

**МОРФОЛОГІЯ СПИННОГО МОЗКУ ТА
СПИННОМОЗКОВИХ
ВУЗЛІВ ХРЕБЕТНИХ ТВАРИН**

Монографія

**За редакцією доктора ветеринарних наук, професора
Л.П. ГОРАЛЬСЬКОГО**

Видання 2-ге, доповнене

**Львів
ЗУКЦ
2016**

ББК 28.66
УДК 612.815:597/599
М 79

*Розглянуто і схвалено Вченою радою
Житомирського національного агроекологічного університету,
протокол № 11 від 23 травня 2012 р.*

А в т о р и:

Л.П. Горальський, В.Т. Хомич, І.М. Сокульський, Н.Л. Колеснік,
Н.В. Демус, Ю.С. Ших, О.В.Пінський, Г.О. Назарчук

Р е ц е н з е н т и:

д-р вет. наук, професор Б.В. Борисевич (Національний університет біоресурсів і природокористування України),
канд. вет. наук, доцент С.В. Гуральська (Житомирський національний агроекологічний університет)

Морфологія спинного мозку та спинномозкових вузлів хребетних
М 79 тварин : моногр., вид 2-ге, доп. / Л.П. Горальський, В.Т. Хомич,
І.М. Сокульський [та ін.]; за ред. Л.П. Горальського. – Львів : ЗУКЦ,
2016. – 296 с.

ISBN 978-617-655-125-6

У монографії викладені результати досліджень морфології
спинного мозку та спинномозкових вузлів тварин, які належать до
класів підтипу Хребетних: клас Osteichtyes – Кісткові риби (Surginus
carpio, forma domestica L., 1758 – звичайний сазан, короп); клас
Amphibia – Земноводні (Rana lessonae, 1882 – ставкова жаба); клас
Reptilia – Плазуни (Lacerta agilis axigua, 1758 – прудка ящірка); клас
Aves – Птахи (Gallus gallus, forma domestica L., 1758 – домашня курка);
клас Mammalia – Ссавці (Oryctolagus cuniculus L., 1758 – кріль
європейський, Canis lupus familiaris L., 1758 – свійський собака, Sus
scrofa, forma domestica L., 1758 – домашня свиня, Bos taurus taurus L.,
1758 – бик свійський).

Монографія рекомендована науковим співробітникам,
викладачам, докторантам, аспірантам, студентам біологічних,
ветеринарних, біотехнологічних і медичних навчальних закладів.

ББК 28.66
УДК 612.815:597/599

ISBN 978-617-655-125-6

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

ДНК – дезоксирибонуклеїнова кислота

НК – нервова клітина

од. – одиниць

ПНС – периферична нервова система

РНК – рибонуклеїнова кислота

СМВ – спинномозкові вузли

сЯЦВ – середнє значення ядерно-цитоплазматичного відношення

ЦНС – центральна нервова система

ЯЦВ – ядерно-цитоплазматичне відношення

М – середнє арифметичне

m – похибка середнього арифметичного

ВСТУП

Важливе місце серед біологічних, у тому числі морфологічних, наук займають фундаментальні дослідження, пов'язані із вивченням макро- та мікросструктури органів, їх систем і апаратів у тварин та людини. Одним з актуальних питань є всестороннє, комплексне вивчення складу і структурно-функціональних особливостей нервової системи тваринних організмів. Усьому світові відомі праці вчених (І.М. Сеченова, М.Є. Введенського, І.П. Павлова, Л.А. Орбелі, К.М. Бикова, В.М.Чернігівського, О.Д. Сперанського) в області досліджень центральної та периферичної нервової системи. Завдяки їм розроблені сучасні теорії про адаптаційно-трофічну роль нервової системи, її безпосередню участь у реактивності організму і патології, регулюючий та координуючий вплив на системи й апарати органів та організм у цілому [1–4].

Специфічні функції нервової тканини здійснюються шляхом структурних і хімічних змін біополімерів, у першу чергу – білків і нуклеїнових кислот [5, 6, 7–9]. Загальновизнаним є тісний взаємозв'язок між станом білкового і нуклеїнового обміну нейронів та рівнем їх специфічного функціонування [10–13]. Ці обмінні процеси у нервовій тканині відбуваються безпосередньо з участю гліального компоненту як складової частини єдиної метаболічної системи – “нейрон-глія” [14, 15]. Про те, що гліальні клітини, які оточують нейрон, пов'язані з ним не лише структурно, але і функціонально, свідчать чисельні літературні дані [16–24].

Морфологічна архітектоніка нервової системи в цілому та окремих її відділів визначається місцемзнаходження тварин у філогенетичному ряді та умовами їх перебування у зовнішньому середовищі [7]. У плані адаптаційно-компенсаторних перетворень структур в умовах переходу від водного до наземного середовища життя, макроеволюційно значний інтерес представляє дослідження нервової системи в цілому та спинного мозку та спинномозкових вузлів, зокрема у кісткових риб, амфібій, плазунів, птахів та ссавців [25, 26].

Розвиток спинного мозку та спинномозкових вузлів у порівняльно-анатомічному ряді хребетних тварин представлений складним історичним процесом їх морфофункціонального

становлення, що відображає ступінь та характер моторної активності тварини, середовище існування, спосіб життя [27].

Вдалою моделлю для вирішення актуальних питань сучасної нейроморфології є спинномозкові вузли (СМВ), які виконують функцію першої ланки на шляху аферентних імпульсів від рецепторів до центральної нервової системи. Сприймаючи зовнішні та внутрішні подразники, вони першими трансформують їх у нервовий імпульс, забезпечуючи відповідні реакції, адекватні до діючих подразників [28–31].

Еволюційний підхід до вивчення структури спинного мозку та спинномозкових вузлів дає можливість визначити закономірності становлення оптимальних взаємовідношень їх складових (нейронів, гліальних клітин, капілярів) щодо рівня розвитку організму і рухової активності.

Особливості морфології та хімічної архітекτονіки спинного мозку та спинномозкових вузлів визначаються видом та віком хребетних тварин, типом та функціональним станом нейронів, фазою нейрогенезу, ступенем рефлекторної діяльності, локалізацією в організмі. Однак дані, які стосуються структур їх цито- і протеїноархітекτονіки представників різних рівнів організації порівняльно-анатомічного ряду хребетних тварин у нормі досі залишаються нечисленними і стосуються лише конкретних представників окремих класів [25, 26]. На сьогодні відсутні комплексні дослідження ходу їх історичного розвитку, а також постнатального періоду онтогенезу із використанням кількісних морфометричних та цитохімічних методів.

Разом з тим, для повного уявлення та розуміння структурно-функціональних перетворень спинного мозку та спинномозкових вузлів у процесі їх історичного розвитку, важливою є оцінка рівня морфологічних та цитохімічних перебудов їх структур у прогресивно-еволюційному ряді хребетних тварин.

1. Загальна характеристика та значення нервової системи

Нервова система є однією із провідних інтегруючих систем організму. Вона, разом з ендокринною та серцево-судинною системою, об'єднує організм в єдине ціле. Організм у процесі життя, перебуваючи у постійному контакті із навколишнім середовищем, адаптується до його умов. Рівень пристосування до зовнішнього середовища контролюється саме нервовою системою. Таким чином, нервова система забезпечує зв'язок організму із зовнішнім середовищем, координує та регулює кровообіг, відведення лімфи, метаболічні процеси, які, у свою чергу, впливають на стан її діяльності. Нервова система сприймає різну інформацію, яка надходить із навколишнього середовища та внутрішніх органів, аналізує її та генерує сигнали, які забезпечують відповідні реакції, адекватні до діючих подразників. І.П. Павлов писав: “Діяльність нервової системи направлена, з одного боку, на об'єднання, інтеграцію всіх частин організму, з іншого – на зв'язок організму з навколишнім середовищем, на врівноваження систем організму із зовнішнім світом” [32–36].

Особливий інтерес до нервової системи викликаний її різноманітними функціями і властивостями: сприйняттям подразників, утворенням та проведенням нервових імпульсів, трансформацією, генерацією, зберіганням різних видів енергії та інформації зовнішнього середовища, а також її здатністю до збудження, гальмування, до процесів синтетичного й аналітичного порядку, трофічної функції [36–41].

Морфологічними елементами нервової системи є нервові клітини (нейрони) та клітини нейроглії. Нейрони сприймають подразнення, збуджуються, виробляють нервовий імпульс та передають його до робочого органу. Нейрогліальні клітини більш чисельні, ніж нейрони, складають половину об'єму нервової системи. Проте, на відміну від нейронів, вони не можуть генерувати потенціал дії [42]. Нейрогліальні клітини виконують допоміжну функцію в нервовій системі, забезпечуючи опорну, трофічну, секреторну, розмежувальну та захисну функції [24, 43–49]. Основу аналізуючої та інтегруючої функцій нервової системи становлять рецептори, міжнейронні контакти (синапси), а також закінчення відростків нервових клітин в іннервованих тканинах [50].

Нервову систему у високоорганізованих тварин та людини за морфологічними ознаками поділяють на центральну (ЦНС) та периферичну (ПНС). До першої відносять головний та спинний мозок. Друга об'єднує нервові вузли, нерви, нервові стовбури та закінчення. Морфологічним субстратом рефлекторної діяльності нервової системи є рефлекторні дуги, які є ланцюгом нейронів різного функціонального значення, тіла яких розміщуються в різних відділах нервової системи – як у вузлах, так і в сірій речовині центральної нервової системи. Значна частина волокон нервових стовбурів (нервів) – це відростки нейронів спинного та головного мозку, і, навпаки, відростки клітин чутливих вузлів утворюють частину білої речовини центральної нервової системи. У склад рефлекторної дуги, як правило, входять нейрони периферичної та центральної нервової системи [51–54].

У процесі прогресивної еволюції та у зв'язку зі спеціалізацією частин організму в початковій єдиній нервовій системі виділилися два відділи – автономний (вегетативний) та соматичний (анімальний) [55].

Автономна нервова система регулює діяльність органів, які забезпечують функції живлення, дихання, виділення, розмноження та циркуляції рідини [55, 56]. Такі функції властиві як тваринним, так і рослинним організмам. До соматичних функцій відносяться довільні м'язові скорочення та функції спеціальних органів чуття (зору, присінково-завиткового, нюху, смаку та дотику), які властиві виключно тваринним організмам.

Чисельні дослідження англійського фізіолога J.N. Langley (1891, 1893, 1899, 1925), який детально вивчав будову та діяльність автономної нервової системи, дозволили йому на основі анатомічних і функціональних особливостей виділити в ній симпатичний, парасимпатичний відділи та ентєральну частину [57–59]. J.N. Langley вважав, що вегетативна нервова система – це суто еферентна система. Проте він зробив виняток для внутрішньоорганних нервових вузлів травного апарату, виділив їх, на основі складності будови та автономності діяльності, в самостійну ланку – ентєральну частину. Але на рубежі 80-х років минулого століття академіком А.Д. Ноздрачевим (1980) було запропоновано замінити термін “ентєральна система” на метасимпатичний відділ. Таким чином, автономна нервова система,

згідно з останніми дослідженнями, поділяється на три відділи: симпатичну, парасимпатичну і метасимпатичну, які мають функціональні та структурні особливості [41, 53, 60].

Отже, підсумовуючи результати наукових досліджень, щодо загальної характеристики та значення нервової системи, можна беззаперечно стверджувати, що нервова система – цілісна морфологічна та функціональна сукупність різних взаємопов'язаних нервових структур, яка, разом із гуморальною системою, забезпечує регуляцію діяльності всіх систем і апаратів організму та реакцію на зміну умов внутрішнього та зовнішнього середовища. Діючи як інтегративна система, вона об'єднує в єдине ціле чутливість, рухову активність та роботу інших регуляторних систем (ендокринної та імунної).

2. Розвиток нервової системи хребетних тварин

2.1. Філогенез нервової системи. Філогенез хребетних тварин характеризується прогресивним розвитком інтегруючих систем, в першу чергу, нервової; удосконаленням механізмів підтримки гомеостазу, які проявляються різноманітними компенсаторно-приспосувальними реакціями [61]. У процесі еволюції удосконалювалася роль нервової системи у регуляції процесів життєзабезпечення: розвитку, росту, диференціованні клітин і тканин та взаємодії між ними [62, 63]. Все це забезпечило їй провідну роль серед інших систем і апаратів організму тварин.

В основі будь-якого прояву життєдіяльності тварин лежить ціленаправлена відповідна реакція організму на вплив навколишнього середовища. Поява нервової системи в процесі еволюції дала змогу тваринам оптимізувати свої взаємовідношення із середовищем перебування, сформувати реакції організму більш економічними та біологічно ефективними [64–69].

Неадекватно реагуючи на різноманітні впливи зовнішнього та внутрішнього середовищ, адаптуючись, нервова система зазнавала структурно-функціональних змін [70–73]. Так, у зв'язку з ускладненням зв'язків організму з навколишнім середовищем та розвитком його адаптивних можливостей, в нервовій системі відбулось відокремлення все більш складноорганізованих морфофізіологічних механізмів, направлених на здійснення життєво

важливих функцій організму, в тому числі – адаптивних поведінкових реакцій. До основних факторів, що обумовлюють прогресивну еволюцію структур мозку, відносять наступне: підвищення рівня моторики, посилення функціональних навантажень та екологічного значення аналізаторів як складних морфофункціональних систем, підвищення рівня метаболізму та морфофункціональної організації автономної системи (створюючи умови для еврибіонтності видів та освоєння ними нових місць перебування – екогенетичної експансії), виникнення складних внутрішньовидових та міжвидових відношень між тваринами, що призвело до виникнення різних форм поведінки “пресоціального типу” [74–78].

У найбільш примітивного представника хордових – *ланцетника* – головний мозок відсутній, а нервова трубка має вигляд малодиференційованого товстостінного утворення, яке знаходиться над хордою [79]. Згідно з уявленням Л.А. Орбелі (1942), А.І.Карамяна (1970), Й. Хаморі (1985), даний критичний етап розвитку нервової системи визначається як спинальний [65, 72]. Нервова трубка сучасних безчерепних (*ланцетника*), як і спинний мозок більш високоорганізованих хребетних, має метамерну будову і складається із 62–64 сегментів, в центрі яких знаходиться спинномозковий канал. Від переднього краю нервової трубки відходять дві пари чутливих головних нервів, які іннервують краніальну частину тіла. Від кожного сегменту тіла до іншого кінця нервової трубки відходять по дві пари (права та ліва) нервів: спинних та черевних. Руховий черевний нерв починається кількома корінцями та галузиться в міомері. Спинний нерв відходить одним корінцем і містить як чутливі волокна (вони галузяться переважно в шкірі), так і рухові (закінчуються у м’язах внутрішніх органів) [34, 66, 79]. Всі примітивні функції *ланцетника* (моторні, сенсорні та інтегративні) здійснюються на рівні спинного мозку.

У період історичного розвитку, від рівня безчерепних до рівня круглоротих, формується головний мозок, як надбудова над системами дискантної реакції. У *круглоротих* (міксин, міног) на відміну від черепних, морфологічно вже виражені всі основні відділи головного мозку, проте елементи дифузної організації мозку ще зберігаються [61]. Його передній, середній та задній відділи спеціалізуються на виконанні різних сенсорних функцій: передній –

нюхових, середній – зорових, задній пов'язаний із механорецепцією. Задній мозок домінує у своєму розвитку. Характерною відмінністю головного мозку круглоротих є примітивний розвиток мозочка [77]. Поруч з тим, енцефалізація, як магістральний напрям розвитку мозку, не виключає еволюційних перетворень у спинному мозку круглоротих. У міног спинні корінці спинного мозку не з'єднуються із червними, а в міксин, як і в усіх щелепоротих хребетних, таке з'єднання утворюється. Спостерігається удосконалення провідних частин спинного мозку [79]. У нижчих хребетних спинний мозок функціонує більш незалежно [39, 80].

Ступінь розвитку головного мозку хрящових та кісткових *риб* значно вищий порівняно із круглоротими. У хрящових *риб* відносні розміри переднього та середнього мозку менші, ніж у кісткових [79].

За відділами мозку зберігається та ж сенсорна спеціалізація, що й у круглоротих. Розвиток відділів мозку визначається переважним розвитком тієї або іншої сенсорної системи. В акули, наприклад, добре розвинений передній мозок (нюховий), у форелі – середній (зоровий), у коропа – задній (аналіз сигналів від механорецепторів). Розвиток загальної рухової координації у хрящових *риб* пов'язаний з інтенсивним розвитком мозочка. Е.К. Сепп (1959) вважає, що мозочок пристосований лише для моторної діяльності, до елементарних процесів руху – дії та протидії. Так, у рухливих видів *риб* мозочок краще розвинений, ніж у малорухливих [78]. За даними Л.А. Орбелі (1942) та Й. Хаморі (1985), саме в мозочку концентрується проекція всіх сенсорних систем (сомато-сенсорної, органів бічної лінії, вестибулярної, зорової та слухової). Таким чином, провідним центром інтеграції в ЦНС у *риб* поруч із середнім мозком стає й мозочок [39, 61, 65, 81].

Із зростанням ролі головного мозку здатність спинного мозку до автономної регуляції зменшується. Незалежність функціонування спинного мозку у кісткових *риб* виражена слабше, ніж у хрящових *риб* [39, 78–80].

На етапі становлення земноводних та плазунів спостерігаються значні перебудови в організації та функціонуванні багатьох органів та систем, обумовлені пристосуваннями до життя на суші. Ряд суттєвих перебудов нервової системи плазунів у подальшому стали базовими для всіх амніот [66]. Так, в *амфібій та рептилій* редукується цілий ряд структур, пов'язаних із водним способом

життя (наприклад, органи бічної лінії); розвиваються нові, філогенетично молоді системи зв'язків (слухові органи та центри); більш чітко диференціюються відділи таламусу; у півкулях закладаються формації неокортексу; формуються прямі таламо-кортикальні зв'язки. Центри інтеграції з середнього мозку та мозочка переміщуються у проміжний та кінцевий [61, 82]. Слабкий розвиток мозочка в усіх земноводних відповідає простоті (стереотиповості) руху.

Від головного мозку земноводних, як і в риб, відходять 10 пар головних нервів; під'язиковий нерв відходить за межами черепної коробки, а додатковий нерв (XI пара) не розвивається.

Дещо сплющений спинний мозок має плечове та поперекове потовщення, що пов'язано із відходженням потужних нервових сплетень, які іннервують передні та задні кінцівки [83]. Порівняно із рибами, ускладнюються провідні нервові тракти [79].

Прогресивний розвиток ЦНС та органів чуття з відповідним ускладненням їх гістологічної структури, високий рівень обміну речовин та теплокровність забезпечили *птахам*, порівняно із плазунами, значно більшу рухомість та складніші форми поведінки, розширили сприйняття навколишнього середовища [44, 45, 79, 84–86].

У птахів, на більш пізніх етапах філогенезу, ускладнення структурно-функціональної організації мозку відбувається завдяки переміщенню інтегруючих центрів у передній мозок та удосконаленню відповідно до потреб нового середовища існування на всіх рівнях, включаючи клітинний та тканинний [86].

Домінування дискантного зорового аналізу призвело до оригінальної форми мозку. Кінцевий мозок птахів переважає за відносними розмірами та об'ємом мозок рептилій. Однак, розвиток великих півкуль відбувається не за рахунок удосконалення та розвитку кори, а за рахунок значного росту потужних стріатних утворень. Вищими відділами переднього мозку птахів є структури гіпер- та неостріатума, які функціонально вважаються еквівалентними неокортексу ссавців. Гіперстріатум – специфічна для мозку птахів структура, яка не має аналогів у мозку рептилій та ссавців [87]. Ступінь розвитку полів гіперстріатуму та його нейронних компонентів корелює з рівнем складності поведінки

птахів, а також функціонує як важливий центр об'єднання візуальної та сомато-сенсорної інформації [88].

У *савців*, як у найбільш високоорганізованих хребетних, головний мозок та органи чуття досягли найвищого ступеня розвитку.

Протягом всієї еволюції хребетних відмічається пропорційний ріст великого мозку та мозочка. Розвиток цих двох надсегментних утворень у філогенетичному ряді здійснювався паралельно та супроводжувався удосконаленням складних рухових реакцій [39, 80, 86, 89].

Новизною еволюції вищих хребетних є поява ретикулярної формації – неспецифічної, дифузної нейронної системи, необхідної для нормального функціонування кори великих півкуль та інших відділів ЦНС [90].

На думку Е.І. Воробйова (1980), морфологічна подібність в різних групах тварин може відображати філогенію або є результатом паралельного і конвергентного розвитку [91].

Філогенетичні перетворення нервової системи, що полягають в удосконаленні й диференціації її відділів, спеціалізації й виділенні в її межах нових структур, призводять до формування субпідрядних, ієрархічно організованих комплексів, що об'єднують структури різних відділів мозку та беруть участь в організації системних поведінкових реакцій. Розвиток таких систем іде у напрямку зростання числа компонентів та встановлення більш тісних відносин між ними. Результатом цього може бути збільшення кількості активних структур, що здійснюють відповідні реакції, чим і обумовлена широка варіативність поведінки тварин [74, 82, 92].

2.2. Онтогенез нервової системи. Вивчення індивідуального розвитку нервової системи було обумовлене появою її мікроскопічних досліджень у ХІХ столітті. Першим у цьому напрямку працював швейцарський вчений В. Ніс [93].

Нейрогенез у процесі індивідуального розвитку різних організмів контролюється генетично та відбувається під впливом факторів середовища [94–97].

Окремі етапи онтогенезу характеризуються визначеним ступенем морфологічної, функціональної і біохімічної диференціації клітинних елементів нервової тканини [32, 98–104].

Джерелами розвитку всіх нервових клітин хребетних тварин є нервова трубка, гангліозна пластинка, епідермальні плакоди [89, 105, 106]. Всі складові частини нервової системи виникають і розвиваються з елементів зовнішнього зародкового листка – ектодерми, але в подальшому вони стають різнодетермінованими і нездатними до взаємоперетворення [107, 108].

Під індукуючим впливом хордомезодерми детермінується закладка нервової системи – нейроектодерма та нервова пластинка. Між нервовою трубкою, яка утворюється в момент змикання потовщених країв нервового жолобка (нервових валиків) та шкіряної ектодерми, клітини нервових валиків перерозподіляються в один шар, формуючи гангліозну пластинку чи нервовий гребінь [109, 110]. В ембріонів мишей до 10-го дня завершується змикання нервової трубки [111, 112, 121] і починається власне гістогенез спинного мозку [62], у людини – до кінця першого місяця ембріогенезу, а в зародка теляти відокремлення нервової трубки від ектодерми відбувається на 22-у добу ембріонального розвитку [113].

На перших стадіях диференціації нервової трубки виділяються 2 зони. Перша зона – дорсальна (крилоподібна пластинка), з якої розвиваються чутливі та асоціативні елементи нервової системи, а також структури переднього мозку. Друга – вентральна (базальна пластинка), з якої розвиваються моторні елементи нервової системи [122]. На 3–4 тижні ембріонального розвитку людини в результаті активної проліферації та міграції клітин виділяються 3 основні шари бічних стінок нервової трубки:

- внутрішній (матричний, вентрикулярний, гермінативний) [123, 124], де зосереджені камбіальні елементи – епендимобласти та гермінативні, або матричні, клітини. В цьому шарі відбувається репродукція індіферентних клітин-попередниць нейробластів [62] та гліобластів [82];

- проміжний (мантійний, плащовий) – побудований із спонгіобластів веретеноподібної форми, між якими розміщуються малодиференційовані округлі клітини. На межі мантійного та маргінального шарів знаходяться гліобласти;

- маргінальний (крайовий, без'ядерний) характеризується відсутністю клітинних елементів та наявністю чисельних поздовжньо- та поперечно-направлених пучків аксонів нейробластів [123, 124].

Змикання нервової трубки відбувається нерівномірно: спочатку – в середній частині, потім цей процес розповсюджується до головного та хвостового кінців ембріона, де певний час зберігаються незамкнені отвори – передній та задній нейропори [82].

Відразу після змикання нервової трубки головний мозок поділяється на ростральну та каудальну частини. Далі із головного відділу нервової трубки розвиваються три первинних мозкових міхурці (передній, середній і задній) [89, 107]. Паралельно відбувається диференціювання спинного мозку та перетворення гангліозної пластинки: виділяються зачатки автономних та спинномозкових вузлів [113]. Зміни в розвитку нервової трубки супроводжуються утворенням декількох згинів на межі закладки різних відділів головного мозку, в результаті чого утворюються п'ять мозкових міхурців [125].

Відмічено чіткий ростро-каудальний градієнт диференціації головного і спинного мозку. Спочатку формуються ростральні (головні) відділи нервової системи, а потім – каудальні (спинний мозок) [89, 107, 126, 127]. За даними С.Н. Оленева (1972), сегментарність спинного мозку не обумовлена генетично і регіональна специфіка різних відділів пояснюється наявністю або відсутністю індукуючої здатності зачатків кінцівок та внутрішніх органів [126].

Впродовж 5–10-го тижнів ембріонального розвитку людини починається ріст і диференціація кінцевого мозку, утворюються кіркові та підкіркові центри великих півкуль, відбувається первинне розшарування кори і відділення кіркового шару в стінці кінцевого мозку, продовжуються процеси активної міграції нейро- і гліобластів. Спинний мозок набуває дефінітивної будови. Утворюється решта основних відділів головного мозку. В спинному мозку формуються шийне і поперекове потовщення, пов'язані з іннервацією грудних і тазових кінцівок. Дефінітивного вигляду набуває мозочок. В останні місяці ембріонального розвитку в нервовій системі закінчується формування внутрішньої структури мозку. Починається активна мієлінізація мозку (її завершення проходить після народження) [82].

У постнатальному періоді онтогенезу відбувається подальше удосконалення структурної та функціональної організації нервової системи [128–131]. Так, з віком тварин зменшується кількість

малодиференційованих клітинних елементів [130–132] та збільшуються розміри нейроцитів [131–135]. У той же час, інтенсивність даних змін в різні періоди онтогенезу неоднакова. Найбільш інтенсивний морфогенез нервових клітин спостерігається в молодому віці [136–138], що проявляється в диференціації дендритного апарату і рості аксонів [139, 140]. Ріст та галуження відростків нервових клітин є важливими етапами їх диференціювання [104, 141]. Дані процеси відбуваються гетерогенно [104], що обумовлено функціонально-генетичними особливостями нейронів, наявністю прямого корелятивного зв'язку між рівнем зрілості нервових та іннервованих структур, а також впливом екзогенних факторів (функціональна активність іннервованого органу, харчування тощо) [142]. За даними ряду авторів, високий динамізм розвитку нервової системи характерний для ранніх етапів постнатального періоду онтогенезу [143–146].

Встановлено, що процеси диференціації нервових клітин раніше завершуються у зрілонароджуючих тварин, ніж у тих видів, які народжуються сліпими та безпорадними [147, 148].

Суттєвий вплив на морфогенез нервової системи чинить статеве дозрівання [149]. Лише період від його настання до старіння тварин характеризується відносною стабільністю морфології нейронів [150, 151]. З віком тварини та людини кількість нейронів із ознаками старіння збільшується [152]. Старіння нервових клітин обумовлено глибокими порушеннями їх нуклеїнового, білкового, ліпідного, вуглеводного обмінів та мінеральної статистики й динаміки, що призводить до припинення повноцінної діяльності нейронів [153, 154], зменшення їх розмірів, виникнення дистрофічних [155] і деструктивних змін [156] та їх смерті [152]. Процеси старіння у домашніх тварин виражені слабше, ніж у людини.

3. Розвиток спинного мозку

3.1. Філогенез спинного мозку. У філогенезі спинний мозок формується раніше, ніж інші відділи нервової системи, зазнаючи незначних змін порівняно з відділами головного мозку. При цьому його морфологічна будова послідовно удосконалюється, зменшується ступінь автоматизму, а фізіологічні

процеси набувають залежності від рівня розвитку головного мозку [157].

Так, спинний мозок ланцетника представляє собою трубку, яка простягається вздовж усього тіла. Від нього відходять вентральні (моторні) і дорсальні (чутливі) відростки. Спинномозкові вузли у цих тварин ще не сформовані. Чутливі клітини розсіяні по напрямках нервів або лежать у дорсальних відділах спинного мозку.

У круглоротих вже у спинному мозку виділяються сіра та біла речовини. В процесі філогенезу площа поперечного перетину білої речовини збільшується швидше, ніж сірої [157].

У поперечноротих спинний мозок має складнішу будову у зв'язку з мієлінізацією нервових волокон. Сіра і біла речовина набувають вже чітких меж. У сірій речовині виникають вентральні і дорсальні роги, у білій – вентральні і латеральні канатики. Вентральний та дорсальний корінці з'єднуються і дають початок змішаному спинномозковому нерву. Таким чином, спинний мозок поперечноротих є прототипом спинного мозку вищих хребетних тварин [158].

З виходом тварин на сушу і розвитком у них кінцівок у спинному мозку розвиваються шийне та попереково-крижове потовщення [159, 160]. Останнє потовщення краще розвинуте у птахів і ссавців, шийне – у кажанів [159].

У рептилій сіра та біла речовини спинного мозку чітко виражені [160]. В амфібій вже сформовані шийне і поперекове потовщення спинного мозку [160]. У вентральних рогах сірої речовини утворюється медіальна й латеральна група нейронів, формуються низхідні і висхідні провідні шляхи.

