

- Захаров А. Ф., Бенюш В. А., Кулешов Н. П., Барановская Л. И. Хромосомы человека. Атлас.— М.: Медицина, 1982.— 263 с.
- Манило В. В. Кариотипы gekkonов фауны СССР // Вопросы герпетологии.— Ташкент, 1985.— 132 с.
- Малыгин В. М., Орлов В. Н. Хромосомные мозаики в популяции 54-хромосомной обыкновенной полевки *Microtus subarvalis* Армении // Систематика и цитогенетика млекопитающих.— М., 1975.— С. 28—29.
- Чернов С. А. Пресмыкающиеся Туркмении // Тр. Совета по изучению производительных сил.— Л., 1934.— Вып. 6.— С. 252—290.
- Щербак Н. Н., Голубев М. Л. Взаимоотношение родов *Gimnodactylus* и *Alsophilax* и их внутриродовая структура // Вопросы герпетологии.— Л., 1977.— 237 с.
- Никольский А. М. *Alsophylax laevis* sp. nov. (Gekkonidarum) Ежегодн. зоол. музея АН, 1907, 10, № 3/4.— С. 333—335.
- Becak M. L., Becak W., Denaro L. Chromosome polymorphism, geographical variation and kariotypes in Sauria // Cariologia.— 1972.— 25.— P. 313—326.
- Golubev M. L. Size, structure, and relations of the Tropiocolotes (Gekkonidae) // Abstracts. Third ordinary general meeting of Societas Herpetologica Europaea.— Prague, 1985.— P. 65.
- King M. Chromosomal and morphometric variation in the Gekko *Diplodactylus vittatus* (Gray) // Aust. J. Zool.— 1977.— 25.— P. 43—57.
- King M., King D. An Additional Chromosome Rase *Phyllodactylus marmoratus* (Grau) (Reptilia: Gekkonidae) and its Phylogenetic Implications // Ibid.— 1977.— 25.— P. 667—672.
- King M. Kariotypic Evolution in Gehira (Gekkonidae: Reptilia) I. The Gehira variegata-punctata Complex // Aust. J. Zool.— 1979.— 27.— P. 373—393.
- Kluge A. G. Higher taxonomic categories of Gekkonid lizards and their evolution // Bull. Amer. Mus. Natur. hist.— 1967.— 135.— P. 1—59.
- Levan A., Fredca K., Sandberg A. A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes // Hereditas.— 1964.— 52.— P. 201—220.
- Moritz C. The evolution of a highly variable sex chromosome in Gehira *purpurascens* (Gekkonidae) // Chromosoma (Berl.).— 1984.— 90.— P. 111—119.
- Princee F. P. O., de Boer L. E. M. A new technique for Obtaining Chromosome preparation of small Reptiles // CIS.— 1983.— 4.— P. 3—5.
- Seto T., Makino S. On the heteromorphism in an autosomal Pair in the Japanese tree frog // Proc. Japan Acad.— 1964.— 40, N 10.— P. 862—865.
- Werner Y. L. Chromosome numbers of some male geckos (Reptilia: Gekkonidae) // Israel J. Zool.— 1956.— 5B.— P. 319.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена  
АН УССР

Получено 17.09.84

УДК 591.483:599.573

Я. Р. Синельников, Н. Г. Самойлов

## СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКИЙ И ИНФОРМАЦИОННЫЙ АНАЛИЗ НЕРВОВ ЯЗЫКА ПОЗВОНОЧНЫХ

Вопрос об иннервации языка у позвоночных в литературе освещен довольно подробно. Однако, как правило, различными авторами ставились частные задачи: одни изучали распределение нервов в его слизистой оболочке (Eerelman, Jonxis, 1930; Szumnowicz, 1936; Волкова, 1956; Виноградова, 1959), другие исследовали иннервацию его вкусовых сосочков или мышц (Bromer, 1882; Fusari, Panasci, 1891; Haschimoto, 1934; Райская, 1962), третья описывали ганглиозный аппарат или внутристволовое строение нервов языка (Stewart, 1920; Gellert, 1932; Okamura, 1936; Богданович, 1953, 1957; Кочкина, 1957 и др.). Кроме того, изучение нервов языка было проведено на представителях разных классов позвоночных, причем, подбор животных для исследования осуществлялся, в основном, исходя из их систематического положения, практически без учета особенностей образа жизни вида, способа питания, обработки пищи в ротовой полости и участия языка в звуковой сигнализации. Следовательно, в литературе отсутствуют работы, где бы нервы языка были исследованы у всех классов позвоночных с учетом иннервации всех компонентов этого органа.

