

АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ім. І. І. ШМАЛЬГАУЗЕНА

На правах рукопису

УДК 591.481.1:599.4

ОМЕЛЬКОВЕЦЬ Ярослав Адамович

ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ ЦЕНТРАЛЬНИХ ВІДДІЛІВ
ДИСТАНТНИХ АНАЛІЗАТОРІВ
КОМАХОЇДНИХ І РУКОКРИЛИХ
ОЗ. 00. 08. - зоологія

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т
дисертації на здобуття вченого ступеня
кандидата біологічних наук

Київ - 1993

Робота виконана в відділі еволюційної морфології хребетних
Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена АН України

Науковий керівник: доктор біологічних наук М. Ф. Ковтун

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор
Е. Г. Хоменко
кандидат біологічних наук, доцент
Г. І. Котляр

Ведуча установа: біологічний факультет
Київського Державного Університету

Захист відбудеться *28. грудня* 1993 року
в *10⁰⁰* годин на засіданні спеціалізованої Ради

Д 016.09.01 Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена АН України

З дисертацією можна ознайомитись в бібліотеці Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена АН України

Відгук в 2-х екземплярах, завірених керівництвом і печаткою
установи, просимо надсилати на адресу:

252601, Київ-30, ГСП, вул. Богдана Хмельницького 15

Автореферат розісланий *28. листопада* 1993 р.

Вчений секретар
спеціалізованої Ради
кандидат біологічних наук



В. Е. Золотов

ЛНБ України ім. В. Стефаника



00810591 (0)

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Головний мозок є чи не найскладнішою і найзадакливою частиною організму хребетних в цілому і їх нервової системи зокрема. Це обумовлює поглиблений інтерес до його вивчення в різноманітних аспектах. Відомо, що розвиток головного мозку відбувався в зв'язку з "озброєнням" тварин трьома дистантними аналізаторами (Сепп, 1949), тому комплексне еколого-морфологічне дослідження центральних відділів цих аналізаторів, а також центральних відділів органів рівноваги у рукокрилих, які опанували повітряний простір і порівняння їх будови з такими комахоїдних становить значний інтерес. Недивлячись на те, що в фізіологічному і морфологічному аспектах окремі відділи головного мозку Insectivora і Chiroptera вивчені досить добре, існує небагато праць, автори яких порівнюють його будову у представників вищеназваних рядів в комплексі, і ще менше таких, що містять еколого-морфологічне трактування виявлених відмінностей. Останнє стосується не лише комахоїдних і рукокрилих. Для вивчення центральної нервової системи останніх, в силу їх унікальних потенцій, пов'язаних із здатністю до польоту, складною просторовою орієнтацією, ехолокацією, такий підхід є особливо актуальним.

Мета і завдання дослідження. Метою даної роботи було дати відповідь на запитання - чи дійсно мозок рукокрилих є аналогом мозку комахоїдних, а якщо відмінності в його будові у представників вищеназваних рядів мають місце - спробувати проаналізувати їхню природу і оцінити фактори, що могли їх стимулювати.

Головні завдання нашої роботи можна викласти таким чином: - провести дослідження ніхової цибулини, ядра латерального ніхового тракту, ядер мигдалеподібного тіла (ніховий аналізатор); слухових ядер, задніх горбиків чотиригорбикового тіла, верхньої оливи, трапецієподібного тіла, медіального колінчастого тіла і слухової кори (слуховий аналізатор); передніх горбиків чотиригорбикового тіла і латерального колінчастого тіла (зоровий аналізатор); комплексу вестибулярних ядер, нижньої оливи, а також кори мочочка і його ядер (органи рівноваги); - провести порівняльний аналіз отриманих даних; - зробити спробу трактування виявлених відмінностей, використовуючи літературні дані по особливостях екології досліджуваних тварин і фізіологічній ролі вищеназваних структур.

Наукова новизна. Вперше проведене комплексне дослідження центральних відділів нюхового, слухового, зорового аналізаторів, комплексу вестибулярних ядер і мозочка Insectivora і Chiroptera. Вперше застосований метод куткових вимірів для дослідження головного мозку Insectivora (по Schneider, 1957) і порівняння їх з такими Chiroptera. Зроблене детальне дослідження об'ємних співвідношень досліджуваних структур, здійснений поділ складаючих їх клітин на типи відповідно до розмірів. Зроблена спроба індексації поздовжніх і поперечних діаметрів клітин з метою найбільш повного порівняння останніх. Виявлено внутрішній плексиморфний шар в нюховій цибулині рудої вечірниці, який не спостерігається у інших досліджуваних тварин. На основі отриманих даних сформульовані висновки про особливості будови головного мозку рукокрилих, що склалися в зв'язку з опануванням повітряного простору, складною локомоцією, ехолокацією і т. д.

Теоретичне і практичне значення. Отримані дані поглиблюють уявлення про будову головного мозку Insectivora і Chiroptera. Висвітлюються особливості будови центральних відділів дистантних аналізаторів і органів рівноваги в залежності від екологічних особливостей того чи іншого виду. На основі отриманих даних проводиться аналіз шляхів адаптивної перебудови мозкових структур в зв'язку з посиленням або послабленням функціонального навантаження останніх. Дані можуть бути використані в навчальному процесі.

Апробація роботи. Матеріал дисертації доповідався на Міжнародній конференції "Наука Східних Карпат: сучасний стан і охорона" (Ужгород, 1993), а також на засіданнях Відділу еволюційної морфології хребетних Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена АН України (1990-1993).

Публікації. По темі дисертації опубліковано 3 роботи і 1 здала до друку.

Структура і об'єм роботи. Дисертація складається з Вступу, 5 розділів і Висновків, викладених на сторінках машинописного тексту, ілюстрованих рисунками і 5 таблицями. Список літератури включає 163 роботи, в тому числі 79 зарубіжних.

ЗМІСТ РОБОТИ

Основні положення Вступу відповідають викладеній в авторефераті загальній характеристиці роботи.

Розділ I. Огляд літератури.

В даному розділі проаналізована література, що містить інформацію про будову головного мозку в рукокрилих, комахоїдних, а також інших ссавців, зокрема у приматів. Розділ складається з трьох частин.

В першій частині дається огляд найбільш цікавих, на наш погляд, робіт, автори яких започаткували вивчення головного мозку ссавців і розробили методи нейроморфологічних досліджень (Бухштаб, 1884; Денисенко, 1877; Bergman, 1841; Hannover, 1844; Pyrkine, 1838). Поряд з ними слід відмітити роботи присвячені гістогенезу головного мозку (Попов, 1896; Ramon-y-Cajal, 1890 - цит. по Денисенко 1896), еволюції нервової системи ссавців (Детлаф, 1946; Заварзин, 1950, 1952; Ковалевский, 1951; Сепп, 1949), а також філогенезу головного мозку в різних таксономічних групах ссавців (Edinger, 1929; 1948; Hofer, 1953).

Друга частина розділу містить огляд макроморфологічних досліджень мозку Insectivora, Chiroptera і Primata. Велику групу складають роботи порівняльно-анатомічного плану, значна частина яких присвячена вивченню центральних відділів нюхового аналізатора (Кожуріна, 1990; Хохлов, 1975; Cooper, Bhatnagar, 1976; Frahm, Stephan, Baron, 1984; Mann, 1961; Stephan, 1965 та ін.). Широко представлені роботи, що містять порівняння індексів енцефалізації, об'ємів, площ поверхні окремих макроструктур мозку комахоїдних, рукокрилих і приматів (Bauchot, 1963, 1972; Frahm, Stephan M., Stephan H., 1962; Stephan, Pirlot, Soneider, 1974; Kummer, 1961; Pirlot, 1969; Wiedermeuer, 1974 та ін.). Особливо уваги заслуговують роботи морфо-екологічного плану, де вивчаються зв'язки між будовою певних частин Encephalon і екологічними особливостями досліджуваних тварин (Baron, 1977; Brauer, 1969/70; Brodal, Pompeiano, Walberg, 1962; Fix, Trett, 1970; Heines, 1969, 1970).

В третій частині огляду літератури аналізуються роботи мікроморфологічного плану. Значну частину їх становлять фізіологічні дослідження, увага в яких приділяється вивченню рис морфологічної спеціалізації в будові коркових і підкоркових структур дистантних аналізаторів (Айрапет'янц, Константинов, 1974; Бурикова, Краснощєкова, 1969; Васильєва, 1979; Курєпина, 1969 та ін.). Не менш ціка-

вими, в відношенні функціонального і еколого-морфологічного аналізу є роботи В. П. Зворикіна (1959, 1964, 1975, 1977 а, б), який досліджував будову зорових і слухових структур китоподібних, приматів і рукокрилих. Особливо слід виділити, на наш погляд, роботи М. Ф. Никитенко (1967, 1969, 1975 та ін.), який запропонував еволюційно-екологічну класифікацію головного мозку ссавців, наголошуючи на необхідності еколого-морфологічного підходу до вивчення останнього. Поглиблення даного підходу, що відбулося в останні десятиріччя, сприяло появі ряду робіт по мікробудові нюхового (Baron, Stephan, Frahm, 1987; Valve, Lopez-mascorpaque, De-Karlos, 1989), слухового (Андреева, Жарская, 1984; Бурикова, Мовчан, 1986, Каменева, 1980; Кузнецова, 1989 та ін.), зорового (Шалагіна, 1976; Munoz, Muniz, 1974; Lung, Fitzpatrick, Humprey, 1985 та ін.) аналізаторів. Значна увага в даній частині приділяється роботам де описуються особливості макро- і мікроморфології мозочка і вестибулярних ядер в різних рядах ссавців (Антонова, 1965; Лешко, 1969, 1972; Івлиева, 1973; Baron, 1977; Baron, Stephan, Frahm, 1987, 1989; Chan-Palay, 1975 та ін.).

