

41. Nicol J.A.C., Young J.Z. Giant nerve fibre of *Myxicola infundibulum* (Grube), *Nature*. 1946. Vol. 158. P. 167–168.
42. Paramonova N.M., Sotnikov O.S., Cytoplasmic syncytial connections between neuron bodies in the CNS of adult animals, *Neurosci. Behav. Physiol.* 2010. Vol. 40. P. 73–77.
43. Peters A. Golgi, Cajal, and fine structure of the nervous system, *Brain Res. Rev.* 2007. Vol. 55. P. 256–263.
44. Piccolino M. Cajal and the retina: a 100-year retrospective, *Trends Neurosci.* 1988. Vol. 11. P. 521–525.
45. Ringertz N.R., Savage R.E. Hybrid Cells. Moscow: Mir, 1979. 347 p.
46. Robertis E.D., Bennett E. Electron microscope observations on synaptic vesicles in synapses of the retinal rods and cones, *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 1955. Vol. 1. P. 47–58.
47. Santander R.G., Cuadrado G.M., Saez M.R. Exceptions to Cajal's neuron theory: communicating synapses, *Acta Anat.* 1989. Vol. 132. P. 74–76.
48. Sheperd G. M. Foundations of the Neuron Doctrine. New York: Oxford University Press, 1991. 352 p.
49. Sotnikov O.S., Malashko V.V., Rybakova G.I. Fusion of nerve fibers, *Dokl. Biol. Sci.* 2006. Vol. 410. P. 361–363.
50. Sotnikov O.S., Malashko V.V., Rybakova G.I. Syncytial coupling of neurons in tissue culture and early ontogenesis, *Neurosci. Behav. Physiol.* 2008. Vol. 38. P. 223–331.
51. Sotnikov O.S., Paramonova N.M., Archakova L.I. Ultrastructural analysis of interneuronal syncytial perforations, *Cell Biol. Int.* 2010. Vol. 34. P. 361–364.
52. Sotnikov O.S., Rybakova G.I., Solovieva I.A. The question of the fusion of neuron processes, *Neurosci. Behav. Physiol.* 2008. Vol. 38. P. 839–843.
53. Verchratsky A. Neuronismo y reticulismo: neuronal-glial circuits unify the reticular and neuronal theories of brain organization, *Acta Physiol.* 2009. Vol. 195. P. 111–122.
54. Young J.Z. Structure of nerve fibres and synapses in some invertebrates, *Cold Spring Harbor. Symp. Quant. Biol.* 1936. Vol. 4. P. 1–6.
55. Young J.Z. The functioning of the giant nerve fibres of the squid // *J. Exper. Biol.* 1938. Vol. 85. P. 170–185.
56. Young J.Z. Fused neurons and synaptic contacts in the giant nerve fibres of Cephalopods, *Physiol. Transact. Roy. Soc. London.* (Ser. B). 1939. Vol. 229. P. 465–503.

Поступила в редакцию 26.02.2011.

RECOVERING TRANS-NEURONAL SYNCYTIAL TIES IN NERVOUS SYSTEM

O.S. Sotnikov¹, L.E. Frumkina², V.N. Mayorov¹, N.M. Paramonova¹, A.A. Laktionova¹, N.N. Bogolepov¹

¹I.P. Pavlov Institute of Physiology, RAS (6 Makarova Nab. Saint-Petersburg 199034 Russian Federation), ²Research Centre of Neurology, RAMS (80 Volokolamskoye Sh. Moscow 125367 Russian Federation)

Summary – The discussions between neuronists and reticularists have been characterised by complete mutual flat rejection of the opposite theory. The neuron doctrine relies on the discovery of synapses via electronic microscope but this discovery in principle does not deny transneuronal syncytium. Today, there are factors that are inconsistent with the neuron doctrine. These are: presence of highly porous membrane contacts with intracellular pores, inconsistency with cell theory, etc. These data require the neuron doctrine to be supplemented and modernised. The key question, whether there are cytoplasmic syncytial ties between neurons, remains unanswered. These ties between giant cells and fibres in molluscs, crustaceans, polychaetes, and other invertebrates have been proved a long time ago. The paper first summarises data about syncytial ties of vertebrates' neurons in the cortex of cerebrum, hippocampus and autonomous nervous system of vertebrates. As reported, it results from the deficit in glial neuron cover, on gap or tight junctions. The authors describe syncytial pores and wide perforations of conjugated neuronal membranes and their fusion in rats' embryos and indicate a method of targeted experimental fusion of neurons.

Key words: reticular theory, neuron doctrine, syncytium, neuronal fusion.

Pacific Medical Journal, 2012, No. 2, p. 75–83.

УДК 597.2/.5:591.185.34:591.18

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЯ ОБОНЯТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ МОРСКИХ РЫБ: ЭКОЛОГО-ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ

М.А. Дорошенко

Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет (690950 г. Владивосток, ул. Луговая, 52а)

Ключевые слова: обоняние, хрящевые и костные рыбы, рецепторные клетки, секреторная система.

