

ПОРІВНЯННЯ ЦИТОАРХІТЕКТОНІКИ КОРИ МОЗОЧКА ПТАХІВ РІЗНИХ ЕКОЛОГІЧНИХ ГРУП

Я. А. Омельковець, М. В. Березюк

Волинський національний університет імені Лесі Українки, кафедра зоології.

*Наведено результати дослідження цитоархитектоники кори мозочка лиски європейської (*Fulica atra*), перепела звичайного (*Coturnix coturnix*), голуба припутня (*Columba palumbus*), курки свійської (*Galus galus*). Встановлено залежність між ступенем рухової активності, що пов'язана з середовищем життя та розвитком *Cerebellum* цих тварин.*

Ключові слова: птахи, мозочок, кора мозочка, цитоархитектонічний шар, нейрон.

Omelkovets' Ya. A., Berez'uk M.V. Comparison of citoarkhitektoniki cerebellum of birds of different ecological groups. The results of research of citoarkhitektoniki of bark of cerebellum of (*Fulica atra*), (*Coturnix coturnix*), (*Columba palumbus*), (*Galus galus*). Dependence is set between the degree of motive activity which is related to the environment of life and development of *Cerebellum* of these animals.

Key words: birds, cerebellum, bark of cerebellum, citoarkhitektonichniy layer, neuron.

Вступ

Мозочок — це структура, загальний план будови якої майже не змінився у процесі еволюційного розвитку тваринного світу. Однак, розміри мозочка і обсяг його функцій істотно зазнали змін. Мозочок є типовою надсегментарною структурою, аферентні та еферентні зв'язки якої починаються і закінчуються в інших відділах мозку. Він впливає на функції деяких автономних центрів, проте головна його роль — це забезпечення узгодженої рухової активності, подолання в моториці двох основних властивостей маси — тяжіння та інерції, підтримання пози [9]. Мозочок — головний керівний орган рухової системи, який здійснює координацію і контроль усіх видів рухів — від простих рухових актів до складних форм поведінкової рухової активності. Ступінь розвитку *Cerebellum* залежить від багатьох факторів, зокрема від складності рухової активності конкретного виду тварин [6].

Не дивлячись на те, що у фізіологічному та морфологічному плані мозочок хребетних вивчений досить добре, існує небагато праць автори яких дають комплексне порівняння його будови у різних класах, і ще менше таких, які б відображали макро- і мікоморфологічні особливості будови цього відділу мозку в представників різних екологічних груп в середині того чи іншого класу. Накопичені сучасною наукою дані переконливо засвідчують необхідність відмови від прямолінійних уявлень про еволюцію головного мозку загалом та його окремих відділів зокрема [1,5]. Для отримання чітких уявлень про еволюцію *Cerebellum* та вплив на його будову адаптивних пристосувань вивчення цієї структури в окремих “найбільш типових” представників різних класів недостатньо. Тому особливої актуальності набувають комплексні морфо-екологічні дослідження мозочка у представників різних екологічних груп в середині кожного класу наземних хребетних, результати яких дозволяють не лише виявляти відмінності в будові цього відділу мозку, викликані адаптацією до тих чи інших умов навколишнього середовища, але й простежити схожі тенденції еволюційних перетворень в екологічних групах різних класів [7]. Особливий інтерес становить дослідження цієї структури у птахів — тварин, які опанували повітряний простір. Локомоція птахів характеризується значною динамікою рухів, що потребує чіткої координації роботи м'язів.

Мета дослідження - порівняти особливості цитоархитектоники кори мозочка лиски європейської (*Fulica atra*), перепела звичайного (*Coturnix coturnix*), голуба припутня (*Columba palumbus*), курки свійської (*Galus galus*) і дати пояснення виявленим відмінностям в морфо-екологічному аспекті. Цій меті були підпорядковані завдання:

1. провести макроморфологічне дослідження мозочка представників різних екологічних груп птахів, зокрема визначити абсолютну та відносну масу, об'єм цієї структури у об'єктів дослідження;
2. здійснити цитоархитектонічне дослідження кори мозочка у вище згаданих тварин;
3. проаналізувати кількісні співвідношення та щільність різних типів нейронів в гомологічних структурах *Cerebellum* досліджуваних видів;
4. проіндексувати отримані дані (лінійні виміри нейронів, товщину цитоархитектонічних шарів кори) для подальшого порівняння у тварин із різними розмірами та вагою тіла і мозку;

