



УДК 568.26/.278

Порівняльна морфологія вестибулярних ядер птахів із різною локомоцією (папужки хвилястого, голуба сизого та канюка звичайного)

Ярослав Омельковець, Максим Шалагай

Східноєвропейський національний університет імені Лесі Українки, Луцьк, Україна
Адреса для листування: gistolab@ukr.net

Отримано: 20.08.18; прийнято до друку: 6.10.18; опубліковано: 26.12.18

Резюме. Вестибулярні ядра є першою ланкою опрацювання сигналів про рухи та зміну положення тіла в просторі. У птахів ці ядра досягли високого рівня розвитку, оскільки представники Aves опанували повітряний простір, що супроводжувалось ускладненням локомоції та орієнтації. Унаслідок адаптивної радіації всередині класу виокремемо ряд екологічних груп, представники яких відрізняються за місцем проживання, способом життя, трофічною спеціалізацією, а відтак і складністю локомоції. Усередині класу є як літаючі, плаваючі, бігаючі види, так і ті, що поєднують усі названі вище способи переміщення. Такі еволюційні пристосування повинні відобразитися на морфології відділів мозку, які контролюють положення тіла в просторі та напрямок його руху. Тому ми поставили за мету провести порівняльно-морфологічне дослідження дорсо-латерального, вентро-латерального та вентро-медіального вестибулярних ядер видів, що відрізняються як за способом польоту, так і за вправністю пересування твердим субстратом. Першим досліджуваним птахом обрано голуба сизого (*Columba livia*), який здатний до маневреного польоту в умовах міста й управно пересувається по землі. Другий досліджуваний вид – хвилястий папужка (*Melopsittacus undulatus*), котрий в умовах чагарників та щільної рослинності активно рухається твердим субстратом (у тому числі гілками дерев та кущів) і спритно маневрує в польоті. Також досліджено мозок канюка звичайного (*Buteo buteo*), який пересувається по землі не так вправно, як папужка чи голуб, і характеризується планеруючим та ширяючим польотом. У результаті дослідження встановлено, що у вестибулярних ядрах усіх досліджуваних видів переважають мультиполярні нейрони. Крім них, наявні також веретеноподібні нервові клітини. У всіх досліджуваних тварин найбільші розміри перикаріонів нейронів зафіксовано в *nucl. vestibularis dorsolateralis*. У канюка звичайного найбільша щільність нейронів – у *nucl. vestibularis ventrolateralis*, у той час як в інших досліджуваних видів найбільшу щільність нервових клітин зафіксовано в *nucl. vestibularis ventromedialis*.

Ключові слова: голуб сизий, канюк звичайний, папужка хвилястий, вестибулярні ядра, порівняльна морфологія.

Comparative Morphology of Vestibular Nuclei of Birds With Different Locomotion (Wavy Parrot, Blue Pigeon and Common Plague)

Yaroslav Omelkovets, Maxim Shalagay

Eastern European National University named after Lesia Ukrainka, Lutsk, Ukraine
Correspondence: e-mail: gistolab@ukr.net

Resume. The vestibular nuclei are the first link to process signals of motion and change the position of the body in space. In birds, these nuclei reached a high level of development, as representatives of Aves mastered the airspace, which was accompanied by complications of locomotion and orientation in space. Due to adaptive radiation in the middle of the class a number of environmental groups emerged, whose representatives differ in their place of residence, lifestyle, trophic specialization, and, consequently, the complexity of locomotion. In the middle of the class there are both flying, swimming, running, and those that combine all of the above-mentioned methods of moving. Such evolutionary devices should have been reflected on the morphology of the brain's parts that control the position of the body in space and the

