Press. P. 175–197.
- Sideleva V.G. 2003. The endemic fishes of Lake Baikal. Leiden: Backhuys Publ., 270 p.
- Smith M.E., Schuck J.B., Gilley R.R., Rogers B.D. 2011. Structural and functional effects of acoustic exposure in goldfish: evidence for tonotopy in the teleost saccule // BMC Neurosci. V. 12. № 19. P. 1–16.
- Sugihara I., Furukawa T. 1989. Morphological and functional aspects of two different types of hair cells in the goldfish sacculus // J. Neurophysiol. V. 62. P. 1330–1343.
- Xue J., Peterson E.H. 2006. Hair bundle heights in the utricle: differences between macular locations and hair cell types // Ibid. V. 95. P. 171–186.