

Ба 105226 5р

ВИТЕБСКИЙ ВЕТЕРИНАРИЙ ИИСТИТУТ
ИМЕНИ ОКТЯБРЬСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ

НА ПРАВАХ РУКОПИСИ

А. А. ЛЕШКО

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ МОЗГКА
МЛЕКОПИТАЮЩИХ

ВОІ ВЕТЕРИНАРНАЯ МОРФОЛОГИЯ

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Витебск 1969

Работа выполнена в лаборатории эволюционной морфологии
Отдела зоологии и паразитологии АН БССР.

Научный руководитель – кандидат биологических наук, старший
научный сотрудник И.Ф.НИКИТЕНКО.

Официальные оппоненты:

1. Доктор биологических наук, профессор А.А.АКУЛИЧИН.

2. Доктор сельскохозяйственных наук, профессор И.С.ЖАКОВ.

Ведущее научно-исследовательское учреждение – Казан-
ский ветеринарный институт им.Н.Э.Баумана.

Автореферат разослан _____ 1969 г.

Защита диссертации состоится _____ 1969 г.

на заседании Совета Витебского ветеринарного института
им.Октябрьской революции.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке инсти-
тута (г.Витебск, ул.Ленина, 46).

Замечания и отзывы по автореферату направляйте по
адресу: г.Витебск, 26, ул. I-я Доватора, 7/II, ветеринарный
институт, ученому секретарю Совета.

Ученый секретарь Совета

И.Г.АРЕСТОВ.

В В Е Д Е Н И Е

В современной нейроморфологии изученность головного мозга очень неравномерна для отдельных групп и видов млекопитающих. Кроме человека, более подробно, как в анатомическом отношении, так и цитоархитектонически, изучен головной мозг приматов, среди хищных - собаки и кошки, среди грызунов - крысы, среди зайцеобразных кролика и среди насекомоядных - ежа.

Если комплексное изучение головного мозга млекопитающих позволило выявить основные закономерности его прогрессивного развития (Филимонов, 1949; Никитенко, 1967 и др.), то для мозжечка в этом отношении наблюдается значительное отставание.

Большинство исследований по морфологии мозжечка было проведено на человека и обезьянах, а из других млекопитающих, главным образом, на лабораторных животных (морская свинка, крыса, кролик, собака). Известны только отдельные работы Шиллеры (Pilleri, 1959-1963), Фриде (Friede, 1963), Брауэра (Brauer, 1963, 1966) и др., в которых было дано описание анатомического строения мозжечка у некоторых видов грызунов, хищных, нарнокопытных и т.д. У большинства видов экологически своеобразных групп млекопитающих (рукокрылые, китообразные ластоногие) до сих пор мозжечок не изучен не только цитоархитектонически, но даже не подвергался сравнительно-анатомическому описанию и анализу.

Особенно разработаны вопросы о цитоархитектонике и нервных структурах мозжечка, хотя вопросы нейронного строения этого отдела головного мозга давно интересовали

нейроморфологов. Еще в конце прошлого - начале настоящего столетия в работах Г.С.Денисенко (1877), С.О.Попова (1896), М.О.Гуревича (1903), Ф.В.Овсянникова (1904), Гольджи (Golgi, 1894), Кахала (Cajal, 1890) и др. были описаны основные клеточные элементы и структуры мозжечка.

В исследованиях Крейцфукса (Kreuzfuchs, 1902), Эллиса (Ellis, 1920-1921), Якоба (Jacob, 1928), Е.П.Кононовой (1955), Фокса и Бернарда (Fox, Bernard, 1957), Брайтенберга и Этвуда (Braitenberg, Atwood, 1958), Фриде (1955, 1963), С.М.Блинкова (1963) Сентаготтай (Szentagothai, 1964), В.В.Смолянинова (1966) и мн.др. были описаны основные черты цитоархитектонического строения мозжечка человека и некоторых млекопитающих и взаимоотношения между его важнейшими клеточными элементами.

Хотя литература, посвященная тонкому строению мозжечка довольно обширна, многие особенности морфологии нейронов, а также закономерности усложнения микроскопической структуры мозжечка в процессе исторического развития млекопитающих, до сих пор остаются невыясненными.

Между тем, мозжечок представляет собой один из особых отделов мозга, в котором при наличии известной соматотопической локализации, в коре отсутствуют разграничения специфических структур и морфологические признаки этой локализации. Весь эффекторный аппарат мозжечка представлен однообразными (для каждого вида) клетками Пуркине, а совершенно однотипные зернистые клетки передают афферентные импульсы дендритам клеток Пуркине.

Однообразность коры мозжечка, стабильность ее внутрен-

ней структуры у представителей всего сравнительно-анатомического ряда позвоночных позволяет считать, что многообразие форм мозжечка и его клеточных элементов является результатом развития как всей коры мозжечка, так и ее участков, развития, отображающего все особенности жизнедеятельности видов.

В связи с этим, становится очевидной необходимость сравнительного изучения морфологии мозжечка у представителей различных эколого-морфологических групп млекопитающих, отличающихся между собой не только таксономически, но и по образу жизни, по типу локомоции и степени двигательной активности, размерам тела и т.д.

По-видимому, метод сравнительного изучения морфологии мозжечка сможет выявить пути его прогрессивного развития и дифференцировки в повышающемся ряду млекопитающих.

Настоящая работа посвящена комплексному сравнительно-морфологическому изучению мозжечка млекопитающих на разных уровнях его дифференцировки, т.е. на анатомическом, цитоархитектоническом и нейронном уровнях.

Изучение мозжечка было проведено на представителях шести отрядов (насекомоядные, рукокрылые, грызуны, хищные, ластоногие и парнокопытные), из которых было отобрано 17 видов. Для выполнения поставленной задачи, в каждом отряде, по возможности, подбирались виды, различающиеся между собой экологически, по степени двигательной активности, по весу и т.д.

Исследование было осуществлено в двух аспектах: сравнительно-анатомически - с изучением особенностей томографического строения мозжечка у отдельных видов, сопровождающейся

определением и сопоставлением абсолютных и относительных показателей развития как мозжечка в целом, так и его основных отделов; гистологически — с изучением цитоархитектоники и нейронных элементов, входящих в состав коры мозжечка у каждого из видов, сопровождавшееся сравнительным анализом ширины слоев коры, цитометрическим анализом размеров, объема и плотности расположения основных нейронных элементов.

