

ПОРІВНЯЛЬНО-МОРФОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА КОРИ МОЗОЧКА КВАКШІ ЗВИЧАЙНОЇ, ЯЩІРКИ ПРУДКОЇ ТА ВУЖА ЗВИЧАЙНОГО

*Наведено результати дослідження цитоархітекτονіки кори мозочка квакші звичайної (*Hyla arborea*), ящірки прудкої (*Lacerta agilis*) та вужа звичайного (*Natrix natrix*). Установлено залежність між ступенем рухової активності тварини та розвитком *Cerebellum* цих тварин.*

Ключові слова: земноводні, плазуни, мозочок, нейрон

Вступ

Мозочок – це структура, загальний план будови якої майже не змінився у процесі еволюції. Основними його функціями є координація й регуляція рухової активності та підтримання пози. Ступінь розвитку *Cerebellum* залежить від багатьох факторів, зокрема від складності рухової активності конкретного виду тварин [5]. Але незважаючи на те, що загальні морфологічні риси цього відділу головного мозку в земноводних та плазунів вивчені достатньо, особливості будови мозочка у представників окремих рядів та екологічних груп залишаються маловивченими. Актуальність таких досліджень диктується насамперед тим, що накопичені сучасною наукою факти вказують на необхідність відмови від традиційних лінійних схем еволюції нервової системи [2; 5].

Мета дослідження: порівняти особливості цитоархітекτονіки кори мозочка квакші звичайної (*Hyla arborea*), ящірки прудкої (*Lacerta agilis*) та вужа звичайного (*Natrix natrix*) і дати пояснення виявленим відмінностям у морфо-екологічному аспекті.

Матеріали й методи

Матеріалом для дослідження слугували мозочки ящірки прудкої – 5 екземплярів, квакші звичайної – 5 екземплярів та вужа звичайного – 5 екземплярів.

Забій тварин, фіксацію матеріалу, виготовлення серійних зрізів та їх фарбування за Ф.Ніслем проводили згідно із загальноприйнятими методиками.

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 мікроскопом МОВ -1-16.

Об'єм нервових клітин визначали за формулою: $V = \frac{\pi}{6} a v^2$, де a – поздовжній діаметр клітини; v – поперечний діаметр клітини [3].

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 [1].

Оскільки розміри й маса тіла та мозку досліджуваних тварин відрізняються, порівнювалися не лінійні показники, а їхні індекси, добуті за формулою: $I_n = n/\sqrt[3]{V}$, де n – лінійний показник; V – об’єм головного мозку [6; 4].

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

Математична обробка даних виконувалася за допомогою програми Excel-97 на ПК “Celeron-800”.

Результати й обговорення

Відносна маса головного мозку досліджуваних тварин зростає у такому порядку: вуж звичайний, ящірка прудка, квакша звичайна. Щодо відносної маси мозочка, то максимальна вона у квакші, а мінімальна у вужа (табл. 1).



Рис. 1. Головний мозок квакші звичайної (вигляд зверху): 1 – довгастий мозок; 2 – мозочок; 3 – середній мозок; 4 – проміжний мозок; 5 – півкулі переднього мозку.

У мозочку квакші звичайної півкулі відсутні і він представлений єдиною гладенькою пластинкою, яка являє собою черв’ячок мозочка (рис. 1). На фронтальних зрізах мозочок цієї тварини має вигляд перевернутої чаші, що прилягає до стовбура мозку. У центрі структури знаходиться порожнина, формою схожа на зірку з чотирма променями (рис. 2). Стінки цієї порожнини містять велику кількість дрібних клітин – епендимокитів (рис. 3). Клітини зернистого шару розміщені навколо порожнини у формі листка конюшини, зовні знаходиться молекулярний шар (рис. 2). Клітини Пуркінє не утворю-

ють відособленого шару й на зрізах, зафарбованих за методикою Ф.Нісля, практично не відрізняються від клітин-зерен (рис. 4). Межі між молекулярним та зернистим шарами не чіткі, спостерігається взаємне проникнення клітин.



