



УДК 614.815: 596/599

DOI 10.35433/naturaljournal.1.2023.19-33

АНАТОМО-ГІСТОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ МОРФОЛОГІЇ СПИННОМОЗКОВИХ ВУЗЛІВ VERTEBRATES ANIMALIUM

Л. П. Горальський¹, І. М. Сокульський², Н. А. Колеснік³, О. В. Павлюченко⁴,
С. Ю. Шевчук⁵

У роботі за допомогою анатомічних, гістологічних, нейрогістологічних та морфологічних методів досліджень з'ясовано гістоморфологію спинномозкових вузлів у порівняльно-анатомічного ряду хребетних тварин: кісткових риб, амфібій, рептилій, птахів та ссавців, які відрізняються руховою активністю, місцем існування їх у певному середовищі.

Встановлено, що у процесі філогенезу відбувається певна структурна та морфофункціональна перебудова спинномозкових вузлів. Вони відрізняються за формою і розмірами. Адаптація до різноманітних умов існування тварин сформувалася на основі змін щільності та розмірів нейронів, збільшення загальної кількості гліоцитів і клітин перинеуральної глії, поліморфізму за ступенем хроматофілії. Так, за нейрогістологічними дослідженнями відмічено, що для нейронів спинномозкових вузлів холоднокровних тварин

¹ доктор ветеринарних наук, професор
кафедри зоології, біологічного моніторингу та охорони природи
(Житомирський державний університет імені Івана Франка)
e-mail: goralsky@ukr.net
ORCID 0000-0002-4251-614X

² кандидат ветеринарних наук,
доцент, завідувач кафедри нормальної і патологічної морфології, гігієни та експертизи
(Поліський національний університет, м. Житомир)
e-mail: sokulskiy_1979@ukr.net
ORCID: 0000-0002-6237-0328

³ кандидат ветеринарних наук,
доцент кафедри нормальної і патологічної морфології, гігієни та експертизи
(Поліський національний університет, м. Житомир)
e-mail: natacha_kolesnik@ukr.net
ORCID: 0000-0001-7741-87530

⁴ кандидат біологічних наук, доцент,
завідувач кафедри зоології, біологічного моніторингу та охорони природи
(Житомирський державний університет імені Івана Франка)
e-mail: pavluchenkolessia@gmail.com
ORCID: 0000-0002-2783-1037

⁵ кандидат біологічних наук, доцент
кафедри зоології, біологічного моніторингу та охорони природи
(Житомирський державний університет імені Івана Франка)
e-mail: dzhgutyk@ukr.net
ORCID: 0000-0001-6374-1859

(ставкова жаба, ящірка прудка) притаманна функціонуюча ступінь поліморфізму відносно – хроматофілії.

За імпрегнації спинномозкових вузлів азотнокислим сріблом у всіх досліджуваних тварин виявляється різна інтенсивність забарвлення нервових клітин (світлі, світло-темні, темні), що пов'язано з особливостями видової та вікової нейроморфології, морфофункціональним станом нервової системи і типом вищої нервової діяльності.

Важливим питанням сучасної нейроморфології тварин є дослідження спинномозкових вузлів, які виконують важливу роль первинних центрів на шляху передачі сенсорної інформації від рецепторів до центральної нервової системи, забезпечуючи відповідні реакції на дію певних чинників. У науковій статті використано матеріал, який є фрагментом науково-дослідної роботи суміжних кафедр «Розвиток, морфологія та гістохімія органів тварин у нормі та при патології», номер державної реєстрації – 0120U100796.

Отримані результати дослідження мають важливе загальнобіологічне значення, яке доповнює та розширює уявлення про певні закономірності спинномозкових вузлів, які стосуються їх структурної організації і порівняльної характеристики на клітинному, тканинному рівнях у хребетних тварин різних видів.

Ключові слова: філогенез, анатомія, морфологія, хребетні тварини, нервова клітина, клітини глії, нейроплазма, базофільна речовина.

ANATOMICAL AND HISTOLOGICAL ASPECTS OF THE EVOLUTIONARY MORPHOLOGY OF THE SPINAL NODES OF VERTEBRATES ANIMALIUM

L. P. Horalskyi, I. M. Sokulskiy, N. L. Kolesnik, O. V. Pavliuchenko,
S. Yu. Shevchuk

Using anatomical, histological, neurohistological and morphological research methods, the histomorphology of spinal cord nodes in a comparative anatomical series of vertebrates: bony fishes, amphibians, reptiles, birds and mammals, which differ in their motor activity and their place of existence in a certain environment, was clarified in the work. It has been established that in the process of phylogenesis, a certain structural and morphofunctional reorganization of the spinal nodes occurs. They differ in shape and size. Adaptation to various living conditions of animals was formed on the basis of changes in the density and size of neurocytes, an increase in the total number of gliocytes and perineuralne glia cells, and polymorphism in the degree of chromatophilia. Thus, according to neurohistological studies, it has been noted that the neurons of the spinal cord nodes of cold-blooded animals (pond frog, pond lizard) are characterized by a functional degree of relative polymorphism – chromatophilia.

Impregnation of spinal cord nodes with silver nitrate in all studied animals revealed different intensity of staining of nerve cells (light, light-dark, dark), which is related to the specifics of species and age-related neuromorphology, the morpho-functional state of the nervous system and the type of higher nervous activity.

An important issue of modern neuromorphology of animals is the study of spinal cord nodes, which play an important role as primary centers on the way to transmit sensory information from receptors to the central nervous system, providing appropriate reactions to the action of certain factors. The scientific article uses material that is a fragment of the research work of the adjacent departments "Development, morphology and histochemistry of animal organs in normal and pathological conditions", state registration number – 0120U100796.

The obtained results of the research have an important general biological significance, which complements and expands the idea of certain regularities of spinal nodes, which relate to their structural organization and comparative characteristics at the cellular and tissue levels in vertebrate animals of various species.

Keywords: phylogeny, anatomy, morphology, vertebrates, nerve cell, glial cells, neuroplasm, basophilic substance.

Вступ

Серед інтегруючих систем організму людини і тварин, що забезпечують його цілісність і єдність із навколишнім середовищем, є найбільш ефективною і еволюційно розвинутою,

очевидно, нервова система (Сисюк, 2017; Zhurenko, 2018). Все це зобов'язує дослідників здійснювати різностороннє дослідження нервової системи, як однієї з найважливіших інтегральних систем організму, яка зумовлює єдність,

цілісність та тісний його зв'язок із навколишнім середовищем (Braun & Stach, 2018; Alvarez-Buylla, 2008)

Особливий інтерес у нейроморфології протягом тривалого часу становлять спинномозкові вузли (Horalskyi, 2020), які є аферентними структурами рефлекторних дуг та є основою первинних центрів на шляху передачі сенсорної інформації до центральної системи, забезпечуючи відповідні реакції на дію конкретних чинників (Medici & Shortland, 2015).

