

УДК 591.485:597.828

ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ АППАРАТА ЗВУКОПЕРЕДАЧИ НЕКОТОРЫХ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

Б. В. Солуха

(Институт зоологии АН УССР)

В процессе перехода позвоночных от водного образа жизни к наземному наибольшему изменениям подверглись элементы органа слуха, ответственные за передачу звуковых колебаний внешней среды во внутреннее ухо (Шмальгаузен, 1964). Поэтому именно вопросы звукопередачи представляют значительный интерес при изучении эволюции слухового анализатора.

Практически все среды, кроме вакуума, способны передавать звуки. Из воздуха, почвы или воды звуковые колебания могут попадать во внутреннее ухо по любому пути (мягким тканям, костным структурам, сосудистой системе). В работе Тумаркина (Tumarkin, 1965) обсуждается ряд вариантов звукопередачи: 1) с нижней челюсти на квадратную кость и с нее на овальное окно у змей и многих ящериц; 2) с черепного свода на чешуйчатую кость и с нее на овальное окно у тритонов и саламандр; 3) от барабанной перепонки на слуховую косточку и с нее на овальное окно; 4) с конечностей на мышцу, поднимающую лопатку, а с нее на оперкулярный хрящ; 5) через гиоид на овальное окно у амфисбен.

В книге И. И. Шмальгаузена (1964) обсуждается звукопередача по первому, третьему и четвертому путям. На основании ряда соображений о морфологическом субстрате этих систем звукопередачи делается вывод о малой эффективности второго пути и практической невозможности четвертого при звукопередаче с почвы или воды в силу отражения звуковых волн в сложной системе, состоящей из кости, суставов, хряща и мышц, а также в силу ограниченности движения оперкулярного хряща.

В силу сложности строения указанных выше систем звукопередачи, их теоретический расчет представляет большие трудности и необходима постановка ряда альтернативных экспериментов для выяснения их относительной эффективности.

В настоящей работе описываются эксперименты по изучению звукопередачи от поверхности тела во внутреннее ухо у квакши обыкновенной (*Hyla arborea* L.) — 15 экз., лягушки озерной (*Rana ridibunda* P a 11.) — 23 экз. и жерлянки желтобрюхой (*Bombina variegata* L.) — 38 экз. Материал собирали в Киевской и Закарпатской областях в июле — августе 1973 и 1974 гг. Выбор именно этих видов обусловлен необходимостью охватить формы, ведущие образ жизни, предельно приближенный к трем основным градациям: водный, полуводный и наземный. Наиболее тесно связаны с водной средой жерлянки желтобрюхие, наименее — квакши обыкновенные. Лягушки озерные занимают промежуточное положение.

Методика настоящего исследования включает изучение особенностей строения звукопередающих аппаратов и измерение амплитудно-частотных характеристик звукопередачи. Материал фиксировали в 10%-ном растворе формалина, препарировали с помощью набора для микроопера-

ций на ухе под бинокулярной лупой. Характеристики звукопередачи измеряли у животных, наркотизированных эфиром.

К различным участкам тела животного прикладывали (степень прижатия регулировалась) точечный вибратор, возбуждаемый линейно изменяющимися по частоте в диапазоне 0,03—10 кгц гармоническими коле-

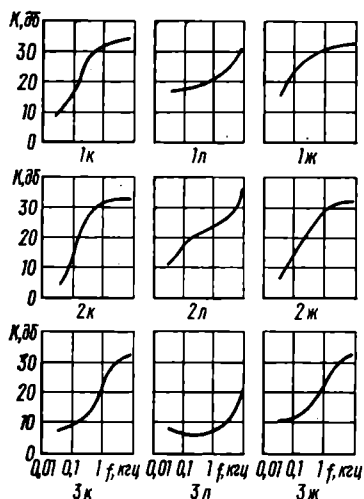
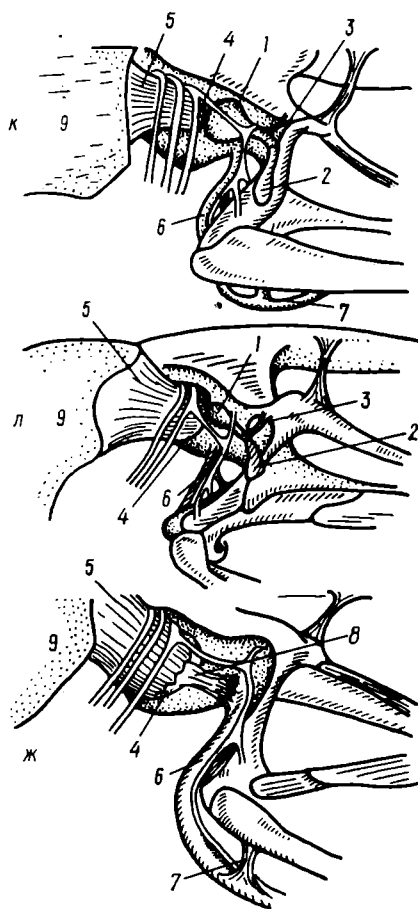


