

УДК 699.50:591.481.1

## ОСНОВНЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГОЛОВНОГО МОЗГА И ЧЕРЕПНОМОЗГОВЫХ НЕРВОВ ДЕЛЬФИНОВ И ДРУГИХ КИТООБРАЗНЫХ

### Сообщение I

Г. Б. Агарков, Б. Г. Хоменко, В. Б. Слезин

(Институт зоологии АН УССР, Особое конструкторское бюро биологической и медицинской кибернетики)

Как указывал И. П. Павлов (1924), в процессе эволюции животного мира нервная система развилась как орган, обеспечивающий посредством сигнальной деятельности наиболее совершенную форму приспособления животного к условиям окружающей среды. Естественно, что определенные условия обитания отражаются на строении и функции структур головного мозга животного. В тесной связи с изменением строения мозга животного изменяются его поведение и внешний вид. Несомненно, переход предков китообразных к водному образу жизни не мог не отразиться на строении и функции их центральной нервной системы. Она получила особую специализацию благодаря экологическим условиям, резко отличающимся от тех, в которых живут их наземные сородичи.

Можно полагать, что изучение мозга китообразных дает ценную информацию о влиянии специализации на мозг млекопитающих. Однако мозг китообразных изучен пока весьма поверхностно. Исследования проводятся на ограниченном материале, что объясняется дороговизной препарата, сложностью окраски, большими размерами мозга. Так, мозг крупнейшего из зубатых китов — кашалота (*Physeter catodon* L.) весит 7—8 кг, мозг крупнейшего из усатых — сельдяного кита (*Balaenoptera physalus* L.) — 6—8 кг, у дельфина — белобочки (*Delphinus delphis* L.) — 0,8 кг, азовки (*Phocaena phocaena* L.) — 0,5 кг, афалины (*Tursiops truncatus* Montagu) — 1,7 кг.

Мозг китообразных велик не только по абсолютному весу, но и относительно веса тела. Особенно велик относительный вес мозга у мелких китообразных. Так, у азовок он составляет 0,4% веса тела, у крупных китов он относительно меньше (0,01%). Чем крупнее китообразное, тем меньше относительный вес мозга. Наименьший он у самых крупных южных китов — *Eubalaena glacialis* Bonaparte (Pilleri, 1966).

Цефализация (относительный вес мозга; Dubois, 1913) отражает степень организации животного. Был вычислен коэффициент цефализации у китообразных (Яблоков, Белькович, Борисов, 1972). У зубатых китов он равен 0,7, а у усатых — 0,4. Однако, следует учитывать, что вес жира у усатых китов достигает 27% общего веса животного (это значительно больше, чем у зубатых). Вообще при определении соотношения веса мозга и тела у китов необходимо учитывать слой жира, который подвержен значительным колебаниям.

По данным Томилина (1969), вес мозга гренландского кита (*Balaena mysticetus* L.) в 25 000 раз меньше веса тела, мозг синего кита (*Balaenoptera musculus* L.) и финвала (*B. physalus* L.) в 7000—10 600 раз, кашалота в 4700, косатки (*Orcinus orca* L.) в 155, афалины в 70, бело-

бочки в 30, азовки в 105 раз. Вес мозга человека в 43 раза меньше общего веса тела. Заметим, что общий вес азовки в три раза меньше общего веса афалины и в два раза — белобочки, однако относительный вес мозга у азовок в два раза меньше, чем у белобочки, и в 1,5 раза меньше, чем у афалины. Таким образом, для зубатых китообразных характерна обратная зависимость между весом мозга и весом тела (более мелкие