Приведен обзор результатов морфофункциональных исследований органов обоняния морских и проходных рыб в связи с их экологией и систематическим положением. Суммируются современные представления о жгутиковых и микровиллярных типах обонятельных рецепторов. Обсуждается секреторная система обонятельного эпителия, включающая у некоторых видов специализированные альвеолярные и трубчатые железы типа боуменовых, ее значение в первичных процессах обонятельной рецепции и защитной реакции при воздействии токсикантов. Анализ материалов по эволюции органов обоняния позволил выявить общую тенденцию к редукции суммарной поверхности и складчатости обонятельных розеток хрящевых и костных рыб как пример прогрессивного тренда эволюции – олигомеризации гомологичных органов. Показано также, что уровни гипер-, макро-, медико-, микросматии связаны с экологической спецификой, наблюдающейся у различных видов рыб.

Дорошенко Майя Андреевна – д-р биол. наук, профессор кафедры «Биоэкология» Дальрыбвтуза; e-mail: doroshenko@mail.primorye.ru

Хемокоммуникация, являясь одной из наиболее филогенетически древних форм общения, играет у рыб значительную роль в осуществлении важнейших поведенческих реакций – пищевых, оборонительных, стайных, репродуктивных, ориентировочных и др. Ведущее значение здесь принадлежит обонянию, которое у многих рыб достигает чрезвычайно высокого уровня развития и обеспечивает большой объем биологической информации. Исследования механизмов функционирования обонятельной системы рыб, исключительно разнообразных по таксономическому положению, организации и экологии, имеют более чем вековую историю, основные этапы которой изложены в работах отечественных и зарубежных ученых: Я.А. Винниковой, А.А. Бронштейна, Н.Г. Клеесерпер и др. [1, 2, 11, 21, 23].

В последние годы, во многом благодаря исследованиям П.А. Мотавкина и его учеников, достигнуты значительные успехи в изучении фундаментальных механизмов структурной организации периферических и центральных звеньев обонятельной системы [9, 12, 13, 16]. Интенсивно исследуются также особенности взаимодействия хемосенсорных систем в поведении рыб [3–5, 22]. Получены новые знания, необходимые для расшифровки и кодирования нейрофизиологических механизмов, используемых в обонянии [3, 12, 13, 24, 29]. Достигнуты определенные успехи в изучении функциональных особенностей центральной нервной системы у разных классов рыб, которые отражают неодинаковый уровень организации экстерорецепции, и в первую очередь обонятельной рецепции [4, 12, 24, 27].

Вместе с тем дискуссионными остаются проблемы эволюции хрящевых и костных рыб, в частности, вопросы макро-, микро- и ультраструктуры рецепторных клеток, проводящих путей и высших мозговых центров обонятельной системы [16, 24, 27, 30]. В связи с этим актуальны морфофизиологические исследования органов обоняния морских и проходных рыб в связи с их экологией и систематическим положением. Особенно важными представляются данные о жгутиковых и микровиллярных типах обонятельных рецепторов [3, 4, 21, 22, 29, 30]. Различиями в степени развития органов обоняния и экологической спецификой объясняется повышенный интерес к материалам по дифференциации рыб на ольфакторные группы [6–8]. Недостаточно освещены в литературе и вопросы, касающиеся секреторной системы обонятельного эпителия, которая включает у некоторых видов рыб специализированные железы типа боуменовых, а также значение сенсорной системы в первичной обонятельной рецепции и защитной реакции при воздействии токсикантов.

Типы обонятельных рецепторных клеток

Электронно-микроскопическое исследование обонятельного эпителия хрящевых и костных рыб показало различие морфофункциональной организации, полиморфизма, соотношений и ультраструктуры нескольких типов рецепторных и опорных клеток [1, 2, 5, 8, 9]. В обонятельном эпителии морских рыб Тихоокеанского региона обнаружено три типа рецепторных клеток: микровиллярные, жгутиковые и палочковидные [5, 9, 15]. Микровиллярные рецепторные клетки найдены в сенсорном эпителии у хрящевых и костных рыб, у хрящевых рыб они являются единственным видом рецепторных клеток (рис. 1, а). Булава этих рецепторов лишена базальных телец и на апикальной поверхности несет микровиллы (длина – 0,5–3,0 мкм, диаметр – 0,1 мкм). Жгутиковые рецепторные клетки составляют основу рецепторных элементов сенсорного эпителия костистых рыб (рис. 1, б). Булава несет пучок тонких жгутиков, которые снабжены типичным фибриллярным аппаратом и берут начало от базальных телец, связанных с периферическим отростком поперечно исчерченными корешками или системой микротрубочек. Жгутиковые

рецепторы представлены различными модификациями в обонятельном эпителии костных рыб [5, 8, 9]. У костнохрящевых и костистых рыб в обонятельном эпителии представлены жгутиковый и микровиллярный типы рецепторов, соотношение которых видоспецифично и связано с особенностями экологии видов. Кроме того, в сенсорном эпителии отмечены рецепторные клетки, обонятельные булавы которых несут жгутики и микровиллы [1, 5, 8, 9]. Несмотря на длительный дискуссионный период в идентификации рецепторных клеток, сегодня методом ретроградной дегенерации установлено, что жгутиковые и микровиллярные клетки являются самостоятельными типами рецепторов [1, 2, 23, 28].