Розділ II. Матеріал і методи дослідження.

Матеріалом для дослідження використаний головний мозок двох видів Insectivora: звичайної буроzubки (*Sorex araneus*) - 6 екземплярів, звичайного їжака (*Erinaceus europaeus*) - 6 екземплярів; і двох видів Chiroptera: рудої вечниці (*Nyctalus noctula*) - 6 екземплярів, великого підковноса (*Rhinolophus ferrumequinum*) - 6 екземплярів, фіксований в 5% розчині формаліну. Вибір досліджуваних структур (перечислені вище), обумовлювався доброю їх вивченістю в фізіологічному аспекті, що відповідало завданням роботи і робило можливим еколого-морфологічний аналіз і інтерпретацію отриманих даних. Фарбування гістологічних препаратів виконувалося за методами Нісля та Гольджі. Рисунки виконувались по окулярній сітці мікроскопа МВС-1, фотографування мікропрепаратів здійснювалось на мікроскопі МВІ-6, на пластинках розміром 6x9 см. Індекс енцефалізації оцінювався за допомогою графіка функції $y = ax^b$ (Лакин, 1980). Мозок тварин різних видів, що має неоднакову вагу і розміри, порівнювали шляхом індексації лінійних вимірів, з подальшим порівнянням отриманих індексів. Для цього лінійні виміри ділились на корінь кубічний з об'єму мозку (Stephan, Nelson, 1981). В такий же спосіб порівнювались поздовжній (а) і поперечний (в) діаметри клітин (індекси, відповідно - Іа, Ів). Крім того, для індексації застосовувались кутові виміри мозку (Schneider, 1957), які дають змогу порівняти

просторову організацію останнього у досліджуваних тварин. Визначення об'ємів, площ поверхні мозку і його окремих макроструктур, щільності клітин, а також об'ємів тіл і ядер останніх здійснювалось згідно загальноприйнятих методик (Автандилов, 1973; Блинков, Глезер, 1964; Звегинцева, Малофеева, 1975). Статистична обробка даних проводилась на мікро-ЕОМ "Електроніка БЗ-21" за програмами [Францевич, 1980].

Розділ III. Макроморфологія головного мозку комахоїдних і рукокрилих.

В даному розділі містяться дані кутових вимірів мозку досліджуваних тварин, його індексації, оцінка ступеня енцефалізації, а також дані по об'єму, площі поверхні головного мозку і його окремих макроструктур (вміщена таблиця).

Найбільший ступінь енцефалізації спостерігається у великого підковоноса, а найменший у звичайного іжака. Вага нюхових цибулин у іжака складає 14,8%, а у буроаубки 7,3% від ваги головного мозку, тоді як у вечірниць і підковоноса, відповідно 3,9% і 3,2%. Індокси лінійних вимірів мозку показують, що у рукокрилих він відрізняється від такого комахоїдних меншою відносною довжиною нюхових цибулин і великих півкуль і більшою відносною довжиною мозочка. Кут α , на який має вплив зниження темпоральної ділянки кори великих півкуль, у вечірниць і підковоноса має більшу величину, ніж у іжака і буроаубки, відповідно - 43,2°, 35,4°, 30,6°, 33,3°. Мінімальна величина кута ϵ , який відображає утворення псевдотемпоральної ділянки - у іжака (6,0°), а максимальна у вечірниць і підковоноса (18,5°). Випуклість півкулі в латеральному напрямку оцінюється кутами β і γ (кут β відображає власне випуклість півкулі в латеральному напрямку, а кут γ - зміщення латерального розділу викривлення в окципітальному напрямку). В цілому, мозок вечірниць і підковоноса відрізняється від такого іжака і буроаубки високим значенням γ (105,5°, 105,7°, тоді як в останніх - 87,0°, 65,3°), при досить високих значеннях β (38,7°, 33,0°, тоді як у *Insectivora* - 32,0°, 42,0°). Окципітальне зміщення оцінюється парю кутів δ і η . Найменше значення δ - у буроаубки (113,0°), чотиригорбикове тіло якої перекрите корою великих півкуль і мозочком. В іжака чотиригорбикове тіло відкрите, кут η має у нього таку ж величину, що і в буроаубки (19,7°), при значно більшій величині δ (відповідно, 113,0° і 120,7°). Максимальне значення δ і η у руді вечірниць (126,3°, 28,6°). Індокси латерального заряду (А) і окципітального зміщення (Б) мають наймен-

ше значення в буроаубки, а найбільше у вечірниці. Співвідношення цих індексів (А:В) має мінімальну величину в руді вечірниці (1,4), а максимальну в буроаубки (2,7), tectum якої повністю перекритий корою великих півкуль і мозочком. Вага мозочка у буроаубки становить 10%, а у іжака 14,5% від ваги головного мозку, а його об'єм, відповідно 2,5% і 6,0% від об'єму останнього. Площа поверхні мозочка у буроаубки складає 16,0%, а в іжака 10% від площі всього головного мозку. Вага мозочка руді вечірниці становить приблизно 16,2%, а у великого підковноса 17,9% від ваги головного мозку, тоді як відносний об'єм його у цих тварин складає, відповідно 11,0% і 13,6%. Площа поверхні Cerebellum у цих тварин - 23,6% і 33,3% від площі поверхні всього головного мозку. На парасагітальних арізах у звичайного іжака чітко видно всі десять дольок, що входять в склад черв'ячка мозочка. У буроаубки перші три дольки Lobus anterior - не диференційовані, не існує межі і між четвертою і п'ятою дольками цієї доли, а також між шостою, сьомою і восьмою дольками Lobus posterior. У руді вечірниці перша і друга дольки передньої доли являють собою єдине ціле, а третя диференційована чітко. У великого підковноса - навпаки - спостерігається межа між першою і другою дольками, тоді як друга і третя недиференційовані. Четверта і п'ята дольки у вечірниці недиференційовані, тоді як у підковноса вони розмежовані чітко. Дольки задньої доли у обох досліджуваних видів рукокрилих добре диференційовані.

Розділ IV. Мікроморфологія головного мозку рукокрилих і комахоїдних.

В даному розділі містяться дані мікроморфологічних досліджень центральних відділів дистантних аналізаторів, вестибулярних ядер і мозочка досліджуваних тварин (вміщено 4 таблиці).

1. Ніховий аналізатор. В даній частині подані дані дослідження ніхових цибулин, ядра латерального ніхового тракту і ядер мигдалеподібного тіла.

Ніхова цибулина. У досліджуваних тварин в ніховій цибулині спостерігається шість цитоархітектонічних шарів: зовнішній волокнистий, гломерулярний (шар клубочків), зовнішній плексиморфний, шар мітральних клітин, зернистий шар та внутрішній шар волокон і глії. В руді вечірниці можна виділити внутрішній плексиморфний шар, якого немає у інших досліджуваних тварин. Зовнішній волокнистий шар у комахоїдних і рукокрилих не має істотних відмінностей. Гломеруляр-

ний має максимальну відносну ширину в підковоноса (14,8), а мінімальну в бурозубки (11,4). Нюхові клубочки оточені дрібними клітинами-зернами, об'єм яких схожий в таких клітин зернистого шару. Зовнішній плексиморфний шар має найбільшу відносну ширину в іжака (28,2), у бурозубки, вечірниці і підковоноса цей показник має близькі значення, відповідно 20,1, 21,1, 21,9. В даному шарі спостерігається два типи клітин. Перший - дрібні пірамідні і веретеноподібні клітини, об'єм яких зменшується в такій послідовності: іжак ($222 \pm 16,1 \text{ мкм}^3$), бурозубка ($120 \pm 4,2 \text{ мкм}^3$), підковоніс ($74 \pm 2,6 \text{ мкм}^3$), вечірниця ($24 \pm 1,0 \text{ мкм}^3$). Максимальна їх щільність спостерігається в у вечірниці ($169081 \pm 6630,6 / \text{мм}^3$), а мінімальна в іжака ($76190 \pm 4977,9 / \text{мм}^3$). Крім дрібних клітин в зовнішньому плексиморфному шарі зустрічаються мітральні клітини, найбільший об'єм яких зафіксований у бурозубки ($1297 \pm 145,6 \text{ мкм}^3$), а найменший у вечірниці ($405 \pm 63,3 \text{ мкм}^3$). Щільність їх у рукокрилих більша, ніж в комахоїдних, мінімальне її значення спостерігається у іжака ($6945 \pm 366,0 / \text{мм}^3$), а максимальне у вечірниці ($30176 \pm 2180,3 / \text{мм}^3$). Відносна ширина шару мітральних клітин у підковоноса менша ніж в комахоїдних (2,6), у вечірниці цей показник займає проміжне положення між такими іжака і бурозубки (7,8, 5,4, 3,4). Максимальний об'єм клітин даного шару - у звичайного іжака ($1359 \pm 72,2 \text{ мкм}^3$), в якого їх відносні розміри найменші ($I_a=1,40$, $I_b=0,79$) (в цілому, співвідношення між розмірами клітин в аналогічних структурах досліджуваних тварин однакове для різних типів клітин, тому ми тут і далі по тексту даватимемо розміри клітин першого типу, об'єм яких найбільший). Об'єми мітральних клітин бурозубки, вечірниці і підковоноса досить близькі між собою, відносні розміри клітин у них становлять, відповідно - 2,56, 1,60; 2,30, 1,42 і 2,30, 1,34. Зернистий шар у всіх досліджуваних тварин можна розділити на дві частини: зовнішню і внутрішню. Відносна ширина першої у комахоїдних набагато перевищує таку рукокрилих (наприклад у бурозубки - 31,9, у підковоноса - 16,6). Максимальний і мінімальний об'єми клітин-зерен зафіксовано, відповідно, в звичайної бурозубки ($69 \pm 2,6 \text{ мкм}^3$) і рудої вечірниці ($23 \pm 0,9 \text{ мкм}^3$). В іжака і бурозубки клітини зовнішньої частини даного шару залягають компактними смугами і щільність їх тут, відповідно $1145356 \pm 67687,9 / \text{мм}^3$ і $1269371 \pm 56772,7 / \text{мм}^3$. У рукокрилих не спостерігається такого впорядкованого залягання клітин, хоча щільність їх в зовнішній частині шару вища ніж у внутрішній ($1194328 \pm 35437,6 / \text{мм}^3$ у вечірниці, і $903579 \pm 19023,8$ у підковоноса). Відносна ширина внутрішнього зернистого шару разом з шаром волокон