В связи с отсутствием в литературе единой системы наименований (номенклатуры) частей и отделов мозжечка, а также единой классификации отделов мозжечка для млекопитающих, в настоящей работе принята единообразная для всех отрядов схема разделения мозжечка и система наименований долек, исходя из Международной анатомической номенклатуры (P.N.A.—1955), примененной к животным.

Считаем также уместным указать, что мы сочли нужным специфические клетки ганглиозного слоя коры мозжечка называть "клетками Пуркине". Такое название более точно отражает произношение фамилии знаменитого чешского биолога Яна Пуркине (Jan Evangelista Purkyně, 1787—1869), хотя и в настоящее время широкое распространение имеет название "клетки Пуркинье".

В первой части настоящей работы представлен обзор литературы по анатомии, гистологии мозжечка и некоторых его основных функций.

Вторая часть посвящена описанию собственных данных, полученных в результате исследования мозжечка 17 видов млекопитающих, включая его анатомию, цитоархитектонику и цитометрические данные по отдельным типам нейронных элементов

коры мозжечка.

Третья часть работы представляет собой обсуждение результатов проведенных исследований и их сопоставление с литературными данными.

Работа завершается выводами, вытекающими из материалов собственных исследований.

Содержание диссертации изложено на 270 страницах машинописного текста.

К работе прилагается список литературы, состоящий из 321 работы отечественных и зарубежных авторов.

Иллюстративный материал оформлен в виде приложения, отдельным томом и включает 99 фотографий мозжечка исследованных видов в различных проекциях, 66 микрофотографий по архитектонике коры мозжечка и 128 рисунков и схем.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами для данного исследования послужили некоторые представители иллеконитающих, а именно: из насекомых — муравей обыкновенный (*Formica ruginosa* L.), крот обыкновенный (*Mole crataegi* L.) и кутора обыкновенная (*Neomys fodiens* Penn.); из рукокрылых (летучих мышей) — вечерница рыжая (*Nyctalus noctula* Schreb.) длиннокрыл обыкновенный (*Miniopterus schreiberaei* K.); из грызунов (Rodentia) — белка обыкновенная (*Sciurus vulgaris* L.), бобр речной (*Castor fiber* L.), зайчик земляной (длинноухий) (*Lepus siccus* Pall.) и песчанка краснохвостая (*Peromyscus erythrogaster* Gray); из хищников (Carnivora) — ласка обыкновенная (*Vulpes vulpes* L.), енотовидная (*Mustela putorius f. sibirica* Gray) и рысь (Felis *usuriansis* Gray); из

гих (*Pinnipedia*) - тюлень каспийский (*Foca caspica Gmelin*) и тюлень гренландский (*Pagophoca groenlandica Exleben*): из парнокопытных (*Artiodactyla*) - дикий кабан (*Sus scrofa L.*), сайга (*Saiga tatarica L.*) и архар (*Ovis ammon L.*).

Всего было исследовано 168 экз. головного мозга названных млекопитающих.

Для анатомических исследований проводилась тотальная фиксация мозга в 10% формалине с добавлением 3% раствора ледяной уксусной кислоты, а для гистологических - в 5% нейтральном формалине с продолжительностью не менее 30 дней.

Линейные величины мозжечка и составляющих его отделов измерялись при помощи циркуля и миллиметровой бумаги, а вес мозга и мозжечка - взвешиванием на технических и торсионных весах.

Величины поверхности измерялись по методу аппликации (Никитенко, 1964-1967) и для сравнения полученных величин поверхности использовалась методика разработанная и предложенная В.В. Смоляниновым (1966). Цитоархитектоническое исследование проводилось на фронтальных парафиновых срезах (10-20 мк) с окраской крезил-виолетом согласно методике, описанной Е.П. Кононовой (1949), азотнокислым серебром по Бильшовскому и модификации Рассказовой (Вайль, 1947) и Бильшовскому-Буке (Рошейс, 1953) в нашей модификации. Всего было изготовлено и изучено свыше 15000 гистологических препаратов.

Толщина слоев, продольный и поперечный диаметры клеток и их ядер измерялись с помощью отсчетного окуляра микрометра

по общепринятой методике (Блинков и Глезер, 1964).

Объем тех клеток Пуркине и Гольджи высчитывался по эмпирической формуле Хаддара (Haddara, 1956) $\frac{4}{3}$ Пав.

Количество клеток Пуркине высчитывалось на боковой стороне извилины, на расстоянии в 1 мм у каждого вида с последующим пересчетом на площадь.

Количество зернистых клеток ~~вы~~числялось при помощи сеточного окулярмикроскопа в квадрате со стороной равной 0,1 мм, с последующим пересчетом на объем. Число зернистых клеток, приходящихся на одну клетку Пуркине определялось следующим образом: сеточный окуляр-микроскоп накладывался на зернистый слой и слой клеток Пуркине. Подсчитывалось количество клеток Пуркине (n) на определенном участке (l) и число зернистых клеток (m) на таком же по длине участке на всю толщину зернистого слоя. В наших вычислениях l было равным 1 мм. Полученное число зернистых клеток делилось на количество клеток Пуркине, что соответствует соотношению этих клеток в данном срезе. Затем определяем расстояние, которое занимает одна клетка Пуркине (поперечный диаметр + свободное пространство) путем деления l на n . Далее можно узнать сколько срезов уместится на полученном расстоянии путем деления последнего на толщину среза (h). И наконец, узнаем истинное число зернистых клеток, приходящих на одну клетку Пуркине умножением их число в одном срезе на число срезов. Путем простейших математических преобразований можно прийти к общей формуле вычисления этого пара:

$$p = \frac{lm}{n^2 h}$$

Все полученные цифровые данные обработаны по формулам вариационной статистики (Рокитский, 1967).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.

Целью нашей работы является выяснение специфики строения и усложнения мозжечка в повышающемся сравнительном ряду млекопитающих. Развитие мозжечка в целом, а также его отдельных частей и структур, мы пытались сопоставить с массой тела и моторикой отдельных видов. Наши исследования мозжечка млекопитающих в этом плане показали, что можно найти определенные связи между высотой развития и дифференцировкой мозжечка отдельных видов с одной стороны, и массой тела, типом локомоции и эволюцией вида - с другой, хотя и не всегда эти различия выступают четко и ясно, поскольку эти факторы действуют одновременно, многократно переплетаются, накладываются и дополняют друг друга.