Одним із основних проявів функціонування нервової системи є аферентна імпульсація (De Moraes, 2017). Тому вивчення спинномозкових вузлів (СМВ) у порівняльно-анатомічному ряді хребетних тварин дозволяє прослідкувати історичний процес їх морфофункціонального становлення, що відображає ступінь та характер моторної активності тварини, середовище існування, спосіб життя. При цьому, дослідження чутливих нейронів, які є початковою ланкою рефлекторної дуги, дозволить встановити взаємозв'язок організму і середовища, а також закономірності об'єднання різних частин організму в єдину систему (Meltzer, 2021; Ribeiro & Xapelli, 2021).

Разом з тим, дослідження структурно-функціональних перетворень спинномозкових вузлів у процесі їх історичного розвитку дає можливість пізнати механізми пластичності нервової системи. При тім, важливим моментом є оцінка рівня цитохімічних, морфологічних макро- та мікроскопічних перебудов їх структур у еволюційному ряді хребетних тварин, що послужило метою і завданням наших досліджень.

Матеріал і методи. Робота виконана у співпраці кафедр вищих навчальних закладів: кафедри нормальної і патологічної морфології гігієни та експертизи (Поліський національний університет); кафедри зоології, біологічного моніторингу та охорони природи (Житомирський державний університет імені Івана

Франка). Дослідженню представлено 128 особин восьми видів тварин, які належать до п'яти класів підтипу Хребетних: клас Osteichtyes – Кісткові риби (*Cyprinus carpio*, forma domestica L., 1758 –сазан звичайний, короп); клас Amphibia – Земноводні (*Rana* (*Pelophylax*) *lessonae*, Camerano, 1882 – жаба ставкова); клас Reptilia – Плазуни (*Lacerta agilis* L., 1758 –ящірка прудка); клас Aves – Птахи (*Gallus gallus*, forma domestica L., 1758 –курка домашня); клас Mammalia – Ссавці (*Oryctolagus cuniculus* L., 1758 – кріль європейський, *Canis lupus familiaris* L., 1758 – собака свійський, *Sus scrofa*, forma domestica L., 1758 – свиня домашня, *Bos taurus taurus* L., 1758 – бик свійський).

Для досліджень відбиралися статевозрілі тварини у літньо-осінній період. Оцінку статевої зрілості визначали за масою тварини (Западнюк, 1971).

Під час проведення досліджень дотримувались основних правил належної лабораторної практики GLP (1981 р.), положень «Загальних етичних принципів експериментів на тваринах», ухвалених I Національним конгресом з біоетики (м. Київ, 2001 р.). Уся експериментальна частина дослідження була проведена згідно з вимогами міжнародних принципів «Європейської конвенції щодо захисту хребетних тварин, які використовують в експерименті та інших наукових цілях» (Страсбург, 1986 р.). «Про заходи щодо подальшого удосконалення організаційних форм роботи з використанням експериментальних тварин» та відповідного ЗУ «Про захист тварин від жорстокого поводження» (№ 3447-IV від 21.02.2006 р., м. Київ) (Яблонська, 2007).

Об'єктом дослідження слугували білатеральні спинномозкові вузли грудного відділу. У роботі використовували макроскопічні, нейрогістологічні, гістологічні та гісто-, цитометричні методи досліджень (Горальський та ін., 2019).

Для гістологічного дослідження шматочки матеріалу органів нервової

системи фіксували у 10 %-му водному розчині нейтрального формаліну та рідині Карнуа, які згодом заливали у парафін згідно схем запропонованих у посібнику А. П. Горальського., В. Т. Хомича, О. І. Кононського (Горальський, 2019).

З метою дослідження загальної мікроскопічної будови спинномозкових вузлів, стану їх гісто- та цитоструктур та проведення морфометрії виготовляли серійні парафінові зрізи з подальшим фарбуванням їх, після депарафінації, гематоксином та еозином.

Цитоструктуру спинномозкових вузлів, їх форму та клітинну типізацію нервових клітин, характеристику нейрофібрилярного апарату, галуження відростків досліджували на гістопрепаратах імпрегнованих азотнокислим сріблом за Рамон-і-Кахалем та Більшовським-Грос. Для визначення локалізації та розподілу базofilної речовини у нейроплазмі, гістопрепарати фарбували толуїдиновим синім (метод Ніссля). Для одержання і порівняння кількісних характеристик структурної організації спинномозкових вузлів досліджуваних тварин у видовому аспекті, використовували морфометричні методи дослідження (Горальський та ін., 2019).

Результати

Морфологічні особливості спинномозкових вузлів у представників холоднокровних тварин. У холоднокровних тварин класу Кісткові риби у процесі їх еволюційного розвитку відбувається прогресивний розвиток нервової системи: збільшується передній відділ мозку та мозочка – структур, які забезпечують координацію рухів. Нервова система земноводних, що мають доволіно стереотипну локомоцію, у цілому за своєю будовою, близька до такої як у риб. Перехід хребетних з водного до наземного способу життя, зумовлює певну перебудову нервової системи. Зокрема, розвиток таламокортикальної системи у рептилій призводить вже до формування нових провідних шляхів нервової системи. При цьому нервова система у плазунів,

порівняно з нервовою системою земноводних, ускладнюється, що пов'язано з їх більш активним способом життя.

Разом з ускладненням нервової системи у представників холоднокровних тварин, як результат модифікаційної мінливості, що пов'язано зі змінами у фенотипі організму, і у більшості випадків носять пристосувальний характер, відбувається і удосконалення морфологічної будови спинномозкових вузлів, які здійснюють функцію першочергової ланки, що несуть нервові імпульси від рецепторів у напрямі центральної нервової системи.

Так, у коропа спинномозкові вузли веретеноподібної форми, розміщуються за межами міжхребцевих отворів. У ставкової жаби та прудкої ящірки, навпаки, спинномозкові вузли розміщені при максимальному наближенні до спинного мозку, на його дорсальних корінцях та мають округлу форму.

Зовні спинномозкові вузли покриті сполучнотканиною капсулою, яка має різний ступінь розвитку у різних представників досліджуваних холоднокровних тварин. Сполучнотканинна капсула у коропа слабо виражена, її товщина рівна $4,89 \pm 0,03$ мкм. У ставкової жаби товщина сполучнотканинної капсули зростає у 4,7 рази порівняно з таким показником у коропа ($p < 0,001$), та становить $23,5 \pm 3,3$ мкм. У прудкої ящірки товщина капсули СМВ дорівнює $15,89 \pm 1,35$ мкм, що у 1,5 рази менше, ніж такий показник у ставкової жаби ($p < 0,05$). При тім, площа спинномозкових вузлів у ставкової жаби ($0,35 \pm 0,04$ мм²), порівняно із коропом ($1,05 \pm 0,07$ мм²) достовірно ($p < 0,001$) зменшується, що очевидно, пов'язано із стереотипною локомоцією органів зору, характерною для ставкової жаби, а також з тим, що у них умовно-рефлекторна діяльність, активність руху та орієнтація на суші обмежена.

