

Я. А. Омельковець – кандидат біологічних наук, доцент кафедри зоології Волинського національного університету імені Лесі Українки;
М. В. Березюк – аспірант кафедри зоології Волинського національного університету імені Лесі Українки за напрямом “Екологія”

Порівняння макро- і мікроморфології мозочка в представників різних класів на прикладі ящірки прудкої, перепела звичайного, підковоноса великого

Роботу виконано на кафедрі зоології
ВНУ ім. Лесі Українки

Наведено результати дослідження макроморфології мозочка та цитоархітекtonіки кори в представників різних класів: ссавців – на прикладі підковоноса великого (*Philobhus ferrumeauinum*), птахів – перепела звичайного (*Coturnix coturnix*), плазунів – ящірки прудкої (*Lacerta agilis*). Виявлено відмінності в будові мозочка, пов'язані із середовищем проживання, ступенем локомоторної активності, опануванням повітряного простору.

Ключові слова: птахи, ссавці, плазуни, мозочок, кора мозочка, цитоархітекtonічний шар, нейрон.

Омельковець Я. А., Березюк М. В. Сравнение макро- и микроморфологии мозжечка у представителей разных классов на примере ящерицы прыткой, перепела обыкновенного, подковоноса большого. Наводятся результаты исследования макроморфологии мозжечка и цитоархитектоники коры у представителей разных классов: млекопитающих – на примере подковоноса большого (*Philobhus ferrumeauinum*), птиц – перепела обыкновенного (*Coturnix coturnix*), пресмыкающихся – ящерицы прыткой (*Lacerta agilis*). Излагаются отличия в строении мозжечка, связанные со средой обитания, степенью локомоторной активности, овладением воздушным пространством.

Ключевые слова: птицы, млекопитающие, пресмыкающиеся, мозжечок, кора мозжечка, цитоархитектоничный слой, нейрон.

Omelkovets Ya. A., Berezuk M. V. Comparison of Makro- and Mikromorfologiya Cerebellum for the Representatives of Different Classes on the Example of Lizard Quick, Perepela Reserve, Pidkovoноsa Large. The results of research of macromorphology of cerebellum are resulted and citoarkhitektoniki of bark for the representatives of different classes. Savci – on the example of pidkovoноsa large (*Philobhus ferrumeauinum*), birds – quail ordinary (*Coturnix coturnix*), reptiles – lizard of quick (*Lacerta agilis*). Viyavleno difference in the structure of cerebellum the lives related to the environment, by the degree of lokomotornoy activity, capture of air space.

Key words: birds, savci, reptiles, cerebellum, bark of cerebellum, citoarkhitektonichny layer, neuron.

Постановка наукової проблеми та її значення. Нервова система належить до інтегративних систем. Це об'єднання спеціальних клітин, які сприймають, передають, опрацьовують та зберігають інформацію про зовнішнє середовище та внутрішній стан організму. Координацію і контроль усіх видів рухової активності виконує мозочок. Це надсегментарний центр, який є не лише керівним органом рухової системи, а й отримує аферентну слухову інформацію. У філогенезі тваринного світу загальний план будови мозочка є незмінним, з'являються лише відмінності, характерні для кожного класу.

Оскільки основною властивістю мозочка є подолання в русі двох основних властивостей маси – тяжіння й інерції, то, відповідно, спосіб пересування, ступінь рухової активності визначають якість розвитку цього відділу, впливають на деталі його будови.

Вибір об'єктів дослідження зумовлений тим, що птахи та рукокрилі – це тварини, які опанували повітряний простір. Політ рукокрилих цікавий не лише локомоцією, а й наявністю складних рухових потенцій. Вищеназвані класи належать до однієї екологічної групи – повітряних тварин. Плазуни – наземні тварини – рухаються відносно просто. Однак це філогенетично найближчі родичі викопних предків класу *Aves*.

Формулювання мети та завдань статті. Дослідити макроморфологію мозочка та цитоархітекtonіку його кори в ящірки прудкої, перепела звичайного й підковоноса великого, здійснити спробу виявити вплив польоту на ускладнення структур *Cerebellum* – мета статті. Завдання – вивчити особливості макроморфологічної будови мозочка у представників різних класів й

екологічних груп, які відрізняються складністю локомоторної активності; здійснити цитоархітектонічне дослідження кори в ящірки прудкої, перепела звичайного, підковоноса великого; проаналізувати отримані дані у морфоекологічному аспекті.