Форма мозжечка у млекопитающих, его расположение, размещение и ориентация ядер и т.д. специфичны для каждого вида. Однако, из всего разнообразия форм мозжечков можно выделить общие, присущие отдельным таксономическим группам. Так, у насекомых и рукокрылых мозжечок, в основном, седлообразной формы; у грызунов и хищных - неправильной полусферической. Для мозжечка ластоногих характерна сплюснутость в дорсо-вентральном направлении и, если смотреть сверху, то он напоминает бабочку с расправленными крыльями. Для мозжечка парнокопытных характерна почти сферическая форма.

Кроме того, у видов, передвижение которых связано с явным преобладанием той или иной группы мышц, оказываются больше развитыми и определенные доли мозжечка. Так, например,

у видов, в моторике которых одно из главных мест занимает хвостовая мускулатура (это, среди исследованных нами млекопитающих, преимущественно водные животные), сильного развития достигают флоккуло-нодулярный отдел и парафлоккулюсы). Важным фактором морфо-функциональной организации мозжечка млекопитающих является соотношение его неocerebellярных формаций с архи- и палеocerebellумом. Наши исследования этого параметра показывают, что у низших млекопитающих наблюдается явное преобладание последних над первыми, в то время как у ластоногих и парнокопытных, наоборот, неocerebellум преобладает над древними и старыми формациями, т.е. в данном сравнительном ряду млекопитающих наблюдается постепенное возрастание неocerebellярных формаций и относительное уменьшение древнего и старого мозжечка. Этот факт, по-видимому, может, хотя и косвенно, указывать на то, что в данном сравнительном ряду млекопитающих происходит постепенное возрастание роли связей мозжечка с большими полушариями посредством кортико-полно-цереbellярного пути, специфичного для млекопитающих, т.е. у высших млекопитающих связи через этот путь становятся ведущими в функциональной деятельности мозжечка.

Наряду с характеристикой общего устройства мозжечка для выяснения степени его развития у отдельных видов большее значение имеет сравнительная оценка размеров, веса и поверхности как мозжечка в целом, так и его отделов в сравнительном ряду млекопитающих.

Мозжечок и его основные отделы у насекомоядных характеризуются небольшими величинами линейных размеров, веса и поверхности (табл. 1, 2, 3), хотя их колебания в пределах ис-

следованных видов этого отряда довольно значительны.

Относительные величины веса и поверхности мозжечка у насекомыхных превышают таковые у хищных и парнокопытных, но меньше, чем у рукокрылых и грызунов (табл. 2, 3). При всем этом величины относительного веса и поверхности мозжечка у насекомыхных не дают исчерпывающего ответа об уровне его развития. Эти величины и особенно относительная поверхность, у насекомыхных высоки, по-видимому, потому, что передний мозг у них развит очень слабо и особенно слабого развития достигают неокортикальные формации (Филимонов, 1949, Никитенко, 1967 и др.)

Анализ относительных величин веса и поверхности основных отделов мозжечка (в % к весу и поверхности мозжечка в целом) показывает, что червячок превышает соответствующие относительные величины полушарий. Кроме того, относительные величины поверхности полушарий мозжечка превышают подобные величины только у рукокрылых.

Мозжечок рукокрылых имеет наименьшие абсолютные размеры среди всех исследованных нами видов млекопитающих по всем показателям.

Червячок у рукокрылых, подобно насекомоядным, хорошо развит и составляет более одной трети ширины всего мозжечка. (табл. I).

Колебания абсолютных линейных размеров, веса и поверхности мозжечка и его основных отделов у рукокрылых незначительны (табл. I, 2, 3). Относительные величины веса и поверхности мозжечка у рукокрылых достигают довольно большого своего значения, по сравнению с насекомоядными. Высокое зна-

Таблица I.

Линейные размеры мозжечка и его отделов у млекопитающих

Виды	1		2		3		4		5	
	Длина мозжечка	Ширина мозжечка	Длина мозжечка	Ширина мозжечка	Длина мозжечка	Ширина мозжечка	Высота мозжечка	Длина чер- вячка	Длина чер- вячка	Ширина чер- вячка
Кутюра обыкновенная	5,5± 0,151	9,5±0,218	2,8± 0,160	5,5± 0,151	3,6± 0,171					
Крот обыкновенный	8,0± 0,190	11,6±0,190	4,4± 0,107	8,0± 0,190	3,9± 0,181					
Еж обыкновенный	9,7± 0,131	16,0±0,230	7,2± 0,152	9,0± 0,105	16,0± 0,204					
Вечерница рыжая	7,0± 0,254	9,0±0,151	4,0± 0,057	7,0± 0,254	3,5± 0,032					
Длиннокрыл обыкновен- ный	5,4± 0,283	8,6±0,130	4,2± 0,063	5,4± 0,283	3,9± 0,047					
Песчанка краснохвос- тая	9,8± 0,011	11,0±0,217	5,5± 0,245	9,8± 0,011	3,4± 0,144					
Зайчик земляной	8,3± 0,200	12,4±0,148	4,9± 0,091	8,3± 0,200	4,2± 0,063					
Белка обыкновенная	13,3± 0,283	18,8±0,493	8,9± 0,405	13,3± 0,283	5,8± 0,110					
Бобр речной	19,0± 0,511	34,5±0,681	16,1± 0,507	19,0± 0,511	9,0± 0,471					
Лисица обыкновенная	18,5± 0,200	28,2±0,805	16,2± 0,895	16,0± 0,200	9,5± 0,355					
Собака египетская	18,3± 0,884	27,5±0,804	15,2± 0,505	18,3± 0,884	7,8± 0,531					
Рысь	24,6± 0,320	40,8±1,650	20,5± 1,330	24,6± 1,320	14,3± 0,560					
Тюлень касп. йский	44,6± 1,330	65,9±2,550	20,8± 0,991	24,2± 0,902	10,6± 0,400					
Тюлень гренландский	41,9± 1,850	69,0±2,400	23,9± 1,040	18,8± 1,945	11,9± 0,660					
Кабан дикий	30,0± 1,044	45,2±0,700	28,4± 0,899	30,0± 1,044	20,6± 0,466					
Сайга	22,4± 0,465	39,3±0,653	24,1± 0,559	22,4± 0,465	16,5± 0,363					
Архар	29,0± 0,575	48,7±0,925	26,3± 0,877	29,0± 0,575	16,7± 0,235					