Згідно аналізу гістопрепаратів, нейрони спинномозкових вузлів коропа розташовані неупорядковано. За

формою такі нервові клітини нагадують малодиференційовані нейроцити або нейробласти (рис. 1). Такі клітини неправильно округлої форми, зі зміщеним ексцентрично великим світлим міхурчастим ядром, у них чітко виявляється один відросток, що являє собою тяж цитоплазми. Такий відросток, на незначній відстані від тіла нейрона, формує Т-подібне розгалуження, що беззаперечно свідчить на класичність псевдоуніполярної форми нейроцитів СМВ (рис. 1).

Ексцентричне розміщення ядра спостерігали і у нейроцитах ставкової жаби (рис. 2). На відміну від риб, нервові клітини СМВ жаби, вже мають округлу форму. При тім, їх щільність розміщення на одиницю площі спинномозкових вузлів у ставкової жаби ($58,39 \pm 1,35$ клітин), достовірно ($p < 0,01$) більша, ніж щільність у коропа ($49,15 \pm 2,39$ клітин). Проте, найвища щільність нейроцитів у СМВ виявлена у прудкої ящірки ($62,35 \pm 5,01$ клітин).

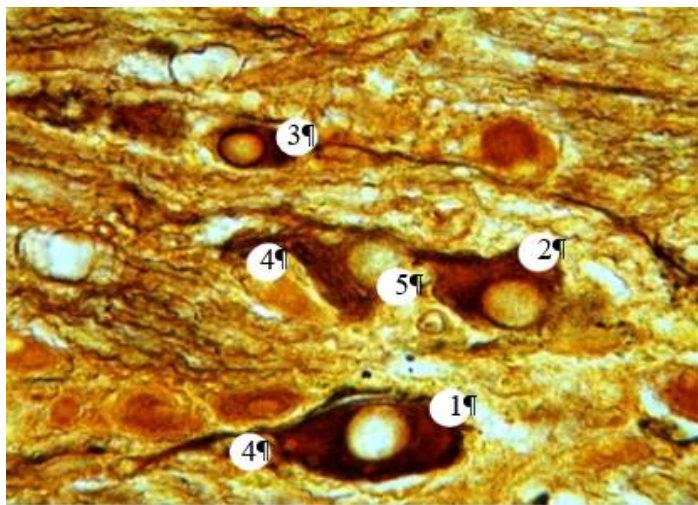


Рис. 1. Гістологічна структура спинномозкового вузла коропа *Cyprinus carpio*, forma domestica L., 1758: 1 – велика нервова клітина; 2 – середня нервова клітина; 3 – мала нервова клітина; 4 – відросток нейрона; 5 – ядро нейрона. Рамон-і-Кахаль. $\times 320$.

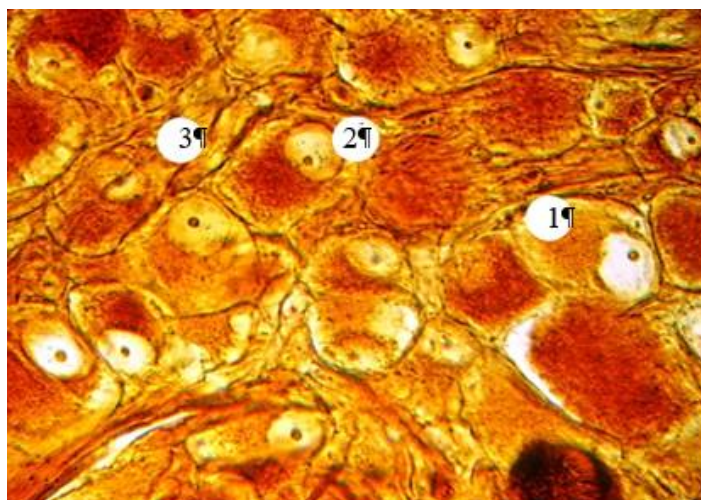


Рис. 2. Фрагмент гістологічної структури спинномозкового вузла ставкової жаби *Rana (Pelophylax) lessonae*, Cramerano, 1882: 1 – нервова клітина; 2 – ядро та ядерце; 3 – нервові волокна. Більшовський-Грос. $\times 128$.

За результатами нейрогістологічних досліджень також встановлено, що нейронам СМВ

досліджуваних холоднокровних тварин притаманний певний поліморфізм стосовно ступеню хроматофілії. Так, на

фоні домінуючої більшості нормохромних нейронів у ящірки прудкої та ставкової жаби спостерігали однакову кількість гіпохромних та гіперхромних клітин. Натомість, у СМВ коропа більш типова наявність гіпохромних нейронів і дуже рідко виявляються гіперхромні. Базофільна речовина у таких нервових клітинах розташована, зазвичай, на периферії нейроплазми у вигляді дрібної зернистості та у каріоплазмі – дещо крупнішою. Хроматофільна речовина у ядрах гліальних клітин, надає їм більш глибокого рисунка, що краще виражено у спинномозкових вузлах ящірки прудкої. При тім, найвищий ступінь розвитку білоксинтезуючого апарату, характерний для нейронів СМВ ящірки прудкої, порівняно із попередніми досліджуваними хребетними тваринами.

Необхідно зауважити, що характерною особливістю спинномозкових вузлів коропа є велика кількість гліальних елементів ($2814,75 \pm 244,17$), тоді, як у спинномозкові вузли ставкової жаби, щільність гліальних клітин менша у 3,6 ($p < 0,001$), а у ящірки прудкої – у 1,9 рази.

Середній об'єм нейронів спинномозкових вузлів, навпаки, більшим був у представників класу Земноводних, потім у тварин класу Кісткові риби та найменшим – у представників класу Плазуни.

За результатами проведених морфометричних досліджень, найбільші розміри мали нейрони жаби ставкової ($28,68 \pm 4,10$ тис. $\mu\text{м}^3$), середні – нейрони коропа ($7,95 \pm 0,66$ тис. $\mu\text{м}^3$), а малі розміри – у ящірки прудкої ($6,58 \pm 1,40$ тис. $\mu\text{м}^3$). Середній коефіцієнт ядерно-цитоплазматичних відношень – СЯЦВ найбільший у коропа ($0,22 \pm 0,04$), а найменший у ящірки – $0,12 \pm 0,04$.

Отже, у спинномозкових вузлах холоднокровних тварин, які знаходяться на одному рівні філогенетичного розвитку, але відрізняючись руховою активністю, спостерігаються помітні

відмінності їх структурних взаємовідношень. Так, у морфоархітектоніці спинномозкових вузлах холоднокровних тварин спостерігається виражена морфологічна мінливість найбільш характерних ознак, що проявляється зміною форми спинномозкових вузлів, їх розмірів, об'єму нейронів та їх гліального забезпечення, що супроводжується високим ступенем однорідності нейронної популяції, та відображає їх стабільне функціонування у певному середовищі перебування. До того ж у популяції нейронів спинномозкових вузлів досліджуваних представників холоднокровних тварин спостерігається певна ступінь поліморфізму відносно ступеню хроматофільності. Так, на фоні домінуючої кількості нормохромних нейронів у жаби ставкової та ящірки прудкої, виявляли однакову кількість гіпохромних та гіперхромних клітин. Водночас у коропа більш типовою є наявність гіпохромних нервових клітин за незначної наявності – гіперхромних.