По строению дендрита выделен еще один тип биполярных рецепторов в обонятельном эпителии рыб: рецепторные клетки, несущие на поверхности булавы палочку – палочковидные клетки (рис. 1, в). Палочковидные рецепторные клетки характерны для сенсорного эпителия многих костистых рыб [1, 5, 7–9]. У костистых рыб (сом, карась, угорь) это структурно-функциональное образование представляет собой «комплексный жгут», состоящий из нескольких жгутиков (до 15–30) с типичным фибриллярным аппаратом, одетых общей плазматической оболочкой, но начинающихся от самостоятельных базальных телец [1]. Такой же «комплексный жгут» методом электронной сканирующей микроскопии выявлен у лососевых рыб (горбуша, чавыча, кижуч и др.) [5, 8, 15]. В большинстве «комплексные жгуты» имеют вертикальную ориентацию и слабый изгиб на вершине. В обонятельных розетках исследованных видов эти структуры характеризуются одинаковой локализацией: в базальной и проксимальной части первичных складок, где особенно велика плотность распределения мерцательных клеток. Это, возможно, связано с гидродинамическими особенностями вентиляции обонятельного мешка и низкой скоростью протока в базальной части обонятельной розетки [8, 23, 28]. Согласно данным ряда авторов, у рыб семейств *Cyprinidae*, *Gadidae*, *Siluridae*, *Esocidae* длина жгутиков и их количество на одной рецепторной клетке может варьировать в разных участках обонятельной розетки, у особей одного вида и у разных видов [8, 9, 23, 28].

Кроме отмеченных рецепторных клеток в обонятельном органе костных рыб (осетровые рода *Acipenser*) электронно-микроскопическими методами обнаружены рецепторы нового типа — так называемые криптовые нейроны (*crypt cells*). Они несут на апикальной поверхности глубокое впячивание (крипту), из которого выходит ресничка [29]. В последнее время криптовые нейроны отмечены также в обонятельном эпителии некоторых видов морских рыб [26]. Полагают, что наличие криптовых нейронов – общая черта обонятельного эпителия костных и хрящевых рыб [20, 26].

Анализ характера полиморфизма обонятельных рецепторных нейронов у макро- и микросматиков показывает, что рецепторные клетки с относительно короткими и малочисленными жгутиками характерны



Рис. 1. Структура поверхности сенсорного эпителия:

а – булавки микровилярных рецепторных клеток японского ската (*Raja kenoei*), *б* – булавки жгутиковых обонятельных клеток чавычи (*Onchorhynchus tshawytscha*), *в* – палочковидные клетки кижуча (*Onchorhynchus kisutch*). Сканирующая электронная микроскопия; *а* – $\times 15\,000$, *б* – $\times 10\,000$, *в* – $\times 7\,000$.

для обонятельного эпителия видов микросматиков, в биологии которых обонятельная рецепция играет второстепенную роль [5, 8, 9, 16]. Макросматика обычно отличаются большей численностью рецепторных клеток, а также наличием на булавке сенсорной клетки длинных и многочисленных жгутиков, обеспечивающих значительную поверхность рецепторных мембран [5, 7–9]. Согласно недавним исследованиям, микровилярные и жгутиковые рецепторные нейроны в обонятельном эпителии рыб различаются функционально и имеют различные проекции в центральных отделах обонятельной системы [17, 19, 30].

Таким образом, основываясь на положении, что жгутиковые обонятельные рецепторы являются более древними структурами (впервые отмечены у круглоротых), можно полагать, что микровилярные клетки хрящевых рыб представляют особый тип рецепторов, эволюционно возникший в результате специализации первичных обонятельных клеток, снабженных как жгутиками, так и микровиллами [1, 2]. Высокую степень обонятельной чувствительности хрящевых рыб можно объяснить узкой специализацией и приспособлением к восприятию строго определенных стимулов [1, 5].

Для сенсорного эпителия костистых рыб характерен полиморфизм обонятельных рецепторных клеток с преобладанием среди них жгутиковых. В связи с тем, что главное значение в восприятии обонятельного стимула имеет рецепторная мембрана, жгутики и микровиллы следует рассматривать как образования, способствующие эффективному увеличению рецепторной поверхности. Сокращение общей площади обонятельного эпителия, характерное для костистых рыб, по сравнению с хрящевыми, при возрастании плотности обонятельных рецепторов (олигомеризация) свидетельствует об интенсификации нейрофизиологических процессов генерирования рецепторных потенциалов в органе обоняния костистых рыб, как эволюционно более молодой таксономической группы.