Рис. 1. Зависимость затухания K в децибеллах от частоты колебаний при прохождении сигнала:

1 — через нижнюю челюсть; 2 — через черепной свод; 3 — через заглазничную область головы; $к$ — у квакши обыкновенной; 4 — у лягушки озерной; $ж$ — у жерлянки желтобрюхой.

Рис. 2. Область овального окна у квакши обыкновенной ($к$), лягушки озерной ($л$) и жерлянки желтобрюхой ($ж$) (рисунки с препаратов):

1 — средняя часть плектрума; 2 — наружная часть плектрума; 3 — верхний восходящий отросток наружной части плектрума; 4 — оперкулум (закрыт мышцей); 5 — мышца, поднимающая лопатку; 6 — гноид; 7 — гно-мандибулярная связка; 8 — гно-оперкулярная связка; 9 — лопатка (частично удалена).



баниями. Колебания, прошедшие по тканям тела, регистрировали миниатюрным акустическим датчиком, введенным в сакуллюс внутреннего уха. При введении датчика использовалась методика, описанная К. Р. Викторовым, П. И. Жеребцовым, И. И. Поляковым и Е. В. Бурченко (1953). Место выхода тонкого экранированного кабеля из слуховой капсулы заливали клеевой массой. Помимо измерения характеристик звукопередачи, с помощью этого же датчика периодически регистрировали кардиограмму, по которой контролировали состояние животного. С выхода датчика сигнал записывали в логарифмическом масштабе на самописце Н-110. Благодаря линейной зависимости частоты стимула от времени, на ленте самописца регистрируется зависимость уровня сигнала во внутреннем ухе от частоты, так называемая амплитудно-частотная характеристика канала звукопередачи. Динамический диапазон метода, определяющийся в основном побочной звукопередачей через звукоизолирующую подставку, на которой находится животное во время опыта, составляет 45 дб.

Для получения зависимостей на видовом уровне материал обрабатывали статистически с привлечением аппарата t -распределения Стьюдента, то есть проверялась достоверность гипотезы о равенстве двух средних. Степень достоверности различий между средними значениями измерений приводится в скобках за величинами отличий в эффективности звукопередачи.

На рис. 1 приведены графики, иллюстрирующие эффективность первого, второго и третьего путей звукопередачи. У квакши обыкновенной затухания при стимуляции нижней челюсти (рис. 1, 1к) и черепного свода (рис. 1, 2к) практически не различаются. Аналогичная картина наблюдается и у лягушки озерной. У жерлянки желтобрюхой отличия в затухании при стимуляции нижней челюсти и черепного свода составляют 8 дБ (0,95) в диапазоне частот 0,03—0,10 кгц и 5 дБ (0,99) в диапазоне 0,1—1,0 кгц.

Результаты межвидовых сравнений. У лягушки озерной в диапазоне частот 0,1—2,0 кгц звукопередача через нижнюю челюсть эффективнее на 7 дБ (0,98), чем у квакши обыкновенной, и на 6 дБ (0,95), чем у жерлянки желтобрюхой. На более высоких частотах отличия практически отсутствуют. Звукопередача через черепной свод у всех видов отличается незначительно. Таким образом, при экспериментальной проверке первой и второй гипотез обнаружилось, что у названных видов звук передается и через нижнюю челюсть, и через черепной свод, причем отличия в звукопередаче по этим каналам не превышают 8 дБ.

