

6. Page F. C. Nackte Rhizopoda und Heliozoa (Protozoenfauna Band 2) / F. C. Page, F. J. Siemensma. – Stuttgart ; New York : Gustav Fischer Verlag, 1991. – P. 3–170.
7. Patsyuk M. K. Morphotypes in Naked Amoebas (Protista): Distribution in Water Bodies of Zhytomyr and Volyn Polissia (Ukraine) and Possible Ecological Significance / M. K. Patsyuk // Vestnik zoologii. – 2014. – 48, № 6. – P. 547–552.
8. Patsyuk M. K. Tolerance of Naked Amoebas (Protista) to the Abiotic Factors / M. K. Patsyuk // Nature Montenegrina. – Podgorica. – 2013. – 12, № 2. – P. 319–323.

**Пацюк Марина. Пространственное распределение голых амёб в донном грунте стоячего водоёма около г. Днепра (Украина).** В связи с отсутствием данных по экологии голых амёб нами исследованы особенности пространственного распределения голых амёб в донных грунтах небольшого стоячего водоёма около г. Днепра. Всего в разных слоях донного грунта выделено девять видов голых амёб и семь морфотипов. В работе анализируются изменения видовой структуры амёб и их морфотипов по глубине. В большинстве проб отмечены виды *S. stenopodia*, *R. platypodia*, *Ripella* sp. Малочисленным оказался вид *Hartmannella* sp. Наибольшим разнообразием видов амёб и их морфотипов характеризуются верхние слои грунта исследуемого водоёма. Все слои донного грунта занимают амёбы веерообразного морфотипа. Выделены группы амёб по размерным особенностям (крупные, средние и мелкие) и две экологические группы амёб на основании их распределения в донных грунтах водоёмов.

**Ключевые слова:** голые амёбы, протисты, морфотипы, донные грунты водоёмов.

**Patsyuk Maryna. Spatial Distribution of the Naked Amoebae in the Bottom soil of Standing Water Body Near the Dnieper (Ukraine).** Due to the lack of data on the ecology of naked amoebae, we have studied the spatial distribution of naked amoebae in the bottom soils of a small standing water body near the Dnieper. Totally, nine species of naked amoebae and seven morphotypes are distinguished in the different layers of bottom soil. Changes in the species structure of amoebae and their morphotypes are analyzed in depth. There were marked species *S. stenopodia*, *R. platypodia*, *Ripella* sp. in the majority of samples. The *Hartmannella* sp. turned out to be small. The upper soil layers of the investigated reservoir characterize the greatest variety of amoeba species and their morphotypes. Amoebas of the fan-shaped morphotype occupy all the bottom soil layers. Groups of amoebae are distinguished according to the size features (large, medium and small) and two ecological groups of amoebae based on their distribution in the bottom soils of reservoirs.

**Key words:** naked amoebae, protists, morphotypes, bottom soils of reservoirs.

Стаття надійшла до редколегії  
11.03.2017 р.

УДК: 598.2:591.481.1

**Ярослав Омельковець,  
Марія Березюк**

### **Порівняння морфології мозочка деяких птахів: вплив способу життя на розміри листків та диференціацію часточок**

Незважаючи на консервативність загальної схеми будови мозочка птахів, структура окремих елементів Cerebellum варіює в представників різних екологічних груп цього класу. Одним із цікавих аспектів морфології мозочка є ступінь диференціації його черв'яка на листки. У нашому дослідженні проаналізовано відносну площу всього мозочка та окремих його листків у представників 19 видів птахів із метою визначення факторів (тип локомоції, спосіб добування їжі, алометричні пропорції тіла, тип розвитку), які впливають на розміри й кількість вторинних і третинних листків у часточках. Отримані результати вказують на кореляцію розмірів листків та деяких поведінкових реакцій: швидкого, маневреного польоту; пересування переважно на задніх кінцівках по твердому субстрату; водного способу життя та добування їжі з допомогою цідильного апарату.

**Ключові слова:** птахи, мозочок, часточка мозочка, листок мозочка, екологічна група.

**Постановка наукової проблеми та її значення.** У філогенезі мозочка простежуємо «поділ» його кори на листки, за рахунок чого формуються часточки. Уважають, що в ссавців розміри часточок залежать від складності поведінкових реакцій [7; 10]. Так, наприклад, розширення парафлукул у

кажанів і китів є наслідком пристосування до ехолокації [7]. На думку О. Ларсела, збільшення розмірів I часточки Cerebellum коатів (*Atelles* spp.) спричинене функціональними особливостями чіпкого хвоста [5]. Такі мозочково-поведінкові кореляції пояснюються тим, що кожен листок Cerebellum ссавців являє собою дискретну структурнофункціональну одиницю, яка є посередником певних сенсорних чи сенсомоторних реакцій [6].

Мозочок птахів – це комплекс листків, які формують часточки та частки черв'яка Cerebellum. Варіює лише ступінь поділу первинних листків мозочка на вторинні та третинні. Закономірно виникають питання: чи справедливе твердження про залежність ступеня диференціації мозочка й розмірів окремих його листків у птахів від поведінкових актів і які ще фактори можуть впливати на морфологію структур Cerebellum?

**Аналіз досліджень цієї проблеми.** К. Сенглаб запропонував теорію, за якою кількість вторинних листків у мозочку ссавців корелює з масою тіла тварин [9]. Оскільки маса тіла зростає здебільшого за рахунок м'язів – це відобразатиметься на розмірах мозочка як нервового центру, що координує рухи.

У приматів ізокортикальний індекс мозочка корелює з об'ємом мозку та його ізокортикальним індексом [10]. Тому ми припускаємо, що алометричні фактори також впливають на кількість листків Cerebellum птахів.

О. Ларсел, А. Н. Іванюк і П. Л. Гурд стверджують, що відмінності розмірів та диференціація мозку залежать від типу розвитку пташенят [5; 6]. Чим довший ембріогенез, тим більші відносні маса та об'єм окремих відділів мозку. Якщо ці ж «константи» впливають на розміри мозочка, то можна припустити, що у виводкових птахів кількість листків буде більшою, оскільки їх ембріогенез триваліший.

О. Ларсел пов'язував розширення VII листка в орлів із підвищеними потребами в опрацюванні візуальної інформації [5]. За результатами інших досліджень, візуальні проєкції мостово-покришкової системи та тектуму специфічні для IX-го листа мозочка [6]. У літературі описано й інші залежності: у птахів, які під час локомоції використовують переважно задні кінцівки структури IXab і IXcd, менші за розмірами [8].

Недавно висловлено припущення, що гіпертрофія IV і VI–IX листків характерна для птахів із бінокулярним зором, здатних до багатовимірного аналізу [6].

На перший погляд, існує достатньо доказів кореляцій між розмірами листків та особливостями поведінки птахів. Однак виникають деякі проблеми під час інтерпретації цих фактів у фізіологічному аспекті. По-перше, дані про дискретність функціонування листків мозочка мають суперечливий характер. Наприклад, О. Ларсел пропонує локалізувати проєкції трійчастого нерва в VI, VII листках, а інші дослідники – у V–IXab [5]. По-друге, розвиток того чи іншого листка мозочка може бути зумовлений різними чинниками. Так, великі розміри VII листка в мозочку орлів можна пояснити як значною масою птаха, так і зоровою аферентацією.

