

УДК 591.481.1:599.4

Я. В. Степанюк – кандидат біологічних наук, доцент кафедри зоології Волинського національного університету імені Лесі Українки;

Я. А. Омельковець – кандидат біологічних наук, доцент кафедри зоології Волинського національного університету імені Лесі Українки;

О. П. Мотузюк – кандидат біологічних наук, старший викладач кафедри фізіології людини і тварин Волинського національного університету імені Лесі Українки

Порівняння морфології основних нюхових цибулин деяких ссавців

*Роботу виконано на кафедрі зоології
ВНУ ім. Лесі Українки*

На основі морфо-екологічного підходу зроблено спробу порівняти організацію цитоархітектонічних шарів нюхових цибулин залежно від умов існування різних видів ссавців. Для проведення дослідження підібрано тварин, які належать не лише до різних рядів (Insectivora, Chiroptera, Rodentia, Primates), а й до різних екологічних груп, що внаслідок освоєння різних біотопів відрізняються за екологічними та морфо-функціональними ознаками. Результати дослідження засвідчують про наявність кореляції між розвитком нюхових цибулин та адаптацією тварин до умов середовища.

Ключові слова: комахоїдні, рукокрилі, гризуни, примати, головний мозок, нюховий аналізатор.

Степанюк Я. В., Омельковець Я. А., Мотузюк О. П. Сравнение морфологии основных обонятельных луковиц некоторых млекопитающих. На основе морфо-экологического подхода предпринята попытка сравнения организации цитоархитектонических слоев обонятельных луковиц в зависимости от условий существования разных видов млекопитающих. Для проведения исследования нами были подобраны животные, которые принадлежат не только к различным рядам (Insectivora, Chiroptera, Rodentia, Primates), но и разным экологическим группам. Результаты исследования свидетельствуют о наличии корреляции между развитием обонятельных луковиц и адаптацией животных к условиям среды.

Ключевые слова: насекомоядные, рукокрылые, грызуны, приматы, головной мозг, обонятельный анализатор.

Stepanyuk Ya. V., Omelkovets Ya. A., Motuzyuk A. P. Comparative Morphology of Mammals Basic Olfactory Bulbs. On the basis of morpho-ecological approach were made an attempt to compare organization of olfactory bulbs layers depending on living conditions of different types of mammals. For conducting of research were neat animals, which belong not only to different order (Insectivora, Chiroptera, Rodentia, Primates) but also to different ecological groups which as a result of mastering of different biotope differ after ecological and morpho-ecological characteristic. Research results are certified about correlation between development of olfactory bulbs and animals adaptation to the terms of environment.

Key words: insectivorous, cheiroptera, rodents, primates, cerebrum, olfactory analyzer.

Постановка наукової проблеми та її значення. Відомо, що нюховий аналізатор представників різних екологічних груп та рядів ссавців відрізняється за рівнем організації та відіграє неоднакову роль у поведінці тварин. Ссавців за ступенем організації нюхового аналізатора поділяють на три групи: макросматики, мікросматики та аносматики [3].

У літературі частіше трапляються порівняльно-морфологічні роботи, виконані на типових лабораторних тваринах, що, в свою чергу, не відтворює адаптивного значення нюхового аналізатора в освоєнні тваринами різноманітних екологічних ніш.

Мета цієї роботи – дослідити мікробудову основних нюхових цибулин у представників різних екологічних груп ссавців та проаналізувати, за можливістю, закономірності цієї будови.

Матеріали та методи. Досліджували основні нюхові цибулини таких видів тварин: крота європейського (*Talpa europaea* Linnaeus, 1758), білозубки білочеревої (*Crocidura leucodon* Hermann, 1780), їжака європейського (*Erinaceus europaeus* Linnaeus, 1758), рудої вечірниці (*Nyctalus noctula* Schreber, 1774), нутрії болотяної (*Myocastor coypus* Molina, 1782) – по шість екземплярів кожен із перерахованих видів; миші хатньої (*Mus musculus* Linnaeus, 1758) – сім екземплярів, кандибки пустельного

(Scirtopoda telum Lichtenstein, 1823) та сліпака звичайного (Spalax micropthalmus Guldenstaedt, 1770) – по три екземпляри, тупайї звичайної (Tupaia glis Diard, 1820) – два екземпляри.

