

УДК 599.50:591.481.1

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

Сообщение II

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

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

В предыдущем сообщении было показано, что условия обитания китообразных в значительной степени отразились на строение их мозга. Черепномозговые нервы этих животных претерпели ряд изменений по сравнению с таковыми наземных млекопитающих. Данное сообщение является продолжением наших исследований в этом направлении.

У зубатых китообразных функции органов ротовой полости как переднего отдела пищеварительного тракта весьма своеобразны. Язык у дельфинов имеет типичную для всех млекопитающих форму, однако он относительно малоподвижен и служит, в основном, для ориентации животного и проталкивания пищи (рыбы) в глотку. Этому соответствует и морфология языка: кончик его развит слабо, а тело состоит из соединительной ткани и мускулатуры с прослойками жировой ткани. Вопрос о наличии у дельфинов вкусовой рецепции до сих пор остается спорным (Weber, 1888; Яблоков, 1956, 1961; Клейненберг и др., 1964; Соколов, Волкова, 1971 и др.). По нашим данным, морфо-функциональные особенности языка дельфинов мало или почти совсем не отразились на строении его иннервационного аппарата (Агарков, Валиулина, Мангер, 1972). Это подтверждается также тем, что ядра V, IX и XII пар черепномозговых нервов в стволе головного мозга хорошо развиты (Wilson, 1933; Kruger, 1959; Pilleri, 1966).

Источником моторной иннервации языка у китообразных являются ветви подъязычного нерва (XII пара черепномозговых нервов). Подъязычный нерв у китов и дельфинов разных видов образуется из различного количества корешков, выходящих из ствола мозга, количество стволлов, в которые они объединяются, также неодинаково. Так, у дельфина азовки корешки образуют два ствола (Jansen, Jansen, 1969), у афалины (Пиллери, Гир, 1972) насчитывается 10 корешков слева и 8 — справа. У финвала подъязычный нерв состоит из 18—20 корешков, соединяющихся дистально в три-четыре ствола, у сейвала — в четыре, а у горбача — в пять стволлов (Pilleri, 1966). Как показали наши исследования, подъязычный нерв у черноморских дельфинов выходит из мозга между оливой и пирамидой продолговатого мозга, покидает полость черепа через одноименный канал затылочной кости, после чего его корешки объединяются в довольно мощный ствол. Ствол подъязычного нерва направляется вниз и вперед, вступает в тело языка и разветвляется в его мышцах.

Основными источниками чувствительной иннервации языка дельфинов (рис. 1) являются язычные ветви языкоглоточного нерва и язычный нерв нижнечелюстной ветви тройничного нерва (Агарков, Валиулина, Мангер, 1972; Агарков, Хоменко, Слезин, 1973; Хоменко, 1973). Морфо-

логия ветвей тройничного нерва подробно рассматривалась в I сообщении (Вестник зоологии, № 2, 1973), а также в работах Б. Г. Хоменко (1970, 1973). Языкоглоточный нерв (IX пара черепномозговых нервов) у черноморских дельфинов (азовка, афалина, белобочка) выходит из продолговатого мозга несколькими (от 3 до 5) корешками, объединенными в общий ствол (рис. 2), через яремное отверстие в черепе, направ-

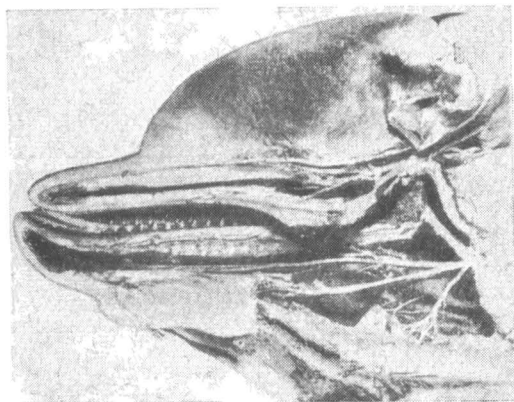


Рис. 1. Источники иннервации языка афалины ветвями тройничного, языкоглоточного и подъязычного нервов (препарат сделан по методике В. П. Воробьева).

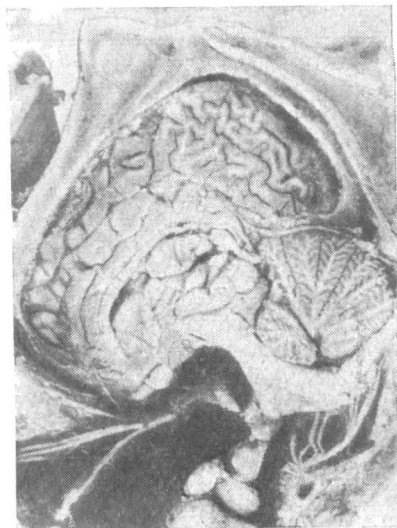


Рис. 2. Головной мозг, мозжечок и некоторые черепномозговые нервы дельфина-белобочки (препарат сделан по методике В. П. Воробьева).

ляется каудально и вентрально между внутренней сонной артерией и внутренней яремной веной и далее направляется к глотке и языку. Периферические ветви языкоглоточного нерва разветвляются в мышцах, слизистой оболочке глотки и слизистой оболочке корня языка. Источниками чувствительной иннервации остальных отделов слизистой оболочки языка являются барабанная струна и промежуточный нерв — ветви лицевого нерва. У дельфинов они определяются с большим трудом. Нам трудно на основании макро- и микроструктуры иннервационного аппарата языка говорить о наличии вкусовой рецепции у дельфинов, однако физиологические исследования последнего десятилетия заставляют пересмотреть существующее мнение о том, что китообразные лишены возможности ощущать вкус. Поводом для этого служат экологические наблюдения, физиологические опыты и морфологические исследования (Яблсков, 1956; Slijper, 1962; Evans, Bastian, 1969; Соколов, Волкова, 1971; Соколов, Кузнецов, 1971; Яблоков и др., 1972; Suchowska, 1972).

