

**Природа Західного Полісся та прилеглих територій**

УДК 591.85

**Я. А. Омельковець** – кандидат біологічних наук, доцент кафедри зоології Волинського національного університету імені Лесі Українки;**М. В. Березюк** – аспірант кафедри зоології Волинського національного університету імені Лесі Українки за напрямом “Екологія”**Порівняння макро- і мікрморфології мозочка в представників різних класів на прикладі ящірки прудкої, перепела звичайного, підковоноса великого***Роботу виконано на кафедрі зоології  
ВНУ ім. Лесі Українки*

Наведено результати дослідження макроморфології мозочка та цитоархітектоніки кори в представників різних класів: ссавців – на прикладі підковоноса великого (*Philobhus ferrumeuinum*), птахів – перепела звичайного (*Coturnix coturnix*), плазунів – ящірки прудкої (*Lacerta agilis*). Виявлено відмінності в будові мозочка, пов'язані із середовищем проживання, ступенем локомоторної активності, опануванням повітряного простору.

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

**Омельковець Я. А., Березюк М. В. Сравнение макро- и микроморфологии мозжечка у представителей разных классов на примере ящерицы прыткой, перепела обыкновенного, подковоноса большого.** Наводятся результаты исследования макроморфологии мозжечка и цитоархитектоники коры у представителей разных классов: млекопитающих – на примере подковоноса большого (*Philobhus ferrumeuinum*), птиц – перепела обыкновенного (*Coturnix coturnix*), пресмыкающихся – ящерицы прыткой (*Lacerta agilis*). Излагаются отличия в строении мозжечка, связанные со средой обитания, степенью локомоторной активности, овладением воздушным пространством.

**Ключевые слова:** птицы, млекопитающие, пресмыкающиеся, мозжечок, кора мозжечка, цитоархитектоничный слой, нейрон.**Omelkovets Ya. A., Berezuk M. V. Comparison of Makro- and Mikromorfologiya Cerebellum for the Representatives of Different Classes on the Example of Lizard Quick, Perepela Reserve, Pidkovonosa Large.**

The results of research of macromorphology of cerebellum are resulted and citoarkhitektoniki of bark for the representatives of different classes. Savci – on the example of pidkovonosa large (*Philobhus ferrumeuinum*), birds – quail ordinary (*Coturnix coturnix*), reptiles – lizard of quick (*Lacerta agilis*). Viyavleno difference in the structure of cerebellum the lives related to the environment, by the degree of lokomotornoy activity, capture of air space.

**Key words:** birds, savci, reptiles, cerebellum, bark of cerebellum, citoarkhitektonichny layer, neuron.

**Постановка наукової проблеми та її значення.** Нервова система належить до інтегративних систем. Це об'єднання спеціальних клітин, які сприймають передають, опрацьовують та зберігають інформацію про зовнішнє середовище та внутрішній стан організму. Координацію і контроль усіх видів рухової активності виконує мозочок. Це надсегментарний центр, який є не лише керівним органом рухової системи, а й отримує аферентну слухову інформацію. У філогенезі тваринного світу загальний план будови мозочка є незмінним, з'являються лише відмінності, характерні для кожного класу.

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

Вибір об'єктів 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. Вищеназвані класи належать до однієї екологічної групи – повітряних тварин. Плазуни – наземні тварини – рухаються відносно просто. Однак це філогенетично найближчі родичі викопних предків класу *Aves*.

**Формулювання мети та завдань статті.** Дослідити макроморфологію мозочка та цитоархітектоніку його кори в ящірки прудкої, перепела звичайного й підковоноса великого, здійснити спробу виявити вплив польоту на ускладнення структур *Cerebellum* – мета статті. Завдання – вивчити особливості макроморфологічної будови мозочка у представників різних класів й

© Омельковець Я. А., Березюк М. В., 2010

екологічних груп, які відрізняються складністю локомоторної активності; здійснити цитоархітектонічне дослідження кори в ящірки прудкої, перепела звичайного, підковоноса великого; проаналізувати отримані дані у морфоекологічному аспекті.

**Матеріали й методи.** Матеріалом для дослідження слугував мозочок 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].

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

$$V = \frac{P}{6} ab^2, \text{ де } a \text{ — поздовжній діаметр клітини; } b \text{ — поперечний діаметр клітини.}$$

Щільність нейронів визначали за формулою  $N_{VT} = N_{ai}/D_i$ , де  $N_{ai}$  – кількість нейронів, підрахованих на одиниці площі випадкового зрізу,  $D_i$  – середній “тангенційний” діаметр клітини [5].