Умертвіння тварин проводили тіопенталовим наркозом, фіксацію матеріалу, заливку в парафін, виготовлення серійних зрізів, їх фарбування креозил-фіолетом та тіоніном (за Ф. Ніслем) виконували відповідно до загальноприйнятих методик [5; 6].

Вимірювання товщини окремих цитоархітектонічних шарів проводили звичайним окуляр-метричним методом згідно з вказаними у літературі схемами [1]. Середні значення цих вимірів ділилися на корінь кубічний від маси мозку [7], а отримані індекси порівнювалися.

Щільність нейронів визначали за методикою С. М. Блінкова [2].

Виклад основного матеріалу й обґрунтування отриманих результатів дослідження. Аналіз гістологічних препаратів нюхових цибулин досліджуваних видів свідчить про те, що вони мають характерний для ссавців загальний план будови і складаються з таких концентричних шарів: шар волокон, або поверхневого фібрилярного сплетення; шар нюхових клубочків, або гломерул; зовнішній плексіморфний шар (периферична плексіморфна зона); шар мітральних клітин; внутрішній, або центральний плексіморфний шар; зернистий шар; шар волокон і глії; епендимальний шар (рис. 1).

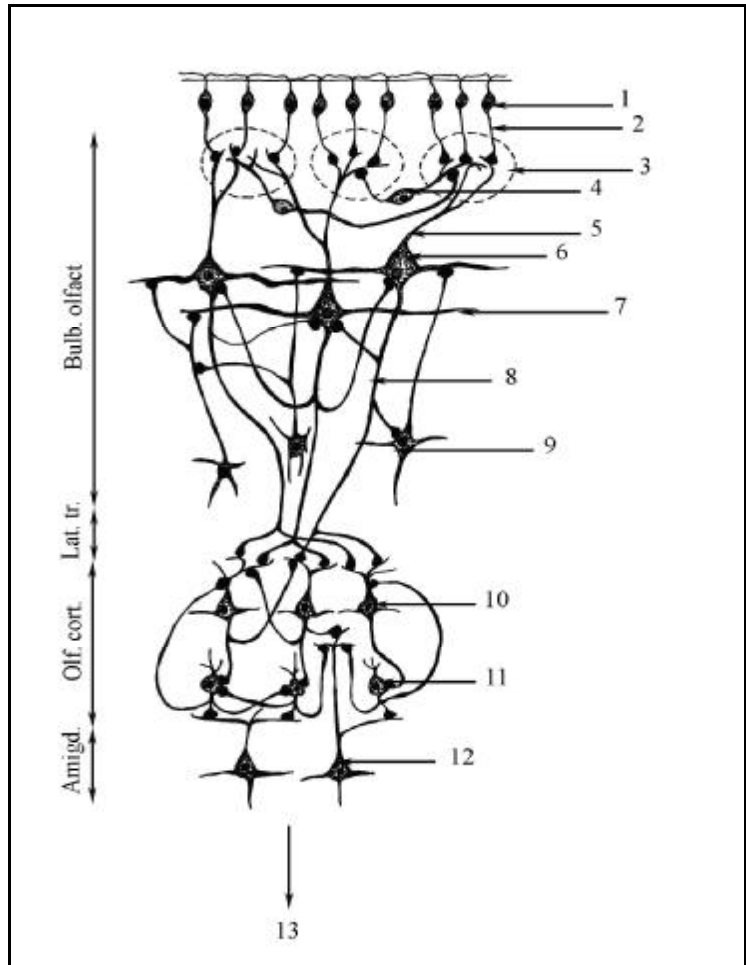
Зовнішній волокнистий шар складається з немієлінізованих нервових волокон, які розділені на пучки та складно переплітаються між собою. Це сплетення у ссавців покриває майже всю нюхову цибулину [4; 8].

На наших препаратах видно, що між численними волокнами фібрилярного шару є значна кількість нейрогліальних клітин, які відсутні в інших шарах нюхових цибулин. Вони, очевидно, крім опорної, виконують і захисну функцію, оскільки ряд авторів допускає транспорт по нюховому тракту бактерій та вірусів [3]. Зовнішній волокнистий шар у досліджуваних видів істотних відмінностей не має, тому його морфометричні характеристики не порівнювалися.

Клубочковий шар, або гломерул, розміщений під волокнистим шаром і в усіх досліджуваних видів добре виражений.