Матеріали й методи. Матеріалом для дослідження слугував мозочок перепела звичайного – п'ять екземплярів, ящірки прудкої – п'ять екземплярів, підковоноса великого – п'ять екземплярів.

Забій тварин, фіксацію матеріалу, виготовлення серійних зрізів та їх фарбування, за Ф. Ніслем, проводили згідно із загальноприйнятими методиками [5].

Маса тіла фіксованих тварин визначалася на аналітичних терезах (точність 1,0 мг), а мозочка – на торзійних (точність 0,1 мг).

Товщину кори, її окремих цитоархітектонічних шарів та лінійні розміри нейронів вимірювали гвинтовим окулярним мікрометром МОВ -1-16.

Об'єм нервових клітин визначали за формулою

$$V = \frac{P}{6} ab^2, \text{ де } a \text{ — поздовжній діаметр клітини; } b \text{ — поперечний діаметр клітини.}$$

Щільність нейронів визначали за формулою $N_{VT} = N_{ai}/D_i$, де N_{ai} – кількість нейронів, підрахованих на одиниці площі випадкового зрізу, D_i – середній “тангенційний” діаметр клітини [5].

Оскільки розміри й маса тіла та мозку досліджуваних тварин відрізняються, порівнювалися не лінійні показники, а їхні індекси, добуті за формулою

$$I = \frac{n}{\sqrt[3]{V}}, \text{ де } n \text{ — лінійний показник; } V \text{ — об'єм головного мозку [4].}$$

Різниця показників вважалася достовірною при $p < 0,05$ за критерієм Стьюдента.

Математична обробка даних виконувалася за допомогою програми Excel-2007 на ПК “Celeron-800”.

Виклад основного матеріалу й обґрунтування отриманих результатів дослідження.

Мозочок ящірки невеликий. Він складається з тіла (*corpus cerebelli*) і вушок (*auriculae*). У рухові ящірки важливу роль відіграють хвилеподібні рухи тулуба та хвоста, і аурикули є стабілізуючим центром [2]. В еволюційному плані вони з'явилися ще в круглоротих. Основну частину маси мозочка перепела складає тіло, вушка чи клапоть (*floculi*) розвинені слабо (рис. 1, 2). Ця частина забезпечує рівновагу тіла й пов'язана із зовнішнім вухом [2].



Рис. 1. Поперечний переріз через головний мозок птахів:

1 – нюхові цибулини; 2 – півкулі мозку; 3 – мозочок; 4 – дерево життя мозочка; 5 – довгастий мозок

Аурикулярні ділянки ящірки та перепела представлені латеральними ділянками кори гранулярного шару. У перепела присутні й інші цитоархітектонічні шари, однак вони тонкі [1].

Спільною рисою в будові мозочка перепела та ящірки є відсутність півкуль, що засвідчує філогенетичну близькість їх предків [12]. У ссавців середня частина мозочка – черв'як – і розміщені латерально півкулі мозочка, набагато складчастіші й мають глибші борозни, ніж кора великого мозку [11].



Рис. 2. Головний мозок перепела звичайного. Вид згори:

1 – нюхові цибулини; 2 – півкулі мозку; 3 – вушка мозочка; 4 – мозочок; 5 – довгастий мозок

Мозочок перепела поділений на десять часточок, об'єднаних у три частки – передню, середню та задню.

У мозочку великого підковоноса виражена межа між 1-ю, 2-ю, 4-ю, 5-ю часточками передньої частки, а третя недиференційована. Шоста і сьома часточки задньої частки черв'яка отримують сенсорну аферентацію. Треба зазначити, що між 5-ю і 6-ю часточками черв'яка підковоноса виявлена досить значна за розмірами субчасточка [11].

Відносна маса мозочка серед досліджуваних видів зростає в такому порядку: ящірка прудка (3,44 %), перепел звичайний (10 %), підковоніс великий (17,9 %). Як видно, цей показник у підковоноса перевищує такий у перепела майже у два рази. Це може свідчити про складнішу організацію рухових реакцій польоту рукокрилих порівняно з птахами. При цьому відносний об'єм мозочка підковоноса складає 13,6 %, а площа кори – 33,3 % від сумарної площі всього головного мозку [11]. Порівнюючи мозок птахів та плазунів, навіть шляхом візуальної оцінки можна зробити висновок, що об'єм цього відділу більший у перепела, ніж у представника класу плазунів [12].

