

Ярослав Омельковець

ПОРІВНЯЛЬНО-МОРФОЛОГІЧНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ НЮХОВИХ ЦИБУЛИН ЗЕМНОВОДНИХ РІЗНИХ ЕКОЛОГІЧНИХ ГРУП

У процесі еволюції периферичні відділи дистантних аналізаторів зазнають багатьох змін, що неминуче відображається на будові центральних відділів. Особливо цікавий у цьому плані нюховий аналізатор земноводних, які першими вийшли на сушу і їх рецептори були змушені працювати в повітряному середовищі. Тому вивчення центральних відділів нюхового аналізатора цих тварин становить значну зацікавленість у філогенетичному, еколого-морфологічному та функціонально-морфологічному аспектах.

Матеріали і методи

Досліджувалися серійні зрізи *Vulbus olphactorius* жаби трав'яної (*Rana temporaria*) – 3 екземпляри; жаби ставкової (*Rana esculenta*) – 3 екземпляри та ропухи сірої (*Bufo bufo*) – 3 екземпляри, зафарбовані за методом Нісля. Такий вибір об'єктів дослідження обумовлений їх належністю до різних екологічних груп.

Товщину окремих цитоархітектонічних шарів нюхової цибулини та лінійні розміри нейронів вимірювали гвинтовим окулярним мікрометром МОВ – 1-16.

Об'єм нервових клітин та клубочків гломерулярного шару визначали за формулою: $V = \frac{\pi}{6} av^2$, де a – поздовжній діаметр клітини чи її ядра, v – поперечний діаметр клітини чи ядра.

Щільність нейронів та гломерул визначали за формулою: $N_n = \frac{N_m}{D}$, де N_m – кількість нейронів, підрахованих на одиниці площі випадкового зрізу, D – середній “тангенційний” діаметр клітини. Оскільки розміри й маса тіла та мозку досліджуваних тварин відрізняються, порівнювалися їхні індекси, добуті за формулою: $I_n = n/\sqrt{m}$ (де n – лінійний показник, m – маса тіла). Математична обробка даних виконувалася за допомогою програми “Excel-97” на ПК “Celeron-800”. Фотографування мікропрепаратів здійснювалося за допомогою цифрового апарата “Olympus C-2040”.

Результати і обговорення

У нюховій цибуліні досліджуваних тварин ми виділили п'ять цитоархітектонічних шарів: зовнішній волокнистий, гломерулярний (клубочковий), плексіморфний, зернистий, внутрішній шари волокон і глії (епендимальний). Потрібно зауважити, що оскільки у безхвостих земноводних ню-

хові цибулини частково зростаються, то концентричність в окремих шарах відсутня. Так, у медіальних ділянках *Bulbus olphactorius* зовнішній волокнистий та гломерулярний шари практично відсутні, оскільки права і ліва нюхові цибулини у цьому місці зрослися (рис. 1).

Зовнішній волокнистий шар – утворений немієлінізованими аксонами нюхових рецепторних клітин [1, с.129]. Він займає периферійне положення і найкраще розвинутий на передньому кінці та вентролатеральних ділянках *Bulbus olphactorius* (рис.2). Максимальна абсолютна товщина його спостерігається в ропухи. Відносна середня товщина його зростає в такій послідовності: жаба ставкова, жаба трав'яна, ропуха сіра (табл. 1).

Гломерулярний (клубочковий) шар (рис. 2) – утворений волокнами периферичного відділу нюхового аналізатора, які, ввійшовши в нюхову цибулину, розгалужуються і утворюють пучки, та дендритами мітральних клітин. У гломерули надходять волокна рецепторних нейронів, які сильно галузяться і утворюють вільні аксонні закінчення [2, с.129].

У досліджуваних тварин гломерулярний шар має максимальну товщину у вентральних та латеральних ділянках нюхової цибулини, тоді як у дорзальних – клубочків практично немає зовсім. Максимальна абсолютна та відносна товщина цього шару зафіксована у жаби ставкової, а найменша – у жаби трав'яної (табл. 1).

Розміри клубочків у досліджуваних тварин неоднакові і варіюють у широких межах (табл. 2). Максимальний об'єм цих структур зафіксований у жаби ставкової, а мінімальний – у трав'яної. Щільність гломерул зростає в такій послідовності: жаба ставкова, жаба трав'яна, ропуха сіра. Загалом, нюхові цибулини жаби трав'яної та ропухи сірої поступаються таким ставкової жаби в товщині гломерулярного шару, хоча щільність клубочків у них значно вища.