Аксони рецепторних клітин численними пучками заходять у нюхові клубочки, де утворюють синаптичне поле. Воно побудоване зі складнопереплетених відростків нейронів, які в нюховій цибулині формують синапси з апікальними дендритами і мітральних, і кісточкових клітин. Саме тут проходить передача імпульсу з першого сенсорного нейрона на другий. Клубочків багато і вони оточені своєрідною капсулою з клітин нейроглії та зернистих клітин, які разом із розгалуженими відростками нейронів глибших шарів формують помітні у світловий мікроскоп зовнішні контури гломерул. На наших препаратах видно, що основна частина клітин глії розміщується перигломерулярно, рідше – інтрагломерулярно (кріт).

Рис. 1. Схема шляху нюхового аналізатора (за основу взято схему В. Дж. Фрімена):
Bulb. olfact. - нейрони нюхової цибулини;
Lat. tr. - волокна латерального нюхового тракту;
Olf. cort. - "первинна" нюхова кора;
Amigd. - ядра мигдалеподібного комплексу;
 1 - рецепторна клітина; 2 - аксон рецепторної клітини; 3 - гломерула;
 4 - пригломерулярна клітина;
 5 - протоплазматичний стовбур;
 6 - мітральна клітина; 7 - дендрит мітральної клітини;
 8 - аксон мітральної клітини;
 9 - клітини-зерна; 10 - пірамідна клітина "первинної" нюхової кори;
 11 - зерниста клітина "первинної" нюхової кори; 12 - пірамідний нейрон мигдалеподібного комплексу;
 13 - інші центри нюхового аналізатора



Клубочки розміщені в один або чотири концентричні ряди, які на препаратах мають намисто-подібну форму. Клубочки в усіх тварин зафарбовано в світло-синій колір. Гломерули мають круглу (тупайя, нутрія), еліпсоподібну (кріт), овальну (вечірниця, миша, сліпак, емуранчик) та змішану (білозубка, їжак) форму; вони розміщені в один (кріт, білозубка, їжак), два або три (вечірниця, миша, сліпак) ряди. У решти видів кількість рядів на різних ділянках шару неоднакова: від одного до чотирьох (тупайя, нутрія).

За індексом товщини гломерулярного шару досліджуваних тварин можна розмістити в три групи (табл. 1). До першої групи належать тварини, в яких значення досліджуваного індексу коливається в межах від 56,0 до 61,9 (нутрія, кріт, тупайя). Значення індексу представників другої групи між 86,7 та 107,7. До цієї групи віднесли кандибку, білозубку та сліпака. Третя група – це види з найвищими значеннями індексів, які коливаються в межах від 122,1 до 163,5 (їжак, миша, вечірниця).

Об'єм клубочків у досліджуваних видів коливається в широких межах (табл. 1). У першу групу увійшли види, у яких значення об'єму клубочків коливаються від 22 021,6 мкм³ до 41 802,4 мкм³ (нутрія, вечірниця, кріт), у другу – від 71 236,9 мкм³ до 128 008,2 мкм³ (білозубка, миша, кандибка), а у третю – від 171 794,0 мкм³ до 881 144,9 мкм³ (сліпак, тупайя, їжак).

Щільність гломерул, як і їхній об'єм, у досліджуваних видів сильно варіює (табл. 1). Найнижче значення щільності клубочків зафіксовано в їжака та сліпака – це перша група (171,6–183,0 мм³). До другої групи належать – кріт та вечірниця, значення щільності гломерул яких перебуває в межах від 911,1 мм³ до 1056,0 мм³. Миша, кандибка – третя група, значення щільності клубочків яких в межах від 1526,0 мм³ до 1850,0 мм³. У нутрії та тупайї значення щільності найбільше і перебуває в межах від 7185,6 мм³ до 9831,5 мм³ – четверта група. Встановлено, що значення щільності гломерул білозубки є проміжним (3520,1 мм³) і не належить до вищезгаданих груп.

Зовнішній плексіморфний шар розміщується безпосередньо за клубочками. На препаратах видно, що він чітко відмежований від оточуючих шарів, бідний на клітинні елементи, тому має світло-синє забарвлення (рис. 2). Як відомо, основу шару складають кісточкові або султаноподібні клітини та додаткові дендрити мітральних клітин, які контактують із гломерулами (рис. 1).

