

Гольджи. Гипертрофия и гиперплазия проявляется увеличением их числа и размеров. Секреторный материал в виде кольцевых расширений цистерн гранулярной сети расположен вблизи цитолемы. Отклонения от нормы в строении диафиза практически отсутствуют. Лишь химический состав костей все еще отличается от контроля некоторым снижением содержания кальция, фосфора и меди, дефицит которых полностью не ликвидируется в процессе реадaptации.

Таким образом, гипокинезия приводит к стойким нарушениям развития кости, которые в процессе постнатального развития полностью не ликвидируются даже длительной реадaptацией.

- Воложин А. И., Ступаков Г. П., Павлова М. Н., Мурадов И. Ш. Состояние минерального компонента костной ткани крыс при гипокинезии и в восстановительный период // Патологическая физиология и экспериментальная терапия.— 1979.— № 2.— С. 30—33.
- Ковешников В. Г. Зональное строение эпифизарного хряща // Антропогенез, антропология, спорт.— Винница, 1980.— С. 251—252.
- Ковешников В. Г., Федонюк Я. И., Голод Б. В. и др. Особенности реадaptационных изменений скелета у животных, развивающихся в условиях различных режимов двигательной активности // IX Всесоюз. съезд анатомов, гистологов и эмбриологов (Минск, 23—26 июня 1981 г.): Тез. докл.— Минск: Наука и техника, 1981.— С. 200.
- Ковешников В. Г., Федонюк Я. И., Романюк А. В. Реадaptационные структурные изменения трубчатых костей после содержания животных в условиях гипокинезии // Структура и биомеханика скелетно-сосудистой систем позвоночных.— Киев, 1984.— С. 51—53.
- Коган Б. И., Ломинога С. И. Морфология скелета инбредных крыс при гипокинезии и вариантах ее реабилитации // Бюл. эксперим. биологии и медицины.— 1978.— № 7.— С. 98—101.
- Копанев В. И., Юганов Е. М. К проблеме реадaptации космонавтов после длительных космических полетов // Тр. УП чтений, посвященных разработке научных исследований и развитию идей К. Э. Циолковского (Калуга, 1972).— М., 1973.— С. 18—22.
- Куприянов В. В. Регрессивные изменения в кости при длительной акинезии // VI Поволжск. конф. физиологов с участием биохимиков, фармакологов.— Чебоксары, 1973.— С. 286—287.
- Новиков И. И., Власов В. Б. Восстановление кровеносного русла и твердого остова задней конечности собаки спустя месяц после длительной гипокинезии // Моделирование оптимальных морфофизиологических свойств здорового и больного организма.— М., 1977.— Ч. 2.— С. 39.

Тернопольский медицинский институт

Получено 02.12.86

УДК 599.511:591.484

Г. И. Василевская

## ГЛАЗ МАЛОГО ПОЛОСАТИКА

### I. ОБЩЕЕ СТРОЕНИЕ И НАРУЖНАЯ ОБОЛОЧКА ГЛАЗНОГО ЯБЛОКА

У малого полосатика, как и у всех усатых китов, сильно развит лицевой отдел черепа; глазница сформирована костями своеобразных очертаний (Яблоков и др., 1972). Внешне очень выражена типичная для китообразных микрофтальмия. Судя по литературе, значение зрительной информации в жизни малого полосатика не исследовалось, кроме того, мало изучен и сам орган зрения усатых китов. К настоящему времени имеются лишь отдельные анатомические сведения по глазу горбатого кита (*Megaptera nodosa*), сейвала (*B. borealis* Les.) и синего кита (*B. musculus* Lin.) (Rochon-Duvigneaud, 1943). Онтогенезу и микроструктуре глазного яблока финвала (*B. phisalus* Lin.) посвящена работа Пиллери (Pilleri, 1970).

