

еларій травлення відбувається

волюції: кишковопорожнинних і клітинне, і позаклітинне [15]. лення залежить від характеру еться в просвіті травного трак- амебоцитах та клітинах гепа-

еволюцією представників тва- те травлення стає домінуючим. середовища у травному тракті в молосків рН у шлунку ста- ся від 6,5 до 7,0 [13]; у клі- тах органів травлення деяких овищі [3]. У деяких павуків [19].

були відкриті дві протеази: триптаза, активна при рН 7,0. 2,5 та 7,5—8,5 в шлунковому й шлунок, вміст його кислий; му лужна [9].

алежно від їх положення на відбувається приблизно в од- ідентичною і структура пеп- птахів, риб і свині, тритонів що ферменти, подібні за бу- нного світу. Так, гомологічну ексї *Str. griseus*, хімотрипси- рибів, в тому числі пеніцило- мітивних форм відсутні зимо- активуються у відповідному і, і за своєю будовою значно

му середовищі, є надбанням нних організмів, мікробів та осягає у хребетних тварин, ган у вигляді шлунка. Одно- н з яких — синтез зимогенів,

1., 1973.

П. А., Кожемякин Л. А. вистой оболочки желудка и р литературы.— РМЖ «Га-

-во АН СССР, 1948.

арения.— В кн.: Германи Л.,

Гомского университета, 1950.

животных, «Мир», М., 1967.

Сб. докл. VI Всесоюзного и, 1937, 499.

активности протеиназ желу- съезд. Тез. симп. докладов,

зд-во МГУ, 1962.

эволюция, «Высш. школа»,

ologie, 1929.

al of Tyroglyphus farine.—

внительная физиология жи-

Gut of the polychaete *Areni-*

16. Kruger P. Vergleichender Ferment stoffwechsel der Niederen Tiere.— *Ergeben. Physiol.*, 1933, 35, 538.
17. Must S. O. 1942, 1947, цит. за [6].
18. Nakazima M. On the Structure and Function of the Midgut gland of *Mallusca* with a General Consideration of the Feeding Habits and Systematic Relations.—*Jap. J. Zool.*, 1956, 11, 469.
19. Pickford G. E. цит. за [6].
20. Vonk H. Das Pepsin verschiedener Vertebraten.— *Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, 1929, 9, 1.
21. Vonk H. Die Verdauung bei den Niederen Vertebraten.— *Adv. in Enzymology*, 1941, 1, 371.

Кафедра пропедевтичної терапії
Львівського медичного інституту

Надійшла до редакції
2.III 1976 р.

УДК 612.85.016.6

В. А. Козак

ПРО АПАРАТ ГЕНЕРАЦІЇ ЗВУКІВ КАШАЛОТА *PHYSETER CATODON* L., 1758

Незважаючи на чітко встановлену наявність у китоподібних звуколокаційної системи [20, 22, 24 та ін.], досі нема вичерпних даних про цю систему в морфологічному і функціональному плані. Це стосується як ланки, що генерує звуки, так і тієї, що сприймає ехосигнал, відбитий від зустрічного об'єкта. На думку Норріса [26], з'ясування місця розташування і механізму генерації звуків є однією з центральних нерозв'язаних проблем звуколокації китоподібних.

Дослідники, які вивчали звукову активність китоподібних [12, 18, 21, 26, 27 та ін.], прийшли до висновку, що в основному утворення звукових сигналів зумовлене проходженням повітря через систему каналів (із звуженнями і розширеннями), що пов'язано тією чи іншою мірою з дихальною системою.

Томілін [10], Норріс і Пресскотт [28] встановили, що частина сигналів утворюється внаслідок проходження повітря через зовнішній дихальний отвір. Томілін відзначив у ряді випадків утворення повітряних пухирців, що ідуть від дихала при генерації звуків у дельфінів. Кусто і Діоле [7] описують, що один з аквалангістів бачив під водою вусатого кита, у якого з дихала йшов угору модульований звуками ланцюжок повітряних пухирців. Лілі і Міллер [21], Норріс [25] гадають, що звукові сигнали можуть утворюватись у кількох місцях. На думку Кусто і Діоле [7] у генерації звуків китоподібних беруть участь кілька анатомічних факторів, і дихало є лише одним із них.

Вважали, що у зубастих китоподібних голосові зв'язки відсутні [13, 26]. Проте Грачева [3] виявила в гортані невеликі складки, які автор вважає голосовими зв'язками. Айрапет'янц і Константинов [1] гадають, що їх функціонування за аналогією з ссавцями суші малоймовірне. Томілін припускає [11], що ця знахідка відноситься до атавізму.