Для досліджуваних видів характерна наявність кори (рис. 3). Її відносна товщина найбільша в ящірки. Однак це не є свідченням прогресивної організації *Cerebellum* плазунів. Поверхня мозочка рукокрилих та птахів складчаста, що дає змогу збільшити об'єм та площу кори. Прогресивною ознакою є також більша, ніж у ящірки, щільність нервових клітин [10].

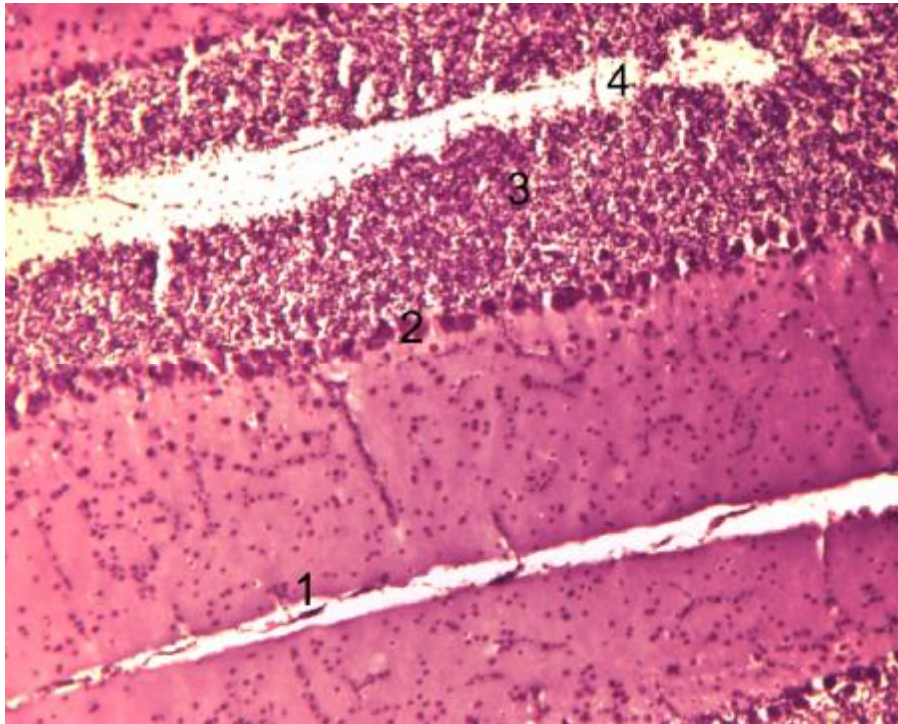


Рис. 3. Кора мозочка перепела звичайного $\times 100$:
1 – молекулярний шар; 2 – гангліїний шар; 3 – шар клітин-зерен; 4 – біла речовина мозочка

Кора мозочка досліджуваних рукокрилих має максимальну товщину на вершині, а мінімальну – на дні звивини [11]. Гістологічна у всіх досліджуваних видів кора характеризується поділом на цитоархітектонічні шари: молекулярний, гангліїний, зернистий. На фронтальних зрізах мозочок ящірки нагадує чашу, утворену клітинами зернистого шару. У заглибленні цієї чаші лежить молекулярний шар (рис. 4). Вищеназвані шари розділені клітинами Пуркінє [11].

Для рукокрилих та птахів характерна така структура кори: у молекулярному шарі диференційовані кошикоподібні та зірчасті клітини, у гангліїному – клітини Пуркінє, у зернистому – клітини-зернини та клітини Гольджі. Усі шари чітко розмежовуються (рис. 3).

Щодо відносної товщини молекулярного та зернистого шарів, то їх товщина зростає в такому порядку: підковоніс великий, перепел звичайний, ящірка прудка, а гангліїного – у зворотному.

В усіх досліджуваних видів клітини молекулярного шару диференційовані на кошикоподібні й зірчасті. Ці нейрони майже не відрізняються розміром та формою у ящірки звичайної й підковоніса великого (табл. 1). Кошикоподібні клітини розміщені безпосередньо над шаром клітин Пуркінє. Це мультиполярні нейрони невеликих розмірів та неправильної форми. Перекаріони зірчастих клітин переважно округлі. Розміщуються вони в дорзальній частині шару. Найменші розміри зірчастих клітин ми зафіксували в підковоніса та перепела (їх об'єми майже рівні). Щодо відповідного показника кошикоподібних клітин, то він зростає у такому порядку: підковоніс великий, ящірка звичайна, перепел звичайний. У міру ускладнення *Crebellum* розміри перекаріонів кошикоподібних та зірчастих клітин зменшуються, це є прогресивною рисою [12]. Для птахів характерне галуження аксонів кошикоподібних клітин, які формують висхідні, низхідні та низхідні повздовжні волокна. Висхідні та повздовжні утворюють контакти з дендритами гангліїних клітин, а низхідні обплітають та контактують з аксонами клітин Пуркінє [2, 10].