Аналізуючи значення індексів товщини зовнішнього плексіморфного шару, досліджувані види розділили на три групи. Перша група складається з видів, значення індексів яких перебуває в межах від 110,6 до 127,4, друга – від 147,8 до 188,0, третя – від 258,5 до 260,9. До першої групи належать кандибка, кріт, тупайя, сліпак, до другої – білозубка, миша, а до третьої – їжак, вечірниця (табл. 1). Мінімальне значення індексу – в нутрії.

За щільністю нейронів зовнішнього плексіморфного шару досліджувані тварини утворюють дві групи. До першої належать види, описана ознака яких перебуває в межах від 66 330,0 до 187 564,0 мм³ (тупайя, кандибка, вечірниця, їжак), до другої – від 216 000,0 до 261 724,1 мм³ (миша, білозубка, сліпак). До жодної з груп не можна віднести нутрію, тому що у неї зафіксовано мінімальне значення показника, та крота, у якого щільність нейронів досліджуваного шару максимальна (табл. 1).

Мітральний шар розміщується за зовнішнім плексіморфним шаром і має вигляд концентрично розташованого ряду або рядів, основу яких складають великі пірамідні клітини (рис. 2). Відомо, що мітральні клітини – це найбільші нейрони нюхової цибулини. Вони належать до найдавніших нейронів головного мозку. На препаратах більшість цих клітин має пірамідну форму, рідше трапляються нейрони трикутної або овальної форми. Характерною їх особливістю є наявність дендритного протоплазматичного стовбура, що направлений у зону клубочків, де утворює густе розгалуження (рис. 1).

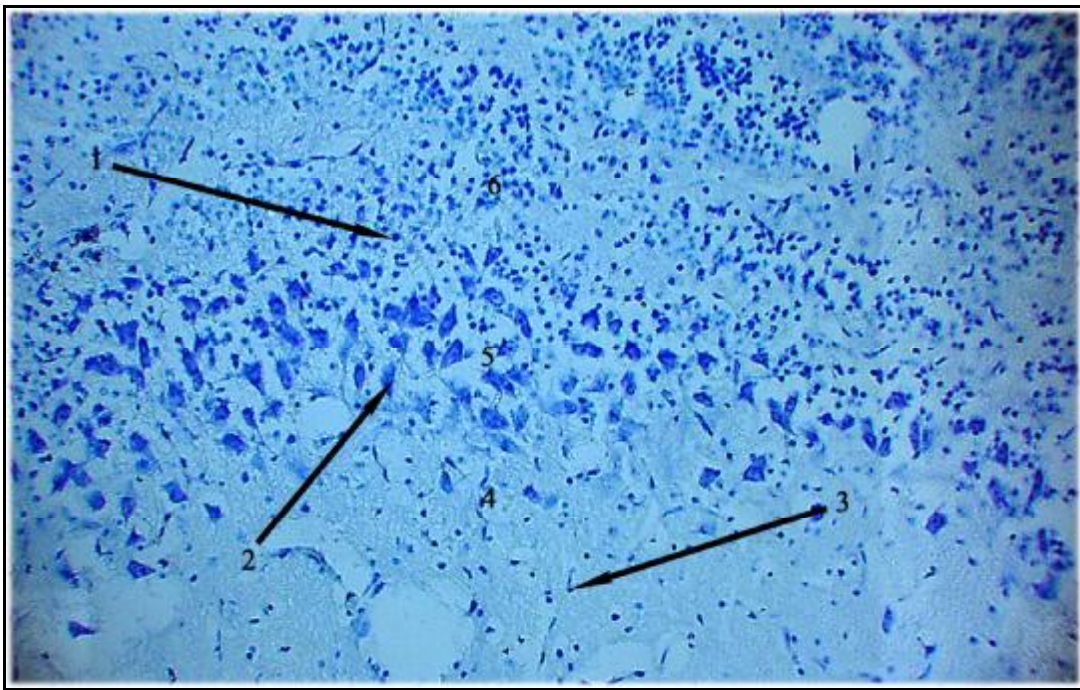


Рис. 2. Мітральний шар основної нюхової цибулини їжака європейського (*Erinaceus europaeus*). Тіонін. $\times 200$:
1 – клітини-зерна; 2 – мітральні клітини; 3 – нейрони зовнішнього плексіморфного шару; 4 – зовнішній плексіморфний шар; 5 – мітральний шар; 6 – зернистий шар

Мітральні клітини крота звичайного розміщені в один, рідше в два ряди. Перикаріони клітин інтенсивно зафарбовані, ядра великі, світлі, з одним ядерцем.