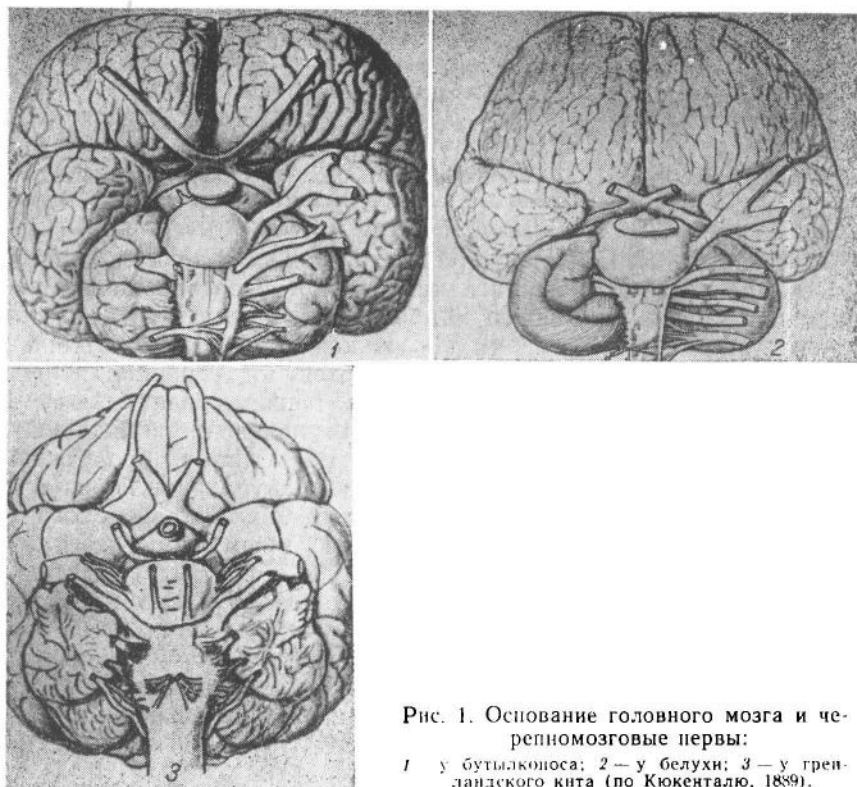


Рис. 1. Основание головного мозга и черепно-мозговые нервы:

1 — у бутылконоса; 2 — у белухи; 3 — у гренландского кита (по Кюкенталю, 1889).

зубатые киты более цефализированы), а адаптация к водному образу жизни не оказывает существенного влияния на соотношение величины веса головного мозга и веса тела (Пиллери, Гир, 1972). Вообще более быстроплавающие формы имеют относительно большой мозг. Так, у быстроходного финвала мозг в два-три раза больше, чем у медлительного гренландского кита, вес мозга быстроплавающей гринды (*Globicephalus melas* Teil) на 400 г больше, чем мозг такой же по величине, но более медлительной белухи — *Delphinapterus leucas* Pall. (Томлин, 1969).

Головной мозг китообразных значительно отличается от такового наземных млекопитающих (рис. 1). Мозг китообразных короче в передне-заднем направлении и шире в поперечном. Продольная ось продолговатого мозга у большинства видов китообразных отклоняется дорсально, ось среднего мозга — вертикально; ось переднего мозга перпендикулярна к оси среднего. Полушария мозга очень большие с чрезвычайно развитыми бороздами и извилинами. Сильвиева борозда проходит почти вертикально из верхнебоковой поверхности мозга, в глубине ее находится островок (*insula*). На нижней стороне лобной доли имеется характерная гладкая поверхность, где появляется головка хвостатого

тела. Височная доля мозга выступает на вентральной стороне, затылочная доля развита слабо и не может быть выделена как отдельная. Боковой желудочек без нижнего рога, глубокий третий желудочек отчетливо увеличен в передне-заднем направлении, сильвиев водопровод просторный. У китообразных, имеющих верхний (передний) бугор четверохолмия (*collicus superior*), он меньше нижнего заднего. Однако верхний (передний бугор) у большинства китообразных отсутствует. Зрительный бугор относительно велик, ножки мозга и мост короткие и широкие. У некоторых родов китообразных продолговатый мозг широкий, у других родов узкий, но у всех китообразных оливы выступают. Мозжечок у китообразных большой (до 15—20% веса мозга). Из черепно-мозговых нервов слабее всего развит обонятельный, а у многих родов его вообще нет. Череп у зубатых китов ассиметричный, что отражается на форме мозга; у усатых — симметричный.

Таким образом, условия обитания в значительной степени отразились на строении мозга китообразных. Специфичность строения можно наблюдать при изучении каждого из отделов нервной системы китообразных (Langworthy, 1932; Kruger, 1959, 1966; Breathnach, 1960; Pilleri, 1966; Хоменко, 1970 и др.). Черепно-мозговые нервы у китообразных претерпели значительные изменения по сравнению с таковыми наземных млекопитающих. Обонятельного нерва нет, или он рудиментарен — лишен луковиц и питей. У некоторых родов усатых китов сохранились обонятельные нити, но луковицы отсутствуют, а обонятельный тракт истончен. По нашим данным, у черноморских дельфинов — белобочки, афалины и азовки на месте редуцированных обонятельных нервов сохранились лишь соединительнотканые тяжи — дериваты твердой мозговой оболочки. Наиболее развит аппарат обоняния, по-видимому, у сейвала. Так, Пиллери (Pilleri, 1969) обнаружил, что у этого кита значительно развиты обонятельные бугры, а обонятельный тракт и луковицы развиты слабо. Ряд авторов (Howell, 1930; Friant, 1957, 1958) считают, что у китообразных обоняние отсутствует или очень слабое. Есть и другая точка зрения, согласно которой обоняние у китообразных сохранилось, но функцию обоняния взяли на себя специальные образования (Kellogg, 1928). Однако это мнение мало обоснованно. Следует отметить, что вторичные, палеокортикальные, центры обонятельного мозга у китообразных существенно не изменились, несмотря на атрофию обонятельного тракта (Filimonoff, 1965). У китообразных слабее, чем у других млекопитающих, развиты гиппокамп, свод и сосцевидные тела. Это, возможно, объясняется тем, что указанные образования принимали меньшее участие в функции обоняния, утраченной китообразными. Другие образования обонятельного мозга развиты у китообразных не меньше, чем у наземных млекопитающих. В настоящее время ставится под сомнение тесная связь структур обонятельного мозга с функцией обоняния, а у китов эта связь тем более условна.