5. порівняти будову досліджених структур у представників різних екологічних груп класу Aves;
6. здійснити аналіз виявлених відмінностей в морфо-екологічному та еволюційно-екологічному аспектах з врахуванням екологічної ролі мозочка;

Матеріали та методи

Матеріалом для дослідження слугували мозочки перепела звичайного – 5 екземплярів, лиски європейської – 5 екземплярів, голуба припутня (*Columba palumbus*) – 5 екземплярів, курки свійської (*Galus galus*) – 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: $V = \frac{\pi}{6} ab^2$ – 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 [5].

Оскільки розміри й маса тіла та мозку досліджуваних тварин відрізняються, порівнювалися не лінійні показники, а їхні індекси, добуті за формулою: $I = \frac{n}{\sqrt[3]{V}}$ (де n – лінійний показник, V – 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".

Результати та обговорення

До стовбура мозку мозочок кріпиться двома парами ніжок – передніми й задніми (*pediculi anterior et posterior*). Чисельними борознами весь мозочок поділяється на десять дольок, що об'єднуються в три долі. Дольки варіюють як за розміром, так і за внутрішньою структурою [7]. Сліди передньої і задньої борозен присутні вже в ембріогенезі птахів. Цими борознами мозочок ділиться на передній, середній та задній відділи. Порожниною мозочка є четвертий шлуночок [9].

Таблиця 1. Результати морфометричних досліджень мозочка птахів.

| Показники | Курка домашня | Перепел звичайний | Лиска європейська | Голуб припутень |
|--|---------------|-------------------|-------------------|-----------------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| | n=5 | n=5 | n=5 | n=5 |
| Маса тіла (г) | 1500 ±27,0 | 350±0,5 | 700±3,1 | 304,5±9,1 |
| Маса головного мозку (г) | 3,8±0,3 | 1,5 ±0,009 | 3,6±0,02 | 2,5±0,2 |
| Відносна маса головного мозку (% від маси тіла) | 0,25 | 0,29 | 0,52 | 0,82 |
| Маса мозочка(г) | 0,4 | 0,1 | 0,35 | 0,3 |
| Відносна маса мозочка (від маси головного мозку %) | 10,5 | 10,0 | 14,5 | 12,0 |
| Середня товщина кори мозочка (мкм) | 251,0 ±7,4 | 260,3 ±7,0 | 369,1 ±9,3 | 389±8,3 |
| I | 160,9 | 200,3 | 241,1 | 288,1 |
| Молекулярний шар | | | | |
| Товщина (мкм) | 110±4,1 | 152,4 ±2,4 | 190±2,7 | 189,0±3,5 |