**Мета та завдання статті.** З огляду на вищесказане, ми поставили за мету встановити, чи впливають деякі особливості поведінки (тип локомоції, спосіб добування їжі та використання при цьому сенсорної й тактильної інформації) на кількість і розмір листків у мозочку птахів; вивчити можливий вплив інших факторів на особливості морфології Cerebellum.

Відповідно до мети поставлено такі завдання: 1) вивчити схеми будови мозочка досліджуваних видів птахів для встановлення особливостей його макробудови; 2) визначити відносну площу всієї кори та окремих листків і часточок Cerebellum; 3) зробити спробу трактування отриманих результатів у морфоекологічному та морфофізіологічному аспектах; 4) установити, чи існує залежність між особливостями морфології мозочка й алометричними факторами, типом розвитку пташенят.

**Матеріали та методи дослідження.** Для зручності ми наводимо перелік досліджених видів птахів у вигляді таблиці (табл. 1). Крім того, у результатах роботи використовуємо дані науковців, котрі займалися гістологічними дослідженнями мозочка Aves [5; 6; 7; 9]. Отже, проаналізовано деякі особливості морфології мозочка птахів, які були відсутні в нашій колекції чи наявні в обмеженій кількості (у таблиці вони позначені зірочкою). Також за екологічними й локомоторними особливостями об'єкти дослідження розділено на екологічні групи (рис. 2). Забій тварин проводили згідно із загальноприйнятими методиками [3]. Серійні зрізи виконувалися в сагітальній і фронтальній площинах на санному мікроскопі МС-10 та фарбувалися за методикою Ф. Нісля [4].

## Перелік досліджуваних видів птахів

№ з/п	Ряд	Родина	Вид	Кількість досліджених тварин
1	Anseriformes Гусеподібні	Anatidae Качкові	Anas platyrhynchos Крижень	5
2			Anas querquedula Чирок-тріскунець	5
3			Anser anser Гуска сіра	7
4	Galliformes Куроподібні	Phasianidae Фазанові	Meleagris gallopavo Індик домашній	7
5			Perdix perdix Куріпка сіра	2
6			Gallus domesticus Курка домашня	7
7	Passeriformes Горобцеподібні	Corvidae Воронові	Corvus corax Крук	3
8			Corvus monedula Галка	5
9			Garrulus glandarius Сойка	3
10			Pica pica Сорока	6
11		Passeridae Горобцеві	Paser domesticus Горобець хатній	7
12		Paridae Синицеві	Parus major Синиця велика	3
13		Hirundidae Ластівкові	Hirundo rustica Ластівка сільська	1
14	Columbiformes Голубоподібні	Columbidae Голубові	Columba palumbus Припутень	4
15	Gruiformes Журавлеподібні	Rallidae Пастушкові	Fulica atra Лиска	7
16	Struthioniformes Страусоподібні	Struthionidae Страусові	Struthio camelus Страус африканський	2
17	Psittaciformes Папугоподібні	Psittacidae Папугові	Melopsittacus undulatus Папуга хвилястий	5
18	Trochiliformes Колібриподібні	Trochilidae Колібри	Doryfera ludoviciae* Колібри зеленодзьоба	–
19	Falconiformes Соколоподібні	Falconidae Соколові	Falco berigora* Бурий сокіл	–

Маса тіла фіксованих тварин визначалася на терезах ТВЕ-12-0,5 (точність – 1 г), а мозочка – на аналітичних PS 210/C/1 «Radwag» (точність – 0,001 г). Лінійні величини (довжина, ширина, висота мозку та мозочка) визначали за допомогою штангенциркуля.

Обчислення об'єму мозочка здійснювалося з допомогою програми «Морфологія 5.0».

Площу поверхні мозочка розраховували за комбінованим стереологічним методом, який дає змогу визначити площу як замкнутих, так і незамкнутих поверхонь [2] за формулою:

$$S = \frac{\pi K}{2 D} h T \sum_{i=1}^{n-1} \frac{L_i + L_{i+1}}{2},$$

де  $K$  – коефіцієнт лінійної усадки тканини, що дорівнює 1,25;  $D$  – лінійне збільшення, при якому замальовувалися проекції зрізів;  $L_i + L_{i+1}$  – довжина, відповідно, двох сусідніх проекцій;  $h$  – відстань між тест-лініями;  $T$  – відстань між сусідніми проекціями.

Так само визначали площу кори кожного листка. Відносну площу кори листків отримували діленням абсолютного значення на загальну площу кори мозочка. Відносну площу кори мозочка обчислювали за формулою:  $S_{\text{відносне}} = \frac{S_{\text{абсолютне}}}{\sqrt[3]{m}}$ , де  $m$  – маса мозку.

Аналізували не абсолютні, а відносні показники. Необхідність стандартизації лінійних вимірів головного мозку викликана тим, що його розміри та розміри тіла досліджуваних тварин дуже різні, тому порівнювати абсолютні показники було б некоректно [1].

Схеми будови мозочка замальовані з мікроскопа МБС-10 при збільшенні  $\times 8$ . При поділі мозочка на часточки та листки ми спиралися на схему, запропоновану О. Ларселом [5], та хід серцевинних променів від центральної білої речовини черв'яка. Оскільки листок IX має значні розміри, то ми умовно розділили його на IXab та IXcd.

Фотографування мозку й мозочка здійснювали за допомогою цифрової фотокамери Nikon s 2600. Під час опису структур мозочка користувалися номенклатурою, запропонованою О. Ларселом і міжнародною анатомічною номенклатурою [5].

Для коректної оцінки кількості вторинних та третинних листків у мозочку ми користувалися CFI-індексом (cerebellum foliation index):

$$CFI = \frac{S_{\text{мозочка}}}{V_{\text{мозочка}}}$$

де  $S$  – площа, а  $V$  – об'єм мозочка. Збільшення показника CFI свідчить про збільшення кількості вторинних і третинних листків у черв'яка.

**Виклад основного матеріалу й обґрунтування отриманих результатів дослідження.** Відомо, що проєкції трійчастого нерва локалізуються у двох групах листків мозочка: перша – II–III, друга – VI–VIII. Трійчастий нерв є змішаним, тобто складається з чутливих і рухових нервових волокон. Чутливою іннервацією він забезпечує шкіру передньої половини голови, а також слизові оболонки дзьоба, вуха, кон'юнктиву. Завдяки руховим корінцям, трійчастий нерв іннервує деякі м'язи, серед яких – жувальні [1]. Відповідно до гіпотези, птахи, що під час живлення проціджують воду й орієнтуються на тактильну інформацію від дзьоба та глотки (крижень, чирок-тріскунець, гуска сіра, лиска), матимуть збільшені за розмірами листки мозочка, про які згадувалося вище.