**Материал и методы.** Было исследовано 10 глазных яблок взрослых зверей и 50 плодов малого полосатика, целиком извлеченных из орбит животных, добытых во время рейса флотилии «Советская Украина» в 1983—1984 гг. и любезно предоставленных научными сотрудниками АтлантНИРО. Материал фиксировали в 10 %-м растворе

нейтрального формалина. Оболочки глазного яблока вскрывались на уровне его экватора для проникновения фиксатора ко внутренним структурам либо были неповреждены. При микроскопировании не отмечались признаки трупного разложения. Для микроморфологического изучения использовались парафиновые, целлоидиновые и замороженные срезы, окрашенные по Ван-Гизону, Маллори, гематоксилин-эозином и импрегнированные серебром. Размеры структурных элементов определены с помощью объект-микрометра и окуляр-микрометра ОМ-15; фотографии получены обычным путем.

Уже у трехмесячного плода малого полосатика заметно превышение горизонтального диаметра глазного яблока над сагиттальным, что придает ему форму «рыбьего» — сплюсненного в передне-заднем направлении глаза. Это присуще всему подотряду зубатых китов. У взрослых половозрелых особей соотношение горизонтального и сагиттального диаметров составило 1,7—1,6:1 (108—110 и 63—70 мм соответственно).

Фиброзная оболочка (sclera) толстая (30 мм) и очень прочная, что характерно и для горбача (Rochon-Duvigneaud, 1943), финвала (Pilleri, 1970) и крупного представителя зубатых китов кашалота (Берзин, 1971). Склера толще по экватору (50 % диаметра), таким образом, неравномерность ее толщи усиливает уплощенную форму глаза. Толщина белковой оболочки минимальна в области лимба — 2,8—2,9 мм (у взрослых особей), максимальна — латеральнее зрительного нерва (n. opticus) — 30—32 мм. Изнутри поверхность задней части глазного яблока слабо вогнута, но купол его (верхняя половина) отличается большей кривизной. За счет этого полость глазного яблока, образуемая очень толстой в целом склерой, асимметрична (рис. 1).

В области вступления зрительного нерва, ниже заднего полюса глаза, склера пронизана несколькими десятками отверстий и каналов различного диаметра (область lamina cribrosa) (рис. 2). Вступление сосудов и нервов, проникающих в глаз сквозь них, у малого полосатика своеобразно. Своеобразие заметно при сопоставлении с глазом изучавшихся нами ранее морских Delphinidae и состоит в наличии у малого полосатика плотного губчатого футляра. Его толщина у взрослых животных достигает 2,7—3 см, и это образование хорошо развито уже у четырехмесячного плода. У мистецет оно замещает дополнительную оболочку глаза мелких зубатых китов — дельфинов. Футляр глубоко входит в склеру, постепенно конусовидно суживаясь (рис. 3).

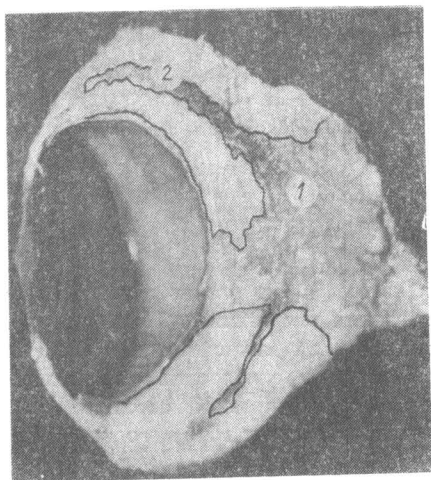


Рис. 1. Сагиттальный разрез глаза малого полосатика, хрусталик и стекловидное тело удалены:

1 — ткань, окружающая зрительный нерв; 2 — эмиссарии склеры.