| I | 70,5 | 117,2 | 124,2 | 140,3 |
|-------------------------------------|--------------------------|------------------------------|------------------------------|----------------------------|
| <i>Кошикоподібні клітини</i> | | | | |
| а(мкм) | 11,7 ±2,1 | 10,9±1,7 | 8,4±1,7 | 7,9±1,0 |
| в (мкм) | 8,8±1,7 | 7,9±0,9 | 5,1±0,1 | 4,5±0,4 |
| V (мкм ³) | 231±3,9 | 180,0 ±5,8 | 150,1 ±2,4 | 125,0±2,7 |
| Щільність(в1 мм ³) | 60502 ±71 | 63524 ±132 | 70320 ±470 | 70510±105 |
| <i>Зірчасті клітини</i> | | | | |
| а(мкм) | 8,4±1,1 | 6,9±1,5 | 6,1±0,13 | 5,0±0,14 |
| в (мкм) | 6,1±0,9 | 4,2±0,09 | 3,7±0,09 | 3,0±0,1 |
| V (мкм ³) | 70,2±15 | 58,8±1,3 | 55±5,1 | 45,7±13 |
| Щільність(в1 мм ³) | 68395,7±1 53 | 71351 ±224 | 77495,5 ±253 | 75481,0±197 |
| Показники | Курка домашня | Перепел звичайний | Лиска європейська | Голуб припутень |
| <i>Гангліїний шар</i> | | | | |
| Товщина (мкм) | 37,0 | 28,6±3,4 | 22,1±1,1 | 28,5±1,2 |
| I | 23,7 | 22,0 | 14,4 | 15,1 |
| <i>Клітини Пуркіньє</i> | | | | |
| а(мкм) | 16,8 ±3,1 | 17,5±2,1 | 20,9±0,7 | 21,8±1,4 |
| в (мкм) | 6,8±1,5 | 8,9±1,6 | 11,7±0,5 | 13,3±1,7 |
| V (мкм ³) | 983,2 ±17,4 | 1055,2 ±13,7 | 1310,0 ±15,1 | 1576,3±15,7 |
| Щільність(в1 мм ³) | 24769 ±34 | 23648 ±73 | 2095±58 | 18731±48 |
| <i>Зернистий шар</i> | | | | |
| Товщина (мкм) | 105,7 ±2,1 | 124±3,9 | 157±3,1 | 161±5,7 |
| I | 67,7 | 95,3 | 102,6 | 119,2 |
| <i>Клітини зерна</i> | | | | |
| а(мкм) | 4,5± 0,08 | 4,1±0,1 | 3,0±0,08 | 2,4±0,05 |
| в (мкм) | 4,5± 0,08 | 4,1±0,1 | 3,0±0,08 | 2,4±0,05 |
| V (мкм ³) | 24,4± 0,09 | 20,0±3,1 | 15,8±0,9 | 10,3±0,7 |
| Щільність(в1 мм ³) | 1000542± 4521 | 1013745±3 981 | 1415776± 4453 | 1812457±3207 |
| <i>Клітини Гольджі</i> | | | | |
| а(мкм) | 18,1± 1,9 | 15,0±1,0 | 13,0±0,5 | 10,1±1,9 |
| в (мкм) | 9,5±0,7 | 8,0±0,5 | 7,0±0,7 | 6,0±0,7 |
| V (мкм ³) | 374±4,5 | 367±3,2 | 287,0 ±5,1 | 214,0±4,5 |
| Щільність(в1 мм ³) | 1005 ±41 | 1092±34 | 1092,1 ±78 | 1353±41 |

а – 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.

