

УДК:598.112.23+598.261.7:591.481.1

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

М. В. Березюк – аспірант Волинського державного університету імені Лесі Українки

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

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

Наведено результати дослідження макроморфології мозочка та цитоархітекτονіки 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.

Омельковець Я. А., Березюк М. В. Сравнение макро- и микроморфологии мозжечка у ящерицы прыткой, перепела обыкновенного, подковоноса большого. 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

© Омельковець Я. А., Березюк М. В., 2012

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.

Omelkovets Ya. A., Berezyuk M. V. Comparison of Makro- and Mikromorfologiya Cerebellum for the Rhinolophus Ferrumequinum L., of on the Coturnix Coturnix L., of on the Lacerta Agilis L. 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.

Key words: 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 і зберігають інформацію про зовнішнє середовище та внутрішній стан організму. Інтегративна активність множинних впливів зі спинномозкового, довгастомозкового, середньомозкового і кіркового рівнів реалізує складну гамму потенцій рухової активності [4]. Щодо мозочка, то його впливи необхідні для: довільної рухової діяльності, регулювання пози і постійної готовності до виконання послідовних рухів, координування діяльності м'язів у виконанні плавних та точних рухів. Останню функцію забезпечують імпульси, що надходять з медіальної і проміжної ділянок мозочка (спінальний мозочок). Базальні ядра і латеральні ділянки мозочка (новий мозочок) складають частину системи зворотного зв'язку, що спрямовує інформацію до премоторної та моторної кори, які причетні до формування і виконання точних рухів [6].

Оскільки основною здатністю 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 у морфо-екологічному аспекті.

Матеріали та методи дослідження. Матеріалом для дослідження слугували мозочки 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].

Масу тіла фіксованих тварин визначали 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: $V = \frac{\pi}{6} ab^2$, де a – поздовжній діаметр клітини, b – поперечний діаметр клітини.

Щільність нейронів обчислювали за формулою: $N_{VI} = Na / Di$, де Nai – кількість нейронів, підрахованих на одиниці площі випадкового зрізу, Di – середній «тангенційний» діаметр клітини [1].

Оскільки розміри й маса тіла та мозку досліджуваних тварин відрізняються, порівнювали не лінійні показники, а їхні індекси, визначені за формулою: $I = \frac{n}{\sqrt[3]{V}}$ (n – лінійний показник, V – об'єм головного мозку) [5].

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

Математичну обробку даних виконували за допомогою програми Excel-2007 на ПК «Celeron-800».

Аналіз останніх досліджень із цієї проблеми. Мозочок – це надсегментарний центр, який є керівним органом рухової системи. Інформація, на якій базується його функція, потрапляє переважно із двох джерел: з акустичної ділянки у нижчих хребетних, де реєструються відчуття рівноваги, що надходять від вуха і бічної лінії; із систем пропріорецепторів м'язів і сухожилків надходить інформація про положення частин тіла та стану м'язів [5]. Оцінка сенсорної інформації, що формується 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 регулює кора, великий мозок пов'язаний із мозочком товстими пучками через міст [6].

У філогенезі тваринного світу загальний план будови мозочка залишається 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 і в корі, і у базальних ядрах та латеральних ділянках півкуль мозочка [4]. Названі вище 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). В амніот бічна лінія відсутня, і аурикули отримують лише вестибулярні входи, перетворюються у відносно невелику частину мозочка – жмутково-вузликову долю [2].

Виклад основного матеріалу й обґрунтування отриманих результатів дослідження. Мозочок ящірки невеликий (табл. 1) і кріпиться до стовбура мозку двома парами ніжок – передніми та задніми (pediculi 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 виявлено 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].

Таблиця 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

1	2	3	4
<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	209715738,8
<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

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

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

Спільною ознакою 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 ділять черв'як на десять первинних часточок, які нумеруються зверху до низу від I до X (рис. 4). 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 складають

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].