Малишев [8] описує в гортані кашалота утворення, які він вважає голосовими губами, що обрмовують «досить невелику щілину». Норріс [26] підкреслює, що хоч у одонтоцетів гортань позбавлена зв'язок, у ній виявлена добре розвинута мускулатура. Про розвинуту мускулатуру гортані згадують Лоуренс і Шевілл [23], Малишев [8] та ін. Наявність мускулатури дає можливість припускати генерування звуків у цій області.

У вусатих китоподібних будова дихальних шляхів і гортані значно більш проста— гортань не має зв'язок, з мішків є тільки один— загортанний, але виявлена велика кількість гортанних м'язів— до 17 [15, 17], тому утворення основної частини звуків у цих тварин пов'язують з гортанню.

Лоуренс і Шевілл [22], Юнсгор (цит. за [1]), Еванс і Прескотт [19] на підставі своїх експериментів вважають місцем утворення ехолокаційних клацань трубчасті повітряні мішки носового проходу при участі носових пробок. До цього висновку вони прийшли, беручи до уваги результати продування повітря через гортань відрізаної голови, зокрема, з швидкістю 10 л/хв при тиску 0,07—0,14 атм. Звуки, що виникають при цьому, нагадували звуки живого дельфіна.

Якщо, незважаючи на численні спостереження і експерименти, досі невідоме місце походження окремих звуків у дельфінів, то про генерацію звуків у кашалотів, які мають, очевидно, найдосконалішу систему локації з китоподібних [4—6, 27, 35], відомо ще менше.

Пуше і Бернгард [30] описали у кашалота утворення, назване ними «мордою мавпи» — *museau de singe*. Це утворення дійсно нагадує передню частину морди мавпи з губами, які відкриваються у порожнину дистального повітряного мішка. Кожна губа по всій внутрішній поверхні має окантовку роговою пластинкою. Це утворення більш детально було описане згодом іншими авторами [4, 9, 14, 27, 31, 32].

До губ надходить повітря з редукованого та зміненого в процесі еволюції правого носового проходу — середнього повітряного мішка, що проходить через спермацетовий конус та утворює в місці проходження звуження, яке до губ має раструбовидне розширення по площині губ, розташованих під нахилом догори в напрямку до носового отвору, розташованого у кашалота зліва.

На внутрішні губи «морди мавпи» вказували, як на можливе місце генерації звуків [4, 5, 16, 25, 35].

Отже, у китоподібних система утворення звуків, так само як і їх функціональне значення, потребують дальших досліджень.

Як відзначають Кусто і Діоле [7], маючи на увазі систему генерації звуків, йдеться про надзвичайно складні органи і системи, які ми щойно починаємо осягати.

Метою нашого дослідження було з'ясування місця виникнення звуків, а також структурних особливостей апарату генерації звуків кашалота.

Методика досліджень

У зв'язку з тим, що одним з основних завдань було визначення місця генерації звуків, ми пропускали повітря крізь повітряні канали голови тварини. Оскільки постановка дослідів на дорослих тваринах пов'язана з серйозними технічними труднощами, ми користувалися головами крупних плодів кашалота, у яких уже достатньою мірою сформувалися всі органи. Досліди проведені на плодах кашалота розміром 2—3 м, що відповідало 9—13 місяцю вагітності за Осумі [29] або 10—13 місяцю за Берзиним [2].

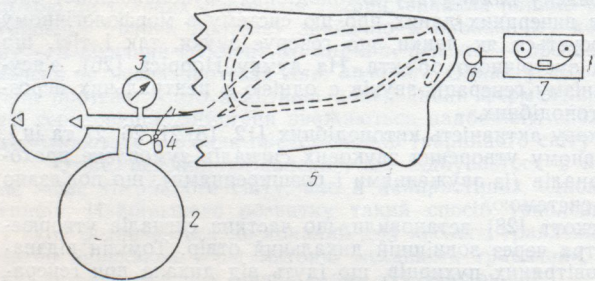


Рис. 1. Схема продування повітряних шляхів голови плода кашалота.

1 — насос, 2 — гумовий мішок, 3 — манометр, 4 — зажим, 5 — голова тварини, 6 — мікрофон, 7 — магнітофон.

Експерименти проведені на п'яти головах плодів. Голову відсікали нижче шийного блока, який складається з шести зрослих хребців. Це давало можливість зберегти верхній відділ трахеї, в яку вводили канюлю, відповідно до діаметра трахеї та об'язували її лігатурою. Канюля була зв'язана з системою гумових трубок, що мають відгалуження до гумового мішка (2—3 л), насоса і манометра (рис. 1).

Після заповнення мішка повітрям знімали зажим і повітря під тиском йшло через трахею до голови. Тиск у системі доводили до 100 мм рт. ст., тобто $13 \cdot 10^3$ Па (0,14 атм), проте найчастіше підвищення тиску до 30 мм рт. ст. — $4 \cdot 10^3$ Па — було вже достатнім для одержання звукових феноменів. Швидкість продування повітря відповідала 3—5 л/хв. Графічне зображення клацань одержували фотографуванням з екрана осцилографа, в процесі відтворення запису через підсилювач.