і глії зростає в такій послідовності: вечірниця (7,8), підковоніс (14,4), бурозубка (18,5), іжак (18,8). Щільність клітин тут менша, ніж в зовнішній частині, при цьому у *Insectivora* вона перевищує таку *Chiroptera*. Клітини шару волокон і глії у комахоїдних мають більший, в порівнянні з рукокрилими об'єм і більшу щільність. Максимальний і мінімальний об'єми спостерігаються, відповідно, в іжака ($122 \pm 8,3$ мкм) і вечірниці ($24 \pm 1,2$ мкм³). Найбільша щільність даних клітин у бурозубки ($887928 \pm 38563,9$ /мм³), а найменша - у вечірниці ($318283 \pm 16322,2$ /мм³).

Ядро латерального нюхового тракту і ядра мигдалеподібного тіла.

Відносний об'єм ядер мигдалика в сукупності з ядром латерального нюхового тракту зростає в такому порядку: підковоніс (0,27%), вечірниця (0,28%), іжак (0,30%), бурозубка (0,36%). Під відносним об'ємом розуміється відношення об'єму ядра чи групи ядер однієї половини головного мозку до об'єму всього мозку, виражене в процентах. Відносні розміри клітин першого типу ядра латерального нюхового тракту збільшуються в такому ряду тварин: іжак (Ia=0,75, Ib=0,56), підковоніс (Ia=1,30, Ib=0,93), бурозубка (Ia=1,98, Ib=1,40), вечірниця (Ia=2,0, Ib=1,40). Максимальний і мінімальний об'єми клітин спостерігаються у руді вечірниці ($725 \pm 57,0$ мкм³) і великого підковоніса ($215 \pm 24,4$ мкм³), а щільність їх зростає в такій послідовності: іжак ($101768 \pm 4346,9$ /мм³), вечірниця ($109419 \pm 3275,2$ /мм³), підковоніс ($153791 \pm 4011,1$ /мм³), бурозубка ($209025 \pm 8019,9$ /мм³). Ядра мигдалика, входять в склад лімбічної системи мозку, яка крім участі в роботі нюхового аналізатора бере участь в регуляції багатьох вегетативних функцій організму. В медіальному ядрі мигдалеподібного тіла щільність клітин зростає в наступному порядку: вечірниця ($97018 \pm 3608,9$ /мм³), підковоніс ($105518 \pm 5835,6$ /мм³), бурозубка ($118987 \pm 7152,6$ /мм³), іжак ($141847 \pm 1668,9$ /мм³). В такій же послідовності зростає і щільність клітин базального ядра, а поправкою на те, що у іжака вона менша ніж в бурозубки ($100131 \pm 3072,4$; $97386 \pm 3605,7$; $132470 \pm 4888,3$; $259202 \pm 212,3$ /мм³). Протилежну картину являє порівняння щільності клітин переднього і центрального ядер мигдалика. Так в *Nucleus anterior amygdalae* максимальна щільність клітин зафіксована у великого підковоніса ($102715 \pm 2826,9$ /мм³), а мінімальна в звичайного іжака ($20445 \pm 1492,9$ /мм³). У бурозубки і вечірниці даний показник має близькі значення ($63350 \pm 2242,4$ /мм³; $58608 \pm 2189,4$ /мм³). В *Nucleus centralis amygdalae* іжака щільність клітин менша, ніж у підковоніса (відповідно, $60345 \pm 1247,3$ /мм³ і $98133 \pm 4486,8$ /мм³), але перевищує таку

в буроубки і вечірниці, у яких цей показник має практично однакові значення ($42575 \pm 3089,5/\text{мм}^3$; $42376 \pm 1585,8/\text{мм}^3$).

2. Слуховий аналізатор. В цій частині містяться дані дослідження слухових ядер, верхньої оливи, ядер трапецієподібного тіла, задніх горбиків чотиригорбикового тіла, внутрішнього колінчастого тіла і слухової кори.

Верхнє слухове ядро. Відносний об'єм верхнього слухового ядра у вечірниці і підковоноса становить, відповідно 0,048% і 0,055%, тоді як у іжака і буроубки лише 0,0063% і 0,015%. У всіх досліджуваних тварин дане ядро має трьохшарову будову. Цікаво, що у звичайного іжака клітини даного ядра залягають паралельно до шарів останнього, тоді як у летючих мишей - перпендикулярно. Найменші в ряду досліджуваних тварин відносні розміри клітин дорсального слухового ядра спостерігаються в іжака ($I_a=1,10$, $I_b=0,87$), а найбільші у буроубки ($I_a=2,28$, $I_b=1,60$). Максимальний об'єм клітин спостерігається в звичайного іжака ($1380+98,1 \text{ мкм}^3$), мінімальний - у великого підковоноса ($443+31,5 \text{ мкм}^3$). У руді вечірниці і звичайної буроубки цей показник має схожі значення, відповідно $651+77,4 \text{ мкм}^3$ і $638+34,7 \text{ мкм}^3$. Щільність клітин в даному ядрі зростає в такій послідовності: буроубка ($46673+4345,5/\text{мм}^3$), іжак ($90423+3014,9/\text{мм}^3$), вечірниця ($137593+4345,9/\text{мм}^3$), підковоніс ($190415+3716,6/\text{мм}^3$).

Нижнє слухове ядро. Відносні розміри даного ядра збільшуються в наступному порядку: іжак (0,008%), буроубка (0,023%), підковоніс (0,093%), вечірниця (0,120%). Нижнє слухове ядро у досліджуваних тварин, за винятком підковоноса, має типову ядерну будову. У великого підковоноса центральну частину вентрального слухового ядра займає міхуроподібна волокниста структура, в якій можна виділити три шари. Максимальні відносні розміри клітин цього ядра зафіксовано у підковоноса ($I_a=2,57$, $I_b=1,50$) і буроубки ($I_a=2,0$, $I_b=1,50$). Максимальний об'єм клітин у вечірниці і підковоноса становить, відповідно $1038+52,5 \text{ мкм}^3$ і $1045+126,9 \text{ мкм}^3$, тоді як у іжака і буроубки - $757+39,6 \text{ мкм}^3$ і $545+17,9 \text{ мкм}^3$. Щільність клітин у вентральному слуховому ядрі іжака неоднакова в нижній ($31415+2115,4/\text{мм}^3$) і верхній ($43491+1421,5/\text{мм}^3$) частинах. У звичайної буроубки і руді вечірниці таких коливань не помічено і даний показник становить, відповідно, $35173+3813,5/\text{мм}^3$ і $49729+4060,4/\text{мм}^3$. Мінімальна щільність клітин в даному ядрі підковоноса спостерігається в поверхневому шарі міхуроподібної формації ($19404+1479,5/\text{мм}^3$), а максимальна в її центральній частині та вентро-медіальній ділянці ядра

(64638±4384,5/мм³).

Верхня одива. Відносний об'єм даної структури зростає в такій послідовності: іжак (0,012%), бурозубка (0,040%), вечірниця (0,069%), підковоніс (0,082%). Максимальний об'єм та відносні розміри клітин спостерігаються у великого підковоніса (1331±84,4 мкм³; Іа=3,46, Ів=1,40), у звичайного іжака об'єм клітин навіть дещо більший, ніж в останнього (1362±31,2 мкм³), але відносні розміри їх значно менші (Іа=1,20, Ів=0,82). У руді вечірниці і звичайної бурозубки вищеназвані показники мають близькі значення, так об'єм клітин першого типу у них становить приблизно 860 мкм. Щільність клітин зменшується в наступному порядку: вечірниця (44349±2555,2/мм³), іжак (35200±3297,3/мм³), підковоніс (25132±2194,1/мм³), бурозубка (15180±1764,5/мм³).

Ядра трапецієподібного тіла. В трапецієподібному тілі досліджуваних тварин можна виділити два ядра: медіальне і латеральне. Останнє у комахоїдних, особливо звичайного іжака, дифузне і нечітко контуроване. Відносний об'єм ядер трапецієподібного тіла у руді вечірниці і великого підковоніса складає, приблизно 0,0210% і 0,0290%, тоді як у звичайного іжака - 0,0037%, а в звичайної бурозубки - 0,0037% від об'єму головного мозку. Відносні розміри клітин у бурозубки, вечірниці і підковоніса схожі між собою, тоді як у іжака значення даного показника найменші в ряду досліджуваних тварин. Найбільший об'єм клітин зафіксовано в звичайного іжака (1451±102,1 мкм³), у інших досліджуваних тварин цей показник має близькі значення, що коливаються від 732±123,5 мкм³ (бурозубка), до 812±82,9 мкм³ (підковоніс). Як в медіальному, так і в латеральному ядрах трапецієподібного тіла щільність клітин зростає в такому ряду тварин: іжак (20529±1662,4; 13616±1556,5/мм³), бурозубка (40480±2034,2; 42320±3127,4/мм³), вечірниця (53753± 2135,3; 54079±3164,6/мм³), підковоніс (64295±2856,2; 55706±4525,1/мм³).