Нами была предпринята попытка сравнительно-анатомического комплексного изучения источников иннервации языка позвоночных, распределения нервов во всех его структурных компонентах и миелоархитектоники его нервного аппарата; на основании

полученных морфологических и количественных данных был проведен сравнительно-анатомический и информационный анализ с учетом эколого-функциональных особенностей этого органа.

**Материал и методы.** Исследованию подвергли 75 видов позвоночных животных, относящихся к 5 классам. Применяли макро-микроскопические методы тонкой препаратовки, гистологические методы и расщипку нервных стволов по В. П. Воробьеву. Миелопархитектонику нервов изучали по методу Вейгерта-Палля. На препаратах поперечных срезов нервных стволов под микроскопом осуществляли подсчет миелиновых волокон разного диаметра. Волокна были разделены на 5 групп (размеры в мкм): 1—2; 2—3; 3—5; 5—8 и свыше 8. Все количественные данные обработаны методами вариационной статистики и теории информации.

**Результаты исследования.** В иннервации языка у позвоночных принимают участие от 1 до 3 нервов. Так, только у млекопитающих к языку подходят 3 нерва: язычный, языковоглоточный и подъязычный, 2 нервами иннервируется язык у рептилий и птиц, и только языковоглоточный нерв развит хорошо у всех позвоночных животных.

**Язычный нерв** является ветвию нижнечелюстного нерва, которая подходит к вентральной поверхности языка у всех млекопитающих и вступает в толщу средних его отделов, где делится на ряд ветвей. Количество последних варьирует от 1 до 4 и зависит от массы органа: чем больше язык животного, тем большее количество нервных стволов образуется. Внутриорганно между стволами язычного и подъязычного нервов формируются нервные связи. Установлены зоны иннервации язычного нерва — это слизистая оболочка вентральной, боковых и дорсальной поверхностей и находящиеся здесь сосочки.

**Языковоглоточный нерв** рыб представляет собой тонкий стволик, направляющийся к слизистой оболочке дорсальной поверхности задней половины языка, где он и распределяется своими конечными ветвями. Примерно так же развит и иннервирует ту же зону этот нерв у хвостатых амфибий. Но у бесхвостых он представлен довольно мощным стволом, вступающим в толщу передней части языка там, где он соединяется с дном полости рта. Иннервирует он дорсальную поверхность языка. Из всех изученных рептилий языковоглоточный нерв лучше всего развит у черепах. Ствол нерва вступает в толщу корня языка, а его конечные ветви распределяются в дорсальной поверхности задней половины языка. У ящериц и змей этот нерв существует в виде тонкого стволика, иннервирующего ту же область.

У исследованных птиц языковоглоточный нерв иннервирует те же зоны, что и у рептилий. Лучше всего этот нерв развит у млекопитающих, хотя он самый тонкий по сравнению с другими нервами языка. Следует отметить, что у всех изученных животных типография залегания и общая схема распределения ветвей языковоглоточного нерва весьма сходны. Его конечные разветвления заканчиваются в желобоватых и листовидных сосочках, а также в слизистой оболочке корня языка.

**Подъязычный нерв** у исследованных рыб подходит к задней половине языка со стороны его вентральной поверхности и распределяется в толще мышц этой области. У амфибий он вступает в мышцы в передней части языка, где последний соединяется с дном полости рта. Подъязычный нерв рептилий внедряется в толщу языка со стороны его корня, распределяясь в мышцах вплоть до вершины языка. Птицы и млекопитающие имеют ту же область распространения этого нерва.

Таким образом, подъязычный нерв у всех исследованных позвоночных иннервирует мышцы языка, причем большего развития он достигает у тех животных, у которых помимо скелетных мышц имеются собственные мышцы языка.

У млекопитающих по ходу стволов всех нервов, иннервирующих язык, обнаружены нервные клетки, залегающие одиночно или группами.