Крім того, ми препарували різні структури голови як ембріонів, так і дорослих тварин для виявлення утворень, зв'язаних тією чи іншою мірою з виникненням звукових феноменів.

Результати досліджень

В зв'язку з складністю розташування спермацетових утворень, повітряних комунікацій, а також повітряних мішків, беручи до уваги неточності в більш ранніх описах, наводимо схему їх розташування, складену на підставі наших досліджень (рис. 2).

При продуванні повітря виникали серії клацань, що відповідають тривалості продування і частішають при підвищенні тиску. Для з'ясування місця утворення клацань ми послідовно виключали ті структури, які могли служити джерелом даного звукового феномена. Для усунення можливості утворення кликів в області зовнішнього дихального отвору, який міг вібрувати при проходженні повітряного потоку та зумовлювати виникнення клацань, в нього був введений трубчастий зонд — клацання при цьому тривали. Для усунення спільної вібрації передньої і задньої стінок дистального повітряного мішка ми повністю видалили його передню стінку — при продуванні повітря кла-

Про апарат генерації звуків кашалота

цання тривали. Після видалення внутрішніх губи.

При розведенні губ або вмі При зведенні губ або видаленні з висновку, що виникнення клацань

При розгляді як записів зв' в результаті продування ізольовано, що відповідають низько- і високо. Губи в даному випадку можуть ефект, тобто періодично відкриваю, чим виникнення високочастотної

Рис. 2. Схема розташування спермацетових утворень, повітряних комунікацій на верхній щелепі (рострумі).

А — загальна схема; Б — схема повітряних мішків, вид збоку; В — те саме, вид згори. 1 — лобний кістковий мішок, 2 — фронтальний повітряний мішок, 3 — спермацетовий мішок («верхній спермацетовий мішок»), 4 — носовий хід, 5 — носовий отвір (дихальний отвір), 6 — сполучнотканнине утворення, 7 — *museau de singe* («морди мавпи»), 8 — нижній повітряний мішок, 9 — спермацетовий мішок («нижній спермацетовий мішок»), 10 — середній повітряний мішок, 11 — середній повітряний мішок, 12 — правий носовий хід, 13 — гортань, 14 — головний

частотної складової клика: продування «морди мавпи», дублювати до уваги окантовку рогової пластинки для здійснення вентиляції виникнення високочастотної

Норріс і Гарвей [27], а внутрішні губи «морди мавпи» ступінь їх натягу і активної щільності між губами. Згадані порі тиску повітря з боку сер Шенкан і Пурвес вважали, що веде до вестибулярного посередньо в структурі губ м'язових груп, розташованих між губами. Згадані пасоподібних зв'язок управління, змінюючи їх конфігурацію передньої стінки дистального відповідає сполучнотканнине «акустичної лінзи» [4—5]. При повітряного мішка притискує змінювати свою конфігурацію. Другий шар м'язів внаслідок ступінь натягу верхньої і нижньої губи.

Ці м'язи подібно до вклинаються в тканини «морди мавпи» роз'єднання губ і відшороченні бокових м'язів щелепи.

Виявлені нами функції носового потоку, а, отже, і звуку «морди мавпи» не клапаном, а за допомогою напруження структур, джерелом повітряного потоку

утворення, назване ними «мордою», дає передню частину морди мавпи з повітряного мішка. Кожна губа з пластинкою. Це утворення більш [14, 27, 31, 32].

Змінене в процесі еволюції прашка, що проходить через сперма- утворювання, яке до губ має раструбо- ваний нахил догори в напрямку до-

к на можливе місце генерації зву- ку, так само як і їх функціональ- не.

азі систему генерації звуків, йде- щойно починаємо осягати. Історія виникнення звуків, а також кашалота.

нь

о визначення місця генерації зву- кової тварини. Оскільки поста- вили технічними труднощами, у яких уже достатньою мірою сформувалися всі органи. До- сліді проведені на плодах кашалота розміром 2—3 м, що відповідало 9—13 місяцю ва- гітності за Осумі [29] або 10—13 місяцю за Берзиним [2].

Рис. 1. Схема продування по- вітряних шляхів голови плода кашалота.

1 — насос, 2 — гумовий мішок, 3 — манометр, 4 — зажим, 5 — голова тварини, 6 — мікрофон, 7 — магні- тофон.

Голову відсікали нижче ший- де давало можливість зберегти- но до діаметра трахеї та об- умовних трубок, що мають від- а (рис. 1).

