

русла легких. Мы полагаем необходимость сохранения такой системы капилляров вследствие большой толщины межальвеолярных перегородок, затрудняющей процессы диффузии газов. Двойная капиллярная сеть способствует замедлению тока крови и, наряду с другими механизмами, облегчает процесс диффузии, обеспечивая тем самым более полное поглощение кислорода крови. К моменту рождения в респираторных отделах складывается и система эластических колец в устьях альвеол, позволяющая изменять величину просвета входа в альвеолу. Дальнейший процесс дифференцировки альвеолярных отделов легкого связан, вероятно, с включением органа в функциональную деятельность.

- Антипук Ю. П., Гибрадзе Т. А. К сравнительной морфологии кровеносных сосудов легких.— Тбилиси : Мецниереба, 1973.— 195 с.*
- Антипук Ю. П., Соболева А. Д. Эволюция респираторных систем.— Новосибирск : Наука, 1976.— 206 с.*
- Берзин А. А. Кашалот.— М. : Пищевая промышл., 1971.— 368 с.*
- Голуб Д. М., Леонтьев А. С., Новиков И. И. Материалы по эмбриологии китообразных. Зародыш кашалота 8,5 мм длины.— Зоол. журн., 1968, № 3, с. 739—747.*
- Голуб Д. М., Леонтьев А. С., Новиков И. И. Материалы по эмбриологии китообразных. Зародыш кашалота 14,5 мм длины.— Тр. АтлантНИРО, 1970, 29, с. 111—137.*
- Клейненберг С. Е. Особенности дыхания китообразных.— Усп. совр. биол., 1956, 41, № 3, с. 366—380.*
- Коржуев П. А. Проблема резервов кислорода в организме водных млекопитающих.— Тр. АтлантНИРО, 1971, 39, с. 205—211.*
- Kreps E. M. Особенности физиологии ныряющих животных.— Усп. совр. биол., 1941, 14, № 3, с. 454—464.*
- Нестеров Е. Н., Шапунов В. М., Матищева С. К. К анатомии и гистологии легких дельфина-белобочки.— Тр. Крым. мед. ин-та, 1971, 46, с. 95—98.*
- Яблоков А. В. Функциональная морфология органов дыхания зубатых китообразных.— Тр. Совещ. ихтиологич. комиссии АН СССР, 1961, вып. 12, с. 79—86.*
- Belanger L. F. A study of the histological structure of the respiratory portion of the lung of aquatic mammals.— Amer. J. Anat., 1940, 67, N 3, p. 437—491.*
- Engel S. The respiratory tissue of the Blue whale and the Fin whale.— Acta Anat., 1966, 65, p. 381—390.*
- Irving L. Respiration in diving mammals.— Physiol. Rev., 1939, 19, N 1, p. 112—134.*
- Kooyman G. L. Respiratory adaptations in marine mammals.— Amer. Zool., 1973, 13, N 2, p. 457—468.*
- Lacoste A., Baudrimont A. Sur quelques particularites histologiques du poumon du Dauphin.— Bull. Stat. Biol. Arachon, 1926, 23, N 2, p. 87—140.*
- Mammals of the sea / Ed. Ridgway S. H. Biology and medicine. Springfield, Illinois, 1972.— 894 p.*
- Murata T. Histological studies on the respiratory portions of the lung of Cetacea.— Scient. Repts. Whales Res. Inst., 1951, 6, N 1, p. 35—47.*
- Renzoni A. Sul polmone del delfino.— Arch. Zool. Ital., 1960, 45, p. 343—364.*
- Slipper E. J. Whales. London : Hutchinson, 1962.— 475 p.*
- Wislocki R. B. The lungs of Cetacea with special reference to the harbor porpoise (Ph. phocaena).— Anat. Rec., 1942, 84, p. 171—193.*

Минский медицинский институт

Получено 18.10.82

УДК 591.422:599.532

А. П. Мангер

НЕКОТОРЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГОРТАНИ КАШАЛОТА

Морфологические особенности респираторного аппарата зубатых китообразных, в частности кашалотовых, связаны прежде всего с необходимостью надежной защиты легких от попадания в них воды. В ряду анатомических образований, выполняющих функцию замыкания дыхательных путей при погружении на значительные глубины, ведущая роль принадлежит гортани.