Завершая описание черепномозговых нервов, приводим подсчет количества нервных волокон в некоторых из них: в зрительном нерве содержится 114 300 волокон, в глазодвигательном — 6500, в блоковом — 1900, в отводящем — 1700, в тройничном — 157 000, в лицевом — 32 500, в стато-акустическом — 112 500 (Jacobs a. oth. 1964). Полагают, что вестибулярная порция VIII пары черепномозговых нервов составляет всего 0,1 часть нерва.

Спинальный мозг и спинномозговые нервы китообразных изучали ряд авторов. Проводились в основном сравнительно-анатомические обзорные

макро- и микроскопические исследования (Cunningham, 1877; Hatschek, 1896; Langworthy, 1932; Flanigan, 1966 и др.). Длина спинного мозга была измерена у немногих видов (Korneliussen, 1964). Шейное утолщение у представителей обоих подотрядов китообразных выражено хорошо (сохранились грудные конечности), а поясничные — незначительно. Дорсо-вентральный размер спинного мозга больше поперечного. Конский хвост (*cauda equina*) дельфина-белобочки формируется вне мешка

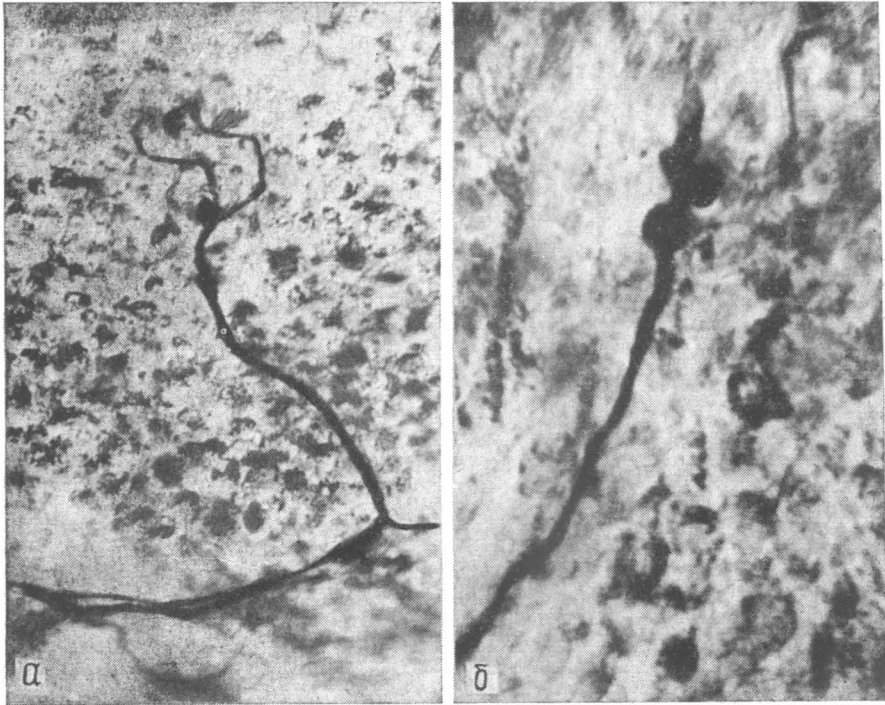


Рис. 3. Свободные кустиковидное (а) и пуговчатое (б) нервные окончания в глубоких слоях эпидермиса кожи дельфиновых (импрегнация по Бильшовскому. Грос в модификации Лаврентьева, докраска кармином, об. 40, ок. 10).

твердой мозговой оболочки (Щербакова, 1967). Проводящие пути (восходящие и нисходящие) находятся в соответствующих столбах белого вещества. Сенсорный отдел спинного мозга (задние корешки, задние рога, субстанция желатиноза, задние и часть боковых столбов) развит относительно меньше, чем у наземных млекопитающих. Тем не менее восходящие тракты в задних столбах — пути тонкой эпикритической кожно-мышечной афферентации — развиты хорошо. Спино-таламический путь, проводящий грубую (протопатическую) кожно-мышечную чувствительность, а также медиальная петля, ядра нежного и клиновидного пучков и сенсорные таламические ядра развиты в гораздо меньшей степени (Landworthy, 1932; Wilson, 1933). В связи с этим предполагается, что афферентация от мускулатуры поступает в мозжечок посредством нежного (*tr. gracilis*) и клиновидного (*tr. cuneatus*) трактов.

Несмотря на слабое развитие тактильных проводящих путей, кожа китообразных довольно обильно снабжена разнообразными свободными и несвободными (инкапсулированными и неинкапсулированными) рецепторными структурами (Palmer, Weddell, 1964; Giacometti, 1967; Хоменко,

1969, 1973; Хоменко, Хаджинский, 1972; Хаджинский, 1969, 1973). По нашим данным, в рецепторном аппарате кожи дельфинов имеется пять видов афферентных приборов (рис. 3, 4): 1) инкапсулированные нервные окончания (клубочки и кустики компактного типа с мощной рецептивной субстанцией); 2) инкапсулированные кустики с диффузным ветвлением терминалей; 3) инкапсулированные нервные окончания типа колб Краузе, телец Гольджи-Маццони, Мейсснера, Фатер-Паччини и

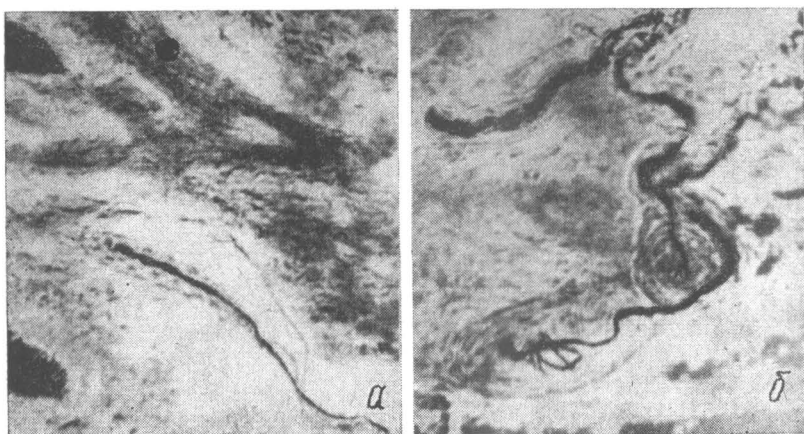


Рис. 4. Инкапсулированные нервные окончания в собственно дерме кожи дельфиновых (импрегнация по Кампосу, докраска кармином об. 40. ок. 7).