Морфогистохимия секреторных элементов обонятельного эпителия морских рыб

Одной из проблем обонятельной рецепции является изучение роли слизи на поверхности обонятельного

эпителия, химизм и структурирование которой имеет различный характер у водных и наземных позвоночных. Электронно-микроскопическими и физико-химическими методами было показано, что это сложный многокомпонентный раствор биополимеров с высокой степенью упорядоченности структуры и ионного состава, который играет важную роль в возникновении генераторного потенциала [1–3, 29]. Основная масса обонятельной слизи продуцируется в обонятельном эпителии морских рыб специализированными секреторными клетками I, II, III типов и микровилярными опорными клетками. При учете секреторных элементов исследователи, как правило, отрицают наличие многоклеточных желез типа боуменовых в обонятельном эпителии рыб, связывая их возникновение у первых представителей Tetrapoda–Amphibia с общим ароморфозом [1, 2, 23, 28]. Гистохимические и электронно-микроскопические исследования позволили идентифицировать многоклеточные секреторные образования, трубчатые и альвеолярные железы типа боуменовых в обонятельном эпителии морских рыб [5–7, 9, 16].

Специализированные секреторные элементы обонятельной выстилки морских рыб вырабатывают вещества различной химической природы, присущие данному типу образований и не зависящие от видовой и экологической специализации. Важные видовые различия выявляются лишь в размещении, комбинации, величине и плотности расположения секреторных элементов в обонятельном эпителии. У гиперосматиков плотность секреторных клеток I типа в сенсорном эпителии незначительна, более высокая их плотность регистрируется в индифферентном эпителии. Наибольшая плотность секреторных клеток I типа отмечена в индифферентном и сенсорном эпителиях костистых рыб макро- и мидиосматиков. Микросматика характеризуются низкой плотностью клеток I типа. Плотность секреторных клеток II типа в сенсорном эпителии морских и проходных рыб варьирует незначительно, что, вероятно, связано с их функциональным значением в восприятии одорантов. Некоторое увеличение плотности этих клеток можно отметить у микросматиков, в обонятельной выстилке которых наблюдается уменьшение других специализированных секреторных элементов.

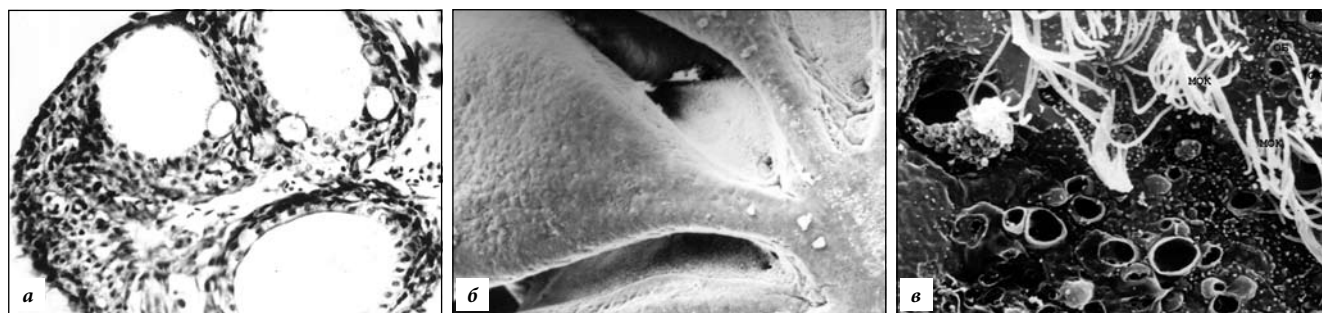


Рис. 2. Альвеолярные железы в обонятельном эпителии:

а – железы на верхушке первичной складки керчака-яок (*Muohoscephalus jaok*); б – отверстия выводных протоков желез на поверхности обонятельной розетки керчака-яок (*M. jaok*); в – стоматины желез и секреторных клеток на поверхности обонятельного эпителия липариса (*Liparis dubius*). а – гистологический препарат, окр. гематоксилином и эозином, $\times 200$, б, в – сканограммы, $\times 300$ и $\times 6000$.