Тем не менее в имеющейся литературе до настоящего времени не нашли глубокого отражения структуры гортани, обеспечивающие осуществление таких важных функций как дыхательная, рефлекторно-замыкальная и звукообразовательная. Среди весьма ограниченного числа публикаций по морфологии гортани зубатых китообразных (Wat-

son, Joung, 1880; Benham, 1901; Hein, 1914; Hosokawa, 1951; Клейненберг, Яблоков, Белькович, Тарасевич, 1964; Малышев, 1969; Грачева, 1971; Яблоков, Белькович, Борисов, 1972; Мангер, 1974, 1979) адаптивным особенностям гортани кашалота уделено мало внимания. Даже в довольно подробной монографической сводке А. А. Берзина (1971) гортань физетерид рассматривается только в связи со специализацией респираторной системы к глубоководным погружениям.

Материалом для анатомического и гистологического исследований служили гортани четырех плодов кашалота, возраст и пол которых не определялись. Кроме того методом реконструкции изучен хрящевой скелет и точки фиксации собственной мускулатуры гортани взрослой самки длиной 11,2 м.

Основу гортанного скелета кашалота составляет перстневидный хрящ, дуга которого, в отличие от дельфиновых, замкнута в полное

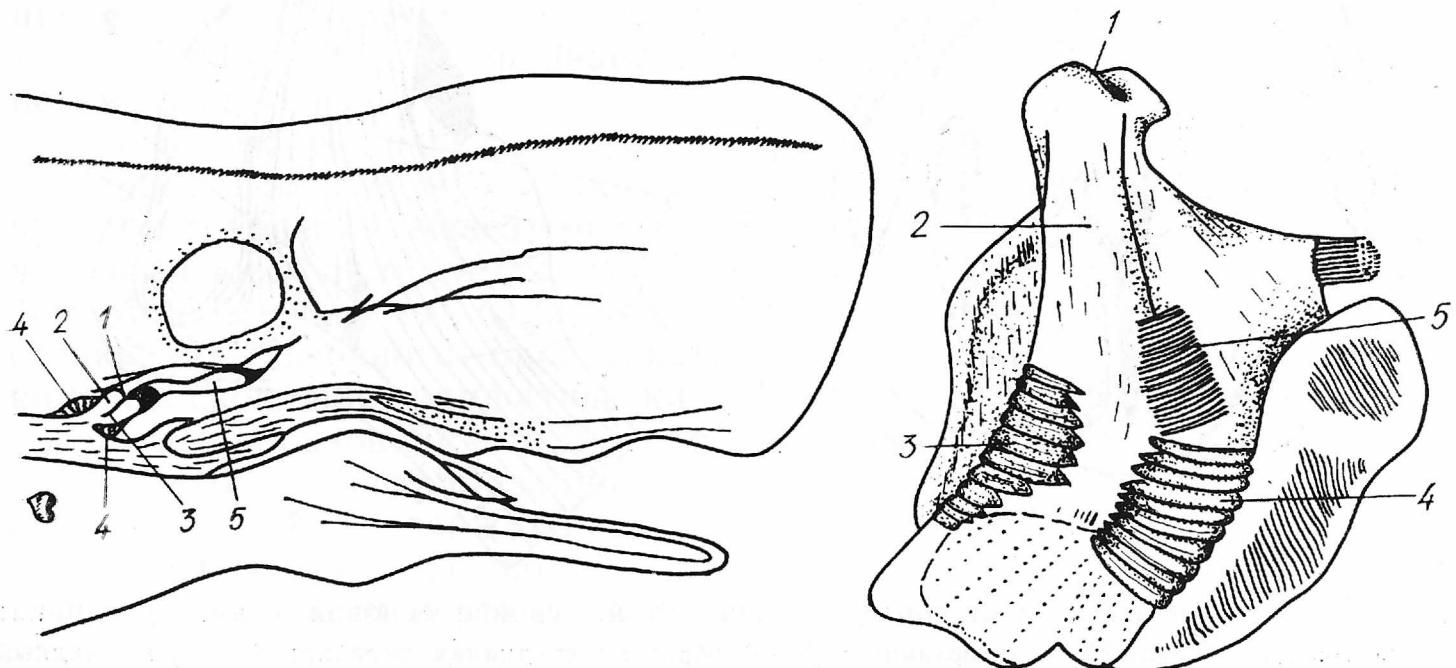


Рис. 1. Парасагиттальный распил головы кашалота:

1 — вход в гортань; 2 — черпало-надгортанская трубка; 3 — черпало-надгортанская складка; 4 — небно-глоточный сфинктер; 5 — костная ноздря.