У ссавців за вищеназваними шарами послідовно розміщуються зовнішній плексіморфний шар, шар мітральних клітин та внутрішній плексіморфний шар [3, с.306]. Потрібно зауважити, що останній у деяких видів практично не простежується [4, с.11]. Подібна послідовність шарів описана також у гостромордої жаби [5, с.54]. Однак у досліджуваних нами тварин мітральні та пучкові клітини розміщені дифузно, що не дає змоги чітко виділити зовнішній і внутрішній плексіморфні шари та мітральний, який їх розділяє (рис. 3, 4). Тому, на наш погляд, доцільніше говорити про *єдиний плексіморфний шар*. Цей шар присутній у всіх ділянках зрізу нюхової цибулини і оточує наступний зернистий шар у вигляді кільця. Зазначимо, що в ставкової жаби абсолютна та відносна товщина плексіморфного шару значно вища, ніж в інших об'єктах дослідження (табл. 1).

Мітральні клітини, які є основними релейними структурами нюхових цибулин [1, с.14], у земноводних мають типову пірамідну форму (рис. 4). Ядро зафарбовується дещо інтенсивніше, ніж цитоплазма, ядрце видно чітко. Об'єми перикаріонів цих клітин у досліджуваних тварин дуже

Я.Омельковець Порівняльно-морфологічне дослідження нюхових цибулин земноводних різних екологічних груп

подібні. Але об'єм ядер даних клітин у жаби ставкової значно менший, ніж у представників двох інших видів (табл. 2).

Таблиця 1 Товщина цитоархітектонічних шарів нюхової цибулини земноводних (N=20)

Шари	Параметри	Види		
		Жаба ставкова	Жаба трав'яна	Ропуха сіра
Волокнистий шар (мкм)	min	58,1	140,0	180,3
	max	350,0	410,1	560,2
	M±m	241,3±9,7	226,5±12,3	323,1±15,1
	I*	69,9	76,5	89,7
Гломерулярний шар (мкм)	min	100,8	56,0	90,3
	max	420	280,2	231,7
	M±m	258,7±11,1	130,6±5,7	180,9±7,6
	I	74,98	44,1	50,3
Плексіморфний шар (мкм)	min	88,9	161,0	184,1
	max	507,5	280,3	294,7
	M±m	286,8±13,8	220,5±9,5	223,7±9,1
	I	83,1	74,5	62,1
Зернистий шар (мкм)	min	126,0	128,8	315,0
	max	581,0	350,0	620,0
	M±m	282,8±12,9	219,2±17,3	439±17,8
	I	81,97	74,1	122,0
Внутрішній шар волокон та глії (мкм)	min	75,6	17,5	28,3
	max	196	40,6	49,0
	M±m	109,2±5,1	22,9±1,7	38,9±1,47
	I	31,6	7,7	10,8

*I – індекс товщини шару, отриманий шляхом ділення середнього лінійного показника на корінь кубічний від маси тіла.

Таблиця 2. Результати мікрморфологічного дослідження нюхової цибулини земноводних.

Досліджувані структури	Параметри	Види		
		Жаба ставкова	Жаба трав'яна	Ропуха сіра
<i>Розміри клубочків гломерулярного шару</i>		(n=20)	(n=20)	(n=20)
Поздовжній діаметр (мкм)	min	15,5	10,0	12,0
	max	28,9	17,2	21,3
	M±m	19,76±1,37	14,2±0,65	16,39±0,78
	I*	5,7	4,8	4,6

Поперечний діаметр (мкм)	min	9,3	9,2	9,3
	max	15,8	15,98	16,2
	M±m	11,83±0,71	11,1±0,45	11,87±0,43
	I*	3,4	3,8	3,3
Об'єм (мкм ³)	min	701,9	443,2	679,6
	max	3777,6	2229,7	2926,9
	M±m	1570,3±103,7	981,9±53,4	1312,8±57,7
Щільність (в мм ³)	min	44520,4	55637,3	49766,5
	max	59360,5	83455,9	91238,5
	M±m	53424,5±1850,9	71401,2±3028,5	72576,1±3114,4
<i>Клітини плексиморфного шару</i>				
Мітральні клітини				
		(n=20)	(n=20)	(n=20)
Поздовжній діаметр (мкм)	min	10,0	11,8	10,7
	max	14,4	16,9	13,5
	M±m	12,4±0,48	13,9±0,58	12,2±0,29
	I*	3,6	4,7	3,4
Поперечний діаметр (мкм)	min	6,9	5,8	7,2
	max	9,7	9,1	8,8
	M±m	8,4±0,35	7,55±0,27	7,9±0,14
	I	2,4	2,6	2,2
Об'єм тіла клітини (мкм ³)	min	341,0	260,7	289,1
	max	583,8	538,4	547,4
	M±m	455,5±24,7	414,9±18,6	400,1±19,3
Поздовжній діаметр ядра (мкм)	min	4,3	4,6	5,5
	max	7,0	8,2	7,8
	M±m	5,8±0,28	6,7±0,3	6,8±0,23
	I	1,7	2,3	1,9
Поперечний діаметр ядра (мкм)	min	3,6	4,0	3,5
	max	4,8	5,6	6,0
	M±m	4,26	4,6±0,15	4,8±0,18
	I	1,2	1,6	
Об'єм ядра (мкм ³)	min	29,3	53,2	34,3
	max	83,2	132,3	127,4
	M±m	55,9±3,45	75,6±3,23	85,7±3,93
Пучкові клітини				
		(n=20)	(n=20)	(n=20)
Поздовжній діаметр (мкм)	min	6,9	6,8	9,9
	max	10,3	9,1	18,3
	M±m	8,26±0,36	7,9±0,25	14,5±0,5
	I*	2,4	2,7	4,0
Поперечний діаметр (мкм)	min	5,9	4,2	5,0
	max	7,7	6,1	6,5
	M±m	6,6±0,21	4,99±0,19	5,5±0,17
	I	1,1	1,7	1,5