Различия звукопередачи через барабанную перепонку и нижнюю челюсть при тактильной стимуляции в области частот 0,1—1,0 кгц у квакши обыкновенной составляют 9 дБ (0,95), а у лягушки озерной — 12 дБ (0,99). У жерлянки желтобрюхой различия в звукопередаче в этом же диапазоне частот через заглазничную область головы и нижнюю челюсть составляют 11 дБ (0,99). Таким образом, звукопередача через заглазничную область головы эффективнее, чем через нижнюю челюсть или черепной свод у всех указанных видов.

У лягушки озерной эффективность передачи звука через барабанную перепонку на 13 дБ больше, чем у квакши обыкновенной, и на 11 дБ больше, чем через заглазничную область головы жерлянки желтобрюхой (диапазон частот 0,1—1 кгц при достоверности различий 0,99). У квакши обыкновенной и лягушки озерной затухание звуковых колебаний при прохождении их во внутреннее ухо через передние и задние конечности на 5—6 дБ больше, чем через нижнюю челюсть. У жерлянок желтобрюгих существенных отличий в звукопередаче по этим системам не наблюдалось. При установке вибратора в различных точках описываемых областей изменения в эффективности звукопередачи составляли не более 2—3 дБ.

Полученные экспериментальным способом данные хорошо согласуются с особенностями морфологии звукопередающей части слухового анализатора. У квакши обыкновенной и лягушек озерных слабое затухание звука при передаче его через барабанную перепонку обеспечивает хорошо развитый слуховой элемент типа плектрум (рис. 2, 1). У жерлянки желтобрюхой этот элемент значительно изменен (Домбровский, 1917), и затухание звуковых колебаний при стимуляции заглазничной области у нее больше, чем у лягушки озерной и квакши обыкновенной.

У жерлянок желтобрюгих внутренняя часть плектрума приросла к преоперкулярному гребню, а средняя — непосредственно связана с верхним концом гиода (рис. 2, ж). У всех изученных амфибий гиод тесно соединен с нижнечелюстным хрящом мощной гио-мандибулярной связкой (рис. 2, 7). У квакш обыкновенных гиод соединен с дном слуховой

капсулы связкой, у лягушек озерных он сливается с дном капсулы. Наличие этих связей определяет особенности звукопередачи через нижнечелюстные структуры.

Связь слуховой капсулы с покровными костями черепа осуществляется как непосредственно через стенки капсулы, так и через связочный аппарат структур, закрывающих овальное окно (рис. 2). Поскольку эти элементы у описываемых амфибий в значительной степени аналогичны, существенных межвидовых отличий в звукопередаче через черепной свод не наблюдается.

В ы в о д ы. 1. При тактильной стимуляции у квакши обыкновенной, лягушки озерной и жерлянки желтобрюхой имеет место звукопередача через заглазничные области головы, черепной свод, нижнечелюстные структуры, передние и задние конечности.

2. Звукопередача через заглазничные области головы наиболее эффективна у лягушки озерной.

3. Звукопередача через заглазничные области головы эффективнее звукопередачи через нижнечелюстные структуры, черепной свод и конечности.

4. Межвидовые отличия в звукопередаче через нижнечелюстные структуры и черепной свод незначительны.

5. Межвидовые особенности в звукопередаче хорошо согласуются с особенностями морфологии звукопередающих систем исследованных амфибий.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Викторов К. Р., Жеребцов П. И., Поляков И. И., Бурченко Е. В. 1953. Руководство по практическим занятиям по физиологии животных. М.
 Домбровский Б. А. 1917. Сравнительно-анатомический очерк проводящего звук аппарата земноводных. Зап. Киев. об-ва естествоисп. т. 26. Киев.
 Шмальгаузен И. И. 1964. Происхождение наземных позвоночных. М.
 Tumarkin J. A. 1965. The Pelycosaur, the whale and the golden mole. J. Laryngol. and Otol., v. 79, N 8.

Поступила 25.II 1975 г.

PECULIARITIES OF FUNCTIONAL MORPHOLOGY OF SOUND TRANSMISSION APPARATUS IN CERTAIN TAILLESS AMPHIBIAS

B. V. Solukha

(Institute of Zoology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR)

S u m m a r y

The data on the efficiency of sound transmission from various parts of a body to the inner ear are obtained for *Hyla arborea* L., *Rana ridibunda* Pall. and *Bombina variegata* L. Interspecific differences in sound transmission are in a good agreement with peculiarities of the auditory system structure in the above-mentioned species.