овітря під тиском йшло через- т., тобто $13 \cdot 10^3$ Па ($0,14$ атм). 10^3 Па — було вже достатнім- ння повітря відповідала 3— афуванням з екрана осцило-

як ембріонів, так і дорослих- мірою з виникненням звуко-

творень, повітряних комуні- ості в більш ранніх описан- наших досліджень (рис. 2). Відповідають тривалості про- я місця утворення клацань джерелом даного звукового- області зовнішнього дихаль- ого потоку та зумовлювати — клацання при цьому три- тінок дистального повітря- ни продуванні повітря кла-

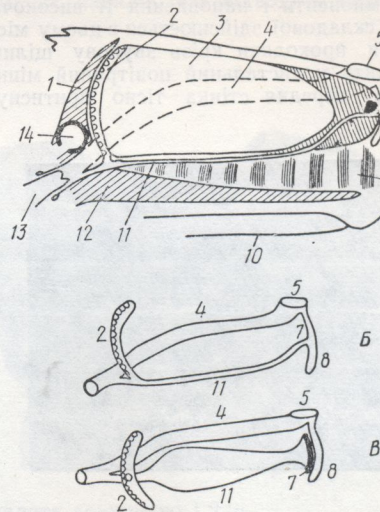
цання тривали. Після видалення передньої стінки дистального мішка були відкриті внутрішні губи.

При розведенні губ або вміщенні між ними трубчастого зонда клацання зникали. При зведенні губ або видаленні зонда клацання знову виникали. Отже, ми прийшли до висновку, що виникнення клацань зумовлене продуванням повітря через внутрішні губи.

При розгляді як записів звуків кашалотів у природних умовах, так і одержаних в результаті продування ізольованої голови (рис. 3), ми реєстрували два процеси, що відповідають низько- і високочастотним компонентам — клацання та їх наповнення. Губи в даному випадку можуть відігравати подвійну роль — зумовлювати вентиляційний ефект, тобто періодично відкриваючи прохід високочастотній компоненті, а також міс- цем виникнення високочастотної складової. Отже, є дві можливості утворення високо-

Рис. 2. Схема розташування спермацетових утворень, повітряних комунікацій і мішків на верхній щелепі (рострумі) кашалота.

А — загальна схема; Б — схема повітряних комунікацій і повітряних мішків, вид справа; В — те саме, вид згори. 1 — лобний кістковий гребень, 2 — фронтальний повітряний мішок з пухирчастими елементами, 3 — спермацетовий конус («верхній спермацетовий мішок»), 4 — лівий носовий хід, 5 — носовий отвір (дихало), 6 — лінзо- подібне сполучнотканнине утворення, 7 — губи *musculus de singe* («морди мавпи»), 8 — дисталь- ний повітряний мішок, 9 — спермацетовий клин («нижній спермацетовий мішок»), 10 — нижня щелепа, 11 — середній повітряний мішок (похід- ний правого носового ходу), 12 — верхня щелепа, 13 — гортань, 14 — головний мозок.



частотної складової клика: перша — у місці виникнення клацання, тобто в місці роз- ташування «морди мавпи», друга — в області внутрішніх повітряних комунікацій. Якщо брати до уваги окантовку роговою речовиною внутрішніх губ, то навряд чи окантовка потрібна для здійснення вентиляційного ефекту — очевидно, рогова щільність забезпечує виникнення високочастотної компоненти.

Норріс і Гарвей [27], а також Шенкан і Пурвес [32] прийшли до висновку, що внутрішні губи «морди мавпи» не мають м'язових утворень, які могли б регулювати ступінь їх натягу і активно роз'єднувати в необхідних випадках, тобто утворювати щілину між губами. Згадані автори вважали, що губи відкриваються тільки при під- торі тиску повітря з боку середнього мішка (основного мішка правого носового ходу). Шенкан і Пурвес вважали внутрішні губи «морди мавпи» «одностороннім клапаном, що веде до вестибулярного мішка» (йдеться про дистальну порожнину). Дійсно, без- посередньо в структурі губ ми не виявили м'язів. Однак, при аналізі структури і функ- ції м'язових груп, розташованих в районі задньої частини голови, нами відзначені кіль- ка шарів м'язів, що відходять від лобного гребня наперед і які з допомогою довгих пасоподібних зв'язок управляють утвореннями, розташованими в передній частині го- лови, змінюючи їх конфігурацію. Зв'язки верхнього шару м'язів влітають в тканину передньої стінки дистального повітряного мішка, яка за своїми фізичними параметрами відповідає сполучнотканній структурі передньої частини спермацетового конуса або «акустичної лінзи» [4—5]. При скороченні цієї групи м'язів передня стінка дистального повітряного мішка притискується до спермацетового конуса, але, крім того, він може змінювати свою конфігурацію.

Другий шар м'язів внаслідок натягнення своєї групи пасоподібних зв'язок регулює ступінь натягу верхньої і нижньої губи «морди мавпи» (рис. 4).

