

УДК:598.112.23+598.261.7:591.481.1

Омельковець Ярослав Адамович – к.б.н.,
доцент кафедри зоології
ВНУ ім. Лесі Українки

Березюк Марія Володимирівна - аспірант
за напрямком “Екологія”

**Порівняння макро- і мікроморфології кори мозочка ящірки прудкої,
перепела звичайного, підковоноса великого**

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

Наведено результати дослідження макроморфології мозочка та цитоархітекtonіки його кори у підковоноса великого (*Rhinolophus ferrumequinum* L.), перепела звичайного (*Coturnix coturnix* L.), ящірки прудкої (*Lacerta agilis* L.). Виявлено відмінності в будові мозочка пов'язані з середовищем життя, ступенем локомоторної активності, опануванням повітряного простору, адаптацією до польоту.

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

Сравнение макро- и микроморфология мозжечка у ящерицы прыткой, перепела обыкновенного, подковоноса большого. Омельковець Я.А., Березюк М.В. Приведены результаты исследования макроморфологии мозжечка и цитоархитектоники его коры у подковоноса большого (*Rhinolophus ferrumequinum* L.), перепела обыкновенного (*Coturnix coturnix* L.), ящерицы прыткой (*Lacerta agilis* L.). Найдены отличия в строении мозжечка связанные со средой обитания, степенью локомоторной активности, овладением воздушным пространством, приспособлением к полету.

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

Comparison of makro- and mikromorfologiya cerebellum for the Rhinolophus ferrumequinum L., of on the Coturnix coturnix L., of on the Lacerta agilis L. Omelkovets Ya.A., Berezyuk M.V. The results of the study makromorfolohiyi cerebellum and tsytoarhitektoniky its bark in large (Rhinolophus ferrumequinum L.), (Coturnix coturnix L.), (Lacerta agilis L). The differences in the structure of the cerebellum associated with living environment, level locomotive activity, mastering airspace adaptation to flight.

Keywords: birds, mammals, reptiles, cerebellum, bark of cerebellum, citoarkhitektonichniy layer, neuron.

Постановка наукової проблеми та її значення. Нервова система належить до інтегративних систем. Вона являє собою об'єднання спеціальних клітин, які сприймають, передають, опрацьовують та зберігають інформацію про зовнішнє середовище та внутрішній стан організму. Інтегративна активність множинних впливів зі спинномозкового, довгастомозкового, середньомозкового і кіркового рівнів реалізують складну гамму потенцій рухової активності [4]. Щодо мозочка, то його впливи необхідні для наступного: довільної рухової діяльності, регулювання пози і постійної готовності до виконання послідовних рухів, координування діяльності м'язів у виконанні плавних і точних рухів. Останню функцію забезпечують імпульси, що надходять з медіальної і проміжної ділянок мозочка (спінальний мозочок). Базальні ядра і латеральні ділянки мозочка (новий мозочок) становлять частину системи зворотного зв'язку, що спрямовує інформацію до премоторної і моторної кори, які причетні до формування і виконання точних рухів [6].

Оскільки основною властивістю мозочка є подолання у русі двох основних властивостей маси – тяжіння й інерції, то, відповідно, спосіб пересування та ступінь рухової активності визначають якість розвитку цього відділу, впливають на деталі його будови [3].

Мета дослідження – дослідити макроморфологію мозочка та цитоархітектоніку його кори у ящірки прудкої, перепела звичайного та

підковоноса великого. Зробити спробу виявити вплив польоту на ускладнення структур Cerebellum.

Мета визначає такі завдання:

- вивчити особливості макроморфологічної будови мозочка у тварин, що відрізняються складністю локомоторної активності;
- здійснити цитоархітектонічне дослідження кори у ящірки прудкої, перепела звичайного, підковоноса великого;
- спробувати проаналізувати отримані дані в морфо-екологічному аспекті.

Матеріали і методи: Матеріалом для дослідження слугував мозочок перепела звичайного – 5 екземплярів, ящірки прудкої – 5 екземплярів, підковоноса великого – 5 екземплярів.