ченке этих величин у рукокрылых, подобно насекомоядным, по-видимому, связаны со слабым развитием у них переднего мозга и в частности, новой коры больших полушарий (Шнейдер, 1957, 1966; Никитенко, 1968). Однако, главной причиной высокого развития мозжечка у рукокрылых является, по всей вероятности, их способность к полету. Основным способом передвижения в пространстве в поисках и добыче пищи у представителей этого отряда близок к таковому у птиц и у них оказывается сходным строение и размеры мозжечка. Это сходство, прежде всего, выражается в высоких относительных показателях развития мозжечка, сильном развитии червячка и малых размерах полушарий мозжечка, относительные величины поверхности которых значительно меньше таковых для червячка. (табл. 2).

Следовательно у рукокрылых червячок достигает наибольшего развития, среди всех исследованных нами видов млекопитающих, в то время как полушария у них развиты слабо.

У грызунов линейные размеры, величины веса и поверхности мозжечка изменяются в довольно широком диапазоне (табл. 1, 2, 3). Длина червячка у грызунов, как и у представителей предыдущих отрядов, равна длине всего мозжечка, а ширина червячка - почти одной трети ширины мозжечка (табл. 1).

У грызунов, по сравнению с насекомоядными и рукокрылыми, резко увеличиваются величины абсолютного веса и размеры поверхности мозжечка (табл. 2, 3). Относительные величины веса и особенно поверхности мозжечка (в % к весу всего мозга и поверхности больших полушарий) у грызунов также значительно выше, чем у предыдущих отрядов.

Таблица 2

АБСОЛЮТНЫЙ И ОТНОСИТЕЛЬНЫЙ ВЕС МОЗЖЕЧКА И ЕГО ОТДЕЛОВ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В и д ы	Вес мозга, г	Вес мозжечка, г	: к весу мозга, %	: к весу мозжечка, %	
				черешчатка	полусферы
Кутюра обыкновенная	0,371±0,005	0,0545±0,0021	14,6	48,1	51,8
Крот обыкновенный	0,800±0,019	0,0880±0,0023	11,0	47,2	48,5
Еж обыкновенный	2,700±0,086	0,2864±0,0082	10,6	46,1	42,5
Белерница рыжая	0,466±0,008	0,0550±0,0014	11,8	48,6	50,9
Длиннокрыл обыкновенный	0,414±0,003	0,0500±0,0011	12,1	42,3	51,9
Песчанка краснохвостая	1,200±0,032	0,1301±0,0046	10,8	39,0	54,0
Зайчик земляной	0,800±0,021	0,1164±0,0023	14,5	35,7	56,8
Белка обыкновенная	5,900±0,134	0,8969±0,0343	15,2	34,0	58,9
Бобр речной	41,884±1,118	4,4775±0,2700	10,8	35,1	56,7
Лисица обыкновенная	30,474±0,981	2,9255±0,2590	9,6	40,3	55,3
Собака енотовидная	29,278±0,847	2,8400±0,1070	9,7	40,6	51,6
Рысь	64,537±1,291	8,6480±0,7180	13,4	34,8	55,8
Лилея каспийский	136,868±2,212	20,00±1,0870	15,2	15,7	75,2
Тигр гренландский	205,033±2,527	28,912±1,807	14,1	14,2	81,6
Кабан дикий	142,420±2,231	14,100±0,465	9,9	44,8	44,4
Сайга	80,490±1,184	8,210±0,312	10,2	85,9	57,2
Архар	116,10 ±1,055	13,690±0,260	11,8	52,3	83,8

Характерным для мозжечка грызунов является увеличение относительного веса и поверхности полушарий мозжечка (вместе с парафлоркулюсами), по сравнению с насекомоядными и рукокрылыми. Все вышеизложенное говорит об усложнении функций мозжечка грызунов, по сравнению с вышеописанными отрядами и, несомненно, стоит в связи с эволюцией этой группы млекопитающих и двигательной активностью отдельных видов. Об этом свидетельствует и увеличение показателей развития филогенетически нового отдела мозжечка - его полушарий.

Мозжечок хищных характеризуется сравнительно высокими линейными размерами, весом и поверхностью, по сравнению с мозжечком низших млекопитающих. (табл. 1, 2, 3).

Величины как абсолютного, так и относительного веса мозжечка у рыси значительно выше, чем у лисицы и енотовидной собаки (табл. 2). Величины относительной поверхности мозжечка у хищных значительно ниже, чем у грызунов. Уменьшение относительных величин веса и размеров поверхности мозжечка у хищных связано с тем, что у них мощного развития достигает передний мозг и особенно сильно возрастает роль неокортикальных формаций. (Филимонов, 1949; Никитенко, 1968).

Кроме того, у хищных наблюдается уменьшение относительного веса и поверхности червячка, в то время как эти величины у полушарий, наоборот, увеличиваются (табл. 2, 3).

Таким образом, у хищных лучшего развития в мозжечке достигают те его отделы, которые связаны непосредственно с новой корой больших полушарий.

Среди исследованных нами млекопитающих, мозжечок ластоногих имеет наиболее крупные размеры по всем показателям