Зрение у китов развито лучше обоняния, но хуже, чем у наземных млекопитающих. Учитывая специфику среды обитания китообразных, считают, что они используют орган зрения как дистанционный орган восприятия ближнего действия. Глаза китообразных, по-видимому, мало приспособлены для зрения на воздухе, т. к. для этого они слишком близоруки. Полагают, что сетчатка глаза китов развита слабее, чем сетчатка глаза человека. Правда, материала для такого утверждения пока мало. Предположение о слабости зрения китообразных основывается и на отсутствии в глазу колбочек (за исключением редких находок у усатых). Это доказывает, что у китообразных нет цветного зрения (Rochon-Duvigneand, 1940). Несмотря на морфологическую обоснован-

ность мнения о столь слабом зрении у китообразных, оно не подтверждается большинством наблюдений за этими животными в неволе (Kellogg, Rice, 1966 и др.). Возникло предположение, что у животных амфиофтальмическое зрение, позволяющее им хорошо видеть через любую среду: ось глаза вытянута, следовательно, расстояние между хрусталиком и сетчаткой наименьшее в центре и увеличивается к периферии. Это и позволяет предположить, что на воздухе глаз близорук по центру, а в воде — по периферии сетчатки (Мапп, 1946). Наличие перекреста зрительного тракта у китообразных подтверждается не всеми авторами. Хатчек (Hatschek, 1903) обнаружил его, но материал автора слишком невелик, чтобы на его основании наличие перекреста можно было считать правильным.

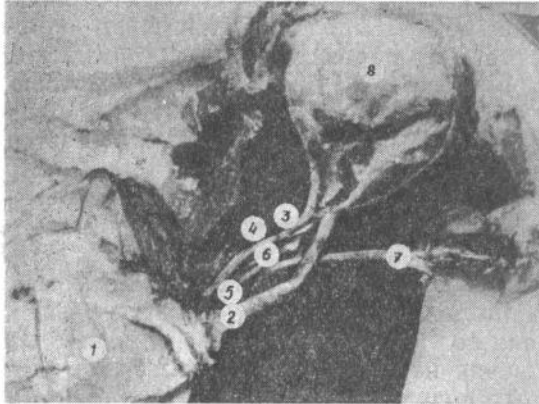


Рис. 2. Нервы, идущие от головного мозга к главному яблоку, у дельфина белобочки:

1 — головной мозг; 2 — зрительный нерв; 3 — глазодвигательный нерв; 4 — блоковой нерв; 5 — глазничный нерв; 6 — отводящий нерв; 7 — верхнечелюстной нерв; 8 — глазное яблоко (препарат Б. Г. Хоменко по методике В. П. Воробьева).

корковый анализатор мало изучен. Крюгер (Kruger, 1966) отмечает, что хорошо развитое латеральное коленчатое тело не имеет четко выраженной слоистости, свойственной приматам.

Проведя макро-микроскопическое препарирование по методике В. П. Воробьева, мы исследовали черепномозговые нервы у черноморских дельфинов — азовки (17 экз.), афалины (9 экз.) и белобочки (14 экз.). По нашим данным, у дельфинов зрительный нерв (I пара черепномозговых нервов), выйдя из вентролатерального квадранта глазного яблока в полости глазницы пересекает вентральную ветвь глазодвигательного нерва с медиальной стороны и подблоковой нерв с латеральной. Проникнув через зрительное отверстие в полость черепа, зрительный нерв лежит медиально от глазничного и отводящего нервов. Глазодвигательный, блоковой и отводящий нервы соответственно III, IV и VI пары черепномозговых нервов у исследованных дельфинов развиты хорошо (рис. 2). Глазодвигательный нерв идет сверху и латерально от глазничного. в отличие от такового домашних животных и человека, у которых указанный нерв проходит по медиодорсальной поверхности глазничного нерва.

У белобочки, афалины, азовки блоковой нерв самый тонкий из всех черепных нервов, развившихся с головными миотомы. Он выходит из ствола мозга по бокам соединительных ножек мозжечка. Следует обратить внимание на то, что блоковой нерв прилежит к верхнему краю первой ветви тройничного нерва и местами волокна этих нервов так переплетены между собой, что блоковой нерв как бы одет муфтой из волокон глазничного нерва. Вероятно, именно поэтому некоторые

Подкорковые центры (ядра), связанные с функцией зрения (верхние бугорки четверохолмия, латеральное коленчатое тело), развиты хорошо. То же говорит большинство авторов о зрительной коре, хотя зрительный

ядра), связанные с функцией зрения (верхние бугорки четверохолмия, латеральное коленчатое тело), развиты хорошо. То же говорит большинство авторов о зрительной коре, хотя зрительный

исследователи (Kukunthal, Ziehen, 1889; Клейненберг и др., 1964) не смогли обнаружить блоковой нерв у белухи.