direction of its movement. Therefore, we aimed to carry out a comparative-morphological study of the dorsolateral, ventrolateral and ventromedial vestibular nuclei of species that differ both in the mode of flight and in the ability to travel along a solid substrate. The first bird to be studied was Blue Pigeon (*Columba livia*), which is capable of maneuvering flight in urban conditions and skillfully moving on the ground. The second species studied is a wavy parrot (*Melopsittacus undulatus*), which in conditions of shrubs and dense vegetation actively moves on a solid substrate (including branches of trees and bushes), and deftly maneuvers in flight. Also, the brain of the common buzzard (*Buteo buteo*), which moves on the ground not so skillfully as a parrot or pigeon, is characterized by a planar and a hovering flight. The study found that the vestibular nuclei of all studied species are dominated by multipolar neurons. In addition, they also have spindle-like nerve cells. In all studied animals, the largest sizes of pericarios of neurons were recorded in nucl. vestibularis dorsolateralis. In the commonplace, the most common neuronal density was recorded in nucl. vestibularis ventrolateralis, whereas in other studied species, the highest neuronal density was recorded in nucl. vestibularis ventromedialis.

Key words: *Columba livia*, *Buteo buteo*, *Melopsittacus undulatus*, vestibular nuclei, comparative morphology.

Вступ

Вестибулярні ядра є першою ланкою опрацювання сигналів про рухи та зміну положення тіла в просторі [1]. У птахів ці ядра досягли високого рівня розвитку, оскільки представники *Aves* опанували повітряний простір, що супроводжувалось ускладненням локомоції й орієнтації. Унаслідок адаптивної радіації всередині класу виокремимо екологічні групи, представники яких відрізняються за місцем проживання, способом життя, трофічною спеціалізацією, а отже, і складністю локомоції. Тому дослідження вестибулярних ядер викликає значний інтерес у порівняльно-морфологічному та фізіологічному аспектах. Установлено зв'язки вестибулярних нейронів з око-шийноруховими нейронами [2]. Досліджено провідні шляхи головного мозку голуба, які закінчуються в мозочку та вестибулярному комплексі [3; 4], вивчено вестибуло-окулярні провідні шляхи у цього виду [5] і цитоархітектоніку його архістріатума [6]. Також розглянуто висхідні нервові шляхи голуба та здійснено їх порівняння з такими ссавців [7]. Значний інтерес становить дослідження реакції вестибулярних ядер голуба на різні типи рухів [8] і праці з вивчення базальних ядер папуги й установлення в них проекцій, які аналогічні соматосенсорній корі хребетних [9, 10]. Значну увагу вчених привертають аналіз трійчастого нерва птахів та їх тактильної чутливості [11], будові їх внутрішнього вуха та його ролі у визначенні тиску та висоти над рівнем моря [12]. Установлено особливості морфології внутрішнього вуха сучасних і викопних хребетних та його зв'язок із вестибулярними ядрами [13]. Серед проаналізованих праць найінформативнішим у морфологічному аспекті є атлас мозку голуба з описами методик фіксації та трепанації [14]. Загалом більшість проаналізованих наукових публікацій стосується будови провідних шляхів, які зв'язують вестибулярні ядра з іншими ділянками

центральної нервової системи й морфології вестибулярного апарату. Дані з цитоархітектоніки вестибулярних ядер фрагментарні.

Відтак ми поставили за мету дослідити цитоархітектоніку трьох вестибулярних ядер (nucl. vestibularis ventromedialis, nucl. vestibularis dorsolateralis та nucl. vestibularis ventrolateralis) канюка звичайного, папужки хвилястого й голуба сизого. Вибір об'єктів дослідження зумовлений тим, що вищезазначені види відрізняються як за способом польоту, так і за вправністю пересування твердим субстратом.

Матеріал і методи дослідження

Матеріалом для дослідження слугували фіксований у 5 % розчині нейтрального формаліну головний мозок дорослих самців канюка звичайного (*Buteo buteo*) – один екземпляр, хвилястого папужки (*Melopsittacus undulatus*) – один екземпляр і голуба сизого (*Columba livia*) – один екземпляр із фондів кафедри зоології Східноєвропейського національного університету імені Лесі України.

Для ущільнення використовували заливку в парафін, далі виготовляли серійні зрізи завтовшки 15 мкм на санному мікротомі (МС – 2).

Фарбування препаратів здійснювали за методикою Ф. Нісля розчином креозил-віолету.

Локалізація вестибулярних ядер визначали згідно з ілюстраціями атласу мозку голуба [14].

Лінійні розміри нейронів вимірювали гвинтовим окулярним мікрометром МОВ–16. Ціну поділки шкали барабана окулярного гвинтового мікрометра визначали за допомогою об'єкт-мікрометра.

