

УДК 591.481.14:599.4

**БУДОВА СЛУХОВОЇ КОРИ ОКРЕМИХ ПРЕДСТАВНИКІВ
КОМАХОЇДНИХ ТА РУКОКРИЛИХ****Я. Омельковець, Я. Степанюк**

Волинський державний університет імені Лесі Українки
проспект Волі, 13, Луцьк, 43025, Україна
e-mail: slava1978@ukr.net

Досліджено слухову кору європейського їжака (*Erinaceus europaeus*), бурозубки звичайної (*Sorex araneus*), рудої вечірниці (*Nyctalus noctula*) та великого підковоноса (*Rhinolophus ferrumequinum*). Зроблено спробу висвітлити суть відмінностей, що їх могли набути рукокрилі в процесі освоєння повітряного середовища та ехолокації.

Ключові слова: комахоїдні, рукокрилі, слухова кора, цитоархітектоніка.

Слуховий аналізатор порівнянно з іншими аналізаторами хребетних є еволюційно наймолодшим, що, безумовно, позначилось на морфологічній будові всіх його ланок, особливо кіркових. Рівень організації найвищої ланки акустичної системи – слухової кори в ссавців, визначений рівнем філогенетичного положення виду, особливостями біології, способами локомоції, стратегіями добування об'єктів живлення та характером їжі.

Досліджено серійні зрізи головного мозку чотирьох екземплярів їжака європейського (*Erinaceus europaeus* Linnaeus, 1758), трьох екземплярів бурозубки звичайної (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758), шести екземплярів рудої вечірниці (*Nyctalus noctula* Schreber, 1774) та трьох екземплярів великого підковоноса (*Rhinolophus ferrumequinum* Schreber, 1775). Головний мозок фіксували у 5% формаліні. Парафінові блоки різали серійно у фронтальній площині на санному мікротомі (МС-2), їхня товщина становила 15–20 мкм. З отриманих зрізів за допомогою ксилолу видаляли парафін, зафарбовували розчином креозил-віолету та тіоніну за класичним методом Ф. Нісля. Товщину окремих цитоархітектонічних шарів слухової кори, поздовжніх (а) і поперечних (б) діаметрів клітин та їхніх ядер (А; В) визначали звичайним окуляр-метричним методом за допомогою гвинтового окуляр-мікрометра (МОВ-1-16) на мікроскопі з бінокулярною насадкою “Мікмед-1” фірми “Ломо” [1].

Об'єм клітин і їхніх ядер визначали за стандартною формулою С.М. Блінкова [4]. Щільність клітин в одиниці площі обчислювали за формулою Г.Г. Автанділова [1]. Оскільки розміри й маса тіла та мозку досліджуваних тварин відрізняються, то порівнювали не лінійні показники, а їхні індекси, отримані за формулою $I_n = n/\sqrt{V}$, де n – лінійна величина; V – об'єм головного мозку. Математичне опрацювання даних виконували в програмі Excel фірми Microsoft на комп'ютері “Celeron-800”.

Слухова кора розміщена в скроневій частці (*lobus temporalis*) великих півкуль головного мозку (рис. 1). У рукокрилих і комахоїдних вона має низку спільних ознак, які дають змогу виділити її серед інших ділянок кори; це, зокрема, більша, ніж в інших ділянках, товщина всіх шарів кори, низька щільність нейронів четвертого шару, наявність великих пірамідних клітин у п'ятому шарі та горизонтальна орієнтація клітин шостого шару [3]. У рукокрилих, як і в комахоїдних, слухова кора має типову шестишарову будову, причому третій і четвертий шари погано диференційовані, і межа між ними нечітка (рис. 2).

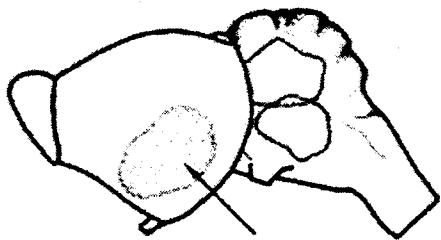


Рис. 1. Локалізація слухової кори у рудої вечірниці (*Nyctalus noctula*) (ділянка позначена стрілкою).