инкапсулированные клубочки; 4) свободные рецепторы с исчезающими терминалями или пуговчатыми и колечкообразными окончаниями; 5) окончания типа нервно-мышечных веретен. Нередко встречаются рецепторы поливалентного и полиаксонного типов. Нейрогистологические исследования дают основания считать, что кожный анализатор китообразных, несмотря на бедность проводящих путей, достигает высокого специфического совершенства.

Моторные структуры спинного мозга развиты лучше, чем сенсорные. Особенно четко выражены дорсальные столбы Кларка, а мотонейроны у некоторых зубатых китообразных почти в два раза крупнее, чем у человека (Flanigan, 1966), что, видимо, вызвано особенностями локомоции водных млекопитающих. Боковые рога спинного мозга, связанные с вегетативной нервной системой, у китообразных развиты умеренно (Пиллери, Гир, 1972).

Вентральные корешки спинномозговых нервов у китообразных развиты сильнее, чем дорсальные. Количество спинномозговых нервов у различных китообразных неодинаково — от 40 до 54 (Ramits, 1903; Cunningham, 1877; Korneliussen, 1964; Flanigan, 1966; Щербаклова, 1967). Характерной особенностью спинномозговых нервов китообразных является их каудализация: вентральные и дорсальные спинномозговые нервы примерно в области 13—15 сегмента образуют четыре нервных ствола (два эпоксиальных и два гипоксиальных нервных ствола), расположенных дорсально и вентрально от поперечных отростков (Луханин, Агарков, 1969; Агарков, Луханин, 1970; Агарков, 1969). Эти стволы направляются каудально к лопастям хвостового плавника, отдавая по пути соответствующие ветви к хвостовой мускулатуре, а в области хвостового плавника они образуют густые нервные разветвления (рис. 5).

Стволовая часть головного мозга представлена типичными для млекопитающих структурами. По всей стволовой части мозга прослеживается ретикулярная формация, состоящая из диффузных скоплений клеток, разбросанных между сформированными ядрами продолговатого мозга, моста и среднего мозга. Описана ретикулярная формация дельфина-азовки, однако она, как и ядро варолиевого моста, у китообразных детально не изучена.

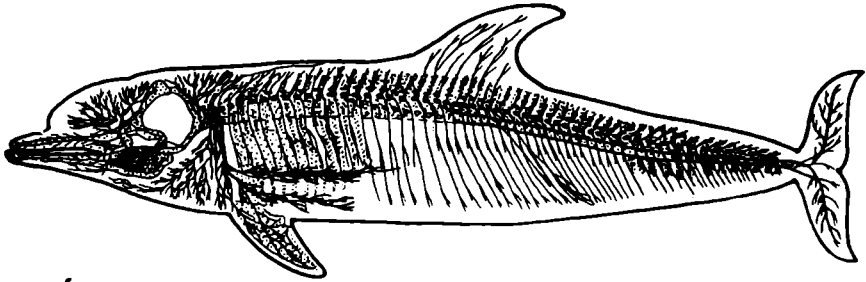


Рис. 5. Схема периферической нервной системы у дельфиновых.

Медиальная петля, пирамидный путь, красное ядро и черная субстанция у китообразных выражены слабо, а латеральная петля, верхняя и нижняя оливы и трапецевидное тело развиты очень хорошо (Pillger, 1966; Зворыкин, 1967; Ogawa, Arifuku, 1948). Основное внимание при изучении ствола головного мозга китообразных уделялось морфологии подкорковых образований слухового анализатора. Все исследователи отмечают, что в ряду млекопитающих дельфины, как и летучие мыши, резко выделяются высоким уровнем развития подкорковых акустических ядер ствола мозга (Spitzka, 1886; Hatschek, Schlesinger, 1902; Veleton, 1908; Riese, 1927; Jelgesma, 1934; Никитенко, 1966; Зворыкин, 1967; Osen, Jansen, 1965). У них сильно развито вентральное слуховое ядро и значительно редуцировано дорсальное. В кохлеарных ядрах различаются пять областей различной структуры, в одной из которых обнаружены особые гигантские клетки, неизвестные у других млекопитающих (Osen, Jansen, 1965). Верхняя олива и латеральная петля у дельфинов отличаются большими размерами и сложной дифференцировкой. По данным В. П. Зворыкина (1967), верхняя олива у обыкновенного дельфина в 150 раз больше, чем у человека; на гистологических срезах верхней оливы в клеточном поле насчитывается у дельфина 753 ганглиозные клетки, а у человека — только 57. Если у человека вентральное ядро латеральной петли развито слабо, то у дельфинов гомологичное ядро латеральной петли развито очень сильно (соответственно в клеточном поле 1383 и 25 нейронов). У китообразных хорошо развиты трапецевидное тело и его ядра (у усатых китов даже сильнее, чем у зубатых), у дельфинов оно в два раза больше, чем у человека (Ogawa, Arifuku, 1948; Зворыкин, 1967). Надо отметить, что у зубатых китообразных задние бугорки четверохолмия намного крупнее передних, медиальное коленчатое тело тоже большое и имеет сложную дифференцировку (Зворыкин, 1963; Суховская, 1968).