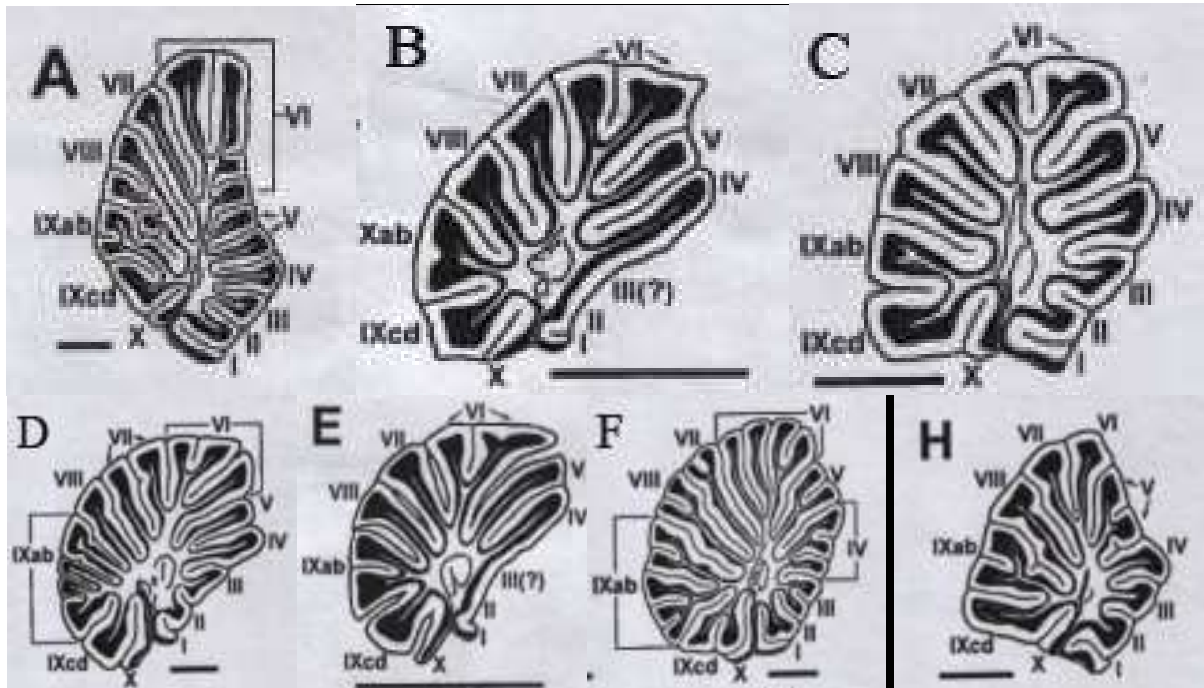
У групу птахів, яким властивий складний, маневрений політ, ми включили деяких перелітних водоплавних (чирок-тріскунець, крижень), а також ластівку, колібрі й денного хижого птаха – бурого сокола. За літературними даними, у «вправних літунів» значно зменшена за розмірами передня частка мозочка, аж до повної редукції окремих часточок [5].

Нарешті, зв'язок морфології мозочка (візуально збільшені за розміром листки передньої частки та вузлик, зменшені VI і IXcd) із хорошим розвитком задніх кінцівок ми перевірили на прикладі диких (куріпка сіра) та одомашнених (курка, індик) куроподібних й африканського страуса.

Інші птахи не мали вузької спеціалізації.

На рис. 1 представлено схеми мозочка деяких досліджених птахів (переріз зроблено у сагітальній площині в ділянці середньої лінії). Згідно із загальною схемою, яку запропонував О. Ларсел [5], ми виділяємо в Cerebellum досліджених птахів десять первинних листків, що об'єднані у вісім часточок та дві частки. Виняток становлять лише ластівка й колібрі, у яких третя часточка передньої частки редуктована (рис. 1). Щодо вторинних і третинних листків, то їх кількість неоднакова в різних видів птахів. Ступінь поділу кори мозочка ми оцінювали з допомогою показника CFI. Більше його значення свідчить про збільшення кількості вторинних і третинних листків мозочка (табл. 1).

Серед досліджених видів CFI коливається від 2,8689 у горобця хатнього до 5,3096 у страуса африканського (табл. 2). Потрібно зазначити, що цей показник відрізняється в середині виділених нами екологічних груп, що помітно на діаграмі (рис. 2). Як відомо, мозочок координує роботу м'язів й інтегрує сенсорну інформацію. Для ламінарних структур, таких як кора мозку та мозочка, збільшення площі може бути ефективним засобом для інтенсифікації функцій [8]. У корі мозку складчастість скорочує відстані між нейронами, що зменшує час опрацювання інформації. Такий механізм характерний для еволюції приматів, у яких розвиваються когнітивні здібності [9].



**Рис. 1.** Схеми поперечного перерізу мозочка птахів у ділянці середньої лінії: A – *Anas platyrhynchos*, B – *Hirundo rustica* (із Iwaniuk A., 2005) C – *Columba palumbus*, D – *Falco berigora*\* (із Larsel. O., 1967), E – *Doryfera ludovicicae*\* (із Iwaniuk A., 2005), F – *Pica pica*, H – *Fulica atra*

Щодо мозочка, то збільшення CFI приводить до зростання кількості клітин Пуркінє на одиницю об'єму Cerebellm. Відростки цих нейронів є єдиним виходом, так званим, «вузьким місцем» виведення інформації з кори та ядер мозочка. Можна припустити, що збільшення їх кількості веде до поліпшення функціональних властивостей мозочка. Це узгоджується зі збільшенням кількості вторинних листків, а отже, і площі кори мозочка, у деяких птахів, що мають активний маневрений політ (бурий сокіл, крук) (рис. 2; табл. 2). Полювання хижих птахів, до яких належить сокіл, характеризується використанням кількох типів польоту: планерування, піке, ширяння, прямолінійний рух та зависання в повітрі. Переслідуючи здобич, бурий сокіл може розвивати швидкість до 65 км/год, а під час падіння на неї з висоти – понад 200 км/год. Залежності CFI від складності локомоції можна продемонструвати також на прикладі диференціації мозочка папуги, який розділений на значну кількість вторинних і третинних листків. Незважаючи на те, що цьому виду птахів не характерний швидкий політ, папуги здатні вправно й динамічно рухатися з допомогою чіпких задніх кінцівок по деревній лісовій рослинності, утримувати шматочки їжі та переносити їх до дзьоба й орієнтуватися під час пересування вниз головою.