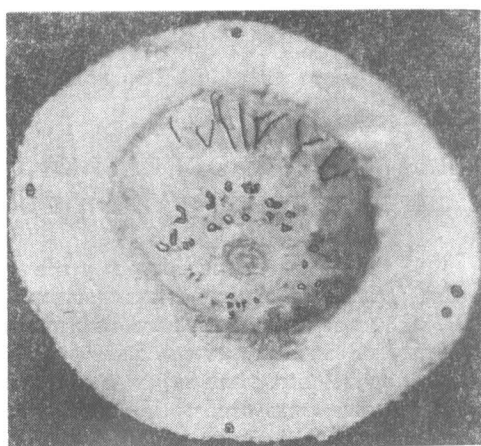


Рис. 2. Фронтальный разрез глаза взрослого малого полосатика. В области соска зрительного нерва множественные отверстия.

Однако крупные артерии проникают внутрь глаза, а венозные стволы покидают его и, минуя решетчатую пластинку, залегают в эмиссариях. Эти каналы доходят до передней стенки склеры, и наиболее крупные из них содержат у малого полосатика не тонкие супрахороидальные пластинки как у наземных млекопитающих и человека, но губчатое вещество, окружающее зрительный нерв. Подобные же каналы для коротких и длинных задних цилиарных артерий располагаются и в толще задней полусферы склеры.

Роговица эллиптической формы; ее параметры (фиксированные формалином глаза взрослых животных) составляли: длина по горизонтальной оси 45 мм, по вертикальной 35 мм, толщина в центре 1—1,2 мм, на границе со склерой до 3 мм. Уплощенность роговицы обуславливает небольшое расстояние до радужины и незначительный объем передней камеры глаза. В целом при меньшем размере глазного яблока по сравнению с кашалотом — 110 при 170 у последнего по горизонтали — площадь роговицы оказывается большей у малого полосатика (рис. 3).

Эпителий роговицы образован более чем 10 слоями клеток призматической формы, крупных в базальном слое, имеющих большие ядра. Над этим слоем располагаются в несколько рядов полиэдральные клетки с овальными ядрами. Поверхностные слои эпителия состоят из уплощенных полигональных клеток с небольшим, плоским, слабо воспринимающим гематоксилин и обладающим некоторой аргентофилией ядром (рис. 4). Поверхностные слои частично ороговевают.

Толщина гомогенной при световой микроскопии передней пограничной пластинки (Боуменовой оболочки) достигает  $1/6$ — $1/7$  толщины эпителия. Все пластинки собственного вещества роговицы лежат параллельно ее поверхности, хотя некоторые из них и перекрещиваются между собой. Пластинки образованы крупными слабо извилистыми коллагеновыми волокнами, и часть из них соединяет пластинки между собой. Между пластинками залегают в больших количествах, чем у морских дельфиновых, сильно уплощенные клетки. Эти клетки по своим размерам превосходят таковые роговичного эпителия, их ядра овальные, аргентофильные. Клетки снабжены большим количеством очень коротких отростков, которыми соединяются друг с другом, образуя синцитий. У малого полосатика тела описываемых клеток относительно крупнее, а отростки короче, чем у дельфиновых и располагаются они плотнее, оставляя меньше свободного пространства в межуточной субстанции.

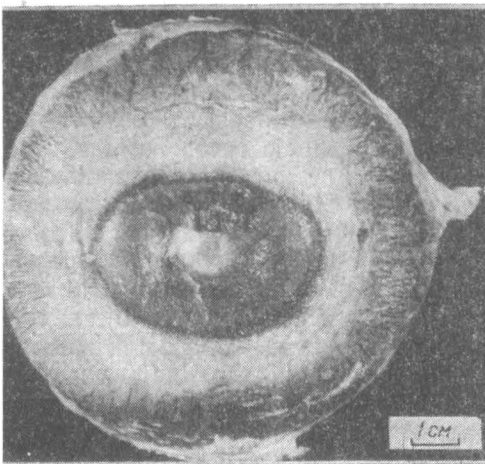


Рис. 3. Глаз взрослого малого полосатика, склеральная конъюктива удалена, отчетливо видна эписклеральная сосудистая сеть.