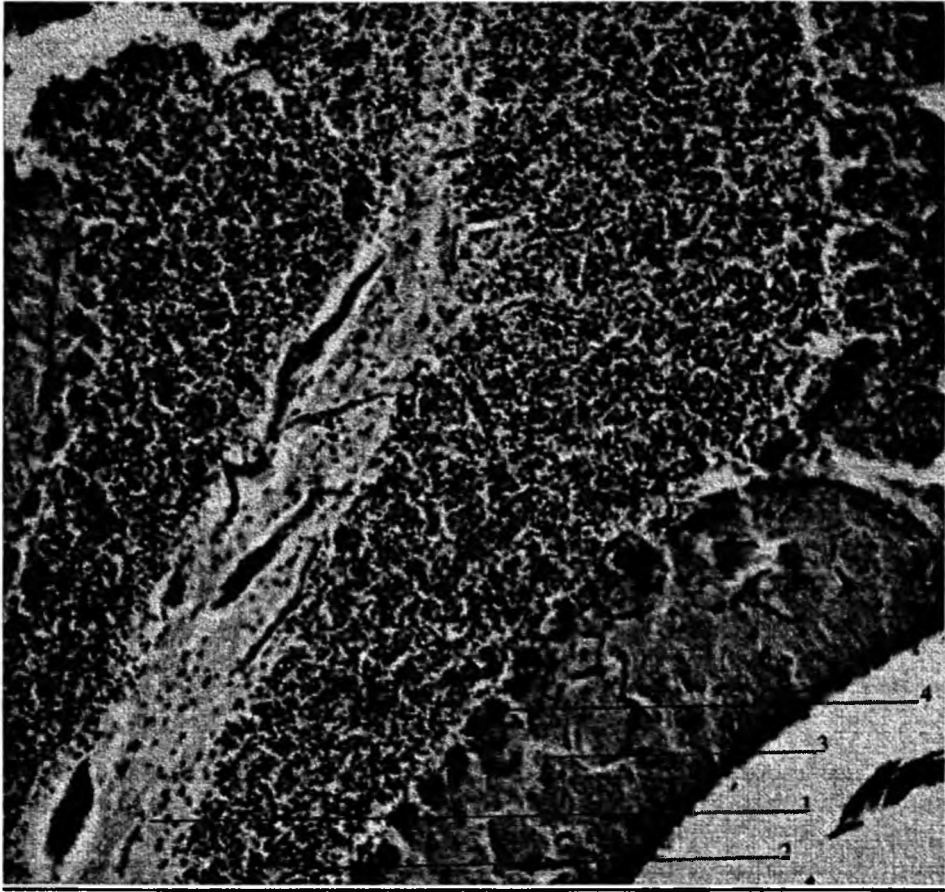


Рис. 1. Кора мозочка курки домашньої: забарвлення по Ніслю; збільшення $\times 100$.
1 – біла речовина; 2 – зернистий шар; 3 – молекулярний шар; 4 – ганглії ний шар.

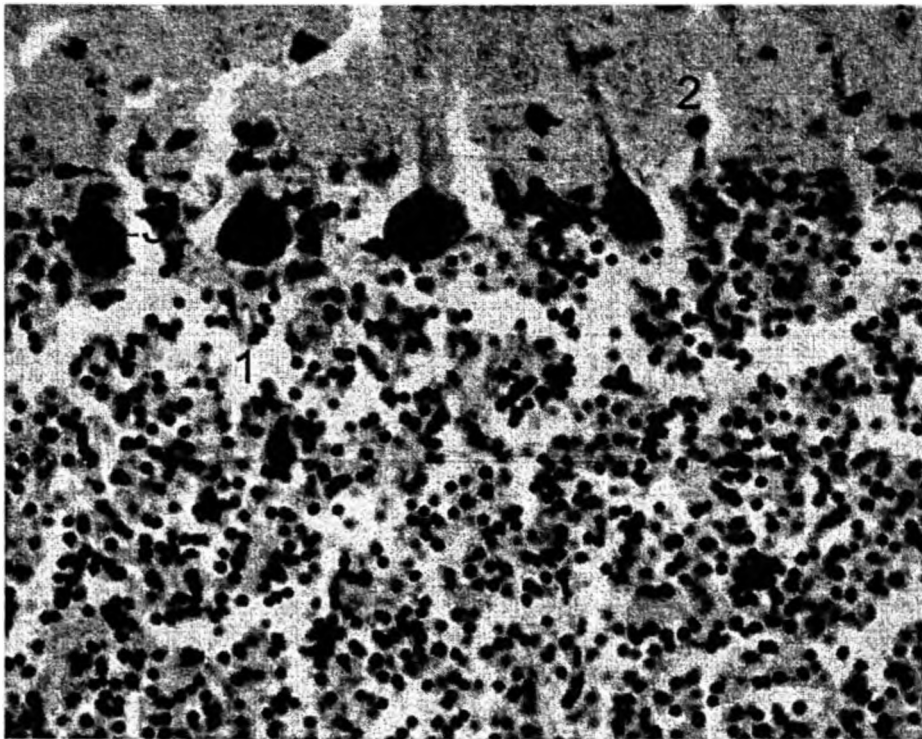


Рис. 2. Клітини кори мозочка голуба припутня: забарвлення по Ніслю; збільшення $\times 400$. 1 – клітини-зерна; 2 – молекулярний шар; 3 – клітини Пуркінє.