Товщина шарів кори в досліджуваних видів збільшується в такому порядку: підковоніс, вечірниця, бурозубка, їжак (див. таблицю).

Молекулярний шар (*lamina molecularis*) слухової кори виділяється серед інших шарів високим значенням товщини, що особливо помітно у вечірниці і підковоніс. Найбільша відносна ширина цього шару є у великого підковоніс, а найменша – у звичайної бурозубки (див. таблицю).

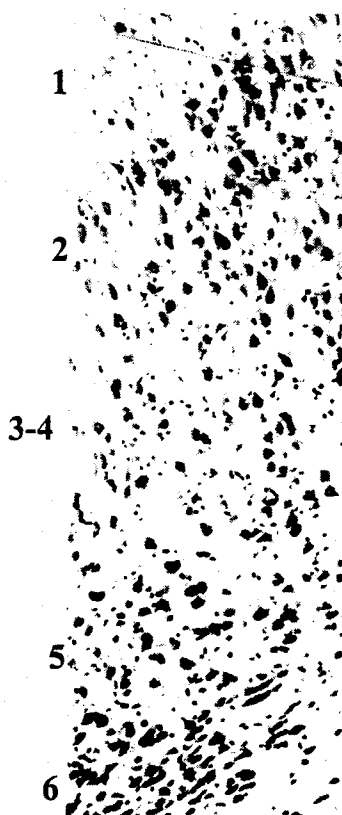
У молекулярному шарі звичайного їжака виявлено два типи клітин. До першого належать витягнуті пірамідні клітини з інтенсивно забарвленою цитоплазмою і ядром. Клітини другого типу – неправильної форми, об'єм їхній майже вдвічі менший, ніж попередніх (див. таблицю). У першому шарі слухової кори звичайної бурозубки простежуються дрібні пірамідні, рідше веретеноподібні клітини з інтенсивно забарвленим ядром і світлою цитоплазмою.

Молекулярний шар рудої вечірниці порівняно бідний на клітинні елементи. Крім середнього розміру пірамідних клітин зі світлою цитоплазмою й інтенсивно зафарбованими ядром і ядерцем, тут є дрібні неправильної форми клітини з інтенсивно забарвленим ядром. У зовнішньому шарі слухової кори великого підковоніс також виділено два типи клітин. Перший – пірамідні та неправильної форми клітини зі світлою цитоплазмою і темним ядром. Клітини другого типу за об'ємом майже в чотири рази менші від клітин першого типу. Це пірамідні і веретеноподібні біполярні клітини з інтенсивно зафарбованим ядром.

Найменший об'єм клітин першого типу зафіксований у звичайної бурозубки. Щільність клітин першого шару досліджуваних тварин збільшується в такій послідовності: їжак, вечірниця, бурозубка, підковоніс (див. таблицю).

Зовнішній зернистий шар (*lamina granularis externa*) слухової кори складається з вертикально орієнтованих, щільно розмішених клітин (див. рис. 2). Мінімальна відносна товщина його зафіксована у підковоніс, а максимальна – у рудої вечірниці. Найбільша абсолютна товщина цього шару зафіксована в їжака, тоді як у інших досліджуваних тварин значення цього показника значно менші.

Рис. 2. Цитоархітектонічні шари слухової кори їжака звичайного (*Erinaceus europaeus*). Креозол-фіолет. $\times 128$: 1 – молекулярний шар (*lamina molecularis*); 2 – зовнішній зернистий шар (*lamina granularis externa*); 3 – зовнішній пірамідний шар (*lamina pyramidalis externa*); 4 – внутрішній зернистий шар (*lamina granularis interna*); 5 – внутрішній пірамідний шар (*lamina pyramidalis interna*); 6 – багатоморфний шар (*lamina multiformis*).