Об'єм перикаріонів нервових клітин розраховували за формулою:

$$V = \frac{\pi ab^2}{6},$$

де a – найбільша вісь клітини, проведена через ядерце; b – найменша вісь клітини, проведена через ядерце.

Визначення щільності нейронів в одиниці об'єму тканини здійснювали за допомогою окулярного сіткового мікрометра за методом Вайбеля, згідно з яким кількість (N_{vi}) певних структур (i), які містяться в одиниці об'єму тканини може бути обчислена за зрізами. Чисельність поперечних зрізів i , підрахованих на одиниці площі випадкового зрізу (N_{ai}), пропорційна N_{vi} . Якщо всі досліджувані клітини мають схожу форму й приблизно однаковий діаметр, то основні співвідношення між ними зберігаються:

$$N_{ai} = N_{vi} \times D_i,$$

де D_i – середній «тангенційний» діаметр клітини, а у випадку сферичних клітин – їх середній діаметр. Звідси щільність клітин в одиниці об'єму:

$$N_{vi} = N_{ai} / D_i.$$

Статистичну обробку отриманих даних проводили за загальноприйнятими методиками в програмі Microsoft Excel.

Мікрофотографії виконано за допомогою цифрової камери тринокулярного мікроскопа «АХІОСКОР 40» із використанням світлофільтрів.

Результати дослідження

У всіх досліджуваних видів вестибулярні ядра мають схожу локалізацію.

До складу *nucl. vestibularis dorsolateralis* хвилястого папужки (рис. 1) входять веретеноподібні та мультиполярні нейрони (рис. 2-А), середній об'єм перикаріонів яких становить $20700,5 \pm 2031,1$ мкм³. Поздовжній діаметр тіла цих нервових клітин дорівнює $16,258 \pm 6$ мкм, а поперечний – $6,9 \pm 1$ мкм. Щільність нейронів у ядрі становить $1259,3 \pm 83,2$ в 1 мм³.

Дорсо-латеральне ядро голуба сизого складається переважно з мультиполярних

нейронів (рис. 2-Б). Об'єм їх перикаріонів найбільший серед нервових клітин усіх досліджуваних вестибулярних ядер цього виду й становить $347037,7 \pm 16425,1$ мкм³. Щільність залягання нейронів менша, ніж в інших ядрах – $1633,9 \pm 341,4$ клітин в 1 мм³.

У канюка дорсо-латеральне ядро представлено переважно мультиполярними

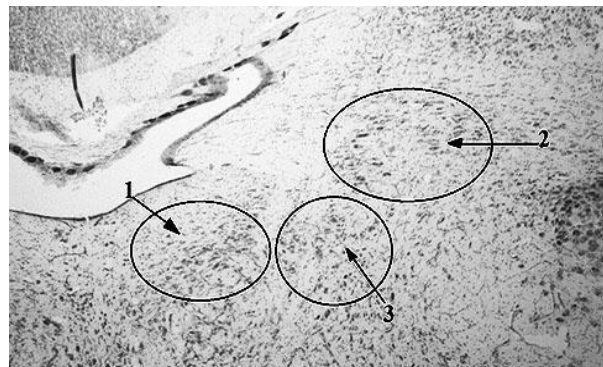


Рис. 1. Фронтальний зріз довгастого мозку папужки хвилястого із локалізацією вестибулярних ядер: 1 – *nucl. Vestibularis ventromedialis*; 2 – *nucl. Vestibularis dorsolateralis*; 3 – *nucl. Vestibularis ventrolateralis*.

нейронами (рис. 2-В). Середній об'єм перикаріонів цих клітин – $53792,4 \pm 20573,0$ в 1 мкм³, щільність – $16366,4 \pm 1413,3$ в 1 мм³.

Отже, максимальні розміри перикаріонів нервових клітин спостерігаємо в дорсо-латеральному вестибулярному ядрі голуба сизого, а мінімальні – у папужки хвилястого. Щільність нейронів зростає в такому порядку: папужка, голуб, канюк (табл. 1).