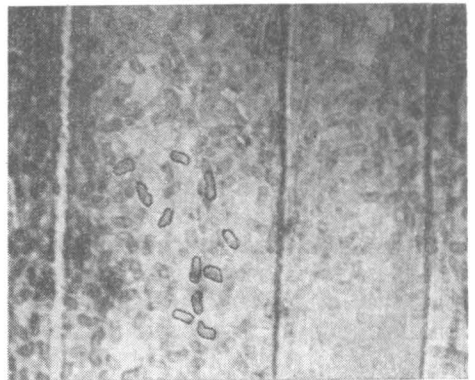


Рис. 4. Эпителий роговицы (об. 20, ок. 5). Импрегнация серебром по Бильшовскому-Грос — Лаврентьеву.

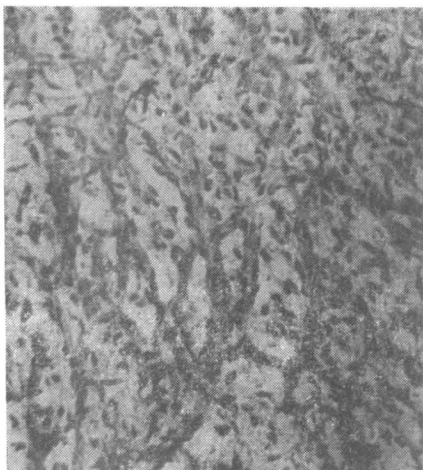
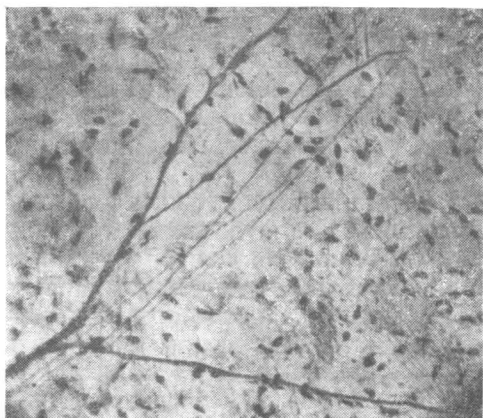


Рис. 5. Иннервация поверхностных слоев собственного вещества роговицы (об. 10, ок. 5). Импрегнация серебром по Бильшовскому-Грос — Лаврентьеву.

Рис. 6. Участок перилимбального сосудистого сплетения (об. 10, ок. 10). Импрегнация серебром по Бильшовскому-Грос — Лаврентьеву.

Ближе к задней пограничной пластинке (Десцеметовой оболочке) в основном веществе роговицы малого полосатика с помощью специальной окраски на эластин выявлено довольно значительное количество тонких эластиновых волокон. В соковых каналах роговицы изредка встречаются лейкоциты причудливой формы.

Десцеметова оболочка очень тонкая, гомогенная, слабо воспринимающая окраску. Граница с собственным веществом роговицы не отчетлива, но более заметна с роговичным эндотелием. Он образован одним слоем невысоких призматических клеток с овальными ядрами, тесно прилегающими одна к другой. Форма клеток близка к шестиугольной.

Как и обычно у позвоночных, роговица лишена кровеносных сосудов. Транспорт метаболитов обеспечивает кривая петлистая сеть перилимбальной области и межуточная субстанция, а обмен воды в передних слоях роговицы — передняя и задняя пограничные пластинки.

В связи с регуляцией трофики роговицы и морфологической организацией ее чувствительности заслуживает внимания иннервация этого образования у малого полосатика. Чувствительная иннервация осуществляется длинными цилиарными нервами — производными глазничного нерва. Они вступают в верхнюю и среднюю треть роговицы со стороны склеры и образуют пучки, составленные из безмиелиновых и миелинизированных волокон различного или сходного диаметра.

