

## НЕРВЫ ЯЗЫКА ДЕЛЬФИНОВ

В исследованиях по китообразным проблема хеморецепции остается одной из самых интересных. Об этом свидетельствуют работы, опубликованные за последние годы (Donaldson, 1977; Агарков, Гилевич, 1979; Komatsu, Yamasaki, 1980; Кузнецов, 1984; Гилевич, 1985 и др.). К настоящему времени в этом плане достаточно полно исследована микроморфология языка некоторых видов зубатых китов, его рецепторный аппарат, прослежен пре- и постнатальный онтогенез вкусовых сосочков и лукович. Вместе с тем явно недостает данных по анатомии нервов языка как возможных проводников химических стимулов, имеются только общие сведения о топографии иннервирующих язык нервов китообразных (Куликов, 1974; Агарков и др., 1974, 1979; Вронский, 1975; Гилевич, Мангер, 1983).

В настоящем сообщении приводятся сведения об интраорганном ветвлении у афалины (*Tursiops truncatus* M.), морской свиньи (*Phocoena phocoena* L.), обыкновенного дельфина (*Delphinus delphis* L.) ветвей тройничного и языкоглоточного нервов, в составе которых у млекопитающих обычно проходят вкусопроводящие волокна. Для более точной дифференцировки нервов в толще языка, определения зон иннервации был также отпрепарирован подъязычный нерв. Исследование выполнено с применением методики макро-микроскопического препарирования во Воробьеву. Всего было изучено 3 афалины, 3 морские свиньи, 1 обыкновенный дельфин. Пол и возраст животных не учитывались.

В иннервации языка исследованных животных участвует язычный нерв, (n. lingualis) от третьей, нижнечелюстной ветви тройничного нерва. Язычный нерв отделяется от нижнечелюстного (n. mandibularis) до вхождения последнего в канал нижней челюсти и несколько впереди от челюстноподъязычного нерва (рис. 1). Снаружи язычный нерв прикрыт крыловидным мускулом. У афалины к язычному нерву на расстоянии 1—1,5 см от места его отхождения под острым углом присоединяется барабанная струна (chorda tympani), которая подходит к нему сзади и снизу и далее идет в его составе. У морской свиньи и обыкновенного дельфина обнаружить chorda tympani не удалось, однако это не свидетельствует об отсутствии барабанной струны у этих видов, а вероятнее всего, связано с трудностью установления локализации этого нерва у китообразных, о чем сообщает также Yamada (1953). Выйдя на дор-

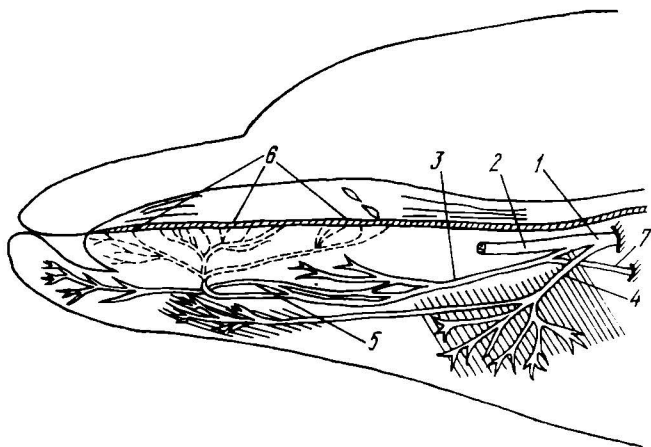


Рис. 1. Схема иннервации ротовой полости дельфинов нижнечелюстным нервом:

1 — нижнечелюстной нерв; 2 — нижний луночковый нерв; 3 — язычный нерв; 4 — челюстноподъязычный нерв; 5 — средняя ветвь язычного нерва; 6 — язычные ветви язычного нерва; 7 — барабанная струна.

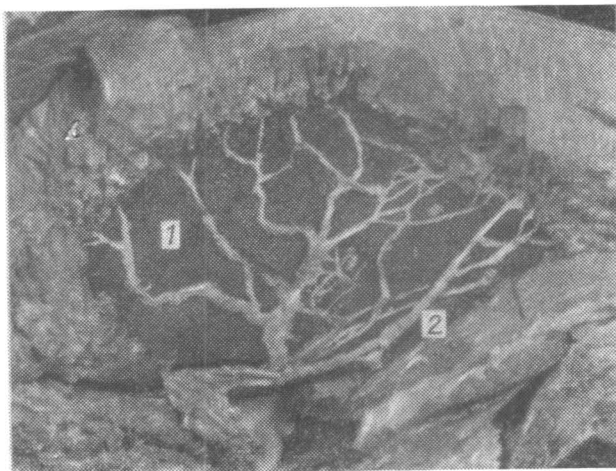


Рис. 2. Язычный нерв афалины (фото с препарата):  
1 — ветви, иннервирующие корень языка; 2 — подъязычный нерв.