Таблица 3

Абсолютная и относительная поверхность мозечка у млекопитающих

В и д	: Обшая поверхность мозечка, мм ² :		: Отношение по- верхности мозечка, % :		: Отношение к поверхности мозечка, % :	
	: Большая поверхность мозечка, мм ² :	: Подшарий, мм ² :	: Большая поверхность мозечка, % :	: Подшарий, % :	: Верхняя поверхность, % :	: Нижняя поверхность, % :
Кутора обыкновенная	352,0±7,10	182,0±6,00	51,7	51,6	48,4	48,4
Крот обыкновенный	306,0±8,20	206,2±7,10	67,4	53,6	46,4	46,4
Еж обыкновенный	515,0±8,20	354,3±7,80	68,8	48,1	51,9	51,9
Вечерница рыжая	468,2±7,80	210,5±7,10	44,9	54,9	45,1	45,1
Длиннокрыл обыкновенный	448,3±6,20	201,2±8,10	45,3	54,7	45,3	45,3
Песчанка краснохвост.	320,0±8,50	256,6±8,10	80,2	41,3	58,7	58,7
Зайчик земляной	290,0±7,40	234,9±4,20	81,0	36,3	63,7	63,7
Белка обыкновенная	901,0±21,4	755,9±32,7	83,9	35,7	64,3	64,3
Бобр речной	4352,0±211,0	3847,0±201	80,2	39,0	61,0	61,0
Лисица обыкновенная	9881,6±387,0	3833,6±208	38,8	37,0	63,0	63,0
Собака енотовидная	8701,7±350,0	3203,4±237	36,8	37,1	62,9	62,9
Рысь	18837,4±406,0	6348,3±324	33,7	37,8	62,2	62,2
Тылень каспийский	30578,4±2375	10216,7±832	33,4	16,6	83,4	83,4
Тылень гренландский	40096±2870	15375,9±800	38,3	12,0	84,0	84,0
Кабан дикий	32561,0±567	10569,3±207	32,4	45,8	54,2	54,2
Сайга	31550,0±482	10520,8±212	33,3	41,6	58,4	58,4
Архар	37054,9±712	10596,2±355	28,4	47,3	52,6	52,6

(табл. I, 2, 3). Длина червячка у ластоногих значительно меньше длины мозжечка, а ширина червячка составляет около $1/6$ ширины всего мозжечка (табл. I). Уже при поверхностном рассмотрении мозжечка ластоногих бросается в глаза слабое развитие червячка, по сравнению с полушариями.

Величины относительного веса мозжечка у ластоногих превышают таковые у всех исследованных нами млекопитающих (табл. 2), а относительная поверхность, хотя и не выше чем у остальных исследованных видов, но если учесть, что большие полушария у ластоногих развиты в большей степени, чем у других исследованных млекопитающих, то станет ясно, что и мозжечок у представителей этого отряда достигает значительно большего развития (табл. 3).

Как уже отмечалось, характерным для мозжечка ластоногих является слабое развитие червячка по всем показателям (табл. I, 2, 3). Полушария мозжечка (вместе с парафлоккулами), наоборот, характеризуются высокими как относительными, так и абсолютными величинами. Кроме того, у ластоногих сильного развития достигает флоккуло-нодулярный отдел и парафлоккулы, что несомненно, обусловлено средой обитания этих животных и, в первую очередь, способом локомоции.

У парнокопытных линейные размеры мозжечка, хотя и меньше чем у ластоногих, но превышают таковые у всех остальных отрядов (табл. I). В отличие от ластоногих, у парнокопытных длина червячка равна длине мозжечка, а ширина его равна одной трети ширины всего мозжечка.

Абсолютный вес и поверхность мозжечка у парнокопытных выше чем у всех других отрядов, за исключением ластоногих.

(табл.2,3).

У парнокопытных, по сравнению с ластоногими, значительно уменьшаются величины относительного веса и поверхности мозжечка (табл.2,3). Кроме того, относительные величины веса и поверхности полушарий мозжечка у парнокопытных также ниже, чем у ластоногих, в то время как эти же величины для червячка, наоборот, у парнокопытных выше чем у ластоногих (табл.2,3)

Все эти данные указывают на то, что у парнокопытных, по сравнению с ластоногими, лучшего развития достигает червячок, а полушария мозжечка развиты гораздо слабее.

Следовательно, как видно из вышеизложенного, линейные размеры мозжечка, величины веса и поверхности его могут в значительной степени перекрываться среди отдельных таксономических групп, но в пределах отряда размеры мозжечка изменяются подобно изменению веса (массы) тела у каждого вида. Кроме того, при всех прочих равных условиях (масса тела, эволюция), как это можно наблюдать у исследованных нами хищных, мозжечок достигает большего развития у тех видов, которые обладают более разнообразной моторикой (рысь).

Изучение цитоархитектоники и цитометрии коры мозжечка у всех исследованных видов млекопитающих выявило наличие трех слоев, типичных для всех других млекопитающих: наружного-молекулярного; среднего-ганглиозного, или слоя клеток Пуркине и внутреннего - зернистого.

Толщина слоев, как и всей коры мозжечка в целом, увеличивается от низших млекопитающих к высшим, но между отдельными отрядами наблюдается значительное перекрытие (табл.4).

Внутри отрядов ширина молекулярного слоя больше у тех видов,

которые имеют большой вес тела. Молекулярный слой у всех исследованных видов сохраняет одинаковую ширину на всех участках лепестка, очень беден клеточными элементами, основными из которых являются корзинчатые и звездчатые нейроны.

Основу молекулярного слоя составляют Т-образно ветвящиеся аксоны зернистых клеток.

Корзинчатые клетки имеют большое ядро и тонкий ободок цитоплазмы. От тела клетки отходит аксон и 2-3 дендрита. Начальный участок аксона тонкий, но перед образованием коллатералей он резко утолщается. От аксона, на всем его протяжении, отходят толстые нисходящие корзинчатые коллатерали. Причем, у низших млекопитающих коллатерали отходят от аксона неравномерно и общее число их небольшое. Образованные ими корзинки на телах клеток Пуркине очень бедны, а иногда тела клеток Пуркине у низших млекопитающих контактируют лишь с единичными волокнами. У высших млекопитающих число корзинчатых коллатералей возрастает, они более равномерно отходят от основного ствола аксона и корзинки на телах клеток Пуркине представляют собой довольно богатые волокнистые образования.

Располагаются корзинчатые клетки в нижней половине молекулярного слоя и выше его средней линии не встречаются.

Размеры тел корзинчатых клеток у исследованных видов млекопитающих находятся в пределах 9,2-14,2 мк. Установить какую-либо закономерность в изменении их размеров в исследованном сравнительном ряду млекопитающих не удается (табл. 5).

Звездчатые клетки по размерам и форме тела, наличию первичных отростков и т.д. очень подобны на корзинчатые. Основное их отличие от последних заключается в том, что аксоны

звездчатых клеток не дают толстых нисходящих корзинчатых коллатералей. Коллатерали аксона звездчатых клеток тонкие и ветвятся вблизи тела клетки, образуя у высших млекопитающих, сравнительно с низшими, довольно густую сеть.