Кількісні характеристики шарів та нейронів слухової кори, $M \pm m$; $n=20$

Показники	Вид			
	<i>Erinaceus europaeus</i>	<i>Sorex araneus</i>	<i>Nyctalus noctula</i>	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>
1	2	3	4	5
Товщина шарів слухової кори, мкм	802,3±23,5	511,2±24,6	466,4±20	443,6±17,5
<i>l*</i>	54,9	84,3	65,7	61,6
<i>Товщина шарів слухової кори</i>				
1. Молекулярний шар, мкм	184,5±7,9	66,3±4,3	118,3±4,6	126,1±7,8
<i>l*</i>	12,6	10,9	16,6	17,5
2. Зовнішній зернистий шар, мкм	65,3±4,8	15,2±1,6	36,7±2,6	24,6±1,1
<i>l*</i>	4,4	4,1	5,2	3,3
3+4. Зовнішній пірамідний та внутрішній зернистий шари, мкм	285,4±10,3	193,2±9,4	139,1±11,5	131,3±2,1
<i>l*</i>	19,5	31,9	19,6	18,2
Першого поверху (другий—четвертий шари, мкм)	350,2±13,8	218,2±10,4	176,3±13,1	155,5±5,6
<i>l*</i>	23,9	35,9	24,8	21,5
5. Внутрішній пірамідний шар, мкм	167,6±4,7	145,5±7,8	104,3±7,3	95,2±6,5
<i>l*</i>	11,4	23,9	14,6	13,1
6. Багатоморфний шар, мкм	101,2±3,1	82,4±2,3	75,6±3,1	68,5±2,1
<i>l*</i>	6,9	13,5	10,6	9,4
Другого поверху (п'ятий—шостий шари, мкм)	268,4±7,8	227,5±10,1	179,4±6,3	163,2±7,1
<i>l*</i>	18,3	37,5	25,2	26,0
<i>Нейрони молекулярного шару</i>				
<i>1 тип</i>				
<i>a</i> , мкм	11,0±0,5	6,7±0,3	11,1±0,1	9,7±0,2
<i>b</i> , мкм	5,5±0,2	5,0±0,1	7,9±0,5	5,8±0,1
<i>V</i> , мкм ³	176,3±18,3	85,3±5,3	371,2±14,9	154,4±4,8
<i>2 тип</i>				
<i>a</i> , мкм	6,6±0,3	—	5,2±0,2	5,4±0,2
<i>b</i> , мкм	4,9±0,2	—	3,9±0,2	3,5±0,1
<i>V</i> , мкм ³	85,5±3,1	—	42,3±2,0	34,2±1,6
<i>S</i> , мм ³	70 995±3 273	125 627±2 805	94 617±7 011	155 183±6 753
<i>Нейрони зовнішнього зернистого шару</i>				
<i>a</i> , мкм	19,7±0,4	12,3±0,2	11,9±0,2	10,5±0,3
<i>b</i> , мкм	12,2±0,2	8,7±0,2	8,2±0,3	6,6±0,2
<i>V</i> , мкм ³	1532,6±41,4	490,1±22,5	425,5±12,9	235,4±10,5
<i>S</i> , мм ³	85 665±2 665	97 709±3 727	116 683±4 727	132 147±6 412
<i>Нейрони зовнішнього пірамідного шару</i>				
<i>a</i> , мкм	15,3±0,4	11,4±0,3	11,7±0,2	9,8±0,3
<i>b</i> , мкм	9,2±0,4	7,3±0,1	9,2±0,1	6,9±0,2
<i>V</i> , мкм ³	671,3±30,8	319,5±17,5	516,6±14,5	242,6±10,3