Вентро-латеральне вестибулярне ядро папужки хвилястого складається переважно з мультиполярних нервових клітин (рис. 3-А).

Зрідка трапляються веретеноподібні нейрони. Середній об'єм перикаріонів – $14943,2 \pm 921,7$ мкм³. Щільність нейронів тут більша, ніж в інших вестибулярних ядрах, і дорівнює $12488,5 \pm 712,5$ клітин на мм³.

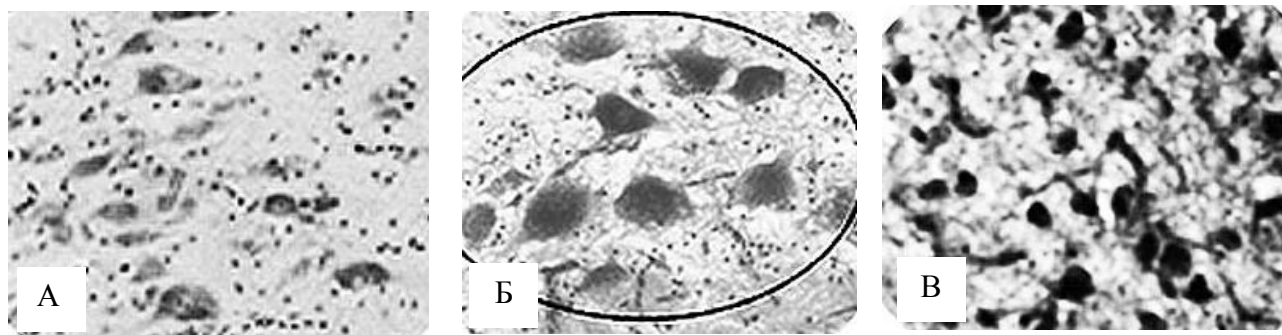


Рис. 2. Нейрони *nucl. vestibularis dorsolateralis* папужки хвилястого (А), голуба сизого (Б) та канюка звичайного (В)

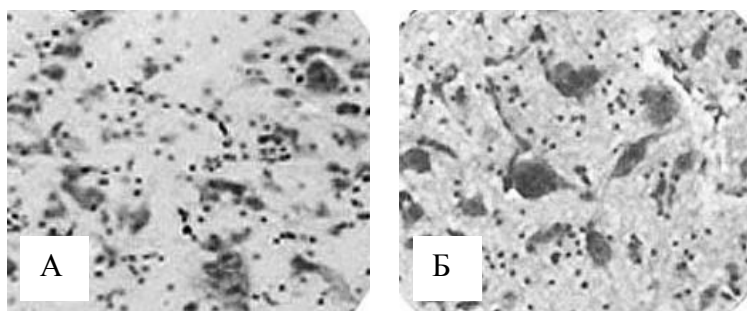


Рис. 3. Нейрони *nucl. vestibularis ventrolateralis* папужки хвилястого (А) та голуба сизого (Б)

Nucl. vestibularis ventrolateralis голуба сизого також складається з мультиполярних та веретеноподібних нейронів (рис. 3-Б). Об'єм перикаріонів цих клітин – $212332,5 \pm 3251,2$ мкм³, що є проміжним значенням між аналого-гічними показниками досо-латерального та вентро-медіального ядер цього виду. Щільність нейронів – $1868,9 \pm 492,3$ клітин в 1 мм³.

У канюка звичайного у вентро-латеральному ядрі переважають мультиполярні нервові клітини, середній об'єм тіла яких – $39284,3 \pm 1654,5$ мкм³, а щільність – 22975 ± 1981 в 1 мм³.

Підсумувавши, ми можемо сказати що максимальні розміри перикаріонів нервових клітин спостерігаємо у вентро-латеральному вестибулярному ядрі голуба сизого, а мінімальні – у папужки хвилястого. Щільність нейронів зростає в такому порядку: голуб, папужка, канюк (табл. 1).

У *nucl. vestibularis ventromedialis* папужки виявлено мультиполярні та веретеноподібні нейрони (рис. 4-А). Середній об'єм тіл мультиполярних нейронів – $9554,6 \pm 423,3$ мкм³, у той час як середній об'єм перикаріонів веретеноподібних нейронів – у межах $8050,9 \pm 332,1$ мкм³. Щільність нервових клітин у ядрі – $23609,7 \pm 2136,4$ нейронів в 1 мм³ (середній показник серед досліджуваних ядер цього виду).