Забій тварин, фіксацію матеріалу, виготовлення серійних зрізів та їх фарбування за Ф. Ніслем проводили згідно загальноприйнятих методик [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: $V = \frac{a^2 \cdot b}{4}$ де a — поздовжній діаметр клітини, b – поперечний діаметр клітини.

Щільність нейронів визначали за формулою: $N_{VI} = N_{ai}/D_i$, де N_{ai} – кількість нейронів, підрахованих на одиниці площі випадкового зрізу, D_i - середній “тангенційний” діаметр клітини [1].

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

$I = \frac{V}{n}$ (де n - лінійний показник, V - об'єм головного мозку) [5].

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

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

Аналіз останніх досліджень з цієї впроблеми

Мозочок – це надсегментарний центр, який є керівним органом рухової системи. Інформація на якій базується його функція потрапляє, переважно, із двох джерел: із акустичної області у нижчих хребетних, де реєструються відчуття рівноваги, що надходять від вуха і бічної лінії; від систем пропріорецепторів м'язів і сухожилків надходить інформація про положення частин тіла і стану м'язів [5]. Оцінка сенсорної інформації, що складається в мозочку, доповнюється сигналами від чутливих ділянок покривів, суглобів, зорових центрів, а у нижчих хребетних, і від органів нюху. До мозочка надходить інформація про рухи соматичних органів із вищих мозкових центрів. У ссавців, рухові функції яких регулюються корою, великий мозок зв'язаний з мозочком товстими пучками через міст [6].

У філогенезі тваринного світу загальний план будови мозочка лишається незмінним, з'являються лише відмінності характерні для кожного класу. Гістологічний склад різних частин мозочка у хребетних також, зазвичай, стабільний [2].

Вибір об'єктів нашого 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. Це важливо, оскільки програмування рухів відбувається як у корі, так і в базальних ядрах та латеральних ділянках півкуль мозочка [4]. Вищеназвані класи належать до однієї екологічної групи – повітряних тварин. Плазуни – наземні тварини – рухаються відносно просто. Однак, в еволюційному плані, вони є найближчими родичами викопних предків класу Aves.

Cerebellum хребетних філогенетично походить з білатерального розширення ромбоподібного мозку [1]. Аурикулярні долі мозочка краще розвинуті у тварин, яким характерна бічна лінія: риби, хвостаті та безхвості земноводні (на стадії личинки). У амніот бічна лінія відсутня, і аурикули отримують лише вестибулярні входи, перетворюються у відносно невелику частину мозочка – жмутково-вузликову долю [2].

Виклад основного матеріалу й обговорення отриманих результатів.

Мозочок ящірки невеликий (табл. 1) і кріпиться до стовбура мозку двома парами ніжок – передніми та задніми (pediculli anterior et posterior). У ссавців його тіло – це дві клітинні маси сполучені середньою частиною (черв'яком) [3]. Мозочок рептилій представлений власне черв'яком. У представників цього класу виявлені сліди передньої та задньої борозен, що притаманні стадіям раннього ембріогенезу птахів і ссавців. Цими борознами мозочок ділиться на передній, середній та задній відділи [2]. Загалом мозочок ящірки прудкої має досить просту будову. Аурикулярні долі розвинуті слабо, оскільки основну роль у локомоторній активності рептилій виконують хвилеподібні одноманітні рухи тулуба та хвоста. Аурикули є стабілізуючим центром [2]. В еволюційному плані вони з'явилися ще у круглоротих. У ящірки ця частина мозочка гістологічно представлена латеральними ділянками гранулярного шару [3].

У мозочку рептилій виділяють медіальне та латеральне ядра [2].

Весь мозочок перепела поділений численними борознами на 10 часточок, що об'єднані у три частки: передню (IV), середню (VI- VII) і задню (IX і X). Часточки варіюють як за розміром так і за внутрішньою структурою (рис 1). У деяких птахів в області I і X часточок практично відсутня біла речовина і гранулярні клітини [2].