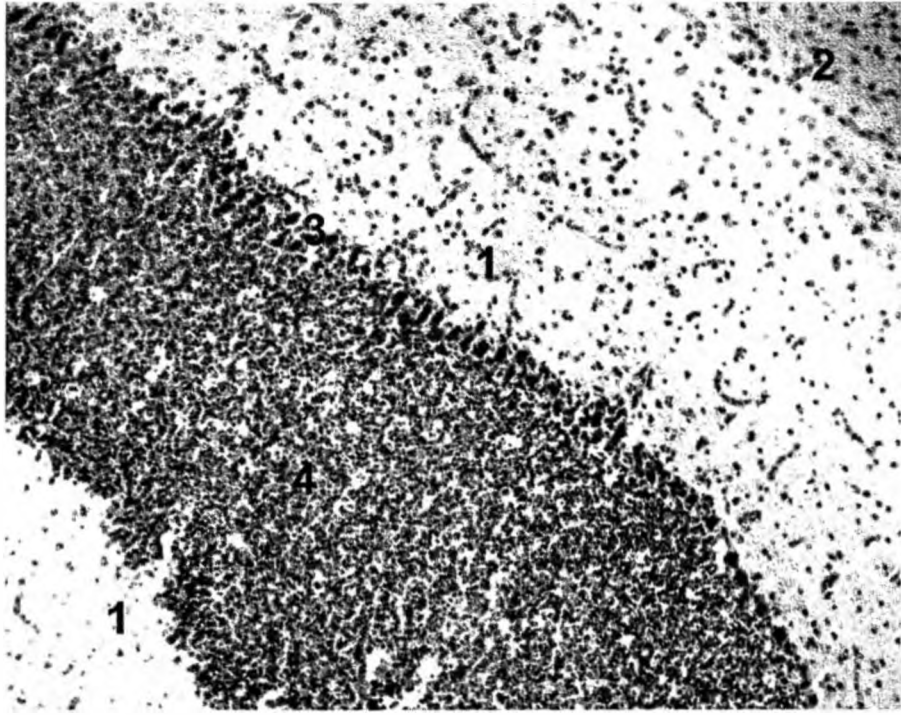


Рис. 3. Кора мозочка лиски європейської: забарвлення по Ніслю; збільшення $\times 100$.
 1 – кошикоподібні клітини молекулярного шару; 2 – зірчасті клітини молекулярного шару; 3 – гангліїний шар.



Рис. 4. Головний мозок курки домашньої. Вигляд зверху.
 1- півкулі мозку; 2 – нюхові цибулини; 3 – зорові доли; 4 – вушка мозочка; 5 – мозочок; 6 – довгастий мозок.