Отводящий нерв у белобочки, афалины и азовки, по нашим данным, выходит из продолговатого мозга каудально от трапециевидного тела впереди пирамид и заднего края моста. В полости черепа отводящий нерв проходит медиально от полулунного узла и входит в глазницу под нижним краем глазничного нерва (Хоменко, 1970 б). Схема иннервации глазных мышц китообразных сходна с таковой других млекопитающих, однако у китообразных имеется еще одна специальная мышца — ретрактор глаза. Веки у большинства родов малоподвижны, цилиарных мышц нет. Ядра III, IV и VI пары черепномозговых нервов развиты довольно хорошо, хотя слабее, чем у наземных млекопитающих. Некоторым исследователям, правда, не удалось обнаружить отдельных ядер глазодвигательных нервов. Броннер (Bronner, 1919) не нашел ядра Эдингера — Вестфала у азовки, однако Огава (Ogawa, 1935) обнаружил это ядро у бесперой морской свиньи (*Neomeris* sp.). Ядра нервов не удавалось обнаружить из-за несовершенства техники, иногда из-за недостаточной изученности их у китообразных. Так, вентромедиальную часть эллиптического ядра (III пара черепномозговых нервов) некоторые авторы называют ядром Эдингера — Вестфала, другие полагают, что это ядро Бехтерева, или передне-медиальное ядро зрительного бугра. Следует отметить, что некоторые виды китообразных, обитающие в мутной воде, вообще лишены зрения, например гангский дельфин (*Platanista gangetica* Lebeck.).

Тройничный нерв (V пара черепномозговых нервов) у зубатых китов уступает только слуховому, а у усатых китов является самым мощным из черепномозговых нервов, что можно объяснить более высокой степенью развития у них осязания. У усатых китов на губах и щеках сохранились осязательные щетинки, которых нет у взрослых зубатых китов. У млекопитающих в тройничном нерве, как известно, имеются чувствительные и моторные ядра; у китообразных они также есть, но о степени их развития трудно судить, т. к. сведения весьма противоречивы.

Морфология тройничного нерва у представителей зубатых китов была предметом пристального изучения сотрудников Института зоологии АН УССР (Агарков, Хоменко, 1968; Хоменко, 1969, 1969 а, 1970, 1970 а, 1970 б, 1972; Агарков, Валиулина, 1970; Агарков, Солуха, Хоменко, 1971; Хоменко, Нечаева, 1971; Хоменко, Агарков, 1972; Агарков, Хоменко, Слезин, 1972). Полученные данные (рис. 3, 4) существенно изменяют представления о его морфологии и топографии у этих животных. Тройничный нерв (V пара черепномозговых нервов) начинается двумя, а не одной (Клейненберг и др., 1964) порциями от варолиева моста (рис. 6). Более тонкая — двигательная порция (*portio minor*) расположена медиодорсально, а более мощная — чувствительная порция (*portio major*) — вентролатерально. Обе части V пары черепномозговых нервов прободают твердую мозговую оболочку в основании мозжечкового намета и лежат между ее листками. На уровне овального отверстия чувствительная часть нерва образует полулунный узел (*ganglion Gasseri*), залегающий в полости Меккеля. Из узла выходят два пучка нервных волокон: один, более тонкий, соединяется с двигательной частью тройничного нерва и образует нижнечелюстной нерв, выходящий из полости черепа через овальное отверстие; второй, более крупный, представляет собой начальный общий ствол глазничного и верхнечелюстного нервов. Волокна первого лежат в дорсолатеральной, а волокна второго — в вентромедиальной части ствола. Далее общий ствол глазничного и верхнечелюстного нервов (*n. ophthalmicamaxillaris*) в общем влагалище из твер-

дой мозговой оболочки направляется вперед и латерально и делится на два нерва: глазничный, идущий вместе с глазодвигательным, блоковым и отводящим нервами к глазничной щели, и верхнечелюстной, проникающий в круглое отверстие основания черепа (рис. 3, 4, 6).

Таким образом, тройничный нерв у зубатых китов, как и у всех млекопитающих, имеет три основные ветви: 1) глазничную, 2) верхнечелюстную и 3) нижнечелюстную.

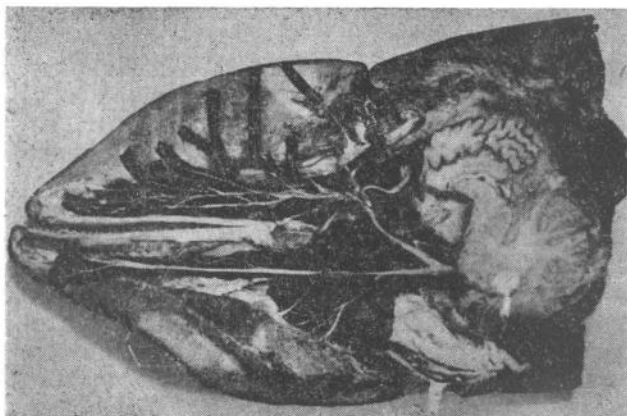


Рис. 3. Тройничный нерв у морской свиньи (препарат Б. Г. Хоменко по методике В. П. Воробьева).