Рис. 2. Мускулатура гортани кашалота:

1 — вход в гортань; 2 — черпало-надгортанская трубка; 3 — поперечный черпаловидный мускул; 4 — щиточерпаловидный мускул; 5 — черпало-надгортанный мускул.

хрящевое кольцо. Наиболее массивным в гортанном остеове является щитовидный хрящ, состоящий из тела и отходящих от него двух пар рогов — краиальных и каудальных. Последняя пара более мощно развита и подвижно сочленяется с боковыми поверхностями пластинки перстневидного хряща. Краиальный утолщенный край тела щитовидного хряща неподвижно сращен с основанием надгортанника, который вместе с парой черпаловидных хрящей образует характерную для всех зубатых китов черпало-надгортанную трубку, изогнутую крацио-дорсально и значительно искривленную вправо (рис. 1, 2). На передне-верхнем утолщенном конце трубки располагается отверстие щелевидной формы — вход в гортань (*aditus laryngis*), ограниченное с боков черпало-надгортанными складками, представляющими дупликатуру слизистой оболочки гортани. Высота черпало-надгортанных складок на изученных препаратах почти равна таковой надгортанника. Свободный передний край складки несколько утолщен и не содержит хрящевых образований.

Несколько ниже входа в гортань черпало-надгортанская трубка охватывается мощно развитым у кашалота небно-глоточным сфинктером. Волокна сфинктера имеют почти циркулярное направление и при сокращении тесно прижимают черпаловидные хрящи к надгортаннику, тем самым запирая вход в гортань (рис. 1). Небно-глоточный мускул, являющийся по мнению некоторых авторов (Дружинин, 1946) производным мягкого неба зубатых китообразных, достигает наибольшего развития у физетерид как типичных ныряльщиков. Сокращением указанного мускула гортань (а именно ее утолщенная верхушка) постоянно

удерживается в непарном носоглоточном отверстии купола глотки, плотно соприкасаясь с его костными стенками. Подобное интранариальное положение гортанного входа в той или иной степени присуще всем китообразным, однако у некоторых, в частности, мелких зубатых китов (Родинов, 1974) верхушка гортани находится в костных ноздрях исключительно во время заныривания. При нахождении на малых глубинах и актах «выдоха — вдоха» гортань, по мнению автора, опускается вен-