Задні горбики чотиригорбикового тіла. Відносний об'єм задніх горбиків чотиригорбикового тіла зростає в такому порядку: іжак (0,42%), бурозубка (0,46%), підковоніс (0,92%), вечірниця (1,08%). В даній структурі спостерігається велика різноманітність форм і розмірів клітин. Максимальні відносні розміри клітин першого типу спостерігаються в руді вечірниці (Іа=2,80, Ів=1,50), а мінімальні в звичайного іжака (Іа=1,60, Ів=1,09). Найбільший об'єм цих клітин зафіксовано у іжака (3355±365,4 мкм³), а найменший у бурозубки (716±75,5 мкм³). Це ж стосується і клітин другого типу, розміри яких у досліджуваних тварин менші, в порівнянні з клітинами першо-

го. Щільність клітин передніх горбиків зростає в наступній послідовності: іжак ($70675 \pm 3912,2/\text{мм}^3$), підковоніс ($183507 \pm 7247,9/\text{мм}^3$), вечірниця ($188973 \pm 11930,5/\text{мм}^3$), бурозубка ($194350 \pm 14079,4/\text{мм}^3$). В такому ж порядку зростає і, взята окремо, щільність клітин першого типу.

Медіальне колінчасте тіло. Мінімальний відносний об'єм внутрішнього колінчастого тіла спостерігається в звичайного іжака (0,016%), у інших досліджуваних тварин значення даного показника досить схожі між собою: бурозубка - 0,039%, вечірниця - 0,043%, підковоніс - 0,044%. Найбільші відносні розміри клітин зафіксовані в звичайної бурозубки ($I_a=2,09$, $I_b=1,60$), а найменші в іжака ($I_a=1,40$, $I_b=0,83$). Об'єм клітин зростає в такій послідовності: вечірниця ($344 \pm 30,3 \text{ мкм}^3$), підковоніс ($509 \pm 60,8 \text{ мкм}^3$), бурозубка ($603 \pm 57,4 \text{ мкм}^3$), іжак ($1335 \pm 38,5 \text{ мкм}^3$). Найменша щільність клітин спостерігається в медіальному колінчастому тілі іжака ($42320 \pm 2645,2/\text{мм}^3$). У звичайної бурозубки цей показник займає проміжне положення між такими великого підковоніса і рудої вечірниці, відповідно ($60906 \pm 2012,0$; $77474 \pm 4899,0$; $90521 \pm 4197,2/\text{мм}^3$).

Слухова кора. У досліджуваних тварин вона розміщена в темпоральній області великих півкуль і нараховує в своєму складі шість цитоархітектонічних шарів, з яких третій і четвертий погано диференційовані. Ширина її зростає в такому порядку: підковоніс ($443 \pm 17,7 \text{ мкм}$), вечірниця ($466 \pm 20,1 \text{ мкм}$), бурозубка ($511 \pm 24,6 \text{ мкм}$), іжак ($802 \pm 23,5 \text{ мкм}$). В той же час, відносна ширина слухової кори у вечірниці і підковоніса перевищує таку іжака (відповідно, 65,69; 61,60; 54,88), хоча і менша, ніж у бурозубки (84,35). Відносна ширина верхнього поверху (2, 3, 4 шари) зростає в такому ряду тварин: підковоніс (21,50), іжак (23,96), вечірниця (24,79), бурозубка (35,98). Аналогічний показник, що характеризує ширину нижнього поверху (5, 6 шари) має такі величини: іжак - 18,30, бурозубка - 37,47, вечірниця - 25,21, підковоніс - 26,0. Слід зазначити, що за винятком першого шару, щільність клітин у всіх цитоархітектонічних шарах слухової кори рукокрилих вища ніж в комахоїдних, в той же час відносні розміри клітин у цих шарах у вечірниці і підковоніса менші, ніж у бурозубки, хоча і перевищують такі іжака.

3. Зоровий аналізатор. Дана частина містить дані про будову зовнішнього колінчастого тіла і передніх горбиків чотиригорбикового тіла досліджуваних тварин.

Латеральне колінчасте тіло. Дана структура у досліджуваних тва-

рин складається з двох ядер: верхнього, яке більше за об'ємом і міститься в дорсо-латеральній частині стовбура мозку і нижнього, що має менший об'єм і розміщене в вентро-латеральній частині останнього. Об'єм зовнішнього колінчастого тіла у звичайного іжака становить 0,020%, а у звичайної буроаубки 0,041% від об'єму головного мозку, тоді як у вечірниці і підковоноса значення даного показника становить, відповідно 0,028% і 0,025%. Об'єм клітин дорсальної частини латерального колінчастого тіла зростає в такому ряду тварин: буроаубка ($330 \pm 15,1 \text{ мкм}^3$), вечірниця ($649 \pm 47,0 \text{ мкм}^3$), підковоніс ($732 \pm 40,5 \text{ мкм}^3$), іжак ($1465 \pm 66,1 \text{ мкм}^3$), а їх щільність в такому ж порядку зменшується ($114958 \pm 8003,0$; $66939 \pm 2330,3$; $54456 \pm 2108,6$; $32959 \pm 3174,6 / \text{мм}^3$). Максимальні відносні розміри клітин спостерігаються у рудій вечірниці ($I_a=2,00$, $I_b=1,30$), а мінімальні в звичайного іжака ($I_a=1,17$, $I_b=0,88$). У звичайної буроаубки і великого підковоноса цей показник має близькі значення (відповідно, $I_a=1,76$, $I_b=1,24$; $I_a=1,95$, $I_b=1,39$).

Об'єм клітин вентрального ядра зовнішнього колінчастого тіла у рукокрилих більший, ніж в комахоїдних. Зростає він в такому порядку: буроаубка ($228 \pm 13,6 \text{ мкм}^3$), іжак ($440 \pm 10,3 \text{ мкм}^3$) вечірниця ($582 \pm 58,2 \text{ мкм}^3$), підковоніс ($744 \pm 109,8 \text{ мкм}^3$), а щільність їх в такій же послідовності зменшується ($220360 \pm 13199,2$; $97750 \pm 8614,3$; $71261 \pm 2692,5$; $48572 \pm 3187,9 / \text{мм}^3$). Відносні розміри клітин у Chiroptera перевищують такі Insectivora, максимальні вони в рудій вечірниці ($I_a=2,50$, $I_b=1,10$), а мінімальні в звичайного іжака ($I_a=0,99$, $I_b=0,54$).

Передні горбики чотиригорбикового тіла. Відносний об'єм даної структури зростає в такому ряду тварин: іжак (0,330%), буроаубка (0,382%), вечірниця (0,414%), підковоніс (0,498%). В передніх горбиках звичайного іжака можна виділити три цитоархітектонічні шари, тоді як в решті досліджуваних тварин - чотири, що відрізняються за розмірами і формою складаючих їх клітин. Так у іжака, буроаубки і підковоноса тут можна виділити чотири типи клітин, а в рудій вечірниці - п'ять. Об'єм клітин першого (поверхневого) шару зростає в такій послідовності: вечірниця ($52 \pm 3,3 \text{ мкм}^3$), підковоніс ($84 \pm 5,6 \text{ мкм}^3$), буроаубка ($91 \pm 3,7 \text{ мкм}^3$), іжак ($201 \pm 25,0 \text{ мкм}^3$). Щільність клітин в даному шарі у рудій вечірниці і великого підковоноса менша ніж в звичайного іжака і звичайної буроаубки і становить $77579 \pm 3398,3 / \text{мм}^3$ і $80951 \pm 5089,1 / \text{мм}^3$, тоді як у останніх, відповідно $163689 \pm 13922,3 / \text{мм}^3$ і $227266 \pm 17422,1 / \text{мм}^3$. Максимальний об'єм клітин другого шару зафіксований у підковоноса ($426 \pm 14,4 \text{ мкм}^3$), а міні-

мальний у вечірниць ($160 \pm 14,8 \text{ мкм}^3$). Щільність клітин в цьому шарі зменшується в такому порядку: бурозубка ($229449 \pm 12948,8 / \text{мм}^3$), підковоніс ($192625 \pm 6653,4 / \text{мм}^3$), іжак ($134933 \pm 10548,9 / \text{мм}^3$), вечірниця ($94793 \pm 4433,8 / \text{мм}^3$). Значення цього ж показника для клітин третього шару у руді вечірниць і великого підковоніса становить, відповідно $137488 \pm 4272,8 / \text{мм}^3$ і $177979 \pm 3337,9 / \text{мм}^3$, а у іжака і бурозубки - $103558 \pm 2745,2 / \text{мм}^3$ і $52858 \pm 3106,4 / \text{мм}^3$. Слід зауважити, що об'єм клітин в даному шарі у бурозубки і вечірниць перевищує такий підковоніса і іжака. Найменший об'єм клітин четвертого шару спостерігається у руді вечірниць ($544 \pm 47,1 \text{ мкм}^3$), а найбільший у звичайної бурозубки ($1714 \pm 163,3 \text{ мкм}^3$). В той же час, їхня щільність у бурозубки становить $81297 \pm 3384,8 / \text{мм}^3$ і перевищує таку вечірниць і підковоніса ($62629 \pm 2334,4 / \text{мм}^3$ і $55963 \pm 3883,5 / \text{мм}^3$). У звичайного іжака щільність клітин в даному шарі така ж як і в попередньому.