Більш різке відокремлення сірої мозкової речовини від білої спостерігається у риб, у яких завдяки розвитку м'язів тулуба відокремлюються і вентральні стовпи. Дорсальні стовпи розвинені слабше, що пояснюється слабкою чутливістю шкіри, що вкрита лускою.

Спинний мозок риб, китів [161], безногих амфібій, змій і безногих ящірок не має потовщень.

У дельфінів шийне потовщення дуже слабке, а поперекове відсутнє. Епідуральний простір, навпаки, сильно розвинутий, а дорсальні та вентральні відростки знаходяться на значно більшій відстані один від одного, ніж у тюленя і калана. У лисиці, бурого

ведмедя, калана добре розвинуті шийне та поперекове потовщення [160].

У морського котика зміни в топографії спинного мозку пов'язані із нерівномірністю росту відділів скелета. Відносна довжина черепа із віком зменшується, а в цей час відносна довжина шийного і грудного відділів хребта, навпаки, збільшується. Поперекові та крижові відділи практично залишаються без змін, довжина хвостового відділу зменшується [160].

У птахів добре розвинуті зв'язки спинного мозку із вестибулярним апаратом і мозочком. З розвитком організму у спинному мозку зменшується кількість малодиференційованих нервових елементів, що мають примітивну організацію [161–163].

Ще більша диференціація сірої і білої речовини спостерігається у ссавців [164]. Так, у дорсальних рогах появляються желатиноподібна речовина та грудне ядро, у вентральних – помітно виділяються клітинні популяції, зростає кількість волокон у дорсальних і вентральних канатиках [165].

У структурній організації спинного мозку ссавців існують і видові особливості [166]. Спинний мозок у різних видів ссавців має різну довжину, різну кількість сегментів, неоднакове вираження потовщень тощо [167], що залежить від кількості хребців, наявності хвоста та функцій кінцівок [158, 160]. Внаслідок втрати хвостом локомоторної функції відбулася редукція хвостового відділу спинного мозку, що призводить до скорочення спинного мозку і виникнення кінського хвоста, що особливо характерно для більшості ссавців.

Еволюція спинного мозку тісно взаємопов'язана із розвитком апарату руху тварин і, зокрема, їх осьового скелета [164, 168]. Зі збільшенням маси тіла і рецепторної функції шкіри та її похідних спостерігається загальне збільшення маси спинного мозку [160].

3.2. Онтогенез спинного мозку. В онтогенезі спинний мозок розвивається із ектодерми. Його клітини, розростаючись, утворюють нервову пластинку, яка перетворюється на нервовий жолобок, обмежений бічними нервовими валиками. Внаслідок зростання країв жолобка виникає нервова трубка з центральним спинномозковим каналом. Нервові валики перетворюються на гангліозні пластинки, а останні – на

спинномозкові вузли або ганглії, що зумовлено сегментацією сомітів, які оточують хорду й нервову трубку [165].

Нервова трубка поступово занурюється в мезодерму зародка. Змикання країв нервової трубки відбувається нерівномірно: спочатку – в середній частині, потім цей процес продовжується до головного і хвостового кінців ембріона, де якийсь час зберігаються незамкнуті отвори – передній і задній нейропор. До кінця 4-го тижня вони заростають. Головний кінець нервової трубки розширяється, і з її тулубового відділу в подальшому розвиваються структури спинного мозку.

У процесі ембріогенезу відбувається диференціація гісто- та цитоструктур спинного мозку [15]. При цьому починає формуватися нейроглія та нервові клітини [44]. Нейрогліальні елементи розміщуються біля нервового каналу і в товщині бічних стінок, утворюючи відростки, які ніби підтримують та скріплюють нервові клітини. Нервові клітини, які утворюються із нейробластів, утворюють сіру речовину спинного мозку, а нервові волокна та їх мієлінові оболонки – білу речовину [169].

Нейробласти, які знаходяться у вентральних рогах сірої речовини, перетворюються у рухові нейрони і формують рухові ядра. Їх аксони виходять із спинного мозку, формуючи його вентральні корінці. Одночасно нейроласти спинномозкових вузлів швидко диференціюються у чутливі нейроцити, аксони яких врастають у мантийний шар, формуючи дорсальні корінці спинного мозку. Останні вступають у синаптичний зв'язок або із мотонейронами вентральних, або із інтернейронами дорсальних рогів. Основні групи нервових волокон більш або менш виразно відокремлюються один від одного дорсальними і вентральними рогами сірої речовини. Ці групи волокон отримали назву дорсальні, латеральні і вентральні канатики білої речовини спинного мозку [170–172]. В дорсальних канатиках знаходяться основні провідні шляхи, що надходять до головного мозку. Вентральні канатики містять рухові волокна [165]. В латеральних стовпах проходять важливі чутливі висхідні тракти, що прямують до головного мозку, а також деякі основні рухові шляхи від головного до спинного мозку і також до спинномозкових нервів. На поперечному розрізі нервової трубки розрізняють латеральні пластинки, дно і дах, відповідне потовщення бокових, вентральних та дорсальних її частин, які

протягаються вздовж внутрішньої поверхні кожної латеральної пластинки [173].

Спинномозковий канал на головному кінці нервової трубки деякий час залишається відкритим, утворюючи невропор, який пізніше закривається кінцевою пластинкою [169]. Спочатку нервова трубка утворена одним шаром клітин, які в процесі розвитку диференціюються на спонгіобласти і нейрообласти. В подальшому із спонгіобластів розвивається макроглія, яка виконує опорну і трофічну функції для нейронів. До складу макроглії входять клітини: епендимоцити, астроцити та олігодендроцити [158]. Епендимоцити вистилають внутрішню поверхню спинномозкового каналу і шлуночків мозку, де утворюють внутрішню та зовнішню пограничні мембрани. Останні відокремлюють нервову трубку від навколишньої мезенхіми. Астроцити виконують опорну функцію, олігодендроцити – трофічну та ізоляційну.

Клітини олігодендроглії розміщені навколо нервових волокон, формуючи їх оболонки. В цілому нейроглія становить половину об'єму мозку.

В оболонках нервових волокон на різних стадіях розвитку зародка утворюється мієлін, який підвищує їх провідні властивості. Такі нервові волокна називають мієліновими, або м'якушевими [165]. Для безмієлінових (безм'якушевих) нервових волокон характерним є повільніше проведення нервових імпульсів [158]. На більш пізніх стадіях розвитку плода в центральній нервовій системі утворюється мікроглія з клітин мезенхіми. Вона проникає в мозок разом із кровоносними судинами і виконує захисну функцію.

Різні етапи становлення спинного мозку в онтогенезі характеризуються певним ступенем морфологічного і біохімічного диференціювання нервових клітин та їх елементів [174, 175]. Так, в процесі розвитку спинного мозку із нервової трубки нейрони групуються в окремі шари або пластинки Рекседа. При цьому, I – V пластинки відповідають дорсальним рогам, VI – VII пластинки – проміжній зоні, VIII – IX пластинки – вентральним рогам, X пластинка – зоні біля спинномозкового каналу. Така диференціація на пластинки доповнює організацію структури сірої речовини спинного мозку, що ґрунтується на локалізації ядер. На поперечних зрізах чітко видні ядерні групи нейронів, а на сагітальних краще

видно пластинчасту будову, де нейрони групуються у колонки Рекседа.

Диференціювання нейронів у розвитку нервової системи може бути умовно поділене на три етапи: перший етап – період міграції і диференціювання нейробластів, другий етап – період кінцевого дозрівання нейронів і третій етап – період старіння нейронів.

Інтенсивний морфогенез нейроцитів спинного мозку спостерігається у молодому віці та проявляється насамперед у диференціації дендритів і рості аксонів [176, 177]. Процес росту нервових клітин та їх відростків належить до найважливіших етапів їх диференціювання [8].

Подальший розвиток спинного мозку значною мірою залежить від його зв'язків з периферійними структурами. Спинний мозок найбільш розвинутий у поперековій і шийній ділянках, від яких відходять нерви до грудних і тазових кінцівок. Це знаходить своє відображення при формуванні нервів. Діаметр нервів, що іннервують кінцівки, значно більший, ніж діаметр нервів тулуба [178, 179].

Таким чином, в онтогенезі відбувається поступова та послідовна гісто- та цитоструктурна організація нервової системи в цілому і спинного мозку зокрема, що знаходить своє відображення у будові нервових клітин, а також у формуванні нейрогліальних взаємовідносин [163, 167].

Морфологічної і функціональної зрілості нейроцити набувають у найближчі терміни постнатального періоду розвитку [180, 181]. Із збільшенням маси тіла тварин розміри нервових клітин також збільшуються [182, 183]. За даними Г.К. Жеребцової [184], зі збільшенням розмірів нейронів змінюється їх форма [176, 177]. Найбільш інтенсивний морфогенез нервових клітини спостерігається в молодому віці [185] і проявляється в диференціюванні дендритного апарату, рості аксонів [186, 187]. Протягом постнатального періоду онтогенезу нервові клітини мають різну величину і поділяються на малі, середні та великі [188].

Під час онтогенезу і нейрогенезу відбувається процес локалізації ефекторних нейронів. На ранніх етапах постнатального періоду онтогенезу місцем їх розміщення є периферійна зона сірої речовини спинного мозку, в якій великі нейрони розміщуються групами (2-3) [176, 177].

У постнатальному періоді онтогенезу в нейронах спинного мозку тварин нейроплазма збільшується значно швидше, ніж ядра клітин. Це призводить до зменшення ядерно-цитоплазматичного відношення [130, 131, 189–191].

Розвиток спинного мозку у постнатальному періоді онтогенезу супроводжується значним збільшенням його маси і об'єму [192]. В онтогенезі товщина спинного мозку з віком збільшується. Також змінюється співвідношення між сірою і білою речовиною в різних нейросегментах, залежно від функціональної іннервації окремих ділянок тіла тварин [192–195]. Об'єм білої мозкової речовини збільшується швидко, на відміну від сірої речовини [196]. Збільшення об'єму білої мозкової речовини в постнатальному періоді онтогенезу призводить до зменшення відсоткового співвідношення сірої мозкової речовини до білої [176, 177].

4. Розвиток спинномозкових вузлів

4.1. Філогенез спинномозкових вузлів. Розвиток та морфофункціональні особливості СМВ тісно пов'язані із способом життя тварин. У більш примітивних водних форм (ланцетника, риби) домінує загальна шкірна чутливість. З виходом тварин на сушу в процесі еволюції вже з'являється м'язово-опорна чутливість. Таким чином, існує два основні етапи філогенетичного розвитку чутливості: шкірний, дифузний (більш примітивний) та пропріоцептивний – філогенетично більш досконалий [111].

Серед сенсорних систем вищих хребетних тварин СМВ відрізняються найбільш простим розвитком та відповідною будовою. За своєю морфофункціональною організацією вони, безперечно, знаходяться найближче до тих первинно сприймаючих органів, які виникли на ранніх етапах філогенезу хордових [197].

Чутливі нервові клітини хребетних, як правило, знаходяться в максимальному наближенні до центральної нервової системи – в спинномозкових вузлах і спинному мозку, тоді як у безхребетних тварин чутливі нейрони розміщені на периферії, близько до іннервованої ділянки тіла. Ряд досліджень у ракоподібних [198], червів [199] та комах [50, 200] вказують на те, що в процесі філогенезу значна кількість чутливих клітин віддаляється від місця їх іннервації, мігруючи тілами в нервові стовбури [198].

Про тенденцію чутливих нейронів переміщатися до центру писав О.О. Заварзін (1950), вважаючи, таким чином, положення тіл чутливих нейронів у спинномозкових вузлах хребетних кінцевим етапом в еволюції [111].

Таким чином, процес централізації чутливих нейронів, вже майже завершений у хребетних, а у безхребетних знаходиться на початкових стадіях.

Чутливі клітини ланцетника знаходяться як на периферії, утворюючи аналоги спинномозкових вузлів, так і в спинному мозку, що є ознакою примітивності. Від кожного сегменту нервової трубки відходять черевні (рухові) та спинні (чутливі) корінці, які не утворюють змішаного нерву, а проходять у вигляді окремих стовбурів. У личинок амфібій чутливі клітини також входять до складу спинного мозку, які називаються нейронами Рогон-Берда [154]. Після закінчення метаморфозу ці чутливі клітини руйнуються і їх функції беруть на себе клітини СМВ. На відміну від безчерепних, у круглоротих нейрони шкірної чутливості виділяються з спинного мозку та концентруються у спинномозкових вузлах.

Поява більш складних форм рухової поведінки у хребетних тварин поєднана з удосконаленням організації спинного мозку. Так, наприклад, при переході від стереотипних ундульованих рухів круглоротих до локомоції за допомогою плавників у хрящових риб (акули, скати), морфогенез СМВ пов'язаний із поділом чутливості на шкірну та м'язово-опорну (пропріоцептивну). У спинномозкових вузлах з'являються спеціалізовані нейрони для виконання даних функцій. Шкіра кісткових риб іннервується сенсорними нейронами Рогон-Берда, які руйнуються подібно до клітин СМВ. У СМВ деяких кісткових риб (Даніо реріо) нараховано біля 100 нейронів, поміж яких виділяються додаткові невідомі клітини, що здатні до поділу [201].

Перехід хребетних тварин від водного до наземного способу життя пов'язаний з рядом перебудови не лише в ЦНС, а й ПНС. У СМВ амфібій замість біполярних чутливих нейронів з'являються уніполярні з Т-подібним розгалуженим відростком, що забезпечує більш високу швидкість проведення збудження без участі тіла нервових клітин.

У плазунів (ящірки) особливістю клітин каудальних СМВ є здатність їх до регенерації [202].

При дослідженні периферичної нервової системи птахів виявлені видові відмінності в будові її відділів [2, 19, 44, 45]. В шийному відділі у птахів перші два спинномозкових нерви утворені лише вентральними корінцями і не мають спинномозкових вузлів, які Д.В. Син (1970) знаходив у водоплавної птиці. В.К. Стрижиков (1980) підтвердив думку ряду авторів про те, що в ділянці ший спинномозкові вузли об'єднані із симпатичними [203, 204]. В.С. Абашидзе (1963) та О.В. Александровська (1991) схоже поєднання знаходили у поперековому та крижовому відділах [2, 205]. В.К. Стрижиков (1980) не знаходив подібних утворень. Він вказав на наявність лише коротких (куроподібні, качині) або довгих (гусак домашній, гагара сірозоба, соколо- та совоподібні) сполучних гілок, які часто є подвійними. Між тим, автор прийшов до висновку, що у типових грудних нейроsegmentах симпатичні вузли об'єднуються із спинномозковими у єдине гангліозне утворення. В.А. Муратікова (1971) свідчить про особливість розміщення грудних симпатичних вузлів птахів біля тіла відповідних грудних хребців. На думку автора, це обумовлено тим, що при слабкому розвитку діафрагми у птахів та значній участі ребер в дихальній функції, розміщення вузлів у ділянці голівок рухомих ребер негативно відобразилося б на їх функції [206].

4.2. Онтогенез спинномозкових вузлів. Окремі етапи онтогенезу характеризуються певним ступенем їх морфологічної, функціональної та біохімічної диференціації клітинних елементів [99]. Ряд авторів підтверджують гетерохронію морфогенезу нейроцитів СМВ деяких видів домашніх тварин [134, 135, 207].

Спинномозкові вузли є похідними гангліозної пластинки [99, 105, 126, 208]. V. Hamburger (1957) на основі власних досліджень зробив припущення, що великі чітко імпрегновані сріблом нервові клітини СМВ утворюються із плакод [209]. J.H. Scharf (1967) відмітив, що у вищих хребетних тварин невідомі аналоги гангліїв бічної лінії, які добре виражені у риб. Він також був схильним до гіпотези плакодного походження частини клітин СМВ [210].

Закладка СМВ відбувається паралельно із диференціюванням спинного мозку та поділом головного мозку на передній, середній та задній відділи [113].

На ранніх етапах онтогенезу щурів (кінець першого тижня ембріонального розвитку) зачатки СМВ анатомічно оформлені. Вони локалізуються посементно та симетрично вздовж нервової трубки [211], утворюючи спочатку пухкі та не обмежені від оточуючої мезенхіми, а потім більш щільні та чітко обмежені скупчення, в які проникають кровеносні судини. На 11-у добу ембріонального розвитку наявний зв'язок зачатків СМВ із формуючими дорсальними та вентральними корінцями нервової трубки з однієї сторони та тонкими стовбурами спинномозкових нервів, які виходять із вузла у напрямку до міотомів – з іншої. Всі ці структури оточені мезенхімою, яка представлена одним-двома шарами клітин зірчастої форми. Однорідні нервові елементи закладок СМВ, гангліобласти, диференціюються на щільно розміщені біполярні нейроblastи та гліобласти. Нейроblastи мають відносно велике (7–9 мкм) світле ядро з 1–2 ядерцями [212]. Частина клітин-попередниць гліальних сателітів (лемобластів) мігрує із поверхні вузла і має мезенхімальне походження, інші – із розвиваючих нервових стовбурів, які поєднують вузли із нервовою трубкою та сомітами. Останні клітини є похідними нервової трубки. За даними Є.І. Чумасова (1980, 1984), перші малочисельні клітини-сателіти з'являються у СМВ щурів на 15-ту добу, коли нейроblastи вже диференційовані та їх діаметр становить 20–25 мкм. Кількість клітин-сателітів та лемобластів у вузлі збільшується у результаті їх активної проліферації. На 18-ту добу більшість нейроblastів досягають стадії молодого нейрона, а їх діаметр становить вже 30–35 мкм [211].

За даними ряду авторів, у зачатків гангліїв ВРХ, у кінці раннього передплідного періоду (45 діб), нейроblastи складають біля 25% від усіх нервово-клітинних елементів [142, 145]. До кінця пізнього передплідного періоду (60 діб) вони кількісно переважають та випереджають за темпами диференціювання клітини гліального ряду [89].

У поперекових СМВ щурів останній поділ нейронів відбувається на 12–14-ту добу ембріонального розвитку та на 10–13 добу – у пацюків, у шийному відділі – на день раніше [213]. Дослідження Р. Levi-Montalcini (1962) показали асинхронність диференціації нейронів не лише у СМВ різних сегментів, але і в межах одного вузла: клітини, які знаходяться у вентральній частині закладки вузла, ростуть та розвиваються швидше [214]. Внаслідок

нерівномірного росту клітин виникає їх псевдоуніполярна форма [50, 111, 125].

До моменту народження багато відділів нервової системи за своєю макро- і мікробудовою наближаються до стану, характерному для зрілих організмів [215].

Впродовж перших етапів постнатального розвитку відбувається подальше удосконалення гістологічної і хімічної архітекτονіки нервової системи у птахів [44, 45] та ссавців [216, 217]. В сенсорних вузлах новонароджених тварин продовжуються процеси морфогенезу нейронів, збільшується кількість відростків та ступень їх галузнення [134, 135], продовжується мієлінізація нервових волокон [28, 30, 143] та диференціація синапсів.

У зрілонароджуючих тварин найдинамічніше диференціація нейронів відбувається протягом першого місяця після народження [143, 145].

На думку О.В. Александровської та інших (1987), найбільш надійним морфофункціональним критерієм ідентифікації раннього періоду постнатального розвитку нервової системи вважається превалююча кількість малих, щільно розміщених уніфікованих нейронів [143]. Так, у сайгаків вони становлять 63%, у курчат – 90%, у телят – 46%.

Для спинномозкових вузлів місячного курчати характерна добре виражена сполучнотканинна строма, структурні і метаболічні комплекси (нервова клітина, гліальна капсула, синаптичний апарат, судинна сітка) типові для рецепторних клітин [44, 45, 218].

Рядом дослідників встановлено збільшення об'єму нервових клітин СМВ у постнатальному періоді онтогенезу, що пов'язано із збільшенням розмірів тіла тварини [44, 45, 219].

Н.А. Жеребцов (1987) у постнатальному морфогенезі нейронів ссавців та птиці виділив кілька періодів, які відрізняються рухомістю, вираженістю та направленістю формоутворюючих процесів [134, 135, 138, 145].

Перший період – ранній постнатальний, який характеризується високим динамізмом, вираженістю морфогенезу нейронів, прогресивною (асимілятивною) його спрямованістю та залежить від тривалості життя і виду тварин. Він триває від декількох місяців (домашні ссавці та птиця) до декількох років (людина).

Другий період – період статевого дозрівання. Він характеризується помірною рухливістю та вираженістю морфогенезу нейронів із врівноваженням прогресивного (асимілятивного) та регресивного (дисимілятивного) його напрямку. Триває такий період від початку настання статевої зрілості до настання зрілості тіла.

Третій період – період старіння. Для нього характерні незначна рухливість, вираженість морфогенезу нейронів та перевага його регресивного напрямку. Його початком вважається зупинка репродуктивної функції і відповідний вік ссавців.

Отже, морфологічна характеристика органів і тканин залежить від віку та функціонального стану організму [11, 26, 144]. На думку Н.А. Жеребцова та інших (1987) в основі гетерохронії пренатального і постнатального морфогенезу нейронів лежить генетично обумовлений прямий кореляційний зв'язок між рівнем морфофункціональної зрілості нервових та іннервованих структур [145].

5. Морфофункціональні методи досліджень нервової тканини

Відбір матеріалу для досліджень

Залежно від походження матеріал досліджень умовно ділять на трупний, забійний, експериментальний, післяопераційний і біопсійний.

Трупний матеріал відбирають від трупів тварин. При його дослідженні необхідно враховувати причину хвороби і смерті тварин.

Забійний матеріал отримують від тварин, забитих на м'ясокомбінаті, бойні і підприємствах з переробки птиці. При аналізі цього матеріалу потрібно звертати увагу на умови передзабійного утримання тварин і спосіб їх забою. Відбирати матеріал від тварин, які перед забоєм зазнавали тривалого транспортування або перегону, не рекомендується.

Експериментальний матеріал отримують від тварин на яких штучно відтворювали певний патологічний процес або окрему хворобу.

Післяопераційний матеріал відбирають під час хірургічних втручань з метою уточнення діагнозу.

Біопсійний матеріал отримують від живих тварин за допомогою спеціальних інструментів і пристосувань.

Об'єкти, які підлягають дослідженню, повинні бути свіжими. Матеріал від трупів потрібно відбирати в перші години після загибелі тварин.

Щоб уникнути небажаного пошкодження тканин, відбирати шматочки матеріалу необхідно тільки гострими інструментами. Як правило, для цього використовують леза, скальпелі та ножиці.

Фіксація матеріалу

Відібраний матеріал для дослідження необхідно якнайшвидше піддати фіксації (консервації). Мета фіксації полягає в тому, щоби припинити посмертні зміни у відібраному матеріалі та, по можливості, зберегти його тканини в стані, найбільш близькому до прижиттєвого. Розрізняють фізичні і хімічні методи фіксації. Фізичні методи фіксації використовуються рідко. Вони передбачають швидке заморожування відібраного матеріалу з подальшим його висушуванням у вакуумі. Хімічні методи – найбільш поширені. При цьому для фіксації використовують хімічні фіксуєчі речовини – фіксатори. До фіксаторів висуваються такі вимоги:

- добра прониклива здатність в тканини;
- здатність швидко й енергійно коагулювати або осаджувати білки;
- відсутність негативних впливів для подальшої обробки матеріалу.

Фіксатори не тільки денатурують білки, а й стабілізують структури тканин і органів.

Залежно від задач дослідження, фіксацію матеріалу здійснюють у різноманітних фіксуючих рідинах.

При роботі з фіксуючими рідинами необхідно дотримуватись таких загальних правил:

- відібрані шматочки матеріалу, які піддаються фіксації, промивати водою сурово забороняється;

- об'єм фіксуючої рідини повинен у 20 і більше разів перевищувати об'єм відібраного для фіксації матеріалу;

- використану попередньо фіксуючу рідину не можна застосовувати повторно;

- якщо фіксуюча рідина після занурення в неї шматочків матеріалу змінює колір або стає мутною, її потрібно негайно замінити;

- для фіксації використовувати скляний або глиняний посуд;

- не допускати контакту металевих предметів та інструментів з фіксуючими речовинами;

- для запобігання прилипання матеріалу до дна ємкості з фіксатором на нього слід покласти шматок зім'ятої марлі або вати;

- під час фіксації необхідно дотримуватись температурного режиму, рН та, особливо, терміну перебування матеріалу у фіксуючій рідині.

Фіксуючі речовини поділяють на прості та складні (комбіновані) залежно від того, скільки діючих речовин (одна або декілька) перебувають у їх складі.

Вибір фіксуючої рідини значною мірою залежить від мети та завдань досліджень, виду матеріалу, хімічних властивостей речовин і терміну виготовлення препаратів.

Так, для виготовлення оглядових гістологічних та гістохімічних препаратів, найкраще використовувати 10–12%-ий охолоджений водний розчин нейтрального формаліну, а також фіксуючі рідини Буена. Для проведення цитологічних досліджень в якості фіксаторів можна рекомендувати рідини Буена, Карнуа, Ценкера тощо.

Для виявлення нуклеїнових кислот та білкових сполук як фіксуючий засіб найкраще використовувати рідину Карнуа, а в окремих випадках – 10–12%-ий охолоджений водний розчин нейтрального формаліну.

Фіксуєчими речовинами для виявлення місць локалізації і вмісту загальних ліпідів доцільно використовувати 10–12 %-ий охолоджений водний розчин нейтрального формаліну та рідину Бекера.

Для фіксації вуглеводів використовують різноманітні фіксуєчі речовини. Так, для фіксації глікогену можна рекомендувати рідини Шабаша, Карнуа і Буена, глікозаміногліканів – формалінові фіксатори Ліллі, Буена тощо.

Фіксацію ферментів здійснюють за допомогою охолодженого ацетону, 10–12%-го охолодженого водного розчину нейтрального формаліну, етилового спирту тощо.

Промивання фіксованого матеріалу

Після фіксації матеріал для досліджень промивають з метою видалення з нього фіксуєчих речовин. Залежно від виду фіксатора промивання проводять проточною водопровідною водою або етиловим спиртом.

Проточною водопровідною водою промивають матеріал, зафіксований формаліном, а також фіксаторами, у складі яких були сулема або двохромовоокислий калій. Термін промивання проточною водопровідною водою залежить від товщини відібраних шматочків матеріалу. Він коливається від 24 до 48 годин.

Матеріал, фіксований речовинами, які містять пікринову кислоту промивають 50°C етиловим спиртом, а фіксований рідиною Карнуа – абсолютним етиловим спиртом. Для промивання використовують скляний посуд з притертим корком. У посуд кладуть шматочки відібраного матеріалу, наливають в нього етиловий спирт відповідної міцності та закривають корком. Періодично спирт замінюють новими його порціями. Термін промивання також залежить від величини шматочків матеріалу. Він може бути від декількох до 48 годин.

Зневоднення промитого матеріалу

Зневоднення (дегідратацію) промитого матеріалу проводять перед його заливкою в ущільнюючі середовища. Мета зневоднення – видалити з тканин матеріалу досліджень воду. Якщо матеріал промивали абсолютним спиртом, цей етап виготовлення препаратів можна пропустити.

Зневоднення здійснюють етиловим спиртом зростаючої міцності. Для цього переважно використовують 50°C, 70°C, 80°C, 90°C, 96°C і абсолютний спирт. Міцність спиртів визначають за допомогою аерометра-спиртометра.

Для приготування спиртів необхідної міцності користуються даними, які наведені в табл. 1.

Абсолютний етиловий спирт готують на основі 96°С спирту. Для його виготовлення до 100 мл 96°С спирту додають 15 г безводного мідного купоросу і після збовтування залишають на 24–48 годин. Такий абсолютний спирт зберігається постійно з мідним купоросом і використовується у міру необхідності для фіксації та зневоднення шматочків матеріалу.

Для приготування безводного мідного купоросу беруть хімічно чистий синього кольору мідний купорос і прокалюють у фарфоровій чашці. При контакті з водою такий купорос знову поглинає воду і набуває синього кольору. Цей механізм дії є основою при застосуванні мідного купоросу для зневоднення спирту.

Прокалювати мідний купорос можна і в термостаті при температурі +60–70°С впродовж трьох тижнів.

Прокалений мідний купорос зберігають у банці з притертим корком.

Термін обезводнення матеріалу залежить від розмірів його шматочків. У спиртах різної міцності він може тривати від однієї до 12 год. Добре обезводнений матеріал плаває на поверхні абсолютного спирту.

Таблиця 1

Приготування спирту необхідної міцності

Для отримання 100 мл спирту	Необхідно взяти (мл)							
	96°С спирту	H ₂ O	90°С спирту	H ₂ O	80°С спирту	H ₂ O	70°С спирту	H ₂ O
40°С	42	58	44	56	50	50	57	43
45°С	47	53	50	50	56	44	64	36
50°С	52	48	56	44	63	37	71	29
60°С	63	37	67	33	75	25	86	14
70°С	73	27	78	22	88	12	—	—
80°С	83	17	89	11	—	—	—	—
90°С	94	6	—	—	—	—	—	—

Ущільнення зневодненого матеріалу

Для виготовлення якісних зрізів зневоднений матеріал необхідно ущільнити – просочити ущільнюючими речовинами. Процес ущільнення матеріалу називають заливкою. Для ущільнення, у нейрогістологічній практиці, найбільш часто використовують парафін та целоїдин.

Заливка матеріалу у парафін

Парафін – це речовина, яка складається із високомолекулярних насичених вуглеводів, стійких до лугів та кислот. Розчиняється парафін у хлороформі, ксилолі, бензолі, ефірі. Залежно від виду він має різну температуру плавлення (від +27 до +62°C). Парафін, який плавиться при температурі нижче +50°C, називають м'яким парафіном, а вище цієї температури – твердим.