Ці м'язи подібно до верхніх, також відходять від лобного гребня, а їх зв'язки влітають в тканину «морди мавпи». При скороченні цієї групи м'язів може здійсню- ватися роз'єднання губ і відкриття проходу з середнього мішка до дистального. При скороченні бокових м'язів цієї групи закривається щілина і виникає напруження губ.

Виявлені нами функції м'язових утворень полягають у зміні параметрів повітря- ного потоку, а, отже, і звукової генерації. Ці функції дають підставу вважати губи «морди мавпи» не клапаном, а доволі керованим утворенням, з активно регульова- ним напруженням структур, які можуть змінювати звукові характеристики при прохо- дженні повітряного потоку та модулювати звукові сигнали.

Підтягування сухожилок, спрямованих до губ, моделювало скорочення м'язів і приводило до зміни частоти сигналів, підтягування верхніх сухожилок приводило до відкривання голосової щілини внаслідок піднімання верхньої губи.

Голосових зв'язок у гортані дорослих тварин нами не виявлено. Проте іноді у ембріонів виявляються невеликі складки, що утворюють кармани (рис. 5). Складки, очевидно, є редукованими зв'язками. Ці ознаки атавізму нагадують про перебування предків кашалота на суші, а також, що вони, будучи в той період сухопутними тваринами, користувалися звуками, зв'язаними з голосовими зв'язками.

Отже, ми гадаємо, що проведені нами дослідження свідчать про те, що генерація клацань кашалота здійснюється в області внутрішніх губ «морди мавпи». Очевидно, обидва процеси — виникнення низькочастотної компоненти і наповнення її високочастотної складової здійснюється в цьому місці. Повітря, проходячи крізь звукову щілину, надходить у дистальний повітряний мішок, в якому передня стінка тісно притиснута

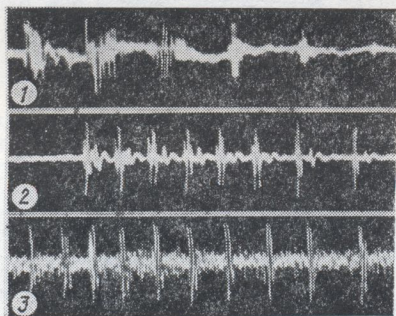


Рис. 3. Запис звуків кашалотів, зареєстрованих в океані і одержаних при продуванні повітряних каналів голови.

1 — запис звуків кашалота, зроблений Бакусом і Шевіллом (1966), 2 — запис звуків, зроблений нами в 1969 р., 3 — запис звуків, одержаних при продуванні повітряних каналів голови.

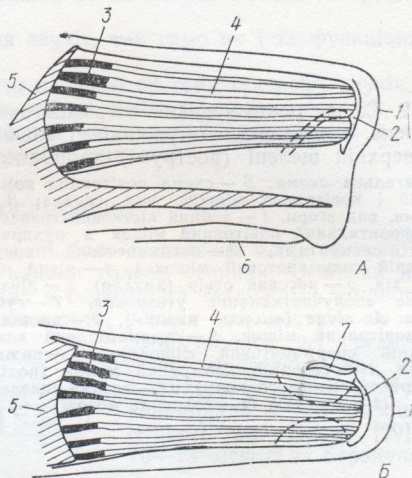


Рис. 4. Схема розташування м'язів та сухожилок, що регулюють ступінь напруження губ.

А — вид справа, Б — вид згори. 1 — «обтічник» — передньо-верхня ділянка голови; 2 — губи *museau de singe* з частиною середнього мішка, яка підходить до них (позначено пунктиром); 3 — м'язи, 4 — сухожилки, спрямовані до губ; 5 — кістки черепа; 6 — нижня щелепа; 7 — носовий отвір (дыхало).

до задньої (передньої частини спермацетового конуса). Повітря проходить по складках, виявлених незалежно один від іншого Норрісом і Гарвеем, а також нами (1969). При стисканні передньої і задньої стінок дистального мішка між складками утворюються канали, що йдуть справа наліво і знизу вгору в напрямку до дихального отвору. Канали в діаметрі дорівнюють кільком міліметрам і загалом утворюють грати. Тому, проходячи по каналах, повітря може не заважати надходженню відбитого від об'єкта зустрічі акустичного сигналу. Модуляція сигналу здійснюється внаслідок зміни тиску повітряного потоку, а також ступеня натягу губ. Рогові пластинки, ударяючись одна об іншу, утворюють клацання, вібрація їх, очевидно, є частотою наповнення окремого клика. Після проходження крізь щілину між губами, повітря може надходити в дистальний повітряний мішок, а потім через канали, утворені складками, розташованими біля губ, до області дихала, і крізь щілевидний прохід у лівий носовий канал, що має на всьому своєму протязі велику масу м'язів, які притискаються до щільних стінок лівого носового проходу, утворених хрящем, що може забезпечувати перехід повітря в систему правого повітряного ходу — середнього мішка, через який знову поступає до губ. Цей шлях, як імовірний, був свого часу описаний Норрісом і Гарвеем, проте не менш вірогідним є перехід повітря (особливо на великих глибинах, де об'єм повітря невеликий) безпосередньо з дистального мішка в середній після розкриття губ. Цей шлях згадані автори вважали менш імовірним, оскільки вони не знали про існування м'язів, що керують губами і стискають дистальний мішок.