сальную поверхность челюстноподъязычного мускула, язычный нерв делится на три ветви. Эти ветви, занимающие верхнее, среднее и нижнее положение, по областям иннервации можно определить как заднюю, переднюю и среднюю. Верхняя, она же задняя ветвь, распадается на мелкие стволы, иннервирующие слизистую оболочку десны, в иннервации языка принимают участие средняя и нижняя ветви.

Передняя ветвь, которая носит название подъязычного нерва (*n. sublingualis*), иннервируя в основном слизистую оболочку дна ротовой полости, отдает также веточки к верхушке языка и передней трети его тела.

Средняя ветвь язычного нерва у дельфинов самая крупная. Являясь продолжением основного ствола, она огибает подбородочноязычный мускул, а затем поднимается вверх по его медиальной поверхности. У морской свиньи эта ветвь на боковой поверхности языка дихотомически делится, и подбородочноязычный мускул у этого вида огибается не одним, как у афалины и обыкновенного дельфина, а двумя стволами. Средняя ветвь язычного нерва иннервирует обширные участки дорсальной поверхности языка и частично его вентральную поверхность. Между скелетными мышцами языка указанная ветвь делится на ряд мелких стволков (рис. 2). У нижнего края подбородочноязычного мускула наблюдаются многочисленные связи язычного нерва с подъязычным. Соединительные ветви в большинстве случаев связывают указанные нервы до их разветвления в толще мускулатуры.

Язычный нерв многократно делится в толще мускулатуры языка и образует здесь сплетение, состоящее из петель различной величины и формы. В заднем отделе тела сплетение более крупнопетлистое. Концевые веточки средней ветви язычного нерва направляются к дорсальной поверхности языка и входят в собственный слой слизистой оболочки. Дальнейший ход нерва прослеживается с большим трудом, однако можно установить, что он иннервирует средний и задний отделы тела языка, а также боковые участки корня. Отдельные тоненькие стволы, направляясь назад, достигают границы между телом и корнем, где расположены корневые ямки. Таким образом, язычный нерв у исследованных дельфинов иннервирует всю дорсальную поверхность тела языка, область корневых ямок и боковые отделы слизистой оболочки корня.

Языкоглоточный нерв (*n. glossopharyngeus*) входит в язык снизу в области его заднебокового края (рис. 3). По ходу, на внутренней поверхности шилоподъязычного мускула, нерв распадается на 4—6 вет-

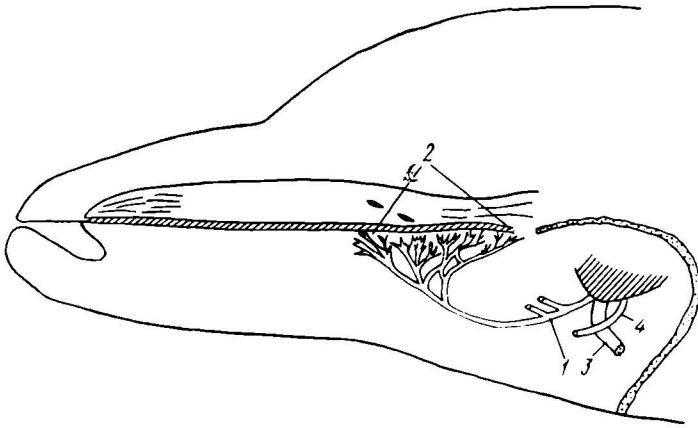


Рис. 3. Схема иннервации языка дельфинов языкоглоточным нервом:  
1 — основной ствол языкоглоточного нерва; 2 — язычные ветви языкоглоточного нерва.

вей. Эти ветви, разделившись на более мелкие, связанные между собой, формируют под слизистой оболочкой корня языка сплетение. Тонкие веточки из этого сплетения иннервируют корень языка, включая его боковые отделы, достигают области корневых ямок.