Щодо відносного об'єму мозочка найбільші значення цього показника зареєстровано нами в таких видів, як колібрі зеленодзьобий (19,4), хвилястий папуга (15,0), чирок-тріскунець (15,0), ластівка сільська (14,9), страус африканський (14,7) (табл. 2). Як бачимо, збільшення об'єму Cerebellum у перерахованих птахів корелює переважно з локомоторними потенціями виду, і лише розміри мозочка страуса пояснюються значною масою птаха. Найбільший відносний об'єм мозочка виявлено в колібрі зеленодзьобого, маса тіла якого приблизно така сама, як у джмеля (табл. 2). Колібрі більшість життя проводять у повітрі. Ці птахи їдять, п'ють, спаровуються, купаються й навіть сплять у польоті. Через відсутність потреби рухатися суходолом їхні задні кінцівки майже повністю редуковані. На противагу цьому дуже добре розвинені м'язи, що кріпляться до кіля та приводять і відводять крило. Значна швидкість польоту колібрі визначає високу інтенсивність обміну речовин та великі відносні розміри серця, яке забезпечує транспорт найбільшої кількості кисню на одиницю маси серед усіх хребетних. Щодо об'єму Cerebellum ластівки, то його розміри також засвідчують залежність цього показника від типу локомоції (табл. 2). Ластівки є вправними літунами, будова крила, довгі махові й хвостові пера дають змогу маневрувати в польоті: різко змінювати напрям та швидкість руху,

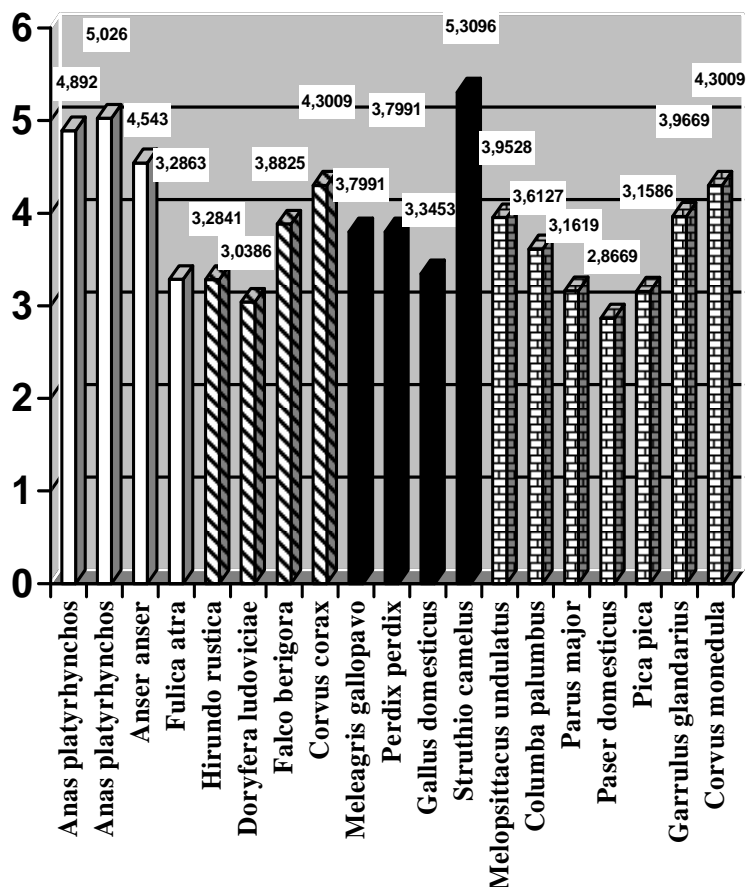


Рис. 2. CFI-індекс досліджених птахів. Білим кольором позначені водоплавні птахи, сірим – птахи з маневреним польотом, чорним – птахи, що пересуваються переважно на задніх кінцівках, жовтим – птахи, які не мають вузької спеціалізації

уникати раптових перешкод, полювати в повітрі на дрібних комах. Їхні слабкі, укорочені задні кінцівки не призначені для руху суходолом, але добре адаптовані для пересування по майже гладенькій, горизонтальній поверхні.

Ми виявили зв'язок CFI та деяких алометричних характеристик виду (рис. 3). Зокрема, це маса тіла, маса й об'єм мозочка. CFI прямо пропорційно зростає зі збільшенням м'язової маси та об'єму мозочка (рис. 3). Тобто в крупних птахів кількість вторинних листків буде однозначно більшою, ніж у дрібних. На нашу думку, це викликано збільшенням кількості рухових одиниць (сполучень рухових нейронів та м'язових волокон які вони іннервують). Складчастість кори черв'яка є альтернативним варіантом, що дає можливість збільшити площу органа, не змінюючи його об'єм. Оскільки мозочок розвивається в черепній коробці, то його ріст на певних етапах ембріогенезу обмежується закріпленням хрящів, тому утворення звинин є альтернативним варіантом для подолання обмежень росту мозочка.

Також ми проаналізували відносну площу кори мозочка птахів, що мають приблизно однакові показники маси, але належать до різних екологічних груп (табл. 2). Для цього досліджені види поділено на п'ять так званих «вагових категорій», два птахи не ввійшли до будь-якої з них. Це колібрі зеленодзьобий – найдрібніший птах серед усіх об'єктів дослідження (вага всього 2–4 гр.) та найбільший – страус африканський (маса 85 кг.). Різниця показника  $S_{\text{відносне}}$  між категоріями помітна на діаграмі (рис. 7). У середині 4-х категорій відносні площі кори мозочка відрізняються незначно (рис. 7). Наприклад, у ластівки, горобця та синиці, що мають приблизно однакову масу тіла, показники площі кори Cerebellum майже рівні, хоча тип польоту різко відрізняється. У групі, до якої ввійшли птахи масою 900–1500 г (крук, лиска, крижень, курка), помітне коливання  $S_{\text{відносне}}$ . У курки площа кори мозочка менша від такої крижня, лиски та крука (табл. 2). На нашу думку, це пояснюється тим, що всі куроподібні є поганими літунами. А також курка – це одомашнений птах,

що нерівнозначно іншим екологічним групам птахів, оскільки всі одомашнені птахи виникли не під дією природного добору, а в результаті селекційних робіт, тобто штучного добору.