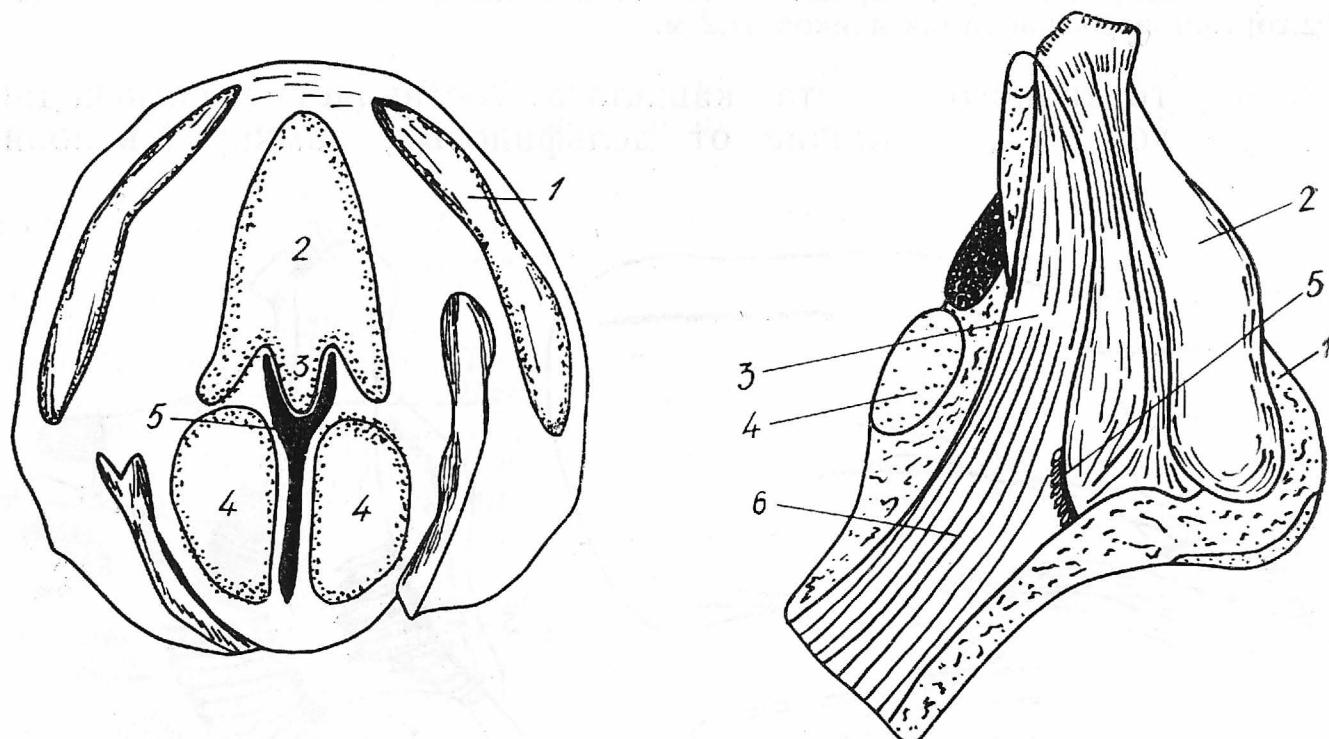


Рис. 3. Фронтальный распил гортани кашалота на уровне основания надгортанника:
1 — щитовидный хрящ; 2 — надгортанник; 3 — W-образная срединная складка; 4 — черпаловидный хрящ; 5 — полость гортани.

Рис. 4. Полость гортани кашалота:

1 — щитовидный хрящ; 2 — надгортанник; 3 — черпаловидный хрящ; 4 — перстневидный хрящ; 5 — голосовая складка; 6 — складки слизистой оболочки.

трально и выходит из сферы действия небно-глоточного сфинктера. У исследованных нами кашалотов, как и у клюворылых китов, также относящихся к ныряльщикам, вход в гортань постоянно удерживается в костных ноздрях (Яблоков, 1961; Берзин, 1971), благодаря чему обеспечивается полное и постоянное разобщение дыхательного и пищеводного путей.

Вторым по значению сжимателем гортанного просвета у кашалотов является щито-черпаловидный мускул, заполняющий пространство между пластинками щитовидного и телами черпаловидных хрящев. Волокна мускула, начавшись на внутренней поверхности пластинок щитовидного хряща, конвергируют аборально и мускульно прикрепляются к телам черпаловидных хрящев от их оснований приблизительно до середины высоты. Из других мышц-констрикторов гортанного просвета у кашалота следует указать на поперечный черпаловидный и черпало-надгортанный мускулы, которые на изученных нами препаратах выражены относительно слабо и, по-видимому, являются синергистами небно-глоточного и щито-черпаловидного мускулов (рис. 2).

Участок полости гортани щелевидной формы от входа до оснований черпаловидных хрящев следует рассматривать как верхний этаж или преддверие гортани (*vistibulum laryngis*). Оно имеет вид узкой щели, в которую с вентральной стороны вдается высокая срединная складка слизистой оболочки надгортанника. В своей аборальной части складка состоит из эластического хряща, поэтому на фронтальном распиле надгортанник имеет W-образную форму, срединный зубец которой увеличивает герметизацию преддверия гортани (рис. 3).

Каудально канал преддверия расширяется, переходя в голосовую щель (*rima glottidis*). Последняя подразделяется на лежащую между

голосовыми складками мембраннызную и расположенную между каудальными отростками черпаловидных хрящей — межхрящевую части. Голосовые складки очень коротки, жестки, покрыты многослойным плоским неороговевающим эпителием и состоят у кашалота из пучков плотной соединительной ткани, образованных главным образом коллагеновыми волокнами с небольшим количеством эластических элементов (рис. 4). Анатомия голосовых складок а также полное отсутствие у исследованных экземпляров голосового мускула вызывают сомнение в возможности колебания голосовых связок под действием проходящего тока воздуха. К сказанному следует добавить, что как и для других китообразных (Мангер, 1974), для кашалотовых характерно значительное преобладание величины межхрящевой части голосовой щели над лигаментозной (1 : 12, 1 : 14), что ограничивает возможности гортани как звукосигнального органа.