Для заливки матеріалу застосовують аморфні види парафіну, які мають температуру плавлення +52–56°C.

Процес заливки матеріалу в парафін

Після зневоднення шматочки матеріалу спочатку переносять у суміш 96⁰ спирту (чи абсолютного) і ксилолу (1:1) на 1–3 год, а згодом – у чистий ксилол. Для цього використовують дві порції ксилолу, витримуючи у кожній матеріал від 30 хв. до 2–3 год., залежно від типу тканин і товщини шматочків. Критерієм показника достатньої обробки матеріалу цією речовиною є просвітління його шматочків. Перетримувати матеріал у ксилолі не рекомендується, бо це приводить до його крихкості, ламкості та до деформації тканин.

Крім ксилолу, можна використовувати толуол і хлороформ.

Ксилол і толуол за своїм хімічним складом дуже близькі. Обидва є гомологом бензолу. Температура їх кипіння від +110 до +144°C. Однак ксилол менш токсичний, ніж толуол. Тому техніка обробки матеріалу з використанням толуолу така ж, як і при роботі з ксилолом.

Хлороформ, як і ксилол та толуол, добре змішується із спиртами і, в той же час, легко розчиняє парафін. Тому матеріали,

оброблені цими речовинами, у подальшому легко просочуються парафіном.

Однак при використанні хлороформу термін перебування матеріалу у сумішах інший, оскільки хлороформ діє набагато м'якше, і в ньому можна залишати об'єкти дослідження, без особливого пошкодження для них, навіть до 48 год.

Для кращого просочування парафіном матеріал з ксилолу переносять у суміш ксилолу з парафіном (1:1) на 1–3 год і не більше (у термостаті при температурі +37°C).

При використанні хлороформу шматочки матеріалу з нього переносять у суміш хлороформу з парафіном (1:1) на 2–3 год. (можна залишити і на більший термін) при температурі +35–40°C (у термостаті).

Для виготовлення сумішей парафіну з розчинниками його попередньо розплавляють.

Після проведеної роботи використану суміш зберігають у застиглому стані.

Із суміші ксилолу або хлороформу з парафіном шматочки матеріалу переносять у розплавлений парафін. Він повинен бути в термостаті з температурним режимом на +2–3°C більшим від точки плавлення парафіну (+54–55°C). Просочування об'єктів у парафіні відбувається у двох порціях, зазначених як парафін №1 та парафін №2.

Спочатку матеріал переносять у парафін №1 на 0,5–2,5 год., потім нагрітим пінцетом матеріал перекладають у парафін №2 на 0,5–1–1,5 год. Загалом в обох парафінах шматочки матеріалу витримують від 1–2 до 4 год., залежно від щільності об'єкта.

Витримування матеріалу в двох порціях парафіну необхідне для того, щоби повністю звільнити його від ксилолу або хлороформу, а також від домішок, які змінюють пластичність парафіну, роблячи його крихким. Парафін №1 можна використовувати впродовж тривалого часу. Для цього його краще зберігати у розплавленому стані (у термостаті).

Після витримування матеріалу в парафіні №2 його переносять у попередньо виготовлені паперові ванночки або у фарфорові чашечки. Ванночки, довжиною 2,5 см, шириною і висотою 1,5 см готують із щільного паперу. Перед розміщенням в них матеріалу дена змащують гліцерином і зберігають у тому ж термостаті, де

знаходиться парафін №2. Шматочки матеріалу із парафіну №2 нагрітим анатомічним пінцетом орієнтують у належному положенні та переносять у ванночки. При цьому етикетки матеріалу виводять за краї ванночки. Матеріал у ванночках повністю заливають парафіном №2 або запасним розплавленим парафіном, який знаходиться у цьому термостаті. Після цього ванночки з матеріалом переносять з термостату на робочий стіл для застигання (затвердіння) парафіну (3–6 год.). Для прискороного застигання парафіну використовують водопровідну воду. Для цього ванночки з матеріалом ставлять у кювету невеликого розміру і наливають в неї воду. При цьому слідкують, щоб рівень води не перевищував висоти ванночки. Після утворення на поверхні парафіну плівки застигання, кювету можна поставити під проточну водопровідну воду.

Застиглий парафін виймають із ванночки, відвертаючи папір від його поверхні. Якщо матеріал був залитий у фарфорові чашечки, його вирізають разом із парафіном нагрітим скальпелем. Товщина парафіну навколо матеріалу повинна бути не менше 2 мм.

Отримані блоки (матеріал з парафіном) приклеюють на дерев'яні брусочки. Брусочки, довжиною 2,5 см, шириною 1,5 см і товщиною 1,0 см бажано вирізати із твердих порід дерева. Перед приклеюванням до них блоків їх необхідно попередньо виварити у 25%-му розчині соди й обробити етиловим спиртом з ефіром (1:1). Блоки приклеюють до брусочків таким чином: від них відокремлюють етикетки та їх дані (або тільки номер) пишуть на одній із поверхонь брусочка. Краще це робити чорною тушшю. Блок розміщують на протилежній поверхні брусочка і між ними вставляють кінець попередньо нагрітого шпателя. При цьому парафін плавиться. Кінець шпателя виймають, а блок притискають до брусочка. Якщо краї блока виступають над краями брусочка – їх відрізають нагрітим скальпелем. Користуючись нагрітим шпателем або скальпелем, блоку надають форму зрізаної чотирикутної піраміди. Виконуючи цю операцію потрібно не допускати контакту нагрітих інструментів із залитим матеріалом.

Заливка матеріалу в целоїдин

Целоїдин – це термопластичний матеріал, який складається з мононітроцелюлози, динітроцелюлози і камфори.

Вогнебезпечний. Використовують у виробництві рентгенівських, фото- та кіноплівок. У гістологічній техніці використовують як ущільнююче середовище для просочування ним шматочків матеріалу та виготовлення целоїдинових блоків. Целоїдин, який надходить у реалізацію, має вигляд тоненьких смужок або плиток, які розчиняються у багатьох органічних розчинниках. Целоїдин можна отримати із деяких видів фото-, кіно- та рентгенівських плівок, обробляючи їх впродовж 30хв. 40%-им розчином КОН або NaOH. Таку плівку попередньо промивають у проточній воді, очищують від емульсії, висушують та ріжуть на маленькі шматочки. Потім промивають у кількох порціях хлороформу, знову висушують і використовують як звичайний целоїдин.

Розчинником для целоїдину є суміш абсолютного етилового спирту та диетилового ефіру (1:1). Розчиняється целоїдин повільно, впродовж кількох днів. Щоби процес відбувався швидше, целоїдин витримують 24 год. в абсолютному спирті і після цього до нього додають ефір.

Спочатку готують густий розчин целоїдину, потім його частину розводять сумішшю абсолютного спирту з ефіром (1:1) і отримують рідкий целоїдин. Розчин целоїдину готують у банках з широкою горловиною і притертими корками.

Розливаючи розчини целоїдину у робочий посуд, необхідно ретельно протирати шматочком тканини шийки банок.

Схема заливки матеріалу у целоїдин

1. Зневоднення матеріалу в 50°C, 60°C, 70°C, 80°C, 96°C і абсолютному (дві порції) спиртах по 24 год. в кожному.

2. Перенесення матеріалу в суміш абсолютного етилового спирту і диетилового спирту (1:1) на 24 год.

3. Просочування матеріалу в 2 %-ому розчині целоїдину – 2–7 діб.

4. Просочування матеріалу в 4 %-ому розчині целоїдину – 3–7 діб.

5. Просочування матеріалу в 10 %-ому розчині целоїдину – 3–7 діб.

6. Ущільнення матеріалу. У фарфорові чашечки наливають 10 %-ий розчин целоїдину, переносять в нього матеріал і закривають чашечки годинниковим склом. Термін ущільнення – 2–4 доби.

7. Вирізання целоїдинових блоків (облямівка целоїдину по периметру матеріалу повинна бути 2 мм) і перенесення їх у 70°C

етиловий спирт. В останньому блоки витримують до тих пір, поки вони не набудуть щільності твердої гуми.

8. Приклеювання блоків на дерев'яні брусочки. Для цього потрібно нанести на брусочок кілька крапель суміші етилового спирту та ефіру, потім – 10 %-го розчину целоїдину і приклеїти блок.

9. Блоки етикують і зберігають у 70°C етиловому спирті.

Заливка матеріалу у целоїдин має низку переваг перед заливкою у парафін. Головною із них є те, що повільне просочування тканин матеріалу целоїдином без застосування високих температур максимально зберігає мікроструктуру клітин. При заливці в парафін матеріал зморщується.

Недоліки методу: тривалість заливки матеріалу, проблема отримання серійних зрізів, лімітування часу зберігання блоків.

Виготовлення зрізів

Виготовлення зрізів на заморожувальному мікроскопі

На цьому мікроскопі готують зрізи із замороженого матеріалу, який може бути свіжим або зафіксованим. Фіксований матеріал попередньо промивають у воді.

Виготовлення зрізів із замороженого матеріалу має певні переваги над їх виготовленням із матеріалу, залитого в парафін або целоїдин:

1. Менша швидкість виготовлення гістологічних препаратів у зв'язку із відсутністю потреби тривалої заливки матеріалу. Тому цю методику частіше застосовують при проведенні термінових досліджень.

2. На зрізах, виготовлених шляхом заморожування, можна вивчати ті ж речовини і структури, що і на зрізах, виготовлених із матеріалу, залитого в парафін або целоїдин.

3. У зрізах, виготовлених на заморожувальних мікроскопах, не відбувається зморщування і денатурація тканин матеріалу.

4. На заморожувальних мікроскопах можна отримати великі за площею зрізи.

Недоліки виготовлення зрізів на заморожувальних мікроскопах:

1. Неможливість отримання тонких зрізів. Мінімальна товщина зрізів, які отримують на заморожувальних мікроскопах, становить 10 мкм.

2. Неможливо готувати серії зрізів.

Виготовлення парафінових зрізів

Парафінові зрізи готують із матеріалу, залитого в парафін. Для виготовлення зрізів використовують санні або ротаційні мікротоми. Брусочок з блоком, якому попередньо була надана форма чотирикутної призми із зрізаною вершиною, закріплюють у тримачі блока (об'єктотримачі). У спеціальний тримач вставляють і закріплюють мікромномий ніж. Рухами мікромного ножа зрізають з вершини блока парафін до тих пір, поки в зрізи почне попадати матеріал. Після цього, за допомогою механізму мікроподачі, задають певну товщину зрізів і готують їх. Рух мікромного ножа повинен бути плавним і швидким. Якщо матеріал якісно залитий, правильно підібрані кути різання і нахилу мікромного ножа, лезо якого гостре, то зрізи розташовуються на поверхні ножа у вигляді рівної стрічки.

Отримані зрізи знімають з ножа м'яким пензликом або препарувальною голкою (не торкаючись ножа) і переносять у теплу (40°C) прокип'ячену воду поверхнею, яка прилягала до ножа. У теплій воді зрізи розправляються, після чого їх переносять на предметні стекла.

Виготовлення целоїдинових зрізів та видалення з них целоїдину

Целоїдинові зрізи готують із залитого матеріалу на санних і ротаційних мікротомах. Методика їх виготовлення така, як і парафінових зрізів. При цьому є і певні особливості.

Ніж та матеріал регулярно змочують 70°C етиловим спиртом за допомогою м'якого пензлика. При необхідності зрізи на лезі ножа розправляють легким натиском пензлика. Розправлені зрізи переносять у чашку Петрі, заповнену 70°C етиловим спиртом. У деяких випадках для нормального розправлення зрізи можна перенести із 70°C етилового спирту у дистильовану воду, де вони вирівнюються внаслідок різкої зміни поверхневого натягу. Для монтування зрізів на предметні скельця та видалення целоїдину *О.І. Кононський* (1976) рекомендує методику Рубашкіна–Максимова:

- предметні стекла споліскують у 96°C етиловому спирті;
- наносять на стекла тоненький шар білку-гліцерину;

- переносять зрізи із чашки Петрі на стекла;
 - швидко підсушують зрізи фільтрувальним папером;
 - на зріз наносять кілька крапель 96°C етилового спирту і через 2–3 хв. підсушують фільтрувальним папером;
 - зрізи заливають олією гвоздики або її замінниками на 5–20 хв. до повного розчинення целоїдину;
 - розчин зливають, а зрізи підсушують за допомогою фільтрувального паперу;
 - на кожний зріз наносять кілька разів по 2–3 краплі 96°C, а потім – абсолютного етилового спирту;
 - поміщають зрізи на 10 хв. у суміш 96°C етилового спирту з ефіром (1:1);
 - проводять зрізи через спирти, поступово знижуючи міцність (абсолютний, 96°C та 70°C);
 - підсушують зрізи фільтрувальним папером;
 - промивають зрізи у воді 5–10 хв. і ставлять відповідну гістохімічну реакцію або проводять гістологічні дослідження.
- У гістологічній та гістохімічній практиці часто використовують целоїдинові зрізи без нанесення їх на предметні стекла, бо сам целоїдин має властивості клею. При цьому здійснюють такі дії:
- целоїдинові зрізи м'яким пензликом, змоченим в етиловому спирті, переносять у 70°C етиловий спирт;
 - зрізи переносять у 50°C етиловий спирт;
 - після видалення целоїдину в спиртах зрізи переносять у дистильовану воду;
 - після промивання у воді на зрізах ставлять відповідні гістохімічні реакції або проводять гістологічні дослідження.

Фарбування зрізів

Метою фарбування зрізів для гістологічних досліджень є диференціація в них структур клітин і тканин, які мають здатність сприймати певні барвники (зафарбовуватися в певний колір). Зафарбовані структури чітко розрізняються за допомогою світлового мікроскопа.

Фарбування целоїдинових і заморожених зрізів гематоксиліном та еозином

Для фарбування цих зрізів найчастіше використовують гематоксилін Ерліха, Бомера або Караці, спиртовий або водний розчин еозину. Виготовлені зрізи наклеюють на предметні стекла. Їх також можна фарбувати в чашечках або у годинниковому склі. Заморожені зрізи перед фарбуванням необхідно знежирити. Для знежирення використовують 96°C етиловий спирт або карбол-кислот. Термін знежирення у спирті триває від 20 хв. до однієї доби (чим довше – тим краще). Знежирення в карбол-кислоті відбувається значно швидше. Для цього зрізи поміщають на 2–3 хв. у 96°C етиловий спирт. Після цього їх переносять у карбол–кислот (1 частина розплавленої кристалічної карболової кислоти на 4–5 частин ксилолу) на 30 с. до просвітлення. В подальшому зрізи знову поміщають на 2–3 хв. у 96°C етиловий спирт, а потім – у дистильовану воду.

Целоїдинові зрізи звільняють від ущільнюючого середовища (целоїдину). Для цього їх переносять у ксилол на 2–3 хв., проводять через 96°C і 70°C етиловий спирт (по 2 хв. у кожному) і поміщають у дистильовану воду.

Методика фарбування

1. Предметні стекла із зрізами переносять з води у гематоксилін на 0,5 – 5 хв. Термін фарбування залежить від якості та зрілості гематоксиліну.

2. Промивають зрізи у водопровідній воді до тих пір, поки з них перестане відходити гематоксилін (2–5 хв.). При цьому воду бажано два рази змінити.

3. При необхідності (перфарбування гематоксиліном) зрізи диференціюють доти, поки вони набудуть червонуватого кольору (3–30 с.).

4. Переносять зрізи на 2–5 хв. у водопровідну воду, там вони змінюють колір на синій.

5. Зрізи поміщають у 0,5–1%-ий розчин еозину на 1–2 хв.

6. Промивають зрізи у дистильованій воді 0,5–1 хв.

7. Зневоднюють зрізи в етиловому спирті зростаючої міцності (70°C, 96°C). У кожній порції спирту витримують 1–2 хв.

8. Просвітлюють зрізи в карбол-кисолі (2–3 хв.) і заводять у бальзам.

Результати фарбування. Ядра клітин зафарбовані в синій колір, а цитоплазма – в рожево-червоний.

Фарбування парафінових зрізів гематоксиліном та еозином

Після виготовлення зрізів, їх наклеюють на предметні стекла. Зрізи можна фарбувати і в чашечках або годинниковому склі. Для фарбування переважно використовують гематоксилін Караці та водний розчин еозину.

Методика фарбування

1. Зрізи депарафінують у кисолі (2–3 хв.), переносять на 2 хв. у спирти, знижуючи міцність (96°C, 70°C), і поміщають у дистильовану воду на 2–3 хв.

2. Зрізи переносять у гематоксилін Караці на 5–15 хв.

3. Споліскують зрізи у дистильованій воді (1–3 с.).

4. Переносять зрізи у водопровідну воду на 5–10 хв.

5. При необхідності зрізи диференціюють (3–5 с.).

6. Зрізи переносять у 0,01%-ий водний розчин еозину на 0,5–2 хв.

7. Швидко споліскують зрізи у дистильованій воді.

8. Зневоднюють зрізи в спиртах зростаючої міцності (70°C, 96°C). У кожній порції їх витримують 1–2 хв.

9. Просвітлюють зрізи в карбол-кисолі (2–3 хв.).

10. Заводять зрізи в бальзам.

Результати фарбування. Ядра клітин зафарбовані в синій колір, а цитоплазма – в рожево-червоний.

Фарбування зрізів за Ван-Гізон

За цим методом фарбують парафінові і целоїдинові зрізи на предметних стеклах. Фарбування товстих заморожених зрізів не завжди приводить до бажаних результатів. Для фарбування використовують гематоксилін Вейгерта і пікрофуксин. Фарбування краще проводити шляхом нанесення барвників на предметні стекла.

Методика фарбування

1. Зрізи звільняють від ущільнюючого середовища (целоїдин, парафін) у ксилолі (2–3 хв.).

2. Переносять зрізи в 96°C етиловий спирт знижуючи міцність (96°C, 70°C) на 2–3 хв.

3. Промивають зрізи у водопровідній воді 2 хв.

4. На зрізи наносять щойно виготовлений гематоксилін Вейгерта (на 2–5 хв.).

5. Промивають зрізи у двох порціях водопровідної води.

6. На зрізи наносять щойно приготовлений пікрофуксин (на 2–3 хв.).

7. Швидко споліскують зрізи у дистильованій воді.

8. Зневоднюють зрізи у двох порціях 96°C етилового спирту (по 1–2 хв. у кожній порції).

9. Просвітлюють зрізи в карбол-ксилолі (2–3 хв.).

10. Заводять зрізи в бальзам.

Результати фарбування. Ядра клітин забарвлені в чорний колір, а цитоплазма – в жовтий. Колагенові волокна мають червоний колір, а еластичні – жовтий. М'язова тканина забарвлена у жовтий колір, а нервова – в жовтувато-сірий.

При фарбуванні за Ван-Гізон можна проводити і диференціювання зрізів при перефарбовуванні їх гематоксиліном Вейгерта таким же чином, як і при фарбуванні гематоксиліном та еозином.

Для фарбування за Ван-Гізон, як виняток, можна використовувати гематоксилін Ерліха, Делафільда. При цьому, для отримання хороших результатів, необхідно дотримуватись таких вимог:

1. Гематоксилін Ерліха, Делафільда повинен бути достатньо “дозрілим”, не менше 5–6 місяців.

2. Зрізи потрібно витримувати в розчині барвника впродовж 10–20 хв.

3. Після забарвлення зрізи ретельно промивають у воді.

Фарбування нервової тканини за Ніслем

Фарбування нервової тканини за Ніслем використовують для виявлення хроматофільної (базофільної) речовини (гранулярна

ендоплазматична сітка) та ядер нервових клітин. Стан вищеназваних структур дає можливість оцінювати функціональну активність нейронів. Одночасно цей метод дає змогу виявляти і клітини нейроглії.

Товщина шматочків матеріалу для дослідження не повинна перевищувати 0,3–0,4 см.

Матеріал найкраще фіксувати у 96°C етиловому спирті впродовж 5–8-ми тижнів. Одночасно при цьому матеріал знежирюється. Для повного його знежирення спирт декілька разів замінюють (через кожні 3–5 діб). Процес знежирення контролюють, змінюючи спирт, в якому знаходиться матеріал з водою. Якщо матеріал повністю знежирився, то ця суміш не мутніє.

Крім 96°C етилового спирту для фіксації також використовують суміш спирту з формаліном (10%-ий розчин формаліну на 96°C етиловому спирті). Фіксують матеріал у цій суміші 1-2 доби. Потім його переносять у 96°C етиловий спирт для знежирення (див. вище).

Для фарбування найбільш придатні тонкі целоїдинові та парафінові зрізи. Парафінові зрізи наклеюють на предметні стекла.

Перед заливкою матеріалу в парафін або целоїдин його поміщають в абсолютний спирт, а перед заливкою у целоїдин – ще і в спирт-ефір. Цим досягається краще зневоднення і знежирення матеріалу. До того ж, целоїдинові зрізи перед фарбуванням, з цією ж метою, витримують у 96°C етиловому спирті 1–2 доби в термостаті при температурі +37–40°C.

Барвники: толуїдинова синька, тіонін, крезіловий фіолетовий (крезилвіолет) – водні розчини (на дистильованій воді); перші два барвники у розведенні 1:1000, останній – 0,5%-ий.

Розчин барвників використовують для фарбування після повного розчинення фарби (на третій день). Перед фарбуванням їх обов'язково фільтрують. Для фільтрації використовують нещільний фільтрувальний папір.

Методика фарбування

1. Парафінові зрізи звільнюють від парафіну ксилолом (2–3 хв.), проводять через 96°C і 70°C етиловий спирт (2 хв. у кожному) і переносять у водопровідну воду на 3 хв. У воду, яка знаходиться в чашечці, переносять і целоїдинові зрізи, які зберігали в 96°C етиловому спирті.

2. Целоїдинові зрізи переносять у чашечку з одним із названих вище розчинів барвника. На парафінові зрізи, наклеєні на предметні стекла, наносять барвник. Фарбування проводять при нагріванні. Для цього чашечку і предметні стекла з барвником обережно підігрівають над полум'ям спиртівки до появи перших пухирців. При цьому зрізи повинні мати надзвичайно інтенсивний темно-синій або фіолетовий колір (перифарбовані). При недостатньому їх зафарбовуванні повторюють підігрівання. Для отримання хороших результатів зрізи після нагрівання іноді залишають у розчині барвника ще на деякий час (0,5–1 год. і більше, при кімнатній температурі). Целоїдинові зрізи у розчині барвника залишають у тій же чашечці, в якій відбувалось нагрівання, а парафінові – переносять у чашки Петрі (зрізами донизу, підкладаючи під них сірники).

Окрім того, зрізи можна фарбувати при кімнатній температурі впродовж 12–48 год. Позитивні результати дає фарбування у термостаті при температурі +37–40°C.

3. Промивають зрізи у проточній воді (1-2 хв.).

4. Диференціюють зрізи у 96°C (парафінові) чи абсолютному етиловому спирті (целоїдинові). При цьому зрізи знебарвлюються і набувають блідо-синього кольору. Контроль диференціювання здійснюють за допомогою мікроскопа. Його закінчують тоді, коли з'являться чіткі контури і структури клітин (ядра, зернистість).

5. Висушують зрізи фільтрувальним папером та просвітлюють їх у ксилолі (2–3 хв.).

6. Зрізи заводять у бальзам.

Результати фарбування. Базофільні структури нервових клітин мають синій колір.

Препарати, забарвлені за Ніслем, мають здатність до знебарвлення на світлі, тому їх краще зберігати у темному місці.

Імпрегнація нервової тканини за методом Більшовського

Для вивчення мікроскопічної будови нервової тканини частіше застосовують імпрегнацію азотнокислим сріблом.

Метод Більшовського застосовують для виявлення нейрофібрил нейронів та осьових циліндрів нервових волокон.

Матеріал фіксують у 10–12%-ому водному розчині нейтрального формаліну протягом 2–3 тижнів. Після фіксації його

промивають 24 год. проточною водою. Після цього переносять на 2–3 год. в дистильовану воду (воду змінюють 4–5 разів). Зрізи товщиною 5–10 мкм готують на заморожувальному мікротомі. Допускається заливка матеріалу в желатин. Виготовлені зрізи переносять в дистильовану воду на 1–2 год.

Для імпрегнації використовують: 1. 10–12%-ий водний розчин нейтрального формаліну. 2. 20%-ий водний розчин нейтрального формаліну. 3. 2%-ий водний розчин азотнокислого срібла. 4. Розчин аміачного срібла: до 5 мл 10%-го водного розчину азотнокислого срібла додають 4–5 крапель 40%-го водного розчину NaOH, при цьому утворюється темно-бурий осад гідроксиду срібла. Для його розчинення спочатку додають 6–8 крапель 25%-го розчину NH_4OH , а згодом, для повного розчинення осаду, обережно струшуючи пробірку (через кожні 20–40 с.) додають лише по одній краплі NH_4OH . Об'єм розчину доводять дистильованою водою до 20 мл. Розчин використовують щойно виготовлений та профільтрований. 5. 1%-ий розчин хлорного золота. 6. 5%-ий розчин гіпосульфіту.

Методика імпрегнації

1. Переносять зрізи в 2%-ий водний розчин азотнокислого срібла на 24–48 год. (у темряві).

2. Зрізи швидко промивають (по одному) у дистильованій воді (2–3 с.).

3. Перенесуть зрізи в щойно виготовлений та профільтрований розчин аміачного срібла на 5–20 хв. (зрізи набувають коричневого відтінку й одночасно розправляються).

4. Швидко промивають зрізи у дистильованій воді (по одному зрізу).

5. Переносять зрізи в 20%-ий водний розчин нейтрального формаліну (5–10 хв.). У зв'язку з відновленням срібла у формаліні зрізи швидко темніють і набувають темно-бурого забарвлення.

6. Промивають зрізи у водопровідній воді (10–20 хв.).

7. Обробляють зрізи розчином хлорного золота (1–3 краплі 1%-го хлорного золота на 5 мл дистильованої води) впродовж 1–2 год., поки вони не набудуть сіруватого або фіолетового відтінку. Обробка хлорним золотом сприяє кращому виявленню нервових структур.

8. Промивають зрізи в проточній воді (5–10 хв.).

9. Переносять зрізи в розчин гіпосульфїту на 1–2 хв. (у випадку різкої імпрегнації зрізи можна тримати в цьому розчині і довше (3–5 хв.).

10. Промивають зрізи в проточній воді (до 24 год.).

11. Зневоднюють зрізи у 96°C і абсолютному етиловому спирті (по 2 хв. у кожному).

12. Просвітлюють зрізи у карбол-ксилолі та ксилолі (по 2–3 хв. у кожному) .

13. Заводять зрізи в бальзам.

Результат імпрегнації. Нейрофібрили й осьові циліндри імпрегнуються у чорний колір на сіруватому тлі.

Примітка. Метод потребує винятково чистих реактивів та чистого посуду. Користуватися при виконанні досліджень необхідно тільки скляними паличками, які часто замінюють.

Імпрегнацію за даним способом можна покращити попередньою обробкою зрізів піридином. При цьому зрізи перед перенесенням у розчин азотнокислого срібла додатково обробляють піридином впродовж 24–48 год. і багаторазово промивають їх у воді до зникнення запаху піридину.

Тотальна імпрегнація нервової тканини за Більшовським

Використовують для імпрегнації нейрофібрил нейронів.

Матеріал фіксують у 10–12%-ому водному розчині нейтрального формаліну впродовж 48 год.

Методика імпрегнації

1. Зафіксований матеріал, без попереднього промивання, переносять у 2%-ий водний розчин азотнокислого срібла на 1–8 діб залежно від величини шматочка матеріалу.

2. Поміщають матеріал на 0,5–6 год. в розчин аміачного срібла (методика приготування аміачного срібла така, як і за попереднім методом).

3. Швидко промивають матеріал у дистильованій воді (2–3 с.)
4. Перенесять шматочки матеріалу на 12–24 год. у 20%-ий розчин формаліну.
5. Швидко заливають його в парафін.
6. Виготовляють зрізи, парафінують їх та заключають в бальзам.

Результат імпрегнації. Нейрофібрили імпрегнуються у чорний колір на сіруватому тлі.

Тотальна імпрегнація нервової тканини за Рамон-і-Кахалем

Використовують для імпрегнації нейрофібрил у малих та середніх нервових клітинах.

Методика імпрегнації

1. Щойно відібрані шматочки матеріалу товщиною 3–4 мм поміщають на 3–5 діб у 0,75–3 %-ий розчин азотнокислого срібла при температурі +30–35°C (в термостаті).
2. Промивають матеріал впродовж однієї хвилини у дистильованій воді.
3. Переносять його на 24 год. (для відновлення срібла) у розчин такого складу:
 - 100 мл дистильованої води;
 - 1–2 г пірогаллової кислоти або гідрохінолу;
 - 5 мл нейтрального формаліну.
4. Ретельно промивають матеріал впродовж 1 хв. у дистильованій воді та заливають у целоїдин або проводять через спирти зростаючої міцності і заливають у парафін.
5. Виготовляють зрізи і заводять їх у бальзам.

Примітка. Застосування 0,75%-го розчину азотнокислого срібла використовують для імпрегнації матеріалу від ембріонів або новонароджених, 3 %-ий розчин – від дорослих тварин.

Результати імпрегнації. Нейрофібрили імпрегнуються у чорний колір.