Ход этих ветвей почти всегда прямолинеен, ветвление по магистральному типу. В плоскости, параллельной поверхности роговицы, пучки распадаются на отдельные нервные волокна (рис. 5), образующие сплетения. В поверхностных слоях роговицы и непосредственно под боуменовской оболочкой сплетения образованы главным образом немиелинизированными, очень длинными и прямыми волокнами. Часть этих волокон образует концевые разветвления в непосредственной близости от роговичных телец. В сплетениях встречаются волокна очень малого диаметра с контактными бляшками (четкообразными наплывами нейроплазмы по ходу волокна) на роговичных пластинках и на поверхности тел клеток. Подобная особенность была отмечена нами и в роговичных нервных сплетениях дельфинов (Василевская, 1982).

Среди клеток эпителия наблюдаются и свободные окончания. Они принадлежат волокнам, проникающим в эпителий роговицы сквозь по-

ры передней пограничной пластинки. Их терминали образуют эпителиальное сплетение, расположенное в роговице минке наиболее поверхностно, хотя до самых наружных слоев эпителия не доходят. Возможно, это связано с частичным ороговением клеток поверхностного слоя.

Основной объем фиброзной оболочки глаза малого полосатика занимает собственно склера. Она образована главным образом пучками коллагеновых волокон. Пучки тесно прилегают друг к другу, идут в разных направлениях и залегают в разных плоскостях. Лишь в зоне решетчатой пластинки и вокруг крупнейших эмиссариев склеры пучки приобретают более упорядоченный ход. В промежутках между ними заметны фиброциты, образующие синцитий, более рыхлый, чем в роговице. Эластиновые волокна и пигментные клетки относительно малочисленны. Самый внутренний слой склеры — бурая пластинка, так же как и стенки эмиссариев богата содержащими пигмент клетками звездчатой формы. Поверхностный слой (эписклера) в отличие от наземных млекопитающих не содержит рыхло расположенных пучков коллагеновых волокон; волокна расположены очень плотно.

В области лимба пучки соединительнотканых волокон извилисты, но имеют радиальное направление. На сагиттальных срезах глазного яблока видно, что склера надвигается на роговицу, образуя полупрозрачное лимбальное кольцо. Роговичный эпителий, переходя в конъюнктивный, утолщен за счет увеличения количества внутренних слоев. Лимб, прилежащая зона и сама конъюктива изобилуют пигментными клетками. Такие клетки формируют и обкладку мелких сосудов и нервов, прорывающихся переднюю часть склеры и образующих в эписклере сосудистое сплетение.

Большая часть самой склеры васкуляризована слабо и неравномерно, сильнее вблизи зрительного нерва. Однако в область лимба вступают многочисленные сосуды разного калибра, включая артерии и вены мышечного типа. В отличие от дельфинов у малого полосатика, а также финвала (по нашим наблюдениям) очень хорошо развита эписклеральная сосудистая сеть, видимая даже невооруженным глазом благодаря сильной пигментации вокруг сосудов (рис. 3). В передней части склеры, в поверхностных слоях перилимбальной области, расположено краевое лимбальное сосудистое сплетение, образованное извилистыми капиллярами, их петлями и анастомозами (рис. 6).

Передний отдел склеры хорошо иннервирован. Крупные пучки мякотных и безмиелиновых волокон сопровождают магистральные сосуды. Часть этих волокон образует сплетения в корнеосклеральной области эписклеры и эпителия роговицы. От более мелких пучков отделяются тончайшие нервные волокна, которые распределяются между лимбальными капиллярами. В целом распределение нервов в этой области у малого полосатика отличается от наблюдаемого у обыкновенного дельфина, морской свиньи и афалины, так как нервные волокна среди капилляров лимба не образуют сплетения. В более глубоких слоях склеры количество ветвящихся нервных волокон уменьшается. Все терминали в склере не инкапсулированы, очень простого строения; чаще всего это простые заострения. В средних и глубоких слоях фиброзной оболочки (задняя половина) терминали не выявлены.