Сильно развиты структуры межточного мозга. Так, вес надбугровой области (эпиталамуса), по данным Крюгера (Kruger, 1959), у афалины составляет 2,8% общего веса мозга. Поводки (*habenulae*) расположены дорсально от крыши третьего желудочка и хорошо выражены, несмотря на редукцию у зубатых китов обонятельных нитей, луковиц и нервов. Размеры поводка китообразных превосходят размеры таковых кошек

в 1,5, овец в 2, кроликов в 2,5 раза, однако они в 1,5 раза меньше размеров поводков обезьян. Этот факт заставляет пересмотреть функцию поводков у млекопитающих. Эпифиз у китообразных рудиментарен (полагают, что у некоторых зубатых китов эта железа отсутствует). У усатых китов эпифиз очень мал, но имеет структуру такую же, как и у других млекопитающих. У зубатых китообразных есть рудимент подкомиссурального тела, однако его функция не известна (Kruger, 1959; Pilleri, 1966). Размеры эпиталамуса относительно всего таламуса у дельфинов невелики: в 2 раза меньше, чем у кошек, в 3 раза меньше, чем у овец, в 6 раз меньше, чем у кролика, однако почти в 2 раза больше, чем у обезьян.

Зрительный бугор (таламус) у китообразных развит значительно. Размеры таламуса у афалины больше, чем у хищных, и меньше, чем у приматов. У зубатых китов — белухи, малой касатки и дельфина-белобочки — объем таламуса составляет 2,8% объема мозга. У усатых китов сейвала и финвала — вес таламуса составляет 2,5—2,8% общего веса мозга (Kraus, Gihg, 1968; Pilleri, 1966). Ядра таламуса, кроме переднезаднего, развиты хорошо. Так, вес постеролатеральной группы ядер составляет 47% общего веса таламуса. Степень развития подушки (пульвинара) у дельфинов приближается к таковой у слона, обезьяны и человека. По мнению Крюгера (Kruger, 1959), строение таламуса у китообразных наиболее близко к таковому у слонов и обезьян. Говоря о гистологической структуре таламуса, следует отметить низкую плотность нейронов, их большие размеры, а также высокую плотность нейроглиальных клеток (Kraus, Gihg, 1968).

Клеточные скопления субталамической области представлены красным ядром и черной субстанцией, которые у зубатых китообразных развиты относительно слабо (Jelgersma, 1934; Kruger, 1959), причем полагают, что размеры красного ядра очень вариабельны (Breathnach, 1960). Данные о морфологии других ядер субталамуса (ядра глазодвигательного нерва, ядра эллиптикус, интерстициальное и др.) противоречивы (Riese, 1937; Ogawa, 1953). Медиальное и латеральное коленчатые тела у китообразных развиты достаточно хорошо, причем медиальное коленчатое тело в 1,5 раза больше латерального.

Подбугровая область (гипоталамус) у китообразных относительно меньше, чем у наземных млекопитающих, причем у кашалота гипоталамус максимально редуцирован. Гистотопография гипоталамуса кашалота сходна с таковой других млекопитающих. У зубатых китов слабо развиты маммилярные тела. Супраоптическое ядро гипоталамуса значительных размеров и разделяется на 4—5 отдельных групп. Паравентрикулярное и преоптическое ядра сравнительно небольшие, а медиальные, латеральные и задние ядра плохо дифференцированы. Туберальное ядро плохо различимо. У усатых китообразных маммилярные тела дифференцированы лучше, чем у зубатых, у них обнаружены медиальное, латеральное и интермедиальное ядра (Jansen, Otnes, 1959).

Гипофиз у китообразных развит слабее, чем у наземных млекопитающих, причем, размеры его варьируют у представителей разных родов. Характерной особенностью является полное разделение адено- и нейрогипофиза (Wislocki, 1929; Pilleri, 1963), они соединяются только в верхней бугорковой части, частично охватывающей воронковый стебелек. Полное отсутствие промежуточной части гипофиза или остаточная пластинка наблюдается у взрослых китов, хотя у зародыша в период позднего внутриутробного развития она имеется, а ранний морфогенез железы подобен таковому у наземных млекопитающих. Гипофизопортальная система сосудов имеется у всех китообразных.

Исследования по иннервации гипофиза некоторых китообразных, проведенные Г. Б. Агарковым и Б. Г. Хоменко, показали наличие как в адено- так и в нейрогипофизе разнообразных нервных компонентов афферентного и эфферентного происхождения (рис. 6, 7). Обнаружены сложные рецепторные окончания и мультиполярные нервные клетки.

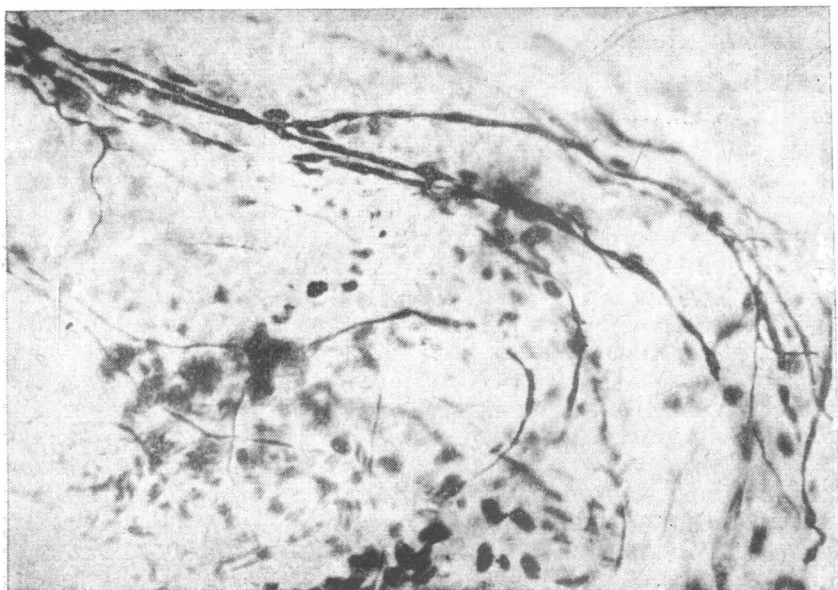


Рис. 6. Терминальные нервные структуры в аденогипофизе дельфина афалины (ипрегнация по Кампосу с дальнейшим золочением и докраской азур-2-озинном, об. 40, ок. 7).