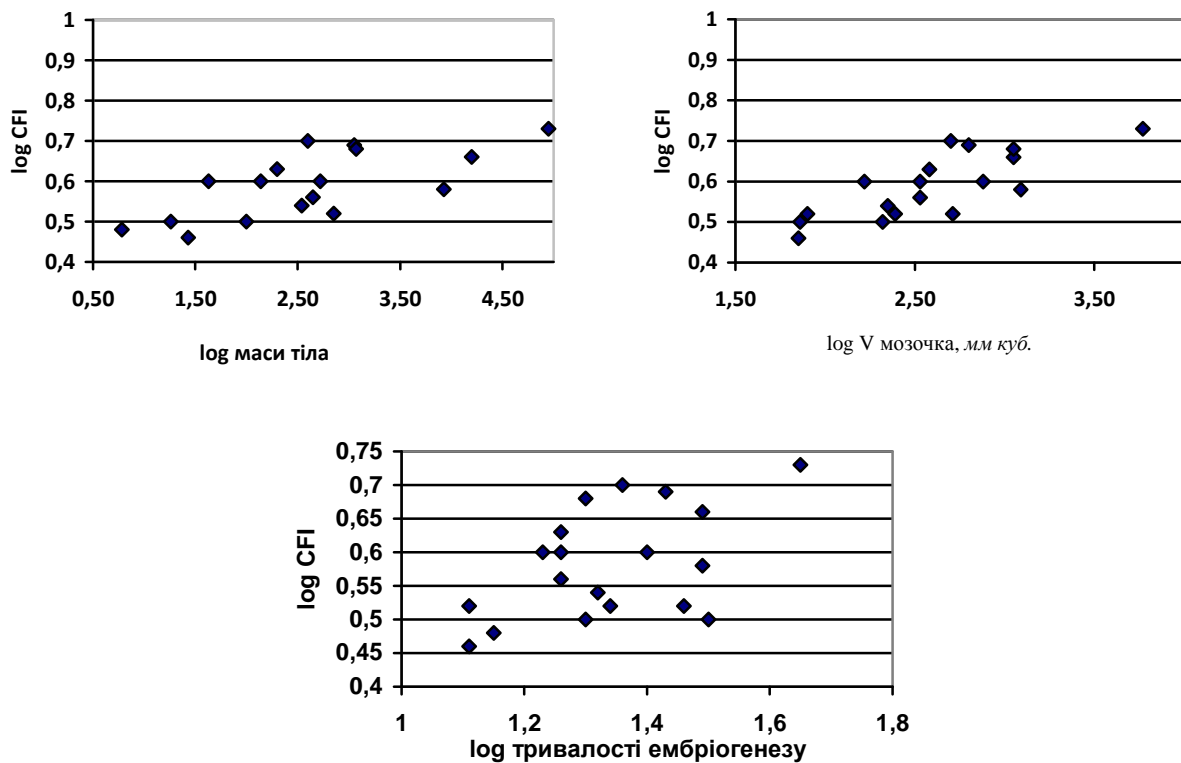


Рис. 3. Залежність CFI-індексу від маси тіла птаха, від об'єму мозочка та від тривалості ембріогенезу

Аналізуючи залежність CFI та тривалості ембріогенезу, ми не виявили істотної взаємозв'язку (рис. 3). Загалом мозочки виводкових птахів розділений на більшу кількість вторинних листків, ніж у нагніздних (табл. 2), але така закономірність може бути відзеркаленням ефекту маси, що обговорювалося вище, оскільки виводкові птахи, як правило, більші за нагніздних.

Таблиця 2

#### Площа кори, об'єм та CFI-індекс мозочка птахів

Вид	Маса птаха, г	Абсолютна площа кори мозочка, см <sup>2</sup>	Відносна площа кори мозочка І	Абсолютний об'єм мозочка, см <sup>3</sup>	Відносний об'єм мозочка, % від об'єму мозку	CFI-індекс
1	2	3	4	5	6	7
<i>Anas platyrhynchos</i> Крижень	1200	3,082	1,75	0,63	11,6	4,892
<i>Anas querquedula</i> Чирок-тріскунець	415	2,513	1,58	0,512	15,0	5,026
<i>Anser anser</i> Гуска сіра	600	5,107		1,124	14,5	4,5437
<i>Meleagris gallopavo</i> Індик домашній	800	4,672	2,47	1,235	15,0	3,7991

1	2	3	4	5	6	7
<b>Perdix perdix</b> Куріпка	150	0,777	0,63	0,223	12,7	3,4847
<b>Gallus domesticus</b> Курка домашня	1500	1,709	1,07	0,511	12,8	3,3453
<b>Corvus corax</b> Крук	1150	5,368	2,19	1,112	7,6	4,8274
<b>Corvus monedula</b> Галка	185	1,646	0,99	0,382	8,3	4,3009
<b>Garrulus glandarius</b> Сойка	200	1,336	0,86	0,337	8,9	3,9669
<b>Pica pica</b> Сорока	200	0,665	0,42	0,211	5,0	3,1587
<b>Paser domesticus</b> Горобець хатний	27	0,203	0,23	0,071	8,5	2,8689
<b>Parus major</b> Синиця велика	20	0,237	0,25	0,075	8,6	3,1619
<b>Hirundo rustica</b> Ластівка сільська*	20	0,259	0,31	0,079	14,9	3,2841
<b>Columba palumbus</b> Припутень	500	1,217	0,92	0,337	14,5	3,6127
<b>Fulica atra</b> лиска	900	0,811	1,58	0,247	9,2	3,2863
<b>Struthio camelus</b> Страус африканський	85000	31,029	8,81	5,844	14,7	5,3096
<b>Melopsittacus undulatus</b> Папуга хвилястий	45	0,656	0,575	0,166	11,2	3,9528
<b>Doryfera ludoviciae*</b> Колібрі зеленодзьоба	4	0,082	0,16	0,027	19,4	3,0386
<b>Falco berigora*</b> Бурий сокіл	700	2,449	1,35	0,631	10,46	3,8825

Таблиця 3

Відносна площа листків мозочка деяких птахів у відсотках від загальної площі кори мозочка

Вид	Номер листків										
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IXab	IXcd	X
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<b>Anas platyrhynchos</b> Крижень	2,5	4,7	4,8	6,1	10,5	25,3	11,5	16,7	10,0	6,0	1,9
<b>Anas querquedula</b> Чирок-тріскунець	2,3	4,0	4,0	6,5	11,4	27,5	12,0	15,0	10,3	5,2	1,8
<b>Anser anser</b> Гуска сіра	2,8	4,4	3,5	5,2	10,7	26,0	11,8	14,9	12,5	6,1	2,2
<b>Meleagris gallopavo</b> Індик домашній	1,8	4,6	10,5	9,8	15,5	7,6	9,4	14,8	15,7	7,8	2,7
<b>Perdix perdix</b> Куріпка	2,6	7,3	7,3	9,5	11,3	8,5	9,1	16,4	13,8	11,1	3,3
<b>Gallus domesticus</b> Курка домашня	4,9	5,0	5,9	8,3	14,2	10,0	8,1	14,5	14,3	9,7	5,0
<b>Corvus corax</b> Крук	2,5	4,6	4,6	6,6	11,6	16,3	9,7	15,0	18,8	8,2	2,1
<b>Corvus monedula</b> Галка	1,3	4,8	7,0	10,3	11,2	16,5	8,8	13,2	17,3	7,9	2,1



1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<b>Garrulus glandarius</b> Сойка	3,8	4,3	5,5	8,7	9,1	17,5	8,8	12,2	17,7	10,1	2,4
<b>Pica pica</b> Сорока	2,5	3,5	6,4	8,6	9,1	16,7	8,4	11,0	21,8	8,6	3,5
<b>Paser domesticus</b> Горобець хатній	2,5	4,0	5,5	11,0	8,0	17,0	10,0	12,0	17,0	10,0	3,0
<b>Parus major</b> Синиця велика	2,2	4,2	5,6	10,4	8,9	17,5	10,7	11,7	16,2	9,7	3,1
<b>Hirundo rustica</b> Ластівка сільська*	2,8	5,0	6,2	8,2	9,6	23,7	10,4	10,6	14,4	6,3	2,8
<b>Columba palumbus</b> Припутень	3,0	4,1	7,0	11,5	11,8	19,8	9,3	12,0	9,0	8,9	3,6
<b>Fulica atra</b> Лиска	2,6	6,5	6,1	7,9	11,9	10,6	11,3	14,0	15,5	11,0	2,8
<b>Struthio camelus</b> Страус африканський	4,5	2,7	4,5	8,1	24,8	12,9	8,6	14,3	9,2	7,8	2,9
<b>Melopsittacus undulatus</b> Папуга хвилястий	2,9	4,1	6,7	7,5	7,0	2,3	9,5	10,4	14,5	11,8	2,7
<b>Doryfera ludoviciae*</b> Колібрі зеленодзьоба	1,0	2,2	2,1	9,8	13,2	20,6	11,5	12,7	14,7	8,5	3,8
<b>Falco berigora*</b> Бурий сокіл	2,3	3,5	4,9	7,3	7,1	19,4	15,5	8,3	20,8	7,2	3,2