Морфогистохимия обонятельных желез

Обонятельные железы типа боуменовых были впервые обнаружены в органах обоняния некоторых видов отряда скорпенообразных: южный одноперый терпуг, керчак-яок, рогатый бычок, рогатка-альцихт, бычок шлемоносец, получешуйник Гильберта, тихоокеанская волосатка, морская лисичка, липарис дубиус [5, 6, 9]. В дальнейшем обонятельные железы были обнаружены у многих представителей лососеобразных (нерка, кета, горбуша, сима, кижуч, чавыча), сельдеобразных (сельдь тихоокеанская), иглобрюхообразных (бурый фугу) [6–8] (рис. 2). Железы расположены в обонятельном эпителии на боковых поверхностях складок, в углублениях между ними, а также на их верхушках. По форме концевых отделов железы делятся на два типа: альвеолярные и трубчатые. Альвеолярные обонятельные железы характеризуются округлой формой концевого отдела, расположены в обонятельной выстилке рыб эндоэпителиально и экзоэпителиально [6]. Диаметр концевых отделов этих желез варьирует от 37 до 180 мкм. Плотность их расположения в обонятельном эпителии различна: от 1–2 на поверхности одной складки до 1 на 1000 мкм поверхности обонятельного эпителия, т.е. 4–5 штук на одной складке (керчак-яок, волосатая рогатка, липарис). Концевые отделы желез образованы слоем цилиндрических клеток и более глубоким слоем уплощенных элементов. Ядра железистых клеток располагаются базально. Образование секрета происходит по мерокриновому типу. Трубчатые обонятельные железы расположены в углублениях сенсорного эпителия между складками розеток у представителей семейства керчаковых [5, 6].

Согласно данным гистохимического исследования, секрет обонятельных желез морских рыб содержит полисахариды, гликопротеины и кислые сульфатированные полисахариды типа хондроитинсульфатов (протеогликаны). Кроме того, он содержит вещества, близкие к липопротеинам. Значительная активность цитохромоксидазы, сукцинатдегидрогеназы, а также щелочной фосфатазы выявлена в слизи на поверхности обонятельной выстилки и в концевых отделах желез [6].

Таким образом, многоклеточные альвеолярные и трубчатые железы в обонятельном эпителии морских рыб по морфофункциональной организации представляют

собой образования, гомологичные боуменовым железам в органах обоняния наземных позвоночных, и являются частным примером гистофизиологического параллелизма [5–7, 9]. Наличие альвеолярных и трубчатых желез в обонятельной выстилке рыб, их структура, локализация и плотность расположения обусловлены особенностями экологии видов. Наиболее многочисленны данные структуры у донных и придонных представителей морской ихтиофауны: представителей семейств керчаковых (*Cottidae*) и липаровых (*Liparididae*).

Дифференциация морских рыб по степени развития органа обоняния

Значительные вариации в степени обонятельной чувствительности рыб обусловили попытки их деления на макро- и микросматиков. Ранее это деление основывалось только на функциональных характеристиках [1, 23], последующие работы совмещали физиологические данные со структурными различиями [5, 7, 8]. Анализ степени развития обонятельной системы рыб по сравнению со зрительной проведен у 40 видов из 14 отрядов хрящевых и костных морских рыб с различным таксономическим положением и экологической специализацией [5, 7]. В качестве критериев оценки выбраны следующие параметры периферических и центральных звеньев обонятельной системы: обонятельный эпителий (площадь, складчатость), сенсорный и индифферентный эпителий (толщина, зональность), рецепторные, опорные, секреторные клетки, железы (профильное поле, плотность). Для оценки степени развития обонятельной и зрительной рецепции вычисляли экологический коэффициент (ЭК) – отношение площади обонятельного эпителия к площади зрительной сетчатки (%), ольфакторный коэффициент (ОК) – отношение площади обонятельного эпителия к квадрату длины рыбы – $OK = So \div L^2$ (%), индекс теленцефализации – отношение массы конечного мозга к массе головного мозга (%), обонятельный индекс – отношение массы обонятельных луковиц к массе головного мозга (%), зрительный индекс – отношение массы тектума к массе мозга (%), сенсорный коэффициент – отношение обонятельного индекса к зрительному индексу (%).

На основании электронно-микроскопического, гистохимического и морфометрического анализа элементов обонятельной системы рыб предложена дифференциация