Беручи до уваги той факт, що повітря стискається за законом Бойля—Маріотта на глибинах 1000 м у 100 разів, а на глибині 2500 м у 250 разів (повітря, в даному разі будучи робочою масою, стиснуте до порівняно невеликих об'ємів) — повітряні мішки, очевидно, перед нирком заповнюються повітрям, а їх об'єм, за даними Слєпцова [9],

Про апарат генерації звуків кашалота

дорівнює об'єму легень, тим більше, зменшується приблизно вдвоє. В ньому жуть сприяти проходженню повітря.

Отже, в результаті проведення і літературних відомостей деякі факти внутрішніх губ «museau de singe» чують найменше поглинання звукової мішок, який може бути резонатором, що забезпечує досить задовільну з м'язами, що змінюють ступінь їх продмуваного повітря задовільну форму виходу, пов'язані з системою



Рис. 5. Го

А — загальний вид зліва, Б — вид згори (тання) трубка

ногового отвору, а це в системі зворотного акустичного сигналу пака-обтічника забезпечує завад, зв'язаних з пересуванням обтічника описаними м'язами фронту звукового потоку, продуванню повітряних каналів, що відбувається в даному місці.

Описаний комплекс складає кож оптимальну доцільність вищі у тварин, у яких ця система в умовах повної темряви

1. Айрапет'янц Э. «Наука», 1974.
2. Берзин А. А. Кашалот. — Зоолог. журн., 1974, т. 19, кн. 1, с. 1-10.
3. Грачева М. С. *truncatus*. — Зоолог. журн., 1974, т. 19, кн. 1, с. 1-10.
4. Козак В. А. Про редовища кашалотом.
5. Козак В. А. О «и физиол., 1974, т. 3, кн. 1, с. 1-10.
6. Козак В. А. Речен don L. 1758. — Физиол.
7. Кусто Ж.-И., Диксон 8, 100-108; 9, 110-115.
8. Малышев В. М. и гортани кашалота.

моделювало скорочення м'язів і верхніх сухожилок приводило до верхньої губи. Проте іноді у ем-
ють кармани (рис. 5). Складки, візму нагадують про перебування
ни в той період сухопутними тва-
ними зв'язками.
ня свідчать про те, що генерація
х губ «морди мавпи». Очевидно,

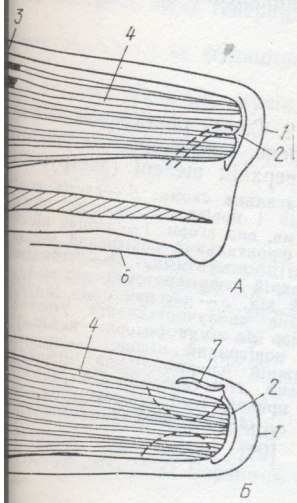


Схема розташування м'язів і сухожилок, що регулюють ступінь напруження губ.

А — загальний вид згори, Б — вид збоку. 1 — «об-
редньо-верхня ділянка голови; 2 — середня частина сес-
ка, яка підходить до них пунктиром; 3 — м'язи, 4 — су-
рямовані до губ; 5 — кістки нижньої щелепи; 7 — носовий от-
вір (дыхало).

Повітря проходить по склад-
овим, а також нами (1969).
ка між складками утворюю-
ямку до дихального отвору.
ом утворюють грати. Тому,
кентю відбитого від об'єкта
ться внаслідок зміни тиску
ластинки, ударяючись одна
тотою наповнення окремого
гря може надходити в ди-
складками, розташованими
вий носовий канал, що має
ться до щільних стінок лі-
зпечувати перехід повітря
через який знову поступає
Норрісом і Гарвеєм, проте
глибинах, де об'єм повітря
після розкриття губ. Цей
и не знали про існування

оном Бойля—Маріотта на
в (повітря, в даному разі
б'ємів) — повітряні мішки,
за даними Слєпцова [9].

дорівнює об'єму легень, тим більше, що вже на глибині 10 м загальний об'єм повітря зменшується приблизно вдвоє. В нижній частині середнього мішка є м'язи, які можуть сприяти проходженню повітря.