Тотальна імпрегнація нервової тканини за Рамон-і-Кахалем

Використовують для імпрегнації нейрофібрил у великих нервових клітинах.

Свіжий матеріал фіксують в абсолютному етиловому спирті із додаванням 5–10 крапель нашатирного спирту впродовж 24 год.

Методика імпрегнації

1. Шматочки матеріалу швидко промивають впродовж 1–2 хв. у дистильованій воді.

2. Переносять їх на 3–5 діб у 1%, 2%, 4%-ий водний розчин азотнокислого срібла при температурі +30–35°C (у термостаті).

3. Шматочки матеріалу швидко промивають у дистильованій воді і поміщають на 24 год. у розчин такого складу:

- 100 мл дистильованої води;
- 2 г пірогалової кислоти або гідрохінолу;
- 5 мл нейтрального формаліну.

4. Ретельно промивають шматочки матеріалу в дистильованій воді та заливають їх у целоїдин або проводять через спирти зростаючої міцності і заливають у парафін.

5. Готують зрізи і заводять їх у бальзам.

Примітка. Застосування розчинів азотнокислого срібла різної концентрації (1%, 2%, 4%-ий розчини) залежить від товщини шматочків матеріалу та від терміну перебування матеріалу в розчині азотнокислого срібла.

Результати імпрегнації. Нейрофібрили імпрегнуються у чорний колір.

Метод Грос-Більшовського-Лаврентьєва

Цей метод використовують для виявлення периферійних нервів і нервових закінчень.

Шматочки матеріалу товщиною до 0,3 см фіксують впродовж однієї години у розчині такого складу: а) нерозбавлений нейтральний формалін; б) 96°C етиловий спирт; в) 1%-ий розчин

миш'яковистої кислоти. Усі складові частини розчину беруть порівну. Миш'яковиста кислота розчиняється погано, тому її готують завчасно за кілька днів і краще у термостаті при температурі +37°C. Розчин готують у міру необхідності.

Після фіксації у цьому розчині матеріал додатково фіксують у 20%-ому водному розчині нейтрального формаліну – від кількох днів до 3–4 тижнів. Оптимальний термін фіксації у формаліні встановлюють експериментальним шляхом. Після фіксації матеріал споліскують у дистильованій воді. Із зафіксованого матеріалу готують зрізи на заморожувальному мікротомі, які поміщають у ту ж воду на 1–2 хв., у якій споліскували матеріал перед заморожуванням.

Методика імпрегнації

1. Зрізи переносять на 5–10 хв. у 20%-ий водний розчин азотнокислого срібла (можна і на 30 хв.).

2. Зрізи почергово переносять у баночки (4) з 20%-им розчином формаліну, приготовленого на водопровідній воді. При цьому розчин формаліну стає мутним. В останній баночці помутніння розчину не відбувається. Помутніння розчину залежить від вмісту хлоридів у водопровідній воді. Якщо концентрація хлоридів незначна, помутніння не буде відбуватися. У такому випадку до розчину формаліну необхідно додати хлористий натрій (один маленький кристалик на 1 л розчину). Процедура проведення зрізів через розчин формаліну займає біля 10 хвилин.

3. Із останньої порції розчину формаліну зрізи переносять в розчин аміачного срібла, налитий у годинникове скло такого розміру, щоб воно вільно поміщалося на предметному столику мікроскопа (приблизним об'ємом 5–10 мл). Перед перенесенням зрізів в аміачний розчин срібла до нього додають 25%-ий нашатирний спирт (1–15 крапель). Необхідна кількість спирту встановлюється експериментальним шляхом і залежить від матеріалу, а точніше від тривалості його фіксації та обробки в азотнокислому сріблі; чим довше оброблялись зрізи в розчині AgNO_3 , тим більше потрібно додати аміаку. Процес імпрегнації волокон контролюють при малому збільшенні мікроскопу. Спочатку зрізи жовтіють, а потім імпрегнуються в оранжевий, бурий і, нарешті, чорний колір.

Розчин аміачного срібла готують таким чином: до 1–2 мл 20%-го азотнокислого срібла додають краплями 25%-ий нашатирний спирт до тих пір, поки не розчиниться коричнево-бурий осад при сильному збовтуванні. Розчин нашатирного спирту додають дуже обережно. Краще довести розчинення осаду тільки до стадії опалесценції розчину.

Одночасно можуть імпрегнуватися ядра різних клітин, проте завжди слабше, ніж нервові волокна і нейрони. Ядра інших клітин імпрегнуються дуже рідко і це свідчить про недостатню кількість крапель нашатирного срібла, що додається в аміачне срібло. Тому, проводячи наступні зрізи, до розчину аміачного срібла (беруть обов'язково нову порцію) доливають нашатирного срібла на 2–3 краплі більше, ніж до попереднього.

4. Коли мікроскопічне дослідження покаже достатньо різку імпрегнацію нервових елементів, зрізи переносять у розведений нашатирний спирт (1 частина 25%-го нашатирного спирту і 2 частини дистильованої води) на 10–15 хв.

5. Ретельно промивають зрізи дистильованою водою впродовж кількох годин (можна залишати на ніч).

6. Переносять зрізи у розчин хлорного золота (1–2 краплі 1%-го розчину хлорного золота на 2–3 мл дистильованої води) на 0,5–1 год. і більше до набуття ними сіро-сталевого або фіолетового відтінку.

7. Не промиваючи зрізи переносять у 5%-ий розчин гіпосульфїду на 5–10 хв.

8. Ретельно промивають їх (кілька годин) у дистильованій воді, багаторазово замінюючи її.

9. Промиті зрізи, за бажанням, підфарбовують різними барвниками.

10. Зрізи зневоднюють, просвітлюють і заводять у бальзам.

При проведенні досліджень за цим методом велике значення має якість формаліну, водопровідної води, азотнокислого срібла, а також чистота посуду і температура повітря. У холодному приміщенні процес імпрегнації відбуваються гірше. Методика потребує певних навичок, особливо на етапах сріблення. Переносять зрізи тільки скляними голками.

Результати імпрегнації. Нерви та їх закінчення імпрегнуються у чорний колір.

Метод імпрегнації за Більшовським-Грос у модифікації В.В. Купріянова

Метод використовують переважно для дослідження спинно-мозкових вузлів в ембріогенезі.

Методика імпрегнації

1. Після фіксації шматочки матеріалу промивають у проточній воді 2–3 год.

2. Зрізи готують на заморожуючому мікромомі і переносять у дистильовану воду.

3. Зрізи поміщають у 70°C етиловий спирт на 20 хв. (або більш тривалий час). Спирт денатурує білки, сприяє їх аргірофілії та викликає незначні порушення у нативній структурі білка.

4. Зрізи швидко промивають у дистильованій воді.

5. Із дистильованої води зрізи переносять у 20%-ий розчин азотнокислого срібла (на 5 хв. і більше). Термін перебування зрізів у цьому розчині можна скоротити шляхом постійного переміщення зрізів за допомогою скляної палочки та проведення імпрегнації у темряві.

6. Зрізи проводять через 2–3 порції 1%-го водного розчину нагрітого формаліну (+70°C) до тих пір, поки в розчині не зникнуть білі пластівці (хмаринки).

7. Зрізи швидко промивають у дистильованій воді, а надлишок вологи з них забирають фільтрувальним папером.

8. Зрізи переносять у розчин аміачного срібла на 2–3 хв. (приготування аміачного срібла див. на ст. 50) розчин аміачного срібла фільтрують у темний скляний посуд з притертим корком).

9. Зрізи переносять у нагрітій 0,5%-ий розчин нагрітого формаліну, в якому відбувається імпрегнація препарату. При цьому розчин із зрізами поміщають в термостат (температура +37°C). Розчин формаліну готують на водопровідній воді, яку попередньо відстоюють 1–2 дні.

10. Процес імпрегнації зрізів припиняють шляхом перенесення їх в аміачну воду.

11. Препарати зневоднюють і заводять у бальзам.

Імпрегнація нервової тканини за методом Кахаля-Фаровського

Метод застосовують для імпрегнації нервових клітин, осевих циліндрів нервових волокон та нервових закінчень. Імпрегнація відбувається у шматочку матеріалу.

Матеріал (шматочки органів) товщиною 0,3–0,5 см фіксують у 80°C етиловому спирті протягом однієї доби. До спирту додають мурашину кислоту (при фіксації нервової тканини) або концентровану оцтову (льодяну) кислоту (при фіксації нервів, нервових волокон) із розрахунку 30 крапель на кожні 50 мл спирту.

Після цього товщину шматочків матеріалу зменшують до 0,2–0,3 см (шляхом перерізання гострим лезом) і поміщають їх на добу в 85°C етиловий спирт.

Методика імпрегнації

1. Матеріал переносять на дві доби в розчин 96°C етилового спирту і 25%-го нашатирного спирту (1 мл розчину нашатирного спирту на кожні 50 мл 96°C етилового спирту).

2. Переносять шматочки матеріалу в дистильовану воду і тримають в ній до тих пір, поки вони не потонуть (3–6 год.). Воду змінюють 3–4 рази.

3. Висушують матеріал фільтрувальним папером і переносять його у безводний піридин на 1–2 доби (залежно від товщини матеріалу). Працюють з піридином за умов надійної герметизації посуду або у витяжній шафі.

4. Промивають матеріал спочатку у проточній воді (24 год.), потім – у дистильованій (3–6 год.).

5. Шматочки матеріалу переносять на 1–2 тижні (залежно від їх товщини та щільності) у 2–3%-ий розчин азотнокислого срібла і поміщають у термостат при температурі +37°C. Розчин азотнокислого срібла за цей термін замінюють 2–3 рази. При перенесенні шматочків у нову порцію розчин попередньо підігрівають до температури +37°C.

6. Матеріал швидко промивають у дистильованій воді і переносять у щойно приготовлений проявник наступного складу:

– пірогалова кислота (пірогалол)

або 1–2–3 – триоксibenзол)	– 2–4 г;
– вода дистильована	– 100 мл;
– формалін нейтральний	– 10 мл.

Проявник готують так. Спочатку розчиняють у дистильованій воді пірогалову кислоту. Розчин пірогалової кислоти повинен бути прозорим і майже безбарвним. Якщо він стає бурим або коричневим, його виливають. Після цього до розчину додають формалін. Пірогалову кислоту можна замінити гідрохіноном (3 г).

Для приготування проявника на базі гідрохінону спочатку його розчиняють у дистильованій воді, а потім додають формалін. Розчин гідрохінону має бути цілковито прозорим і безбарвним. При додаванні до нього формаліну він не повинен втрачати ці властивості.

Слід знати, що гідрохінон розчиняється у воді довше, ніж пірогалова кислота. Для прискорення цього процесу розчин слабо підігрівають.

При перенесенні шматочків матеріалу з дистильованої води в проявник видно, що останній мутніє і стає темним. Для попередження цього, шматочки матеріалу, після споліскування у дистильованій воді, добре споліскують у одній порції проявника, а потім переносять їх у другу порцію (основну). На один шматочок матеріалу готують 20–25 мл розчину проявника.

Тримають шматочки матеріалу у пірогаловому проявнику 1–2 доби, а в гідрохіноновому – 3 доби. Процес відновлення здійснюють на світлі (при роботі з гідрохіноновим проявником – у темряві).

7. Проводять матеріал через спирти і заливають у целоїдин. Щоб уникнути при цьому зайвих втрат сполук срібла, Б.А. Фаровський пропонує швидко проводити шматочки матеріалу через спирт і рідкий целоїдин (70–80°C спирт – 0,5–1 год; 96°C спирт – 3 год; абсолютний спирт – 12 год.; рідкий целоїдин – 8–24 год.; густий целоїдин – 24 год., ущільнення у свіжій порції густого целоїдину – 2–3 доби).

8. Готують зрізи, проводять їх через спирти, карбол-ксилол, ксилол і заводять у бальзам.

При перенесенні шматочків матеріалу необхідно користуватися тільки скляними предметами.

Результати імпрегнації. Нервові клітини, осьові циліндри нервових волокон і нервові закінчення імпрегнуються у темно-коричневий або чорний колір.

Модифікація методу Грос-Більшовського за Кампосом

Дану модифікацію застосовують для виявлення периферійних нервів і нервових закінчень. Вона відрізняється своєю простотою від усіх інших методів імпрегнації нервових волокон та закінчень сріблом.

Матеріал фіксують у 10%-му водному розчині нейтрального формаліну не менше 24 год при температурі +37°C, або декілька діб при кімнатній температурі.

Зафіксований матеріал промивають у проточній воді 1–2 год., а потім 6–12 год. – у дистильованій воді. На заморозувальному мікротомі готують зрізи товщиною 20–30–60 мкм та поміщають їх у дистильовану воду.

Методика імпрегнації

1. Зрізи переносять у 20%-ий водний розчин азотнокислого срібла (у темряві) на 5–10 год. Для матеріалу пухкої консистенції термін обробки в азотнокислому сріблі зменшують.

2. Швидко (2–3 с.) промивають зрізи у дистильованій воді (по одному зрізу).

3. Зрізи послідовно (тричі) проводять через 1%-ий розчин формаліну (на водопровідній воді). Загальний термін перебування у яких складає 2–3 хв. Розчини формаліну замінюють при перших же ознаках помутніння. Різке помутніння формаліну свідчить про дуже жорстку воду.

4. Зрізи переносять на 2 хв. у щойно виготовлений розчин аміачного срібла за методом Грос-Більшовського-Лаврентьєва. Його готують так. У маленьку чашечку наливають 1–2 мл 20%-го розчину азотнокислого срібла, до якого потім додають краплями 25%-ий розчин нашатирного спирту до повного розчинення осаду, що утворився (див. спосіб Грос-Більшовського-Лаврентьєва). Після повного розчинення осаду додають нашатирний спирт із розрахунку 1–2 краплі на 1 мл розчину для досягнення слабкої імпрегнації ядер

клітин інших тканин. Найбільш оптимальну кількість додатково доданого нашатирного спирту визначають експериментальним шляхом. Чашечку із розчином срібла тримають закритою.

5. Швидко проводять по одному зрізу через 2–3 чашечки, які містять по 10–15 мл 0,5%-го розчину формаліну, і витримують в останній порції 0,5–1 хв. При цьому зрізи набувають світло-коричневого або жовтого колору. Якщо цей процес не відбувся, то зрізи переносять у 1%-ий або 2%-ий розчин формаліну. У розчинах формаліну зрізи можуть ставати чорними. Для запобігання цього явища концентрацію формаліну знижують до 0,1%. Розчини формаліну швидко псуються (мутніють), особливо у першій чашечці. В зв'язку з цим їх необхідно постійно змінювати.

6. Після того, як зрізи набули необхідного відтінку, їх переносять у водопровідну воду на 30 хв.

7. Зрізи промивають у дистильованій воді.

8. Переносять зрізи у розчин хлорного золота (2 краплі 1%-го розчину хлорного золота на 5 мл дистильованої води). Витримують зрізи в цьому розчині до того часу, поки вони не набудуть сіро-фіолетового колору.

9. Поміщають зрізи в 5%-ий розчин гіпосульфїту на 1–2 хв.

10. Промивають їх у дистильованій воді.

11. Проводять зрізи через спирти, ксилол і заводять їх у бальзам.

Результати імпрегнації. Нервові волокна і закінчення імпрегнуються у темно-коричневий або чорний колір.

Фарбування мієлінових оболонок нервових волокон

Для фарбування мієлінових оболонок нервових волокон запропоновано низку методів, які, в основному, є модифікаціями методу Вейгерта. Метод Вейгерта базується на тому, що мієлін при тривалій обробці хромовими і мідними солями втрачає властивість розчинятися у спирті та ефірі, внаслідок чого матеріал (шматочки мозку або нерви) можна заливати в целюїдин. Внаслідок такої обробки утворюються сполуки, які разом з гематоксиліном набувають властивостей барвників.

Метод Вейгерта і його модифікації запропоновані для фарбування мієлінових оболонок нервових волокон тільки в нормі.

Фарбування мієлінових оболонок за оригінальним методом Вейгерта

Перед фарбуванням матеріал фіксують у 10–15 %-ому водному розчині формаліну або в рідині Орта.

Методика фарбування

1. Зафіксовані шматочки матеріалу переносять у 4–5%-ий розчин двохромовокислого калію або в рідину Мюллера (для протрави). Термін перебування шматочків матеріалу у хромових рідинах залежить від їх товщини. Так, при товщині шматочків 0,3–0,5 см та кімнатній температурі, він може тривати від 6–8 до 12 тижнів, а в термостаті при температурі +37°C – 2–4 тижні. Рідину замінюють 1–3 рази на тиждень.

2. Відмивають хромові солі з матеріалу в 70°C етиловому спирті (у темряві), щоденно його замінюючи, поки він перестане забарвлюватися.

3. Проводять матеріал через спирти і заключають у целоїдин.

4. Виготовляють зрізи.

5. Переносять зрізи в 3–4 %-ий водний розчин оцтовокислої міді на 12–24 год. (розчинність оцтовокислої міді в 100 мл води: 7,2 г – у холодній і 20 г – у гарячій). При достатньому перебуванні матеріалу в хромових рідинах обробка розчином оцтовокислої міді не обов'язкова. Оцтовокисла мідь тільки підсилює забарвлення мієлінових оболонок, але зрізи стають більш крихкими.

6. Промивають зрізи у водопровідній воді і фарбують їх у літєвому або залізному гематоксиліні впродовж 12–24 год.

Приготування літєвого гематоксиліну. До 100 мл дистильованої води додають 10 мл 10%-го спиртового розчину гематоксиліну. За добу до використання до нього додають 1 мл насиченого водного розчину вуглекислого літію. Якщо спиртовий розчин гематоксиліну зберігався тривалий час, то фарбу використовують відразу після додавання вуглекислого літію. Розчин

вуглекислого літію можна не добавляти, але при цьому матеріал погано сприймає забарвлення.

Приготування залізного гематоксиліну. Готують два розчини.

Розчин № 1

- 10%-ий (основний) спиртовий розчин гематоксиліну – 10 *мл*;
- спирт 96°С – 90 *мл*.

Розчин № 2

- офіціальний розчин півторахлористого заліза – 4 *мл*;
- дистильована вода – 96 *мл*.

Його готують перед використанням.

Офіціальний розчин півторахлористого заліза – це 50%-ий розчин водного хлорного заліза (FeCl_3 , $6\text{H}_2\text{O}$, жовто-бура маса).

Перед використанням обидва розчини змішують у рівних об'ємах.

Розчини літєвого і залізного гематоксилінів швидко руйнуються, тому їх готують у невеликій кількості, у міру необхідності.

Основний спиртовий розчин (розчин № 1), який необхідний для приготування залізного гематоксиліну, використовують після 6–12 місяців з часу його приготування.

7. Зрізи, забарвлені тим чи іншим гематоксиліном, ретельно промивають у водопровідній воді і диференціюють у розчині такого складу:

- | | |
|-------------------------|-------------------|
| – червона кров'яна сіль | – 2,5 <i>г</i> ; |
| – бура | – 2 <i>г</i> ; |
| – дистильована вода | – 100 <i>мл</i> . |

Для більш повільної диференціації розчин рекомендується розводити в 2–3 рази дистильованою водою. Диференціювання контролюють за допомогою мікроскопу (промиваючи зрізи кожен раз у воді). Його закінчують тоді, коли виявиться різниця між майже незабарвленою сірою речовиною та забарвленою у чорний колір білою речовиною.

Термін диференціювання зумовлений періодом перебування зрізів у гематоксиліні, а також їх товщиною (приблизно 20–40–60 хв. і більше).

8. Зрізи промивають у водопровідній воді впродовж кількох годин, краще з додаванням на кожні 200–400 мл води 1–2 мл насиченого водного розчину вуглекислого літію.

9. Зрізи проводять через спирти, ксилол і заводять у бальзам.

Результати фарбування. Мієлінові волокна зафарбовані в темно-синій колір. Ділянки перероджених мієлінових волокон залишаються незабарвленими або мають жовтуватий колір.

Метод прискореного забарвлення мієлінових оболонок за Вейгертом

Шматочки матеріалу товщиною до 1 см фіксують у 10–15 % розчині формаліну впродовж кількох діб.

Методика фарбування

1. Шматочки зафіксованого матеріалу переносять у розчин Вейгера № 1 такого складу:

– двохромовокислий калій	– 5 г;
– фтористий хром (флуорохром)	– 2 г;
– дистильована вода	– 100 мл.

Розчиняють при кип'ятінні, потім охолоджують і фільтрують. Термін перебування шматочків у розчині – 4–6 діб (краще при температурі +36°C).

Флуорохром – це дрібнокристалічний порошок зеленого кольору. Його можна замінити хромовими галунами $[\text{KCr}(\text{SO}_4)_2]$.

2. Відмивають хромові солі у 70°C етиловому спирті, зневоднюють і заключають у целоїдин (див. пункт 2 та 3 першого способу Вейгера).

3. Готові целоїдинові блоки (наклеєні на дерев'яні брусочки) переносять у розчин Вейгера № 2 такого складу:

– фтористий хром (флуорохром)	– 2,5 г;
– дистильована вода	– 100 мл.

Розчиняють при нагріванні. Довівши до кипіння, знімають з вогню і додають 5 мл льодяної оцтової кислоти, а потім, часто помішуючи, додають 5 г нейтральної оцтовокислої міді.

Обробляють блоки в розчині Вейгерта № 2 впродовж 24 год. при температурі +37°C. Замість цілих блоків можна обробляти і целоїдинові зрізи (6–24 години). Застосування розчину Вейгерта № 2 не є обов'язковим.

4. Блоки (або зрізи) переносять у 70°C спирт на 1–2 год.

5. Наступна обробка зрізів відбувається за схемою першого способу Вейгерта (починаючи з пункту 6).

Результати фарбування такі ж, як і в оригінальному методі Вейгерта.

Слід відмітити, що в методах Вейгерта, у зв'язку з використанням подвійного протравлення, матеріал стає крихким. Тому якість заливки матеріалу в целоїдин повинна бути дуже високою. В протилежному випадку зрізи будуть крихкими.

Фарбування мієлінових оболонок за методом Вейгерта-Паля

Шматочки матеріалу фіксують у рідині Мюллера або в 10–15% розчині формаліну чи в рідині Орта.

Методика фарбування

1. Шматочки матеріалу переносять у 4–5% розчин двохромовокислого калію або в рідину Мюллера (див. пункт 1 оригінального методу Вейгерта).

2. Матеріал промивають у воді. Якщо для досліджень використовують швидкий метод Вейгерта, друге протравлення матеріалу пропускають.

3. Зневоднюють матеріал у спиртах та заключають його в целоїдин.

4. Готують зрізи.

5. Фарбують зрізи в залізовому або, краще, літєвому гематоксиліні Вейгерта впродовж 24–48 год. (див. пункт 6 оригінального методу Вейгерта).

Якщо целюїдинові зрізи після хромування набули не коричневого, а зеленуватого кольору, їх перед фарбуванням обробляють (2–3 год.) у 2–3 %-ому розчині двохромовокислого калію або у 0,5–1%-ому розчині хромової кислоти.

6. Зафарбовані зрізи ретельно промивають у водопровідній воді (1–2 год). Бажано до води додати розчин вуглекислого літію (1–2 мл насиченого водного розчину вуглекислого літію на 200 мл води).

7. Зрізи переносять у шойно виготовлений 0,25%-ий розчин марганцевокислого калію на 20–30 с. (можна затримати до 3–5 хв.).

8. Швидко промивають їх у воді і диференціюють у шойно виготовленому розчині наступного складу:

- | | |
|--|-----------|
| – щавелева кислота | – 1 г; |
| – сірчаноокислий калій
(Kalii sulfurosi – K_2SO_3) | – 1 г; |
| – вода дистильована | – 200 мл. |

Диференціювання відбувається швидко і займає біля 2–3 хв. При цьому зрізи весь час переміщують препарувальною голкою. Уважно контролюють процес диференціювання. Сіра речовина повинна бути повністю безбарвною. Якщо ж вона залишається коричневою, то зрізи знову переносять у розчин марганцевокислого калію і повторюють диференціювання.

9. Зрізи промивають у водопровідній воді (1–2 год.), зневоднюють, просвітлюють у карбол-кислоті, ксилоті та заводять у бальзам.

Результати фарбування. Мієлінові оболонки зафарбовані в темно-синій, майже чорний колір.

Недоліком цього методу є швидке диференціювання, внаслідок чого тонкі мієлінові волокна можуть знебарвлюватись.

Фарбування мієлінових оболонок за методом Кульчицького

Шматочки матеріалу товщиною до 0,5 см фіксують у 10–15%-ому водному розчині формаліну або в рідині Орта.

Методика фарбування

1. Матеріал піддають хромуванню у 4–5%-ому розчині двохромовокислого калію або у рідині Мюллера впродовж 4–6 тижнів. Рідину замінюють 1–2 рази на тиждень.

2. Відмивають хромові солі з матеріалу у 70°C спирті (у темряві), щодобово замінюючи його, доки він перестане забарвлюватися.

3. Проводять матеріал через спирти і заключають у целоїдин.

4. Готують зрізи.

5. Зрізи забарвлюють у гематоксиліні Кульчицького:

– 10%-ий спиртовий розчин гематоксиліну (після дозрівання) – 10 мл;

– 2%-ий розчин оцтової кислоти (на дистильованій воді) – 90 мл.

Якщо спиртовий розчин гематоксиліну був шойно виготовленим, то для фарбування він придатний не раніше як через тиждень. Тривалість фарбування целоїдинових зрізів – 12–24 год.

6. Промивають зрізи у дистильованій воді 0,5–1 хв.

7. Зрізи диференціюють у розчині такого складу:

– 1%-ий розчин червоної кров'яної солі – 10 мл;

– насичений водний розчин вуглекислого літію (1,52%-ий при $t = +20^{\circ}\text{C}$) – 100 мл.

Процес диференціювання зрізів відбувається повільно (6–12 і навіть 24 год.). Його контролюють за допомогою мікроскопа. Розчин для диференціювання у міру забарвлення замінюють.

8. Ретельно промивають зрізи у водопровідній воді (1–2 год.).

9. Проводять зрізи через спирти, ксилол і заводять у бальзам.

Результати фарбування. Мієлінові оболонки забарвлені в синьо-чорний колір.

Перевагою цього методу є те, що процес диференціювання відбувається повільно. Внаслідок цього знебарвлення тонких нервових волокон не відбувається.

За цим методом фарбується мієлін і на заморожених зрізах, виготовлених із матеріалу, зафіксованого у формаліні. У цьому випадку заморожені зрізи перед фарбуванням піддають хромуванню впродовж 3–6 год. у 1–2 %-ій хромовій кислоті.

Фарбування мієлінових оболонки за методом Кульчицького-Вольтерса

Метод Вольтерса є комбінацією двох методів: Н.К. Кульчицького (фарбування) і Паля (диференціювання).

Методика фарбування

1. Шматочки матеріалу спочатку обробляють за методом Н.К. Кульчицького, включаючи фарбування зрізів оцтовокислим гематоксилином (див. пункти 1–5 метод Н.К. Кульчицького).

2. Після фарбування гематоксилином целоїдинові зрізи ретельно промивають у водопровідній воді, а потім обробляють за методом Паля, тобто переносять їх у 0,25%-ий розчин марганцевокислого калію на 20–30 с., знову промивають у воді і диференціюють у розчині щавелевої кислоти і сірчанокислого калію (див. пункти 7–9 методу Вейгерта-Паля).

Результати фарбування. Мієлінові оболонки зафарбовані в синьо-чорний колір.

Метод має такі ж недоліки, як і метод Вейгерта-Паля.

Імпрегнація нервової тканини за методом Гліса

Матеріал фіксують у 10–15%-ому водному розчині формаліну і заливають його в парафін або целоїдин.

Методика фарбування

1. Парафінові зрізи звільняють від парафіну ксилолом (2–3 хв.), проводять через 96°C і 70°C етиловий спирт і поміщають у воду. В останню переносять і целоїдинові зрізи.

2. Зрізи переносять у 20%-ий розчин азотнокислого срібла на 2 год за кімнатної температури до набуття ними коричневого забарвлення.

3. Зрізи обробляють відновлюючим реагентом Наута (400 мл бідистильованої води, 45 мл 96%-го спирту, 13,5 мл 10%-го формаліну і 13,5 мл 1%-ої оцтової кислоти) впродовж 10 хв.

4. Зрізи переносять у 5%-ий розчин аміачного срібла приготовленого на 80°C-ому етиловому спирті на 15 хв.

5. Промивають їх в абсолютному етиловому спирті – 10 с.

6. Відновлюють (два рази замінюючи) у розчині такого складу: 400 мл 10 %-го розчину формаліну, 50 мл 96°C спирту, 20 мл 1 %-ої оцтової кислоти впродовж 10 хв.

7. Зрізи промивають у водопровідній воді.
8. Фіксують у 5 %-ому тіосульфаті натрію – 3 хв.
9. Промивають у водопровідній воді, зневоднюють у спиртах, просвітлюють у ксилолі і заводять їх в бальзам.

Тотальна імпрегнація периферійних нервів за методом Ренсона

Шматочки матеріалу (нерви) фіксують протягом 48 год. у рідині такого складу: 1. 96°C етиловий спирт – 100 мл; 2. нашатирний спирт – 1 мл. Після фіксації його промивають 2–3 год. у дистильованій воді.