Закінчення таблиці

1	2	3	4	5
<i>Нейрони внутрішнього зернистого шару</i>				
a , мкм	12,1±0,4	7,4±0,3	9,5±0,3	8,8±0,2
b , мкм	6,4±0,2	6,2±0,2	6,3±0,2	4,9±0,2
V , мкм ³	255,2±25,4	148,5±4,8	197,4±21,3	110,4±3,9
S в третьому-четвертому шарі, мм ³	40 223±1 146	54 118±2 551	69 587±3 310	76 219±2 543
<i>Нейрони внутрішнього пірамідного шару</i>				
a , мкм	18,5±0,3	12,7±0,4	12,5±0,4	11,9±0,2
b , мкм	12,8±0,3	8,5±0,3	8,7±0,2	8,8±0,2
V , мкм ³	1601±63	479±19	512±24	472±21
S , мм ³	28 646±1 039	61 891±3 499	125 387±6 830	77 652±2 264
<i>Нейрони багатоморфного шару</i>				
a , мкм	13,4±0,6	9,5±0,4	9,8±0,3	10,8±0,2
b , мкм	7,5±0,2	5,9±0,3	5,4±0,2	5,6±0,2
V , мкм ³	386±23	170±6	148±5	175±7
S , мм ³	84 395±3 335	195 040±8 664	395 259±13 629	224 345±11 548

Примітки. I^* – індекс товщини шарів; a – поздовжній діаметр клітини, b – поперечний діаметр клітини; V – об'єм клітин, мкм³; S – щільність клітин в 1мм³; n – кількість вимірювань.

Клітини зовнішнього зернистого шару звичайного їжака пірамідні, рідше неправильної форми, з великим об'ємом тіла і ядра. Цитоплазма і ядрце в них забарвлені інтенсивніше, ніж ядро. У звичайної бурозубки ці клітини відрізняються від клітин їжака лише меншим об'ємом перикаріону (див. таблицю).

У зовнішньому зернистому шарі слухової кори рудої вечірниць виявлено великі пірамідні та неправильної форми клітини з однаковим об'ємом перикаріону, зафарбованого інтенсивно. Клітини другого шару слухової кори великого підковоноса за формою схожі на клітини інших досліджуваних тварин і відрізняються лише дещо меншою інтенсивністю забарвлення цитоплазми та об'ємом (див. таблицю).

Найменший об'єм клітин цього шару виявлено у великого підковоноса, а найбільший – у звичайного їжака. Щодо відносних розмірів, то у їжака і підковоноса цей показник має близькі значення, тоді як у вечірниць вони майже такі, як у бурозубки. Щільність клітин зовнішнього зернистого шару в рукокрилих більша, ніж у комахоїдних, максимальне і мінімальне значення її простежується, відповідно, у підковоноса та їжака (див. таблицю).

Зовнішній пірамідний шар (lamina pyramidalis externa) слухової кори досліджуваних тварин погано відмежований від внутрішнього зернистого (*lamina granularis interna*) шару (див. рис. 2). У бурозубки відносна товщина цих шарів найбільша (див. таблицю).

Клітини зовнішнього пірамідного шару звичайного їжака пірамідної та неправильної форми. Забарвлені вони менш інтенсивно, ніж клітини верхнього зернистого шару, від яких відрізняються також меншим об'ємом тіла і ядра. Клітини третього шару слухової кори звичайної бурозубки за формою подібні на такі ж клітини у їжака. Перикаріони клітин мають досить великий об'єм, ядро і ядрце зафарбовані інтенсивніше від цитоплазми.

Зовнішній пірамідний шар рудої вечірниць і великого підковоноса складається з клітин, дещо більших за об'ємом від клітин другого шару слухової кори цих видів (див.

таблицю). Зафарбовані вони з середньою інтенсивністю, причому оболонка ядра і ядерце темніші, ніж цитоплазма.

Об'єм клітин третього шару слухової кори у досліджуваних тварин зростає в такій послідовності: підковоніс, бурозубка, вечірниця, їжак.

У внутрішньому зернистому шарі (*lamina granularis interna*) слухової кори звичайного їжака простежуються дрібні, інтенсивно зафарбовані клітини, об'єм яких значно менший, ніж у клітин третього шару (див. таблицю). Клітини четвертого шару звичайної бурозубки дрібні, пірамідні та неправильної форми.