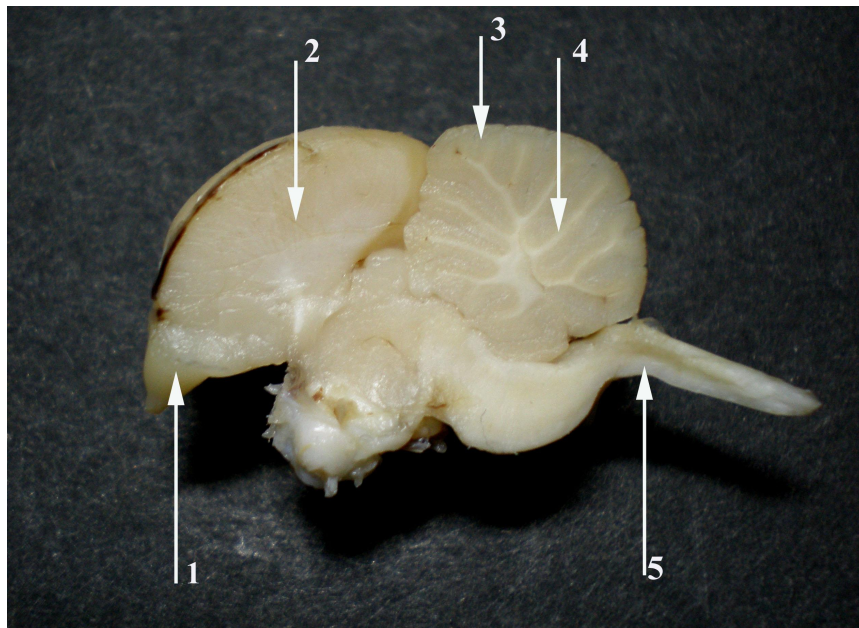


Рис.1 Поперечний переріз через головний мозок перепела звичайного(× 5).
1 – нюхові цибулини; 2 – півкулі мозку; 3 – мозочок; 4 – дерево життя мозочка; 5 – довгастий мозок

Спільною рисою в будові мозочка перепела та ящірки є відсутність півкуль, що засвідчує їх філогенетичну близькість [4].

Анатомічно мозочок підковоноса розділений двома поперечними щілинами на три частини. Задньолатеральна щілина відмежовує розміщений медіально вузлик і розміщений латерально жмуток з кожного боку від решти мозочка [4]. А перша щілина розділяє решту мозочка на передню і задню частки. Менші щілини розділяють черв'як на 10 первинних часточок, які нумеруються зверху до низу від I до X (рис. 5). Черв'як та півкулі мозочка ссавців набагато складчастіші і мають глибші борозни, ніж кора великого мозку [2].

З погляду функцій мозочок теж поділений на три частини, проте цей поділ відрізняється від анатомічного. Вузлик черв'яка і жмуток півкулі кожного боку утворюють вестибулярний чи присінковий мозочок [4]. Ця частина, що є філогенетично найстарішою частиною мозочка, важлива для підтримання

рівноваги. Решта черв'яка і суміжні з ним медіальні ділянки півкуль становлять спінальний мозочок, до якого проходять пропріорецептивні шляхи від тіла [4]. Таким чином мозочок забезпечує координованість і плавність рухів. Латеральні ділянки півкуль мозочка називають новим мозком. Ці з філогенетичного погляду найновіші структури мозочка разом з моторною корою виконують планування і програмування рухів крила [3].

Характерні особливості мозочка підковоноса великого виявлені при аналізі серійних парасагітальних зрізів. Чітко виражена межа між 1-ю, 2-ю, 4-ю, 5-ю часточками передньої частки, в той час, як третя часточка недиференційована. Шоста і сьома часточки задньої частки черв'яка отримують сенсорну аферентацію, що дозволяє робити політ маневреним. Треба також відмітити, що між 5-ю і 6-ю часточками черв'яка підковоноса виявлена досить значна за розмірами субчасточка [5].