Методика імпрегнації:

1. Шматочки матеріалу переносять у піридин на 24–48 год. (у витяжній шафі).
 2. Поміщають їх на 24 год. у проточну воду.
 3. Переносять матеріал у бідистильовану воду на 4 год. (через кожну годину воду замінюють).
 4. Матеріал поміщають у 2 %-ий розчин азотнокислого срібла в темряві на 7–10 днів (у термостаті за температури +37°C).
 5. Промивають його в дистильованій воді впродовж 30 хв.
 6. Проявляють у рідині такого складу: пірогалова кислота – 4 г, формалін нейтральний – 10 мл, дистильована вода – 90 мл. Шматочки матеріалу витримують у цій рідині до 48 год. на світлі.
 7. Промивають матеріал у дистильованій воді (10 хв.).
 8. Проводять його через спирти: 70°C (1–2 год.), 96°C (24 год., спирт замінюють двічі), абсолютний (24 год.; спирт замінюють двічі).
 9. Заливають матеріал у парафін.
 10. Готують зрізи товщиною 15–20 мкм.
 11. Наклеюють їх на предметні стекла.
 12. Проводять депарафінування зрізів і заводять їх у бальзам.
- Результати імпрегнації.*** Нерви мають темно-коричневий або чорний колір.

Фарбування мієлінових нервових волокон в заморожених зрізах за методом Соколянського

Метод надзвичайно простий для виконання і широко використовується. Він дає можливість виявити і дегенеративні мієлінові волокна.

Автором запропоновано дві методики: першу – для отримання оглядових препаратів, другу – для виявлення волокон у стані дегенерації.

Методика фарбування волокон для отримання оглядових препаратів

Матеріал фіксують впродовж 2–3 днів у 15%-му розчині формаліну (можна користуватися матеріалом, який знаходився у формаліні рік і навіть більше). Після фіксації і промивання з нього готують заморожені зрізи товщиною 20–30 мкм, які переносять на 10 хв. у 80°C етиловий спирт.

Методика фарбування

1. Зрізи поміщають у насичений (приблизно 12%-ий) водний розчин двохромовокислого калію на 2–3 доби (у термостаті за температури +37–40°C).

2. Промивають їх у воді і переносять у гематоксилін Кульчицького на 1–2 год. за температури +37–40°C (приготування гематоксиліну див. пункт 5, фарбування мієлінових оболонок за методом Кульчицького).

3. Переносять зрізи, минаючи етап промивання у воді, у мюлерівську рідину на 2–3 хв.

4. Зрізи промивають у воді і далі обробляють за методом Паля, тобто переносять їх у 0,25%-ий розчин марганцевокислого калію, потім промивають у воді і диференціюють у розчині щавелевої кислоти і сірчанокислого калію (див. пункти 7–9 методу Вейгерта - Паля).

Результати фарбування. Нервові волокна зафарбовані в темно-синій колір.

Методика фарбування для виявлення волокон у стані дегенерації

Матеріал готують так, як і для отримання оглядових препаратів.

Методика фарбування

1. Зрізи товщиною 5–10 мкм переносять у насичений водний розчин двохромовокислого калію на 3–5 і більше днів.

2. Промивають їх у воді і переносять у гематоксилін Кульчицького на 4–6 год. за температури +50–60°C або на 48 год. за температури +40°C. Далі зрізи обробляють згідно з п. 3, 4 першої методики.

Результати фарбування. Нервові волокна в стані дегенерації мають нехарактерне забарвлення.

При фарбуванні зрізів за цими методиками для отримання хороших результатів необхідно дотримуватись таких вимог: а) зрізи повинні бути чітко розправленими під час перебування їх у двохромовокислому калії і в гематоксиліні; б) зрізи промивають у воді після перебування їх у двохромовокислому калії до моменту повного відходження жовтої фарби.

Гістохімічні методи досліджень

Виявлення нуклеїнових кислот за методом Ейнарсона

Для фіксації матеріалу використовують рідину Карнуа, 96%-ий етиловий спирт, 10–12%-ий водний розчин нейтрального формаліну. Бажано уникати тих фіксаторів, що містять у своєму складі ртуть і хром.

Для фарбування за даним методом придатні парафінові та заморожені зрізи.

Цей метод є важливим у гістохімічних дослідженнях. Він дає можливість сумарно виявляти ДНК і РНК на гістопрепаратах та є придатним для цитоспектрофотометричних досліджень.

При фарбуванні зрізів галоціанін-хромовими галунами (ГХГ) утворюється стійке забарвлення, яке не змінюється навіть при зневодненні зрізів спиртами. Характерною особливістю цього методу є властивість тканини інтенсивно сприймати барвник. Галоціанін-хромовими галунами можна фарбувати зрізи при рН від 0,8 до 4,3. Перефарбування не допускається. При зменшенні рН інтенсивність забарвлення зменшується, але специфічність зростає, досягаючи максимуму при рН 1,5–1,75.

Принцип виявлення ДНК та РНК ґрунтується на застосуванні галоціаніну – барвника оксазинового ряду. При кип'ятінні його з галунами утворюється хромовий крапlak галоціаніну у вигляді трьох

комплексів: лак-катіон, лак-гідроксид та лак-сульфат. Взаємодіючи із нуклеїновими кислотами, лак-катіон утворює сольові зв'язки із залишками фосфорної кислоти нуклеотидів. Такий комплекс забарвлюється у темно-синій колір. Результати цитофотометричних досліджень показали, що кожний мононуклеотид зв'язується з однією молекулою барвника, в результаті чого утворюється комплексна сполука, за локалізацією якої і визначають місце знаходження нуклеїнових кислот, у даному разі ДНК.

Реактиви:

1. Розчин ГХГ: 5 г хромових галунів розчиняють у 100 мл дистильованої води, додають 0,15 г галоціаніну, змішують збовтуючи. Розчин поступово нагрівають до кипіння і кип'яють 5–10 хв. Після цього охолоджують, профільтровують і доводять його об'єм дистильованою водою до 100 мл. рН розчину – до 1,64. Розчин придатний впродовж 1–3 тижнів.

2. Розчин РНК-ази або ДНК-ази: розчиняють РНК-азу на бідистильованій воді із розрахунку 1 мл РНК-ази на 1 мл води. Розчиняють кристалічну ДНК-азу в 0,0025 М розчині $MgSO_4$ із розрахунку 1 мл ДНК-ази на 1 мл розчину; або розчиняють кристалічну ДНК-азу у 0,01 М трис-буфері (рН 7,6) із розрахунку 2 мл ДНК-ази на 100 мл розчину. Перед використанням розводять дистильованою водою (1:5).

3. Буферна суміш: її готують за допомогою даних таблиці 2, в якій показано, скільки потрібно додати до 40 мл розчину галоціанін-хромових галунів (ГХГ) 1 М розчину HCl або $NaOH$, щоб отримати необхідний показник рН реактиву для виявлення нуклеїнових кислот.

Постановка реакції

1. Парафінові зрізи доводять до дистильованої води.
2. Зрізи переносять у розчин барвника (ГЖГ) на 48 год. при кімнатній температурі.
3. Зрізи промивають у проточній і дистильованій воді.
4. Зневоднюють зрізи спиртах зростаючої міцності.
5. Просвітлюють зрізи в кеїсолі і заключають їх в бальзам.

Результати реакції. Нуклеїнові кислоти забарвлюються у сіро-голубий колір. Залежно від значення рН забарвлюються й інші речовини. На зрізах, попередньо оброблених розчином РНК-ази або ДНК-ази, відповідні нуклеїнові кислоти не виявляються у місцях типової локалізації.

Таблиця 2

Показники розрахунків для приготування реактиву з необхідним рН для виявлення нуклеїнових кислот

Кількість 1 М НСІ (мл), яку необхідно додати до 40 мл розчину ГХГ, щоб отримати необхідний показник рН	рН	Кількість 1 М NaOH (мл), яку необхідно додати до 40 мл розчину ГХГ, щоб отримати необхідний показник рН	рН
10	0,83	0	1,64
9	0,90	1	1,84
8	0,92	2	2,16
7	0,94	3	2,90
6	1,02	4	3,42
5	1,10	5	3,76
4	1,14	6	3,98
3	1,18	7	4,07
2	1,29	8	4,18
1	1,44	9	4,27
0	1,64	10	4,35

Окреме виявлення ДНК та РНК сумішшю метилового зеленого з піроніном за методом Браше

Для фіксації шматочків матеріалу використовують рідину Карнуа, 10 %-ий водний розчин нейтрального формаліну, інші фіксатори.

Для роботи придатні свіжозаморожені та парафінові зрізи, мазки та препарати-відбитки.

Встановлено, що піронін G у суміші з метиловим зеленим забарвлює РНК ядерець і цитоплазми у червоний колір, а метиловий зелений забарвлює ДНК хромосом у зелений колір. Це стало основою для створення гістохімічного методу окремого виявлення у клітині РНК та ДНК і багатьох його модифікацій. Так, ці методи

дозволили виявляти окремо ДНК і РНК на одному і тому ж препараті.

Цей метод широко використовується у багатьох гістохімічних лабораторіях світу. З його допомогою встановлена участь нуклеїнових кислот у синтезі білка, рості та розвитку клітин, виконанні клітинами специфічних функцій, виникненні пухлин, патогенезі багатьох хвороб людини і тварин.

Принцип виявлення вивчений недостатньо. Прийнято вважати, що реакція метилового зеленого і піроніну з двома нуклеїновими кислотами базується на базофілії структур та зумовлена наявністю у складі молекул ДНК та РНК залишків фосфорної кислоти. При виникненні забарвлення ДНК і РНК основне місце належить процесу адсорбції, який відбувається при структурній відповідності між аміногрупами молекул барвника і фосфорними групами полінуклеотидних ланцюгів.

За результатами досліджень встановлено, що піронін у клітині вступає в реакцію із вільною або легко зв'язаною із білками РНК, утворюючи забарвлене комплексне з'єднання піроніну з РНК.

Реактиви: Придатні два піроніни – Q та Y. Метилловий зелений потрібно очистити від домішок метилового фіолетового. Для цього 0,2 г барвника розчиняють у 100 мл хлороформу, перемішують і залишають на 24 год. Потім збовтують і фільтрують. Осад метилового зеленого на фільтрі промивають хлороформом до тих пір, доки не зникне синьо-фіолетовий відтінок. Осад висушують та використовують для приготування розчинів.

1. Розчин А – змішують 17,5 мл 5%-го водного розчину піроніну і 10 мл 2%-го водного розчину метилового зеленого у 250 мл дистильованої води.

2. Розчин Б – ацетатний буфер Уолпола з рН 4,8.

3. Робочий розчин – перед постановкою реакції змішують рівні об'єми розчинів А і В. Термін зберігання робочого розчину – у межах тижня.

4. Контрольний розчин – розчиняють кристалічну РНК-азу на бідистильованій воді із розрахунку 1 мл РНК-ази на 1 мл води.

Постановка реакції

1. Парафінові зрізи доводять до води.

2. Контрольні зрізи поміщають у розчин РНК-ази на 1 год. при температурі +37°C.

3. Дослідні та контрольні зрізи фарбують робочим розчином - піронін з метиловим зеленим (від 10 хв. до 24 год.).

4. Промивають зрізи у дистильованій воді впродовж кількох секунд.

5. Просушують зрізи фільтрувальним папером.

6. Швидко зневоднюють зрізи в ацетоні.

7. Переносять зрізи у розчин ксилолу в ацетоні (1:1) на 30–60 с.

8. Промивають зрізи у розчині ацетону в ксилолі (1:10).

9. Просвітляють зрізи у чистому ксилолі (двічі замінюючи ксилол).

10. Заключають зрізи у канадський бальзам або синтетичне середовище.

Результати. Структури, що містять РНК, забарвлюються у червоний колір, ядерний хроматин – у зелений, синьо-зелений або пурпурово-зелений. Контрольні препарати не забарвлюються піроніном, ДНК хроматину виявляється у вигляді часточок зеленого кольору, або синьо-зелених утворень; на характер забарвлення впливає ступінь очищення і якість метилового зеленого.

Примітка. Для деяких тканин, зокрема нервової, зневоднення зрізів краще проводити у спиртах зростаючої міцності.

Виявлення нуклеїнових кислот фарбуванням сумішшю метилового зеленого з піроніном за методом Курника

Для фіксації матеріалу використовують рідину Карнуа, 80°C етиловий спирт, холодний ацетон, 10%-ий розчин нейтрального формаліну.

Для роботи придатні парафінові щойно заморожені та ліофілізовані зрізи.

Модифікація Курника дає можливість отримати якісну передачу кольорів.

Принцип виявлення. Інтенсивність і характер забарвлення препарату визначається ступенем полімеризації нуклеїнових кислот. Так, РНК забарвлюється піроніном у 5 разів інтенсивніше, ніж

високополімерна ДНК, і в 6 разів сильніше, ніж комплекс ДНК з гістоном.

Реактиви: 1. Очистити хлороформом метиловий зелений від домішок метилового фіолетового (див. попередній метод) і піроніну (до зникнення забарвлення хлороформу). 2. Виготовити 2%-ий водний розчин піроніну Y. 3. Для приготування робочого розчину потрібно взяти 7,5 мл розчину метилового зеленого, 12,5 мл розчину піроніну і 30 мл дистильованої води. 4. Абсолютний *n*-бутанол. 5. Кедрова олія. 6. Розчин РНК-ази (1 мг ферменту на 1 мл бідистильованої води).

Постановка реакції

1. Парафінові зрізи доводять до води.
2. Контрольні зрізи переносять на 1 год. у розчин РНК-ази при температурі +37°C.
3. Контрольні та дослідні зрізи фарбують у робочому розчині впродовж 5 хв.
4. Висушують зрізи фільтрувальним папером.
5. Зневоднюють зрізи в абсолютному *n*-бутанолі (двічі по 5 хв.).
6. Просвітлюють зрізи у ксилолі (4–5 хв.).
7. Поміщають зрізи у кедрову олію на 5 хв.
8. Вводять зрізи у терпенову смолу.

Результати. Хроматин забарвлюється у голубувато-зелений колір, РНК ядерець і цитоплазми – у яскраво-червоний.

Виявлення нуклеїнових кислот фарбуванням сумішшю метилового зеленого з піроніном за методом Унна

Для фіксації матеріалу використовують рідину Карнуа або рідину Карнуа з 1%-ою оцтовою кислотою, рідину Ценкера, Геллі, 10%-ий розчин нейтрального формаліну – фіксація впродовж 4–16 год.

Для роботи придатні заморожені та парафінові зрізи.

Метод простий. Наявність у складі реактивної суміші фенолу сприяє кращій взаємодії барвників з молекулами нуклеїнових

кислот, особливо у грубоволокнистих тканинах, наприклад, в окісті, де він виконує “протравлюючу” функцію.

Принцип виявлення такої, як і в методі Браше.

Реактиви. Метиловий зелений очищують від домішок метилового фіолетового хлороформом (див. метод Браше)

1. Робочий розчин: метиловий зелений – 0,15 г, піронін – 0,25 г; 96%-ий етиловий спирт – 2,5 мг; гліцерин – 20 мг; кристалічний фенол – 0,5 г; дистильована вода – до 100 мл. 2. Розчин РНК-ази (див. метод Браше).

Постановка реакції

1. Парафінові зрізи доводять до дистильованої води.
2. Контрольні зрізи обробляють розчином РНК-ази впродовж 1 год. при температурі +37°C.
3. Дослідні та контрольні зрізи переносять у робочий розчин на термін від 10 хв. до 24 год.
4. Висушують зрізи фільтрувальним папером.
5. Швидко зневоднюють зрізи в абсолютному ацетоні.
6. Промивають зрізи у суміші ацетону і ксилолу (9:1).
7. Переносять зрізи на кілька секунд у суміш ацетон-ксилол (1:1).
8. Проводять зрізи через 10%-ий розчин ацетону на ксилолі.
9. Просвітлюють зрізи у ксилолі (двічі замінюючи ксилол) і заводять у бальзам.

Результати. Структури клітин, що містять РНК, забарвлюються піроніном у яскраво-червоний колір, ДНК – у синьо-зелений. Найкращі результати отримані на матеріалі нервової тканини (спинний мозок і ганглії).

Виявлення загальних білків за методом Бонхега

Для фіксації матеріалу використовують 10%-ий водний розчин формаліну та рідину Карнуа.

Для роботи придатні парафінові зрізи.

Метод базується на фарбуванні клітин і тканин бромфеноловим синім та застосовується у біохімічних дослідженнях. У гістохімічних зрізах кількість зв'язаного барвника пропорційна до вмісту в них білків.

Принцип виявлення. У результаті гістохімічної реакції між барвником та субстратом у місцях концентрації білків виникає важкорозчинна комплексна сполука бромфенолового синього з білком як наслідок прояву іонного хімічного зв'язку та адсорбції.

Реактиви: 1. Залежно від мети досліджень застосовують розчини барвника: а) 1%-ий розчин бромфенолового синього, насиченого сулемою; б) 0,05%-ий розчин бромфенолового синього, приготовленого на 1%-ому розчині сулеми в 2%-ому розчині оцтової кислоти. 2. 0,5%-ий водний розчин оцтової кислоти.

Постановка реакції

1. Парафінові зрізи доводять до води.
2. Поміщають зрізи у розчин бромфенолового синього на 2 год. при кімнатній температурі.
3. Промивають зрізи в 0,5%-ому водному розчині оцтової кислоти впродовж 5 хв.
4. Промивають їх у *трет*-бутанолі.
5. Просвітлюють зрізи у ксилолі і заключають у канадський бальзам або полістирол.

Результат. Локалізацію білкових сполук визначають за темно-синім забарвленням.

Виявлення білків розчином амідочорного 10 В

Для фіксації матеріалу використовують 10%-ий розчин формаліну та рідину Карнуа.

Для роботи придатні парафінові та щойно заморожені зрізи.

Амідочорний 10 В застосовують у біохімії при вивченні електрофорезних фракцій білків, у гістохімічній практиці – при вивченні білків тканин і клітин.

Принцип виявлення. У процесі хімічної взаємодії реактиву та білків відбуваються явища фізичного (адсорбція) та хімічного (утворення іонних хімічних зв'язків) характеру.

Виникнення забарвлення пов'язане з утворенням іонних зв'язків між кислотними групами молекул барвника та основними групами білків (аміногрупами лізину, гуанідиною групою аргініну та імідазольним кільцем гістидину). Різні білки зв'язують різну кількість молекул барвника.

Реактиви: 1. Робочий розчин: 0,2 г амідочорного 10 В і 100 мл льодяної оцтової кислоти розчиняють у 900 мл хімічно чистого метанолу. 2. 1%-ий розчин оцтової кислоти (готують на 70°C-ому етиловому спирті).

Постановка реакції

1. Якщо зрізи парафінові, їх потрібно депарафінувати.
2. Зрізи (мазки, препарати-відбитки) поміщають на 2–10 хв. у розчин барвника.
3. Диференціюють зрізи 1%-им розчином оцтової кислоти.
4. Зневоднюють зрізи у спиртах.
5. Просвітлюють їх у ксилолі і заводять у канадський бальзам або полістирол.

Результат. Сумарні білки забарвлюються у різні кольори – від чорного до червоного. І.В. Шуст вважає, що основні білки забарвлюються у голубий колір різної інтенсивності, кислі – у чорний, коричневий і червоний кольори.

Виявлення основних і кислих білків за методом Мікель-Кальво

Для фіксації матеріалу, відібраного відразу після забою або загибелі тварин, використовують 12%-ий водний розчин нейтрального формаліну або рідину Карнуа.

Для досліджень застосовують заморожені та парафінові зрізи.

Принцип виявлення: Головну роль у виявленні відіграє адсорбція та взаємодія барвника з молекулами білків через їх функціональні групи. Залежно від переважання у молекулах білків тих чи інших функціональних груп буде різне забарвлення – від темно-синього до жовтого.

Реактиви. 1. Робочий розчин: готують 0,1%-ий розчин бромтимолового синього на суміші абсолютного етанолу (7 частин) та оцтової кислоти (3 частини), рН 2,4. 2. 1%-ий спиртовий розчин оцтової кислоти: у 100 мл 70 %-го етилового спирту розчинить 1 мл льодяної оцтової кислоти.

Постановка реакції

1. Заморожені або депарафіновані зрізи поміщають на 2–10 хв. у робочий розчин.

2. Диференціюють зрізи в 1%-ому спиртовому розчині оцтової кислоти.

3. Зневоднюють їх у спиртах або ацетоні.

4. Просвітлюють зрізи в ксилолі і заводять у канадський бальзам або полістирол.

Результати. Основні білки забарвлюються у блакитний і синій кольори, кислі – у червоний, жовтий і зелений кольори.

Методологічні основи досліджень спинного мозку та спинномозкових вузлів

У роботі використані 128 особини 8 видів тварин, які належать до 5 класів підтипу Хребетних тварин: клас Osteichthyes – Кісткові риби (*Suiprinus carpio*, forma domestica L., 1758 – звичайний сазан, короп); клас Amphibia – Земноводні (*Rana lessonae*, 1882 – ставкова жаба); клас Reptilia – Плазуни (*Lacerta agilis axigua*, 1758 – прудка ящірка); клас Aves – Птахи (*Gallus gallus*, forma domestica L., 1758 – домашня курка); клас Mammalia – Ссавці (*Oryctolagus cuniculus* L., 1758 – кролик)

європейський, *Canis lupus familiaris* L., 1758 – свійський собака, *Sus scrofa, forma domestica* L., 1758 – домашня свиня, *Bos taurus taurus* L., 1758 – бик свійський).

При дослідженні спинного мозку та спинномозкових вузлів ми керувалися такими методологічними підходами:

– *Еволюційний*. При дослідженні спинного мозку та СМВ хребетних тварин, які відрізняються філогенетичним віком, середовищем перебування, ступенем моторики, даний підхід забезпечує формування цілісного уявлення про основні тенденції та шляхи розвитку нервової системи в цілому та спинного мозку і СМВ зокрема.

– *Багаторівневий*. Спинний мозок та СМВ аналізувалися на органному (лінійні параметри різних структур органу), тканинному (наявність, щільність розміщення та співвідношення клітин) та клітинному (лінійні параметри, співвідношення різних типів та класів клітин, аналіз нуклеїнового та білкового обмінів у компонентах клітини) рівнях. Особливості протейноархітектоники спинного мозку та СМВ розглядали разом з його структурними особливостями в ході розвитку та становлення нервової системи хребетних тварин.

– *Системний*. Сучасна інтерпретація морфоцитохімічних факторів неможлива без використання системного підходу, який включає статистичний, що дає можливість об'єктивно провести дослідження та здійснити перехід від аналітичних форм пізнання до синтетичних – виявити закономірності структурної організації спинного мозку та СМВ на тканинному та клітинному рівнях в процесі їх перетворень у порівняльному аспекті із врахуванням варіантів адаптації до певних умов середовища.

Згідно з існуючими класифікаціями (О.Д. Ноздрачев і Є.Л. Поляков, 1994; В.М. Константинов із співавт., 2001) досліджувані види тварин належать до таких еколого-морфологічних груп за характером зв'язку із середовищем існування (табл. 3) [53, 60, 220].

Таблиця 3

Характеристика досліджуваних тварин у порівняльно-анатомічному ряді хребетних

Вид	Маса тварини (г)	Кількість тварин	Екологічні групи тварин		
			Активно-рухливі	Помірно-рухливі	Зв'язок із водою
Річковий короп	1124,6±102,78	6	-	+	++
Ставкова жаба	15,6±5,24	6	-	+	+
Ящірка прудка	11,2±2,3	6	+	-	-
Курка домашня	1850,7±715,6	10	-	+	-
Кріль європейський	2350,6±522	6	-	+	-
Свійський собака	14375,6±2589,5	6	+	-	-
Домашня свиня	320450±4125,5	6	-	+	-
Бик свійський	590489,6±9189,5	6	-	+	-

За ступенем рухової активності досліджувані тварини підтипу Хребетні об'єднали в дві групи: активно-рухливі та помірно-рухливі. В окрему групу об'єднали тварин тою чи іншою мірою пов'язаних із водним середовищем – водні (++) та напівводні (+).

Збір матеріалу проводили в літньо-осінній період (В.Д. Іллічев, 1982) [221]. Підбір тварин здійснювали із врахуванням віку. У порівняльно-анатомічному ряді використовували статевозрілих тварин. Оцінку статевої зрілості визначали за масою тварини (Д.І. Стрельников, 1970; В.І. Западнюк, 1971) [222, 223]. Тварин, відібраних для морфологічних досліджень, усипляли під повітряно-ефірним наркозом згідно з інструкцією Міжнародної конвенції з використання лабораторних тварин від 1985 року.

З метою встановлення вікових змін гістоархітекtonіки спинного мозку та спинномозкових вузлів матеріал відбирали від

курей та собак різновікових груп (курей – 1, 7, 15, 30, 60, 90, 150, 180-добових; собак – 1, 30, 45, 60, 90, 120, 180-добових, 7–10 річних).

Об'єктом дослідження слугували спинний мозок та білатеральні СМВ грудного відділу.

Матеріал фіксували у 10%-ому водному розчині нейтрального формаліну та у рідині Карнуа з наступною швидкою заливкою в парафін за методикою Г.А. Меркулова [224, 225, 226].

Для вивчення загальної характеристики, стану їх структур та проведення морфометричних досліджень виготовляли серійні парафінові зрізи з наступним фарбуванням гематоксиліном та еозином. Наявність, локалізацію та структуру базofilної речовини вивчали на зрізах після фарбування толуїдиною синькою за методом Ніссля [224].

Цитоархітектоніку спинного мозку та СМВ, форму та клітинну типізацію нейронів, стан нейрофібрилярного апарату, характер відростків вивчали на імпрегнованих препаратах азотнокислим сріблом за Більшовським-Грос та Рамон-і-Кахалем [224].

Для виявлення внутріклітинної локалізації нуклеїнових кислот зрізи фарбували галоціанін-хромовими галунами за методом Ейнарсона та за методом Браше. Метод Браше дав змогу виявити окремо ДНК та РНК в структурах спинномозкового вузла на одному і тому ж гістопрепараті. Для виявлення “сумарних” білків депарафінові зрізи фарбували розчином амідочорного 10 В за Шустом [224, 227, 228].

При вивченні гістохімічних препаратів визначали не лише локалізацію, але й інтенсивність реакцій з виявлення ДНК, РНК та білків. Реакція за забарвленням оцінювалася як слабка (+), помірної інтенсивності (++) , високої інтенсивності (+++) та максимальної (дуже високої) інтенсивності (++++).

Для одержання об'єктивних критерій структурної організації досліджуваних спинного мозку та СМВ використовували кількісні морфометричні методи дослідження [224, 229, 230]. Дані дослідження проводили при світловій мікроскопії за допомогою мікроскопа “Біолам-Ломо”. Виміри товщини сполучнотканинної капсули, дорсального, вентрального корінців та змішаного нерву, лінійних параметрів СМВ, нейронів та їх ядер здійснювали окуляр-мікрометром. Підрахунок кількості нервових клітин та

гліоцитів спинномозкових вузлів проводили на поперечній площі зрізів за допомогою морфометричної сітки на умовній одиниці площі з перерахунку на 0,1 мм² в 45 полях зору по кожній тварині. В якості сателітів враховували ядра гліальних клітин, які безпосередньо прилягали до тіла нейрону або знаходились на відстані від нього не більше ніж діаметр ядра гліальної клітини [15, 37, 230].

Для визначення площі СМВ використовували формулу:

$$S = \pi \times A \times \frac{B}{4}, \text{ де}$$

S – площа вузла,

π – 3,14

A – великий діаметр,

B – малий діаметр [15, 224].

Для визначення об'єму нервових клітин та їх ядер використовували формулу:

$$V = \frac{\pi}{6} \times A \times B^2, \text{ де}$$

V – об'єм клітин.

Ядерно-цитоплазматичне відношення визначали за формулою:

$$ЯЦВ = \frac{V_{\text{ядра}}}{V_{\text{клітин}} - V_{\text{ядра}}} [224, 232].$$

Обробку цифрових даних проводили варіаційно-статистичними методами на персональному комп'ютері з використанням програми “Microsoft Excel” та “STATISTICA 6”. При цьому визначали коефіцієнт кореляції (r), середнє арифметичне (M), статистичну помилку середнього арифметичного (m), середнє квадратичне відхилення (δ), показник суттєвої різниці між середнім арифметичним двох варіаційних рядів за критерієм достовірності (td)

і таблицями Ст'юдента [224, 229, 232]. Різницю між двома величинами вважали достовірною при $p < 0,05; 0,01; 0,001$.

Мікрофотографування гістологічних препаратів здійснювали за допомогою відеокамери САМ V200, вмонтованої у мікроскоп Micros MC-50.

6. Морфологія спинного мозку хребетних тварин

На поперечному зрізі спинного мозку хребетних тварин у його центрі міститься сіра, а на периферії – біла мозкова речовина. Сіра речовина має вентральні і дорсальні роги, з'єднані широкою перетинкою – центральною проміжною речовиною, через яку проходить центральний канал. Крім вентральних і дорсальних рогів, у грудному відділі виявляються латеральні роги (рис. 1).

Вентральні роги утворені скупченням переважно моторних нейронів, які утворюють у поздовжньому напрямку вентральні стовпи різної товщини. У дорсальних рогах сірої речовини містяться нейрони, які передають сигнали від чутливих нейронів. У латеральних рогах містяться центри симпатичної нервової системи та інші нейрони спинномозково-мозочкового шляху.

Біла речовина складається з відростків нейронів спинного, головного мозку та спинномозкових вузлів (гангліїв) і формує канатики спинного мозку: вентральні, дорсальні та латеральні.