Мітральний шар їжака звичайного характеризується тим, що на окремих ділянках мітральні клітини розміщуються у чотири–п'ять рядів (рис. 2). Перикаріони клітин дрібні, пірамідної форми, на окремих ділянках розміщуються під різними кутами відносно поверхні нюхової цибулини. Подібного розміщення мітральних клітин в інших досліджуваних видів не виявлено. Цитопlasма клітин світла, ядро немає чітких контурів, ядерце одне. Мітральні клітини рудої вечірниці розміщені в три–чотири ряди і мають пірамідну форму. Перикаріони клітин, на відміну від ідентичних нейронів

їжака, розміщуються в одній площині – перпендикулярно шарам нюхової цибулини. Їхні перикаріони слабо зафарбовані, ядра великі, з одним ядерцем. Мітральні нейрони нутрії та миші розміщені в один ряд. Проте вони мають суттєві відмінності. У нутрії вони дрібні, пірамідної форми, зі слабо зафарбованим ядром та інтенсивно зафарбованою цитоплазмою. Мітральні клітини миші хатньої пірамідної, рідше овальної форми, оточені дрібними клітинами-зернами. Цитоплазма клітин інтенсивно зафарбована, ядра світлі з чіткими контурами, ядерця зафарбовані інтенсивно. У кандибки звичайного мітральні клітини пірамідної або овальної форми та великі за розмірами, розміщені також в один ряд. Їхні ядра добре виражені, великі. Характерною особливістю клітин є те, що їхня цитоплазма має вигляд вузької смужки, ядерце клітин темне. На окремих ділянках трапляються нейрони з дуже великими ядрами, що мають овальну форму. У сліпака звичайного мітральні клітини пірамідної форми, витягнуті. Розміщені вони в один, рідше два ряди, з великим об'ємом перикаріона. Зафарбовані інтенсивно, ядро займає більшу частину перикаріона, ядерце одне. Мітральний шар нюхових цибулин тупайї звичайної складається з великих пірамідних нейронів, які розміщені в один ряд (рис. 3). Клітини світло зафарбовані з великим світлим ядром, цитоплазма клітин розміщена пристінково.

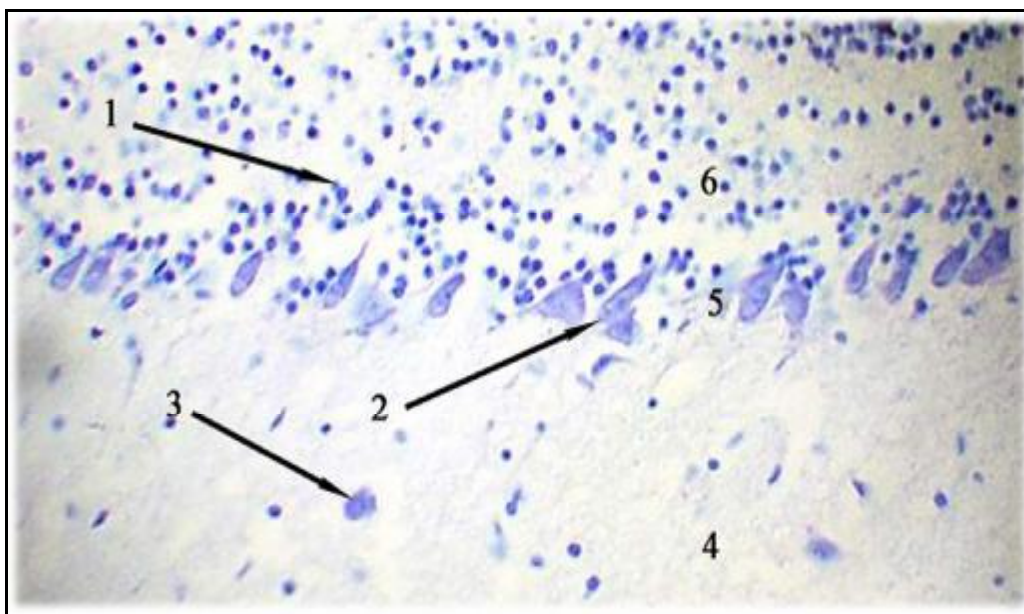


Рис. 3. Мітральний шар основної нюхової цибулини тупайї звичайної (*Sorex araneus*). Тіонін. $\times 400$: 1 – клітини-зерна; 2 – мітральні клітини; 3 – нейрони зовнішнього плексіморфного шару; 4 – зовнішній плексіморфний шар; 5 – мітральний шар; 6 – зернистий шар

За величиною індексів ширини мітрального шару досліджувані види утворюють три групи (табл. 1). У першій групі значення величин індексу коливаються в межах від 14,0 до 25,6 (нутрія, тупайя, сліпак), у другій – від 32,7 до 36,5 (миша, білозубка, їжак, кріт), а в третій – від 67,8 до 114,2 (вечірниця, кандибка).