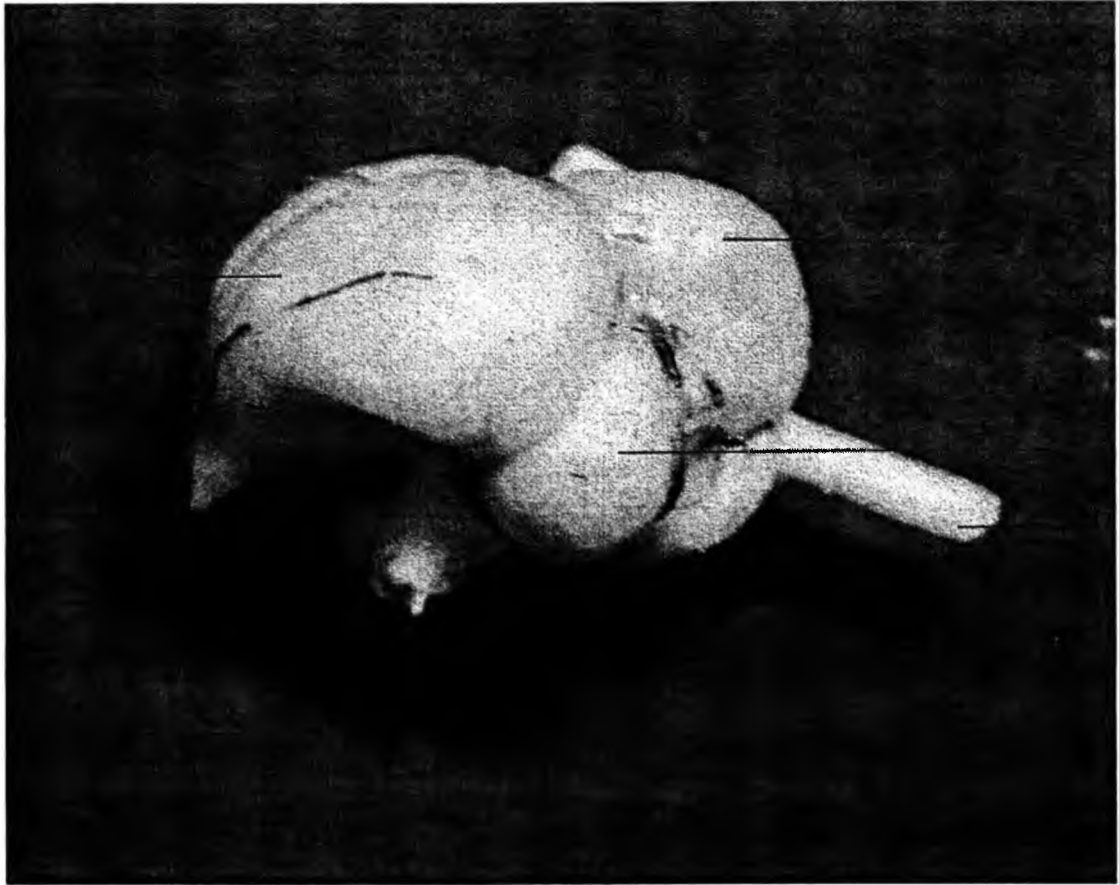


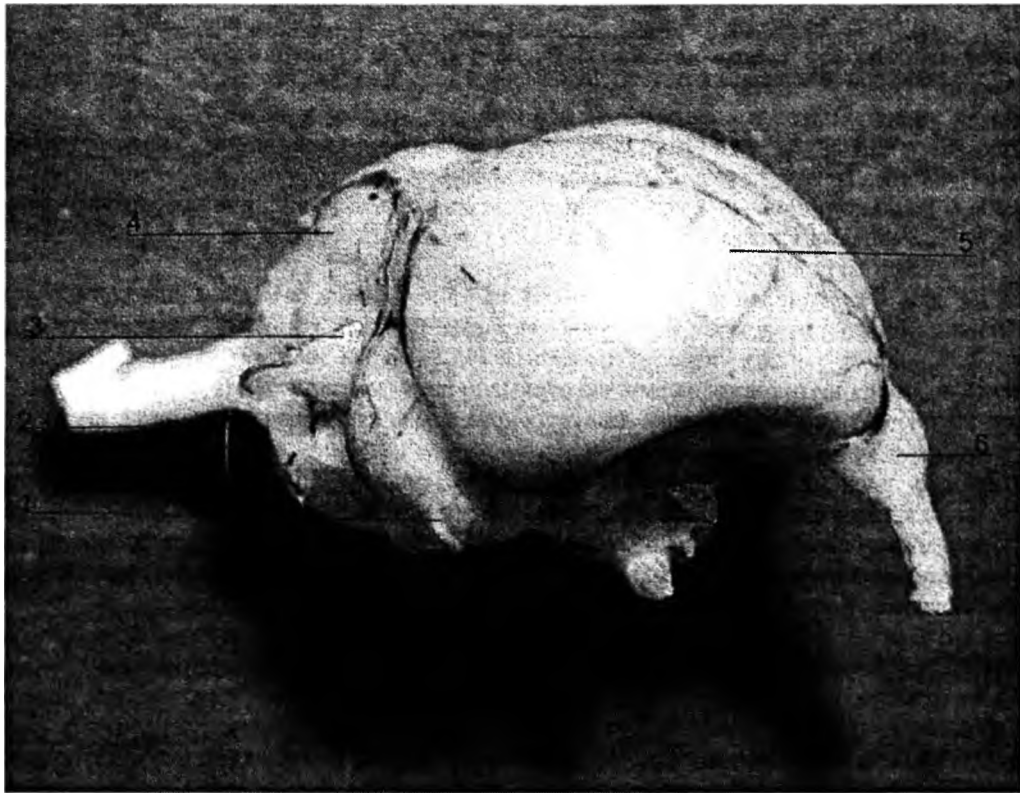
Рис. 5. Головний мозок голуба припутня. Вигляд збоку.

1- півкулі мозку; 2 – нюхові цибулини; 3– мозочок; 4 – довгастий мозок; 5 – зорові долі



Рис. 6. Головний мозок перепела звичайного. Вигляд збоку.

1- мозочок; 2 – вушка мозочка; 3 – довгастий мозок; 4 – зорові долі; 5 – півкулі мозку; 6 – нюхові цибулини.



Ч

Рис. 7. Головний мозок лиски європейської. Вигляд збоку.

1- Зорові доли; 2 – довгастий мозок; 3 – вушка мозочка; 4 – мозочок; 5 – півкулі мозку; 6 – нюхові цибулини.