Наші дослідження спинного мозку різних представників класу хребетних тварин свідчать, що морфологічна архітектоніка спинного мозку у дослідних тварин має загальний план будови і визначається їх місцем у філогенетичному ряді та умовами перебування у зовнішньому середовищі.

6.1. Морфологія спинного мозку коропа

Поперечний зріз спинного мозку у коропа, як одного із поширених представників риб, має неправильно-округлу (серцеподібну) форму. В центрі спинного мозку розміщена сіра речовина, яка має дорсальні вузькі і вентральні широкі роги (рис. 2).

Дорсальні роги мають вертикальновидовжену форму. У ділянці дорсальної серединної перегородки вони щільно прилягають один до одного. Латеральні роги сірої речовини відсутні.

Сіра речовина на поперечному зрізі нагадує перевернуту літеру “Т” (рис. 2). З вентральних рогів у білу речовину відходять відростки, які формують сітчасту структуру у вигляді розгалужених гілок.

Нейрони у сірій речовині розміщені поодинокі, не утворюючи ядер дорсального та вентрального рогу. Проте найбільше скупчення

нервових клітин виявляється у центральній ділянці вентрального рогу та його латеральних і медіальних ділянках. У центральній частині, ближче до центрального каналу і, рідше, у латеральній ділянці вентральних рогів спинного мозку виявляються надзвичайно великі* поодинокі нейрони з чітко вираженими відростками та округлим ядром, яке розміщене ексцентрично (рис. 3). Об'єм їх перикаріонів становить $30378,44 - 54267,74 \text{ мкм}^3$, що за величиною корелює з об'ємом перикаріонів великих нейронів у свині та бика.

Поодинокі великі нервові клітини ($10126,76 - 20555,96 \text{ мкм}^3$) також зустрічаються у латеральних і медіальних ділянках вентральних рогів. Вони мають видовжену, овальну та багатогранну форму із ексцентрично розміщеними ядрами.

У дорсальних рогах сірої речовини дуже рідко виявляються лише поодинокі нервові клітини. Вони мають, переважно, малі розміри з нечіткими розгалуженими відростками.

В центральній ділянці, а також по всій площі сірої речовини спинного мозку коропа поодинокі виявляються середні нервові клітини. Їх перикаріони мають багатогранну та овальну форми з нечітко вираженими відростками. Малі нейрони у таких ділянках трапляються рідше і їх перикаріони мають, переважно, округлу та видовжену форми із великими ядрами (рис. 4).

Між такими клітинами виявляються нейрони з надзвичайно малими перикаріонами, у яких нейроплазма слабо виражена і займає незначну площу порівняно з ядром.

Нашими морфометричними дослідженнями встановлено, що найбільшу кількість нервових клітин у сірій речовині спинного мозку коропа займають середні ($43,54 \pm 0,30 \%$), потім – великі ($38,52 \pm 0,21 \%$) і малі ($17,92 \pm 0,50 \%$).

У латеральній ділянці сірої речовини вентрального рогу, на межі із білою речовиною, містяться великі, рідше – середні за розміром, поодинокі нейрони з перикаріонами зірчастої або ж неправильної веретеноподібної форми.

Гліальні клітини, у вигляді скупчень, переважно розташовані біля центрального каналу. В інших ділянках сірої речовини вони дифузно розміщені по всій її площі, особливо біля нервових клітин. У білій речовині гліальні клітини, в основному, розташовані рівномірно.

* – розміри нейронів базуються на розмірах їх перикаріонів.

Площа спинного мозку на поперечному розрізі становить $1,58 \pm 0,03 \text{ мм}^2$. На сіру речовину припадає $- 0,41 \pm 0,005 \text{ мм}^2$, на білу $- 1,16 \pm 0,026 \text{ мм}^2$. Відсоткове відношення сірої мозкової речовини до білої становить $26,42 \pm 0,22 \%$.

Проведені нами морфометричні дослідження свідчать, що перикаріони нейронів сірої речовини спинного мозку коропа мають різні розміри, вони відрізняються об'ємом нейроплазми, їх ядер та ядерно-цитоплазматичним відношенням (табл. 4).

Таблиця 4

**Морфометричні показники нейронів спинного мозку коропів
($M \pm m$, $n=10$)**

Показники	Середні показники	По класах		
		великі нейрони	середні нейрони	малі нейрони
Об'єм перикаріона, мкм^3	$10382,32 \pm 1000,79$	$20209,02 \pm 1743,39$	$5466,72 \pm 187,13$	$1243,47 \pm 130,69$
Об'єм ядра, мкм^3	$999,12 \pm 100,49$	$1877,62 \pm 181,71$	$537,39 \pm 37,03$	$235,92 \pm 25,85$
ЯЦВ	$0,147 \pm 0,008$	$0,101 \pm 0,006$	$0,131 \pm 0,01$	$0,283 \pm 0,02$

Фарбування гістопрепаратів толуїдиною синькою за Нісслем дало змогу виявити у нейроплазмі глибки базофільної речовини різних розмірів, у вигляді зернистості. У гігантських нейронах, у більшості випадків, чітко сформовані зерна базофільної речовини заповнюють майже всю нейроплазму. У великих та середніх нервових клітинах вони щільно розміщені біля ядра, їх щільність до периферії клітин значно зменшується (рис. 5). У малих нервових клітинах зернистість нерівномірна і представлена дрібними зернами.

Найбільшими місцями концентрації нуклеїнових кислот є оболонки спинного мозку (++++) та епендима центрального каналу (+++). Основними місцями локалізації ДНК та РНК є нервові клітини сірої речовини спинного мозку (рис. 6).

ДНК і РНК виявляються у нейроплазмі та в ядрах, де вони рівномірно чи нерівномірно розподілені у вигляді скупчень різної величини, а також в їх ядечках, які забарвлюються більш інтенсивно

(+++). У нервовій клітині білок розміщений в ядрі і нейроплазмі у вигляді малих комірок. Найбільша концентрація білка спостерігається в ядерцях (++++).

6.2. Морфологія спинного мозку ставкової жаби

У ставкової жаби будова спинного мозку на поперечному зрізі, порівняно з такою у коропа, має певні відмінності. Так, поперечний зріз має овальну форму. Дорсальна серединна борозна і вентральна серединна щілина добре виражені. Остання розділяє спинний мозок на дві півкулі: ліву і праву (рис. 7). Центральний канал розміщений у центрі спинного мозку і має вертикально-видовжену форму (рис. 7).

Площа поперечного зрізу спинного мозку жаби більша в 1,04 раза ($P > 0,05$), порівняно з таким показником у коропа, і дорівнює $1,66 \pm 0,02$ мм². При цьому площа сірої мозкової речовини співвідносно з такою у коропа достовірно зростає в 1,6 раза ($P < 0,001$) і займає $41,58 \pm 0,45$ % ($0,69 \pm 0,01$ мм²) площі мозку, а площа білої достовірно зменшується в 1,2 раза ($P < 0,001$) і становить $58,41 \pm 0,45$ % ($0,97 \pm 0,01$ мм²). Відношення сірої мозкової речовини до білої, порівняно з таким показником коропа, достовірно зростає в 1,5 раза ($p < 0,001$) і становить $41,58 \pm 0,45$ %. Такі неоднорідні показники даних структур спинного мозку є відображенням їх перебудови в умовах переходу від водного до наземного середовища життя.

Дорсальні роги спинного мозку у жаби набувають чіткої структури, на відміну від такої у коропа. Вони широкі, напівкруглої форми. Латеральні роги не виражені. Вентральні роги у жаби ширші, суттєво відрізняються своєю гістоструктурою від такої у коропа, у них містяться нервові клітини, що формують ядра різних ділянок (рис.8).

Популяція нервових клітин сірої речовини спинного мозку жаби представлена великими клітинами ($39,55 \pm 0,64$ %), середніми ($36,52 \pm 0,74$ %) та малими ($24,19 \pm 0,90$ %) (рис. 13). Залежно від об'єму клітин та їх ядер вони мають різне ядерно-цитоплазматичне відношення (табл. 5). Так, найбільший показник ЯЦВ спостерігається у малих нервових клітинах – $0,255 \pm 0,0181$, найменший – у великих нервових клітинах $0,1382 \pm 0,074$.

**Середні морфометричні показники нейронів спинного мозку
ставкової жаби ($M \pm m$, $n=10$)**

Показники	Середні показники	По групах клітин		
		великих нейронів	середніх нейронів	малих нейронів
Об'єм перикаріона, мкм^3	2795,07 ± 145,018	4949,25 ± 158,07	1880,32 ± 73,917	640,84 ± 30,419
Об'єм ядра, мкм^3	358,26 ± 23,033	614,73 ± 42,904	236,099 ± 11,566	121,94 ± 8,240
ЯЦВ	0,174 ± 0,007	0,138 ± 0,007	0,161 ± 0,011	0,255 ± 0,018

Дорсальні роги сірої речовини спинного мозку представлені, в основному, поодинокими малими нейронами та ядрами гліальних клітин.

Латеральні роги, як відмічено вище, ще не сформовані. Тільки в окремих випадках вони представлені випинанням у 5-6 сегментах грудного відділу спинного мозку. У них знаходяться малі і, в меншій кількості, поодинокі середні мультиполярні нервові клітини (рис. 8).

Перикаріони малих клітин округлої, веретеноподібної форми поодинокі розташовані на всій площі сірої речовини. Біля них міститься велика кількість гліальних клітин. Малі клітини за своєю формою та об'ємом нагадують гліоцити, тому їх навіть важко диференціювати в полі зору мікроскопа. Найбільша кількість гліальних клітин знаходиться біля центрального каналу (рис. 8).

Імпрегнацією азотнокислим сріблом у сірій та білій речовині мозку виявлено багато нервових волокон, які формують сіткоподібну структуру, в комірках якої розміщена велика кількість гліальних клітин (рис. 9).

Середні нервові клітини у сірій речовині зустрічаються поодинокі. Їх перикаріони мають овальну або неправильно-округлу форми із чіткими ядрами, які, переважно, знаходяться в центрі (рис. 10).

Вентральні роги сірої речовини спинного мозку жаби мають округлу форму. У них часто виявляються незначні скупчення великих нервових клітин з перикаріонами округло-видовженої або ж

неправильної форми з вираженими відростками, що формують ядра клітин латеральної зони вентрального рогу (рис. 8).

У медіальній зоні, в основному, виявляються середні та, рідко, великі нервові клітини, розміщені поодинокі. Центральна ділянка вентрального рогу представлена, в більшості випадків, малими нейронами неправильно-округлої форми. Великі клітини вентрального рогу мають округлі ядра, які знаходяться в центрі перикаріона або ексцентрично.

Фарбування гістопрепаратів за Нісслем показало, що нейроплазма нервових клітин містить виражені глибки хромотофільної речовини, як свідчення чіткого розвитку у нервових клітинах білоксинтезуючого апарату. Такі глибки формують дрібну або крупнішу зернистість (рис. 11).

Нуклеїнові кислоти виявляються в оболонках спинного мозку (тверда, м'яка і павутинна) (+++) та епендими центрального каналу (+++). У сірій речовині вони представлені глибками базифільної зернистості. У нейроплазмі клітин ДНК і РНК рівномірно розподіляються у вигляді малих та великих глибок (рис. 12). Найбільш висока концентрація нуклеїнових кислот відмічається у ядерці (+++), середня – у цитоплазмі (+++) та найменша – у каріоплазмі (++). У великих нейронах інтенсивність гістохімічних реакцій є меншою, на відміну від такої у малих нейронів (+++), що мають високу метаболічну активність.

В нейроплазмі білок міститься у вигляді малих комірочок, кількість і розміри яких залежать від типу нейронів.

6.3. Морфологія спинного мозку прудкої ящірки

У ящірки поперечний зріз спинного мозку має серцеподібну форму, основа якої направлена вентрально. В центрі виражена сіра речовина. Остання має такий же вигляд, як і поперечний зріз спинного мозку (рис. 14). Центральний канал на поперечному зрізі має форму ромба, його просвіт звужений. Епендимоцити мають великі розміри, вистилають стінку центрального каналу і розташовані у кілька рядів. Гліальні клітини біля спинномозкового каналу розташовані дифузно (рис. 15).

Нейрони сірої речовини спинного мозку у більшості випадків формують незначні скупчення, так звані ядра відповідних ділянок (рис. 15).

Встановлено, що цитоструктура спинного мозку у ящірки дещо відрізняється від такої у жаби. Так, перикаріони більшості нейронів великих розмірів мають витягнуту форму із ексцентрично розміщеним округлим ядром. Більшість ядер містять одне інтенсивно зафарбоване округле ядерце. Біля таких клітин виявляються поодинокі гліальні клітини.

Аналіз отриманих морфометричних даних свідчить про виражену диференціацію нейронів сірої речовини, які мають різні розміри перикаріонів, що суттєво виражено в їх кількості. Серед нейронів найбільше малих ($36,97 \pm 0,39 \%$), дещо менше – середніх ($32,48 \pm 0,64 \%$) і великих ($30,53 \pm 0,54 \%$) (рис. 16).

У вентральних рогах спинного мозку виявляються, в основному, скупчення великих мотонейронів. Вони переважно розміщені у їх латеральній зоні. Перикаріони найбільш великих мотонейронів мають видовжену, багатогранну форму з вираженими відростками та формують так звані латеральні, медіальні та центральні групи ядер (рис. 17).

В окремих місцях, ближче до периферії латеральної зони, великі нейрони утворюють комплекси, які складаються з 3 – 6 клітин. У вентральних рогах зустрічаються і клітини з перикаріонами витягнутої веретеноподібної форми. Їхні відростки гілкоподібно розгалужені. Вважаємо, що вони передають нервові імпульси на сусідні спинномозкові сегменти. Перикаріони середніх нервових клітин овальної або продовгуватої форми, переважно, розміщені дифузно; вони зустрічаються у всіх ділянках сірої речовини. Малі нейрони з перикаріонами неправильно-овальної форми з великими ядрами, розміщені у центральній зоні групами по 2 – 4 клітини або ж поодинокі – по всій площі сірої речовини.

Гліальні клітини у сірій речовині спинного мозку ящірки розміщені поодинокі і, на відміну від таких у жаби та ссавців, їх кількість значно зменшується.

Латеральні роги у спинному мозку ящірки слабо виражені. Водночас середні та малі нервові клітини часто виявляються у латеральній та центральній зонах цих рогів сірої речовини.

Дорсальні роги мають витягнуту форму. В них розміщені поодинокі нейрони з перикаріонами середніх та малих розмірів, які мають округлу та овальну форми. В проміжній латеральній зоні виявляються поодинокі клітини великих розмірів. Перикаріони останніх мають веретеноподібну форму, іноді зустрічаються зірчасті клітини із чітко вираженими відростками. Біля них знаходяться середні та малі нервові клітини, які дифузно розміщені по всій площі цієї зони і дорсального рогу. Перикаріони таких клітин мають переважно округлу та витягнуту форми. Можливо, такі скупчення нейронів у цих ділянках відповідають ядру власного дорсального рогу, ядру Кларка та інших ядер, які чітко сформовані у сірій речовині спинного мозку домашніх тварин (див. рис. 15).

Фарбування гістопрепаратів за Нісслем показало, що нейроплазма нейронів спинного мозку ящірки містить виражені глибокі базофільної речовини, що свідчить про інтенсивний розвиток у них білоксинтезуючого апарату, який знаходиться у вигляді дрібної або крупнішої зернистості, що нерівномірно заповнює нейроплазму. У великих і середніх нейронах інтенсивно забарвлені глибокі розміщені в основі відростків та біля оболонки клітин (рис. 18). У малих нейронах, у більшості випадків, базофільна зернистість рівномірно розташована у нейроплазмі.

Проведені гістохімічні дослідження на виявлення нуклеїнових кислот свідчать, що найбільшими місцями локалізації ДНК так і РНК є нейрони сірої речовини спинного мозку, де нуклеїнові кислоти (+++) нерівномірно розподіляються в нейроплазмі у вигляді глибок різної величини, а також у ядерцях (++++), які забарвлюються більш інтенсивно (рис. 19).

Найбільша концентрація білків спостерігається у ядерцях (++++). В нейроплазмі білки містяться у вигляді глибок неправильних форм, концентрація яких залежить від розмірів, типу клітин та їх розміщення.

За результатами морфометричних досліджень спинного мозку ящірки встановлено виражену диференціацію нейронів, яка відображається на відсотковому відношенні сірої речовини до білої ($36,936 \pm 0,338$ %).

Площа поперечного зрізу спинного мозку ящірки, серед всіх дослідних тварин, є найменшою і становить $0,577 \pm 0,006$ мм², що достовірно менше від цього показника у жаби у 2,8 раза ($p < 0,001$).

Сіра речовина мозку має площу $0,213 \pm 0,003 \text{ мм}^2$, біла – $0,363 \pm 0,004 \text{ мм}^2$. Відношення сірої мозкової речовини до білої дорівнює $36,93 \pm 0,338 \%$ (див. дод. В).

Морфометричний аналіз нервових клітин вказує на різні їх розміри та різне ядерно-цитоплазматичне відношення в них. Так, об'єм перикаріонів великих клітин дорівнює $1657,785 \pm 66,862 \text{ мкм}^3$, середніх – $615,432 \pm 18,199 \text{ мкм}^3$, малих – $234,477 \pm 8,489 \text{ мкм}^3$. Найменший показник ЯЦВ виявлено у великих клітинах, найбільший – у малих (табл. 6).

Таблиця 6

Морфометричні показники нейронів спинного мозку прудкої ящірки ($M \pm m$, $n=10$)

Показники	Середні показники	По класах		
		великих нейронів	середніх нейронів	малих нейронів
Об'єм перикаріона, мкм^3	$792,39 \pm 47,29$	$1657,78 \pm 66,86$	$615,43 \pm 18,19$	$234,47 \pm 8,48$
Об'єм ядра, мкм^3	$125,08 \pm 6,96$	$232,41 \pm 9,80$	$118,23 \pm 9,36$	$42,61 \pm 1,23$
ЯЦВ	$0,216 \pm 0,006$	$0,172 \pm 0,006$	$0,227 \pm 0,01$	$0,243 \pm 0,009$

Таким чином, дослідженнями гісто- та цитоструктур спинного мозку коропа, жаби та ящірки – тварин, які знаходяться майже на одному рівні історичного розвитку і які відрізняються руховою активністю, виявлено деякі відмінності будови цього органу. Вони характеризуються різною популяцією нейронів на площі його поперечного розрізу, їх розмірами, формою, щільністю розміщення нейронів, кількісним перерозподілом різних типів нейронів, формуванням нейрон-гліального комплексу та гістохімічними показниками реакцій на виявлення нуклеїнових кислот і білкових сполук.

6.4. Морфологія спинного мозку домашньої курки у постнатальному періоді онтогенезу

У курки добового віку спинний мозок морфологічно сформований. На його поперечному розрізі чітко виявляється сіра та біла мозкова речовина. Сіра речовина розміщена у центрі і має короткі та широкі дорсальні роги. Вентральні від них знаходяться овальні вентральні роги. Латеральні роги у сірій речовині однодислової курки майже непомітні (рис. 20).

Мікроскопічне вивчення сірої речовини спинного мозку у постнатальному періоді онтогенезу курки свідчить про виражену диференціацію нейронів, перикаріони яких мають різну форму і розміри – малі, середні та великі, залежно від віку та стадії нейрогенезу. Нервові клітини у сірій речовині спинного мозку курки розміщені нерівномірно. Вони утворюють скупчення – ядра вентральних, латеральних і дорсальних рогів.

Центральний канал спинного мозку на поперечному зрізі має видовжену форму, його стінка побудована із епендимоцитів. Останні мають стовпчасту форму та щільно прилягають один до одного. Біля центрального каналу розміщуються поодинокі малі нейрони з перикаріонами овальної та багатогранної форми з великими округлими ядрами, які розміщені ексцентрично. Ядерця у ядрах таких клітин розміщені у центрі (рис. 21).

У центральних ділянках поперечного розрізу сірої речовини спинного мозку знаходяться нейрони з перикаріонами переважно округлої, овальної і видовженої форми. Найбільше таких клітин виявляється у вентральних та латеральних рогах. Найменшу кількість становлять нейрони, перикаріони яких мають неправильну, веретеноподібну форми. Вони утворюють ядра сірої речовини, краще з яких виражені центральні, латеральні і медіальні ядра вентральних рогів.

У вентральних рогах перикаріони нервових клітин мають більші розміри, ніж у дорсальних та латеральних рогах. В дорсальних рогах частіше зустрічаються нервові клітини з перикаріонами округлої, овальної і неправильної округлої форми, в яких дендрити знаходяться на одному із полюсів нейрона (рис. 22). Добре диференційовані нейрони займають периферійні зони, утворюючи ядра сірої мозкової речовини вентральних рогів (рис.

23). У латеральних, центральних і медіальних зонах зустрічаються поодинокі великі нейрони з перикаріонами неправильної форми і чітко вираженими відростками. Їх об'єм становить від 7322,36 до 8378,42 мкм³. Перикаріони таких клітин мають темне забарвлення, у них добре розвинені нейрофібрили. Відмічається угруповання середніх нейронів (по 3 – 4 клітини) з різною інтенсивністю забарвлення структур цитоплазми. У центральних ділянках вентральних рогів, біля центрального каналу, перикаріони нервових клітин менш інтенсивно забарвлені. Їх ядра розміщені, переважно, в центрі перикаріона і містять світлі глибки хроматину, який чітко не концентрується. Ядерця спостерігаються не у всіх ядрах нейронів і розміщені, переважно, ексцентрично. Нервові клітини центральної частини і медіальної зони вентральних рогів розташовані рівномірно, поодинокі, не утворюють окремих груп. Їх перикаріони здебільшого середніх і малих розмірів, округлої форми. У латеральній зоні вентрального рогу на периферії сірої речовини розміщені поодинокі великі та середні нейрони з перикаріонами неправильної форми, з округлими ядрами та з чітко вираженими відростками.

Основу структурної організації латеральної зони вентрального рогу складають нейрони великих і середніх розмірів, які контактують між собою. Їх перикаріони мають округлу або веретеноподібну форму, круглі ядра, які знаходяться у центрі перикаріона.

Перикаріони великих поодиноких нейронів вентральних рогів темно забарвлені. Вони розміщені ближче до периферії і мають довгі відростки, які входять у білу мозкову речовину спинного мозку (рис. 24).

Латеральні роги сірої речовини курки, як відмічено вище, слабо виражені. Вони мають вигляд незначних випуклостей. Їх нервові клітини з перикаріонами неправильної та овальної форми представлені здебільшого середніми нейронами, які знаходяться у центральній частині рогів. Крім середніх нейронів, у латеральних рогах виявляються малі та великі. Малі нейрони трапляються на всій площі зрізу рогів, вони не утворюють скупчень. Великі нейрони розміщені поодинокі в окремих ділянках рогів.

Перикаріони нейронів дорсальних рогів, порівняно з такими вентральних рогів, мають менші розміри. Для цих клітин характерна мультиполярність і рівномірне розташування дендритів на тілі

клітин, а також ексцентричне розміщення ядер. У поодиноких випадках зустрічаються нейрони великих розмірів з перикаріонами продовгуватої форми, чітко вираженими відростками (рис. 25).

Ядро Кларка представлено поодинокими малими та середніми нейронами з перикаріонами округлої форми, нечітко вираженими відростками.

Нейроплазма великих та середніх нейронів містить сформовані глибоки базофільної речовини. У малих нейронах глибоки цієї речовини мають малі розміри. У більшості випадків базофільна речовина локалізується на периферії або на одному із полюсів нейроплазми нейронів (рис. 26).

При вивченні процесів формування нейрон-гліального компоненту встановлено, що у цієї вікової групи курей є численні гліальні клітини, які щільно прилягають до нейронів у вигляді своєрідних капюшоноподібних структур.

Нуклеїнові кислоти у вигляді малих глибок різної щільності розташування та забарвлення чітко виявляються у нервових клітинах. Так, найбільшими місцями локалізації ДНК і РНК є ядро (++++) , каріолема і плазмалема, найменшими – нейроплазма і каріоплазма (+++). Фарбування за методом Ейнарсона показало, що нейроплазма клітин вентральних рогів має найбільш інтенсивну зернистість (+++), яка сконцентрована на периферії цитоплазми (рис. 27). Основними місцями локалізації загальних білків є нервові та гліальні клітини. В нейроплазмі білок міститься у вигляді малих комірочок.

Нервові клітини спинного мозку добової курки чітко поділяються на великі ($18,95 \pm 0,40$ %), середні ($33,37 \pm 0,76$ %) і малі ($47,67 \pm 0,82$ %) (рис. 28), які відрізняються за об'ємом нейроплазми ядра та ядерно-цитоплазматичним відношенням.

Середній об'єм перикаріонів малих нейронів спинного мозку в однодобової курки складає $1103,37 \pm 24,59$ мкм³, середніх – $2217,28 \pm 56,53$ мкм³, великих – $6206,93 \pm 250,40$ мкм³. Середній об'єм становить $2446,21 \pm 143,66$ мкм³. Об'єм ядер у малих нервових клітинах дорівнює $134,33 \pm 4,16$ мкм³, середніх – $162,80 \pm 7,05$ мкм³, великих – $340,90 \pm 12,13$ мкм³. Середній об'єм ядер становить $183,12 \pm 6,68$ мкм³. Ядерно-цитоплазматичне відношення у малих нейронів дорівнює $0,141 \pm 0,004$, середніх – $0,079 \pm 0,002$, великих – $0,0603 \pm$

0,002, а середнє ядерно-цитоплазматичне відношення складає $0,105 \pm 0,003$.

Площа зрізу спинного мозку добової курки становить $1,15 \pm 0,01$ мм². Площа сірої мозкової речовини складає $0,54 \pm 0,003$ мм², площа білої – $0,61 \pm 0,01$ мм². Відсоткове відношення сірої мозкової речовини до білої у цієї вікової групи складає $47,15 \pm 0,61$ %.

У 30- добової курки площа поперечного розрізу спинного мозку складає $2,05 \pm 0,04$ мм², що достовірно ($p < 0,001$) в 1,7 раза більше порівняно з однодобовою птицею. Площа сірої речовини становить $0,61 \pm 0,002$ мм², площа білої – $1,44 \pm 0,04$ мм². Відсоткове відношення сірої мозкової речовини до білої у цьому віці становить $30,42 \pm 0,69$ %, що в 1,5 раза ($p < 0,001$) достовірно менше відносно попередньої вікової групи.

Спинний мозок курки 30-добового віку має подібну будову до такої у курки попередньої вікової групи (рис. 29). Проте перикаріони мотонейронів набувають більш багатогранної форми (рис. 30). Більшість із них розміщена у центральних, латеральних і медіальних зонах вентральних рогів (рис. 31). Спостерігається зменшення кількості малодиференційованих нервових елементів (своєрідного резерву нервових клітин), які мають примітивну організацію. Так, у курки цього віку нервові клітини рівномірно розташовуються по всій площі вентральних рогів. Нейроплазма їх перикаріонів набуває світлого забарвлення. Виявлене нами рівномірне розміщення ядерного хроматину у ядрах нервових клітин, а також просвітлення цитоплазми перикаріонів у нейронах цієї групи свідчить, на нашу думку, про функціональну активність із розвитком нейронів, що, можливо, пов'язано з руховою активністю курчат цієї вікової групи.

У ядрі Кларка виявляється незначна кількість нервових клітин, перикаріони яких мають великі розміри із чіткими, вираженими відростками (рис. 32).

Перикаріони дорсального рогу мають малі розміри. Вони поодинокі розміщені по всій його площі. Проте у центральній ділянці дорсального рогу, так само, як у добової курки однодобового віку, зустрічаються окремі великі нейрони з перикаріонами неправильної форми з округлим ядром, яке знаходиться у центрі перикаріона (рис. 33).

Латеральні роги помітні у вигляді виступів. Їх поодинокі нейрони, у більшості випадків, мають великі розміри перикаріонів. Малі нейрони знаходяться у центрі проміжного ядра (рис. 34).

Інтенсивність гістохімічних реакцій на виявлення та розподіл нуклеїнових кислот у гісто- та цитоструктурі спинного мозку курки 30-добового віку дещо вища (+++), ніж у курки попередньої вікової групи (++) (рис. 35). Білкові речовини знаходяться у вигляді великих або малих комірок, кількість і розміри яких залежать від типу нервових клітин. Найбільша концентрація білків спостерігається у ядерцях (++++), найменша – у каріоплазмі (+++).

Нервові клітини мають різні розміри. Так, у відсотковому відношенні найбільше малих нейронів ($44,56 \pm 0,58 \%$), дещо менше середніх ($37 \pm 0,50 \%$) та найменше ($18,44 \pm 0,56 \%$) великих.

Середній об'єм перикаріонів малих нервових клітин спинного мозку грудного відділу становить $1731,11 \pm 45,93$ мкм³, середніх – $5728,02 \pm 93,88$ мкм³, великих – $10067,06 \pm 199,30$ мкм³. Середній показник об'єму перикаріонів нервових клітин дорівнює $4752,11 \pm 227,11$ мкм³.

Об'єм ядер нервових клітин, відповідно, дорівнює $185,95 \pm 7,09$ мкм³, $319,85 \pm 10,86$ мкм³, $485,39 \pm 18,90$ мкм³. Середній об'єм ядер становить $290,89 \pm 9,95$ мкм³.

Ядерно-цитоплазматичне відношення у малих нервових клітинах становить $0,123 \pm 0,005$, середніх – $0,06001 \pm 0,002$, великих – $0,051 \pm 0,002$. Середнє ядерно-цитоплазматичне відношення дорівнює $0,086 \pm 0,003$.