Відносна маса мозочка серед досліджуваних видів зростає у такому порядку: ящірка прудка (3,44%), перепел звичайний (10%), підковоніс великий (17,9%) (табл. 1). Як видно, даний 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 становить 13,6%, а площа кори – 33,3% від сумарної площі всього головного мозку [4]. Порівнюючи мозок птахів та плазунів, можна прийти до висновку, що відносна маса цього відділу більша у перепела, ніж у представника класу плазунів [3] (табл. 1).

Для досліджуваних видів характерна наявність кори (рис.2, 3). Її відносна товщина найбільша у ящірки (табл. 1). Однак це не є свідченням прогресивної організації *Cerebellum* плазунів. Поверхня мозочка рукокрилих та птахів складчаста, що дозволяє збільшити об'єм та площу кори. Прогресивною ознакою мозочка цих тварин є також більша, ніж у ящірки щільність нервових клітин [2].

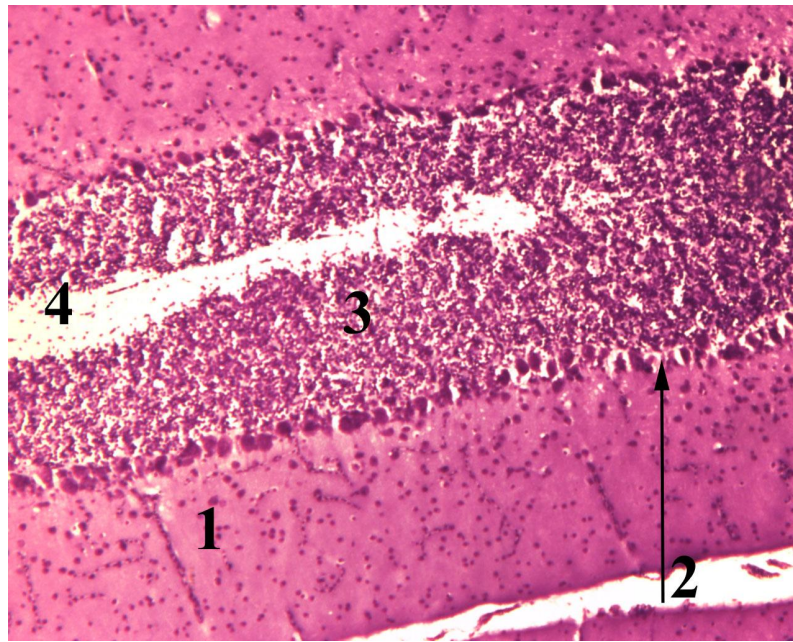


Рис.2. Кора мозочка перепела звичайного. Забарвлення по Ніслю. ($\times 100$).
1 – молекулярний шар; 2 – гангліїний шар; 3 – шар клітин-зерен; 4 – біла речовина мозочка.

Кора мозочка підковоноса великого має максимальну товщину на вершині, а мінімальну – на дні звивини [3]. Гістологічно у всіх досліджуваних видів кора характеризується поділом на цитоархітектонічні шари: молекулярний, гангліїний, зернистий. На фронтальних зрізах мозочка ящірки клітини зернистого шару розміщуються V-подібно. Утворене заглиблення заповнене перекаріонами нейронів молекулярного шару (рис. 3). Вище названі шари розділені клітинами Пуркінє [3].

Для рукокрилих та птахів характерна наступна структура кори: у молекулярному шарі диференційовані кошикоподібні та зірчасті клітини, у гангліїному – клітини Пуркінє, у зернистому – клітини-зерна та клітини Гольджі. Всі шари чітко розмежовуються (рис. 2) [5].

Щодо відносної товщини молекулярного та зернистого шару, то їх товщина зростає у такому порядку: підковоніс великий, перепел звичайний, ящірка прудка. А ганглійного – у зворотному (табл. 1).