Большая часть нервных структур концентрируется в межжелезистой ткани и стенках капилляров. Явление нейросекреции также свойственно китообразным (Dreher, 1964).

Подкорковые ганглии у китообразных развиты хорошо. Характерной особенностью является только то, что голова хвостатого тела покрыта тонким слоем волокон на вентральной поверхности мозга. Абсолютные размеры полосатого тела и соотношение размеров его компонентов (хвостатого тела, бледного шара, путамена) у представителей различных родов китообразных в литературе оцениваются по разному. Одни авторы (Hatschek, Sehlesinger, 1902; Breathnach, 1960) считают базальные ганглии большими, другие (Wilson, 1933) — малыми. Эти разногласия можно объяснить тем, что их данные были получены на основании изучения гистосрезов, а не объемных препаратов мозга. Считается, что за переработку ультразвуковых импульсов ответственны именно подкорковые слуховые структуры. Прозрачная перегородка у китообразных развита, ее строение во многом сходно с таковым человека и человекообразных обезьян, поскольку у китообразных полость перегородки закрыта рострумом мозолистого тела, а у низших обезьян, хищных и грызунов она открыта в межполушарную щель. Базальные ганглии у китообразных развиты меньше, чем у человека: у сейвала их вес составляет 1,3% веса мозга, у человека — 2,25% (Pilleri, 1966).

Большинство исследований центральной нервной системы китообразных посвящено отдельным участкам мозга, поэтому трудно иметь

полное представление о строении мозга в целом, а также проводить какие-либо параллели с мозгом других млекопитающих. Чаще всего сравниваются количественные характеристики, поэтому различные построения относительно функции мозга дельфинов весьма неточны. В то же время имеющиеся данные гистологического анализа коры и подкорки

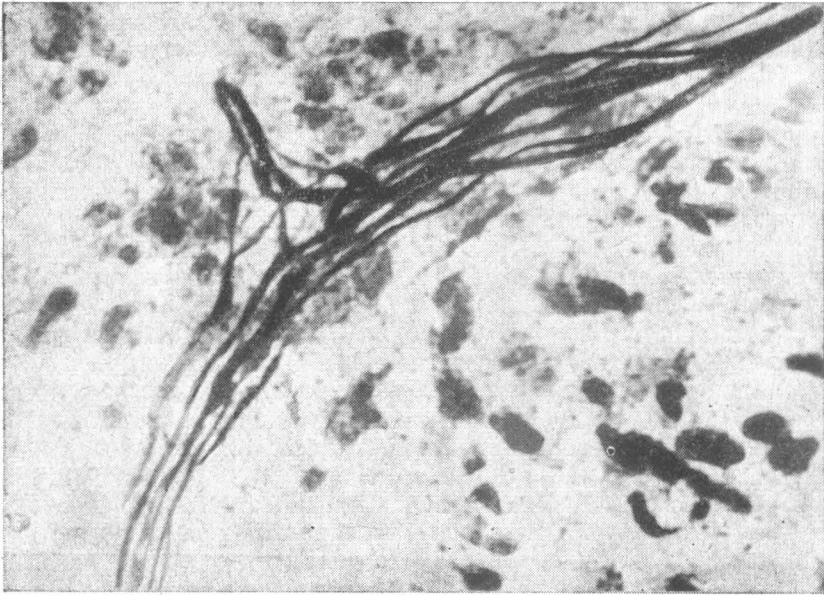


Рис. 7. Нервный пучок кабельного типа в нейрогипофизе дельфина афалины (импрегнация по Кампосу с дальнейшим золочением и докраской азур-2-эозином, об. 40, ок. 7).

мозга китообразных, основанные на количественном сравнении, в большинстве своем опровергают предположения об относительной примитивности строения мозга китообразных (Зворыкин, 1963; Кесарев, 1972; Breathncsh, 1960). Строение некоторых подкорковых областей сходно с таковым у высших обезьян и слонов.

Кора больших полушарий у всех китообразных развита очень хорошо (Turner, 1888; Fish, 1903; Langworthy, 1932; Pilleri, 1967 и др.). Поперечный диаметр конечного мозга больше продольного. В своих исследованиях авторы стремятся, в основном, гомологизировать борозды и извилины коры больших полушарий китообразных с таковыми других млекопитающих (в частности хищных и копытных). Общий узор борозд и извилин у китообразных напоминает таковой у представителей отряда хищных (рис. 2). Однако полной гомологизации борозд коры больших полушарий китообразных с таковыми других млекопитающих провести пока нельзя, т. к. еще недостаточно изучена структура кортикальных полей.

Характерно, что у зубатых китообразных при полной редукции первичного обонятельного тракта (обонятельных луковиц и нервов) вторичные (палеокортикальные) центры обонятельного мозга (обонятельный бугорок, гиппокамп и др.) не претерпевают никакой редукции (Addison, 1915; Filimonoff, 1965).

Цитомиелоархитектоника новой коры и различных отделов лимбической коры примитивна, однако в лобных и височных долях кора развита очень сильно (Langworthy, 1932; Зворыкин, 1967).

Установлено, что поверхность коры больших полушарий у китообразных почти в 2 раза больше, чем у шимпанзе. Однако ряд авторов отмечает, что у дельфинов кора относительно тоньше, чем у других высших млекопитающих (Jelgersma, 1934). У дельфинов толщина двигательной зоны коры равна толщине лимбической зоны, между тем у хищных она в 1,5, а у человека — в 2 раза толще лимбической. Заднее лимбическое поле у афалины является наиболее дифференцированным кортикальным полем, что, по-видимому, говорит о его функциональной важности (Kluger, 1966). Тауэр (Tower, 1954) подсчитал количество нейронов на срезах, приготовленных из различных кортикальных полей двух финвалов. Их оказалось от 6500 до 7100, в среднем 6800 n/mm^3 . При сравнении этих данных с таковыми, полученными для млекопитающих девяти других родов, оказалось, что плотность нейронов у китов сравнительно мала. Тем не менее эти данные, по-видимому, не говорят о низкой функциональной способности коры, т. к. мозг китообразных велик, а у млекопитающих с увеличением веса мозга плотность нейронов падает. При подсчете клеточного индекса для китообразных было обнаружено, что он значительно выше, чем у человека. Авторы указывают, что индекс плотности нейронов не согласуется с филогенетическим развитием и функциональными особенностями коры, а только с размером мозга.