Рис. 2. Мозочок квакші звичайної (фронтальний зріз): 1 – молекулярний шар; 2 – зернистий шар (x400).



Рис. 3. Кора мозочка квакші звичайної (фронтальний зріз): 1 – зернистий шар; 2 – епендимоцити (x400).

Мозочок ящірки прудкої невеликого розміру (рис. 5), він складається з тіла та аурікул (вухок), які розміщені з боків і представлені латеральними ділянками гранулярного шару кори мозочка. Вушка є найдавнішим функціо-

нальним мозочковим центром. На фронтальних зрізах мозочок цієї тварини пагадує чашу, утворену клітинами зернистого шару (рис. 6). У заглибленні цієї "чаші" лежить молекулярний шар. Вищеназвані шари розділяються шаром клітин Пуркінє (рис. 7).

Таблиця 1. Результати дослідження мозочка квакші звичайної, ящірки прудкої та вужа звичайного.

Показники	Квакша звичайна	Ящірка прудка	Вуж звичайний
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>
	n=5	n=5	n=5
Маса тіла (г)	1,9	10,9±0,06	31,8
Маса головного мозку (г)	0,0131±	0,029±0,0014	0,0722
Відносна маса мозку (% від маси тіла)	0,69	0,27	0,23
Маса мозочка (г)	0,0011	0,0010	0,0013
Відносна маса мозочка (% від маси головного мозку)	8,4	3,44	1,8
Середня товщина кори мозочка (мкм)	1448,3±38,8	408,9±19,6	948,9±34,6
<i>I</i>	4259,7	1330,9	1824,8
Молекулярний шар			
Товщина (мкм)	267,4	211±13,2	408,3
<i>I</i>	786,5	686,8	785,2
Конікоподібні клітини			
a (мкм)	9,6±0,49	7,44±0,27	4,6±0,13
b (мкм)	7,5±0,4	5,56±0,19	3,7±0,14
V (мкм ³)	303,8±14,6	120,1±5,3	33,6±3,14
Зірчасті клітини			
a (мкм)	—	7,28±0,21	—
b (мкм)	—	5,61±0,13	—
V (мкм ³)	—	118,8±3,8	—
Щільність клітин (в 1 мм ³)	42246±1673,1	276322±1274,3	109023±5746,0
Шар клітин Пуркінє			
Клітини Пуркінє			
a (мкм)	9,8±0,38	11,8	9,2±0,58
b (мкм)	9,6±0,29	9,4	7,8±0,65
V (мкм ³)	472±17,1	545,6	336,5±16,6
Щільність клітин (в 1 мм ³)	28114±579,3	105425±3423,7	61605±1697,2
Шар клітин-зерен			

Товщина (мкм)	388,5	106,2	406,8
<i>I</i>	1142,6	475,1	782,3
Клітини-зерна			
a (мкм)	9,8±0,34	3,4±0,13	4,9±0,22
b (мкм)	9,2±0,38	3,4±0,16	4,3±0,19
V (мкм ³)	452,9±59,27	20,6±0,37	49,8±5,67
Клітини Гольджі			
a (мкм)	—	8,8±0,41	—
b (мкм)	—	4,5±0,19	—
V (мкм ³)	—	89,2±3,14	—
Щільність клітин-зереп (в 1 мм ³)	166547±3005,3	3053232±132451	1271365±54572,1
Щільність клітин Гольджі (в 1 мм ³)	—	6845±349,4	—

a – поздовжній діаметр клітини;

b – поперечний діаметр клітини;

V – об'єм перикаріону;

I – відносна величина – індекс, отриманий діленням відповідного лінійного показника на корінь кубічний від маси головного мозку.



Рис. 4. Кора мозочка квакші звичайної (x400): 1 – молекулярний шар; 2 – зернистий шар.

У вужа звичайного *Cerebellum* має невеликі розміри (рис. 8), він складається з двох частин: вушок (*auriculae*), які є стабілізуєчим центром, і тіла (*corpus cerebelli*), яке становить основну масу мозочка.