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

$$I = \frac{n}{\sqrt[3]{V}}, \text{ де } n \text{ — лінійний показник; } V \text{ — об'єм головного мозку [4].}$$

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

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

**Виклад основного матеріалу й обґрунтування отриманих результатів дослідження.**

Мозочок ящірки невеликий. Він складається з тіла (*corpus cerebelli*) і вушок (*auriculae*). У рухові ящірки важливу роль відіграють хвилеподібні рухи тулуба та хвоста, і аурикули є стабілізуючим центром [2]. В еволюційному плані вони з'явилися ще в круглоротих. Основну частину маси мозочка перепела складає тіло, вушка чи клапоть (*floculi*) розвинені слабо (рис. 1, 2). Ця частина забезпечує рівновагу тіла й пов'язана із зовнішнім вухом [2].



**Рис. 1.** Поперечний переріз через головний мозок птахів:

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

Аурикулярні ділянки ящірки та перепела представлені латеральними ділянками кори гранулярного шару. У перепела присутні й інші цитоархітектонічні шари, однак вони тонкі [1].

Спільною рисою в будові мозочка перепела та ящірки є відсутність півкуль, що засвідчує філогенетичну близькість їх предків [12]. У ссавців середня частина мозочка – черв'як – і розміщені латерально півкулі мозочка, набагато складчастіші й мають глибші борозни, ніж кора великого мозку [11].



**Рис. 2.** Головний мозок перепела звичайного. Вид згори:

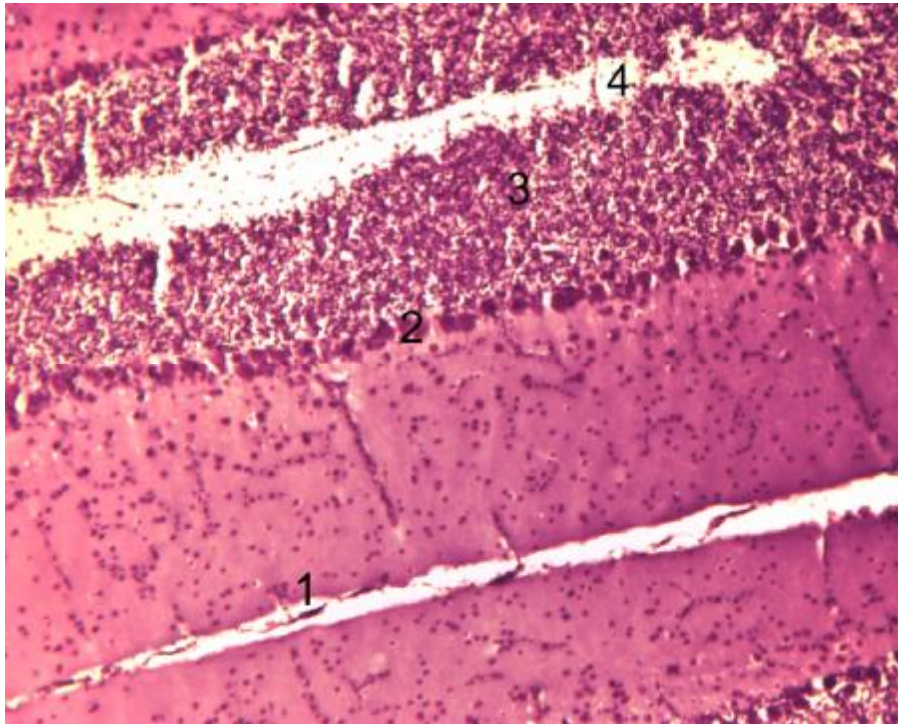
1 – нюхові цибулини; 2 – півкулі мозку; 3 – вушка мозочка; 4 – мозочок; 5 – довгастий мозок

Мозочок перепела поділений на десять часточок, об'єднаних у три частки – передню, середню та задню.

У мозочку великого підковоноса виражена межа між 1-ю, 2-ю, 4-ю, 5-ю часточками передньої частки, а третя недиференційована. Шоста і сьома часточки задньої частки черв'яка отримують сенсорну аферентацію. Треба зазначити, що між 5-ю і 6-ю часточками черв'яка підковоноса виявлена досить значна за розмірами субчасточка [11].