и др., 1964, с. 226). На наш взгляд, мнение цитируемых авторов о наличии в тройничном нерве двух основных ветвей свидетельствует о том, что они либо недостаточно полно исследовали (препарировали)

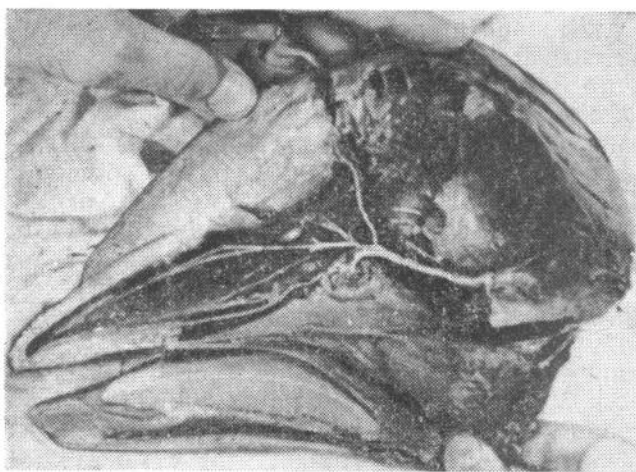


Рис. 4. Верхнечелюстной нерв у плода дельфина — афалины (препарат Б. Г. Хоменко по методике В. П. Воробьева).

материал, либо взяли данные из старых работ (Eschricht, 1869; Kükenthal, Ziehen, 1889), в которых действительно ошибочно указано на бифуркационное деление тройничного нерва у китообразных. Однако, если обратиться к еще более старым работам (Rapp, 1837) или к исследованиям последнего времени (Schulte, Smith, 1918; Kesteven, 1941; Hosokawa, Kamija, 1965; Хоменко, 1970 а, б и др.), то выясняется, что у исследованных зубатых китов тройничный нерв, как и у других млекопитающих,

состоит из трех основных ветвей. Белуха не является исключением. Тройничный нерв потому и называется «тройничным», что имеет три самостоятельные ветви. Это подтверждается эмбриональным развитием головы и метамерностью головного отдела туловища млекопитаю-



ших — каждому сегменту сомы головы соответствует своя пара черепно-мозговых нервов (Видерсгейм, 1900; Шмальгаузен, 1947; Пэттен, 1955).

Неправильно также утверждение, будто глазничный нерв соединяется со зрительным и глазодвигательным нервами и эти три нерва единым стволом идут к глазу. По нашим данным (Хоменко, 1970), у дельфинов топографические взаимоотношения глазничной порции тройничного нерва с нервами глазницы таковы: с латеральной стороны — блоковой, с дорсовентральной — глазодвигательный, с медиальной — отводящий нервы (рис. 2). Все нервы глазницы представляют собой самостоятельные образования, ни о каком «едином» стволе не может быть и речи. К тому же глазничный нерв направляется не к «глазу», а в кожу надглазничной области.

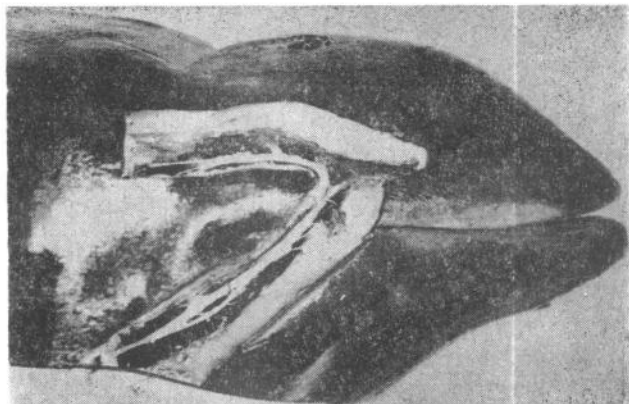


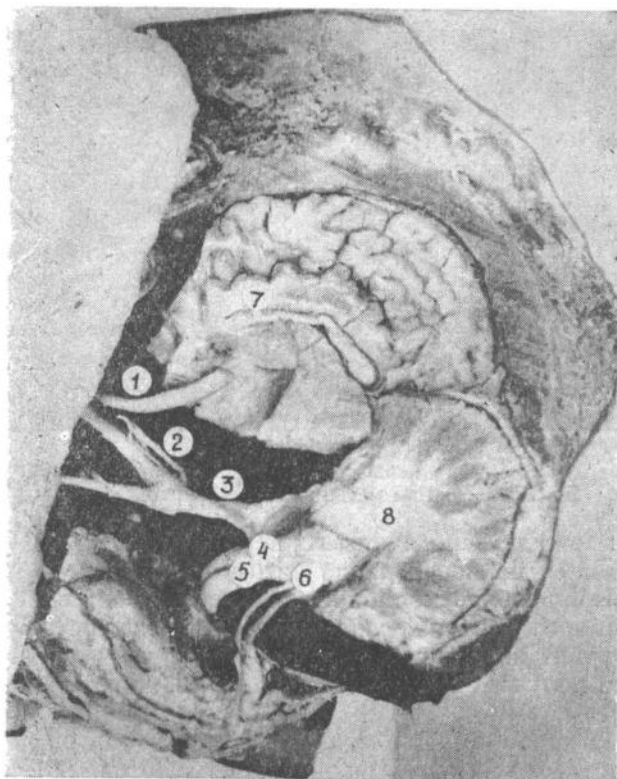
Рис. 5. Лицевой нерв у морской свиньи (препарат Б. Г. Хоменко по методике В. П. Воробьева).