4. Органи рівноваги. В цій частині подані особливості будови вестибулярних ядер, нижньої оливи, а також кори мозочка і його ядер.

Верхнє вестибулярне ядро. Об'єм даного ядра у досліджуваних тварин найменший серед ядер вестибулярного комплексу. Об'єм його у вечірниць і підковоніса складає - $0,048\%$ і $0,032\%$, тоді як у іжака і бурозубки - $0,014\%$ і $0,015\%$ об'єму всього головного мозку. Найменші відносні розміри клітин верхнього вестибулярного ядра зафіксовані у звичайного іжака ($I_a=1,32$, $I_b=0,77$), а найбільші у великого підковоніса ($I_a=2,19$, $I_b=1,68$). Значення даного показника у звичайної бурозубки близьке до таким рукокрилих ($I_a=1,70$, $I_b=1,10$). Об'єм клітин зростає в такому ряду тварин: бурозубка ($247 \pm 27,8 \text{ мкм}^3$), вечірниця ($604 \pm 81,7 \text{ мкм}^3$), підковоніс ($1128 \pm 119,7 \text{ мкм}^3$), іжак ($1335 \pm 118,4 \text{ мкм}^3$). Мінімальна щільність клітин спостерігається в звичайного іжака ($25439 \pm 1688,9 / \text{мм}^3$), а максимальна у звичайної бурозубки ($112023 \pm 8069,4 / \text{мм}^3$). У великого підковоніса і руді вечірниць значення даного показника близькі до такого бурозубки (відповідно, $93320 \pm 2726,0 / \text{мм}^3$ і $106718 \pm 3640,9 / \text{мм}^3$).

Латеральне вестибулярне ядро. Від інших ядер вестибулярного комплексу відрізняється насамперед великими розмірами клітин. Відносний об'єм цього ядра у Chiroptera приблизно втричі перевищує такий у Insectivora. Максимальне і мінімальне значення його спостерігаються, відповідно, у руді вечірниць ($0,101\%$) і звичайної бурозубки ($0,028\%$). Відносні розміри клітин латерального ядра рукокрилих перевищують такі комахоїдних. Об'єм клітин першого типу зростає

в такій послідовності: буроубка ($1323 \pm 158,5 \text{ мкм}^3$), підковоніс ($2517 \pm 213,6 \text{ мкм}^3$), вечірниця ($5537 \pm 452,6 \text{ мкм}^3$), іжак ($7063 \pm 863,2 \text{ мкм}^3$). Максимальна щільність клітин даного ядра спостерігається у великого підковоніса ($20254 \pm 1374,5 / \text{мм}^3$), а мінімальна в іжака ($8412 \pm 572,3 / \text{мм}^3$). У звичайної буроубки і руді вечірниці даний показник становить, відповідно, $18450 \pm 1759,0 / \text{мм}^3$ і $13058 \pm 1287,9 / \text{мм}^3$.

Медіальне вестибулярне ядро. Об'єм даного ядра у вечірниці і підковоніса складає 0,133% і 0,118% від об'єму головного мозку, тоді як в іжака і буроубки лише 0,040% і 0,050%. Відповідно до розмірів, у досліджуваних тварин тут можна виділити два типи клітин, а у звичайного іжака - чотири. Максимальні відносні розміри клітин зафіксовані у звичайної буроубки ($I_a=2,16$, $I_b=1,47$), у інших досліджуваних тварин значення даного показника досить схожі. Об'єм клітин в медіальному вестибулярному ядрі іжака і буроубки перевищує такий вечірниці і підковоніса (відповідно, $3201 \pm 243,1$; $535 \pm 9,9$; $444 \pm 38,6$; $451 \pm 23,5 \text{ мкм}^3$). Щільність клітин зростає в наступній послідовності: іжак ($60992 \pm 2512,9 / \text{мм}^3$), вечірниця ($162150 \pm 4353,8 / \text{мм}^3$), буроубка ($228963 \pm 10391,2 / \text{мм}^3$), підковоніс ($473800 \pm 22321,7 / \text{мм}^3$).

Нижнє вестибулярне ядро. Дане ядро у звичайного іжака є найбільшим, а у решти досліджуваних тварин - другим по величині (після медіального) ядром вестибулярного комплексу. Об'єм його у вечірниці і підковоніса складає - 0,121% і 0,114%, а у іжака і буроубки, відповідно, 0,045% і 0,047% об'єму головного мозку. Максимальні відносні розміри клітин зафіксовані у руді вечірниці ($I_a=2,75$, $I_b=1,52$), а мінімальні в звичайного іжака ($I_a=0,93$, $I_b=0,60$). Об'єм клітин зростає в такому порядку: іжак ($555 \pm 49,5 \text{ мкм}^3$), буроубка ($576 \pm 87,0 \text{ мкм}^3$), підковоніс ($908 \pm 30,6 \text{ мкм}^3$), вечірниця ($1171 \pm 91,9 \text{ мкм}^3$). Щільність їх у звичайного іжака і звичайної буроубки становить - $38705 \pm 3578,9 / \text{мм}^3$ і $31656 \pm 1866,3 / \text{мм}^3$, тоді як у руді вечірниці і великого підковоніса, відповідно, $48541 \pm 5087,6 / \text{мм}^3$ і $134598 \pm 5154,7 / \text{мм}^3$.

Нижня олива. В даній структурі досліджуваних тварин можна виділити три складові: медіальне, дорсальне і основне ядра. У буроубки нижня олива погано диференційована на складові ядра і ми змогли виділити лише дві частини - перша з яких, очевидно, відповідає дорсальному ядру, а друга медіальному і основному. Об'єм нижньої оливи у вечірниці і підковоніса складає - 0,088% і 0,086% від об'єму головного мозку, тоді як у іжака і буроубки лише 0,022% і 0,026%. Відносні розміри клітин у летючих мишей тут менші ніж в бу-

розубки ($I_a=2,50$, $I_b=1,46$), але більші ніж в іжака ($I_a=1,14$, $I_b=0,79$). Максимальний об'єм клітин зафіксований у звичайного іжака ($1189 \pm 183,5 \text{ мкм}^3$), у інших досліджуваних тварин цей показник має близькі значення і коливається від $515 \pm 33,5 \text{ мкм}^3$ у рудої вечірниці, до $846 \pm 64,3 \text{ мкм}^3$ у великого підковноса. У іжака і бурозубки щільність клітин у всіх ядрах нижньої оливи практично однакова і становить, відповідно $19136 \pm 2110,5 / \text{мм}^3$ і $45236 \pm 2445,2 / \text{мм}^3$. Щільність клітин в медіальному ядрі у вечірниці і підковноса - $141389 \pm 3291,9 / \text{мм}^3$ і $137546 \pm 7649,5 / \text{мм}^3$; в дорсальному - $48221 \pm 3073,1 / \text{мм}^3$ і $96189 \pm 3844,3 / \text{мм}^3$; в основному - $113703 \pm 6539,3 / \text{мм}^3$ і $104509 \pm 4733,3 / \text{мм}^3$.

Кора мозочка. У всіх досліджуваних тварин вона має максимальну ширину на верхівках звивин. Мінімальна ширина у рукокрилих спостерігається на їх дні, а у комахоїдних вона практично однакова на дні і в середині звивин. Молекулярний шар кори мозочка у *Insectivora* має однакову ширину по всій довжині звивин, лише у бурозубки спостерігається деяке потовщення цього шару на їх дні. У *Chiroptera* максимальна ширина даного шару зафіксована в середині, а мінімальна на верхівках звивин. В цілому, молекулярний шар має більшу відносну ширину у рукокрилих. Зірчасті клітини, що займають верхні дві третини даного шару мають найбільший об'єм у звичайного іжака ($421 \pm 36,1 \text{ мкм}^3$), у якого їх щільність найменша ($80497 \pm 1845,6 / \text{мм}^3$). Найменший об'єм даних клітин зафіксований у великого підковноса ($66 \pm 6,9 \text{ мкм}^3$), де їх щільність максимальна ($227529 \pm 7238,7 / \text{мм}^3$). Кошикоподібні клітини займають нижню третину молекулярного шару. Максимальний об'єм їх спостерігається в іжака ($105 \pm 3,1 \text{ мкм}^3$), де їхня щільність найменша ($140041 \pm 3425,5 / \text{мм}^3$). У бурозубки, вечірниці і підковноса об'єми даних клітин становлять, відповідно $60 \pm 6,5$; $103 \pm 7,1$; $82 \pm 7,3 \text{ мкм}^3$. Найбільша щільність їх зафіксована у бурозубки ($222222 \pm 7796,7 / \text{мм}^3$).

Найменша відносна ширина гангліяного шару спостерігається у іжака, у інших досліджуваних тварин цей показник має досить близькі значення. У рукокрилих клітини Пуркінє залягають, як правило, ланцюжком в один шар, тоді як у комахоїдних на певних ділянках звивин мозочка - в 2-3 шари. Максимальна ширина даного шару спостерігається, здебільшого, на дні звивин. Об'єми клітин Пуркінє варіюють в широких межах, від $2538 \pm 129,1 \text{ мкм}^3$ у іжака, до $684 \pm 33,9 \text{ мкм}^3$ у бурозубки. У звичайного іжака і звичайної бурозубки максимальний об'єм цих клітин спостерігається на дні звивин мозочка, тоді як у підковноса на верхівках, а у вечірниці в середині звивин. Щіль-

ність клітин Пуркінє зростає в такому порядку: іжак ($6705 \pm 357,4/\text{мм}^3$), підковоніс ($10198 \pm 727,3/\text{мм}^3$), вечірниця ($10654 \pm 741,0/\text{мм}^3$), бурозубка $18217 \pm 1163,0/\text{мм}^3$).