Морфологічні особливості спинномозкових вузлів у представників теплокровних тварин.

Нервова система теплокровних тварин ускладнюється. Вона має сформований головний і спинний мозок, спинномозкові вузли та нерви, що відходять від них. У птахів вже розвинені умовні рефлекси. Індивідуальний досвід у житті цих тварин відіграє істотну роль і у еволюційній перебудові СМВ.

Зокрема, спинномозкові вузли домашньої курки, на відмінну від холоднокровних тварин розміщені у міжхребцевих отворах на рівні з'єднання дорсального і вентрального корінців. Вони мають овальну форму, їх площа дорівнює $0,5 \pm 0,04$ мм^2 . Спинномозкові вузли курки вкриті чітко сформованою сполучнотканинною капсулою, товщина якої становить $15,4 \pm 0,83$ $\mu\text{м}$, від якої у середину паренхіми органу галузяться чисельні трабекули. З'ясовано, що структурні та метаболічні комплекси нервових клітин спинномозкових вузлів домашньої

курки є типовими та характерними для рецепторних нейронів. Так, нервові клітини спинномозкових вузлів у курей на відміну від досліджуваних холонокровних тварин, чітко диференціюються на великі, середні та малі. Нейроцити у них більш округлої форми із центрично розміщеним ядром. Навколо таких клітин, чітко виражена мантийна оболонка, яка представлена перинеурональними клітинами глії, нервовими волокнами та прошарками сполучної тканини (рис. 3).

У спинномозкових вузлах домашньої курки домінують нормохромні клітини над гіперхромними, у їх нейроплазмі містяться чітко виражені глибки хроматофільної речовини дрібної зернистості. Також зустрічаються нейроцити з локалізацією хроматофільної речовини на периферії нейроплазми. Ядерний хроматин чітко виражений та рівномірно заповнює каріоплазму. Найінтенсивніше зафарбовувалися ядра гліальних клітин.

За результатами морфометричних досліджень, щільність розміщення

нервових клітин у спинномозкових вузлах домашньої курки, порівняно з пойкилотермними тваринами значно менша ($p < 0,05$). Це обумовлено, згідно результатів наших нейрогістологічних досліджень, ускладненням галуження нейроволокнистого компоненту спинномозкових вузлів, наявністю великих за розмірами нейроцитів ($33,94 \pm 3,46$ тис. $\mu\text{м}^3$), збільшенням кількості гліальних клітин ($1746,12 \pm 74,2$) та клітин-сателітів ($17,64 \pm 1,52$) ($p < 0,001$). Нервові клітини спинномозкових вузлів домашньої курки характеризуються низьким показником сЯЦВ ($0,04 \pm 0,03$), що є беззаперечним свідченням вищої морфофункціональної активності таких нейроцитів.

Для представників класу Ссавці характерною є складна поведінка – складні умовні та безумовні рефлексії. Водночас рівень розвитку нервової системи в цілому та спинномозкових вузлів зокрема у різних видів ссавців неоднакові і залежать від умов існування.

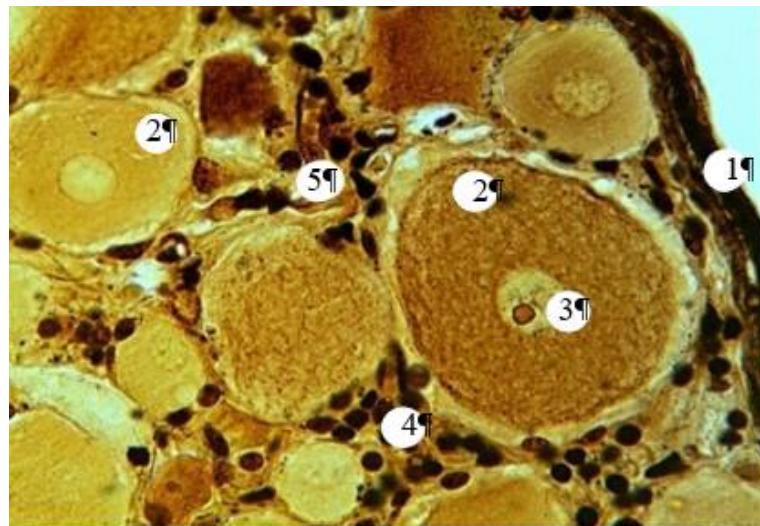


Рис. 3. Фрагмент гістологічної структури спинномозкового вузла домашньої курки *Gallus gallus*, forma domestica L., 1758: 1 – сполучнотканинна капсула вузла; 2 – нервова клітина; 3 – ядро та ядрце клітини; 4 – ядра гліоцитів; 5 – нервові волокна. Більшовський-Грос. $\times 400$.

Так, спинномозкові вузли досліджуваних тварин представників класу Ссавці розміщені за межами міжхребцевих отворів. Проте, дорсальні та вентральні корінці СМВ домашньої

свині та корови сформовані кількома пучками нервових волокон, які не з'єднані між собою. Спинномозкові вузли кроля європейського та свійського собаки мають округлу форму, а у свині

та корови – веретеноподібну та сплющені у дорсовентральному напрямку. Сполучнотканинну капсулу СМВ формують еластичні та колагенові волокна різної просторової орієнтації. Особливою морфологічною ознакою спинномозкових вузлів вищих хребетних є упорядковане розташування у них нервових клітин та їх відростків. Нейроцити локалізовані на периферії СМВ під капсулою, у вигляді валиків. У товщі органу нервові клітини розташовані погруповано, між пучками нервових волокон, де зустрічається значна кількість судини

гемомікроциркуляторного русла. Для спинномозкових вузлів корови характерна їх часточковість.

При тотальній імпрегнації спинномозкових вузлів азотнокислим сріблом за методом Рамон-і-Кахаля виявляються світлі нервові клітини малих розмірів, які розміщені невеликими групами, поруч з якими наявні великі більш інтенсивно імпрегновані нейроцити (рис. 4). Навколо останніх чітко виявляється мантийна оболонка, яка складається із клітин-сателітів, нервових волокон та прошарків сполучної тканини (рис. 5; 6).