Клітини внутрішнього зернистого шару рудої вечірниці і великого підковоніса за формою схожі на нейрони цього ж шару у бурозубки. Ядро у них зафарбоване інтенсивніше, ніж цитоплазма, а об'єм тіла клітин менший, ніж у клітин сусідніх шарів.

Об'єм клітин внутрішнього зернистого шару (*lamina granularis interna*) у досліджуваних тварин зростає в такому порядку: підковоніс, бурозубка, вечірниця, їжак. Середня щільність клітин третього і четвертого шарів слухової кори у летючих мишей більша, ніж у комахоїдних, максимальне і мінімальне її значення, відповідно, – у підковоніса та їжака (див. таблицю).

П'ятий шар слухової кори – внутрішній пірамідний (*lamina piramidalis interna*) – добре відмежований від сусідніх (див. рис. 1). У досліджуваних рукокрилих його відносна товщина більша, ніж у їжака, але значно менша, ніж у бурозубки. У всіх досліджуваних видів цей шар представлений пірамідними нейронами з великим об'ємом перикаріону, рідше неправильної форми триполярними клітинами, ядро і ядерце яких зафарбовані інтенсивніше від цитоплазми. Об'єм тіла нейронів у тварин зростає в такій послідовності: підковоніс, бурозубка, вечірниця, їжак. Щільність клітин п'ятого шару слухової кори в досліджуваних видів зростає в такому порядку: їжак, бурозубка, підковоніс, вечірниця (див. таблицю).

Шостий шар слухової кори – багатоморфний (*lamina multiformis*) – добре диференційований від п'ятого шару, утворений щільно розміщеними видовженими клітинами, поздовжня вісь яких зорієнтована горизонтально. Відносна товщина цього шару у тварин зростає в такій послідовності: їжак, підковоніс, вечірниця, бурозубка (див. таблицю). Нейрони шостого шару слухової кори звичайного їжака веретеноподібної та овальної форми. Об'єм їх значно менший, ніж у клітин попереднього шару (див. таблицю), а забарвлення інтенсивніше.

Клітини багатоморфного шару бурозубки, вечірниці і підковоніса за формою та інтенсивністю забарвлення схожі з такими ж клітинами у їжака і відрізняються від них лише розмірами. Об'єм нейронів поліморфного шару в досліджуваних тварин збільшується в такому порядку: вечірниця, бурозубка, підковоніс, їжак. У звичайної бурозубки і великого підковоніса цей показник має схожі значення. У звичайного їжака відносні розміри клітин шостого шару слухової кори найменші серед усіх досліджуваних тварин. Щільність нейронів багатоморфного шару у рукокрилих більша, ніж у комахоїдних, причому найбільше її значення є у вечірниці, а найменше – в їжака (див. таблицю).

Сьогодні в літературі нема єдиної думки щодо кількості цитоархітектонічних шарів слухової кори у *Insectivora* і *Chiroptera*. Проте більшість авторів вважає, що вона

має типову для ссавців шестишарову будову водночас без чіткого цитоархітектонічного поділу [2, 5, 6, 8, 10].

У досліджуваних нами видів слухова кора має шестишарову будову, причому третій і четвертий шари погано диференційовані. У всіх тварин, за винятком бурозубки, перший – поверхневий шар кори – має значну товщину і становить у їжака 23%, а у вечірниці і підковоноса, відповідно, 26 і 28% товщини всієї кори (у бурозубки лише 13%). Особливий інтерес становить порівняння верхнього і нижнього поверхів слухової кори, оскільки відомо, що у вищих тварин верхній має більшу товщину, що вважають ознакою прогресивного розвитку слухової кори [8]. Загалом перший поверх (другий–четвертий шари слухової кори) має максимальну відносну товщину в бурозубки (див. таблицю), що досягається значною шириною третього і четвертого шарів. Нижній поверх (п'ятий і шостий шари) у рукокрилих має більшу відносну ширину, ніж у їжака, але меншу, ніж у бурозубки.