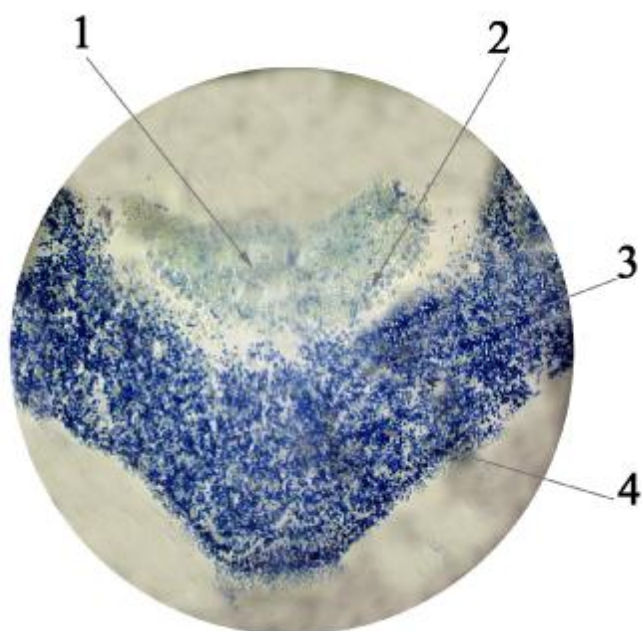


Рис. 4. Фронтальний зріз мозочка ящірки прудкої:
1 – молекулярний шар; 2 – шар клітин Пуркінєс; 3 – зернистий шар; 4 – клітина Гольджі

Гангліїний шар у представників усіх класів представлений великими клітинами – клітинами Пуркінєс (рис. 3, 5). Вони утворюють межу між молекулярним та зернистим шарами (рис. 2). У ящірки ці клітини утворюють чітко відособлений шар із округлих клітин (товщиною 23–26 мкм, які залягають у 2–3 ряди). Це спричиняє більшу абсолютну та відносну товщину цього шару та є свідченням примітивної організації [12]. Для птахів характерний один ряд клітин Пуркінєс, через це зменшується відносна товщина гангліїного шару. Цей показник найменший у підковоноса й становить $17 \pm 0,6$ мкм. Морфометричні показники грушеподібних клітин найбільші в підковоноса ($17,0 \pm 0,54$ мкм – поздовжній діаметр та $11,4 \pm 0,42$ – поперечний), а найменший – у ящірки ($9,3 \pm 0,0081$ та $5,96 \pm 0,0037$, відповідно). Щільність є обернено пропорційним параметром до об’єму, найбільша вона у представника птахів, а найменша – у ссавців (табл. 1). У міру ускладнення локомоції відбувається розростання відростків грушеподібних нейронів [10]. Арборизація клітин Пуркінєс “змушує” їхні соми розштовхуватися, що робить гангліїний шар рихлішим та приводить до зменшення щільності. Однак прогресивною рисою в цьому випадку є не зменшення розмірів та зростання щільності, а кількість клітин-зерен та клітин молекулярного шару, що припадають на одну клітину Пуркінєс.

Таблиця 1

Результати морфометричних досліджень мозочка представників різних класів

Показник	Ящірка прудка	Перепел звичайний	Підковоніс великий
	n = 5	n = 5	n = 5
Маса тіла (г)	$10,9 \pm 0,06$	$350 \pm 0,5$	–
Маса головного мозку (г)	$0,029 \pm 0,0014$	$1,5 \pm 0,009$	3,74
Відносна маса головного мозку (% від маси тіла)	0,27	0,29	–
Маса мозочка (г)	0,0010	0,1	0,067
Відносна маса мозочка (від маси головного мозку, %)	3,44	10,0	–