В. С. Кесарев (1972), исследуя структуры новой коры больших полушарий мозга у китообразных, выделил особый тип коры, свойственный лишь китообразным. Автор установил у них парадоксальное сочетание признаков высокой и примитивной организации коры, являющееся, может быть, следствием адаптации млекопитающих к водной среде. Функциональное значение подобного рода структурной организации новой коры у китообразных до сих пор неясно. Считают, что мощное развитие коры большого мозга у зубатых китообразных вызвано воздействием значительного потока звуковой информации. Слуховая кора у дельфиновых богата клеточными элементами и четко дифференцирована на слои. Однако по сложности дифференцировки и тонкости стратификации слуховая кора дельфина уступает таковой человека (Langworthy, 1932; Зворыкин, 1967).

Мозжечок у китообразных развит сильнее, чем у наземных млекопитающих (Jansen, 1950; Breathnach, 1960). Если вес мозжечка у зубатых китов, за исключением речных дельфинов, составляет 15—19%, а у усатых 18,3—25,7% общего веса мозга, то у человека всего около 10%. Особенно развиты у зубатых китообразных полушария мозжечка и его клочок (flocculus), который ответственен за функцию мускульной координации (Langworthy, 1932). Фоллокулодулярная доля развита слабо. Гистологическая структура мозжечка у китообразных сходна с таковой у других млекопитающих. У зубатых китообразных кора мозжечка тоньше, а борозды, разделяющие его доли, глубже, чем у усатых. Функционально мозжечок тесно связан с нижней оливой среднего мозга. Ядра оливы состоят из вентролатерального ядра (собственно олива), дорсальной и медиальной добавочных олив, причем последняя разделяется на каудальную (вентральную) и оральную (медиальную) части. У китообразных также наблюдается гипертрофия медиальной добавочной оливы, и особенно ее оральной части, которая имеет вид треугольного выступа, тесно примыкающего к средней линии. У китообразных отмечается прямая зависимость между развитием оливарного комплекса и ядрами мозжечка.

Обитание китообразных в водной среде способствовало развитию ряда особенностей их мозга. По-видимому, точность координации движений, скорость движения в трехмерном пространстве и другие особен-

ности китообразных как плавающих млекопитающих вызвали развитие мозжечка, базальных ганглиев, черной субстанции среднего мозга, красного ядра и нижних олив. В то же время исчезновение обоняния привело к атрофии обонятельного нерва, луковиц и нитей, хотя подкорковые и корковые отделы обонятельного мозга не претерпели изменений.

Указанные особенности мозга китообразных, а также трудность проведения параллелей со строением мозга наземных млекопитающих определяют особый интерес к функциональным исследованиям. Подобные исследования проводились только на дельфинах. Они показали, что характер выработки условных рефлексов у китообразных приближается к таковому у человекообразных обезьян. При анализе образования сложных условных рефлексов (с пищевым подкреплением) у дельфинов в их поведении обнаружено некоторое сходство с поведением человекообразных обезьян в аналогичных условиях (Воронин, Козаровицкий, 1969).

Высшая нервная деятельность китообразных (в частности, дельфиновых) достигает особой специализации благодаря специфике экологических условий. По степени разумности поведения дельфинов можно поставить между собакой и обезьяной (Andren, 1962), и крайне ошибочно ставить на одну ступень мозг человека и дельфина: слишком различны были причины и условия развития мозга у того и другого. Присвоение мозгу дельфина чисто человеческих функций неправомерно, т. к. дельфину для формирования столь же большого по размерам мозга, как у человека, не нужны были ни трудовой процесс, ни рука, ни речь. По А. Г. Томилину (1969), развитию мозга дельфинов благоприятствовали следующие обстоятельства: 1) усложнение условий существования за счет обитания дельфинов в двух средах (водной и воздушной) при сохранении легочного типа дыхания; 2) возможность движения в трех плоскостях; 3) скорость передвижения; 4) сильное развитие слухового анализатора; 5) способность к эхолокации; 6) быстрота ответных реакций при высокой звукопроводности воды; 7) широта диапазона звукового восприятия (до 200 кгц); 8) развитие коммуникационных сигналов в связи со стадным образом жизни; 9) длительность периода воспитания потомства; 10) белковое питание.

Приведенный выше краткий обзор литературы и собственных данных по морфологии нервной системы некоторых китообразных показывает, что для создания целостной картины организации головного и спинного мозга, а также периферической нервной системы материала еще недостаточно, и это, в свою очередь, тормозит развитие электрофизиологических и других функциональных исследований нервной системы китообразных.

ЛИТЕРАТУРА

- Агарков Г. Б. 1969. Морфологічні дослідження в гідробіоніці. Вісник АН УРСР, № 8.
- Агарков Г. Б., Валиулина Ф. Г., Мангер А. П. 1972. К вопросу о топографии подъязычного и языкоглоточного нервов у некоторых китообразных. Тез. докл. V Всесоюз. совещ. по изучению морских млекопитающих, ч. II. Махачкала.
- Агарков Г. Б., Луханин В. Я. 1970. К вопросу о двигательной мускулатуре хвостового отдела дельфина белобочки. В сб.: «Бионика», № 4. К.
- Агарков Г. Б., Хоменко Б. Г., Слезин В. Б. 1973. Основные морфологические особенности головного мозга и черепномозговых нервов дельфинов и других китообразных. Вестн. зоол., № 2.
- Воронин Л. Г., Козаровицкий Л. Б. 1969. Некоторые особенности высшей нервной деятельности черноморского дельфина афалины (*Tursiops truncatus*). Журн. высшей нерв. деятел., т. 19, № 2.
- Зворыкин В. Н. 1963. Некоторые цитоархитектонические и количественные закономерности системы подкорковых образований слухового анализатора в сравнительном ряду млекопитающих. Автореф. докт. дисс. М.