Размеры этих клеток среди исследованных видов колеблются от 8,8 до 13,9 мк (табл. 5).

Располагаются звездчатые клетки в верхних $2/3$ молекулярного слоя так, что зона перекрытия между звездчатыми и корзинчатыми клетками, т.е. участок молекулярного слоя где эти нейроны встречаются вместе, равна приблизительно $1/6$ высоты молекулярного слоя. В этом отношении наши данные согласуются с данными В.В. Смолянинова (1966), полученными с помощью других методов и на другом исходном материале.

Ганглиозный слой состоит, в основном, из одного ряда клеток Пуркине. Вычисленная нами ширина этого слоя приведена в табл. 4. Следует отметить, что ширина этого слоя возрастает, как правило, параллельно возрастанию ширины молекулярного слоя. У низших млекопитающих клетки Пуркине в ганглиозном слое расположены неравномерно и очень часто бывают смещены относительно друг друга, погружены в молекулярный или зернистый слой и в месте погружения они располагаются в два или три этажа. Кроме того, если даже эти клетки у низших млекопитающих расположены в один ряд, то расстояния между соседними клетками неодинаковы, т.е. они могут или соприкасаться телами, или располагаться на значительных расстояниях друг от друга.

У высших млекопитающих столь явно выраженного ~~направления~~ порядка расположения этих клеток по слою не наблюда-

Центральный банк Российской Федерации

В и д	Ден. код	Литературный код	Зеркальный код	Ганглиозный код	Степень риска	
					по слову	по значению
Кредит	270, 323, 361	148, 422, 500	110, 422, 605	11, 52	0, 456	-1, 34
Облигационный	264, 125, 150	144, 122, 540	100, 322, 300	19, 72	0, 310	1, 43
Вексельная	324, 025, 922	174, 023, 070	125, 123, 490	24, 92	0, 362	1, 43
И. О. БИЛЕТОВ.	250, 325, 791	147, 523, 030	89, 722, 400	13, 72	0, 361	1, 64
И. О. БИЛЕТОВ.	262, 025, 526	154, 022, 580	94, 222, 603	13, 82	0, 343	1, 63
И. О. БИЛЕТОВ.	260, 625, 894	140, 023, 227	103, 023, 445	17, 62	0, 171	1, 96
С	195, 924, 906	108, 122, 540	71, 422, 180	16, 62	0, 186	1, 52
Билеты облигационные	293, 825, 854	160, 223, 800	112, 221, 742	21, 12	0, 312	1, 42
Бюджетный	443, 629, 970	251, 925, 000	163, 524, 550	28, 22	0, 420	1, 54
И. О. ОБЛИГАЦИОННЫЕ	301, 028, 293	165, 324, 600	111, 123, 147	24, 62	0, 546	1, 49
Соборный, еврооблигация	337, 825, 810	187, 923, 880	123, 223, 050	26, 82	0, 380	1, 53
Рыск	305, 625, 831	165, 523, 617	114, 922, 740	25, 32	0, 474	1, 44
Тюль, казначейская	376, 226, 978	205, 125, 440	140, 923, 000	30, 22	0, 538	1, 45
Тюль, ирландская	450, 028, 323	247, 425, 400	173, 826, 500	28, 82	0, 423	1, 42
Тюль, ирландская	465, 222, 240	256, 625, 880	180, 525, 880	28, 12	0, 530	1, 42
Кабан, дикий	472, 821, 240	260, 024, 530	182, 924, 059	29, 92	0, 378	1, 42
Сайга	483, 022, 270	265, 325, 710	186, 625, 980	31, 12	0, 586	1, 42

ются. Клетки Пуркине у них расположены более или менее однородно на приблизительно одинаковых расстояниях друг от друга. Следует отметить также, что у высших млекопитающих расстояния между соседними клетками Пуркине значительно увеличиваются, по сравнению с низшими млекопитающими. А.М. Антонова (1965) наблюдала такое увеличение расстояний между клетками Пуркине при изучении мозжечков ежа, морской свишки, кошки и макак-резус и объясняла это увеличение степенью разветвленности дендритного аппарата, за счет которого тела этих клеток как бы раздвигаются. Наши исследования клеток Пуркине позволяют согласиться с таким объяснением.

У всех исследованных видов число клеток Пуркине на вершине извилины, дне и боковой стороне не одинаково, а именно: на вершине извилины в 2- 2,5 раза клеток больше, чем на дне ее. Форма тела клеток Пуркине у низших млекопитающих разнообразна - округлая, овальная, треугольная и реже каплевидная. В данном сравнительном ряду млекопитающих происходит унификация формы тела клеток Пуркине, т.е. от полигональной у низших млекопитающих, она превращается преимущественно в овальную или каплевидную у высших. В центре тела клетки расположено овальное ядро с маленьким круглым ядрышком.

От тела клетки отходит аксон, который прослеживается до белого вещества, и дендрит, ветвящийся в молекулярном слое перпендикулярно параллельным волокнам, т.е. в строго сагиттальной плоскости. Степень разветвленности дендритного дерева возрастает от низших млекопитающих к высшим.

Размеры тел клеток Пуркине в повышающемся сравнительном ряду млекопитающих увеличиваются от низших форм к выс-