Крім того, нас цікавило й інше питання: на які саме структури мозочка (листки, часточки) і яким чином (збільшення чи зменшення їх розмірів) впливають особливості поведінки птахів? О. Ларсел припускав можливість кореляції розмірів часток та способів локомоції виду [5]. Інші дослідники проводили подібні паралелі з часточками й листками мозочка [6; 8].

Аналізуючи відносну площу кори мозочка, ми помітили, що в куроподібних та страусоподібних, які пересуваються, переважно бігаючи на задніх кінцівках, розміри передньої частки більші, ніж в інших птахів (рис. 4). У лиски, що має добре розвинуті задні кінцівки й управно пересувається сухо-долом між сухою високою болотною рослинністю, *lobus anterior* більша, ніж в інших водоплавних птахів. Також у птахів зі слабкими недорозвиненими задніми кінцівками (ластівки, колібрі) передня частка слабодиференційована, аж до повної редукції окремих часточок (зокрема, III листка в ластівки сільської, та II–III у колібрі). Чи пов'язані розміри листків передньої частки зі ступенем розвитку й використанням у локомоції передніх кінцівок, є спірним питанням. Раніше вважалося, що сомато-сенсорні проєкції від задніх кінцівок локалізуються саме в I–V листках [5]. За сучасними даними, ці проєкції розділяються між II, VI, IXab, IXcd листками [6; 7]. Щодо редукції II III часточок у ластівки та колібрі, то це може бути наслідком специфічно розвернутих назад зорових доль середнього мозку [1; 5]. Попередні припущення та літературні дані про зменшення розмірів IXab і IXcd листків нашими дослідженнями не підтвердилися (рис. 5) (табл. 3).

Особливістю мозочка птахів зі швидким маневреним польотом плануванням та зависанням у повітрі (ластівка сільська, колібрі, бурий сокіл) є збільшені і розміром VI та VII листки (рис. 6; табл. 3), зменшена передня частка, а в ластівки і колібрі – редукована III часточка. Редукція часточок обговорювалася вище. Логічно було б припустити, що збільшені часточки відповідають за координацію роботи м'язів крила в польоті. Однак пропріорецептивні виходи зі спинного мозку від крил зосереджені в III–V листках, а не в VI–VII [6]. У птахів у цих часточках локалізуються зорові та слухові проєкції, а також пропріорецептивні входи від м'язів очей. Інтеграція сенсорної й пропріорецептивної (координація локальних рухів очей) інформації важлива для орієнтації, швидкого реагування та уникнення перешкод під час польоту. Збільшення мозочково-опосередкованої обробки візуальної інформації також дає можливість оперативно змінювати напрям руху та швидкість польоту. Хижі птахи використовують візуальні сигнали ще й під час полювання та пошуку здобичі.

Серед досліджуваних видів VI–VII часточки збільшені (витагнуті в дорзальному напрямі) також у деяких водоплавних птахів, що надає їхньому мозочку характерної трикутної форми (рис. 6; табл. 3). Цей факт має подвійне пояснення. Полюючи, чирки та крижні пірнають. Досягнення рухомої цілі під водою потребує узгодженої роботи м'язового апарату й органів чуття, як і в хижих птахів під час полювання. З іншого боку, досліджені види при живленні використовують цідильний апарат, а це передбачає опрацювання тактильної інформації від дзьоба, язика, глотки, що іннервуються трійчастим нервом. Проекції останнього локалізуються в VI листку [1].

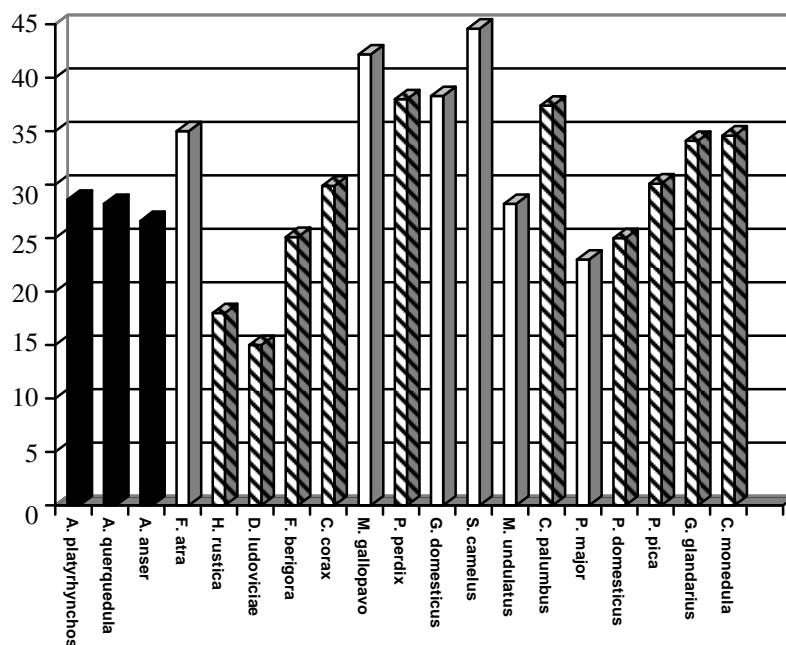


Рис. 5. Відносна площа кори передньої частки мозочка птахів. Білим кольором позначено види, у яких збільшена передня частка мозочка