У вентро-медіальному вестибулярному ядрі голуба сизого виявлено нейрони двох типів –

веретеноподібні та мультиполярні (рис. 4-Б). Середнє значення об'єму перикаріонів мультиполярних нейронів становить $46523,9 \pm 1134,1$ мкм³, у той час як середній об'єм тіл веретеноподібних нейронів менший – $8109,3 \pm 396,6$ мкм³. Щільність нервових клітин у ядрі – $5697,5 \pm 436,8$ нейронів в 1 мм³, що є максимальним показником серед досліджуваних ядер цього виду.

Результати досліджень *nucl. vestibularis ventromedialis* канюка звичайного засвідчують, що до складу цієї структури входять переважно мультиполярні нейрони (рис. 4-В). Середній об'єм перикаріонів цих нервових клітин становить $20963,6 \pm 842,5$ мкм³. Веретеноподібні клітини трапляються рідше, їхні розміри дещо менші (табл. 1). Щільність нервових клітин у цьому ядрі – $16454,4 \pm 732,7$ в 1 мм³.

Отже, максимальні розміри перикаріонів нервових клітин спостерігаємо у вентро-медіальному вестибулярному ядрі голуба сизого, а мінімальні – у папужки хвилястого. Щільність нейронів зростає в такому порядку: голуб, канюк, папужка (табл. 1).

Висновки

У вестибулярних ядрах усіх досліджуваних видів переважають мультиполярні нейрони.

Крім них, трапляються також веретеноподібні нервові клітини.

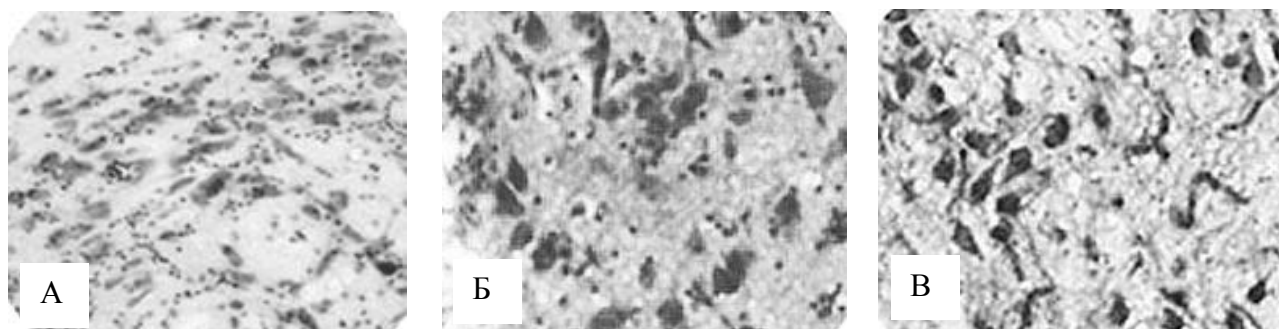


Рис. 4. Нейрони *nucl. vestibularis ventromedialis* папужки хвилястого (А), голуба сизого (Б) та канюка звичайного (В)

Результати морфометричних досліджень вестибулярних ядер папужки хвилястого, голуба сизого, канюка звичайного ($p \leq 0,05$)

Розміри перикаріонів нейронів та їх щільність у вестибулярних ядрах	Досліджуваний вид		
	папужка хвилястий	голуб сизий	канюк звичайний
N.v.dorsolateralis			
<i>Мультіполярні нейрони</i>	n=20	n=20	n=20
V (перикаріона)	20700,5±2031,1	347037,7±16425,1	53792,4±2057,0
Щільність (в 1мм ³)	1259,3±83,1	1633,9±341,4	16366,4±1413,3
N.v.ventrolateralis			
<i>Мультіполярні нейрони</i>	n=20	n=20	n=20
V (перикаріона)	14943,2±921,7	212332,2±3251,2	39284,3±1654,5
Щільність (в 1мм ³)	12488,5±712,5	1868,9±492,5	22975±1981
N.v.ventromedialis			
<i>Мультіполярні нейрони</i>	n=20	n=20	n=20
V (перикаріона)	9554,6±423,3	46523,9±1134,1	20963,6±842,5
<i>Веретеноподібні нейрони</i>	n=20	n=20	n=20
V (перикаріона)	8050,9±332,1	8109,3±396,6	10067,2±443,9
Щільність (в 1мм ³)	23609,7±2136,4	5697,5±436,8	16554,4±732,7