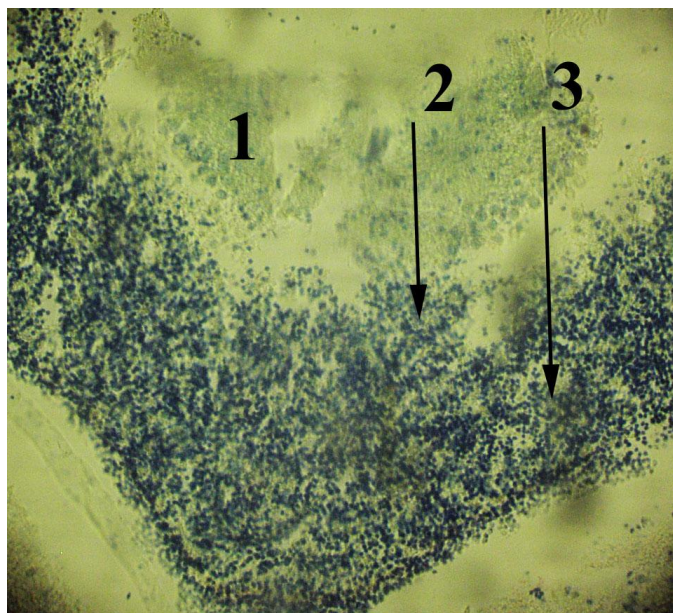


Рис. 3. Фронтальний зріз мозочка ящірки прудкої. Зabarвлення по Ніслю. (×100).
1 – молекулярний шар, 2 – шар клітин Пуркінє, 3 – зернистий шар.

У всіх досліджуваних видів клітини молекулярного шару диференційовані на кошикоподібні і зірчасті (рис 2, 3). Ці нейрони практично не відрізняються розміром і формою у ящірки звичайної та 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 зафіксовані нами у підковоніса та перепела (їх об'єми майже однакові) (табл. 1). Щодо відповідного показника кошикоподібних клітин, то він зростає у такому порядку: підковоніс великий, ящірка прудка, перепел звичайний. В міру ускладнення Cerebellum розміри

перекаріонів кошикоподібних та зірчастих клітин зменшуються, це є прогресивною рисою [4]. Для птахів характерне галуження аксонів кошикоподібних клітин, що формують висхідні, та низхідні поздовжні волокна. Висхідні та поздовжні волокна утворюють контакти з дендритами гангліїних клітин, а низхідні обплітають та контактують з аксонами клітин Пуркінє [2].

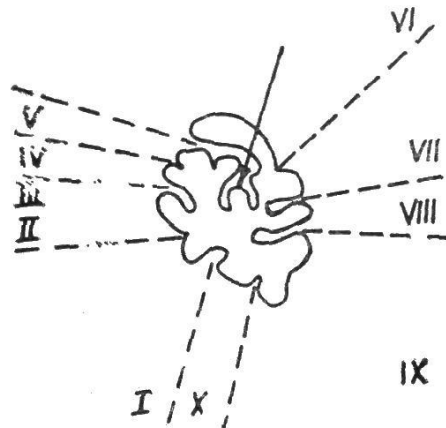


Рис.4 Схематичний рисунок сагітального перерізу черв'яка мозочка підковоноса великого.

I-V – часточки передньої частки черв'яка мозочка, VI-IX – часточки задньої частки черв'яка мозочка, X – Nodulus.

Гангліїний шар у представників усіх класів представлений крупними нейронами – клітинами Пуркінє (рис. 2, 3). Вони утворюють межу між молекулярним та зернистими шарами (рис. 2). У ящірки ці клітини складають 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 [4]. Для птахів характерний один ряд клітин Пуркінє, за рахунок чого зменшується відносна товщина гангліїного шару. Даний показник найменший у підковоноса і становить $17 \pm 0,6$ мкм. Морфометричні показники грушеподібних клітин найбільші у підковоноса

($17,0 \pm 0,54$ мкм – поздовжній діаметр та $11,4 \pm 0,42$ – поперечний), а найменші у ящірки (відповідно, $9,3 \pm 0,0081$ та $5,96 \pm 0,0037$). В даному випадку найбільша щільність зафіксована нами у представника класу птахів, а найменша – у ссавців (табл. 1). В міру ускладнення локомоції відбувається розростання відростків грушеподібних нейронів [2]. Арборизація клітин Пуркінє “заставляє” їхні тіла розштовхуватися, що робить гангліїний шар пухкішим та приводить до зменшення щільності. Тому прогресивною рисою у даному випадку є не зменшення розмірів та зростання щільності, а кількість клітин-зерен та клітин молекулярного шару, що припадають на одну клітину Пуркінє.