Отже, в результаті проведених досліджень, а також аналізу одержаних даних і літературних відомостей деякі факти свідчать про утворення звуків у кашалота в області внутрішніх губ «museau de singe». Внутрішні губи винесені вперед, що забезпе-
чує найменше поглинання звукової енергії тканинами, губи відкриваються в дистальний мішок, який може бути резонатором, мають ущільнення у вигляді рогових пластинок, що забезпечує досить задовільну щільність і, отже, «гучні» клацання, губи зв'язані з м'язами, що змінюють ступінь їх напруження, а це зумовлює, поряд зі зміною тиску продмуханого повітря задовільні умови модуляції сигналу, мають рупороподібну форму виходу, пов'язані з системою щелеподібних каналів, які відводять повітря до

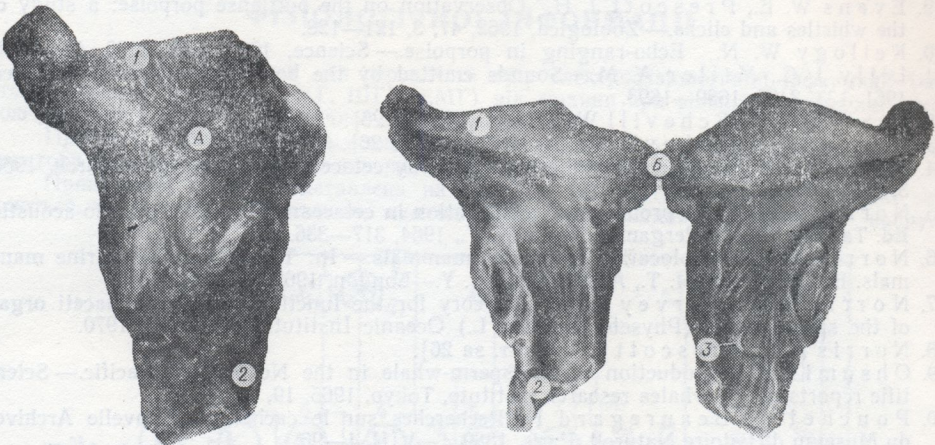


Рис. 5. Гортань плода кашалота довжиною 1,2 м.

А — загальний вид зліва, Б — вид на поздовжньому розрізі: 1 — надгортанниково-черпакувата (гортанна) трубка, 2 — трахея, 3 — складка в лівій половині гортані.

носового отвору, а це в свою чергу забезпечує проходження в зворотному напрямку зворотного акустичного сигналу, відбитого від об'єкта зустрічі. Округла форма ко-
пака-обтічника забезпечує досить широкий кут зондування сигналу і зменшує ступінь завад, зв'язаних з пересуванням тварини у водному середовищі; можливість зміни фор-
ми обтічника описаними м'язами сприяє фокусуванню, направленості і регулюванню фронту звукового потоку. Всі ці фактори, а також експерименти, проведені нами по продуванню повітряних каналів голови свідчать про те, що утворення клацань здійснюється в даному місці.

Описаний комплекс свідчить про структурну і функціональну направленість, а та-
кож оптимальну доцільність, у плані реалізації акустичної локації у водному середо-
вищі у тварин, у яких ця здатність зумовлює можливість пошуку і лову харчових об'єк-
тів в умовах повної темряви великих глибин.

Література

1. Айрапетьянц Э. Ш., Константинов А. И. Эхолокация в природе. Л., «Наука», 1974.
2. Берзин А. А. Кашалот. М., «Пищевая промышленность», 1971.
3. Грачева М. С. Некоторые особенности строения гортани афалины *Tursiops truncatus*. — Зоол. журнал, 1971, 50, 10, 1539—1545.
4. Козак В. А. Про можливість відеоакустичного сприйняття навколишнього середовища кашалотом. Фізіол. журн. АН УРСР, 1973, XIX, 2, 219—228.
5. Козак В. А. О «видеоакустической системе» кашалота. — Журн. эвол. биохим. и физиол., 1974, X, 3, 276—282.
6. Козак В. А. Рецепторна зона відеоакустичної системи кашалота *Physeter catodon* L. 1758. — Фізіол. журн. АН УРСР, 1974, XX, 3, 317—321.
7. Кусто Ж.-И., Диоле Ф. Властелин морей. — Наука и жизнь, 1975, 7, 116—122; 8, 100—108; 9, 110—117.
8. М а л ы ш е в В. М. Материалы по анатомическому строению и иннервации глотки и гортани кашалота. — В кн.: Морские млекопитающие. М., «Наука», 1969, 192—199.