Таблица 5

Цитометрическая характеристика клеточных элементов крови млекопитающих

В и д и	: Вид	: Порода	: Число клеток	: Кол-во	: Размеры	: Кол-во	: Размеры	
								: клет.
Кутюра обыкновенная	9,4	9,5	90,6	1656	11,5x8,9	4,0	3226	10,9x8,7
Крот обыкновенный	10,4	13,5	126,6	1201	19,6x14,7	4,5	2914	12,3x9,0
Еж обыкновенный	13,9	18,5	168,2	751	24,9x17,7	6,2	1631	16,1x12,3
Белая мышь	9,3	9,4	128,8	1910	13,7x11,4	4,4	3504	12,2x10,6
Длиннохвостый охотник	8,3	9,7	142,5	1624	13,8x11,3	4,5	3343	12,5x10,7
Песчанка обыкновенная	11,7	11,4	165,9	1421	17,6x14,5	5,5	3160	14,4x11,3
Землиха обыкновенная	10,7	11,8	159,0	1391	16,6x13,2	6,0	2893	14,2x11,3
Белка обыкновенная	11,4	12,2	472,0	576	21,1x14,2	5,4	3597	15,7x11,7
Бобр речной	12,7	14,2	607,6	408	28,1x18,9	5,8	2285	18,3x13,6
Лисица обыкновенная	11,1	11,2	472,0	502	24,6x17,2	4,7	4060	19,5x14,4
Собака енотовидная	12,1	12,5	542,4	429	26,8x20,8	6,0	2018	18,6x14,4
Рысь	11,7	12,1	726,4	445	25,3x17,2	5,5	3546	18,8x12,6
Лысая кастильская	10,5	11,1	742,0	856	30,2x21,2	6,0	2196	18,8x12,6
Лысая предкавказская	10,9	11,4	659,0	396	28,8x18,7	5,8	2367	20,4x14,3
Кабан дикий	11,6	11,8	723,0	310	28,1x20,0	5,6	1592	17,4x13,3
Сайга	12,5	12,1	777,0	276	29,9x19,2	4,9	1826	18,3x12,1
Архар	12,2	12,4	809,0	256	31,1x22,0	5,6	1592	18,2x13,5

шим, но между отдельными таксономическими группами наблюдаются значительные перекрытия, в то время как внутри отрядов размеры тел клеток Пуркине находятся в более четкой зависимости от размеров (веса) тела животного (табл.5). Это правило, согласно нашим данным, не подтверждается только для исследованных нами ластоногих (табл.5), что мы склонны связывать с различиями в двигательной активности этих животных, но, возможно, могут быть и другие объяснения.

Количество клеток Пуркине в 1 мм^2 в данном ряду млекопитающих находится в обратной зависимости от размеров их тел (табл.5).

Зернистый слой у всех исследованных видов закономерно изменяет свою ширину по ходу извилины: на вершине извилины он шире, чем на боковой стороне, а у основания — уже. Основу этого слоя составляют зернистые клетки. Последние расположены близко друг возле друга и на боковой стороне извилины образуют кольца или группы, а на вершине — они вытянуты в цепочки.

Зернистые клетки имеют крупное овальное ядро и тонкий (около 1 мк) ободок цитоплазмы. От тела клетки отходит аксон, который направляется в молекулярный слой и 3-4 дендрита ветвящиеся в зернистом слое. Размеры зернистых клеток специфичны для каждого вида и вряд-ли их можно связывать с массой тела животного, как это предполагал Фриде (1963). Чем меньше размеры зернистых клеток, тем больше их находится в сравнительной единице объема (табл.5). А.М. Антонова (1965), изучая гистологическое строение мозжечка в сравнительном ряду млекопитающих, приходит к выводу, что размеры клеток-зерен умень-

шаются, а их количество увеличивается, т.е. прогрессивная эволюция в развитии зернистых клеток идет в сторону уменьшения их размеров и увеличения числа. Наши исследования не дают нам возможности полностью согласиться с этим положением, поскольку у низших млекопитающих (рукокрылые) зернистые клетки по своим размерам меньше, чем у высших млекопитающих (ластоногие, парнокопытные) / табл. 5).

Кроме зернистых клеток, в зернистом слое расположены мультиполярные нейроны, или клетки Гольджи. Последние могут располагаться как в зернистом слое, так и в слое клеток Пуркине. Причем, если клетки Гольджи расположены в слое клеток Пуркине, а их дендрит ветвится в молекулярном слое, то их можно отличить от клеток Пуркине только по отсутствию шпиконок на дендритах. Дендриты некоторых клеток Гольджи могут ветвиться и в зернистом слое. Аксоны большинства клеток Гольджи прослеживаются до белого вещества. Форма тел этих клеток сходна с таковой у клеток Пуркине, но еще более разнообразна. Размеры тел этих клеток изменяются подобно изменению размеров тел клеток Пуркине, только в меньшем пределе колебаний (табл. 5).

Очень важным параметром морфо-функциональной организации коры мозжечка млекопитающих является отношение между клетками зернами и клетками Пуркине.

Наши подсчеты числа клеток зерен, приходящихся на одну клетку Пуркине показали, что этот параметр в целом закономерно увеличивается от низших млекопитающих к высшим, хотя в данном сравнительном ряду наблюдаются некоторые перекрытия (табл. 5).

Внутри отдельных таксономических групп млекопитающих число клеток зерен, контактирующих с одной клеткой Пуркине, всегда больше у тех видов, которые обладают более разнообразной и интенсивной моторикой. Увеличение числа клеток зерен, приходящихся на одну клетку Пуркине, говорит о возрастании числа связей между клетками Пуркине и зернистыми клетками, а следовательно, и об увеличении функциональных нагрузок на одну клетку Пуркине.

В Ы В О Д Ы

1. Сравнение анатомических признаков, линейных и весовых показателей развития мозжечка и размеров его поверхности указывает, что более высокая и дифференцированная морфофункциональная организация этого отдела мозга присуща хищным ластоногим и парнокопытным, по сравнению с низшими млекопитающими (насекомоядные, рукокрылые и грызуны).

Кроме того, сопоставление уровней развития отделов мозжечка представителей различных отрядов млекопитающих указывает на наличие связи некоторых из отделов с функциями различных органов и частей тела. Так, флоккуло-нокулярный отдел и парафлоккулы у куторы, бобра и ластоногих, для моторики которых в водной среде характерно участие туловищно-хвостовой мускулатуры, развиты сильнее, чем у родственных им наземных видов.

2. У высших млекопитающих (хищные, ластоногие и парнокопытные) неocerebellарные формации мозжечка развиты сильнее, чем у насекомоядных, рукокрылых и грызунов, у которых более развиты формации архи- и палеocerebellума. Увеличение неocerebellарных формаций происходит параллельно развитию не-

вой коры больших полушарий переднего мозга. У видов, у которых новая кора наиболее развита, оказываются более развитыми и полушария мозжечка.

3. В повышающемся сравнительно-анатомическом ряду млекопитающих наблюдается увеличение развития полушарий мозжечка (вместе с парафлоккулами) от насекомоядных до парнокопытных. Но наиболее мощно развиты полушария у ластоногих.

Относительная величина развития червячка, наоборот, выше у насекомоядных и рукокрылых и значительно ниже у ластоногих.