Отже, слухова кора бурозубки, вечірниці і підковоноса має примітивну будову, характерну для нижчих плацентарних тварин, про що свідчить, насамперед, мала товщина першого поверху кори. У їжака нижній поверх кори дещо менший від верхнього, але ця різниця незначна. Це, а також менша щільність клітин другого, третього і четвертого шарів слухової кори їжака не дає змоги, на наш погляд, зробити висновок про її прогресивнішу, ніж в інших досліджуваних тварин будову. Найбільша товщина слухової кори в звичайної бурозубки. Проте меншу відносну товщину її першого шару та одноманітність його клітин, на нашу думку, не можна розглядати як ознаку прогресивності. Крім вищої, ніж в *Insectivora*, щільності клітин у другому–шостому шарах, слухова кора вечірниці і підковоноса не виявляє ознак будови, які б відрізняли її від комахоїдних, за винятком більшої площі поверхні, про що опосередковано свідчать дані кутових вимірювань [9]. Останній факт, а також літературні дані з морфології слухової кори рукокрилих [2; 6] і фізіологічні дослідження відновлення слухових та ехолокаційних рефлексів у тварин з пошкодженою слуховою корою [7] дають підстави припускати, що в ехолокації пріоритетну роль відіграє не кора, а саме підкіркові структури, які у *Microchiroptera* розвинуті досить сильно.

1. *Автандилов Г.Г.* Морфология патологии. М.: Медицина, 1973. 248 с.
2. *Айрапетьянц Э.Ш., Бурикова Н.В., Константинов А.И.* и др. Организация слуховой коры рукокрылых в сравнительном ряду млекопитающих // Журн. высшей нервной деятельности. 1973. Т. 23. Вып. 2. С.392-402.
3. *Айрапетьянц Э.Ш., Константинов А.И.* Эхолокация в природе. Л.: Наука, 1974. 511 с.
4. *Блинков С.М., Глезер И.И.* Мозг человека в цифрах и таблицах. Л.: Медицина, 1964. 471 с.
5. *Бурикова Н.В.* О некоторых связях слуховой области коры летучей мыши // Материалы Пятого науч. совещ. по эволюционной физиологии. Л., 1968, С. 50.
6. *Бурикова Н.В., Краснощёкова Е.И.* Цитоархитектоника слуховой коры мозга животных с агранулярным типом неокортекса // Вестн. Львов. ун-та. Сер. биол. 1983. № 9. С. 64-70.

7. Константинов А.И., Соколова Н.Н. О возможности функционирования эхолокационной системы летучих мышей без участия слуховой коры // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1970. Т. 6. № 3. С. 347-350.
8. Кузнецова Л.А. Цитоархитектоника ствловых, подкорковых и корковых структур слухового анализатора насекомых: Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1989. 18 с.
9. Омельковец Я.А. Сравнительная характеристика головного мозга некоторых насекомых и рукокрылых // Вестн. зоологии. 1993. №3. С. 66-71.
10. Ferrer J. The basic structure of the neocortex in insectivorous bats (*Miniopterus schreibersi* and *Pipistrellus pipistrellus*). F Golgi study // J. Hirnforsch. 1987. Vol. 28. N 2. P. 237-243.

COMPARATIVE MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF INSECTIVOROUS AND CHEIROPTERA REPRESENTATIVES AUDITORY CORTEX

Ya. Omelkovets, Ya. Stepanyuk

Lesya Ukrainka Volyn state university

Volya avenue, 13, 4302, Ukraine

e-mail: slava1978@ukr.net

The auditory cortex of *Erinaceus europaeus*, *Sorex araneus*, *Nyctalus noctula*, *Rhinolophus ferrumequinum* is investigated. The attempt to take up the essence of differences, which could be acquired by cheiroptera representatives in the process of assimilation of air environment and echolocation.

Key words: insectivorous, chiropteras, the auditory cortex, neuron.

Стаття надійшла до редколегії 17.12.2004

Прийнята до друку 14.01.2005