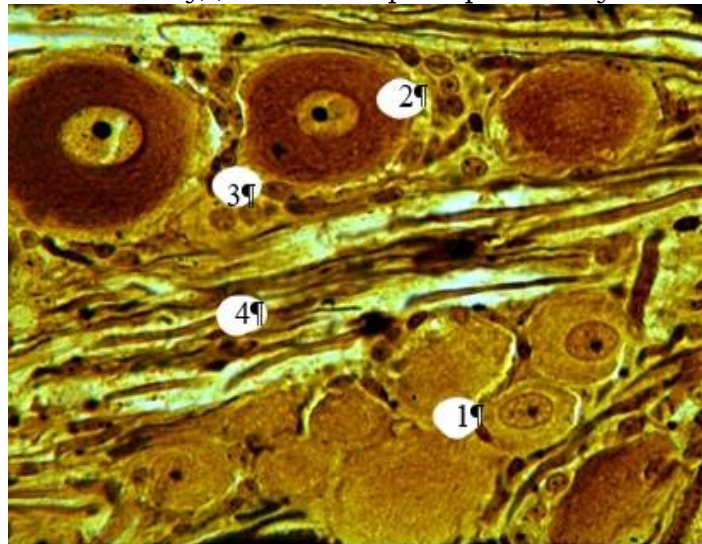


Рис. 4. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла кроля європейського *Oryctolagus cuniculus* L., 1758: 1 – світлі нейроцити; 2 – темні нейроцити; 3 – ядра мантийних гліоцитів; 4 – нервові волокна. Рамон-і-Кахаль. $\times 280$.

Отже, у ряді дослідження представників хребетних від риб до ссавців кількість нервових клітин на одиницю площі СМВ зменшується. При тім, низька їх щільність розташування у тварин класу Ссавці з високою локомоторною функцією, у першу чергу, пов'язана із високим рівнем диференціації клітинних компонентів та підвищенням їх функціонального значення. Кількість гліальних клітин знаходиться у межах від 1295,58 у свині домашньої до 1782,65 – у кроля європейського. Також, ускладнюється нейрогліальне забезпечення нейроциту.

Зокрема, кількість сателітів найбільша у свійського собаки, вона становить $32,64 \pm 1,96$. Нервові клітини спинномозкових вузлів ссавців мають найбільші розміри у порівняльно-анатомічному ряді досліджуваних хребетних тварин, а відповідно найменше ЯЦВ, показник якого у процесі філогенезу хребетних тварин має тенденцію до його зменшення. Це є аргументованим свідченням вищого рівня морфофункціональної зрілості нейроцитів у представників класу Ссавці.

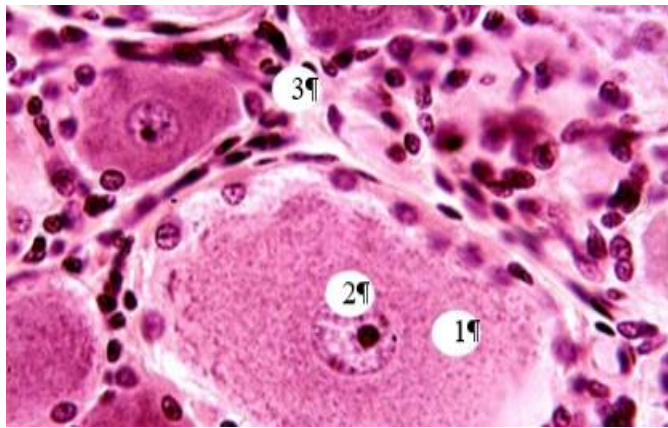


Рис. 5. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла собаки свійського *Canis lupus familiaris* L., 1758: 1 – цитоплазма нейрона; 2 – ядро та ядрець; 3 – ядра гліальних клітин. Гематоксилін та еозин. $\times 640$.

Отже, найбільш характерною мінливою ознакою в організації СМВ теплокровних тварин у процесі еволюції є структурна перебудова їх гісто- та цитоархітекtonіки, що проявляється збільшення їх площі, більш чітким вираженням диференціації нейронного складу, збільшення кількості та розмірів нейронів тощо. Крім того, морфологічною ознакою спинномозкових вузлів вищих

хребетних тварин є упорядковане розміщення нервових клітин та їх відростків: нейрони локалізовані на периферії під капсулою, нервові відростки – переважно у серединній частині вузла. При чому, нервові волокна клітин більш розвинені та розгалужуються у товщі спинномозкових вузлах ссавців, порівняно з відповідним органом нижчих хребетних тварин.

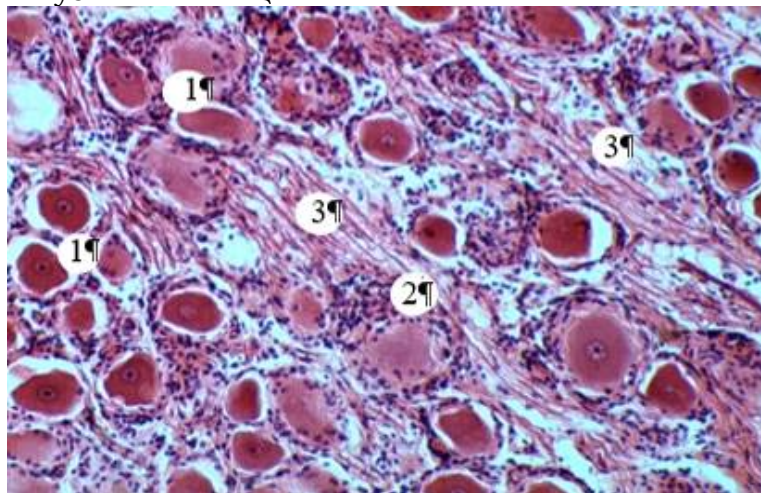


Рис. 6. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла бика свійського *Bos taurus taurus* L., 1758: 1 – нейрони; 2 – ядра гліальних клітин; 3 – нервові волокна. Гематоксилін та еозин. $\times 120$.

Обговорення

Проведене нами дослідження з позиції оцінки пластичності спинномозкових вузлів хребетних тварин різних рівнів структурної організації, з різною еколого-

функціональною організацією, які відрізняються ступенем рухової активності, середовищем перебування дозволило виявити певні закономірності, тенденції та критерії, які стосуються структурної організації

спинномозкових вузлів на клітинному та популяційно-клітинному рівнях їх організації.

Удосконалення морфології спинномозкових вузлів, їх морфологічна мінливість у філогенетичному ряді хребетних тварин проявляється у перебудові спинномозкових вузлів, їх кількісних характеристик залежно від умов існування тварин у навколишньому середовищі. Так, найбільші розміри нейронів у пойкилотермних тварин відмічали у ставкової жаби, середні – у коропа, малі розміри – у прудкої ящірки, що свідчить про спеціалізацію нейронів у представника класу плазунів. Так, як за даними авторів (Назарчук, 2009), наявність малих розмірів нейронів є свідченням не примітивності, а переконанням щодо їх певної спеціалізації, яка призводить до найбільш економічного шляху виконання функції з мінімальними затратами морфогенного матеріалу. При тім, структурний коефіцієнт ядерно-цитоплазматичних відношень нейронів був найбільшим у коропа ($0,22 \pm 0,04$), а найменшим – у ящірки прудкої ($0,12 \pm 0,04$). Крім того у СМВ холоднокровних, замість уніполярних чутливих нейронів, які характерні для СМВ безхребетних розміщуються псевдоуніполярні з Т-подібно вираженим відростком, що забезпечує більш високу швидкість проведення збудження без участі тіла клітини.