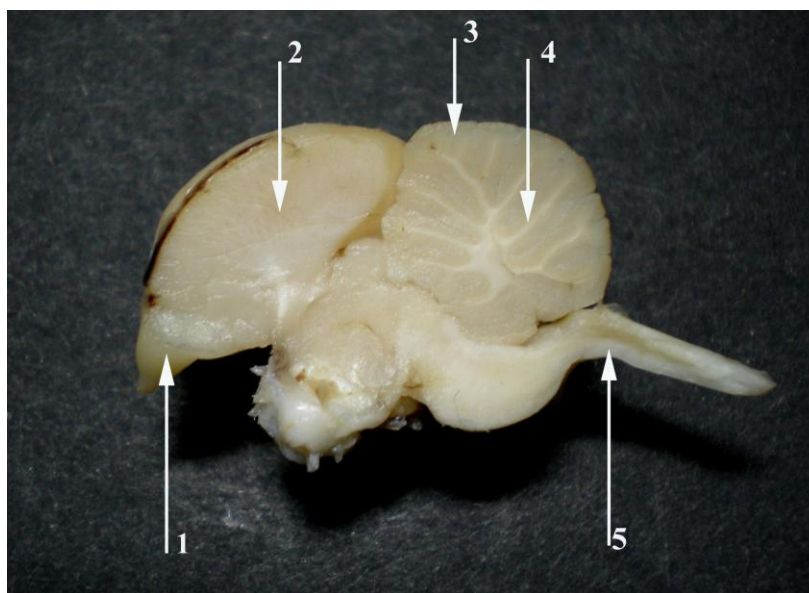


Рис. 1. Поперечний переріз через головний мозок перепела звичайного ($\times 5$):

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

Характерні особливості мозочка підковоноса великого виявлено під час аналізу серійних парасагітальних зрізів. Чітко виражена межа між першою, другою, четвертою, п'ятою часточками передньої частки, тоді як третя часточка недиференційована. Шоста і сьома часточки задньої частки черв'яка отримують сенсорну аферентацію, що дозволяє робити політ маневреним. Потрібно також відзначити, що між п'ятою і шостою часточками черв'яка підковоноса виявлено досить значну за розмірами субчасточку [5].

Відносна маса мозочка серед досліджуваних видів зростає у такому порядку: ящірка прудка (3,44 %), перепел звичайний (10 %), підковоніс великий (17,9 %) (табл. 1). 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 становить 13,6 %, а площа кори – 33,3 % від сумарної площі всього головного мозку [4]. Порівнюючи мозок птахів та плазунів, можна зробити висновок, 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].

Кора мозочка підковоноса великого має максимальну товщину на вершині, а мінімальну – на дні звивини [3]. Гістологічно в усіх 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). Названі вище шари розділені клітинами Пуркінє [3].

Для рукокрилих та птахів характерна така 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 гангліїного – у зворотному (табл. 1).

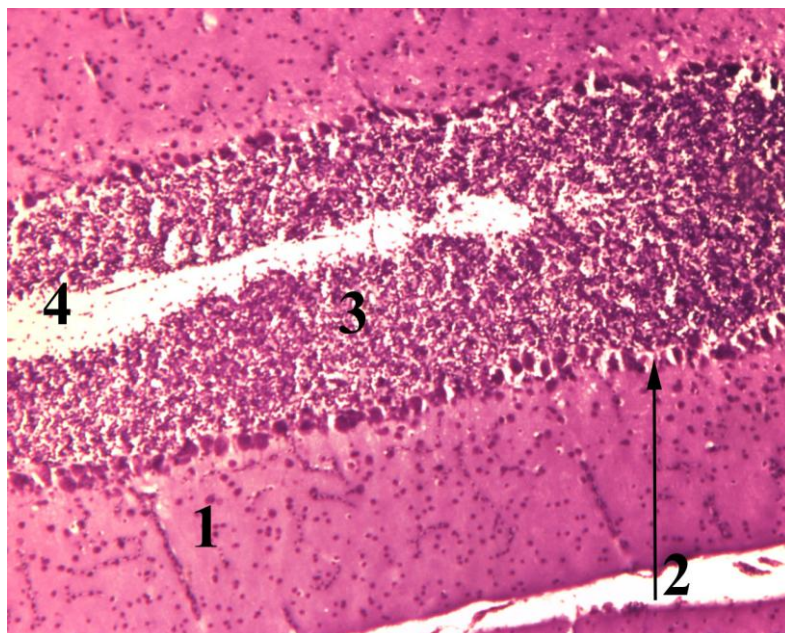


Рис. 2. Кора мозочка перепела звичайного. Забарвлення по Ніслю ($\times 100$):
1 – молекулярний шар; 2 – гангліїний шар; 3 – шар клітин-зерен; 4 – біла речовина мозочка