У 60-добової курки дорсальні роги сірої речовини спинного мозку набагато товстіші, ніж у курки попередніх вікових груп. Можливо, це пов'язано із розвитком у них нервових волокон. У курки цього віку відбувається достовірне збільшення площі поперечного розрізу спинного мозку в 1,7 рази ($p < 0,001$), показник якого дорівнює $3,32 \pm 0,04$ мм². Площа сірої речовини при цьому становить $0,70 \pm 0,002$ мм², а, відповідно, білої – $2,62 \pm 0,04$ мм². Відношення сірої мозкової речовини до білої, порівняно із таким показником 30-добової курки, достовірно зменшується в 1,4 рази ($p < 0,001$) і становить $21,19 \pm 0,25 \%$.

Для 60-добової курки характерною особливістю є нерівномірне розміщення нейронів у вентральних рогах сірої речовини спинного мозку. Перикаріони цих мотонейронів мають великий об'єм, який

коливається від 9620,75 мкм³ до 14638,57 мкм³. Дані перикаріони, в основному, мають багатогранну форму з чітко вираженими відростками. Вони розміщуються невеликими групами у нижніх ділянках вентральних рогів, що, на нашу думку, пов'язано з інтенсивністю росту м'язів, особливо на тазових кінцівках, та їх іннервацією.

У латеральній ділянці вентральних рогів спинного мозку розміщуються середні і великі мотонейрони. Середні і малі нейрони, в основному, розміщені в центральній ділянці вентрального рогу. Великі мотонейрони, перикаріони яких мають переважно багатогранну, неправильну та неправильно-округлу форму і добре виражене велике ядро, розміщені групами по 3 – 5 клітин у медіальних ділянках сірої речовини вентральних рогів. На периферії сірої речовини у латеральних ядрах вентральних рогів сконцентровані великі нейрони з перикаріонами овальної, витягнутої форми та з чітко вираженими нейрофібрилами (рис. 36).

Ядра нейронів, в основному, знаходяться в центрі перикаріона. Відбуваються зміни розподілу базофільної речовини у нейроплазмі. Так, при фарбуванні за Нісслем, у великих нейронах вона рівномірно розміщена по всій нейроплазмі (рис. 37). У середніх і малих клітинах її глибини дрібні, не мають чітких контурів і розміщені локально.

У дорсальних рогах спинного мозку нейрони рівномірно розподілені у сірій речовині. Вони нечітко виявляються при імпрегнації азотнокислим сріблом. У кількісному відношенні їх більше, порівняно із нейронами 30-добової курки. Перикаріони великих нейронів мають овальну форму.

Ядро Кларка переважно утворене середніми нейронами з перикаріонами овальної форми із різною інтенсивністю забарвлення цитоплазми (рис. 38). Ближче до центрального каналу виявляються щільно розміщені нервові клітини з перикаріонами округлої та багатогранної форми.

Латеральні роги спинного мозку добре виражені. Перикаріони більшості їх нервових клітин, мають середні і малі розміри, неправильно округлу та видовжену форми та розташовані по всій площі рогів, іноді утворюють групи по 2 – 4 нейрони. Крім них, зустрічаються великі нейрони з перикаріонами багатогранної форми з чіткими відростками, які розташовані поодиночі (рис. 39).

При вивченні гістопрепаратів на вміст і локалізацію в нейронах нуклеїнових кислот і білків у курки цього віку суттєвих змін, порівняно з 30-добовою, не було. Більш інтенсивне забарвлення спостерігали на одному із полюсів перикаріонів клітин, які містились у вентральних рогах (рис. 40). Можливо, це пов'язано із інтенсивним розвитком м'язів у 60-добової птиці.

Морфометричні дослідження спинного мозку 60-добової курки свідчать про виражену диференціацію нейронів, перикаріони яких мають різні розміри. У відсотках найбільше зустрічається середніх ($48 \pm 0,35$ %), потім – малих ($31,96 \pm 0,44$ %) і найменше – великих ($20,04 \pm 0,31$ %) нервових клітин.

В результаті проведення морфометричних досліджень ми встановили, що середній об'єм перикаріонів великих нейронів у 60-добової курки достовірно збільшується в 1,2 раза ($p < 0,001$), порівняно із таким у 30-добової птиці, і складає $12108,95 \pm 294,12$ мкм³. Об'єм перикаріонів малих нервових клітин становить $1805,91 \pm 50,1001$ мкм³, середніх – $6572,73 \pm 125,30$ мкм³. Середній показник об'єму перикаріонів нервових клітин дорівнює $6154,59 \pm 271,93$ мкм³.

Об'єм ядер нервових клітин, відповідно, дорівнює $190,19 \pm 4,81$ мкм³, $334,72 \pm 8,33$ мкм³, $526,90 \pm 33,75$ мкм³ та $326,90 \pm 11,48$ мкм³.

Ядерно-цитоплазматичне відношення у малих нервових клітин становить $0,117 \pm 0,013$, середніх – $0,053 \pm 0,007$, великих – $0,045 \pm 0,02$. Середнє ЯЦВ дорівнює $0,074 \pm 0,002$.

У 90-добової курки поперечний розріз спинного мозку, порівняно із таким у 60-добової курки, достовірно збільшився в 1,6 раза ($p < 0,001$) і становить $5,23 \pm 0,09$ мм². Сіра мозкова речовина в ньому займає $0,87 \pm 0,005$ мм² площі, а біла – $4,36 \pm 0,08$ мм². Відсоткове відношення сірої речовини до білої, порівняно із таким 60-добової птиці, достовірно зменшилось в 1,2 раза ($p < 0,001$) і становить $16,81 \pm 0,25$ %.

Великі нервові клітини переважно розміщені в периферичних ділянках сірої речовини. Їх значно менше у її центральній ділянці.

У медіальній ділянці вентральних рогів більше виявляються середні і малі нервові клітини, менше – великі. Біля великих нейронів розміщуються 2 – 4 середніх клітини. В центральних ділянках спинного мозку великі нервові клітини розміщені поодинокі

(рис. 41). Таке розміщення нейронів характерне і для латеральної ділянки вентральних рогів. Перикаріони середніх нервових клітин мають, в основному, овальну і неправильно округлу форму. У ядрах нейронів добре виражені ядерця. Цитоплазма нервових клітин забарвлюється рівномірно, що свідчить про рівномірне розміщення в ній органел.

Нервові клітини дорсальних рогів розміщені, переважно, в їх центральних ділянках. Вони, як і в 60-добовій птиці, слабо імпрегновані. Серед малих та середніх нейронів поодинокі зустрічаються великі нейрони з перикаріонами багатогранної форми.

У ядрі Кларка виявляються поодинокі великі нервові клітини багатогранної форми із чіткими, вираженими відростками (рис. 42). Вони частіше знаходяться біля середніх і малих нейронів. Ближче до центрального каналу дифузно розміщуються малі нейрони овальної форми з округлими ядрами, що знаходяться у центрі клітин. Поряд з малими нейронами виявляються і середні.

У латеральних рогах спинного мозку виявляються поодинокі нейрони багатогранної форми з чіткими відростками. Крім того, зустрічаються скупчення нейронів середніх розмірів (з 3 – 4 клітин), що формують проміжні латеральні і медіальні ядра (рис. 43).

При фарбуванні гістопрепаратів за Нісслем виявляються глибокі базofil'ної речовини різного розміру, які переважно рівномірно розташовані у нейроплазмі (рис. 44).

ДНК і РНК найбільш інтенсивно (++++) виявляються в ядерцях нейронів та гліоцитів. У нейроплазмі нуклеїнові кислоти рівномірно розміщені у вигляді великих комірок (рис. 45).

Проведені нами морфометричні дослідження свідчать, що нейрони сірої речовини спинного мозку 90-добових курей мають різні розміри. Серед них найбільше середніх клітин ($46,55 \pm 0,35$ %), менше – малих ($31,99 \pm 0,35$ %) і найменше – великих ($21,44 \pm 0,31$ %).

У 90-добовій курки середній об'єм малих нервових клітин спинного мозку становить $2009,42 \pm 74,08$ мкм³, середніх – $7453,18 \pm 102,36$ мкм³, великих – $16023,07 \pm 603,28$ мкм³. Середній показник об'єму нервових клітин спинного мозку 90- добової курки дорівнює $7553,70 \pm 382,87$ мкм³. Об'єм ядер нервових клітин, відповідно, дорівнює $194,66 \pm 10,67$ мкм³, $352,65 \pm 16,68$ мкм³, $582,53 \pm 34,15$ мкм³ та середній об'єм – $351,52 \pm 14,85$ мкм³. Ядерно-

цитоплазматичне відношення у малих нервових клітин становить $0,107 \pm 0,021$, у середніх – $0,049 \pm 0,020$, у великих – $0,037 \pm 0,009$. Середнє ядерно-цитоплазматичне відношення дорівнює $0,066 \pm 0,003$.

Отже, ця досліджена вікова група характеризується складнішою морфологічною організацією нервових клітин, що проявляється збільшенням їх розмірів, збільшенням кількості великих нейронів, ускладненням розгалуження відростків, більш тісними взаємозв'язками із навколишньою глією і численними синапсами.

Поперечний зріз спинного мозку курки у *180-добовому віці* відрізняється формою та морфометричними показниками. Так, дорсальні роги набувають видовженої форми, верхівка рогу розширена та закінчується загостренням. Площа поперечного зрізу спинного мозку 180-добової курки, порівняно з такою попередньої вікової групи, достовірно збільшується в 1,4 раза ($p < 0,001$) і становить $7,21 \pm 0,07$ мм². На сіру мозкову речовину припадає $1,11 \pm 0,01$ мм², а на білу – $6,10 \pm 0,06$ мм². Відсоткове відношення сірої мозкової речовини до білої порівняно із таким показником 90-добових курей, достовірно зменшується в 1,1 раза ($p < 0,01$) і становить $15,43 \pm 0,16$ %.

Нейроплазма великих нейронів характеризується помірною або підвищеною еозинofільністю. Їх ядра погано контуруються на фоні нейроплазми. Для великих нейронів характерна світла нейроплазма. На гістопрепаратах, забарвлених гематоксиліном та еозином, у нейроплазмі виявляється чітка зернистість (рис. 46). Базофільна речовина рівномірно заповнює майже всю нейроплазму і утворює глибокий малюнок. Особливо це характерно для мотонейронів вентральних рогів.

У вентральних рогах сірої речовини переважають середні та великі нейрони багатогранної форми. Біля великих нейронів рідко зустрічаються і малі нейрони. Останніх значно менше, вони розміщені ближче до сірої спайки у медіальній та центральній ділянках сірої речовини спинного мозку.

У медіальній та латеральній ділянках вентральних рогів виявляються скупчення нейронів (3 – 4 клітини) переважно багатогранної та зірчастої форми з великою кількістю дендритів. Вони формують моторні ядра, які розподіляються на латеральні, центральні і медіальні. У центральній ділянці цих рогів виявляються

нейрони переважно середніх та малих розмірів. Вони розміщені на значній відстані один від одного.

Гліальні клітини сірої речовини нерівномірно розміщені біля мультиполярних великих нейронів, що формують групки із 3 – 4 гліоцитів, які найчастіше розміщуються біля відростків (рис. 46).

Нейрони дорсальних рогів представлені поодинокими асоціативними клітинами овальної, неправильної форми, які сконцентровані у середній частині цих рогів. Поблизу сірої спайки і центрального каналу розміщуються поодинокі великі і середні нейрони.

Ядро Кларка утворене великими нейронами із вираженими відростками. Біля них розміщені середні і малі нейрони.

У латеральних рогах найчастіше виявляються мультиполярні нейрони з добре вираженими відростками. Найбільше їх скупчення утворює латеральне (симпатичне) ядро (рис. 48).

Латеральні і медіальні ядра проміжної речовини представлені групками середніх нейронів багатогранної форми. Малі нейрони у цій речовині розміщені поодинокі.

Нуклеїнові кислоти у нервових клітинах виявляються у вигляді чіткої форми глибок, які рівномірно заповнюють нейроплазму (рис. 49). В нейроплазмі білок міститься у вигляді великих або малих комірочок, кількість і розміри яких залежать від типу нейронів. Найбільший вміст білків (++++) виявляється у ядерецях.

Морфометричний аналіз результатів досліджень показує, що в популяції нейронів спинного мозку найбільше середніх клітин, ($42,50 \pm 0,37$ %), та значно менше – малих ($29,53 \pm 0,50$ %) і великих ($27,95 \pm 0,41$ %).

Морфометричними дослідженнями також встановлено, що середній об'єм малих нервових клітин спинного мозку становить $2483,75 \pm 79,52$ мкм³, середніх – $8524,32 \pm 195,90$ мкм³, великих – $19078,03 \pm 406,175$ мкм³. Середній показник об'єму нервових клітин спинного мозку 180-добових курей дорівнює $9697,39 \pm 474,23$ мкм³. Об'єм ядер нервових клітин, відповідно, дорівнює $218,37 \pm 6,69$ мкм³, $393,70 \pm 16,13$ мкм³, $680,15 \pm 38,55$ мкм³ та середній об'єм – $422,18 \pm 17,92$ мкм³. Ядерно-цитоплазматичне відношення у малих нервових клітинах становить $0,096 \pm 0,012$, у середніх – $0,048 \pm 0,009$, у великих – $0,036 \pm 0,014$. Середнє ядерно-цитоплазматичне відношення складає $0,0608 \pm 0,002$.

Таким чином, у процесі розвитку цих тварин, гістоархітектоніка спинного мозку характеризується морфологічною організацією нейронів, нейрон-гліальних взаємовідношень та співвідношенням сірої речовини до білої. Мікроскопічне вивчення спинного мозку курки у постнатальному періоді онтогенезу свідчить про виражену диференціацію нервових клітин, які мають різну форму і розміри, залежно від віку тварин та стадії нейрогенезу.

Цитоархітектоніка спинного мозку курки та його морфометричні показники залежать від стадії онтогенезу (перші доби постнатального розвитку, періоду росту і фізіологічної зрілості) і нейрогенезу нейронів (нейробласт, молодий нейрон, зрілий нейрон) тощо.

6.5. Морфологія спинного мозку кроля європейського

Поперечний зріз спинного мозку грудного відділу кроля європейського, як і в інших домашніх тварин, складається із сірої та білої мозкової речовин. У сірій речовині розрізняють більш тонкі і довгі парні дорсальні й більш широкі вентральні роги, з'єднані між собою сірою спайкою, через яку проходить центральний канал округлої, рідше – овальної форми. Дорсальні та вентральні роги нахилені до периферії спинного мозку. Між дорсальними і вентральними рогами виражені латеральні роги (рис. 1).

Площа спинного мозку на його поперечному зрізі у кроля становить $8,77 \pm 0,18 \text{ мм}^2$. При цьому сіра мозкова речовина займає $8,83 \pm 0,15 \%$ ($0,77 \pm 0,02 \text{ мм}^2$) площі мозку, біла, відповідно, – $91,14 \pm 0,15 \%$ ($7,99 \pm 0,17 \text{ мм}^2$). Відношення сірої до білої мозкової речовини становить $8,83 \pm 0,15 \%$.

Нервові клітини спинного мозку кроля функціонально неоднакові, мають різну форму та розміри: малі, середні та великі клітини. Вони розміщуються групами, утворюючи ядра, або поодинокі (рис. 50).

У вентральному розі статево-зрілого кроля нервові клітини крупніші, на відміну від дорсальних, у них добре розвинені дендрити. Ядра клітин переважно овальної або округлої форми знаходяться, в основному, в центрі. Більшість ядер мають добре виражене велике ядерце. Великі нейрони цього рогу мають

багатогранну форму, розміщені поодинокі, в основному, – на латеральних краях, а також у периферичних ділянках.

Середні нервові клітини вентрального рогу розміщуються групами по 3 – 5 клітин одночасно, з різною інтенсивністю забарвлення структур цитоплазми. Нейрони центральної частини цього рогу мають середні розміри овальної форми.

Аналіз морфометричних досліджень свідчить, що превалуючу кількість у сірій речовині становлять середні нейрони, потім – великі, решта – малі клітини (рис. 51).

На поперечному розрізі кожного вентрального рогу нараховується, в середньому, від 29 до 42 нервових клітин різних розмірів.

Нейроплазма клітин містить чітко виражені глибки базофільної зернистості, що свідчить про чіткий розвиток у нервових клітинах білоксинтезуючого апарату (рис. 52). Такі глибки знаходяться у вигляді дрібної або крупнішої зернистості, рівномірно заповнюючи майже всю нейроплазму (рис. 53).

Нервові клітини дорсальних рогів невеликі за розмірами, округлої форми, розміщені поодинокі у центральній зоні. Їх кількість значно менша, ніж у вентральних рогах. Серед нейронів малої величини іноді поодинокі трапляються великі або середні нейрони грушоподібної форми з вираженими відростками (рис. 54).

Ядро Кларка утворене середніми та великими нервовими клітинами, які розміщуються по 2 – 3. Біля центрального каналу розміщуються, у більшості випадків, нейрони малих розмірів. Останні набувають округлої чи овальної форми із круглим ядром, розміщеним у центрі. Нейрони середніх розмірів мають багатогранну форму. Стінка центрального каналу побудована з епендимоцитів циліндричної форми із округлими ядрами.

Нервові клітини латеральних рогів представлені, переважно, середніми, і в меншій кількості – малими клітинами, які розміщуються групами по 3 – 5 клітин і формують латеральні (симпатичні) ядра. Проміжні латеральні та медіальні ядра утворені середніми нейронами, округлої форми. Такі клітини розміщуються поодинокі. Крім того, у центральній частині проміжної зони поодинокі трапляються великі нейрони видовженої форми з чітко

вираженими відростками. Біля останніх знаходяться нейрони малих розмірів (рис. 55).

Цитоплазма нервових клітин містить чітко виражені ДНК і РНК, які виявляються у вигляді глибок різної величини й інтенсивності забарвлення (рис. 56). Для малих нервових клітин характерне більш інтенсивне забарвлення (+++). Найбільше нуклеїнових кислот виявляється у ядерцях (++++). Місцями локалізації загальних білків у спинному мозку є нейрони та гліальні клітини.

Згідно з морфометричними дослідженнями, середній об'єм малих нервових клітин спинного мозку грудного відділу кроля становить $632,366 \pm 47,166$ мкм³, середніх – $4155,599 \pm 209,354$ мкм³, великих – $20384,769 \pm 1302,752$ мкм³. Показник середнього об'єму перикаріонів нервових клітин дорівнює $9981,042 \pm 778,754$ мкм³.

Об'єм ядер становить, відповідно, $61,696 \pm 6,551$ мкм³, $287,221 \pm 24,393$ мкм³, $920,498 \pm 60,471$ мкм³, та $503,970 \pm 35,377$ мкм³.

Ядерно-цитоплазматичне відношення різне і залежить від розміру клітин та їх ядер: у малих нервових клітин воно становить $0,107 \pm 0,008$, середніх – $0,071 \pm 0,005$, великих – $0,054 \pm 0,003$. Середнє ядерно-цитоплазматичне відношення дорівнює $0,069 \pm 0,003$.

6.6. Морфологія спинного мозку свійського собаки у постнатальному періоді онтогенезу

Поперечний зріз спинного мозку *добового собаки* має переважно округлу форму. Сіра мозкова речовина представлена парними дорсальними, вентральними та латеральними рогами. Дорсальні і вентральні роги між собою схожі за будовою (рис. 57).

Площа поперечного зрізу спинного мозку становить $1,62 \pm 0,03$ мм². Його сіра мозкова речовина займає $33,65 \pm 0,52$ % ($0,53 \pm 0,008$ мм²) площі мозку, біла – $66,34 \pm 0,52$ % ($1,08 \pm 0,03$ мм²). Відношення сірої мозкової речовини до білої дорівнює $33,65 \pm 0,52$ %.

Біла мозкова речовина утворена нервовими волокнами, які формують довгі та короткі провідникові шляхи.

В основі структурної організації сірої мозкової речовини розміщуються нейрони, які чітко за формою можна розділити на дві групи. Перша є найбільшою та характеризується багатогранною

формою із відростками. Нервові клітини цієї групи розміщені, переважно, у центральних зонах вентральних рогів (рис. 58) і поодинокі – у латеральних.

Друга група характеризується неправильно-округлою, видовженою формою із великими округлими ядрами. Такі нейрони, у більшості, лежать на периферії сірої речовини вентральних рогів (рис. 59).

У кількісному відношенні превалюючу групу нейронів становлять середні нервові клітини ($62,59 \pm 0,71$ %), на другому місці – малі ($23,51 \pm 0,79$ %), потім – великі ($13,89 \pm 0,57$ %) (рис. 60).

Нейрони вентрального рогу мають багатогранну форму з чіткими відростками та утворюють латеральні ядра вентрального рогу. Останні представлені, у переваж, скупченням великих і середніх нейронів, які чітко контактують між собою (рис. 61).

У дорсальних рогах і ядрі Кларка у цей період постнатального розвитку, в основному, виявляються поодинокі малі та середні нейрони овальної форми. Близьче до центрального каналу нейрони мають округлу форму та середні розміри. Такі клітини іноді утворюють групки по 2 – 3 нейрони.

Нервові клітини латеральних рогів, у більшості, мають також перикаріони середніх і малих розмірів із чіткими відростками. Разом із тим, поодинокі зустрічаються великі нейрони багатогранної форми.

Нейроплазма клітин містить чітко виражені глибокі базофільної зернистості, які заповнюють майже усю нейроплазму. Проте більшість нейронів мають розпливчасту структуру базофільної речовини (рис. 62).

Нуклеїнові кислоти у нейроплазмі рівномірно розподіляються у вигляді глибок. Ядерця і ядра гліальних клітин забарвлюються більш інтенсивно (++++) (рис. 63). Білки з високою активністю обмінних процесів найбільш спостерігаються у ядерці нейронів (++++), менше – у нейроплазмі (+++), найменше – у каріоплазмі (++).

Нервові клітини та їх ядра мають різний об'єм (табл. 7). Залежно від об'єму їхнє ядерно-цитоплазматичне відношення різне. Найбільший показник ЯЦВ спостерігаються у малих нервових клітинах – $0,297 \pm 0,042$, а найменший – у великих нейронах $0,082 \pm 0,003$.

**Морфометричні показники нервових клітин спинного мозку
добового собаки (M±m, n=10)**

Показники	Середні показники	По класах		
		великих нейронів	середніх нейронів	малих нейронів
Об'єм перикаріона, мкм ³	3534,91 ± 157,96	603,99 ± 347,08	3343,75 ± 75,66	1345,84 ± 49,32
Об'єм ядра, мкм ³	425,73 ± 15,860	603,99 ± 25,43	457,20 ± 20,02	235,84 ± 17,10
ЯЦВ	0,185 ± 0,011	0,082 ± 0,003	0,166 ± 0,007	0,297 ± 0,042

У собаки 1-місячного віку, порівняно з добовим, спостерігається достовірне збільшення у 4 рази ($P < 0,001$) площі поперечного зрізу спинного мозку, що дорівнює $6,63 \pm 0,14$ мм². При цьому сіра мозкова речовина займає $24,59 \pm 0,28$ % ($1,64 \pm 0,05$ мм²) площі мозку, а біла – $75,40 \pm 0,28$ % ($4,98 \pm 0,09$ мм²). Відношення сірої мозкової речовини до білої складає $21,93 \pm 0,68$ %, що в 1,5 рази ($P < 0,001$) достовірно менше, ніж такий показник собаки добового віку.

У сірій речовині спинного мозку собаки місячного віку виявляється значна кількість великих мультиполярних нейронів, розмішених, переважно, у вентральних ядрах. Популяція нервових клітин складає $16,48 \pm 0,58$ % великих, $60,53 \pm 0,53$ % середніх та $22,98 \pm 0,55$ % малих нейронів (рис. 64).

Найбільше клітин виявляється у латеральних ядрах вентрального рогу (рис. 65). Нейрони цих ядер відрізняються за морфометричними показниками перикаріонів, а саме – прогресивним збільшенням об'єму нейроплазми щодо об'єму ядра, що призводить до зменшення ядерно-цитоплазматичного відношення.

Центральні і медіальні ядра вентральних рогів представлені поодинокими нейронами великих та середніх розмірів багатогранної

форми, біля яких трапляються малі нервові клітини неправильно округлої форми.

Дорсальні роги сірої речовини містять нейрони, перикаріони яких видовженої та округлої форми. Такі клітини розміщені поодинокі і нерівномірно. Ядро Кларка собаки віком один місяць утворене поодинокими великими та середніми нейронами з відростками.

У латеральних рогах нейрони мають різні розміри. Вони розміщуються, в основному, нерівномірно. Великі та середні клітини мають видовжену форму (рис. 66), малі нейрони – округлу.

Гліальні клітини знаходяться у контакті із перикаріоном та відростками нейронів. Їх досить багато і розташовані вони групами по 3 – 4 і більше клітин (рис. 66).

Базофільна зернистість у нейроплазмі має рівномірне забарвлення із нечіткими глибками різних форм і розмірів (рис. 67).

Інтенсивність гістохімічних реакцій на виявлення нуклеїнових кислот та білкових сполук у нервових клітинах одномісячного собаки суттєво не відрізняється від попередньої вікової групи. Місця локалізації ДНК та РНК у нейронах виявляються глибками різних форм і розмірів (рис. 68). У нейроплазмі білок міститься у вигляді великих або малих глибок.

Середній об'єм перикаріонів нервових клітин, порівняно з таким показником добового собаки, достовірно зростає в 1,7 рази ($P < 0,001$) і дорівнює $6091,72 \pm 269,52$ мкм³. Середній об'єм ядра достовірно збільшується в 1,2 рази ($P < 0,01$) і дорівнює $543,23 \pm 22,82$ мкм³.

Середнє ядерно-цитоплазматичне відношення, відповідно, зменшується в 1,6 рази ($P < 0,001$) і складає $0,114 \pm 0,004$. Аналогічні зміни виявляються також при морфометричному дослідженні великих, малих та середніх нервових клітин (табл. 8).

У 6-місячного собаки, порівняно із 30-добовим, площа спинного мозку достовірно збільшується у 2,5 рази ($P < 0,001$) і становить $16,94 \pm 0,50$ мм². При цьому сіра мозкова речовина займає $13,35 \pm 0,11\%$ ($2,25 \pm 0,06$ мм²) площі мозку, а біла – $86,66 \pm 0,11\%$ ($14,69 \pm 0,44$ мм²). Відношення сірої мозкової речовини до білої складає $13,35 \pm 0,11\%$, що в 1,6 рази ($P < 0,001$) достовірно менше такого показника собаки 1-місячного віку.

**Морфометричні показники нейронів спинного мозку собаки
віком один місяць ($M \pm m$, $n=10$)**

Показники	Середні показники	По класах		
		великих нейронів	середніх нейронів	малих нейронів
Об'єм перикаріона, мкм^3	6091,72 \pm 269,52	13379,93 \pm 350,20	5611,001 \pm 118,41	2127,73 \pm 149,87
Об'єм ядра, мкм^3	543,23 \pm 22,82	942,43 \pm 56,54	550,55 \pm 21,80	237,59 \pm 21,76
ЯЦВ	0,114 \pm 0,004	0,075 \pm 0,004	0,116 \pm 0,005	0,137 \pm 0,011

Гістоархітектоніка спинного мозку у 6-місячного собаки має будову, аналогічну до попередніх вікових груп. Проте, у процесі диференціації нейрони набувають, у більшості випадків, багатогранної форми із чіткими відростками. Така будова переважно характерна для вентральних рогів спинного мозку (рис. 69, 70).

Нейрони сірої речовини спинного мозку відрізняються різним рівнем інтенсивності імпрегнації та забарвленням нейроплазми (рис. 70).

Кількість великих нервових клітин сірої речовини спинного мозку собаки цього віку становить – 27,56 \pm 0,61 %, середніх – 50,61 \pm 1,05 % і малих – 21,82 \pm 1,58 % (рис. 71).

Як свідчення чіткого розвитку у нервових клітинах білоксинтезуючого апарату, базофільна речовина у вигляді дрібної або крупнішої зернистості, рівномірно заповнює майже всю нейроплазму. У деяких нейронів базофільна зернистість міститься на периферії нейроплазми (рис. 72).

Нуклеїнові кислоти у нейроплазмі рівномірно розподіляються у вигляді малих та великих глибок (рис. 73). Місцями локалізації загальних білків у спинному мозку є нервові клітини та деякі гліальні клітини. У нервовій клітині білок розміщений у ядрі і нейроплазмі. Найбільша концентрація (++++) білків спостерігається в ядерцях.

Нейрони сірої речовини спинного мозку 6-місячного собаки, залежно від їх об'єму цитоплазми та ядер, мають різне ядерно-цитоплазматичне відношення (табл. 9).

**Морфометричні показники нейронів спинного мозку
шестимісячного собаки (M±m, n=10)**

Показники	Середні показники	По класах		
		великих нейроцитів	середніх нейроцитів	малих нейроцитів
Об'єм перикаріона, мкм ³	9101,81 ± 556,43	16023,26 ± 907,01	8175,98 ± 717,28	2575,18 ± 256,39
Об'єм ядра, мкм ³	688,60 ± 24,53	998,10 ± 45,39	689,91 ± 20,63	298,71 ± 29,50
ЯЦВ	0,104 ± 0,003	0,006 ± 0,002	0,107 ± 0,004	0,139 ± 0,008

Спинний мозок *статевозрілого собаки* має аналогічну будову щодо поперечної вікової групи (рис. 74). Проте його площа поперечного зрізу відносно поперечної вікової групи достовірно зростає в 1,2 рази ($P < 0,001$) і становить $21,31 \pm 0,34$ мм². При цьому сіра мозкова речовина займає $13,15 \pm 0,27$ % ($2,79 \pm 0,07$ мм²) площі мозку, а біла – $86,84 \pm 0,27$ % ($18,52 \pm 0,31$ мм²). Відношення сірої речовини до білої зменшується в 1,01 рази ($P > 0,05$) відносно поперечної вікової групи і становить $13,15 \pm 0,27$ %.