Відносна маса мозочка серед досліджуваних видів зростає в такому порядку: ящірка прудка (3,44 %), перепел звичайний (10 %), підковоніс великий (17,9 %). Як видно, 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 складає 13,6 %, а площа кори – 33,3 % від сумарної площі всього головного мозку [11]. Порівнюючи мозок птахів та плазунів, навіть шляхом візуальної оцінки можна зробити висновок, що об'єм цього відділу більший у перепела, ніж у представника класу плазунів [12].

Для досліджуваних видів характерна наявність кори (рис. 3). Її відносна товщина найбільша в ящірки. Однак це не є свідченням прогресивної організації *Cerebellum* плазунів. Поверхня мозочка рукокрилих та птахів складчаста, що дає змогу збільшити об'єм та площу кори. Прогресивною ознакою є також більша, ніж у ящірки, щільність нервових клітин [10].



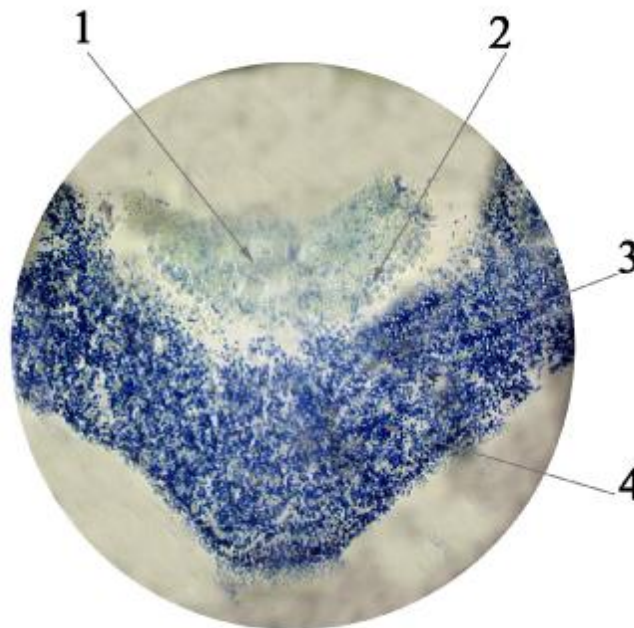
**Рис. 3.** Кора мозочка перепела звичайного  $\times 100$ :  
1 – молекулярний шар; 2 – гангліїний шар; 3 – шар клітин-зерен; 4 – біла речовина мозочка

Кора мозочка досліджуваних рукокрилих має максимальну товщину на вершині, а мінімальну – на дні звивини [11]. Гістологічна у всіх досліджуваних видів кора характеризується поділом на цитоархітектонічні шари: молекулярний, гангліїний, зернистий. На фронтальних зрізах мозочок ящірки нагадує чашу, утворену клітинами зернистого шару. У заглибленні цієї чаші лежить молекулярний шар (рис. 4). Вищеназвані шари розділені клітинами Пуркінє [11].

Для рукокрилих та птахів характерна така структура кори: у молекулярному шарі диференційовані кошикоподібні та зірчасті клітини, у гангліїному – клітини Пуркінє, у зернистому – клітини-зернини та клітини Гольджі. Усі шари чітко розмежовуються (рис. 3).

Щодо відносної товщини молекулярного та зернистого шарів, то їх товщина зростає в такому порядку: підковоніс великий, перепел звичайний, ящірка прудка, а гангліїного – у зворотному.

В усіх досліджуваних видів клітини молекулярного шару диференційовані на кошикоподібні й зірчасті. Ці нейрони майже не відрізняються розміром та формою у ящірки звичайної й 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 ми зафіксували в підковоніса та перепела (їх об'єми майже рівні). Щодо відповідного показника кошикоподібних клітин, то він зростає у такому порядку: підковоніс великий, ящірка звичайна, перепел звичайний. У міру ускладнення *Crebellum* розміри перекаріонів кошикоподібних та зірчастих клітин зменшуються, це є прогресивною рисою [12]. Для птахів характерне галуження аксонів кошикоподібних клітин, які формують висхідні, низхідні та низхідні повздовжні волокна. Висхідні та повздовжні утворюють контакти з дендритами гангліїних клітин, а низхідні обплітають та контактують з аксонами клітин Пуркінє [2, 10].