Я.Омельковець. Порівняльно-морфологічне дослідження вхожих цибулин земноводних різних екологічних груп

Об'єм тіла клітини (мкм ³)	min max M±m	138,4 295,3 193,6±8,87	63,7 169,5 105,8±4,75	131,7 402,3 236,4±20,3
Поздовжній діаметр ядра (мкм)	min max M±m I	3,6 4,75 4,14±0,23 1,2	5,2 6,48 5,9±0,13 1,99	5,1 7,7 6,1±0,24 1,7
Поперечний діаметр ядра (мкм)	min max M±m I	3,4 4,3 3,7±0,16 1,1	3,0 4,0 3,5±0,09 1,2	2,7 4,0 3,3±0,13 0,92
Об'єм ядра (мкм ³)	min max M±m	21,8 41,6 29,2±1,39	27,9 48,1 37,8±1,63	22,6 64,5 35,7±1,35
Щільність клітин плексіморфного шару (в мм ³)	min max M±m	48630,7 68893,5 55520,1±2182,4	70095,6 121499,2 93460,9±4280,2	56850,7 83089,5 68658,2±2845,3
<i>Клітини зернистого шару</i>		(n=20)	(n=20)	(n=20)
Поздовжній діаметр (мкм)	min max M±m I*	4,8 5,9 5,6±0,1 1,6	5,9 6,3 6,12±0,05 2,1	4,9 5,6 5,3±0,07 1,5
Поперечний діаметр (мкм)	min max M±m I	4,3 5,8 5,0±0,14 1,5	5,3 5,6 5,4±0,04 1,8	4,2 5,4 4,8±0,13 1,3
Об'єм тіла клітини (мкм ³)	min max M±m	56,3 102,5 74,5±3,3	91,2 103,4 95,0±1,24	50,3 82,4 63,4±2,71
Щільність клітин зернистого шару (в мм ³)	min max M±m	706290,0 993220,3 803404,8±3500	628255,2 790385,6 713373,7±1832	662146,9 816647,8 754847,5±170
		6,6	7,0	33,1

*I – індекси, отримані діленням середніх значень відповідних лінійних показників на корінь кубічний від маси тіла.

Пучкові клітини плексіморфного шару земноводних подібні до мітральних за будовою і забарвленням, але менші за розмірами. Більша кількість цих клітин спостерігається в зовнішній частині плексіморфного шару. Максимальні розміри цих клітин зафіксовані в ропухи сірої, а мінімальні – в жаби трав'яної. Цікаво, що у ропухи сірої об'єм ядер пучкових клітин значно менший, ніж у трав'яної жаби, хоча самі клітини більші (табл. 2).

Щільність клітин плексіморфного шару в усіх досліджуваних тварин дещо зменшується в напрямку від переднього до заднього кінця нюхової цибулини. Загалом цей показник зростає в такій послідовності: жаба ставкова, ропуха сіра, жаба трав'яна.

Зернистий шар розміщений за плексіморфним (рис. 1) і складається з дрібних клітин. Це округлі нейрони, ядро яких інтенсивно зафарбоване і займає більшу частину клітини.

Товщина зернистого шару зростає в такому порядку: жаба трав'яна, жаба ставкова, ропуха сіра (табл. 1).

Найменші розміри клітин-зерен спостерігаються в ропухи сірої, а найбільші – в жаби трав'яної. Максимальна щільність їх зафіксована в жаби ставкової, а мінімальна – в жаби трав'яної (табл. 2).



Рисунок 1. Фронтальний зріз нюхових цибулин ропухи сірої. 1 – зернисті шари правої (зліва) та лівої (справа) нюхових цибулин; 2 – плексіморфний шар; 3 – гломерулярний шар ($\times 100$).