Працями ряду вітчизняних (Горальський, 2016; Sokulskyi, 2021; Назарчук, 2009; Ковалева, 1985; Островський, 2019) та зарубіжних (Pannese, 1999; Khorooshi, 2001; Rubinow & Juraska, 2009) нейрогістологів встановлено, що нервова тканина відрізняється вираженою неоднорідністю клітинного складу, між тим, гліальні клітини значно переважають у кількісному відношенні над нервовими, займають увесь об'єм нервової тканини між судинами та нейронами. За нашими даними, показник щільності гліальних клітин на умовну одиницю площі є

найвищим у спинномозкових вузлах річкового коропа порівняно із іншими представниками хребетних тварин, а найнижчим – у ставкової жаби. З позиції ряду дослідників, це пов'язано із морфологічними перебудовами структур нервової системи при адаптації до нового середовища перебування (Северцов, 1990).

У птахів, нервова система досягає значно високого ступеню розвитку та диференціації (Kang, 2021). Представники класу птахів мають ряд біологічних особливостей: розвиток ембріону поза організмом матері, фізіологічна скороспілість, швидкий ріст, висока температура тіла ($+40 - 42^\circ\text{C}$), своєрідність будови шкіряного покриву та його похідних. І тому гістоцитоархітекtonіка спинномозкових вузлів у курей значно відрізняється від такої у пойкилотермних тварин і характеризується вищим рівнем їх розвитку. На відміну від СМВ ставкової жаби та річкового коропа, у курей вже чітко виражена диференціація нейронів на малі, середні та великі, що підтверджує морфологічними дослідженнями авторів (Назарчук, 2008). Вони більш округлої форми із центрично розміщеним ядром. Від добре розвиненої сполучнотканинної оболонки, яка покриває СМВ, у товщу органу проникають чисельні перегородки, між якими групами розміщуються нервові клітини. Мінливою ознакою у птахів, на відміну від холоднокровних тварин, є наявність навколо нейронів чітко вираженої мантійної оболонки, яка складається із перинейрональних клітин глії, нервових волокон та прошарків сполучної тканини.

У представників вищих хребетних (птиці та ссавців), як відомо із даних літератури (Северцов, 1990; Khorooshi, 2001) та за результатами наших досліджень, існує суттєва подібність у гістологічній будові СМВ. Проте, нами встановлено, що варіабельність розмірів нервових клітин СМВ птиці

коливається у значно вужчих межах, ніж у СМВ ссавців, а щільність розміщення нейронів та клітин глії значно вища. Так, середній об'єм нейронів спинномозкових вузлів курей у 1,8 раза менший, ніж у представників класу Ссавців, а щільність розміщення їх у 2,2 раза більша. Тобто менший об'єм нейронів компенсується щільністю їх розміщення. Кількість гліальних клітин у спинномозкових вузлах курки домашньої перевищує відповідно їх кількість у спинномозкових вузлах ссавців лише у 1,2 рази.

Загально визнаним є факт, що розміри нейронів залежать від таксономічного статусу рівня ссавців (чим вище в систематичному відношенні вид, тим більший об'єм тіла нервової клітини), а також від розмірів і маси тіла тварини (Liebeskind, 2016; Kverková, 2022). Проведений нами морфометричний аналіз нейронів СМВ у дослідних тварин, підтвердили точку зору відносно залежності між лінійними параметрами нервових клітин, таксономічним статусом та розмірами тіла і маси тварини в межах класу. Так, найбільшу масу тіла ($590,49 \pm 15,64$ кг) серед досліджуваних нами тварин мали представники великої рогатої худоби. За результатами морфометричних досліджень саме у спинномозкових вузлах середній показник об'єма нейронів був найвищим, але він не суттєво відрізнявся від такого у свині, маса тіла якої майже у 1,8 раза менше, ніж у ВРХ. Дана ж залежність відсутня при порівнянні представників різних класів хребетних. Так, курка домашня знаходиться значно вище у філогенетичному ряді хребетних тварин, ніж ставкова жаба і значно переважає останню у розмірах тіла. Між тим, середній об'єм нейронів у СМВ ставкової жаби лише у 1,2 раза менший, ніж такий показник у курки домашньої.

Основним морфометричним показником рівня метаболізму і диференціації клітин при різних

умовах їх існування є ядерно-цитоплазматичне відношення, завдяки якому можна оцінити рівень морфофункціональної зрілості у видовому та віковому аспектах (Svahn, 2018; Moore, 2019). За результатами наших досліджень найбільші показники ЯЦВ були характерні для нейронів спинномозкових вузлів нижчих хребетних. У процесі філогенетичного розвитку тварин, такий показник має тенденцію до зменшення. Це беззаперечно є свідченням вищого рівня морфофункціональної активності та зрілості нейронів у представників тварин класів Птахи та Ссавці, тварин з високою локомоторною функцією, що насамперед, ми пов'язуємо із високим рівнем диференціації клітинних компонентів у СМВ і підвищенням їх функціональної ролі.

Висновки. Спинномозкові вузли у порівняльно-анатомічному ряді хребетних тварин відрізняються по топографії і формі: у холонокровних (річкового коропа) веретеноподібної форми, округлої – у ставкової жаби та ящірки прудкої; у теплокровних тварин (курки, кроля, собаки) сплюснені дорсовентрально, у свині та великої рогатої худоби – неправильної округлої форми.

У філогенетичному ряді дослідних хребетних тварин виявлено різні розміри нервових клітин: найменші об'єми нейронів мають спинномозкові вузли холонокровних тварин; найбільші теплокровних – представники класу Ссавців та Птахів. При цьому щільність розподілу нейронів в клітинній популяції спинномозкових вузлів хребетних тварин у процесі історичного розвитку зменшується.

Порівняння гістоморфології та морфометричних показників спинномозкових вузлів у різних представників хребетних тварин свідчить про підвищення рівня їх організації (в ряду від риб до ссавців). Водночас, у межах окремого класу тварин, чітко виявляються достовірні

відмінності цитометричних параметрів нейронних популяцій, що можна вважати ідіоадаптацією – прогресивним філогенетичним розвитком, що супроводжується певними змінами у будові нервової

системи дослідних тварин, унаслідок їх пристосування до конкретних умов перебування у певному середовищі існування.

Список використаних джерел

Горальський А. П., Сокульський І. М., Демус Н. В., Колеснік Н. А. Порівняльно-гісто- та цитологічна характеристика спинного мозку і спинномозкових вузлів шийного і грудного відділів свійського собаки. *Науковий вісник ЛНУВМБТ імені С.З. Гжицького*. 2016. Том 18. № 1. (65) Частина 2. С. 26–32.

Горальський А. П., Хомич В. Т., Кононський О. І. Основи гістологічної техніки і морфофункціональні методи дослідження у нормі та при патології : навч. посіб. Житомир : Полісся. 2019. 288 с.