- Его же. 1967. Морфологические основы ультразвуковых и локационных свойств у дельфина. Архив АГЭ, т. XLV, в. 7.
- Кесарев В. С. 1972. Экологические особенности структурной организации новой коры мозга китообразных. Тез. докл. V Всесоюз. совещ. по изучению морских млекопитающих, т. II. Махачкала.
- Клейненберг С. Е., Яблоков А. В., Белькович В. М., Тарасевич В. М. 1964. Белуха, М.
- Луханин В. Я., Агарков Г. Б. 1969. К вопросу о морфологии и иннервации двигательной мускулатуры хвостового отдела черноморских дельфинов. В сб.: «Вопросы морской биологии (тез. II Всесоюз. симп. мол. уч.)». Севастополь.
- Никитенко М. Ф. 1967. Нейроморфологические основы экологии дельфинов. Тез. докл. II зонального симпозиума по бионике. Минск.
- Пиллери Г., Гир М. 1972. Нервная система. В кн.: А. В. Яблоков, В. М. Белькович, В. И. Борисова «Киты и дельфины». М.
- Соколов В. Е., Волкова О. В. 1971. Строение языка дельфинов. В сб.: «Морфология и экология морских млекопитающих». М.
- Соколов В. Е., Кузнецов В. Б. 1971. Хеморецепция у черноморской афалины. ДАН СССР, т. 201, № 4.
- Суховская Л. И. 1968. К морфологии заднего двухолмия мозга дельфина. Архив АГЭ, т. XLVI, в. 10.
- Томилини А. Г. 1969. Факторы, способствующие сильному развитию головного мозга зубатых китообразных. Тр. ВСХИЗО, в. 31.
- Хаджинский В. Г. 1969. К вопросу о строении и иннервации кожных покровов черноморских дельфинов. В сб.: «Вопросы морской биологии (тез. докл. II Всесоюз. симп. мол. уч.)». Севастополь.
- Его же. 1973. Морфологические и экспериментальные исследования кожных покровов черноморских дельфинов. Автореф. канд. дисс. К.
- Хоменко Б. Г. 1969. Особенности строения периферической нервной системы жировой подушки дельфина афалины. В сб.: «Вопросы морской биологии». К.
- Его же. 1970. Сравнительно-морфологический анализ строения и иннервации лобного выступа дельфинов. Автореф. канд. дисс. К.
- Его же. 1973. Особенности морфологии I—VIII пар черепномозговых нервов у дельфиновых. Зоол. журн., т. LII, в. 3.
- Хоменко Б. Г., Хаджинский В. Г. 1972. Морфологические основы кожной рецепции дельфиновых. Тез. докл. V Всесоюз. совещ. по изучению морских млекопитающих. Ч. II. Махачкала.
- Щербакова А. А. 1967. К морфологии и скелетотопии спинного мозга и корешков спинномозговых нервов у водных млекопитающих. Науч. тр. Кубан. мед. ин-та, т. 20.
- Яблоков А. В. 1956. Об интересной функции белой окраски. Природа, № 6.
- Его же. 1961. Об «обонянии» морских млекопитающих. Тр. совещ. по экологии и промыслу морских млекопитающих, в. 12.
- Яблоков А. В., Белькович В. М., Борисов В. И. 1972. Киты и дельфины. М.
- Addison W. H. F. 1915. On the rhincephalon of Delphis. J. Compar. Neurol., v. 25.
- Andren R. I. 1962. Evolution of intelligence and vocal mimicking. Sci., v. 137, N 3530.
- Breathnach A. S. 1960. The Cetacean central nervous system. Biol. rev., v. 35, N 2.
- Cunningham D. J. 1877. The spinal nervous system of the porpoise and dolphin. J. Anat. and Physiol., v. 11.
- Dreher A. 1964. Cetacean communication. Marine Bio-Acoustics, Perg. Press, N V.
- Evans W. E., Bastian J. 1969. Marine mammal communication: social and ecological factors. In: «The biology of marine mammals». Ed. by H. T. Andersen, N. Y. London Acad. Press.
- Filimonoff I. N. 1965. On the so-called rhincephalon in the dolphin. J. Hirnforsch., v. 8, N 1.
- Fish P. A. 1903. The cerebral fissures of the Atlantic valrus. Proc. U. S. Nat. Mus., v. 26.
- Flanigan N. I. 1966. The anatomy of the spinal cord of the Pacific striped dolphin. In: «Whales, dolphins and porpoises». Los Angeles.
- Giacometti L. 1967. The skin of the Whale. Anat. Rec., v. 159, N 1.
- Hatsehek R. 1896. Veber das Rückenmark des Delphins. Arb. Inst. Anat. und Physiol. Wiener Univ., H. 4.
- Hatschek R., Sehlesinger H. 1902. Der Hirnstamm des Delphins. Arb. Neurol. Inst., Wiener Univ., H. 9.
- Jacobs M. S., Morgane P. J., Lilly L., Campbell B. 1964. Analysis of cranial nerves in the dolphin. Anat. Record, v. 148, N 2.
- Jansen J. 1950. The morphogenesis of the cetacean cerebellum. J. Gomp. Neurol., v. 93.
- Jansen J., Jansen J. K. S. 1969. The nervous system of Cetacea. In: «The biology of marine mammals». N. Y.—London.