Зернистий шар є внутрішнім шаром кори мозочка. Його клітини безпосередньо контактують з білою речовиною. У плазунів він нагадує чашу, у якій лежать всі інші цитоархітектонічні шари кори мозочка (рис. 3). Відносна товщина зернистого шару зменшується у такому порядку: ящірка прудка (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, 3). Розміри клітин-зерен зменшуються, у такому порядку: ящірка, перепел, підковоніс (табл. 1). Наші дослідження показують, що щільність клітин-зерен у ящірки значно перевищує такий показник у інших двох досліджуваних видів, хоча логічно було б припустити, що вище названий 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 [4].

У зернистому шарі вже у ящірки чітко диференційовані клітини Гольджі (рис 3). Щільність їх в досліджуваних видів найменша серед усіх типів клітин мозочка (табл. 1). У птахів це крупні нейрони (рис. 2). Їхні дендрити галузяться в межах зернистого шару. Просторово вони утворюють фігуру схожу на циліндр. Аксони клітин Гольджі утворюють гальмівні контакти з дендритами клітин-зерен [1].

Результати морфометричних досліджень мозочка представників різних класів.

Показники	Ящірка прудка	Перепел звичайний	Підковоніс великий
1	2	3	4
	n=5	n=5	n=5
Маса тіла (г)	10,9±0,06	350±0,5	-
Маса головного мозку (г)	0,029±0,0014	1,5±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
Молекулярний шар			
Товщина (мкм)	211±13,2	152,4±2,4	104±9,3
I	686,8	117,2	14,5
Кошикоподібні клітини			
a(мкм)	7,44±0,27	10,9±1,7	6,3±0,17
b (мкм)	5,66±,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(в1 мм ³)		63524±132	209715738,8
Зірчасті клітини			
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(в1 мм ³)	276322±12714	71351±224	22752±7238,7
Гангліїний шар			
Товщина (мкм)	27,7±1,38	28,6±3,4	17,0±0,6
I	90,2	22,0	2,4
Клітини Пуркін'є			
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(в1 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(в1 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(в1 мм ³)	3053232±13245 1	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.

Висновки:

1. Прогресивною рисою у корі мозочка птахів та рукокрилих є чітко відмежовані цитоархітектонічні шари, зменшення розмірів нейронів молекулярного та гранулярного шарів та зростання їх щільності.
2. У міру ускладнення мозочка дендрити клітин Пуркінє розростаються, їх тіла відштовхуються, а щільність зменшується. Відповідно, зі зменшенням щільності клітин ганглійного шару збільшується кількість клітин-зерен, кошикоподібних та зірчастих клітин, що припадають на одну клітину Пуркінє. Це також є прогресивною ознакою.

Література:

1. Автандилов Г.Г. Морфология патологии. М.: - Медицина, - 1973. – 248 с
2. Андреева Н. Г., Обухов Д. К. Эволюционная морфология нервной системы позвоночных. Санкт-Петербург:Лань, 1999. – 384 с..

3. Блинков С.М., Глезер И.И. Мозг человека в цифрах и таблицах. - Л.: Медицина, 1964. - 471 с.
4. Звегинцева Е.Г., Малофеева Л.И. О стереологическом методе определения площади поверхности неокортекса млекопитающих// Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. - 1975. - 69. - № 12. - С. 57- 61.
5. Мозжечек и структуры ствола мозга// Труды VI симпозиума по проблеме "Структурная и функциональная организация мозжечка". - Ереван, 1995. -397 с.
6. Hackethal N. Zum problem einfacher Structuren im Corpus cerebelli der placentalen Sauger// J. Hirnforsch. -1971/72. -13. -Jfc 4. -S. 279 - 290.c