Рисунок 2. Ростральна частина лівої нюхової цибулини ропухи сірої.
1 – волокнистий шар; 2 – гломерулярний шар; 3 – плексіморфний шар.
Фронтальний зріз (x100).



Рисунок 3 Фронтальний зріз нюхової цибулини жаби ставкової.
1 – гломерулярний шар; 2 – плексіморфний шар; 3 – зернистий шар (x100).

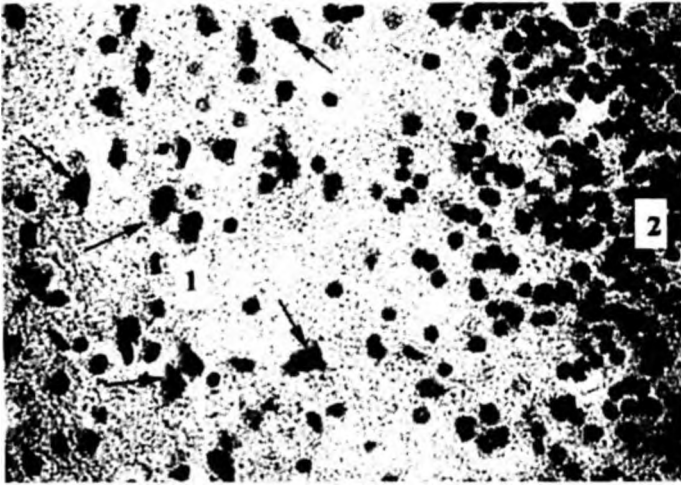


Рисунок 4. Плексіморфний (1) та зернистий (2) шари нюхової цибулини жаби трав'яної. Мітральні клітини (вказані стрілками) розміщені не впорядковано. Фронтальний зріз ($\times 200$).



Рисунок 5. Епендимальний (1), плексіморфний (2) та зернистий (3) шари нюхової цибулини ропухи сірої. Клітини епендими утворюють темну смужку, оскільки розміщені шільніше і більш упорядковано, ніж зернисті. Фронтальний зріз ($\times 100$).

Внутрішній шар волокон та глії (епендимальний шар) розміщується в центральній частині нюхової цибулини і досить чітко відмежований від попереднього (зернистого) шару (рис.5), оскільки його клітини дещо темніші і мають циліндричну форму. Найбільша абсолютна та відносна товщина цього шару у жаби ставкової, а найменша – у трав'яної жаби (табл. 1).

Аналіз отриманих даних дозволяє зробити висновок, що нюхові цибулини в досліджуваних видів характеризуються рядом примітивних рис: вони зрощені в медіальній частині, не мають чітко диференційованого мігрального шару та, відповідно, зовнішнього і внутрішнього плексиморфних шарів.

Оскільки роль нюхового аналізатора в життєдіяльності досліджуваних видів практично не відрізняється, марно було б, на наш погляд, очікувати якихось суттєвих відмінностей в будові їхніх нюхових цибулин, хоч отримані дані дозволяють зробити висновок про те, що у ропухи сірої та жаби трав'яної ці структури розвинуті дещо краще, ніж у жаби ставкової. Про це засвідчує, насамперед, більша щільність клітин плексиморфного шару, кращий розвиток волокнистого шару та менші розміри й вища щільність клубочків гломерулярного шару.

1. Макарчук Н.Е., Калуев А.В. Обоняние и поведение. – К.: КСФ, 2000. – 134 с.
2. Богомолова Е.М. Обонятельные образования мозга и их биологическое значение. 1. Морфология // Успехи физиологических наук. – 1970. – Т.1. – С.126-159.
3. Володько Я.Т. Сравнительно-морфологическая характеристика обонятельных луковец у парнокопытных // Тезисы докладов Третьей зоолог. конф. БССР. – Минск, 1968. – С.306-307.
4. Ковтун М.Ф., Омельковец Я.А. Сравнительно-морфологическая характеристика обонятельных луковец некоторых насекомыхных и рукокрылых // Рукокрылые (Chiroptera). Материалы VI совещания по рукокрылым стран СНГ. – Худжанд, 1995. – С.9-13.
5. Ильенко Е.П. Развитие обонятельного анализатора остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilsson в период метаморфоза // Морфологические особенности позвоночных животных Украины. Сб. научн. трудов. – К.: Наукова думка, 1983. – С.52-54.

Yaroslav Omelkovych

THE OLFATORY BULB IS PROBED AT RANA TEMPORARIA, RANA ESCULENTA, BUFO BUFO

The data are obtained about an amount and breadth of stratum Bulbus olfactorius of these animals. The dimensions and denseness of neurones are probed.