Поверхня мозочка вкрита корою, яка утворена трьома цитоархітектонічними шарами (рис. 9): зовнішній – молекулярний (*stratum zonale*), середній – гангліїний або шар клітин Пуркінє (*stratum ganglionare*) і внутрішній – зернистий (*stratum granulosum*).

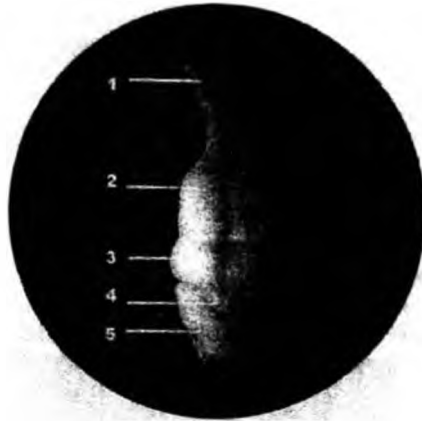


Рис. 5. Головний мозок ящірки прудкої (вигляд зверху): 1 – нюхові цибулини; 2 – великі півкулі; 3 – середній мозок; 4 – мозочок; 5 – довгастий мозок.

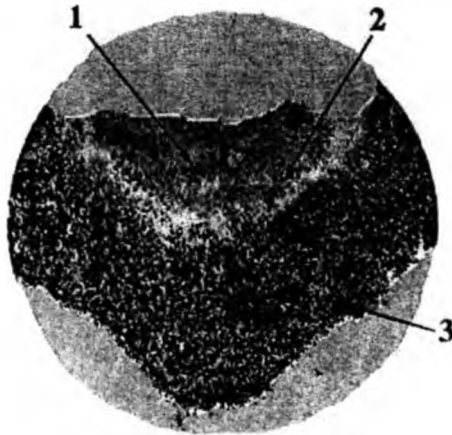


Рис. 6. Фронтальний зріз мозочка ящірки прудкої (x100): 1 – молекулярний шар; 2 – шар клітин Пуркінє; 3 – зернистий шар; 4 – клітина Гольджі.

Відносна товщина кори мозочка загалом та її молекулярного й зернистого шарів найбільша у квакші, а найменша – у ящірки (табл. 1).

Клітини молекулярного шару квакші звичайної пірамідні або овальної форми. Морфологічних відмінностей, які б дозволяли чітко диференціювати їх на кошикоподібні та зірчасті, нами не виявлено.

У вужа звичайного всі клітини молекулярного шару мають овальну форму й однакові розміри.

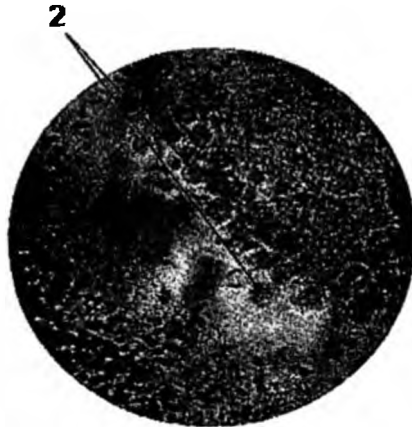


Рис. 7. Зріз кори ящірки прудкої (x400): 1 – молекулярний шар; 2 – шар клітин Пуркіньє; 3 – зернистий шар.



Рис. 8. Головний мозок вужа звичайного (вигляд зверху, права нюхова цибулина та частина правої півкулі видалені): 1 – нюхова цибулина; 2 – великі півкулі; 3 – середній мозок; 4 – мозочок; 5 – довгастий мозок.

У молекулярному шарі ящірки звичайної наявні кошикоподібні та зірчасті клітини, які практично не відрізняються за своїми розмірами (табл. 1). Перші розміщуються безпосередньо над шаром клітин Пуркіньє. Це мультиполярні нейрони невеликих розмірів, неправильної форми. Зірчасті клітини розміщені переважно в дорзальній частині шару, їхні перикаріони характеризуються округлою формою.