Основну частину маси мозочка птахів становить тіло мозочка (*corpus cerebelli*) (рис. 4, 5). Вушка мозочка (*auriculae*) чи клапоть (*floculi*) розвинуті слабо. Ця частина є найдревнішим функціональним центром, що забезпечує рівновагу тіла та пов'язана з внутрішнім вухом. Вона представлена переважно латеральними частинами гранулярного шару, інші шари тонкі [1]. Відносна маса головного мозку і мозочка серед досліджених видів більша у голуба та лиски. При цьому різниця цих показників досить значна (табл. 1), що може свідчити про примітивність поведінкових та рухових реакцій куроподібних.

В мозочку птахів виділяють медіальне та латеральні ядра (*nucll. cerebelli medialis et lateralis*). Медіальне ядро розташоване в базальній частині мозочка [1].

Для всіх птахів характерна наявність кори, що утворюється в результаті міграції клітин до поверхні мозочка [6]. Кора мозочка відділена від перивентрикулярної області скупченням провідних шляхів, що утворюють білу речовину. Гістологічна структура кори мозочка птахів характерна для всіх хребетних: виділяють молекулярний (*stratum zonale*), гангліїний (*stratum ganglionare*) і зернистий шари (*stratum granulosum*) (рис. 1, рис. 3).

Відносна товщина кори загалом, та її молекулярного і зернистого шарів зокрема серед досліджуваних видів зростають у такому порядку: курка домашня, перепел звичайний, лиска європейська, голуб припутьень (табл. 1). Це забезпечує зростання щільності клітин, що є прогресивною ознакою [3].

Клітини молекулярного шару за морфологічними ознаками можна диференціювати на кошикоподібні та зірчасті (рис. 3).

Зірчасті клітини лежать вище кошикоподібних, вони зконцентровані у зовнішніх двох третинах шару (рис. 3). Це мультиполярні нейрони з округлим тілом, об'єм якого найменший у голуба ($45,7 \pm 13 \text{ мкм}^3$), а найбільший у курки ($70,2 \pm 1,5 \text{ мкм}^3$). Їх відростки галузяться у тій же площині, що і в клітин Пуркіньє. У клітин, що знаходяться у різних відділах змінюється орієнтація галуження. Ті, що розташовані біля поверхні направляють свої відростки в глибину шару; ті, що знаходяться в глибині – на поверхню; у клітин середніх відділів відростки розгалужені у всі боки [1].

Кошикоподібні клітини розміщуються безпосередньо над шаром клітин Пуркіньє (рис. 3). Це мультиполярні нейрони неправильної форми. Об'єми перекаріонів кошикоподібних клітин найбільші у курки домашньої, а щільність – навпаки, у голуба (табл. 1). Аксони кошикоподібних клітин проходять сагітально над кількома клітинами Пуркіньє та формують поперечні волокна, що дають кілька колатералей (висхідні повздовжні та низхідні волокна) [1;10]. Висхідні та повздовжні утворюють контакти з дендритами гангліїних клітин, а низхідні облітають сому та контактують з аксонами клітин Пуркіньє [2].

Гангліїний шар представлений найкрупнішими клітинами в корі мозочка – клітинами Пуркіньє. Вони утворюють межу між молекулярним та зернистими шарами (рис. 2). У птахів вони залягають в один ряд, за

рахунок чого зменшується відносна товщина ганглійного шару – від 23,7 у перепела до 15,1 – у голуба. Морфометричні показники грушеподібних клітин більші у голуба, а щільність, навпаки, - у курки (табл. 1). Арборизації клітин Пуркіньє “заставляє” їхні соми розштовхуватися, що робить ганглії ний шар рихлішим та приводить до зменшення щільності. Однак, 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 Пуркіньє. А цей показник безумовно вищий у голуба (табл. 1). Аксони клітин Пуркіньє починаються від базального полюсу і адресовані ядрам мозочка. На їх шляху через гранулярний шар у птахів утворюється незначна кількість колатералей, які повертаються або ж до самих клітин Пуркіньє, або до кошикоподібних клітин [1, 9].