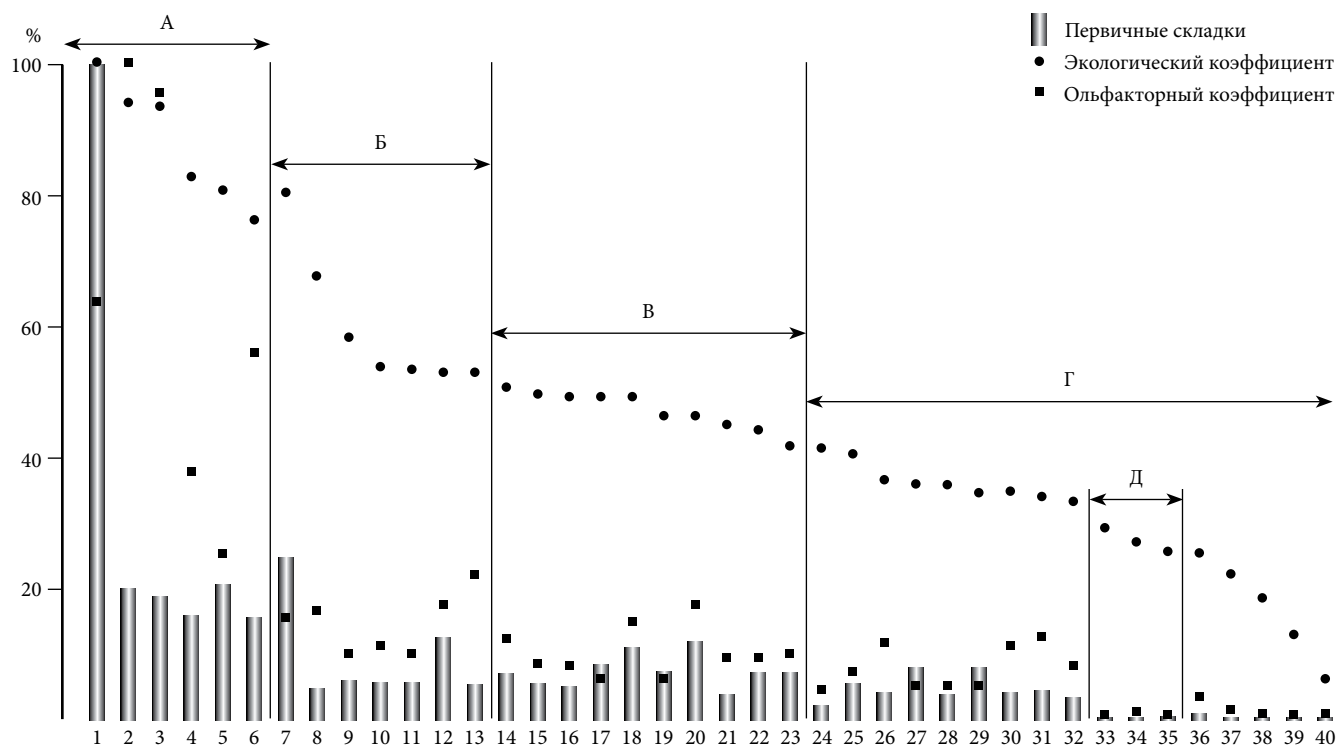


Рис. 3. Распределение исследованных хрящевых и костистых рыб на ольфакторные группы:

А – гиперосматики (1–6); Б – макросматики (7–13); В – медиосматики (14–23); Г – микросматики (24–40); Д – микрофотосматики (33–35).
 1. *Sphyrna zygaena*; 2. *Bathyraja smirnovi*; 3. *Raja kenoei*; 4. *Hexanchus griseus*; 5. *Lamna ditropis*; 6. *Squalus acanthias*; 7. *Anguilla bicolor pacifica*; 8. *Liparis dubius*; 9. *Oncorhynchus tshawytscha*; 10. *Oncorhynchus masou*; 11. *Oncorhynchus nerka*; 12. *Gadus morhua*; 13. *Pseudopleuronectes yokohamae*; 14. *Eleginus gracilis*; 15. *Oncorhynchus keta*; 16. *Oncorhynchus gorbusha*; 17. *Hippoglossus stenolepis*; 18. *Pleurogrammus azonus*; 19. *Scomber japonicus*; 20. *Brama japonica*; 21. *Platichthys stellatus*; 22. *Clupea pallasii*; 23. *Theragra chalcogramma*; 24. *Podothecus veternus*; 25. *Osmerus mordax*; 26. *Hemirhamphus wilsonii*; 27. *Engraulis japonicus*; 28. *Hypomesus japonicus*; 29. *Sardinops melanostictus*; 30. *Enophrys dicerca*; 31. *Myoxocephalus yaok*; 32. *Arctoscopus japonicus*; 33. *Stichaeus grigorjewi*; 34. *Opisthocentrus ocellatus*; 35. *Acantholumpenus mackayi*; 36. *Takifugu rubripes*; 37. *Cantherinus modestus*; 38. *Hyporhamphus sajori*; 39. *Cololabis saira*; 40. *Exocoetus volitans*.

на ольфакторные группы: гиперосматики, макросматики, медиосматики, микросматики и микрофотосматики (рис. 3). Гиперосматики (ОК – 24,5–96,6, ЭК – 350,0–2355,5) включают хрящевых рыб (акулы, скаты), для которых характерны теленцефализация, доминирование обоняния, гипертрофия обонятельной розетки, наличие вторичной, третичной и четвертичной складчатости, наибольшая площадь обонятельного эпителия и профильного поля рецепторных клеток, представленных только микро-виллярным типом. К макросматикам (ОК – 9,7–21,2, ЭК – 60,0–500,0) относятся костистые рыбы с наиболее высокими морфофункциональными параметрами органа обоняния: донные и придонные бентофаги, глубоководные рыбы с ведущим значением обонятельной рецепции, тихоокеанские лососи – чавыча, нерка [5, 8, 10]. К медиосматикам (ЭК – 25,3–50,6, ОК – 5,9–17,1) причисляют виды костистых рыб с умеренными значениями всех параметров органов обоняния. Это стайные пелагические рыбы с гармонично развитыми сенсорными системами. Для микросматиков (ОК – 0,3–12,1, ЭК – 1,6–24,9) характерны минимальные морфофизиологические параметры обонятельной системы. В этой группе можно выделить подгруппу микрофотосматиков (придонные, литоральные виды, обитающие в изменчивых условиях с повышенной мутностью воды). Многообразие условий обуславливает значительные различия сенсорной оснащенности поведенческих реакций рыб. Предложенная