Подъязычный нерв (n. hypoglossus) иннервирует скелетную и собственную мускулатуру языка (рис. 4). Основной ствол нерва входит в язык, огибая медиальный край подъязычноязычного мускула, несколько дистальнее и ниже язычного нерва (рис. 5). По ходу нерв отдает ряд тонких латеральных ветвей для иннервации скелетных мускулов. В области заднего края подбородочноязычного мускула нерв уплощается и веерообразно делится на несколько ветвей. Часть из них направляется вверх и вперед, делится в мышцах языка в области корня и заднего отдела тела. Ветвь, занимающая нижнее положение, являясь как бы продолжением основного ствола подъязычного нерва, вначале идет вверх и вперед, а затем проходит параллельно дорсальной поверхности языка и, постепенно истончаясь, достигает его верхушки. От нее вертикально вверх отходят многочисленные стволики, которые проникают в собственную мускулатуру языка, дихотомически делятся, истончаются и теряются в толще мышечной ткани (рис. 6).

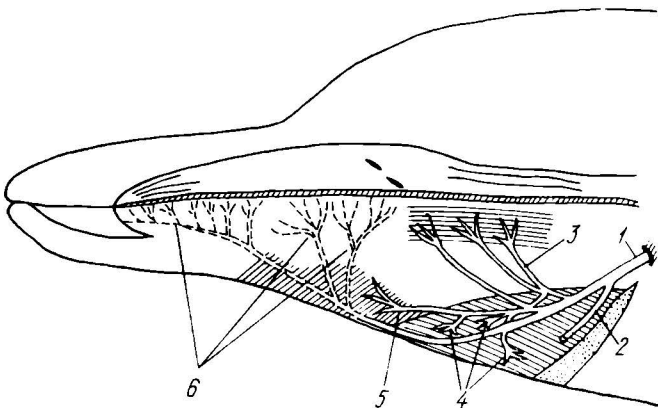


Рис. 4. Схема иннервации языка дельфинов подъязычным нервом:  
1 — основной ствол подъязычного нерва; 2 — ветвь к подбородочноподъязычному мускулу; 3 — ветви к шиловязычному мускулу; 4 — ветви к подъязычноязычному мускулу; 5 — ветви к подбородочноязычному мускулу; 6 — ветви к собственной мускулатуре языка.

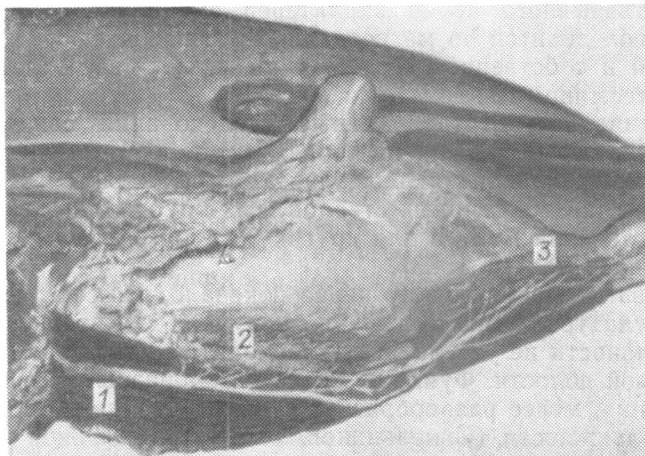


Рис. 5. Подъязычный и язычный нервы обыкновенного дельфина:

1 — ствол подъязычного нерва; 2 — ветви подъязычного нерва к шилоязычному мускулу; 3 — ветви язычного нерва.

Различные скелетные мышцы языка дельфинов отличаются калибром и количеством подходящих к ним ветвей, входными воротами нервов, а также ориентацией нервных стволов относительно мышечных волокон. К подъязычному мускулу от основного ствола подъязычного нерва, в месте, где он прилегает к вентральной поверхности мускула, отходят 3—4 ветви среднего и мелкого калибра. Не погружаясь в толщу мускула, они образуют сплетение, из которого выходят медиальные стволики для иннервации подъязычноязычного мускула и латеральные для шилоязычного. Внутри подъязычноязычного мускула нервные стволы располагаются параллельно мышечным волокнам.

Иннервацию шилоязычного мускула осуществляют 6—8 стволиков мелкого калибра, проникающие с его медиальной поверхности. Нервные и мышечные волокна в этом мускуле ориентированы преимущественно под острым углом друг к другу.

В подбородочноязычный мускул входят 5—6 тоненьких стволиков, местом проникновения которых является задний край мускула. Здесь нервы следуют перпендикулярно мышечным волокнам.