Поверхность подсвязочного пространства гортани (*cavitas infraglottica*) усеяна множеством мелких ямок, в которые открываются выводные протоки трубчатых желез (рис. 5). Железы чередуются с густо расположенными здесь лимфатическими фолликулами. Отмечается чрезвычайное богатство кровеносных капилляров. Таким образом, в толще вентральной стенки подсвязочного пространства гортани кашалота расположены крупные скопления лимфатических и железистых образований. Функция указанных образований по мнению некоторых исследователей (Яблоков, 1972) состоит в нейтрализации вредных примесей, содержащихся во вдыхаемом воздухе. Несколько каудальнее, в области перехода в трахею, слизистая оболочка вместе с подслизистым слоем образует от 7 до 12 упругих не расправляющихся параллельных складок, в углублениях между которыми также отмечается обилие лимфоидных фолликулов и кровеносных капилляров.

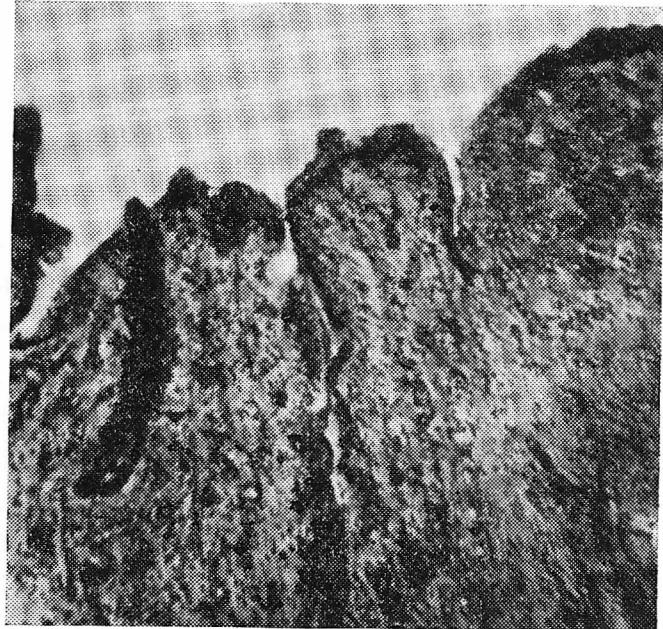


Рис. 5. Выводные протоки трубчатых желез в слизистой оболочке гортани кашалота (микрофото, об. 40; ок. 10; окраска гематоксилин-эозин).

Оценивая адаптивные особенности строения гортани кашалотовых, следует указать на выраженность анатомических образований (мощное развитие небно-глоточного сфинктера и щито-черпаловидного мускула, наличие срединной складки надгортанника, осуществляющей герметизацию предверия, интранариальное положение входа в гортань и др.), несущих рефлекторно-замыкальную или защитную функцию гортани как наиболее филогенетически древнюю функцию этого органа. Это вполне естественно, так как кашалотам как тектофагам приходится осуществлять лов и проглатывание добычи на глубинах, достигающих 1000—1500 м. В то же время жесткость, тугорастяжимость и малая длина голосовых складок в сочетании с значительным преобладанием межхрящевой части голосовой щели над лигаментозной и отсутствием голосового мускула едва ли позволяют рассматривать гортань кашалотов как звукосигнальный орган, имеющий значение в процессах коммуникации животных. В этом плане нужно, очевидно, согласиться с мнением А. А. Берзина (1971), считающего, что основным источником звука у кашалотов являются пока еще мало изученные анатомические субстраты области непарной ноздри и фронтального мембраннызного мешка.