дифференциация рыб на ольфакторные группы отражает как филогенетические особенности обонятельной системы (гиперосматики – хрящевые рыбы), так и выявляет широкую морфоадаптивную радиацию на основе сенсорных систем (макро-, медио-, микросматия), связанную с экологической специализацией видов.

Морфофункциональные особенности головного мозга, центральных отделов хемосенсорных систем, как древнейшей формы связи организма со средой, у хрящевых и костных рыб интенсивно исследуются [4, 14, 18, 27]. Основной характерной чертой эволюции мозга хрящевых рыб является его теленцефализация, т.е. заметный рост объема конечного мозга [5, 7, 27]. Теленцефалон хрящевых рыб дополнительно к обонятельным проекциям получает сигналы зрительной системы, слуховые, механосенсорные и электросенсорные импульсы [18, 25, 27]. У костистых рыб отмечена интеграция анализаторных систем (ольфактортригемино-вкусовой комплекс) на уровне первичных сенсорных центров, создающая возможность формирования полимодальной единой хемосенсорной системы, существование которой является основой разнообразных эколого-физиологических адаптаций [4, 7, 8, 11].

Заключение

Таким образом, можно проследить некоторые эволюционные тенденции в развитии обонятельной системы

хрящевых и костных рыб. С одной стороны, признаки редукции: сокращение общей площади обонятельного эпителия, уменьшение складчатости, с другой – прогрессивные признаки, свидетельствующие о совершенствовании органа обоняния: возрастание плотности обонятельных рецепторных клеток и вместе с тем изменение их конфигурации, количественное преобладание рецепторов жгутикового типа, что влечет за собой интенсификацию нейрофизиологических процессов.

Усложнение секреторной системы, увеличение плотности секреторных элементов при появлении новых форм (обонятельные железы типа боуменовых) позволяют предположить, что в филогенезе высота чувствительности обонятельного анализатора и его адаптивная вариабельность стали решаться не путем увеличения общей площади обонятельного эпителия, а увеличением поверхности рецепторной мембраны (жгутиковый аппарат) и усложнением секреторных процессов в обонятельном эпителии.

Антропогенное загрязнение водной среды токсикантами нарушает поведенческие реакции рыб, искажая функции хеморецепции. Высокие регенерационные способности рецепторного аппарата обонятельного эпителия и сохранение надежности механизмов его функционирования при отрицательных воздействиях внешней среды обеспечиваются у морских и проходных рыб прежде всего сложной гетероморфной системой секреторных элементов.