Глазничный нерв, выйдя через верхнюю

глазничную щель, делится на ряд ветвей, которые иннервируют нижнелатеральную (*n. supratrochlearis*), верхнепереднюю (*n. frontalis*) и верхнелатеральную (*n. supraorbitalis*) области лобного выступа. Собственно жировая подушка, кожа лобного выступа, роострума верхней челюсти и надчерепной дыхательный тракт иннервируются ветвями верхнечелюстного нерва. Нижняя челюсть получает волокна от мандибулярного нерва (Агарков, Валиулина, 1970).

Лицевой нерв (VII пара черепно-мозговых нервов) у китообразных резко отличается от такового у наземных млекопитающих (Rapp, 1837; Howell, 1930; Huber, 1934; Kesteven, 1941; Hosokawa, Kamija, 1965). По нашим данным (Хоменко, 1970 б), он выходит на основание мозга между латеральным краем ножек мозга и передним краем моста, откуда вместе со слуховым (VIII пара) и промежуточным (*n. intermedius*) нервами направляется во внутреннее слуховое отверстие (рис. 6). На лицевой поверхности головы дельфинов основной ствол лицевого нерва (рис. 5), обогнув снизу орбиту, у переднего угла глазницы разделяется на две ветви. Первая направляется вперед и вступает в мышцы, лежащие у основания роострума (носогубной мускул, мускул угла рта), и мышцы, образующие нижнее и боковое ложе жировой подушки (ростральный и нариальный мускулы). Вторая ветвь, огибая снизу и спереди глазницу, направляется дорсально и аборально и иннервирует мышцы надчерепного дыхательного тракта, а также воздухоносных назальных мешков задней стенки мышечного ложа жировой подушки. Не зря Белл (Bell, 1934), исследовавший дыхательную функцию у морской свиньи, указывал, что лицевой нерв имеет отношение к акту дыхания, и называл его дыхательным нервом (*n. respiratorius*). Ветви лицевого нерва, иннервирующие лицевую мускулатуру, у дельфинов в значительной степени редуцированы (Бобин, 1966). Хорошо развита только дорсальная щечно-губная ветвь (*n. bucalis dorsalis*), которая и является продолжением основной магистрали лицевого нерва. По нашим данным, у дельфинов,

утративших часть лицевых мышц (исчезла подвижность губ, щек и т. д.), строение лицевого нерва более простое; однако ветвь, иннервирующая мышцы дыхательного отверстия и носового хода (звукодыхательного аппарата) развита значительно и получила большее число связей с ветвями тройничного нерва. Своеобразие топографии ветвей лицевого нерва у дельфинов раскрывает особенности филогенеза мускульного аппарата системы надчерепного назального хода. Иннервация мышц носового хода свидетельствует о происхождении мускульного аппарата надчерепного дыхательного комплекса из одного источника — мимических мышц наземных млекопитающих, сместившихся вслед за дыхалом (Хоменко, 1970 б). Плохо развиты веточки нерва, идущие к платизме и очень слабо выраженным околоро-



выраженным околоро-

Рис. 6. Выход некоторых пар черепномозговых нервов из ствола головного мозга у обыкновенного дельфина:

1 — зрительный нерв; 2 — глазодвигательный, блоковой и отводящий нервы; 3 — тройничный нерв; 4 — лицевой нерв; 5 — стато-акустический нерв; 6 — языко-глоточный и блуждающий нервы; 7 — головной мозг; 8 — мозжечок (препарат Б. Г. Хоменко по методике В. П. Воробьева).

товой и затылочной мышцам, но довольно хорошо — идущие к окологлазной, околоушной и (там, где она имеется) к цилиарной мышцам. Вкусовые и секреторные веточки лицевого нерва отсутствуют или, возможно, очень слабо развиты. Ядра лицевого нерва хорошо выражены и образуют выпячивание латерально от верхней оливы. Верхние слюнные ядра пока не обнаружены, но, по-видимому, они имеются, т. к. у некоторых родов китообразных есть барабанная струна.

Слуховой нерв (VIII пара черепномозговых нервов) (рис. 6) является, как говорилось, наиболее мощным черепномозговым нервом у зубатых китов, а у усатых — уступает только тройничному. Это не удивительно, т. к. орган слуха является важнейшей анализаторной системой у китообразных. Слуховой нерв подразделяется на кохлеарный и вестибулярный отделы, соответственно выполняющие функцию слуха и равновесия. Кохлеарные аппараты усатых и зубатых китов сходны между собой и с гомологичным органом у наземных млекопитающих. Судя по строению улитки, киты способны воспринимать высокочастотные звуки, используемые для сообщений, и ультрочастотные, используемые для эхолокации. Кохлеарный нерв значительно больше вестибулярного. Вентральные кохлеарные ядра значительно больше, чем у других млекопитающих, относительно же дорсальных мнения расходятся. Одни авто-



ры считают, что у китообразных таких ядер нет, другие полагают, что есть, хотя и небольшие (Breathnach, 1960).