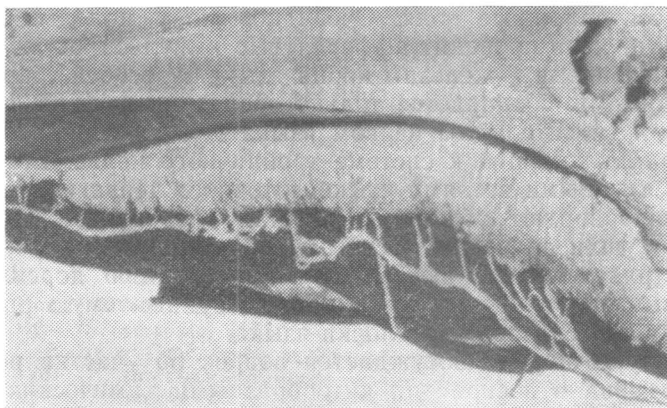


Рис. 6. Иннервация языка обыкновенного дельфина подъязычным нервом.

Для подъязычного нерва характерен смешанный тип ветвления. Основной ствол делится по магистральному типу, в то же время в толще скелетной и собственной мускулатуры языка наблюдается преимущественно рассыпной тип ветвления.

**Обсуждение результатов.** Данные исследования свидетельствуют, что иннервация языка дельфинов происходит за счет тех же источников, что и у наземных млекопитающих, при этом сохраняется основная схема ветвления главных нервных стволов и их крупных ветвей. Аналогичная картина описана нами и для других органов ротовой полости дельфинов (Гилевич, Мангер, 1983).

Исследование подъязычного нерва показало, что собственная и скелетная мускулатура языка дельфинов получает двигательную иннервацию, по обильности не уступающую млекопитающим, обрабатывающим пищу в ротовой полости. Функции языка китообразных, в связи с отсутствием жевания, менее разнообразны, существует мнение об ограниченности его подвижности (Синельников, 1964), у дельфинов отсутствуют верхний и нижний продольный мускулы языка (Вронский, Гилевич, 1978). Вместе с тем для удовлетворения потребности организма в пище, проталкивания целой рыбы в глотку этот орган должен обладать способностью к быстрым, достаточно мощным и эффективным движениям, что требует соответствующей иннервации его мускулатуры.

Вкусовая чувствительность у дельфинов развита плохо, однако у них имеются те нервы, в составе которых должны проходить вкусопроводящие волокна — это барабанная струна и языкоглоточный нерв. Учитывая морфологические особенности языка объектов нашего исследования, рассмотрим, какие функциональные нагрузки для этих нервов являются наиболее вероятными.

Барабанная струна, как известно, обычно осуществляет иннервацию грибовидных вкусовых сосочков, локализованных в области двух передних третей языка, а также несет секреторные волокна к железам этой области. У дельфинов вкусовых сосочков на поверхности языка нет, здесь в большом количестве представлены железы. Следовательно, у этих животных барабанная струна не может участвовать во вкусовом восприятии, ее функция, по-видимому, сводится к иннервации желез.

Языкоглоточный нерв обеспечивает иннервацию желобоватых сосочков и желез корня языка. У дельфинов желобоватых сосочков нет, на их месте расположены ямки, в которых имеются микроскопические сосочки и луковички (Suchowska, 1972; Donaldson, 1977; Агарков, Гилевич, 1979 и др.). Эти луковички функционируют только у молодых особей, а затем редуцируются (Komatsu, Yamasaki, 1980; Кузнецов, 1984). Желез в области корня языка у дельфинов очень много, они образуют здесь сплошные поля. Очевидно, что у молодых животных языкоглоточный нерв проводит афферентные импульсы от вкусовых сосочков и афферентные к железам корня языка. У особей старшего возраста, по-видимому, сохраняется только последняя из этих функций.

Главным чувствительным нервом языка дельфинов является язычный нерв, принадлежащий к системе тройничного нерва. Его ствол по сравнению с язычными ветвями языкоглоточного нерва более мощный. Его ветви иннервируют обширную площадь дорсальной поверхности языка, от верхушки до корня, достигают области корневых ямок. Этот нерв осуществляет общую афферентную иннервацию дорсальной поверхности языка, проводит информацию, воспринимаемую разнообразными рецепторами слизистой оболочки языка.