За значенням об'єму мітральних клітин досліджувані види можна розділити на три групи (табл. 1). До першої належать види, об'єм мітральних клітин яких перебуває у межах від 210,0 мкм³ до 380,0 мкм³ (кріт, білозубка), до другої – від 405,0 мкм³ до 430,0 мкм³ (вечірниця, миша), до третьої – від 764,0 мкм³ до 12 231,6 мкм³ (нутрія, сліпак, тупайя, їжак). Значення об'єму мітральних клітин кандибки максимальне ($1\,975,8 \pm 221,0$ мкм³) і не виходить за межі вищезгаданих груп.

За значенням щільності мітральних клітин досліджувані тварини розділили на такі групи: перша ($3\,058,1-8\,336,0$ мм³), друга ($19\,227,3-40\,230,0$ мм³), третя ($60\,393,1-104\,142,8$ мм³). До першої групи належать нутрія, тупайя, до другої – миша, вечірниця, кріт, до третьої – сліпак, їжак та кандибка. Значення щільності в білозубки серед усіх досліджуваних видів найбільше і становить $266\,821,0$ мм³ (табл. 1).

Внутрішній плексіморфний шар наявний у вечірниці, нутрії та сліпака. Він є досить вузький, утворений колатералами аксонів мітральних клітин та гліальними клітинами овальної або веретеноподібної форми. В інших видів він недиференційований і не має клітинних елементів.

До зернистого шару входять клітини-зерна, які контактують з мітральними та кісточковими клітинами. Це один із найширших шарів нюхової цибулини. Зернисті клітини залягають рядами, своєрідними острівками або гронами, що розділені волокнами. Це найчисленніші нейрони нюхової цибулини. Вони овальної або круглої форми, дрібні та позбавлені аксонів. Як відомо з літературних джерел, зернисті клітини утворюють з мітральними клітинами дендро-дендритні синапси (рис. 1). Характерною ознакою клітин-зерен є наявність інтенсивно зафарбованого ядра, що займає значну частину перикаріона.

На основі значень індексів ширини зернистого шару досліджувані види утворюють такі групи: перша (91,9–113,1), друга (143,7–165,4), третя (201,2–263,0) (табл. 1). У першу групу ввійшли нутрія та вечірниця, у другу – миша, кандибка, сліпак, у третю – білозубка, кріт і тупайя. Індекс товщини мітрального шару їжача найбільший, тому відрізняється від параметрів вищенаведених груп.

Щільність клітин-зерен у досліджуваних видів сильно варіює, але простежується тенденція до зростання цього показника у такому порядку: кандибка, тупайя, нутрія, кріт, миша, їжак, вечірниця, сліпак, білозубка (табл. 1).

Внутрішній волокнистий шар шар залягає найглибше. Основу шару складають аксони мітральних клітин, гліальні клітини та, очевидно, клітини-зерна.

За відносною товщиною внутрішнього волокнистого шару досліджуваних тварин можна розділити на три групи. До першої ввійшли види, значення індексу яких перебуває в межах від 35,0 до 95,6 (миша, вечірниця), до другої – від 150,5 до 180,2 (тупайя, сліпак, їжак), а до третьої – від 200,0 до 281,5 (кандибка, нутрія, кріт). Значення досліджуваного індексу максимальне у білозубки (353,4), воно відрізняється від значень усіх наведених груп.

Шар епендимальних клітин встеляє стінки шлуночка нюхових цибулин. Вони одноманітні й розміщені, як правило, в один ряд.

Під час зіставлення організації нюхових цибулин Рукокрилих, Комахоїдних та нижчих Приматів встановлено спільні (генералізовані) її риси, що вказує на філогенетичну близькість та спільне походження описаних рядів.