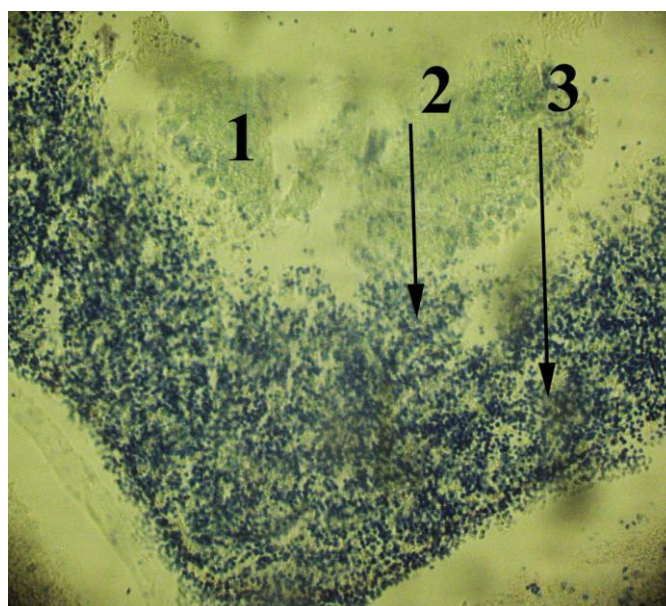


Рис. 3. Фронтальний зріз мозочка ящірки прудкої. Забарвлення по Ніслю ($\times 100$):
1 – молекулярний шар; 2 – шар клітин Пуркін'є; 3 – зернистий шар.

У всіх досліджуваних видів клітини молекулярного шару диференційовані на кошикоподібні і зірчасті (рис. 2, 3). Ці нейрони практично не відрізняються розміром і формою в ящірки звичайної та підковоноса великого (табл. 1). Кошикоподібні клітини розміщені безпосередньо над шаром клітин Пуркін'є. 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 у підковоноса 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. У 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 ганглійних клітин, а низхідні обплітають та контактують з аксонами клітин Пуркіньє [2].

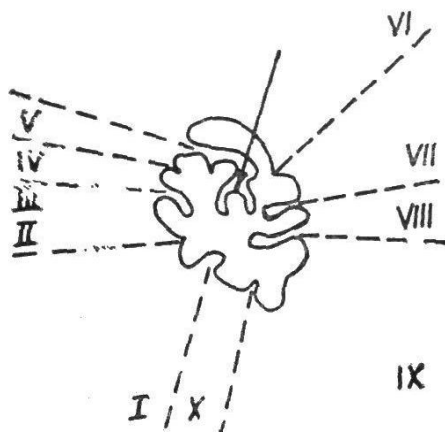


Рис. 4. Схематичний рисунок сагітального перерізу черв'яка мозочка підковоноса великого:
I–V – часточки передньої частки черв'яка мозочка;
VI–IX – часточки задньої частки черв'яка мозочка; X – Nodulus

Ганглійний шар у представників усіх класів представлений крупними нейронами – клітинами Пуркіньє (рис. 2, 3). Вони утворюють межу між молекулярним та зернистими шарами (рис. 2). У ящірки ці клітини складають чітко відособлений шар з 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 Пуркіньє, за рахунок чого зменшується відносна товщина ганглійного шару. Цей 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 $5,96 \pm 0,0037$). У цьому випадку найбільшу щільність ми зафіксували у представника класу птахів, а найменшу – у ссавців (табл. 1). У міру ускладнення локомоції відбувається розростання відростків грушеподібних нейронів [2]. Арборизація клітин Пуркіньє «заставляє» їхні тіла розштовхуватися, що робить ганглійний шар пухкішим та приводить до зменшення щільності. Тому прогресивною властивістю у цьому випадку є не зменшення розмірів та зростання щільності, а кількість клітин-зерен і клітин молекулярного шару, що припадають на одну клітину Пуркіньє.

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 в 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 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 Пуркіньє [4].

У зернистому шарі вже в ящірки чітко диференційовані клітини Гольджі (рис 3). Щільність їх у 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, подібну на циліндр. Аксони клітин Гольджі утворюють гальмівні контакти з дендритами клітин-зерен [1]:

a – поздовжній діаметр клітини; в – поперечний діаметр клітини;

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

Висновки та перспективи подальших досліджень:

1. Прогресивною ознакою у корі мозочка птахів та рукокрилих є чітко відмежовані цитоархітектонічні шари, зменшення розмірів нейронів молекулярного та гранулярного шарів і 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.

Список використаної літератури

1. Автандилов Г. Г. Морфология патологии / Г. Г. Автандилов. – 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. – 69. – № 12. – С. 57–61.
5. Мозжечек и структуры ствола мозга // Тр. VI симп. по проблеме «Структурная и функциональная организация мозжечка». – Ереван, 1995. – 397 с.
6. Hackethal N. Zum problem einfacher Strukturen im Corpus cerebelli der placentalen Sauger / N. Hackethal // J. Hirnforsch. – 1971/72. – 13. – Jfc 4. – S. 279–290.

Статтю подано до редколегії
17.09.2012 р.