ми, образуя различной формы и величины узлы. Наименьшее количество последних имелось в подъязычном нерве.

Исследуя внутриствольную структуру нервов языка, мы изучали форму поперечного сечения нерва, его диаметр, количество вторичных пучков, их размер, толщину и число мякотных волокон (табл. 1).

Таблица 1. Относительная толщина мякотных волокон нервов языка, мкм

Вид	Подъязычный нерв				
	1-2	2-3	3-5	5-8	>8
Прудовая лягушка	72,8	27,4	—	—	—
Прыткая ящерица	49,0	26,4	24,6	—	—
Бородатая куропатка	59,3	40,0	—	0,7	—
Рябчик	67,2	20,0	12,8	—	—
Шимпанзе	32,7	43,2	14,2	6,7	3,2
Заяц-беляк	92,4	7,6	—	—	—
Серая крыса	88,5	11,5	—	—	—
Морская свинка	85,4	14,1	0,5	—	—
Волк	4,8	66,0	23,5	5,7	—
Камышевый кот	47,5	20,2	18,9	2,4	1,0
Сибирская косуля	16,5	41,8	6,8	3,1	1,8
Антилопа канна	44,1	50,0	—	5,2	0,7
Зебра	50,8	38,2	5,6	4,2	1,2
Домашняя лошадь	45,2	47,0	4,9	1,6	1,3

  

Вид	Языкоглоточный нерв					Язычный нерв			
	1-2	2-3	3-5	5-8	>8	1-2	2-3	3-5	5-8
Прудовая лягушка	75,4	23,6	1,0	—	—	—	—	—	—
Прыткая ящерица	71,0	25,0	4,0	—	—	—	—	—	—
Бородатая куропатка	77,0	21,6	1,4	—	—	—	—	—	—
Рябчик	71,4	23,8	4,8	—	—	—	—	—	—
Шимпанзе	48,6	43,1	7,1	0,8	0,4	78,3	14,1	6,1	1,5
Заяц-беляк	63,7	34,2	—	1,4	0,7	93,7	6,0	0,3	—
Серая крыса	76,4	17,9	5,7	—	—	92,00	7,6	0,4	—
Морская свинка	66,5	23,0	9,7	0,8	—	90,0	9,5	0,5	—
Волк	36,0	52,1	5,2	0,7	—	28,6	44,0	25,3	2,1
Камышевый кот	55,5	32,2	11,2	1,1	—	94,0	5,1	0,9	—
Сибирская косуля	82,8	15,7	1,5	—	—	73,2	18,0	8,1	0,7
Антилопа канна	77,5	12,1	6,7	2,4	1,3	62,7	22,3	6,6	8,4
Зебра	70,0	18,5	9,9	1,6	—	56,2	29,4	9,5	4,9
Домашняя лошадь	60,7	23,0	13,2	3,7	—	77,0	21,2	1,2	0,6

При сравнении толщины нервов, количества пучков и числа содержащихся в них аксонов не выявлено никакой зависимости между толщиной нервов и числом находящихся в них волокон. При этом нервы примерно равных поперечных размеров содержат различное число нервных волокон, а также разное количество внутриствольных пучков. Все полученные данные сведены в таблицы и проанализированы при помощи информационного анализа. Изучая миелоархитектонику периферических нервов, можно получить представление только лишь об их морфологии. Однако функциональные особенности нервов остаются невыясненными. В последнее время появились работы, в которых анализ количественных морфологических данных позволяет представить интегральные функциональные характеристики периферических нервов (Сигалевич и др., 1976; Бобин и др., 1980; Стovichек, Крошкин, 1980 и др.). В этих работах применены положения теории информации (Шенон, 1963; Лобко, Скородуля, 1974; Леонтьюк и др., 1981), дающей возможность получить представление об уровне организации любой биологической системы. Анализ информационных показателей нервов языка позволяет дать сравнительную характеристику функциональных возможностей этого органа у разных видов животных. Так, языкоглоточный нерв, являясь

единственно развитым чувствительным и вкусовым нервом у представителей всех классов позвоночных, имеет разные информационные показатели (табл. 2). При этом нерв рассматривается как канал связи, способный пропустить определенное количество информации. В целом, от амфибий до млекопитающих наблюдается рост групповой энтропии