Трапециевидное тело у всех китообразных очень большое. Подкорковые слуховые ядра (верхняя олива, ядра латеральной петли, нижние бугорки четверохолмия) по своим относительным размерам соответствуют подобным структурам у наземных млекопитающих. Сильно развито медиальное коленчатое тело, формирующееся в более высокой части зрительного бугра, чем у других млекопитающих (Breathnach, 1960).

Височная доля коры у дельфинов развита хорошо, а исчерченность ее рельефа больше, чем даже у человека. Микроскопическое строение височной доли коры у дельфинов сложно. Однако при сравнении височной доли коры человека и дельфина обнаруживается, что у человека ширина височной доли больше, концентрация нейронов выше и дифференцировка их формы лучше (Зворыкин, 1963).

В. П. Зворыкин обнаружил четкое разделение слуховой коры дельфинов на слои, причем автор полагает, что то же наблюдается и в остальной коре. Его данные не согласуются с результатами исследования Бретнаха (Breathnach, 1960) и ряда других ученых, отмечающих слабую послонную дифференцировку коркового центра слуха.

Исследовать функцию вестибулярного аппарата практически невозможно, но, по-видимому, он играет важную роль в жизни китообразных. Вестибулярные ядра (медиально-треугольное, верхнее Бехтерева, латеральное Дейтерса) развиты хорошо у всех видов.

Языкоглоточный, блуждающий, добавочный и подъязычный нервы (соответственно IX, X, XI и XII пары черепномозговых нервов) мало чем отличаются от таковых у наземных млекопитающих. Ядра этих нервов находятся в стволовой части мозга, и морфология их сходна с таковой у наземных млекопитающих. Изменение функции и своеобразная морфология языка китообразных, как ни странно, мало сказались на его нервном аппарате (Kruger, 1959, 1966; Breathnach, 1960).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Агарков Г. Б., Валиулина Ф. Г. 1970. К вопросу об интраорганной иннервации области нижней челюсти некоторых китообразных. Бионика. IV Укр. респ. научн. конф.
- Агарков Г. Б., Солуха Б. В., Хоменко Б. Г. 1971. К вопросу о гидролокационной способности дельфинов. В сб.: «Бионика», № 5. К.
- Агарков Г. Б., Хоменко Б. Г. 1968. К вопросу о строении нервного аппарата лобного выступа дельфина. Мат-лы II Укр. респуб. науч. конф. по бионике. К.
- Агарков Г. Б., Хоменко Б. Г., Слезин В. Б. 1972. Нейроморфологические основы эхолокации и поведение некоторых китообразных. Тр. СЗПИ, № 22, Вопросы прикладной биологической кибернетики. Л.
- Бобин В. В. 1966. Морфология лицевого нерва у человека и животных. Автореф. докт. дисс. Харьков.
- Видерсгейм Р. 1900. Строение человека со сравнительно-анатомической точки зрения. М.
- Зворыкин В. П. 1963. Некоторые цитоархитектонические и количественные закономерности системы подкорковых образований слухового анализатора в сравнительном ряду млекопитающих. Автореф. докт. дисс. М.
- Клейненберг С. Е., Яблоков А. В., Белькович В. М., Тарасевич М. Н. 1964. Белуха. М.
- Павлов И. П. 1924. 20-летний опыт изучения высшей нервной деятельности (поведение животных). М.—Л.
- Пиллери Г., Гир М. 1972. Нервная система. В кн.: А. В. Яблоков, В. М. Белькович, В. И. Борисов. «Киты и дельфины». М.
- Пэттен Б. М. 1955. Эмбриология человека (перев.) М.
- Томилини А. Г. 1969. Факторы, способствующие сильному развитию головного мозга зубатых китообразных. Тр. ВСХИЗО, в. 31.
- Хоменко Б. Г. 1969. Особенности строения периферической нервной системы жировой подушки дельфина-афалины. В сб.: «Вопросы морской биологии». К.