Найпримітивніша організація нюхового аналізатора у тупайї, про що свідчить найменша відносна вага нюхових цибулин (регресивна структура) та її примітивна гістологічна будова, порівняно з комахоїдними та рукокрилими. Однією з причин редукції структур основної нюхової системи тупайї, на нашу думку, є їх перехід до харчування різноманітною їжею. Проте слід наголосити на тому, що, можливо, низьке значення відносної ваги нюхових цибулин та відносного об'єму нейронів тупайї відзначаємо за рахунок зростання об'єму головного мозку, яке відбувається внаслідок прогресивного розвитку неокортексу.

Загалом нюхові цибулини комахоїдних за рядом ознак розвинені найкраще. Проте цибулини крота, порівняно з іншими видами комахоїдних, характеризуються нижчим від очікуваного рівнем. Зниження рівня організації нюхових цибулин крота звичайного відбулося внаслідок переходу тварини до життя в специфічному і більш одноманітному середовищі зі звуженим спектром ольфакторної інформації, в результаті чого зменшилося функціональне навантаження та відбулося послаблення організації нюхових цибулин. Послаблення організації нюхових цибулин у крота, ймовірно, компенсується добре розвинутими дотиковими органами чуття та добре вираженими додатковими нюховими цибулинами.

Цікаво і те, що в сліпака, який є високоспеціалізованою підземною твариною, нюхові цибулини розвинені краще, ніж у крота та інших досліджуваних гризунів. Нюхові цибулини нутрії мають ниткоподібну видовжену форму, є відносно малими, а організація їхніх окремих шарів найпримітивніша. Така організація нюхових цибулин, на нашу думку, зумовлена переходом тварин до напівводного способу існування, де нюховий аналізатор відіграє значно меншу роль у пошуку їжі, оскільки внаслідок замикання носових ходів при зануренні тварин у воду нюховий аналізатор не функціонує. Такі результати підтверджуються більш давніми та нинішніми дослідженнями нюхових цибулин у водяних, напівводних форм комахоїдних та гризунів.

Висновки. Усі досліджені ссавці, незважаючи на спеціалізацію, мають подібний загальний план будови основних нюхових цибулин. Цитоархітектонічні шари нюхових цибулин залягають строго концентрично та добре диференційовані.

Комплексне порівняння структур нюхового аналізатора засвідчує, що в тупайї він розвинений найгірше. На нашу думку, це пов'язано з розвитком стереоскопічного зору та посиленням ролі зоро-

вого аналізатора в екології. Найвищий рівень організації структур нюхового аналізатора виявлено у комахоїдних та підземного гризуна сліпака. Розвиток цього показника в інших досліджуваних гризунів різний, що пояснюється їх значною адаптивною радіацією. У структурах нюхового аналізатора вечірниці проявляються і примітивні, і прогресивні риси організації.

Література

1. Автандилов Г. Г. Морфология патологии / Автандилов Г. Г. – М. : Медицина, 1973. – 248 с.
2. Блинков С. М. Мозг человека в цифрах и таблицах / С. М. Блинков, И. И. Глезер. – Л. : Медицина, 1964. – 471 с.
3. Винников Я. А. Морфология органа обоняния / Я. А. Винников, Л. К. Титова. – М. : Гос. изд-во мед. лит., 1957. – 220 с.
4. Володько Я. Т. Цитоархитектоника обонятельных луковиц в различных экологических группах парнокопытных / Я. Т. Володько // Фауна и экология животных Белоруси. – Минск : [б. и.], 1964. – С. 75–96.
5. Западнюк Б. В. Лабораторные животные. Разведение, содержание, использование в эксперименте / Б. В. Западнюк, Е. А. Захария, Б. В. Западнюк. – Киев : Вища шк., 1983. – 383 с.
6. Меркулов Г. А. Паталого-гистологическая техника / Меркулов Г. А. – Л. : Медгиз, 1951. – 233 с.
7. Омельковец Я. А. Сравнительная характеристика головного мозга некоторых насекомых и рукокрылых / Я. А. Омельковец // Вестн. зоологии. – 1993. – № 3. – С. 66–71.
8. Харитонович Л. В. Цитоархитектоника и нейронные структуры обонятельных луковиц у хищных / Л. В. Харитонович // Тез. докл. Третьей зоол. конф. БССР. – Минск : [б. и.], 1968. – С. 373–375.

Статтю подано до редколегії
18.05.2010 р.