Таблица 2. Информационные показатели нервов языка

Вид	Подъязычный нерв			Языкоглоточный нерв			Язычный нерв		
	Н гр	h	R	Н гр	h	R	Н гр	h	R
Прудовая лягушка	0,84	0,21	79	0,86	0,22	78	—	—	—
Прыткая ящерица	1,50	0,38	62	1,03	0,26	74	—	—	—
Бородатая куропатка	1,02	0,26	74	0,84	0,21	79	—	—	—
Рябчик	1,24	0,32	68	1,05	0,26	74	—	—	—
Шимпанзе	1,87	0,48	52	1,38	0,35	65	1,01	0,30	70
Заяц-беляк	0,54	0,09	86	1,08	0,27	73	0,35	0,10	90
Серая крыса	0,51	0,13	87	0,97	0,25	75	0,42	0,12	88
Морская свинка	0,63	0,16	84	1,26	0,32	68	0,49	0,14	86
Волк	1,33	0,34	66	1,29	0,33	67	1,65	0,49	51
Камышевый кот	1,68	0,43	57	1,43	0,36	64	0,36	0,10	90
Сибирская косуля	1,53	0,39	61	0,73	0,18	82	1,01	0,30	70
Антилопа канна	1,51	0,38	62	1,12	0,28	72	1,46	0,44	56
Зебра	1,47	0,38	62	1,23	0,31	69	1,52	0,45	55
Домашняя лошадь	1,38	0,35	65	1,48	0,38	62	1,80	0,26	43

Примечание. Н гр — групповая энтропия; h — относительная энтропия; R% — избыточность.

(Нгр). Как известно, увеличение последней говорит о нарастании количества информации, способной пройти через данную систему. Хотя упорядоченность элементов в этом нерве у большинства млекопитающих ниже, чем у амфибий, рептилий и птиц, поскольку существует обратная зависимость: чем больше Нгр, тем меньше упорядоченность элементов системы. Показатели относительной энтропии (h) в сравнительно-анatomическом ряду животных свидетельствуют о росте загруженности информацией изученных нервов. В то же время коэффициент избыточности (R), наоборот падает, снижаясь от 70 % до 62 % — это можно трактовать увеличением скорости прохождения информации через нерв, хотя надежность этого процесса снижается. Наиболее высокие показатели групповой энтропии у парно- и непарнокопытных можно объяснить тем, что по сравнению с другими видами языкоглоточный нерв у этих животных проводит наиболее разнообразную информацию. Следовательно, у этих животных очень хорошо развита чувствительная рецепция языка, в чем, безусловно, следует видеть результат длительного приспособления к определенному способу питания. Как известно, большинство копытных травоядные, что требует высокодифференцированной чувствительности языка.

Подъязычный нерв иннервирует мышцы языка. Здесь также наблюдается общая тенденция к росту групповой энтропии в сравнительно-анатомическом ряду. Однако у ящериц она выше, чем у птиц и даже у грызунов. Этот факт можно объяснить тем, что мышечный аппарат языка ящериц получает большое количество разнообразной информации. Интересно, что даже у прудовой лягушки количество информации, проходящей через этот нерв больше, чем у кролика домашнего, крысы, серой и морской свинки, имеющих общий уровень организации, безусловно, более высокий.

Не менее интересным является то, что наибольшие показатели групповой энтропии у приматов, что импонирует антропологическим взглядам о высокой дифференциации мышц языка у этих животных. Самый большой количественный показатель относительной энтропии (0,48) говорит

о значительной загруженности подъязычного нерва информацией (на 48 %). Хотя совсем низкие количественные данные ее у других животных (от 0,09 до 0,39) следуют объяснять не иначе как наличием большой резервной мощности, в смысле загрузки информацией в подъязычном нерве всех исследованных видов животных. У приматов также и наиболее низкий коэффициент избыточности (52 %), что подтверждает наличие большой скорости при передаче информации в этом нерве.