9. Слепцов М. М. Китообразные дальневосточных морей, Владивосток, 1955.
10. Томилин А. Г. О поведении и звуковой сигнализации китообразных.— В сб.: Труды Ин-та океанологии АН СССР, 1955, 18, 28—47.
11. Томилин А. Г. В мире китов и дельфинов, М., «Знание», 1974.
12. Яблоков А. В., Белькович В. М., Борисов В. И. Киты и дельфины. М., «Наука», 1972.
13. Beer K. E. [цит. за 12].
14. Beddard F. E. [цит. за 32].
15. Benham W. B. [цит. за 12].
16. Caldwell D. K., Prescott J. H., Caldwell M. C. [цит. за 32].
17. Carte E., Macalister A. [цит. за 12].
18. Dudok van Heel W. H. Audio-direction finding in the porpoise (*Phocaena phocaena*).— *Nature*, 1959, 183, 4667, 1063—1063.
19. Evans W. E., Prescott J. H. Observation on the bottlenose porpoise: a study of the whistles and clicks.— *Zoologica*, 1962, 47, 3, 121—128.
20. Kellogg W. N. Echo-ranging in porpoise.— *Science*, 1958, 128, 3330, 981—988.
21. Lilly J. C., Miller A. M. Sounds emitted by the bottlenose dolphin.— *Science*, 1961, 133, 3465, 1689—1693.
22. Lawrence B., Schevill W. E. 1956 [цит. за 26].
23. Lawrence B., Schevill W. E. 1965 [цит. за 26].
24. McBride A. F. Evidence for echolocation by cetaceans — *Deep-sea Research*, 1956, 3, 153—154.
25. Norris K. S. Some problems of echolocation in cetaceans.— In: *Marine Bio-acoustic*. Ed. Tavolga W. N., Pergamon Press, N. Y., 1964, 317—336.
26. Norris K. S. Echolocation of marine mammals.— In: *The biology of marine mammals*. Ed. Andersen H. T., Acad. Press, N. Y.—London, 1969, 391—423.
27. Norris K. S., Harvey G. W. A theory for the function of the spermaceti organ of the sperm whale (*Physeter catodon* L.) *Oceanic Institute of Hawaii*, 1970.
28. Norris K. S., Prescott J. H. [цит. за 26].
29. Ohsumi S. Reproduction of the sperm-whale in the North-West Pacific.— *Scientific reports of the whales research institute*, Tokyo, 1965, 19, 1—35.
30. Pouchet G., Beauregard H. Recherches sur le cachalot.— *Nouvelle Archives du Museum d'Histoire Naturelle*, Paris, 1889, I—VIII, 1—96.
31. Raven H. C., Gregory W. K. The spermaceti organs and nasal passages of the sperm whale (*Physeter catodon*) and other Odontocetes.— *American Museum Novitates*, 1933, 667, 1—18.
32. Schenck E. J., Purves P. E. The comparative anatomy of the nasal tract and the function of the spermaceti organ in the *Physeteridae* (Mammalia, Odontoceti).— *Bijdragen Tot de Dierkunde*, 1973, 43, 1, 93—112.
33. Schevill W. E. Underwater sounds of cetaceans.— In: *Marine bioacoustic*. Ed. Tavolga W. N., Pergamon Press, N. Y., 1964, 307—316.
34. Tavolga M. C. The behavior of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*).— In: *Whales, dolphins and porpoises*. Ed. Norris K. S. Univ. Calif. Press, Berkeley, Los Angeles, 1966, 718—773.
35. Wood F. G. Ir. Remark in general discussion concerning Dreher J. J., Evans W. E.— In: *Marine bio-acoustic*. Ed. Tavolga W. N. Pergamon Press, N. Y., 1964, 395—396.

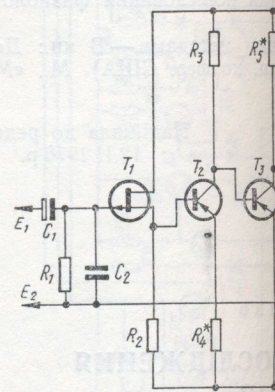
Лабораторія підводної фізіології
Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця
АН УРСР, Київ
Інститут океанології ім. П. П. Ширшова
АН СРСР, Москва

Надійшла до редакції
12.V 1976 р.

УДК 621.398:616.12—073.97

ПРИ- ФІЗІО.

Прилад застосовується для реєстрації серцевих скорочень, ЕКГ, тою реєстрації методом динаміч. Пристрій складається з генератора піднесущої частоти та Принципова схема предст. маються чашечними електрода



Принцип

R_1 — 1,5 мом; R_2 — 11 мом; R_3 — 1,2 мом; R_4 — 1,5 мом; R_5 — 1,2 мом; R_6 — 220 мом; C_1 — 30,0 мкф; C_2 — 4700 пф; C_3 — 2,0 мкф; C_4 — 2,0 мкф; $T_{1,2}$ — МП 115; $T_{3,4}$ —

(E_1 , E_2), на вході якого з меток шумів застосовується польовий транзистор, що обмежує смугу пропускання частотної складової наводок.

Наступне підсилення корисного сигналу здійснюється за допомогою емітерного підсилювача (транзистор T_1), підсилювального тракту [2].

Підсилений електричний сигнал (1400 Гц), зібраний за допомогою навантаження якого є RC фільтр.

Передатчик працює на частоті ультракороткохвильових радіопередач. Конструктивний контур (L_1 , C_{10}) під-