Середня товщина кори мозочка (мкм)	408,9 ± 19,6	260,3 ± 7,0	390 ± 33,2
I	1330,9	200,3	54,2
<i>Молекулярний шар</i>			
Товщина (мкм)	211 ± 13,2	152,4 ± 2,4	104 ± 9,3
I	686,8	117,2	14,5
<i>Кошикоподібні клітини</i>			
a (мкм)	7,44 ± 0,27	10,9 ± 1,7	6,3 ± 0,17
b (мкм)	5,66 ± 0,19	7,9 ± 0,9	5,0 ± 0,16
V (мкм ³)	120,1 ± 5,3	180,0 ± 5,8	82,2 ± 7,3
Щільність (в 1 мм ³)		63524 ± 132	20971 ± 5738,8
<i>Зірчасті клітини</i>			
a (мкм)	7,17 ± 0,19	6,9 ± 1,5	6,5 ± 0,31
b (мкм)	5,41 ± 0,25	4,2 ± 0,09	4,4 ± 0,27
V (мкм ³)	117,1 ± 6,5	58,8 ± 1,3	66 ± 6,9
Щільність (в 1 мм ³)	276322 ± 12714	71351 ± 224	22752 ± 7238,7
<i>Гангліїний шар</i>			
Товщина (мкм)	27,7 ± 1,38	28,6 ± 3,4	17,0 ± 0,6
I	90,2	22,0	2,4
<i>Клітини Пуркінє</i>			
a (мкм)	9,3 ± 0,0081	17,5 ± 2,1	17,0 ± 0,54
b (мкм)	5,96 ± 0,0037	8,9 ± 1,6	11,4 ± 0,42
V (мкм ³)	174,2 ± 2,75	1055,2 ± 13,7	1183 ± 86,2
Щільність (в 1 мм ³)	105425 ± 5423	23648 ± 73	10198 ± 727,3
<i>Зернистий шар</i>			
Товщина (мкм)	145,95 ± 2,12	124 ± 3,9	271 ± 33,0
I	475,1	95,3	37,7
<i>Клітини зерна</i>			
a (мкм)	3,4 ± 0,13	4,1 ± 0,1	3,5 ± 0,08
b (мкм)	3,4 ± 0,16	4,1 ± 0,1	3,1 ± 0,11
V (мкм ³)	20,6 ± 0,37	20,0 ± 3,1	18 ± 1,2
Щільність (в 1 мм ³)	6845 ± 75	1013745 ± 3981	3237094 ± 74150,1
<i>Клітини Гольджі</i>			
a (мкм)	8,8 ± 0,41	15,0 ± 1,0	12,0 ± 0,64
b (мкм)	4,5 ± 0,19	8,0 ± 0,5	8,0 ± 0,26
V (мкм ³)	89,2 ± 3,14	367 ± 3,2	400 ± 32,4
Щільність (в 1 мм ³)	3053232 ± 132451	1092 ± 34	4272 ± 230,8

a – поздовжній діаметр клітини; b – поперечний діаметр клітини; V – об'єм перекаріону; I – відносна величина – індекс, отриманий діленням відносного лінійного показника на корінь кубічний від маси головного мозку.

Зернистий шар є внутрішнім шаром кори мозочка. Його клітини безпосередньо контактують із білою речовиною. У плазунів він нагадує чашу, у якій лежать всі інші цитоархітектонічні шари кори мозочка. Товщина зернистого шару зменшується в такому порядку: ящірка звичайна (475,1), перепел звичайний (95,3), підковоніс великий (37,3). Цей шар у об'єктів дослідження дуже багатий на маленькі нейрони округлої форми, які отримали назву клітин-зерен (рис. 2). Розміри клітин-зерен зменшуються у такому порядку: ящірка, перепел, підковоніс (табл. 1). Наші дослідження показують, що щільність клітин-зерен у ящірок значно перевищує такий показник в інших двох досліджуваних видів. Хоча логічно було б припустити, що вищеназваний показник буде більший у тварин, які опанували повітряний простір. Однак прогресивною рисою вважається не висока щільність клітин-зерен, а та їх кількість, що припадає на одну клітину Пуркінє [12].

У зернистому шарі вже у ящірки чітко диференційовані клітини Гольджі. Щільність їх у досліджуваних видів найменша серед усіх типів клітин мозочка (табл. 1). У птахів це великі нейрони. Дендрити деяких із цих клітин галузяться в межах цього шару, а інших доходять до молекулярного. Просторово вони утворюють фігуру, схожу на циліндр. Аксони клітин Гольджі утворюють гальмівні контакти з дендритами клітин-зерен [1].