Зернистий шар кори мозочка має у досліджуваних тварин максимальну ширину на верхівках звивин. Об'єм клітин-зерен зменшується в такому ряду тварин: іжак ($71 \pm 4,3 \text{ мкм}^3$), бурозубка ($33 \pm 3,6 \text{ мкм}^3$), вечірниця ($24 \pm 2,3 \text{ мкм}^3$), підковоніс ($18 \pm 1,2$), а їхня щільність в такому ж порядку збільшується ($892433 \pm 41240,0$; $1842780 \pm 34281,9$; $2333396 \pm 63032,1$; $3237094 \pm 74150,1/\text{мм}^3$). Об'єм клітин Гольджі у звичайного іжака і звичайної бурозубки становить, відповідно, $739 \pm 96,7 \text{ мкм}^3$ і $309 \pm 37,9 \text{ мкм}^3$, тоді як у руді вечірниці і великого підковоніса - $490 \pm 32,7 \text{ мкм}^3$ і $400 \pm 32,4 \text{ мкм}^3$. Щільність даних клітин зростає в наступній послідовності: підковоніс ($4272 \pm 230,8/\text{мм}^3$), вечірниця ($4937 \pm 231,4/\text{мм}^3$), бурозубка ($7134 \pm 399,7/\text{мм}^3$), іжак ($7945 \pm 370,2/\text{мм}^3$).

Ядра мозочка. В мозочку досліджуваних тварин можна виділити три ядра: ядро шатра, проміжне і зубчасте, останнє має більший об'єм ніж інші ядра мозочка.

Об'єм ядра шатра у вечірниці і підковоніса складає, відповідно, $0,025\%$ і $0,021\%$, а у іжака і бурозубки - $0,016\%$ і $0,012\%$ об'єму головного мозку. В даному ядрі досліджуваних тварин (за винятком бурозубки) спостерігається два типи клітин, що відрізняються своїми розмірами і формою. У звичайної бурозубки всі клітини даного ядра мають однакові розміри. Відносні розміри клітин у рукокрилих і комахоїдних схожі, на відміну від об'єму, який збільшується в такій послідовності: бурозубка ($187 \pm 16,1 \text{ мкм}^3$), підковоніс ($510 \pm 72,4 \text{ мкм}^3$), вечірниця ($633 \pm 71,8 \text{ мкм}^3$), іжак ($1766 \pm 21,53 \text{ мкм}^3$). Щільність клітин у руді вечірниці і великого підковоніса становить, відповідно, $15328 \pm 464,9/\text{мм}^3$ і $25355 \pm 716,1/\text{мм}^3$, тоді як в звичайного іжака і звичайної бурозубки - $6104 \pm 365,9/\text{мм}^3$ і $28403 \pm 849,5/\text{мм}^3$.

Відносний об'єм проміжного ядра мозочка зростає в такій послідовності: бурозубка ($0,008\%$), підковоніс ($0,011\%$), іжак ($0,017\%$), вечірниця ($0,019\%$). У ньому також можна виділити два типи клітин, відносні розміри яких у досліджуваних тварин близькі між собою. Об'єм клітин зменшується в такому ряду тварин: іжак ($2516 \pm 325,5 \text{ мкм}^3$), підковоніс ($883 \pm 123,6 \text{ мкм}^3$), вечірниця ($502 \pm 29,6 \text{ мкм}^3$), бурозубка ($172 \pm 11,8 \text{ мкм}^3$), а їхня щільність в такому ж порядку збільшується ($8960 \pm 310,1$; $20430 \pm 934,7$; $29914 \pm 1589,8$; $43150 \pm 1695,8/\text{мм}^3$).

Об'єм зубчастого ядра мозочка у руді вечірниці і великого підковоніса складає, відповідно, $0,075\%$ і $0,124\%$ від об'єму мозку, то-

ді як в звичайного іжака і звичайної буроzubки - 0,066% і 0,034% від об'єму останнього. У досліджуваних тварин воно складене однотипними за розміром клітинами, відносні розміри яких найбільші у іжака ($I_a=1,87$, $I_b=0,75$) і підковноса ($I_a=1,80$, $I_b=0,90$). Об'єм клітин збільшується в наступному порядку: буроzubка ($71 \pm 8,6$ мкм³), вечірниця ($135 \pm 13,1$ мкм³), підковоніс ($281 \pm 25,6$ мкм³), іжак ($1727 \pm 154,3$ мкм³), а щільність їх в такій же послідовності зменшується ($54853 \pm 1264,4$; $23113 \pm 799,3$; $21060 \pm 1185,3$; $5413 \pm 259,2$ /мм³).

Розділ V. Обговорення.

В даному розділі дисертації здійснюється порівняльний аналіз отриманих даних і робиться спроба трактування виявлених відмінностей в еколого-морфологічному аспекті.

1. Аналіз макроморфологічних відмінностей головного мозку *Insectivora* і *Chiroptera*.

Одними з основних аргументів на користь повної ідентичності головного мозку комахоїдних і рукокрилих є відсутність звивин на великих півкулях, слабка кортикалізація, низькі енцефалометричні показники та ін. (Никитенко, 1967; 1975; Stephan, Pirlot, Schneider, 1974). У досліджених нами рукокрилих ступінь енцефалізації більший, ніж у комахоїдних. Аналіз куткових вимірів та відповідних індексів чітко вказує на кращий розвиток у перших кори головного мозку (в темпоральній ділянці), чотиригорбикового тіла та мозочка, а також на менший, в порівнянні з *Insectivora* розвиток нюхових цибулин. Перекриття чотиригорбикового тіла корою великих півкуль і мозочком, не може на наш погляд вважатись прогресивною рисою, як вважають деякі автори (Bernard, Paton, Scheppey, 1988), оскільки пов'язане, як свідчать отримані дані з слабким розвитком чотиригорбикового тіла (насамперед його задніх горбиків) і, можливо з краніально-церебральною топографією (Edinger, 1964; Schneider, 1972). Порівняння власних даних куткових вимірів з літературними по *Megachiroptera* (Schneider, 1957), виявило більшу схожість окремих куткових показників останніх з комахоїдними, ніж з вечірницею і підковносом. На нашу думку, відмінності в макробудові головного мозку летючих мишей, від такого комахоїдних і криланів викликані в першу чергу посиленням розвитком слухових структур у *Microchiroptera* і пов'язані з особливостями їх екології, а не з дифілетичним походженням як вважають окремі автори (Bernard, Paton, Scheppey, 1988).

2. Порівняльний аналіз даних мікроморфологічних досліджень мозку *Insectivora* і *Chiroptera*.

Нюховий аналізатор. Про гірший, в порівнянні з комахоїдними, розвиток центральних відділів нюхового аналізатора рукокрилих свідчить відсутність у них додаткової нюхової цибулини, а також ряд рис організації *Bulbus olfactorius*. Так у летючих мишей не спостерігається компактного залягання клітин в зовнішній частині зернистого шару, що характерне для комахоїдних. Крім того, у рукокрилих виявлена менша, ніж в *Insectivora*, відносна ширина зернистого шару нюхової цибулини та шару волокон і глії. На гірший розвиток даної структури вказує також менша ніж в комахоїдних щільність клітин в вищеназваних шарах. Менша, в порівнянні з такою у *Chiroptera*, щільність мітральних клітин нюхової цибулини і жака і буроубки, також є ознакою більш складної її організації в останніх. Роль даних клітин порівнюють з роллю клітин Пуркін'є в мозочку (Сепп, 1949) і відомо, що в міру ускладнення організації останнього, щільність вищеназваних клітин зменшується, що є результатом розростання їхніх дендритів. Схожий процес, очевидно, має місце і у випадку з мітральними клітинами. Поряд з більшою щільністю мітральних клітин, у рукокрилих спостерігається більша ніж в комахоїдних щільність клітин зовнішнього плексиморфного шару. Отримані нами дані свідчать, що між цими показниками існує кореляція з високим рівнем ймовірності ($r=0,7413224$; $P<0,05$). У руді вечірниць в нюховій цибулині спостерігається наявність внутрішнього плексиморфного шару, але функціональна трактовка даного факту була б, на наш погляд, передчасною, оскільки вимагає постановки додаткових досліджень.

Про слабший розвиток нюхових структур летючих мишей свідчить також в 1,5 - 2,0 рази менша, ніж у комахоїдних щільність клітин в ядрі латерального нюхового тракту, об'єм якого, за літературними даними, в останніх значно більший (Baron, Stephan, Frahm, 1987). Аналіз отриманих даних показав, що відносні розміри клітин мигдалеподібного тіла *Chiroptera* і *Insectivora* досить близькі між собою, рівно як і відносний об'єм мигдалика (лише у буроубки останній показник дещо перевищує такі рукокрилих). Порівняння щільності клітин в ядрах мигдалеподібного тіла, показало, що практично лише в двох ядрах (базальному і медіальному) прослідковуються риси, які дозволить говорити про кращий їх розвиток у комахоїдних. Тоді як в інших ядрах даний показник у *Insectivora* і *Chiroptera* має приблизно однакові значення, а подекуди (передні і центральні ядра) вони у останніх навіть вищі. Висказане підтверджує думку ряду авторів

(Jolicœur, Baron, Stephan, 1984), які досліджували об'ємні співвідношення мозку в різних рядах ссавців, про те, що лімбічна і нюхова системи, хоча і не завжди можуть бути чітко розділені морфологічно - функціонально незалежні, або малозалежні.