Язычный нерв — чувствительный. При общем росте количества информации, проходящей через этот нерв в ряду исследованных животных, интересно, что наибольшее ее количество может проходить по язычному нерву у собачьих. Причем, кошачьи, являясь представителями того же отряда, имеют резко сниженный показатель групповой энтропии (0,36 против 1,65 бита). У копытных, наоборот, этот показатель довольно высокий (от 1,01 до 1,80 бита). Следовательно, можно утверждать, что чувствительная иннервация языка у этих животных несравненно лучше развита, чем, скажем, у грызунов и зайцеобразных, где количество информации, проходящей через язычный нерв, равно 0,35—0,49 бита. Очень высокий коэффициент избыточности язычного нерва у этих животных и у кошачьих (около 90 %) следует трактовать как систему с высокой степенью надежности, но меньшей скоростью прохождения чувствительной информации по сравнению с собачьими и копытными.

Таким образом, можно отметить, что степень упорядоченности аксонов в нервном стволе, а в этой связи и сложность его как системы, не зависит от общего уровня организации животного. Это обязывает морфолога сложность организации любой системы определять после анализа ее строения, что может служить основой для поиска причин ее исторических преобразований.

Следовательно, если по количеству нервных стволов, зонам иннервации, локализации нервных узлов найти различия между отрядами и даже классами животных не удается, то информационный анализ внутриствольной структуры нерва как канала связи позволяет обнаружить различия между семействами и даже видами.

- Бобин В. В., Жаныбеков Д. Е., Кулиш А. С. и др.** Макро-микроскопическая анатомия и микроархитектоника нервов мышц, участвующих в вертикальной статике человека // Материалы к макро-микроскопической анатомии.— 1980.— 13.— С. 4—20.
- Богданович К. И.** Внутристальная структура языгоглоточного нерва в сравнительно-анатомическом отношении // Тр. Воронеж. медин-та.— 1953.— С. 8—9.
- Богданович К. И.** Внутристальная структура внерепирной части языгоглоточного нерва у человека и некоторых млекопитающих животных // Сб. работ по изучению нервной системы.— Воронеж, 1957.— 32.— С. 41—42.
- Виноградова О. Н.** О чувствительной иннервации языка // Науч. сообщ. АН СССР, институт физиологии им. И. П. Павлова.— 1959.— С. 235.
- Волкова О. В.** О чувствительной иннервации языка // Арх. анат., гистол. и эмбриол.— 1956.— № 1.— С. 15—18.
- Кочкина Л. С.** К морфологии нервных элементов языка // Тр. Карагандин. медин-та.— 1957.— 1.— С. 115—117.
- Леонтюк А. С., Леонтюк Л. А., Сыкало А. И.** Информационный анализ в морфологических исследованиях.— Минск: Наука и техника.— 1981.— 159 с.
- Лобко П. И., Скородула Н. Н.** Теория информации в медицине.— Минск: Наука и техника, 1974.— С. 187—197.
- Райская М. Т.** К вопросу об иннервации языка некоторых представителей пресмыкающихся // Вопр. нормальной и патологической морфологии периферической нервной системы.— 1962.— С. 114—119.
- Сигалевич Д. А., Шумаков Р. Ф., Иванов В. А.** Информационный анализ морфо-функционального состояния периферических нервов в эксперименте и патологии // Материалы к макро-микроскопической анатомии.— 1976.— 11.— С. 42—44.
- Стовицек Г. В., Крошкин В. В.** Информационный аспект возрастной изменчивости нервных связей мозговых артерий // Там же.— 1980.— 13.— С. 40—45.
- Шенон K.** Работы по теории информации и кибернетике.— М.: Мир, 1963.— 830 с.
- Eerelman F., Jonxis A.** Über die Innervation des Papilla vallatae und faliatae der Kanninchen Zunge // Proc. Acad. Amsterdam.— 1930.— 33.— 40 S.
- Bremer S.** Über die Endigunden der markhaltigen und marklosen Nerven im quergestreiften Muskel // Arch. f. mikrosk. Anat.— 1882.— 21.— S. 163.