**Рис. 4.** Фронтальний зріз мозочка ящірки прудкої:  
1 – молекулярний шар; 2 – шар клітин Пуркінєс; 3 – зернистий шар; 4 – клітина Гольджі

Гангліїний шар у представників усіх класів представлений великими клітинами – клітинами Пуркінєс (рис. 3, 5). Вони утворюють межу між молекулярним та зернистим шарами (рис. 2). У ящірки ці клітини утворюють 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 [12]. Для птахів характерний один ряд клітин Пуркінєс, через це зменшується відносна товщина гангліїного шару. Цей показник найменший у підковоноса й становить  $17 \pm 0,6$  мкм. Морфометричні показники грушеподібних клітин найбільші в підковоноса ( $17,0 \pm 0,54$  мкм – поздовжній діаметр та  $11,4 \pm 0,42$  – поперечний), а найменший – у ящірки ( $9,3 \pm 0,0081$  та  $5,96 \pm 0,0037$ , відповідно). Щільність є обернено пропорційним параметром до об’єму, найбільша вона у представника птахів, а найменша – у ссавців (табл. 1). У міру ускладнення локомоції відбувається розростання відростків грушеподібних нейронів [10]. Арборизація клітин Пуркінєс “змушує” їхні соми розштовхуватися, що робить гангліїний шар рихлішим та приводить до зменшення щільності. Однак прогресивною рисою в цьому випадку є не зменшення розмірів та зростання щільності, а кількість клітин-зерен та клітин молекулярного шару, що припадають на одну клітину Пуркінєс.

Таблиця 1

Результати морфометричних досліджень мозочка представників різних класів

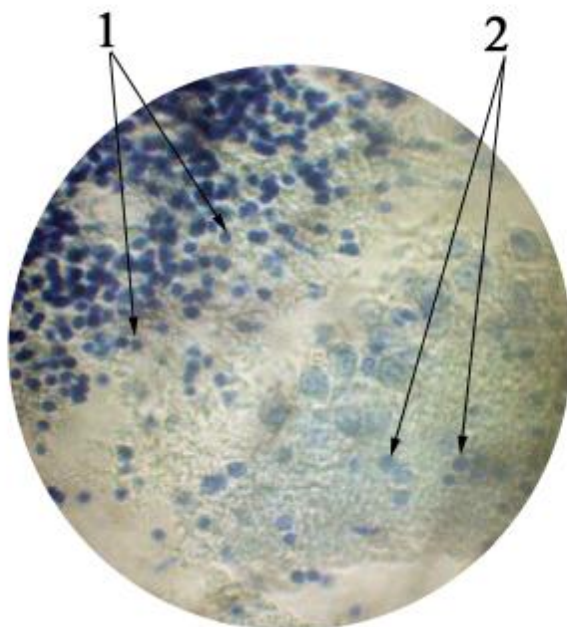
Показник	Ящірка прудка	Перепел звичайний	Підковоніс великий
	n = 5	n = 5	n = 5
Маса тіла (г)	$10,9 \pm 0,06$	$350 \pm 0,5$	–
Маса головного мозку (г)	$0,029 \pm 0,0014$	$1,5 \pm 0,009$	3,74
Відносна маса головного мозку (% від маси тіла)	0,27	0,29	–
Маса мозочка (г)	0,0010	0,1	0,067
Відносна маса мозочка (від маси головного мозку, %)	3,44	10,0	–

Середня товщина кори мозочка (мкм)	408,9 ± 19,6	260,3 ± 7,0	390 ± 33,2
<b>I</b>	<b>1330,9</b>	<b>200,3</b>	<b>54,2</b>
<i>Молекулярний шар</i>			
Товщина (мкм)	211 ± 13,2	152,4 ± 2,4	104 ± 9,3
<b>I</b>	<b>686,8</b>	<b>117,2</b>	<b>14,5</b>
<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 <sup>3</sup> )	120,1 ± 5,3	180,0 ± 5,8	82,2 ± 7,3
Щільність (в 1 мм <sup>3</sup> )		63524 ± 132	20971 ± 5738,8
<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 <sup>3</sup> )	117,1 ± 6,5	58,8 ± 1,3	66 ± 6,9
Щільність (в 1 мм <sup>3</sup> )	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
<b>I</b>	<b>90,2</b>	<b>22,0</b>	<b>2,4</b>
<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 <sup>3</sup> )	174,2 ± 2,75	1055,2 ± 13,7	1183 ± 86,2
Щільність (в 1 мм <sup>3</sup> )	105425 ± 5423	23648 ± 73	10198 ± 727,3
<i>Зернистий шар</i>			
Товщина (мкм)	145,95 ± 2,12	124 ± 3,9	271 ± 33,0
<b>I</b>	<b>475,1</b>	<b>95,3</b>	<b>37,7</b>
<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 <sup>3</sup> )	20,6 ± 0,37	20,0 ± 3,1	18 ± 1,2
Щільність (в 1 мм <sup>3</sup> )	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 <sup>3</sup> )	89,2 ± 3,14	367 ± 3,2	400 ± 32,4
Щільність (в 1 мм <sup>3</sup> )	3053232 ± 132451	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.