Среди млекопитающих, обладающих сходным образом жизни, одинаковым размером (весом) тела, но имеющих различную двигательную активность, мозжечок, особенно его полушария, достигают большего развития у тех видов, локомоция которых является более интенсивной и разнообразной. Виды, которые имеют одинаковый вес тела, сходную моторику и входят в одну систематическую группу, как правило, обладают приблизительно одинаково развитым мозжечком.

В пределах каждой эколого-систематической группы млекопитающих между размерами (массой) мозжечка и весом тела животного обнаруживается прямая зависимость.

4. Цитоархитектонически мозжечок всех исследованных видов разделяется на три слоя: наружный - молекулярный, средний - ганглиозный (слой клеток Пуркина) и внутренний - зернистый слой. У всех млекопитающих слои четко отграничены друг от друга. Абсолютная ширина коры мозжечка в целом, а также ширина составляющих ее слоев значительно колеблется

среди видов каждого отряда, но в целом увеличивается от низших млекопитающих к высшим. Молекулярный слой на всем протяжении сохраняет одинаковую толщину; зернистый слой сходно для всех видов изменяет свою ширину по ходу извилины: на вершине извилины он значительно шире, чем на боковой стороне, а у основания - уже. Отношение ширины молекулярного слоя к зернистому для каждого вида представляет собой постоянную величину и колеблется у исследованных видов от 1,34 до 1,64, но у большинства из них только от 1,42 до 1,54.

Ганглиозный слой состоит в основном из одного ряда клеток Пуркине, но у низших млекопитающих эти клетки могут образовывать отдельные скопления, располагаться в два-три этажа, смещаться относительно друг друга и т.д., в то время как у высших млекопитающих расстояния между клетками Пуркине стабилизируются, увеличиваются и однородность почти не нарушается.

5. Основными нейронными элементами коры мозжечка млекопитающих являются клетки Пуркине, зернистые клетки, корзинчатые и звездчатые клетки и клетки Гольджи.

Наиболее специфичными нейронными элементами коры мозжечка являются клетки Пуркине, которые создают афферентную систему мозжечка. Общее число этих клеток (в сравимой единице площади) закономерно уменьшается от насекомых до парнокопытных, и плотность их расположения также уменьшается. Это происходит как за счет увеличения размеров тел, так и, главным образом, за счет разрастания дендритного дерева этих клеток. Форма тела клеток Пуркине в повышающемся срав-

нительном ряду млекопитающих постепенно от полигональной превращается в округлую или каплевидную.

Клетки Гольджи характеризуются разнообразием форм у всех исследованных видов млекопитающих. В повышающемся сравнительном ряду размеры клеток Гольджи изменяются параллельно изменению размеров клеток Пуркине и, хотя в несколько меньшем диапазоне, но увеличиваются, а разнообразие их внешних форм уменьшается.

Форма тела зернистых клеток в повышающемся ряду млекопитающих из овальной превращается в более округлую, но размеры тела этих клеток изменяются незначительно.

Отношение числа клеток зерен, приходящихся на одну клетку Пуркине, увеличивается от насекомых к парнокопытным, что, по-видимому, говорит об увеличении связей клетки Пуркине с зернистыми клетками.

Корзинчатые и звездчатые клетки по своим размерам, форме тела и ядра, количеству первичных отростков и т. д. довольно сходны между собой. Однако звездчатые клетки отличаются от корзинчатых отсутствием толстых нисходящих корзинчатых коллатералей и расположением в молекулярном слое: корзинчатые клетки расположены в нижней половине молекулярного слоя, а звездчатые в его верхних $2/3$ и ниже не встречаются. зона, где эти нейроны встречаются вместе, равна примерно $1/6$ ширины молекулярного слоя для каждого вида.

В перпендикулярном сечении к оси дендрита эти нейроны расположены приблизительно равномерно, а высота молекулярного слоя увеличивается от нижней части

Количество корзинчатых коллатералей, богатство сети корзинчатых образований на телах клеток Пуркине, а также степень ветвления коллатералей аксона звездчатых клеток постепенно увеличиваются в повышающемся ряду млекопитающих.

Размеры звездчатых и корзинчатых клеток у родственных видов сходны между собой, а среди исследованных нами млекопитающих изменяются незначительно.

Основные разделы диссертации опубликованы
в следующих изданиях:

1. Об уровне развития мозжечка некоторых млекопитающих в связи с их двигательной активностью. В сб.: Исследования адаптивного поведения и высшей нервной деятельности. Новосибирск, 1967.

2. Принципы структурно-функциональной организации мозжечка, как самонастраивающейся системы. Тез. докл. II зонального симпозиума по бионике, Минск, 1967.

3. К сравнительной морфологии клеток Пуркине некоторых млекопитающих. В сб.: Проблемы современной биологии. Минск, 1967.

4. Сравнительная морфология мозжечка некоторых парнокопытных. В сб.: Проблемы современной биологии. Минск, 1967. (В соавт. с П. Г. Козло).

5. О популяционной изменчивости дикого кабана, обитающего в Белоруссии. В сб.: Проблемы современной биологии. Минск, 1967. (в соавторстве с П. Г. Козло).

6. Да параўнальнай марфалогіі мазжачка насякомаедных I грызуноў. Весці АН БССР (сер. біялагічных навук), 1968, № 2.

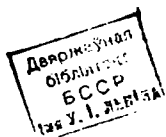
7. Материалы по морфологии мозжечка некоторых млекопитающих. Третья зоологическая конференция Белорусской ССР, посвященная 50-летию образования БССР (тез. докл.). Минск, 1968.

8. Нейронные элементы мозжечка некоторых млекопитающих. Третья зоологическая конференция Белорусской ССР, посвященная 50-летию образования БССР (тез. докл.), Минск, 1968.

9. Принципы структурно-функциональной организации мозжечка, как самонастраивающейся системы (в печати).

Материалы диссертации обсуждались на
следующих конференциях.

1. II зональном симпозиуме по бионике. Минск, 1967.
2. III научной конференции молодых ученых, посвященной 50-летию Великой Октябрьской социалистической революции. Минск, 1967.
3. III зоологической конференции Белорусской ССР, посвященной 50-летию образования БССР, Минск, 1968.



ЛМ 27097. Подписано к печати 28/II-1939 г.

т. 250 экз. 28.

Отпечатано на заводе Восточного педагогического института имени С.М.Кирова.



8000003265024