Найменші розміри нейронів молекулярного шару зафіксовані у вужа звичайного, а найбільші – у квакші звичайної. Максимальна щільність клітин цього шару спостерігається в ящірки прудкої, а мінімальна – у квакші (табл. 1)

Гангліїний шар у мозочку квакші практично відсутній. Клітини Пуркіньє дифузно розміщені між клітинами зовнішньої частини зернистого шару й відрізняються від останніх лише дещо більшими поперечними діаметрами перикаріонів.



Рис. 9. Фронтальний зріз кори мозочка вужа звичайного ($\times 400$):
1 – молекулярний шар; 2 – шар клітин Пуркіньє; 3 – зернистий шар.

У ящірки клітини Пуркіньє утворюють досить чітко відособлений шар з округлих клітин (товщиною 23 – 36 мкм), які залягають у 2 – 3 ряди.

У вужа звичайного нейрони гангліїного шару чітко відрізняються від клітин інших шарів мозочка завдяки більшим розмірам. Форма – округло-групоподібна. Залягають вони ланцюжком в 1 – 2 ряди.

Найбільші розміри тіл клітин Пуркіньє виявлені в ящірки прудкої, а найменші – у вужа (табл. 1). Щільність цих клітин зростає у такій послідовності: квакша звичайна, вуж звичайний, ящірка прудка.

Зернистий шар у всіх досліджуваних тварин складається з великої кількості щільно розмішених клітин округлої форми. У ящірки прудкої у цьому шарі чітко диференціюються клітини Гольджі (табл. 1). Розміри клітин-зерен зменшуються, а щільність, навпаки, зростає у такому ряду тварин: квакша, вуж, ящірка.

Висновки

1. Спільною рисою мозочка досліджуваних тварин, яка засвідчує філогенетичну близькість їх класів, є відсутність півкуль.

2. Ознаками прогресивної (у порівнянні із земноводними) організації мозочка досліджуваних плазунів є зменшення розмірів та зростання щільності клітин молекулярного й зернистого шарів мозочка, наявність чітко диференційованого шару клітин Гуркіньє.

3. Для мозочка квакші звичайної характерні такі риси примітивної організації, як відсутність ганглійного шару та великі розміри клітин молекулярного й зернистого шарів.

4. Більша, ніж у плазунів, відносна маса головного мозку й мозочка квакші звичайної пояснюється, на наш погляд, ідіоадаптаціями до деревного способу життя, зокрема ускладненням локомоції, орієнтації та поведінки. Результати дослідження дозволяють зробити припущення, що збільшення кількості нейронів мозочка у квакші, викликане переходом до деревного способу життя, відбувалося за рахунок збільшення розмірів *Cerebellum*. Це дозволило збільшити кількість робочих елементів цієї структури, незважаючи на збереження характерного для земноводних загалом примітивного плану її будови.

1. Автандилов Г.Г. Морфология пагологии. — М.: Медицина, 1973. — 248 с.
2. Андреева Н.Г., Обухов Д.К. Эволюционная морфология первой системы позвоночных. — С.-Пб.: Лань, 1999. — 384 с.
3. Блинков С.М., Глезер И.И. Мозг человека в цифрах и таблицах. — Л.: Медицина, 1964. — 471 с.
4. Омельковець Я.А. Сравнительная характеристика головного мозга некоторых насекомоядных и рукокрылых // Вестник зоологии. — 1993. — №3. — С. 66-71.
5. Hackethal N. Zum problem einfacher Strukturen im Corpus cerebelli der placentalen Sauger // J. Hirnforsch. — 1972. — V.13, № 4. — S. 279-290.
6. Stephan H., Nelson J.E. Brain of Australian chiroptera. I. Encephalisation and macromorphology // Aust. J. Zool. — 1981. — V. 29, № 5. — P. 653-670.

The results of investigation of cerebellum cortex constitution of Hyla arborea, Lacerta agilis and Natrix natrix is adduced. The correlation between a motor performance and development of these animals' cerebellums is shown.

Key words: amphibious, reptile, cerebellum, neuron.