Зернистий шар є внутрішнім шаром кори мозочка. Його клітини безпосередньо контактують із білою речовиною. У плазунів він нагадує чашу, у якій лежать всі інші цитоархітектонічні шари кори мозочка. Товщина зернистого шару зменшується в такому порядку: ящірка звичайна (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). Розміри клітин-зерен зменшуються у такому порядку: ящірка, перепел, підковоніс (табл. 1). Наші дослідження показують, що щільність клітин-зерен у ящірок 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 Пуркінє [12].

У зернистому шарі вже у ящірки чітко диференційовані клітини Гольджі. Щільність їх у досліджуваних видів найменша серед усіх типів клітин мозочка (табл. 1). У птахів це великі нейрони. Дендрити деяких із цих клітин галузяться в межах цього шару, а інших доходять до молекулярного. Просторово вони утворюють фігуру, схожу на циліндр. Аксони клітин Гольджі утворюють гальмівні контакти з дендритами клітин-зерен [1].



**Рис. 5.** Кора мозочка плазунів: 1 – клітини-зерна, 2 – кошикоподібні клітини

#### **Висновки та перспективи подальших досліджень**

1. Висока відносна маса мозочка та складна його структурна організація в підковоноса великого, на нашу думку, пов'язані з досконалим польотом й ехолокаційними властивостями виду.
2. Прогресивною рисою в корі мозочка птахів та рукокрилих є чітко відмежовані цитоархітектонічні шари.
3. Прогресивною рисою в будові мозочка птахів та рукокрилих є зменшення розмірів нейронів молекулярного та гранулярного шарів і зростання їх щільності.
4. У міру ускладнення мозочка дендрити клітин Пуркінє розростаються, а тіла відштовхуються. Відповідно, зі зменшенням щільності ганглійного шару збільшується кількість клітин-зерен, кошикоподібних та зірчастих, що припадають на одну клітину Пуркінє. Це також є прогресивною ознакою.

#### **Література**

1. Автандилов Г. Г. Морфология патологии / Автандилов Г. Г. – 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. – Т. 69, № 12. – С. 57–61.
5. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – 3-е изд. – М. : Высш. шк., 1980. – 293 с.
6. Мозжечек и структуры ствола мозга // Труды VI симпозиума по проблеме “Структурная и

- функциональная организация мозжечка”. – Ереван, 1995. – 397 с.
7. Порівняльна макроморфологічна характеристика головного мозку деяких комахоїдних, нижніх приматів і рукокрилих / Я. Омельковець, Р. Лихотоп, К. Сологор, Н. Ільчук // Наук. вісн. ВДУ. Біол. науки. – 1998. – № 4. – С. 73–76.
  8. Попов С. О гистогенезе коры мозжечка : дис. ... д-ра мед. наук / С. О. Попов. – М., 1996. – 155 с.
  9. Савельев С. В. Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных / Савельев С. В. – М. : ГЕОТАР-МЕД, 2001. – 272 с.
  10. Hackethal N. Zum problem einfacher Strukturen im Corpus cerebelli der placentalen Sauger // J. Hirnforsch. – 1971/72. – 13. – Jfc 4. – S. 279–290.
  11. Сравнительная макро- и микроморфология мозжечка рыжей вечерницы и большого подковоноса / Я. А. Омельковець // Вестник зоологии. – 1993. – № 5. – С. 84–87.
  12. Порівняльна цитоархітектоніка мозочка ящірки прудкої і горобця хатнього / Я. А. Омельковець, О. В. Гелета // Наук. вісн. ВДУ. Біол. науки. – 2007. – № 5. – С. 126–130.

Адреса для листування:

43025, м. Луцьк, просп. Волі, 13,  
Волинський національний університет імені Лесі Українки,  
біологічний факультет

Статтю подано до редколегії  
29.06.2010 р.