- Берзин А. А.* Кашалот.— М.: Пищевая промышленность, 1971.— 366 с.
- Грачева М. С.* Некоторые особенности строения гортани афалины.— Зоол. журн., 1971, 50, вып. 10, с. 1539—1545.
- Дружинин А. Н.* Система принципов филогенетических изменений органов: Тез. докл. науч. сессии, посвященной 10-летию со дня смерти А. Н. Северцова. М., 1946, с. 37—38.
- Клейненберг С. Е., Яблоков А. В., Белькович В. М., Тарасевич Н. М.* Белуха.— М.: Наука, 1964.— 455 с.
- Малышев В. М.* Материалы по анатомическому строению и иннервации глотки и гортани кашалота.— В кн.: Морские млекопитающие. М., 1969, с. 192—199.
- Мангер А. П.* Функциональная морфология гортани дельфиновых: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1974.— 28 с.
- Мангер А. П.* Функциональная морфология гортани.— В кн.: Функциональная морфология китообразных. Киев, 1979, с. 78—86.
- Радионов В. А.* Морфо-функциональные особенности мускулатуры черноморских дельфинов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1974.— 31 с.
- Яблоков А. В.* Функциональная морфология органов дыхания зубатых китообразных.— Тр. совещ. по экологии и промыслу морских млекопитающих. М., 1961, с. 67—69.
- Яблоков А. В., Белькович В. М., Борисов В. И.* Киты и дельфины.— М.: Наука, 1972.— 472 с.
- Benham W.* On the larynx of certain Whales (Cogia, Balaenoptera, Ziphius).— Proc. Zool. Soc. London, 1901, N 2, p. 46—56.
- Hein S.* Contribution to the Anatomy of Monodon monoceros.— Verhandl. Konikl. Acad. wet. Amsterdam, 1914, 18, N 3, p. 1116—1117.
- Hosokawa H.* On the extrinsic eye muscles of the Whale with special remarks upon the innervation and function of the musculus retractor bulbi.— Scient. Repts Whales Res. Inst., 1951, N 6, p. 1—33.
- Watson M., Young A.* On the Anatomy of Worthern beluga.— Trans. Roy. Soc. Edinburg, 1880, 29, p. 91—93.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 20.01.83

ЗАМЕТКИ

Обыкновенный сверчок (*Locustella naevia* Bodd.) на северо-западном Кавказе. Найден нами в гнездовую пору. В предгорьях птицы добыты в долине р. Подкумок близ Георгиевска в Ставропольском крае. У пяти самцов, добытых здесь 10.05.69, семенники были сильно увеличены: левый от $6 \times 7,4$ до $6,2 \times 11,4$ мм. Один самец добыт близ станицы Бесскорбной в Советском р-не Краснодарского края 8.06.61 (коллекция кафедры зоологии Ростовского университета). Длина его семенников 10 мм. В среднегорной части региона поющие самцы зарегистрированы ночью 4 (добыт) и 7.05.79 на лугу в надпойменной террасе р. Белая близ пос. Никель (Майкопский р-н, Краснодарский край) на высоте около 500 м. Здесь же 23.06.79 днем мы наблюдали поющего самца. 26.06 птица смолкла, так как скосили траву на ее гнездовом участке. В высокотравных лугах субальпийские поющие птицы отмечены 5 и 7.07.79 на плато Лагонаки в долине р. Курджипс (высота 1600 м), в конце июня — начале июля 1980 — в Кавказском заповеднике на горе Джуге, 5.07.80 — на пастбище Алаго (1800 м). Здесь 21.06.81 добыт поющий самец с увеличенными семенниками (левый $6,5 \times 5,5$, правый $7 \times 5,5$ мм), а 11.07 того же года среди невысокой растительности в центральной части пастбища найдено гнездо с 4 слабо насиженными яйцами. Гнездо находилось в основании стеблей анемона и злаков и было сложено из стеблей злаков. Размеры (мм): наружный диаметр 100×90 , диаметр лотка 8×52 , высота гнезда 75, глубина лотка 60. Размеры и масса яиц: $19,5 \times 13,5$; $19,9 \times 13,4$; $19,7 \times 14,0$; $20,2 \times 14,0$ мм и 1,9; 1,8; 1,7; 1,85 г. Самец этой пары пел в 150—200 м от гнезда в высокотравной части луга. В эти дни на южном склоне пастбища на 1,5 км маршрута ночью учтено 3 поющих самца. Они держались в зарослях шиповника. — **Б. А. Казаков, П. А. Тильба** (Ростовский университет, Кавказский заповедник).