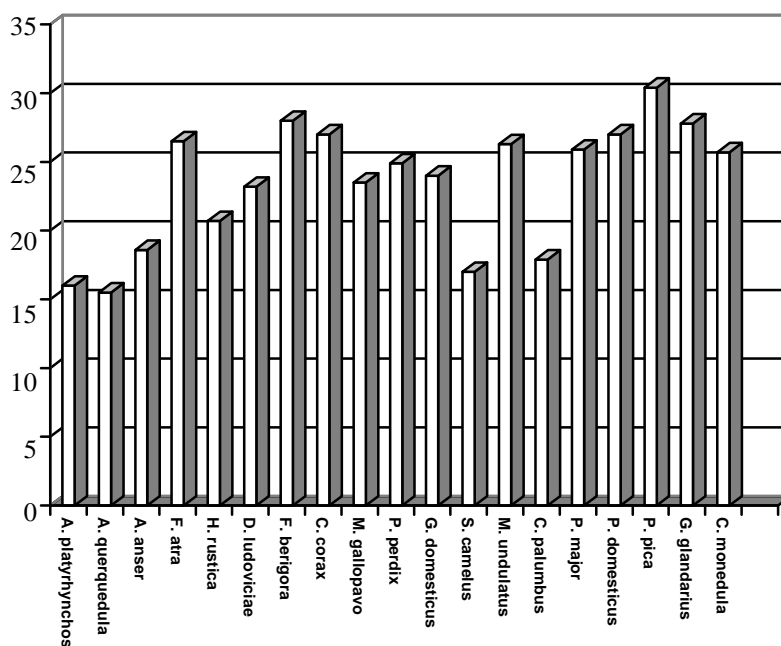
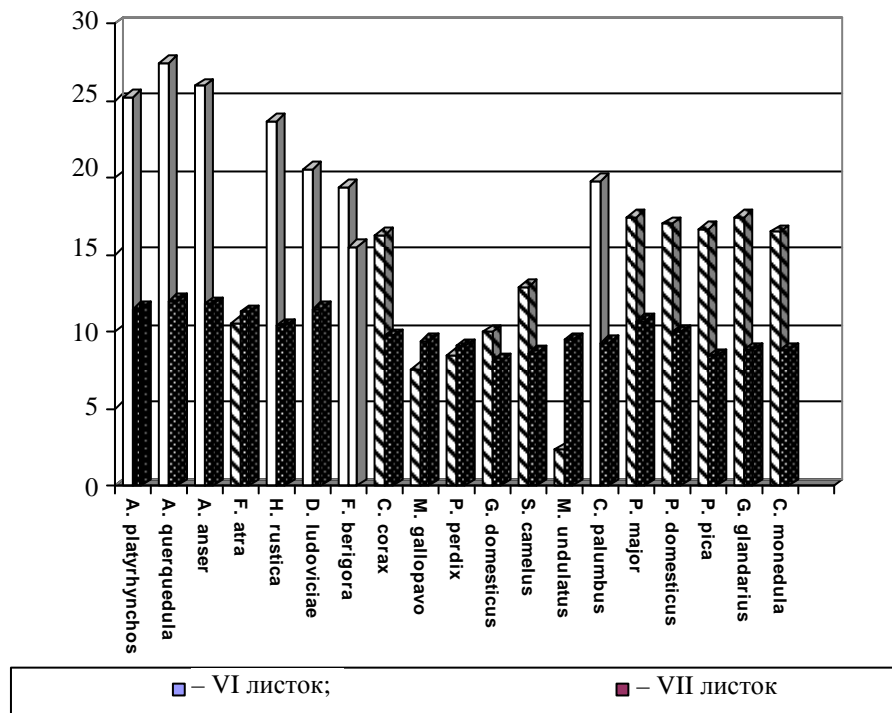
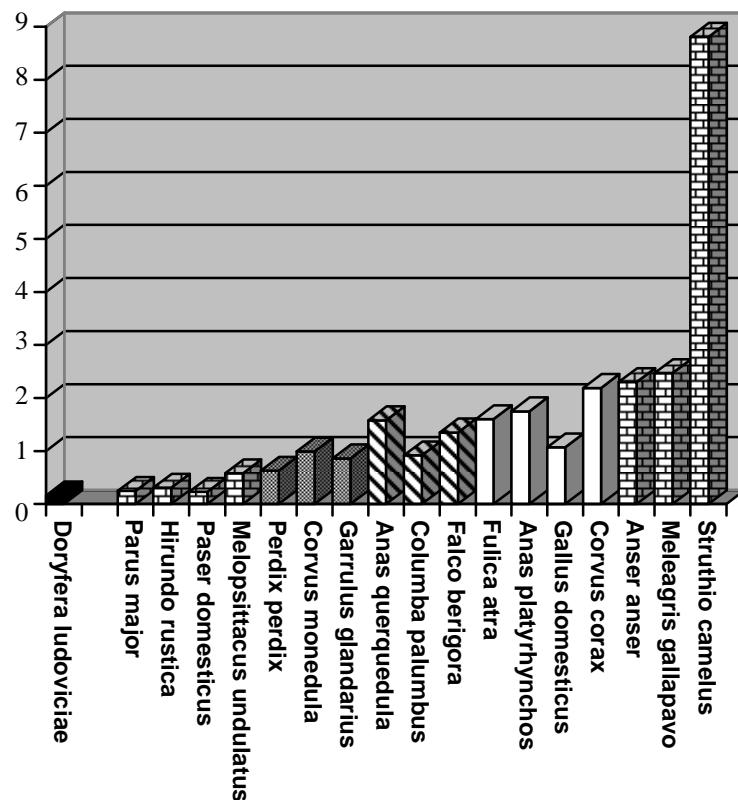


Рис. 6. Відносна площа кори IX листка мозочка птахів



**Рис. 7.** Відносна площа кори VI та VII листків мозочка птахів. Білим кольором позначено види, у яких відповідні листки збільшені



**Рис. 8.** Відносна площа кори мозочка досліджених птахів. Кольорами відмежовані групи птахів із приблизно однаковою масою

**Висновки та перспективи подальшого дослідження.** Результати дослідження засвідчують кореляцію CFI-індексу з масою тіла птаха та об'ємом його мозочка. У крупних птахів за рахунок поділу первинних листків на значну кількість вторинних і третинних зростає відносна площа кори Cerebellum, а отже, і кількість нейронів, що координують роботу м'язів.

У птахів різних екологічних груп із приблизно однаковою масою тіла диференціація часточок мозочка буде складнішою у видів, які характеризуються динамічною, маневреною локомоцією зі значною різноманітністю рухів.

У мозочку виводкових птахів число вторинних листків більше, ніж у мозочку нагніздних. Однак, на нашу думку, це залежить не від тривалості ембріогенезу, а є ефектом віддзеркалення маси, оскільки виводкові птахи крупніші від нагніздних.

Відмінності в розмірах та будові листків мозочка досліджуваних представників класу Aves засвідчують, що вони є функціонально відмежованими структурами cerebellum, які відповідають за певні типи локомоторної та харчової поведінки виду. Ми встановили такі закономірності: 1) збільшені за розмірами VI–VII листки характерні для спритних літунів та деяких водоплавних птахів із розвиненим цідильним апаратом, що живляться, проціджуючи воду через дзьоб; 2) редуковані II–III часточки трапляються у видів зі слабкими недорозвиненими задніми кінцівками; 3) у птахів, що при локомоції використовують переважно задні кінцівки (тобто бігають по твердому субстрату), збільшені листки передньої частки, а IXab IXcd зменшені, порівняно з такими інших вивчених видів.