References

1. Bronshtejn A.A. The olfactory receptors in vertebrates. L.: Nauka, 1977. 160 p.
2. Vinnikov Ja.A. The evolution of receptors. Cellular, membrane and molecular levels. L.: Nauka, 1979. 140 p.
3. Gdovskij P. A., Ruzhinskaja N. N. Acetylcholinesterase - a biomarker of the functional state of the fish olfactory system, *Uspehi sovrem. biol.* 2007. Vol. 127, No. 4. P. 396–404.
4. Devicina G. V., Marusov E. A. The interaction of fish chemosensory systems and feeding behavior, *Uspehi sovrem. biol.* 2007. V. 127, No. 4. P. 387–395.
5. Doroshenko M.A. The histophysiology olfactory organs of marine fish. Vladivostok: Izd-vo DVGU, 2004. 226 p.
6. Doroshenko M.A. The glands in the olfactory epithelium of marine fish, *Voprosy ihtiologii.* 2007. V. 47, No. 4. – P. 529–536.
7. Doroshenko M.A. The physiology of fish sensory systems. Vladivostok: Dalrybvtuz, 2010. 172 p.
8. Doroshenko M.A., Devicina G.V. The comparative morphological research of the olfactory epithelium of three sorts Pacific salmon (*Oncorhynchus*, *Salmonidae*, *Salmoniformes*), *Sensornye sistemy.* 2009. Vol. 23, No. 2. P. 126–136.
9. Doroshenko M.A., Motavkin P.A. The surface structure of the marine teleost olfactory organ, *Arh. anatomii i gistologii.* 1986. No. 10. P. 38–47.
10. Kalinina G.G., Matrosova I.V., Doroshenko M.A., Evdokimov V.V. Morpho Histological examination of the olfactory organ in the masu *Oncorhynchus masou* and salmon *O. keta*, *Voprosy ihtiologii.* 2005. V. 45, No. 2. P. 236–241.
11. Kasumjan A.O. The olfactory system of fish. M.: Izd-vo Moskovskogo un-ta, 2002. 87 p.
12. Motavkin P.A. The introduction to neurobiology. Vladivostok: Medicina DV, 2003. 360 p.
13. Motavkin P.A. The lectures of histology. Vladivostok: Medicina DV, 2007. 251 p.
14. Smit K.Ju.M. The biology of sensory systems. M.: BINOM. Laboratorija znanij, 2005. 583 p.
15. Doroshenko M.A. Ultrastructure of the *Oncorhynchus* Pacific Salmons olfactory epithelium, *China-Russia Symposium on Fish. Develop. Marine Biol. Resourc. Shanghai Fish. University.* Shanghai, China, 2007. P. 8–15.
16. Doroshenko M.A., Motavkin P.A. Olfactory epithelium of marine fishes in scanning electron microscopy, *Acta Morphologica Hungarica.* 1986. Vol. 34, No. 3. P. 143–155.
17. Doving K.V., Hamdani E.H., Hoglund E. et al. Review of the Chemical and Physiological Basis of Alarm Reactions in Cyprinids, *Fish Chemosenses* / ed. Reutter K., Kapoor B.G. Science Publishers, Inc., 2005. P. 133–165.
18. Eisthen H.L. Evolution of vertebrate olfactory system, *Brain Behav Evol.* 1997. Vol. 50. P. 222–233.
19. Hamdani E.H., Alexander G., Doving K.B. Projections of sensory neurons with microvilli to the lateral olfactory tract indicates their participation in feeding behavior in crucian carp, *Chem. Senses.* 2001. Vol. 26. P. 1139–1144.
20. Hansen A., Figer T. Phyletic distribution of crypt-type olfactory receptor neurons in fishes, *Brain. Behav. Evol.* 2000. Vol. 55. P. 100–110.
21. Hara T.J. Fish Chemoreception. London: Chapman and Hall, 1992. 373 p.
22. Kasumyan A.O., Malyukina G.A., Devitsina G.V. et al. Chemosensory systems in fishes: Physiology and role in behaviour, *Advances in Fish biology.* Hindustan Press, 1999. P. 117–144.
23. Kleerecooper H.G. Olfaction in fishes. London: Indiana University Press, Bloomington, 1969. 222 p.
24. Laberge F., Hara T.J. Neurobiology of fish olfactoring: a review, *Brain research reviews.* 2001, Vol. 36. P. 46–59.
25. Matsuoka M. Development of sense organs in the Japanese sardine *Sardinops melanostictus*, *Fisheries Science.* 2001, Vol. 67. P. 1036–1045.
26. Schmachtenberg O. Histological and electrophysiological properties of crypt cells from the olfactory epithelium of the marine teleost *Trachurus symmetricus*, *Compar. Neural.* 2006. Vol. 495, No. 1. P. 113–121.
27. Witch H., Nortchutt R.G. The forebrain of the pacific hagfish: a cladistic reconstruction of the ancestral craniates forebrain, *Brain Behav. Evol.*, 1992. Vol. 40. P. 25–64.
28. Yamamoto M. Comparative morphology of the peripheral olfactory organ in teleosts, *Chemoreception in Fishes.* 1982. No. 3. P. 39–59.
29. Zeiske E., Kasumyan A., Bartch P., Hansen A. Early development of the olfactory organ in sturgeons of the genus *Acipenser*: a comparative and electron microscopic study, *Anat. Embriol.* 2003. Vol. 206, No. 5. P. 357–372.
30. Zelinski B.S., Hara T.J. Olfaction, *Sensory Systems. Neuroscience.* 2007. Vol. 25. P. 1–43.

Поступила в редакцию 26.03.2011.

NEUROPHYSIOLOGY OF SEA FISH OLFACTORY SYSTEM: ECOLOGICAL AND EVOLUTIONAL ASPECTS

M.A. Doroshenko

Far Eastern State Technical Fisheries University (52a Lugovaya St. Vladivostok 690950 Russian Federation)

Summary – The paper provides an overview of the results of morphofunctional studies of the olfactory system organs of sea and migratory fish with regard to their ecology and systematic position, summarises up-to-date notions about flagellate and microvillar types of the olfactory receptors and discusses secretory system of the olfactory epithelium that includes in several species specialised alveolar and tubular glands like Bowman's glands, its role in primary processes of the olfactory reception, and protective response in case of toxicant exposure. Analysing materials on the olfactory organ evolution allows to identify general tendency to reduce the total surface and rugosity of olfactory rosettes of cartilaginous and bony fishes, for example, progressive trend of the evolution – homologon oligomerisation. As reported, the levels of hyper-, macro-, medium-, and microsmatia depend on ecological features being observed in various fish species

Key words: olfaction, cartilaginous and bony fishes, receptor cells, secretory system.

Pacific Medical Journal, 2012, No. 2, p. 83–88.