Слуховий аналізатор. Відносні об'єми усіх центральних відділів слухового аналізатора рукокрилих, значно перевищують такі комахоїдних. У звичайної бурозубки даний показник в ряді структур перевищує такі звичайного їжака, а в окремих (верхня олива, внутрішнє колінчасте тіло) має близькі значення з аналогічними летючих мишей. Як свідчать наші дані, збільшення відносного об'єму верхнього слухового ядра досліджуваних рукокрилих, в порівнянні з таким комахоїдних, не супроводжувалось зменшенням щільності клітин у ньому, внаслідок чого загальна їх кількість зростала. При цьому спостерігається певне зменшення відносних розмірів клітин від комахоїдних (бурозубка) до рукокрилих (підковоніс). У звичайної бурозубки збільшення об'єму даного ядра, без збільшення щільності клітин у ньому призвело до деякого збільшення їх відносних розмірів. Характерною особливістю верхнього слухового ядра рукокрилих є впорядковане залягання клітин, чого не спостерігається в комахоїдних.

Значно більші відносний об'єм і щільність клітин (а отже і більша загальна кількість клітин) нижнього слухового ядра досліджених Chiroptera, також свідчать про його кращий, в порівнянні з таким Insectivora, розвиток. Як свідчать вищеназвані показники у бурозубки дане ядро розвинуте краще ніж у їжака. Аналіз отриманих нами даних дає можливість припустити, що розвиток ядер трапецієподібного тіла рукокрилих йшов шляхом збільшення їх об'ємів при порівняно незначному збільшенні щільності клітин, що сприяло збільшенню їх загальної кількості. Це ж саме можна сказати і про ядро верхньої оливи летючих мишей. У бурозубки збільшення відносного об'єму даного ядра, в порівнянні з таким їжака, приблизно втричі, вело за собою зменшення щільності клітин майже в 2,5 рази, отже загальна кількість клітин при цьому зросла ненабагато. В цілому наші дані підтверджують існуючу в літературі думку, що у тварин з підвищеною гостротою слуху верхньооливарний комплекс відзначається більш складною будовою (Зворікин, 1963; 1971).

Щільність клітин в задніх горбиках вечірниці і підковоноса значно перевищує таку їжака, хоча і дещо менша, ніж в бурозубки. Але в 2,0-2,4 рази більший, ніж у Insectivora, відносний об'єм даної структури Chiroptera, переконливо свідчить про кращий її розвиток в останніх, що вказує, за даними фізіологічних досліджень (Ай-

рапетьянц, Константинов, 1974; Суховская, 1965; 1966), на складну локомоцію і величезне значення ехолокації в поведінці і житті даних видів. Аналіз отриманих даних показує, що найбільш прогресивного розвитку в ряду досліджуваних тварин досягло внутрішнє колінчасте тіло рудої вечірниці, тоді як у звичайного їжака дана структура розвинута найслабше, що свідчить про слабший розвиток слуху в останнього. Порівняння організації даної структури звичайної буро-зубки з такими летючих мишей виявило її значну схожість у цих тварин. Це, а також дані отримані в результаті досліджень інших ядер слухового аналізатора, можуть служити доказом наявності у неї ехолокаційних потенцій (Айрапетьянц, Константинов, 1974).

Результати нашого дослідження свідчать, що слухова кора рукокрилих не виявляє рис, які б дозволяли говорити про її кращу, в порівнянні з комахоїдними, організацію. Основні відмінності полягають в її більшій площі (про що можна судити за даними кутових вимірів), а також більшій ніж у *Insectivora* щільності клітин в 2 - 6 шарах слухової кори досліджуваних *Chiroptera*. Це, а також літературні дані по фізіології слухових структур рукокрилих, дозволяють зробити припущення, що в ехолокації головну роль відіграє не кора, а саме підкоркові структури, які у *Microchiroptera* розвинуті надзвичайно сильно.

Зоровий аналізатор. Як у рукокрилих, так і в комахоїдних зовнішнє колінчасте тіло виявляє ознаки примітивної будови, які полягають у відсутності диференціації верхнього ядра на шари, що спостерігається у інших ссавців, наприклад у гризунів (Шалагіна, 1976; Школьник-Ярос, 1965; Brunso-Berhtold, Casagrande, 1985 та ін.). Наявність нижнього ядра в зовнішньому колінчастому тілі досліджуваних тварин, теж може розглядатись, як примітивна ознака. Так у представників хижих воно пов'язане з дорсальним ядром не дуже тісно, а у приматів відсутнє взагалі (Зворикін, 1975). На основі отриманих нами даних, можна зробити висновок, що найбільшого розвитку досягло зовнішнє колінчасте тіло бурозубки, в якому поряд з більшим відносним об'ємом, спостерігається набагато вища, ніж у інших досліджуваних тварин, щільність клітин. У звичайного їжака дана структура не виявляє якихось рис будови (за винятком більшої щільності клітин в нижньому ядрі), які б свідчили про його кращий ніж у рукокрилих розвиток.

Відносний об'єм передніх горбиків чотиригорбикового тіла у їжака і бурозубки менший ніж у вечірниці і підковоноса, відповідно в 1,3 - 1,5 і 1,1 - 1,3 рази, що дозволяє вважати дану розбіжність

дуже незначною. Щільність клітин в аналогічних шарах передніх горбиків комахоїдних і рукокрилих неоднакова. У *Insectivora* вона максимальна в першому (поверхневому) шарі передніх горбиків і перевищує таку *Chiroptera* в 2 - 3 рази. В другому шарі даної структури комахоїдних, щільність клітин, в цілому також вища ніж в рукокрилих (за винятком підковноса). В третьому шарі цей показник у *Insectivora* менший від такого *Chiroptera*, а в четвертому - навпаки - більший. В зв'язку з цим можна припустити, що більша, в порівнянні з рукокрилими, щільність клітин в верхніх шарах передніх горбиків комахоїдних, пов'язана з кращим розвитком і більшим значенням для них "корковоподібного екранного центру", який тісно пов'язаний з зоровим аналізатором (Викторов, 1966).

Отримані дані, дозволяють зробити висновок, що описані структури найкраще розвинуті у звичайної бурозубки, що очевидно пов'язано з її поліфазним добовим ритмом і більш важливим значенням зорового аналізатора в її екології. У звичайного їжака дані структури розвинуті гірше, ніж у бурозубки, але дещо краще ніж у летючих мишей. Цей факт, очевидно пояснюється тим, що у їжака, який веде сутінковий спосіб життя, зір відіграє меншу роль, в порівнянні з бурозубкою.

Вестибулярні ядра. Об'єм вестибулярних ядер у летючих мишей зменшується в такій послідовності: медіальне, нижнє, латеральне, верхнє ядро. Схожа закономірність прослідковується і в бурозубки, тоді як у їжака максимального об'єму досягає нижнє вестибулярнє ядро. Його відносний об'єм не зазнає змін в ряду: комахоїдні - примати (Івлиєва, 1973), на відміну від верхнього вестибулярного ядра, відносний об'єм якого прогресивно збільшується (Baron, Stephan, Frahm, 1989). Більший, ніж у *Insectivora*, відносний об'єм вестибулярних ядер *Chiroptera*, поєднується з більшою, або ненабагато меншою ніж у перших щільністю клітин, внаслідок чого загальна кількість їх у летючих мишей значно більша. В цілому усі ядра вестибулярного комплексу вечірниці і підковноса в декілька разів перевищують за відносним об'ємом такі їжака і бурозубки. Особливо чітко це прослідковується на прикладі латерального ядра, посилений розвиток якого характерний для тварин з складною локомоцією (Івлиєва, 1973) і яке бере участь в регуляції точно диференційованих рухів (Brodal, Pompeiano, Walberg, 1962).

Відносний об'єм ядер нижньої оливи у досліджуваних рукокрилих приблизно в 3 - 4 рази більший ніж у комахоїдних. Слід зазначити, що у звичайної бурозубки, на відміну від інших досліджуваних тва-

рин, в нижній оливі можна виділити лише два складові ядра. Характерною особливістю даної структури комахоїдних є однакова щільність клітин у всіх її ядрах. У Chiroptera щільність клітин в різних частинах нижньої оливи різна і зменшується в такій послідовності: медіальне, основне, дорсальне ядро. В цілому, даний показник у рукокрилих набагато більший від такого комахоїдних, що в поєднанні з більшим відносним об'ємом нижньої оливи, переконливо свідчить про кращий розвиток даної структури у Chiroptera.

Мозочок. Неоднаковий ступінь розвитку мозочка досліджуваних тварин проявляється як на макро-, так і на мікроморфологічному рівнях. Так, черв'ячок мозочка звичайного їжака чітко диференційований на десять дольок, чого не спостерігається не лише в буроzubки, але й у вечірниць та підковноса. Все ж даний факт не може бути ознакою прогресивного розвитку мозочка їжака, в порівнянні з іншими видами, оскільки відносні вага, площа поверхні і об'єм його в останнього значно менші ніж у летючих мишей. Швидше всього це є результатом залежності між диференціацією черв'ячка мозочка і розмірами тіла, яка прослідковується у тварин з низьким індексом церебралізації (Nackethal, 1971/72). У звичайної буроzubки вага тіла якої схожа з такою рукокрилих, а локомоція простіша, черв'ячок диференційований гірше ніж у останніх.