Западнюк В. И. К вопросу о возрастной периодизации лабораторных животных. Геронтология и гериатрия. Киев: из-во ин-та геронтологии АМН СССР. 1971. С. 433–438.

Ковалева Д. В. Морфометрическая характеристика нейронов спинномозговых и вегетативных узлов. Морфогенез органов и регулирующих систем в норме и эксперименте. Минск. 1985. С. 82–84.

Назарчук Г. О. Морфологічна та морфометрична характеристика спинномозкових вузлів курей у постнатальному періоді онтогенезу. *Вісник ДАУ*. 2008. № 1 (21). С. 113–118.

Назарчук Г. О. Особливості морфології грудних спинномозкових вузлів великої рогатої худоби та свиней. *Науковий вісник ЛНУВМБТ імені С.З. Гжицького*. 2009. Том 11 № 2(41) Частина 2. С. 239–243.

Островський М. М. Морфофункціональний стан спинномозкових вузлів при корекції паклітаксел-індукованої нейропатії армадіном. *Український журнал медицини, біології та спорту*. 2019. Том 4. № 6 (22). С. 74–79. <https://doi.org/10.26693/jmbs04.06.074>

Северцов А. С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности. *Журнал общей биологии*. 1990. Т. 51. № 5. С. 579–589.

Сисюк Ю. О., Карповський В. І., Журенко О. В., Данчук О. В., Постой Р. В. Зміни в вітамінній ланці антиоксидантної системи корів різних типів вищої нервової діяльності. *Науковий вісник ЛНУ ветеринарної медицини та біотехнологій*. 2017. 19(78). С. 81–85. <https://doi: 10.15421/nvlvet7816>.

Яблонська О. В. Використання лабораторних тварин у експериментах: метод. Вказівки. К.: Вид. центр НАУ. 2007. С. 3–16.

Alvarez-Buylla A., Kohwi M., Nguyen T. M., Merkle F. T. The heterogeneity of adult neural stem cells and the emerging complexity of their niche. *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology*. 2008. V. 73. P. 357–365. <https://doi.org/10.1101/sqb.2008.73.019>

Braun K, Stach T. Morphology and evolution of the central nervous system in adult tunicates. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 2018. V. 57(19). P. 323–344. DOI:10.1111/jzs.12246

De Moraes E. R., Kushmerick C., Naves L. A. Morphological and functional diversity of first-order somatosensory neurons. *Biophysical reviews*. 2017. V. 9(5). P. 847–856. <https://doi.org/10.1007/s12551-017-0321-3>

Horalskyi L. P., Kolesnik N. L., Sokulskiy I. M., Tsekhmistrenko S. I., Dunaievskaya O. F., Goralska I. Y. Morphology of spinal ganglia of different segmentary levels in the domestic dog. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2020. V. 11(4). P. 501–505. <https://doi:10.15421/022076>

Kang S. W. Central Nervous System Associated With Light Perception and Physiological Responses of Birds. *Frontiers in physiology*. 2021. V. 12. 723454. <https://doi.org/10.3389/fphys.2021.723454>

Khorooshi M., Hansen B.F., Kelling J. et al. Prenatal Localization of the dorsal root ganglion in different segments of the normal human vertebral column. *Spine*. 2001. V. 26, № 1. P. 1–5.

Kverková K., Marhounová L., Polonyiová A., Kocourek M., Zhang Y., Olkowicz S., Straková B., Pavelková Z., Vodička R., Frynta D., Němec P. The evolution of brain neuron numbers in amniotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022. V. 119(11). e2121624119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2121624119>

Liebeskind B. J., Hillis D. M., Zakon H. H., Hofmann H. A. Complex Homology and the Evolution of Nervous Systems. *Trends in ecology & evolution*. 2016. V. 31(2). P. 127–135. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.12.005>

Medici T., Shortland P. J. Effects of peripheral nerve injury on parvalbumin expression in adult rat dorsal root ganglion neurons. *BMC neuroscience*. 2015. V. 16. 93. <https://doi.org/10.1186/s12868-015-0232-9>

Meltzer S., Santiago C., Sharma N., Ginty D. D. The cellular and molecular basis of somatosensory neuron development. *Neuron*. 2021. V. 109, Issue 23. P. 3736–3757. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2021.09.004>

Moore M. J, Sebastian J. A, Kolios M. C. Determination of cell nucleus-to-cytoplasmic ratio using imaging flow cytometry and a combined ultrasound and photoacoustic technique: a comparison study. *J Biomed Opt*. 2019. V. 24(10). P. 1–10. <https://doi.org/10.1117/1.JBO.24.10.106502>

Pannese E., Ventura R., Bianchi R. Quantitative relationships between nerve and satellite cells in spinal ganglion: An electron microscopical study. *The journal of comparative neurology*. 1999. Vol. 160. № 4. P. 463–476.

Ribeiro F. F., Xapelli S. An Overview of Adult Neurogenesis. *Advances in experimental medicine and biology*. 2021. V. 1331. P. 77–94. https://doi.org/10.1007/978-3-030-74046-7_7

Rubinow M.J., Juraska J.M. Neuron and glia number in the basolateral nucleus of the amygdala from preweaning through old age in male and female rats: a stereological study. *The journal of comparative neurology*. 2009. Vol. 512, № 6. P. 717–725.

Sokulskyi I. M., Goralskyi L. P., Kolesnik N. L., Dunaievska O. F., Radzikhovskiy N. L. Histostructure of the gray matter of the spinal cord in cattle (*Bos Taurus*). *Ukrainian Journal of Veterinary and Agricultural Sciences*. 2021. V. 4(3). P. 11–15. <https://doi.org/10.32718/ujvas4-3.02>

Svahn A. J., Don E. K., Badrock A. P., Cole N. J., Graeber M. B., Yerbury J. J., Chung R., Morsch M. Nucleo-cytoplasmic transport of TDP-43 studied in real time: impaired microglia function leads to axonal spreading of TDP-43 in degenerating motor neurons. *Acta neuropathologica*. 2018. V. 136(3). P. 445–459. <https://doi.org/10.1007/s00401-018-1875-2>

Zhurenko O.V., Karpovskiy V.I., Danchuk O.V., Kravchenko-Dovga Yu.V. The content of calcium and phosphorus in the blood of cows with a different tonus of the autonomic nervous system. *Scientific Messenger of Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies*. 2018. V. 20(92). P. 8–12. <https://doi.org/10.32718/nvlvet9202>

References (translated & transliterated)

Goralskyi, L. P., Sokulskyi, I. M., Demus, N. V., & Kolesnik, N. L. (2016). Comparative histo- and cytological characteristics of the spinal cord and spinal nodes of the cervical and thoracic regions of a domestic dog. *Scientific Bulletin of the LNUVMBT named after S.Z. Gzhitskyi*, 18, 1. (65), 26–32. [in Ukrainian].

Horalskyi, L.P., Khomych, V.T., & Kononskyi, O.I. (2019). Fundamentals of histological technique and morphofunctional research methods in normal and pathology. Zhytomyr: Polissia. [in Ukrainian].