#### *Джерела та література*

1. Андреева Н. Г. Эволюционная морфология нервной системы позвоночных : учеб. для вузов / Н. Г. Андреева, Д. К. Обухов – Санкт-Петербург : Лань, 1999. – 384 с.
2. Звегинцева Е. Г. О стереологическом методе определения площади поверхности неокортекса млекопитающих / Е. Г. Звегинцева, Л. И. Малофеева // Архив анатомии, гистологии, эмбриологии. – 1975. – № 69. – С. 57–61.
3. Коржевский Д. Э. Краткий курс гистологической техники / Д. Э. Коржевский. – Санкт-Петербург : Крофт, 2005. – 46 с.
4. Основы гистологии и гистологической техники / под ред. В. Г. Елисеєва и др. – Москва : Медицина, 1967. – 268 с.
5. Larsell O. The cerebellum: a review and interpretation / O. Larsell // Arh. Neurol. end Psychiat. – 1985. – Vol 12, № 8. – P. 580–607.
6. Iwaniuk A. N. A multivariate analysis of cerebrotypes in birds / A. N. Iwaniuk, P. L. Hurd // Brain Behav Evol. – 2005. – Vol 6, № 5. – P. 215–230.
7. Kalisinska E. Anseriform brain and its parts versus taxonomic and ecological categories / E. Kalisinska // Brain, Behavior and Evolution. – 2005. – Vol 2, №3. – P. 244–261
8. Lefebvre L. Brains, innovations and evolution in birds and primates / L. Lefebvre, S.M. Reader, D. Sol // Brain, Behavior and Evolution – 2004. – 63. – P. 233–246.
9. Senglaub K. Das Kleinhirn der Vögel in Beziehung zu phylogenetischer Stellung, Lebensweise und Körpergröße, nebst Beiträge zum Domestikationsproblem / K. Senglaub // Z. wiss. Zool. – 1963. – Vol 5, № 7. – P. 1–63.
10. Zilles K. Gyrfication in the cerebral cortex of primates / K. Zilles et al. – 1989. – 34. – P. 143–150.

**Омельковец Ярослав, Березюк Мария. Сравнение морфологии мозжечка некоторых птиц: влияние образа жизни на размеры листков и дифференциацию долек.** Невзирая на консервативность общей схемы строения мозжечка птиц, структура отдельных элементов Cerebellum варьирует у представителей разных экологических групп класса. Одним из интереснейших аспектов морфологии мозжечка является степень дифференциации его червя на листки, их относительные размеры и физиологическое значение этого. В нашем исследовании мы проанализировали относительную площадь всего мозжечка и отдельных его листков у представителей 19 видов птиц с целью определения факторов (тип локомоции, способ добычи еды, аллометрические пропорции тела, тип развития), которые влияют на размеры и количество вторичных и третичных листков в долях. Полученные результаты указывают на корреляцию размеров листков и некоторых поведенческих реакций: быстрого, маневренного полета; передвижение преимущественно на задних конечностях по твердому субстрату; водного образа жизни и добывания еды с помощью цедильного аппарата.

**Ключевые слова:** птицы, мозжечок, доля мозжечка, листок мозжечка, экологическая группа.

**Omelkovets Yaroslav, Berezyuk Mariya. Comparison of Some Birds Cerebellum Morphology: the Influence of the Lifestyle on the Leaves Size and the Differentiation of Lobules.** Despite the conservative framework for the structure of the cerebellum of birds, the structure of the individual elements Cerebellum varies from different

ecological groups of students. One of the interesting aspects of the morphology of the cerebellum is the degree of separation of the worm on leaves, their relative size and physiological significance of this. In our study we analyzed the relative total area of the cerebellum and some leaves 19 species of birds to identify factors (type of locomotion, means of obtaining food, allometry body proportions, the type of development) that affect the size and number of secondary and tertiary layers of particles. The results indicate a correlation between the size of leaves and some behavioral responses: a fast, maneuverable flight, travel, preferably upright on a solid substrate, aquatic life and foraging through tsidylnoho system.

**Key words:** birds, cerebellum, cerebellar lobe, cerebellum leaf, environmental group.

Стаття надійшла до редколегії  
15.02.2017 р.

УДК 591.5: 594.38

Агнеса Стадниченко,  
Володимир Гирин,  
Дмитро Вискушенко

### Сумісний вплив десикації й гельмінтів на стабільність гомеостазу гемолімфи *Planorbarius corneus* (Mollusca, Gastropoda, Bulinidae)

Оцінено особливості сумісного впливу різної тривалості умов десикації (10, 20, 30, 40, 50, 60 діб) й інвазії материнськими та дочірніми редіями *Notocotylus thienemanni* й спороцистами *Cercaria pseudogracilis* на вміст гемоглобіну (Hb) у гемолімфі *Planorbarius corneus* та активну реакцію (рН) останньої. З'ясовано, що на умови десикації ці молюски відповідають зростанням концентрації Hb у їх гемолімфі. Цей дихальний пігмент відзначається потужними буферними властивостями, що дає змогу незараженим гельмінтами особинам постійно підтримувати активну реакцію їх гемолімфи на слабколужному рівні. Трематодна ж інвазія для *P. corneus* є обтяжувальним чинником, який значно вповільнює процес зростання вмісту Hb їх у гемолімфі, що супроводжується її підкисленням.

**Ключові слова:** *Planorbarius corneus*, Trematoda, гемолімфа, Hb, активна реакція (рН).

**Постановка наукової проблеми та її значення.** До найвагоміших екологічних проблем антропогенного походження, котрі вийшли на перше місце на початок XXI ст., безперечно, належить глобальне потепління [1]. Уперше питання про його загрозу для біосфери Землі було підняте на початку 60-х років минулого століття, а вже в 1980 р. її поставлено на порядок денний розгляду в ООН. В Україні ж ця проблема гостро постала лише 20–25 років тому, тобто тоді, коли реальними стали для неї негативні наслідки глобального потепління. Останнє не оминуло й одну з найбільш прохолодних і найвологіших її природно-географічних зон – Українське Полісся. Екстремально високі середньорічні та сезонні температури спричинили тут суттєві негативні зміни гідромережі. Наразі в межах цієї природно-географічної зони простежено відчутне скорочення як загальної кількості водоймищ і водотоків, так і їх площ, що становить серйозну загрозу їх існуванню в майбутньому [2]. Стийке підвищення температури повітря супроводжується зменшенням режиму зволоження територій. У результаті цього високопродуктивні й самовідновлювальні річкові та заплавні екосистеми трансформувались у нестабільні малопродуктивні ценози, які підпадають регресивним сукцесіям [3]. За таких обставин важливе з'ясування як патологічних, так і пристосовних змін, що спостерігаються в найбільш розповсюджених і найчисельніших видів гідробіонтів, які домінують у природних поліських екосистемах. Без таких відомостей не вдасться спрогнозувати найближчі (хоча би на 10–15 років) можливі наслідки і їх масштаби в зрушеннях сталості популяцій домінуючих типів гідроекосистем.

**Формулювання мети й завдання статті.** **Мета роботи** – з'ясування впливу умов десикації на показники гомеостазу витушки рогової в нормі та за інвазії її партеногенетичними поколіннями (материнські й дочірні редії, а також спороцисти) трематод. **Завдання дослідження** – виявлення характеру зрушень, спричинених умовами десикації, у вмісті Hb і значеннях водневого показника (рН) внутрішнього середовища *P. corneus* як інтактних, так і інвазованих трематодами.