Форма глазного яблока малого полосатика характерна для всего подотряда усатых китов. Высокая прочность склеры свойственна и другим китообразным (Pilleri, 1970; Берзин, 1973), ее значительная толщина — тенденция, наблюдаемая и среди крупных наземных животных — слон, носорог (Duke-Elder, 1958). Существенная особенность, отличающая малого полосатика от обыкновенного дельфина, афалины и морской свиньи, — отсутствие дополнительной оболочки зрительного нерва, но наличие сильно развитого футляра вокруг него; в этом футляре рыхлая соединительная ткань, кровеносные сосуды и жировая ткань объединяются в компактное образование.

В роговице передняя пограничная пластинка хорошо развита, концентрация звездчатых клеток между пластинками собственного вещества роговицы по сравнению с упомянутыми дельфиновыми высока. В общей форме и микроскопическом строении роговицы малого полосатика не выявлены такие особенности, которые указывали бы на заметные различия в ее оптических свойствах при сравнении ее с роговицей дельфиновых и ластоногих. По заключению Ф. В. Андреева (1978), их роговица в водной среде обладает очень малой рефракцией (2D) и существенно не влияет на светопреломляющую силу глаза.

Терминальными нервными структурами более всего насыщен передний отдел наружной оболочки глаза. Сильно развитая нервная сеть роговицы и переднего отдела склеры, проникновение тонких волокон в поверхностные слои роговичного эпителия и глубоко в лимб, а также снабжение этих структур глаза и миелиновыми и безмиелиновыми волокнами позволяют высказать по крайней мере два соображения. Во-первых, такая высокая степень иннервации призвана поддерживать на высоком уровне трофику глаза и как ее результат — устойчивый гомеостаз органа, который непосредственно подвергается меняющимся температурным воздействиям водной среды. Во-вторых, создается возможность определенной дифференциации раздражений, испытываемых глазом, и регуляции его кровоснабжения. На важность последней указывают, надо полагать, сильное развитие эписклеральной сосудистой сети и наличие в лимбальной области артерий и вен мышечного типа. Эписклеральная сосудистая сеть усатых китов развита даже лучше, чем у дельфинов, но можно считать, что кровоснабжение перилимбальной области склеры контролируется не менее надежно и у дельфинов благодаря имеющемуся здесь у них нервному сплетению. Оба отмеченных признака означают, по нашему мнению, сохранение механизмов, обеспечивающих функционирование исторически сохранившегося органа.

Андреев Ф. В. Структурно-функциональные особенности глаза дельфинов и ластоногих / Новое в изучении китообразных и ластоногих.— М.: Наука, 1978.— С. 102—115.

Берзин А. А. Кашалот.— М.: Пищевая пром-сть, 1971.— 214 с.

Василевская Г. И. Иннервация наружной оболочки глаза некоторых дельфиновых // Млекопитающие СССР: Тез. докл. III съезда ВТО.— М., 1982.— С. 17—18.

Яблоков А. В., Белькович В. М., Борисов В. И. Киты и дельфины.— М.: Наука, 1972.— 472 с.

Duke-Elder W. S. System of ophthalmology. The eye in evolution.— London: Rimpton, 1958.— Vol. 1.— 843 p.

Investigation on Cetacea / Pilleri G.,— Berne, 1970.— Vol. 2.— 229 p.

Rochon-Duvigneaud A. Les yeux et la vision des vertebres.— Paris: Masson, 1943.— 719 p.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР  
(Киев)

Получено 02.04.86

УДК 599.5:591.483

М. В. Веселовский

## СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ КИТООБРАЗНЫХ

Сравнительное изучение этапов развития, строения вегетативной нервной системы, ее топографические и функциональные взаимоотношения с рабочими органами представляет значительный интерес для эволюционной морфологии и филогенетики. К настоящему времени накоплен значительный материал о строении этой системы у различных таксонов позвоночных: круглоротых (Милохин, 1961), хрящевых и костистых рыб (Скорицкая, Сачко, 1967), земноводных (Смиттен, 1972), рептилий и птиц (Абашидзе, 1962), млекопитающих (Маточкин, 1938; Кальберг, 1954; Голуб, 1963; Лобко,