- Jansen J., Otnes B. 1959. A note on the hypothalamus of Cetacea. Hvalrad, Skr. (Цит. по Breathnach, 1960).
- Jelgersma G. 1934. Des Gehirn der Wassersdugetiere. Leipzig.
- Korheliussen H. K. 1964. Fiber spectra of spinal nerve roots in Cetacea. J. Compar. Neurol., v. 123.
- Kraus C., Gihl M. 1968. Vergleichend-morphometrische Untersuchungen über den Thalamus der Cetacea. J. Hirnforseh., Bd. 10.
- Kruger L. 1959. The thalamus dolphin and comparasion with other mammals. J. Compar. Neurol., v. 111, N 1.
- Kruger L. 1966. Specialized Features of the Cetaceans. Brain. In: «Whales, Dolphins and Porpoises, by K. Norris». Los Angeles.
- Langworthy O. R. 1932. A discription of the central nervous system of the porpoise. J. Compar. Neurol., v. 54, N 1—2.
- Ogawa T. 1953. On the presence and disappearance of the hind limb in the cetacean embryos. Sci. Repts Whales Res. Inst., N 8.
- Ogawa T., Arifuku S. 1948. On the acoustik system in the setacean brains. Sci. Rept. Whales Rest. Inst. Tokyo, v. 2.
- Osen K. K., Jansen J. 1965. The Cochlear nuclei in the common porpoise (*Phocaena phocaena*). J. Compae. Neurol., v. 125, N 2.
- Palmer E., Wedell D. 1964. The relationship between structure innervation and function of the skin of the bottlenose dolphin (*Tursiops trunatus*). Proc. Zool. Soc. London, v. 42, pt. 4.
- Pilleri G. 1964. Zur ver gleichenden Morphologie und Rangordnung des Gehirnes von Delphinapterus (*Beluga*) leucas Pallas. Rev. suisse zool., v. 70.
- Pilleri G. 1966. Über die Anatomie des Gehirns der Ganges Delphins. Rev. suisse zool., v. 73.
- Pilleri G. 1967. Considerations sur le servean et le comportement du Delphinus delphis. Rev. suisse zool., v. 74.
- Rawitz B. 1903. Das Zentralnervensystem der Cetaceen. Arch. mikroskop. Anat. Entwicklungsgesch., Bd. 62.
- Riese W. 1937. A study of the supface of the brain of the whale.
- Slijper E. J. 1956. Some remarks on gestation and birth in Getacea and other aquatic mammals. Hvalradets skr., N 41.
- Slijper E. J. 1962. Whales. London.
- Spitska E. C. 1886. The intraaxial course of the auditory tract. New York. Med. J., v. 44.
- Suchowska ja. 1972. The Morphology of the Taste Organs in Dolphins. Investigations on Cetacea. Edited by G. Pilleri, v. IV.
- Tower W. 1954. Structural and functional organisation of mammalian cerebral cortex; the correlation of neurone density with brain size. I. Gampar. Neurol., v. 101.
- Turner W. 1888. Comparison of the convolution of the seal and walrus with those of carnivora and apes and man. J. Anat. and Physiol., v. 22.
- Veleton M. T. 1903. Beitrag zur vergleichenden Anatomie des hinter her Vierhüxels des Menschen und einiger Säugetiere. Arb. Neurol. Inst. Wiener. Univ., Bd. 14.
- Weber M. 1888. Anatomisches über Cetaceen. I. Über der Garpus der Cetaceen. Jena.
- Wilson R. B. 1933. The anatomy of the brain of *Balaenoptera sulphurea*. J. Compar. Neurol., v. 58.
- Wislocki G. B. 1929. The hypophysis of the porpoise (*Tursiops truncatus*). Arch. of Surg., v. 18.
- Pilleri G. 1963. Zur vergleichenden Morphologie und Rangordnung des Gehirnes von *Beluga*. Rev. suisse zool., v. 70.

Поступила 6.VI 1973 г.

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

Communication II

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

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

S u m m a r y

Data from literature and the authors own ones were analyzed concerning morphology of the central and certain areas of the peripheral nervous system in dolphins and other Cetacea. The peculiarities are shown in organization of spinal cord, brain stem, subcortex, cerebral cortex, cerebellum and several craniocerebral and spinal nerves, hypaxial and epaxial nerve stems.

УДК 593.752.3

**О СИНОНИМИИ ДВУХ ВИДОВ КОКЦИД
(НОМОРТЕРА, СОЦКОИДЕА)**

Е. М. Терезникова

(Институт зоологии АН УССР)

В результате изучения коллекционного материала выяснено, что ряд видов различался признаками, подверженными большой вариабельности. Эти признаки не имеют таксономической ценности. В роде *Gueriniella* известны виды *G. serratulae* Fabricius, 1775 и *G. decorata* Borchsenius, 1949 (Борхсениус, 1949, 1950). Морфологично самки обоих видов из разных мест (Крым, Армения, Алжир) идентичны, отличаются только цветом восковых покровов, которые у насекомых из Крыма и Армении желтые, из Алжира и Италии — белые. Однако цвет восковых покровов не может быть основанием для разделения видов. Выделенные в качестве отличительного признака дисковидные железы с пятилучевой центральной ячейкой имеются у обоих видов, только у *G. serratulae* — в небольшом количестве. В связи с указанным *G. decorata* следует считать синонимом *G. serratulae*.

При описании *Puto* (= *Ceroputo*) *pannosus* Borchsenius, 1949 единственным признаком, отличающим его от *P. pilosellae* Sulc, 1897 (Борхсениус, 1949а), явилось наличие дополнительной пары лобных церарий. Однако у некоторых особей лобных церарий нет, а на боковой линии тела имеется 18 пар церарий; у других — на одном боку может быть 18 церарий, а на другом — 19, т. е. развит только один лобный церарий. Следовательно, количество церарий подвержено индивидуальной изменчивости и не может служить видовым признаком. Поэтому *P. pannosus* следует считать синонимом *P. pilosellae*.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Борхсениус Н. С. 1949. Новый род и новые виды червецов и щитовок (Homoptera, Coccoidea) фауны СССР. Энт. обозр., т. XXX, № 3—4.
Его же. 1949а. Фауна СССР, т. VII, М.—Л.
Его же. 1950. Червецы и щитовки СССР (Coccoidea). М.—Л.

Поступила 15.III 1974 г.