Зернистий шар є внутрішнім шаром кори мозочка. Його клітини безпосередньо контактують з білою речовиною. Товщина цього цитоархітектонічного шару зменшується у такому порядку: голуб припутень (119,2), лиска європейська (102,6), перепел звичайний (95,3), курка домашня (67,7). Зернистий шар дуже багатий на маленькі нейрони округлої форми, які отримали назву клітин-зерен (рис. 2). Розміри клітин-зерен зменшуються, а щільність зростає у такому порядку: курка домашня, перепел звичайний, лиска європейська, голуб припутень (табл. 1).

В зернистому шарі чітко диференційовані клітини Гольджі. Щільність їх в досліджуваних видів найменша серед усіх типів клітин мозочка (табл. 1). Клітини Гольджі є крупними нейронами, об'єм їх тіл складає $214,0 \pm 4,5$ мкм³ у голуба та $374 \pm 4,5$ мкм³ у курки. Дендрити деяких з цих клітин галузяться в межах цього шару, а інших доходять до молекулярного. Просторово вони утворюють фігуру схожу на циліндр. Аксони клітин Гольджі утворюють тормозні контакти з дендритами клітин-зерен [1].

Висновки

1. Відносна маса мозку та мозочка лиски та голуба значно більші ніж у перепела та курки. Лиска належить до водоплавних перелітних птахів, голуб – мешканець переважно міських ландшафтів. Такий спосіб життя потребує більшої різноманітності та складності рухів ніж у перепела та курки. Останні належать до куроподібних, які є поганими літунами, частіше пересуваються бігаючи по землі.
2. Курка – свійська птиця, що збіднює її поведінкові акти та веде до втрати тієї різноманітності рухів, які потрібні для виживання птахам в дикій природі.
3. Прогресивною рисою в будові мозочка птахів є зменшення розмірів нейронів молекулярного та гранулярного шарів та зростання їх щільності
4. В міру ускладнення мозочка дендрити клітин Пуркіньє розростаються, а тіла відштовхуються. Відповідно, зі зменшенням щільності ганглійного шару збільшується кількість клітин-зерен, кошикоподібних та зірчастих, що припадають на одну клітину Пуркіньє. Це також є прогресивною ознакою.

Література

1. Андреева Н. Г., Обухов Д. К. Эволюционная морфология нервной системы позвоночных. - Санкт-Петербург: Лань, 1999. – 384 с.
2. Автандилов Г.Г. Морфология патологии. М.: Медицина, 1973. - 248 с.
3. Блинков С. М., Глезер И. И. Мозг человека в цифрах и таблицах. - Л.: Медицина, 1964. - 471 с.
4. Звезинцева Е. Г., Малофеева Л. И. О стереологическом методе определения площади поверхности неокортекса млекопитающих // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. - 1975. – Т. 69, № 12. - С. 57- 61.
5. Лакин Г.Ф. Биометрия. 3-е изд.- М.: Высшая школа, 1980. - 293 с.
6. Навакян Р. В. (ред.) Мозжечек и структуры ствола мозга // Труды VI симпозиума по проблеме "Структурная и функциональная организация мозжечка". - Ереван, 1995. - 397 с.
7. Омельковець Я., Лихотоп Р., Сологор К., Льчук Н. Порівняльна макроморфологічна характеристика головного мозку деяких комахощних, нижних приматів і рукокрилих // Науковий вісник ВДУ. – 1998. - № 4. - С.73 - 76.
8. Попов С. О гистогенезе коры мозжечка: Дис. д-ра мед. наук. – М., 1896. - 155 с.
9. Савельев С. В. Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных. - М.: Геотар-Мед, 2001. - 272 с.
10. Hackethal N. Zum problem einfacher Strukturen im Corpus cerebelli der placentalen Sauger // J. Hirnforsch. - 1971/72. – V.13, N 4. - S. 279 - 290.

Стаття постуила до редакції 16.06.2009 р.; Стаття прийнята до друку 30.06.2009 р.

Омельковець Я. А. - кандидат біологічних наук, доцент кафедри зоології Волинського національного університету імені Лесі Українки, e-mail: gistolab@ukr.net

Березюк М. В. - аспірант кафедри зоології Волинського національного університету імені Лесі Українки, тел. моб 80969193194, e-mail: Berezmaryia@ukr.net

Рецензент: Кузнецов І. П. - кандидат біологічних наук, старший викладач кафедри фізіології людини і тварин Волинського національного університету імені Лесі Українки.