Складніша, в порівнянні з комахоїдними організація кори мозочка рукокрилих проявляється в більшій її відносній ширині, і більшій відносній ширині молекулярного шару. Ширина останнього у рукокрилих більше коливається на різних ділянках звивин, ніж в комахоїдних. Крім того, у летючих мишей спостерігається вища ніж у їжака і буроzubки щільність клітин зернистого шару кори мозочка. В той же час, щільність клітин Пуркінє і клітин Гольджі у них менші, в порівнянні з такими Insectivora. Це пояснюється сильнішим розростанням у рукокрилих дендритного дерева клітин Пуркінє, яке супроводжується віддаленням клітин одна від одної. Що стосується клітин Гольджі, то як показав аналіз отриманих даних, між їх щільністю і щільністю клітин Пуркінє спостерігається кореляція з високим рівнем ймовірності ($r=0,524702$; $P<0,05$), рівно як між щільністю клітин Пуркінє і кошикоподібних клітин молекулярного шару ($r=0,945556$; $P<0,001$). Кількість клітин-зерен, що припадає на одну клітину Пуркінє у рукокрилих більша, ніж в комахоїдних, що, за даними літератури, вважається прогресивною ознакою (Антонова, 1965).

В мозочку досліджуваних тварин можна виділити три ядра: ядро шатра, проміжне та зубчасте. Така ж кількість ядер, за даними літе-

ратури (Fix, Trett, 1970; Matano, Baron, Stephan, Frahm, 1985), характерна і для нижчих приматів. Цікавий той факт, що у всіх досліджуваних тварин клітини зубчастого ядра мозочка неможливо розділити на кілька типів, тоді як у гризунів і приматів в даному ядрі виділяють великі проєкційні і малі мультиполярні клітини (Chan-Palay, 1975). Максимального об'єму серед ядер мозочка досягає зубчасте ядро, тоді як мінімальний об'єм у бурозубки, вечірниці і підковоноса характерний для проміжного ядра, а у їжака для ядра шатра. Щільність клітин в ядрах мозочка рукокрилих більша ніж в звичайного їжака, але менша ніж у звичайної бурозубки (лише в ядрі шатра щільність клітин у вечірниці перевищує таку бурозубки, а у підковоноса практично така ж як і в останньої). Той же час, відносні об'єми ядер мозочка у Chiroptera (за винятком проміжного ядра) набагато перевищують такі Insectivora. Згідно літературних даних (Matano, Stephan, Baron, 1985) прогресивнов рисов розвитку мозочка, в ряду: комахоїдні - примати, вважається збільшення об'єму зубчастого ядра, тоді як інші ядра, особливо ядро шатра збільшуються слабше. Цей процес (збільшення об'єму зубчастого ядра) супроводжується збільшенням його маси і поверхні, а також розширенням полів окремих нейронів (Fix, Trett, 1970). Отже логічно припустити, що щільність клітин при цьому зменшується. В зв'язку з цим можна зробити висновок, що ядра мозочка рукокрилих розвинуті краще ніж у комахоїдних.

Підсумувавши вищесказане, можна стверджувати, що складніша, в порівнянні з Insectivora, локомоція Chiroptera відбилась як на будові вестибулярних ядер, так і мозочка. І хоча як свідчать літературні дані (Baron, 1977), ці структури розвивались незалежно одна від одної, не виникає сумніву, що причиною прогресивних змін в їхній будові у рукокрилих стало освоєння повітряного простору і ускладнення просторової орієнтації.

ВИСНОВКИ

1. Спільними ознаками будови головного мозку для представників комахоїдних і рукокрилих є: відсутність звивин на великих півкулях, слабкий розвиток неокортекса, його мала ширина (що прослідковується в нашому випадку на прикладі слухової кори); наявність в мозочку лише трьох ядер. Приблизно на однаковому рівні розвитку у комахоїдних і рукокрилих знаходяться ядра мигдалеподібного тіла, яке входить в склад лімбічної системи головного мозку.
2. Окремі структури (наприклад, зовнішнє колінчасте тіло, зуб-

часте ядро мозочка), відрізняючись у досліджуваних тварин кількісними характеристиками, такими як відносний об'єм, щільність клітин та ін. проявляють спільні для обох рядів риси які можуть розглядатись як ознаки примітивної організації. Це проявляється в наявності вентрального ядра в латеральному колінчастому тілі, відсутності диференціації клітин зубчастого ядра мозочка на великі і дрібні і т. д.

3. Специфічні ознаки, які відрізняють центральні відділи дистантних аналізаторів рукокрилих від таких комахоїдних стосуються насамперед нюхового, слухового аналізаторів і вестибулярного апарату.

4. Структури мозку, пов'язані з нюховим аналізатором, у рукокрилих розвинуті менше ніж у комахоїдних і виявляють простіший ніж в останніх рівень організації. Це проявляється в менших розмірах нюхових цибулин, меншій відносній ширині шару волокон і глії і аернистого шару, простіший ніж у *Insectivora* організації останнього, нижчій щільності клітин в даних шарах і в ряді інших ознак. В руді вечірниці будова нюхової цибулини відрізняється від такої інших досліджуваних тварин наявністю внутрішнього плексиморфного шару, хоча функціональна трактовка даного факту потребує постановки додаткових досліджень.

5. Центральні відділи слухового аналізатора у представників рукокрилих виявляють вищий ступінь розвитку і більш складну, в порівнянні з такими іжака і буроубки, організацію, що свідчить про пріоритетну роль слухового аналізатора в їх етології. Медіальне колінчасте тіло і верхня олива буроубки по відносних розмірах і щільності клітин близькі до таких летючих мишей. Мікроморфологічних ознак, які б вказували на кращий розвиток у *Chiroptera*, в порівнянні з *Insectivora*, слухової кори нами не виявлено. Хоча порівняння кутових вимірів і індексів латерального заряду і окципітального розміщення дозволяє стверджувати, що площа її у перших більша. Таким чином, очевидно, що головну роль в роботі вищезазваного аналізатора рукокрилих відіграють підкоркові структури.

6. Набагато складніша локомоція рукокрилих зумовила прогресивні, в порівнянні з комахоїдними, риси будови комплексу вестибулярних ядер, нижньої оливи і мозочка. Медіальне вестибулярне ядро буроубки, вечірниці і підковоноса має максимальний об'єм серед ядер вестибулярного комплексу, тоді як у іжака найбільшого об'єму досягає нижнє вестибулярне ядро, що вважається ознакою примітивності. На вишрму, в порівнянні з *Insectivora*, рівні розвитку знаходиться і

мовочок досліджуваних летючих мишей, про що свідчить складніша диференціація черв'ячка мозочка у останніх і ряд прогресивних рис в будові його кори (більша відносна ширина молекулярного шару, вища щільність клітин зернистого шару, більша кількість клітин-зерен, що припадають на одну клітину Пуркінє і менша щільність клітин гангліального шару). Більший ніж у комахоїдних відносний об'єм ядер мозочка і особливо зубчастого ядра летючих мишей також є ознакою більш прогресивного розвитку в останніх як мозочка так і вестибулярного апарату в цілому.

7. Структури задіяні в роботі зорового аналізатора (зовнішнє колінчасте тіло і передні горбики чотиригорбикового тіла) у досліджуваних рукокрилих розвинуті гірше ніж в комахоїдних. Найкращий розвиток їх спостерігається в звичайній бурозубки, що на нашу думку пов'язано з її поліфазним добовим ритмом. Максимальна щільність клітин в передніх горбиках у вечірниці і підковоноса спостерігається в другому і третьому цитоархітектонічних шарах, у іжака і бурозубки в першому і другому, що очевидно пов'язано з функціональними особливостями зорового аналізатора даних видів.

8. Порівняння центральних відділів трьох дистантних аналізаторів свідчить про провідну роль у летючих мишей слухового аналізатора, гіпертрофований розвиток якого наклав відбиток на будову головного мозку. У звичайного іжака на першому місці стоїть нюховий аналізатор, тоді як в звичайній бурозубки нюховий і слуховий. Результати нашого дослідження свідчать, що значення зорового аналізатора в екології досліджуваних видів і в першу чергу у вечірниці і підковоноса незначне.

9. Мозок рукокрилих і комахоїдних, виявляючи ряд рис схожості, не є ідентичним. Прогресивні риси в будові мозку Chiroptera пов'язані з структурами, що мають відношення до локомоції, просторової орієнтації і ехолокації. В основному вони стосуються центральних відділів дистантних аналізаторів рукокрилих і пов'язані насамперед з підкорковими структурами і майже не зачепили кори. "Інсективорний" рівень зберігають структури пов'язані з лімбічною системою (мигдалеподібне тіло) і зоровим аналізатором.

По матеріалах дисертації опубліковані наступні роботи:

1. Омельковец Я. А. Сравнительная характеристика головного мозга некоторых насекомоядных и рукокрылых // Вестн. зоологии. - 1993. - № 3. - С. 66-71.
2. Омельковец Я. А. Сравнительная макро- и микроморфология моз-

жечка рижей вечерници и большого подковоноса // Вестн. зоологии. - 1993. - N 5. - С. 95-98.

3. Омельковец Я. А. Порівняльна макро- і мікроморфологія мозочка деяких представників комаходних і рукокрилих // Матер. Міжнародної конференції "Фауна Східних Карпат: сучасний стан і охорона" (Ужгород, 1993). - Ужгород. - 1993. - С. 91-93.