Zapadnyuk, V. I. (1971). To the question of age periodization of laboratory animals. Gerontology and geriatrics. Kyiv: Institute of Gerontology of the Academy of Medical Sciences of the USSR. 433–438. [in Ukrainian].

Kovaleva, D. V. (1985). Morphometric characteristics of neurons of the spinal cord and autonomic nodes. Morphogenesis of organs and regulatory systems in the norm and experiment, Minsk, 1985, 82–84.

Nazarchuk, G. O. (2008). Morphological and morphometric characteristics of spinal nodes of chickens in the postnatal period of ontogenesis. *Bulletin of DAU*, 1 (21), 113–118. [in Ukrainian].

Nazarchuk, G. O. (2009). Peculiarities of morphology of thoracic spinal nodes of cattle and pigs. *Scientific Bulletin of the LNUVMBT named after S.Z. Gzhitskyi*, 11, 2 (41), 239–243. [in Ukrainian].

Ostrovskyi, M. M. (2019). Morphofunctional state of spinal nodes during correction of paclitaxel-induced neuropathy with armadine. *Ukrainian Journal of Medicine, Biology and Sports*, 4(6), 74–79. <https://doi.org/10.26693/jmbs04.06.074> [in Ukrainian].

Severtsov, A. S. (1990). Intraspecific diversity as a cause of evolutionary stability. *Journal of general biology*, 51, 5, 579–589.

Sysyuk, Y., Karpovskiy, V., Zhurenko, O., Danchuk, O., & Postoy, R. (2017). Changes in the vitamin chain of the antioxidant system of cows of different types of higher nervous activity. *Scientific Bulletin of the LNU of Veterinary Medicine and Biotechnology*, 19(78), 81–85. [in Ukrainian].

Yablons'ka, O. V. (2019). Viktoristannya laboratornih tvarin u eksperimentah: metod. Vkazivki. K.: Vid. centr NAU, 3–16. [in Ukrainian].

Alvarez-Buylla, A., Kohwi, M., Nguyen, T. M., & Merkle, F. T. (2008). The heterogeneity of adult neural stem cells and the emerging complexity of their niche. *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology*, 73, P. 357–365. <https://doi.org/10.1101/sqb.2008.73.019> [in English].

Braun, K., & Stach, T. (2018). Morphology and evolution of the central nervous system in adult tunicates. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 57 (19), 323–344. DOI:10.1111/jzs.12246 [in English].

De Moraes, E. R., Kushmerick, C., & Naves, L. A. (2017). Morphological and functional diversity of first-order somatosensory neurons. *Biophysical reviews*, 9 (5), 847–856. <https://doi.org/10.1007/s12551-017-0321-3> [in English].

Horalskyi, L.P., Kolesnik, N.L., Sokulskiy, I.M., Tsekhmistrenko, S.I., & Dunaievska, O.F., Goralska I.Y. (2020). Morphology of spinal ganglia of different segmentary levels in the domestic dog. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 11(4), 501–505. <https://doi:10.15421/022076> [in Ukrainian].

Kang S. W. (2021). Central Nervous System Associated With Light Perception and Physiological Responses of Birds. *Frontiers in physiology*, 12, 723454. <https://doi.org/10.3389/fphys.2021.723454> [in English].

Khorooshi, M., Hansen, B.F., & Kelling, J. (2010). Prenatal Localization of the dorsal root ganglion in different segments of the normal human vertebral column. *Spine*, 26, № 1, 1–5. [in English].

Kverková, K., Marhounová, L., Polonyiová, A., Kocourek, M., Zhang, Y., Olkowicz, S., Straková, B., Pavelková, Z., Vodička, R., Frynta, D., & Němec, P. (2022). The evolution of brain neuron numbers in amniotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 119 (11), e2121624119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2121624119> [in English].

Liebeskind, B. J., Hillis, D. M., Zakon, H. H., & Hofmann, H. A. (2016). Complex Homology and the Evolution of Nervous Systems. *Trends in ecology & evolution*, 31 (2), 127–135. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.12.005> [in English].

Medici, T., & Shortland, P. J. (2015). Effects of peripheral nerve injury on parvalbumin expression in adult rat dorsal root ganglion neurons. *BMC neuroscience*, 16, 93. <https://doi.org/10.1186/s12868-015-0232-9> [in English].

Meltzer, S., Santiago, C., Sharma, N., & Ginty, D. D. (2021). The cellular and molecular basis of somatosensory neuron development. *Neuron*, 109 (23), 3736–3757. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2021.09.004> [in English].

Moore, M. J., Sebastian, J. A., & Kolios, M. C. (2019). Determination of cell nucleus-to-cytoplasmic ratio using imaging flow cytometry and a combined ultrasound and photoacoustic technique: a comparison study. *J Biomed Opt*, 24 (10), 1–10. <https://doi.org/10.1117/1.JBO.24.10.106502> [in English].

Pannese, E., Ventura, R., & Bianchi, R. (1999). Quantitative relationships between nerve and satellite cells in spinal ganglion: An electron microscopical study. *The journal of comparative neurology*, 1999, 1.(160). 4, 463–476. [in English].

Ribeiro, F. F., & Xapelli, S. (2021). An Overview of Adult Neurogenesis. *Advances in experimental medicine and biology*, 1331, 77–94. https://doi.org/10.1007/978-3-030-74046-7_7 [in English].

Rubinow, M. J., & Juraska, J. M. (2009). Neuron and glia number in the basolateral nucleus of the amygdala from preweaning through old age in male and female rats: a stereological study. *The journal of comparative neurology*, 512, 6, 717–725. [in English].

Sokulskyi, I. M., Goralskyi, L. P., Kolesnik, N. L., Dunaievska, O. F., Radzikhovskiy, N. L. (2021). Histostructure of the gray matter of the spinal cord in cattle (*Bos Taurus*). *Ukrainian Journal of Veterinary and Agricultural Sciences*. 2021. V. 4(3), P. 11–15. <https://doi.org/10.32718/ujvas4-3.02> [in Ukrainian].

Svahn, A. J., Don, E. K., Badrock, A. P., Cole, N. J., Graeber, M. B., Yerbury, J. J., Chung, R., & Morsch, M. (2018). Nucleo-cytoplasmic transport of TDP-43 studied in real time: impaired microglia function leads to axonal spreading of TDP-43 in degenerating motor neurons. *Acta neuropathologica*, 136(3). P. 445–459. <https://doi.org/10.1007/s00401-018-1875-2> [in English].

Zhurenko, O.V., Karpovskiy, V.I., Danchuk, O.V., & Kravchenko-Dovga, Yu.V. (2018). The content of calcium and phosphorus in the blood of cows with a different tonus of the autonomic nervous system. *Scientific Messenger of Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies*, 20(92), 8–12. <https://doi.org/10.32718/nvlvet9202> [in Ukrainian].

Отримано: 18 травня 2022
Прийнято: 13 вересня 2022