- Его же. 1969. Некоторые данные гистоструктуры и иннервации воздухоносных мешков черноморских дельфинов. Мат-лы VI науч. конф. мол. специалистов Ин-та зоол. АН УССР. К.
- Его же. 1970. Про гистоструктуру та іннервацію звукового апарата (назальних мішків) дельфінів. ДАН УРСР, сер. Б, № 1.
- Его же. 1970 а. Некоторые особенности гистоструктуры и иннервации лобного выступа черноморских дельфинов. Бионика, № 4. К.
- Его же. 1970 б. Сравнительно-морфологический анализ строения и иннервации лобного выступа дельфинов. Автореф. канд. дисс. К.
- Его же. 1972. К вопросу о морфологии некоторых черепномозговых нервов у дельфинов. Тез. докл. V Всесоюз. совещ. по изучению морских млекопитающих, ч. II. Махачкала.
- Хоменко Б. Г., Нечаева О. В. 1971. Нейроморфологические основы поведения и звуковой ориентации дельфинов. В сб.: «Повышение продуктивности сельскохозяйственных животных (вопросы морфологии периферической нервной системы)», т. 2, в. 2. Ульяновск.
- Хоменко Б. Г., Агарков Г. Б. 1972. Дослідження джерел іннервації та деяких аспектів функції дихала і носових мішків шляхом перерізання нервових стовбурів. ДАН УРСР, сер. Б, № 4.
- Шмальгаузен И. И. 1947. Основы сравнительной анатомии. М.
- Яблоков А. В., Белькович В. М., Борисов В. И. 1972. Киты и дельфины. М.
- Breathnach A. S. 1960. The Cetacean central nervous system. Biol. rev., v. 35, № 2.
- Bronner В. 1919. Die Zentrle Klein hirhereine bei dem Säugetieren. Arb. neurol. Inst. Univ. Wien, v. 22.
- Dubois E. 1913. On the relation between the quantity of brain and the size of the body in vertebrata. Proc. Acad. Sci. Amst., v. 16.
- Eschricht D. F. 1969. Ni Tavler till Ophisning of Hvaldyrenes Bygning. Kjobenhavn.
- Filimonoff I. N. 1965. On the so-called rhinencephalon in the dolphin. J. Hirnforsch., v. 8, № 1.
- Friant M. 1957. Un cervean de foetus de Rorqual (Balaenoptera musculus L.). G. R. Acad. Sci., № 244.
- Его же. 1958. Un stade de l'evolution cerebrale de Rorqual (Balaenoptera musculus L.). Hvalzd. Skr., № 42.
- Hatschek K. 1903. Schnervenatrophie bei einem Delphin. Arb. neurol. Inst. Univ. Wien, v. 10.
- Hosokawa H., Kamija Th. 1965. Section of the dolphin's head (Stenella caeruleoalba). Scient. Rep. Whales. Inst., № 19.
- Howell A. B. 1930. Aquatic mammals. Springfield — Baltimore.
- Huber E. 1934. Anatomical notes on Pinnipedia and Cetacea. Publ. Carneg. Inst., № 447.
- Kellogg R. 1928. The history of wales. Their adaptation to life in the Water. Quart. Rev. Biol., v. 3.
- Kellogg W. N., Rice C. E. 1966. Visual discrimination and problem selving in a bottlenose dolphin. In 2 «Whales, dolphins and porpoise». Los Angeles.
- Kesteven H. L. 1941. Some features in the anatomy and later development of the head of Delphinus delphis L. Rec Aust. Mus., v. 21.
- Kruger L. 1959. The thalamus of the dolphin (Tursiops truncatus) and comparison With other mammals. J. Comp. Neurol., v. 3.
- Его же. 1966. Specialized features of the Cetacean brain. In «Whales, dolphins and porpoise». Los Angeles.
- Kükenthal W., Ziehen Th. 1889. Über das Centralnervensystem der Cetaceen. Denkschr. med. naturwiss. Ges. Jena, Bd. 3.
- Langworthy O. R. 1932. A discription of the central nervous system of the porpoise. J. Comp. Neurol., v. 54, № 2.
- Mann F. G. 1946. Ojo y vision de los Ballenos. Biologica, v. 4.
- Ogawa T. 1935. Beitröge zur vergleichenden Anatomie des Zentralnervensystems der Wassersäugetiera. Delphin. Arb. Inst. Sendai., v. 17.
- Pilleri G. 1966. Morphologie des Gehirnes des Cetacea. J. Hirnforsch., v. 8, № 3.
- Его же. 1969. Investigations on Cetacea. Berne.
- Rapp W. 1837. Die cetaceen. Stuttgart.
- Rochon-Duvigneaud A. 1940. L'ocil Cetaces. Arch. Mus. Hist. Nat., t. 16.
- Schulte H., Smith M. F. 1918. The external characters Seeletal Muscles and Periferal Nerves of Kogia Breviceps. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., v. 2, art. 2.

**MAIN MORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF BRAIN  
AND CRANIOCEREBRAL NERVES IN DOLPHINS  
AND OTHER CETACEA**

**Communication I**

**G. B. Agarkov, B. G. Khomenko, V. B. Slezin**

(Institute of Zoology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR;  
Special Design Office of Biological and Medical Cybernetics)

*Summary*

The enormous brain of Cetacea in the process of evolution developed in tight connection with the most complex adaptive activity under new ecological conditions. On the basis of the authors' own data and those from literature, the peculiarities of the brain macro- and microscopic structure in some Cetaced representatives are mentioned. The relation is explained between development or reduction of definite brain areas and various functional rearrangements of an organism in transition from ground to water habitat. Morphology of some pairs of cranial nerves is described. On the basis of the authors' own data, the points are determined where some cranial nerves exit out of the brain stem, their topography and morphology in intra- and extracranial areas are presented. The peculiarities in morphology of oculomotor, trochlear, trigeminal, abducent and facial nerves are determined in all the species of dolphins under study as compared with ground mammals and man.