У всіх досліджуваних тварин найбільші розміри перикаріонів нейронів зафіксовано в nucl. vestibularis dorsolateralis.

У канюка звичайного найбільшу щільність нейронів спостерігали в nucl. vestibularis ventrolateralis, в інших досліджуваних видів – у nucl. vestibularis ventromedialis.

Література

1. Андреева, Н. Г.; & Обухов, Д. К. *Эволюционная морфология нервной системы позвоночных*; Лань: Санкт-Петербург, 1999.
2. Arends, J. J. A.; Allan, R. W.; & Zeigler, H. P. Organization of the cerebellum in the pigeon (*Columba livia*): III. *Corticovestibular connections with eye and neck premotor areas*. *Journal of comparative neurology*; 1991, 306 (2), 273–289.
3. Arends, J. J. A.; & Zeigler, H. P. Organization of the cerebellum in the pigeon (*Columba livia*): I. *Corticonuclear and corticovestibular connections*. *Journal of comparative neurology*; 1991, 306 (2), pp 221–244.
4. Arends, J. J. A.; & Zeigler, H. P. Organization of the cerebellum in the pigeon (*Columba livia*): II. *Projections of the cerebellar nuclei*. *Journal of comparative neurology*; 1991, 306 (2), pp 245–272.
5. Correia, M. J.; Eden, A. R.; Westlund, K. N.; & Coulter, J. D. A study of some of the ascending and descending vestibular pathways in the pigeon (*Columba livia*) using anterograde transneuronal autoradiography. *Brain research*; 1983, 278 (1), pp 53–61.
6. Zeier, H.; & Karten, H. J. The archistriatum of the pigeon: organization of afferent and efferent connections. *Brain research*; 1971, 31 (2), pp 313–326

7. Karten, H. J. The ascending auditory pathway in the pigeon (*Columba livia*) II. *Telencephalic projections of the nucleus ovoidalis thalami*. *Brain research*; 1968, 11 (1), pp 134–153.

8. Pakan, J. M.; Graham, D. J.; Iwaniuk, A. N.; & Wylie, D. R. Differential projections from the vestibular nuclei to the flocculus and uvula-nodulus in pigeons (*Columba livia*). *Journal of Comparative Neurology*; 2008, 508 (3), pp 402–417.

9. Wild J. M. A non-thalamic pathway contributes to a whole body map in the brain of the budgerigar. *Brain Research*; 1997, 179 (2), pp 393–405.

10. Wild J. M. *Reciprocal connections between primary and secondary auditory pathways in the telencephalon of the budgerigar (Melopsittacus undulatus)*. *Brain Research*; 1997, 149 (1), pp 29–46.

11. Gutiérrez-Ibáñez, C.; Iwaniuk, A. N.; & Wylie, D. R. The independent evolution of the enlargement of the principal sensory nucleus of the trigeminal nerve in three different groups of birds. *Brain, behavior and evolution*; 2009, 74 (4), pp 280–294.

12. von Bartheld, C. S.; & Giannesi, F. The paratympenic organ: a barometer and altimeter in the middle ear of birds? *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*; 2011, 316 (6), pp 402–408.

13. Maklad, A.; Reed, C.; Johnson, N. S.; & Fritsch, B. Anatomy of the lamprey ear: morphological evidence for occurrence of horizontal semicircular ducts in the labyrinth of *Petromyzon marinus*. *Journal of anatomy*; 2014, 224 (4), pp 432–446.

14. Karten, H. J.; & Hodos, W. A stereotaxic atlas of the brain of the pigeon: *Columba livia*. Citeseer, Vol 696, 1967.