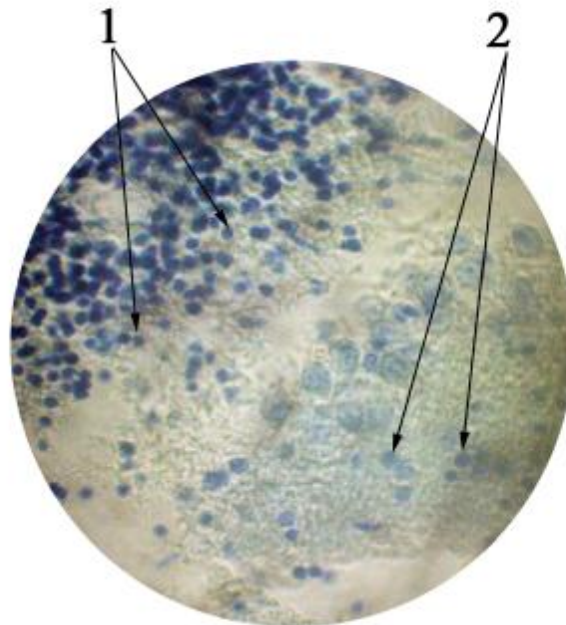


Рис. 5. Кора мозочка плазунів: 1 – клітини-зерна, 2 – кошикоподібні клітини

Висновки та перспективи подальших досліджень

1. Висока відносна маса мозочка та складна його структурна організація в підковоноса великого, на нашу думку, пов'язані з досконалим польотом й ехолокаційними властивостями виду.
2. Прогресивною рисою в корі мозочка птахів та рукокрилих є чітко відмежовані цитоархітектонічні шари.
3. Прогресивною рисою в будові мозочка птахів та рукокрилих є зменшення розмірів нейронів молекулярного та гранулярного шарів і зростання їх щільності.
4. У міру ускладнення мозочка дендрити клітин Пуркінє розростаються, а тіла відштовхуються. Відповідно, зі зменшенням щільності ганглійного шару збільшується кількість клітин-зерен, кошикоподібних та зірчастих, що припадають на одну клітину Пуркінє. Це також є прогресивною ознакою.

Література

1. Автандилов Г. Г. Морфология патологии / Автандилов Г. Г. – М. : Медицина, 1973. – 248 с.
2. Андреева Н. Г. Эволюционная морфология нервной системы позвоночных / Н. Г. Андреева, Д. К. Обухов. – СПб. : Лань, 1999. – 384 с.
3. Блинков С. М. Мозг человека в цифрах и таблицах / С. М. Блинков, И. И. Глезер. – Л. : Медицина, 1964. – 471 с.
4. Звегинцева Е. Г. О стереологическом методе определения площади поверхности неокортекса млекопитающих / Е. Г. Звегинцева, Л. И. Малофеева // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1975. – Т. 69, № 12. – С. 57–61.
5. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – 3-е изд. – М. : Высш. шк., 1980. – 293 с.
6. Мозжечек и структуры ствола мозга // Труды VI симпозиума по проблеме “Структурная и

- функциональная организация мозжечка”. – Ереван, 1995. – 397 с.
7. Порівняльна макроморфологічна характеристика головного мозку деяких комахоїдних, нижніх приматів і рукокрилих / Я. Омельковець, Р. Лихотоп, К. Сологор, Н. Ільчук // Наук. вісн. ВДУ. Біол. науки. – 1998. – № 4. – С. 73–76.
 8. Попов С. О гистогенезе коры мозжечка : дис. ... д-ра мед. наук / С. О. Попов. – М., 1996. – 155 с.
 9. Савельев С. В. Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных / Савельев С. В. – М. : ГЕОТАР-МЕД, 2001. – 272 с.
 10. Hackethal N. Zum problem einfacher Strukturen im Corpus cerebelli der placentalen Sauger // J. Hirnforsch. – 1971/72. – 13. – Jfc 4. – S. 279–290.
 11. Сравнительная макро- и микроморфология мозжечка рыжей вечерницы и большого подковоноса / Я. А. Омельковець // Вестник зоологии. – 1993. – № 5. – С. 84–87.
 12. Порівняльна цитоархітектоніка мозочка ящірки прудкої і горобця хатнього / Я. А. Омельковець, О. В. Гелета // Наук. вісн. ВДУ. Біол. науки. – 2007. – № 5. – С. 126–130.

Адреса для листування:

43025, м. Луцьк, просп. Волі, 13,
Волинський національний університет імені Лесі Українки,
біологічний факультет

Статтю подано до редколегії
29.06.2010 р.