В литературе широко обсуждается вопрос об участии рецепторов тройничного нерва в восприятии китообразными химических веществ, растворенных в воде (Jacobs et al., 1971; Кузнецов, 1978, 1984 и др.). Предполагается наличие у китообразных особой хемосенсорной системы, компенсирующей редукцию обонятельного нерва, которая произошла вследствие эволюции дыхательного отверстия. Периферические

структуры подобного анализатора у зубатых китов могут располагаться в ямках на корне языка, об этом свидетельствует строение эпителиальной выстилки этих ямок и обилие свободных рецепторов в этой области (Соколов, Волкова, 1971; Гилевич, 1985 и др.). Поэтому очень важным является установление источника иннервации этих образований. Проведенное нами исследование не дает возможности однозначно ответить на этот вопрос. Для установления системной принадлежности рецепторов языка необходимо экспериментальное исследование с перерезкой нервных проводников. Вместе с тем полученные данные позволяют сделать заключение о наличии в языке дельфинов полосы перекрытия ветвей тройничного и языкоглоточного нервов. Чувствительные ямки расположены именно в этой области, поэтому участие в их иннервации ветвей тройничного нерва вполне вероятно.

- Агарков Г. Б., Хоменко Б. Г., Хаджинский В. Г. Морфология дельфинов.— Киев: Наук. думка, 1974.— 165 с.
- Агарков Г. Б., Хоменко Б. Г., Мангер А. П. и др. Функциональная морфология китообразных.— Киев: Наук. думка, 1979.— 220 с.
- Агарков Г. Б., Гилевич С. А. К вопросу о хеморецепции у дельфинов // Вестн. зоологии.— 1979.— № 3.— С. 3—11.
- Вронский А. А. Строение и иннервация глотки черноморских дельфинов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1975.— 17 с.
- Вронский А. А., Гилевич С. А. Мускулатура глотки и языка у дельфиновых // Вестн. зоологии.— 1978.— № 1.— С. 88—90.
- Гилевич С. А., Мангер А. П. Иннервация ротовой полости черноморских дельфинов // Там же.— 1983.— № 3.— С. 58—63.
- Гилевич С. А. Функциональная морфология нервного аппарата ротовой полости дельфинов // Там же.— 1985.— № 1.— С. 63—72.
- Кузнецов В. Б. Некоторые особенности хеморецепции дельфинов // Морские млекопитающие.— М.: Наука, 1978.— С. 177—178.
- Кузнецов В. Б. Хеморецепция у дельфинов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1984.— 19 с.
- Куликов В. Ф. О топографии тройничного и лицевого нервов у морской свиньи // Морфология, физиология и акустика морских млекопитающих.— М.: Наука, 1974.— С. 27—44.
- Синельников Я. Р. Сравнительная макро-микроскопическая анатомия языка: Автореф. дис. ... докт. мед. наук.— Харьков, 1964.— 27 с.
- Соколов В. Е., Волкова О. В. Строение языка дельфинов // Морфология и экология морских млекопитающих.— М.: Наука, 1971.— С. 23—31.
- Donaldson B. J. The tongue of the bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus*) // Func. anatomy of Marine mammals.— 1977.— 3.— P. 175—195.
- Jacobs M., Morgane P., Mc-Farland P. The anatomy of the brain of the bottlenosed dolphin // J. comp. Neurolog.— 1971.— 141.— P. 205—272.
- Komatsu S., Yamasaki F. Formation of the pits with taste buds of the striped dolphin // J. Morphology.— 1980.— 164.— P. 107—119.
- Suchowska L. The morphology of the taste organs in dolphins // Invest. on Cetacea.— 1972.— 4.— P. 201—204.
- Yamada M. Contributions to the anatomy of the organ of hearing of whales // Sci. Rep. Whales, Res. Inst.— Tokyo, 1953.— Vol. 8.— P. 1—79.

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

Получено 12.05.86

## ЗАМЕТКИ

**Новые находки пядениц рода *Eupithecia* (Lepidoptera, Geometridae) в Крыму.— *E. inturbata* (Hb.)— 11 ♀, сев. склон Главной гряды, в 10 км к С.-В. от с. Счастливого, г. Базман, ур. Кермен, 800 м, на свет, 8—15.09.1987 (И. Костюк); крымские экземпляры по окраске и крыловому рисунку не отличаются от средневропейских. *E. plumbeolata lutosaria* Bohatsch— ♀, Карадаг, на свет, 13.06.1987 (И. Костюк); подвид известен с Кавказа, из Закавказья и Малой Азии.— И. Ю. Костюк (Киевский университет).**