- Fusari R., Panasci A. Les terminations des nerfs dans la muqueuse et dans les glandes serouses de la langue des mammifères // Arch. ital. de biol.—1891.—14.—P. 240.
- Hashimoto Kure K., Olinaka S. Spinal parasympathetic fibers in the cervical sympathetic // Quart. J. exper. Physiol.—1934.—24.—P. 207—214.
- Gellert C. Das Verhältniss des Sympathicus zu den Hirnaerven des Menschen und einigen Tieren // Acta litter. scient. Reg. Univers. Hung. Frans Joseph. Sect. Medicorum.—1932.—4.—P. 36.
- Okamura Ch. Zahireiche Ganglien innerhalb der Musculatur der Zunge und der Zwerchfell // Z. mikroch. anat. Forsch.—1936.—39, N 1.—S. 68—78.
- Szmonowicz W. Über die Nervenendigungen in der Zunge der Papagei en Z. Zellforsch.—1936.—25, N 1.—S. 160—164.

Харьковский пединститут  
им. Г. С. Сквороды

Получено 05.01.84

УДК 599.4:591.43

М. Ф. Ковтун, Н. Ф. Жукова

## СКОРОСТЬ ПРОХОЖДЕНИЯ И ЭФФЕКТИВНОСТЬ УСВОЕНИЯ ПИЩИ У НАСЕКОМОЯДНЫХ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ

Известно небольшое количество работ, где приводятся сведения о скорости прохождения пищи через пищеварительный канал рукокрылых (Wimsatt, Guerriere, 1962; Cranbrook, 1965; Klite, 1965; Luckens et al., 1972, Buchler, 1975). Эти сведения довольно противоречивы, что, видимо, можно объяснить различными условиями проведения экспериментов, различным состоянием животных, неидентичностью методик и применяемых маркеров. Еще более малочисленны данные об эффективности усвоения пищи (Wimsatt, Guerriere, 1962; Brisbin, 1966).

С целью исследования скорости прохождения и эффективности усвоения пищи у рукокрылых нами проведены две серии экспериментов \*. Первая серия на летучих мышах, обитавших в условиях большой вольеры на Звенигородской биостанции МГУ (ЗБС, 14—23.06.1982). Исследовались 4 вида: поздний кожан (*Vespertilio serotinus*), усатая ночница (*Myotis mystacinus*), лесной нетопырь (*Vespertilio nathusii*), рыжая вечерница (*Nyctalus noctula*). До и после кормления животных взвешивали и определяли количество съеденного корма. Маркером служил фуксин основной, раствором которого окрашивали мучных червей. Окрашенный и неокрашенный корм чередовали через сутки, что давало возможность проследить скорость прохождения пищи по пищеварительному тракту. Экскременты собирали каждый час в течение суток, высушивали в термостате при 60 °C и взвешивали. Поздний кожан, усатая ночница и лесной нетопырь во время эксперимента содержались в дуплянках. Рыжие вечерницы были разделены на 3 группы. Первых 5 экз. перед кормлением на 1,5—2 ч выпускали в вольеру, затем кормили в дуплянке и там же оставляли на время эксперимента. Животные второй группы (6 экз.) постоянно находились в дуплянке. Третья группа (3 экз.) также находилась в дуплянке, однако перед контрольным кормлением выдерживалась 2 суток без корма.

Вторая серия экспериментов проводилась на экспериментальной базе Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР в 1982—1984 гг. Для этих целей была разработана и применена методика рентгенографии желудочно-кишечного тракта. Исследовались: рыжая вечерница (5 экз.), большой подковонос (*Rhinolophus ferrumequinum* — 2 экз.), поздний кожан (4 экз.), большая ночница (*Myotis myotis* — 3 экз.), малая вечерница (*Nyctalus leisleri* — 2 экз.), ночница Наттерера (*Myotis nattereri* — 2 экз.), лесной нетопырь (1 экз.). В качестве рентгенконтрастного вещества использовали сернокислый барий (животные заглатывали его вместе с мучными червями), эвакуация которого, как известно, близка к эвакуации пищи. В результате получена серия рентгенограмм, которые отражают продвижение пищи по пищеварительному каналу от момента ее заглатывания до полной эвакуации из желудочно-кишечного тракта.

\* Выражаем признательность руководству кафедры зоологии позвоночных МГУ за предоставленную возможность провести часть работы на ЗБС, а также К. К. Паниютину, С. П. Каменевой и П. Н. Морозову за помощь при проведении работы.