Перикаріони більшості нейронів мають багатогранну форму з вираженими відростками (рис. 75). Крім таких, виділяють малі й середні нейрони. За формою, в основному, переважають пірамідальні і багатогранні, округлі й овальні нервові клітини. Ядра округлої або овальної форми, в основному, знаходяться в центрі. Більшість ядер мають добре виражене велике ядрерце, яке міститься в центрі ядра або ексцентрично. У процесі диференціації малі нейрони набувають багатогранної форми із чіткими відростками. Великі нейрони переважно знаходяться на периферії сірої мозкової речовини.

Середні нейрони овальної, багатогранної або продовгуватої форми розміщуються частіше поодинокі, рідше – групами із 2 – 4 клітин, у середній частині вентрального рогу та біля великих нервових клітин. Водночас трапляються нервові клітини неправильної або ж витягнутої форми з чітко вираженими

відростками. Ці клітини розміщуються поодинокі по всій площі вентрального рогу (рис. 75).

У центральних зонах вентрального рогу трапляються переважно малі нейрони з перикаріонами округлої та овальної форми з вираженими відростками. Вони також формують групи, які складаються із 2 – 4 клітин. Останні виявляються в медіальних і латеральних краях вентрального рогу, а також на периферії.

Латеральні роги представлені, у більшості, великими нейронами, які формують симпатичне ядро цього рогу.

Нейроплазма клітин спинного мозку містить добре виражені глибки базофільної речовини, як свідчення чіткого розвитку у нервових клітинах білоксинтезуючого апарату. Вони знаходяться у вигляді дрібної або крупнішої зернистості, яка рівномірно заповнює всю цитоплазму (рис. 76). У деяких нервових клітинах базофільна речовина міститься на периферії нейроплазми.

Нуклеїнові кислоти виявляються у нейроплазмі клітин у вигляді глибок різної величини (рис. 77). Глибки найбільших розмірів знаходяться на периферії нейроплазми (рис. 78). Місцями локалізації загальних білків у спинному мозку є нервові клітини та гліальні клітини. У нервовій клітині білок розміщений у ядрі і нейроплазмі. Найбільша концентрація білків спостерігається в ядерцях (++++), дещо менша – в каріолемі (+++), і дуже мало (+) (майже відсутня) – у каріоплазмі. В нейроплазмі білок міститься у вигляді великих або малих зерен. Водночас інколи зустрічаються окремі нервові клітини, у яких кількість білків у нейроплазмі дещо менша і на препаратах вони дають слабку реакцію (+).

Загальний об'єм перикаріонів нейронів спинного мозку, їх ядер та ядерно-цитоплазматичне відношення різні (табл. 10): найбільше ЯЦВ виявляється у малих нервових клітин, найменше – у великих.

Серед нервових клітин спинного мозку статеві зрілого собаки є малі ($19,88 \pm 1,05 \%$), середні ($44,11 \pm 0,86 \%$) та великі ($36,01 \pm 0,45 \%$) (рис. 79).

Морфометричні показники нейронів спинного мозку статевозрілого собаки (M±m, n=10)

Показники	Середні показники	По класах		
		великих нейронів	середніх нейронів	малих нейронів
Об'єм перикаріона, мкм ³	12913,53 ± 915,41	21440,19 ± 677,60	9175,89 ± 570,58	3001,52 ± 163,24
Об'єм ядра, мкм ³	839,92 ± 59,54	1126,93 ± 53,69	725,76 ± 37,33	319,29 ± 19,80
ЯЦВ	0,08 ± 0,005	0,058 ± 0,003	0,093 ± 0,005	0,119 ± 0,004

Таким чином, дослідження морфологічних змін нервових елементів спинного мозку собаки у постнатальному періоді онтогенезу свідчить про значні перебудови його гістоструктури. Процес диференціації нейронів у всіх вікових групах собак обумовлений підвищенням функціонального навантаження на весь організм. Такі зміни обумовлені формуванням і певною диференціацією нервових клітин сірої речовини спинного мозку, морфометричними показниками гісто- та цитоструктур і відбуваються до настання статевої зрілості.

6.7. Морфологія спинного мозку домашньої свині

На поперечному зрізі грудного відділу спинного мозку домашньої свині, як і в інших домашніх тварин, в центрі знаходиться сіра, а на периферії – біла мозкова речовина.

Сіра мозкова речовина, що містить мультиполярні нервові клітини, представлена більш тонкими і короткими парними дорсальними рогами. Вентральні роги також потоншені й дещо видовжені, порівняно з такими в інших домашніх тварин (рис. 80). Вони з'єднані між собою сірою спайкою, через яку проходить центральний канал. Між дорсальними і вентральними рогами розміщені латеральні роги. Біла речовина утворена сукупністю

нервових волокон, що входять до складу провідних шляхів центральної нервової системи.

Площа поперечного зрізу спинного мозку становить $32,49 \pm 0,26$ мм². При цьому сіра мозкова речовина займає $7,58 \pm 0,08$ % ($2,46 \pm 0,03$ мм²) площі мозку, а біла – $92,41 \pm 0,08$ % ($30,02 \pm 0,25$ мм²). Відношення сірої мозкової речовини до білої у свині дорівнює $7,58 \pm 0,08$ %.

Нервові клітини у сірій мозковій речовині відрізняються між собою за формою та розмірами перикаріонів. Серед них виявляються малі, середні й великі нейрони. За формою перикаріонів, в основному, переважають зірчасті та багатогранні, округлі та овальні, грушоподібні, видовжені та пірамідальні клітини.

Ядра округлої або овальної форми, в основному, розміщуються в центрі або ексцентрично згідно з тілом нервових клітин. Більшість ядер мають виражене ядрце. Навколо нервових клітин розміщуються невеликі за розмірами гліальні клітини.

У дорсальних рогах міститься значна кількість малих мультиполярних нейронів, які знаходяться у центральній зоні, або ж віддалені один від одного. Більшість таких клітин мають овальну, округлу форму з вираженими ядрами. Також трапляються нейрони видовженої форми, їх ядра набувають форми перикаріону. Крім таких нервових клітин, у дорсальних рогах спинного мозку поодинокі зустрічаються середні і великі нейрони багатогранної та овальної форми з вираженими чіткими відростками. Ядра таких нервових клітин розміщені ексцентрично.

Ядро Кларка переважно утворене середніми нейронами, які розташовані по 2 – 3 клітини разом, і поодинокими великими нервовими клітинами, від яких відходять чітко виражені відростки. Ближче до сірої спайки і центрального каналу виявляються окремі малі нейрони овальної форми з чіткими відростками, ядра яких знаходяться в центрі клітин (рис. 81).

Нервові клітини латеральних рогів спинного мозку мають, у більшості випадків, середні розміри. Вони рівномірно розташовані по всій площі латерального рогу. Такі клітини, в основному, багатогранної форми. Разом із тим, на периферії зустрічаються нейрони видовженої форми з чітко вираженими відростками. Ці нейрони мають овальні ядра, які розміщуються ексцентрично. Поодинокі зустрічаються великі нейрони, перикаріони яких

зірчастої форми з чітко вираженими відростками та малі клітини овальної форми, які утворюють ядра проміжної зони. Медіальне проміжне ядро представлене нейронами неправильно-овальної форми із відростками, які знаходяться на одному із полюсів перикаріону. Такі клітини відрізняються різним рівнем метаболічної активності, про що свідчить неоднакова інтенсивність імпрегнації їх нейроплазми. Латеральне проміжне ядро, у більшості, представлене дифузно розсіяними малими та середніми нейронами овальної форми із чіткими відростками.

Вентральні роги сірої речовини спинного мозку представлені надзвичайно великими нервовими клітинами, об'єм перикаріонів яких становить від 22424,69 до 44535,93 мкм³. Такі клітини мають багатогранну і зірчасту форму, з чітко вираженими ядрами (рис. 82). Такі клітини розміщені поодинокі, рідше – групками по 2 – 3 нейрони, утворюють латеральні ядра вентрального рогу. Біля кожної такої великої нервової клітини розміщуються 1 – 2 середні клітини з об'ємом від 10219,58 до 15241,78 мкм³. Великі мотонейрони, відростки яких прямують у білу речовину, розміщуються на периферії латеральної і медіальної зон вентрального рогу (рис. 83).

Великі нервові клітини, які мають видовжену (рис. 84), багатогранну (рис. 85) форму та велике ядро, розміщені поодинокі в центральній зоні вентрального рогу. Вони утворюють центральні моторні ядра. Середні клітини цієї зони мають овальну або видовжену форму, розміщуються групками із 2-4 клітин.

У центральній ділянці вентрального рогу також зустрічаються малі нейрони з об'ємом перикаріонів від 1077,50 до 4671,81 мкм³, округлої та овальної форми з вираженими відростками. Вони розміщуються групами по 2 – 4 клітини. Водночас поодинокі малі нервові клітини округлої форми також зосереджуються в медіальній зоні вентрального рогу, утворюючи медіальне ядро вентрального рогу, та на периферії сірої речовини.

Нейроплазма нервових клітин спинного мозку містить виражені глибоки базофільної зернистості, що свідчить про інтенсивний розвиток у них білоксинтезуючого апарату, який знаходиться у вигляді дрібної або крупнішої зернистості, рівномірно заповнюючої майже всю нейроплазму (рис. 86). У деяких нервових клітин така зернистість міститься на периферії нейроплазми. У великих нервових клітин глибоки виявляються у вигляді досить чітко

вираженої зернистості, у малих – вони менші за розмірами і щільніше заповнюють нейроплазму.

Найбільшим вмістом нуклеїнових кислот та білкових сполук є нервові клітини сірої речовини спинного мозку та ядра гліальних клітин, де нуклеїнові кислоти та загальні білки рівномірно розподіляються у вигляді глибок (рис. 87). Концентрація останніх залежить від величини нервових клітин. Так, РНК у малих клітин заповнює щільно всю нейроплазму рівномірним скупченням глибок, невеликих розмірів. У великих нейронах такі глибки більших розмірів.

Місцями локалізації загальних білків у спинному мозку є нейрони та гліальні клітини. У нервовій клітині “сумарні білки” виявляються в нейроплазмі та ядрі. Найбільша концентрація (++++) білків спостерігається в ядерцях. У нейроплазмі білок міститься у вигляді глибок, концентрація яких залежить від типу та розміщення нейронів. Водночас інколи зустрічаються окремі нервові клітини, в яких кількість білків у нейроплазмі дещо менша (++) і на гістопрепаратах вони дають слабку реакцію.

Морфометричні дослідження спинного мозку свині свідчать про виражену диференціацію нервових клітин, які мають різні розміри, що суттєво виражається в кількісному співвідношенні малих, середніх і великих нервових клітин. У відсотках найбільше зустрічається середніх нейронів ($52,04 \pm 0,42$ %). На великі та малі клітини припадає $23,99 \pm 0,56$ % та $23,96 \pm 0,38$ %.

Середній показник об'єму перикаріонів нервових клітин спинного мозку свиней дорівнює $11455,26 \pm 613,63$ мкм³. Об'єм перикаріонів малих нервових клітин становить $3054,87 \pm 171,81$ мкм³, середніх – $9915,76 \pm 303,33$ мкм³, великих – $23191,26 \pm 1281,07$ мкм³. Середній показник об'єму ядер нервових клітин дорівнює $957,84 \pm 46,60$ мкм³. Об'єм ядер малих нейронів становить $419,74 \pm 34,16$ мкм³, середніх – $943,41 \pm 46,53$ мкм³ та великих – $1527,18 \pm 118,43$ мкм³. Ядерно-цитоплазматичне відношення є неоднаковим у малих, середніх та великих клітинах. Найбільший цей показник виявлений у малих нервових клітинах, а найменший – у великих клітинах, що, в свою чергу, залежить від морфофункціонального стану нейронів, рівня метаболічних процесів у самій клітині та процесу їх диференціювання. Так, середнє ядерно-цитоплазматичне відношення дорівнює $0,119 \pm 0,005$. ЯЦВ малих

нервових клітин становить $0,176 \pm 0,015$, середніх – $0,114 \pm 0,006$, великих – $0,074 \pm 0,005$.

Таким чином, виявлені нами особливості мікроскопічної будови грудного відділу спинного мозку у статевозрілої свині дають можливість з'ясувати рівень морфологічного стану нервової системи, що є об'єктивним критерієм оцінки розвитку організму та перебігу фізіологічних процесів в організмі тварин.

6.8. Морфологія спинного мозку бика свійського

Мікроскопічна будова спинного мозку бика свійського має загальну подібну архітектуру, яка властива іншим видам досліджуваних тварин на всіх етапах філогенетичного розвитку. Проте аналіз морфометричних даних свідчить, що найбільші показники площі спинного мозку виявляються у бика. Так, площа поперечного розрізу грудного відділу його спинного мозку становить $73,45 \pm 0,84$ мм². Це більше у 2,2 рази ($p < 0,001$), ніж у свині; у 3,4 рази ($p < 0,001$), ніж у собаки; у 8,3 рази ($p < 0,001$), ніж у кроля; у 10,1 рази ($p < 0,001$), ніж у курки; у 127,3 рази ($p < 0,001$), ніж у ящірки; у 44,5 рази ($P < 0,001$), ніж у жаби і в 46,4 рази, ніж у коропа. Площа сірої мозкової речовини займає $9,74 \pm 0,13$ % ($7,16 \pm 0,14$ мм²) площі мозку, площа білої – $90,25 \pm 0,13$ % ($66,28 \pm 9,74$ мм²). Відношення сірої до білої мозкової речовини у бика дорівнює $9,74 \pm 0,13$ %, що достовірно більше майже в 1,3 рази ($P < 0,001$) за такий показник у свині; в 1,3 рази ($P < 0,001$) менше, ніж у собаки; в 1,1 рази ($P < 0,01$) більше, ніж у кроля; у 1,6 рази ($P < 0,001$) менше, ніж у курки; у 3,7 рази ($P < 0,01$) менше, ніж у ящірки; у 4,2 рази ($P < 0,001$) менше, ніж у жаби; у 2,7 рази ($P < 0,01$) менше, ніж у коропа.

За нашими дослідженнями, такі морфометричні показники грудного відділу спинного мозку у хребетних тварин, а саме: площа поперечного розрізу, її сірої та білої мозкової речовин залежать від перебування тварин на певному етапі філогенетичного становлення: риби, амфібії, плазуни, птахи, ссавці.

На поперечному зрізі спинного мозку бика видно в центрі добре виражену сіру, а на периферії – білу мозкову речовину. У центрі спинного мозку проходить центральний канал, його стінка

побудована із епендимоцитів, які нещільно прилягають один до одного. Дорсальні роги сірої речовини короткі. Вентральні – ширші і довші, з'єднані між собою сірою спайкою. Між дорсальними та вентральними рогами виражені латеральні роги (рис. 88).

У сірій речовині містяться мультиполярні нейрони, клітини глії, мієлінові та безмієлінові нервові волокна. Розміщуються нервові клітини у сірій речовині нерівномірно. Вони формують ядра або ж поодинокі розсіяні в сірій речовині спинного мозку.

Серед них можна виділити великі, середні та малі нервові клітини. Форма перикаріонів нервових клітин різна, що, у свою чергу, залежить від розміщення їх в певних ділянках сірої речовини спинного мозку та від розмірів клітин. В основному, зустрічаються багатогранні, зірчасті, веретеноподібні, видовжені, округлі та овальні нейрони. Малі за розмірами нервові клітини мають овальну, округлу, рідше – неправильно-округлу форми, середні – округлу, овальну, веретеноподібну, у великих нервових клітинах домінує багатогранна форма з чітко вираженими відростками.

Ядра великих нервових клітин мають переважно округлу форму, рідше – овальну, в основному знаходяться в центрі клітин, рідше – ексцентрично (рис. 89). У нейроцитів видовженої форми ядра мають овальну форму та розміщуються ексцентрично. Більшість ядер мають добре виражене ядрце, яке знаходиться у центрі каріоплазми.

Дорсальні роги спинного мозку бика представлені, переважно, малими нейронами з ледь помітними відростками. Також зустрічаються поодинокі нервові клітини великих розмірів з вираженими відростками та наявністю округлих ядер, які розміщені ексцентрично.

Ядро Кларка переважно утворене поодинокими великими нервовими клітинами неправильної, багатогранної форми, з чітко вираженими довгими відростками та ексцентрично розміщеними ядрами. У ньому виявляються також середні нейрони, які розміщуються біля великих нейронів. Останні мають видовжену форму з вираженими відростками. Ядра таких нервових клітин розміщені ексцентрично. Разом із тим, поодинокі зустрічаються малі нейрони округлої форми з чітко вираженими великими округлими та неправильно-округлими ядрами, які розміщуються ексцентрично. Структурна організація нейронів дорсального ядра

Кларка характеризується світлою нейроплазмою і густою сіткою нейрофібрил, які розміщені в нейроплазмі клітин та у відростках. Ядерця нейронів мають слабо виражену забарвленість. Ближче до сірої спайки і центрального каналу розміщуються окремі нейрони середніх розмірів з чіткими відростками.

Гліальні клітини сірої речовини нерівномірно поодинокі розміщені біля нервових клітин.

Латеральні роги спинного мозку великої рогатої худоби чітко сформовані. Їх нервові клітини, зазвичай, мають малі та середні розміри. Вони розміщуються як по всій площі латерального рогу, так і утворюють скупчення клітин різної форми та розмірів. Такі скупчення нейронів утворюють групки із 3 – 7 клітин, що формують ядро латерального рогу (рис. 90).

Латеральне проміжне ядро сірої речовини латерального рогу спинного мозку на периферії містить скупчення малих нейронів, які розміщуються групками по 5 – 7 клітин (рис. 90). Такі нейрони, в основному, видовженої, округлої, веретеноподібної форми, в яких дендрити знаходяться на одному із полюсів нейрона. Ядра таких клітин мають видовжену форму і розміщуються в центрі нейроплазми. Гліальні клітини з вираженими ядрами та маленьким обідком цитоплазми розміщені поодинокі. Великі мультиполярні нейрони зустрічаються рідше. Вони розміщені поодинокі, мають багатогранну та веретеноподібну форму з округлим ядром, яке розміщене в центрі нейрона. Відростки таких клітин знаходяться на протилежних полюсах нейрона.

Нервові клітини проміжної зони медіальної сторони, латерального рогу, представлені поодинокими дифузно розташованими малими нейронами. Середні та великі нервові клітини частіше розміщуються разом і формують групки із 3 нейронів. Такі клітини мають видовжену або ж зіркоподібну форму, як правило, з ексцентрично розміщеними ядрами. Їх відростки виражені в основі нейрона. Гліальні клітини рідко контактують із нейролемою клітин.

У вентральних рогах нервові клітини значно більші за розмірами, на відміну від таких, які виявляються у дорсальних та латеральних рогах. У них добре розвинені відростки, що свідчить, можливо, про морфофункціональний стан клітин, передачу нервових імпульсів до робочих органів.

Найбільша кількість мотонейронів представлена великими і середніми клітинами багатогранної форми з вираженими відростками та чіткою сіткою нейрофібрил у нейроплазмі.

Великі мотонейрони, перикаріони яких мають, переважно, багатогранну, зірчасту форму та виражене велике ядро, розміщені групами по 4 – 8 нейронів у центральній зоні вентрального рогу. Нейрони середніх розмірів, овальної, продовгуватої форми, розміщуються частіше поодинокі в центральній зоні, а також біля великих нейронів. Малі нервові клітини округлої та овальної форми знаходяться по всій ділянці центральної зони. Такі клітини у латеральних і медіальних ділянках розміщуються групами по 2 – 3 клітин.

У латеральній зоні вентрального рогу знаходяться мотонейрони переважно великих розмірів. Вони формують ядра, які складаються з окремих скупчень із 2 – 3 мотонейронів.

Медіальна зона представлена поодинокими середніми за розмірами мотонейронами овальної та неправильно-округлої форми. Також зустрічаються великі нервові клітини. Останні мають зірчасту та видовжену форму. Їх ядра округлі, знаходяться в центрі клітини. Такі нейрони формують групи із 4 – 5 клітин.

На периферії медіальної зони вентрального рогу зустрічаються поодинокі великі нейрони видовженої форми з вираженим ядром у центрі. Нейрони малих розмірів, на відміну від великих і середніх, у вентральному розі не формують груп, а розташовані дифузно по всій площі.

Гліальні клітини вентральних рогів нерівномірно розміщені біля мотонейронів, іноді формують групи із 3 – 4 гліоцитів.

Водночас у вентральному розі поодинокі розміщені нейрони, у яких відростки знаходяться на одному із полюсів клітин.

У сірій речовині спинного мозку найбільше малих нейронів ($47,91 \pm 0,32$ %) від загальної кількості нервових клітин. У таких нейронах об'єм перикаріонів коливається від 757 мкм^3 до 6222 мкм^3 . Друге місце займають середні нейрони ($33,70 \pm 0,46$ %). Їх об'єм перикаріонів становить від 7892 мкм^3 до 22723 мкм^3 . Найменше виявляється великих клітин ($18,37 \pm 0,50$ %) з об'ємом перикаріонів від 25297 мкм^3 до 76629 мкм^3 .

Нейроплазма клітин містить глибки у вигляді дрібної або крупнішої зернистості. Так, глибки у нейроплазмі нейронів заповнюються рівномірно або їх більше виявляється на одному із полюсів нейрона, залежно від функції і розмірів клітин. У великих нейронах глибки базofilної зернистості збільшуються та набувають досить чіткої форми. Особливо такі явища спостерігаються у мультиполярних нейронах (рис. 91). Середні та малі нервові клітини характеризуються дрібною зернистістю.

Найбільшим вмістом локалізації нуклеїнових кислот та білкових сполук характеризуються нервові клітини (++++) сірої речовини спинного мозку та ядра (++++) гліальних клітин. Концентрація ДНК та РНК виявляється у нейроплазмі та в ядрах, де вони, в більшості, рівномірно розподіляються у вигляді глибок різної величини, а також в їх ядерцях, які забарвлюються більш інтенсивно (рис. 92). У нервовій клітині переважна локалізація “сумарного білка” виявляється в нейроплазмі та ядрі. Найбільша концентрація білків спостерігається в ядерцях (++++) (рис. 93). У нейроплазмі білок міститься у вигляді глибок (+++), концентрація якого залежить від типу та розміщення нейронів. Водночас інколи зустрічаються окремі нервові клітини, в яких кількість білків у нейроплазмі дещо менша (++) і на гістопрепаратах вони дають слабку реакцію.

Отримані результати морфометричних досліджень свідчать, що об’єм їх перикарионів нейронів та їх ядер спинного мозку бика є найбільший серед усіх домашніх тварин (табл. 11).

Таблиця 11

Морфометричні показники нервових клітин спинного мозку бика свійського (M±m, n=10)

Показники	Середні показники	По класах		
		великих нейронів	середніх нейронів	малих нейронів
Об’єм перикариона, мкм ³	13403,48 ± 908,216	36486,48 ± 1904,86	14430,38 ± 573,18	3804,59 ± 166,91
Об’єм ядра, мкм ³	940,62 ± 43,48	1881,18 ± 109,01	990,51 ± 46,84	543,84 ± 25,36
ЯЦВ	0,131 ± 0,007	0,056 ± 0,003	0,0781 ± 0,0038	0,198 ± 0,011

Таким чином, еволюційний підхід до вивчення гістоархітекtonіки спинного мозку у хребетних тварин дає можливість встановити закономірності становлення оптимальних взаємовідношень їх складових (поперечного зрізу спинного мозку, нейронів, гліальних клітин, нервових відростків тощо) стосовно історичного рівня розвитку організму тварин залежно від їх рухової активності та перебування на тій чи іншій сходинці філогенезу.

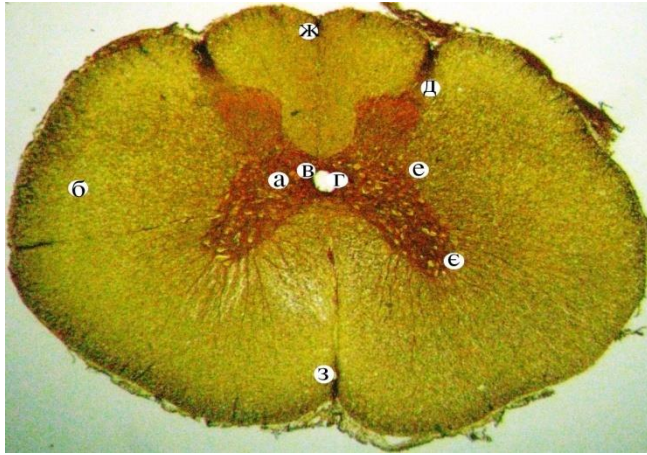


Рис. 1. Поперечний зріз спинного мозку статевно зрілого кроля: а – сіра речовина; б – біла речовина; в – сіра спайка; г – центральний канал; д – дорсальні роги; е – латеральні роги; е – вентральні роги сірої речовини; ж – дорсальна серединна борозна і перегородка; з – вентральна серединна щілина. Більшовський-Грос. × 32.

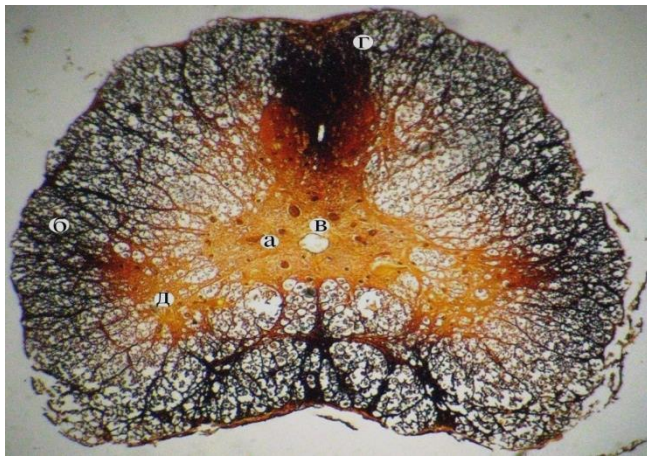


Рис. 2. Поперечний розріз спинного мозку коропи: а – сіра речовина; б – біла речовина; в – центральний канал; г – дорсальні роги; д – вентральні роги. Рамон-і-Кахаль. × 32.



Рис. 3. Фрагмент мікроскопічної будови спинного мозку коропа: а – гігантська нервова клітина; б – ядро; в – відросток нервової клітини; г – ядра гліальних клітин. Гематоксилін та еозин. × 400.

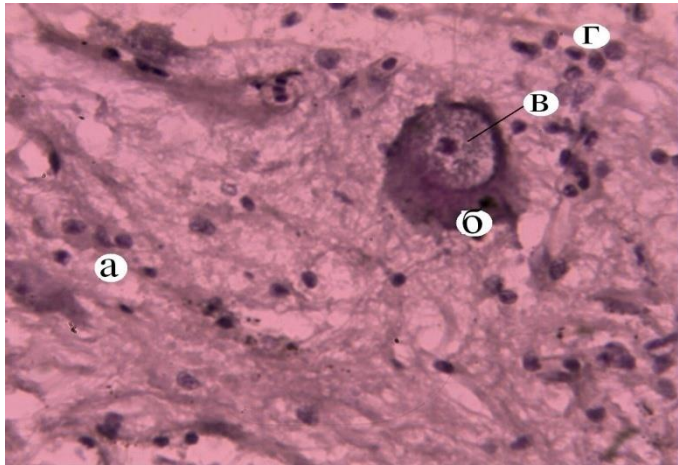


Рис. 4. Фрагмент мікроскопічної будови спинного мозку коропа: а – сіра речовина; б – мала нервова клітина; в – ядро; г – ядра гліальних клітин. Гематоксилін та еозин. × 400.

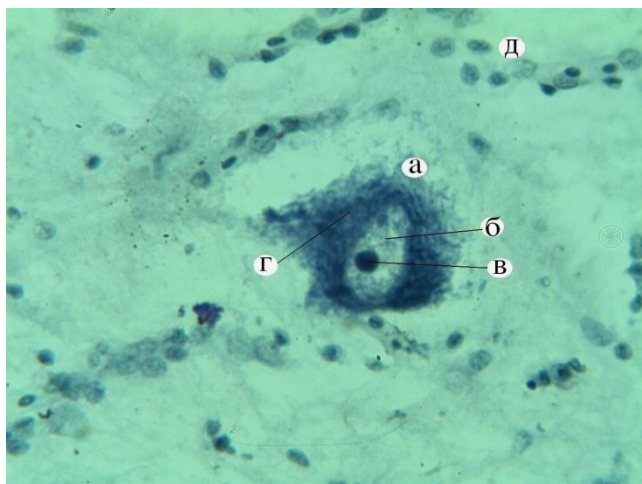


Рис. 5. Фрагмент мікроскопічної будови спинного мозку корапа: а – нервова клітина; б – ядро; в – ядерце; г – базофільна речовина; д – клітини нейроглії. Нісль. × 400.

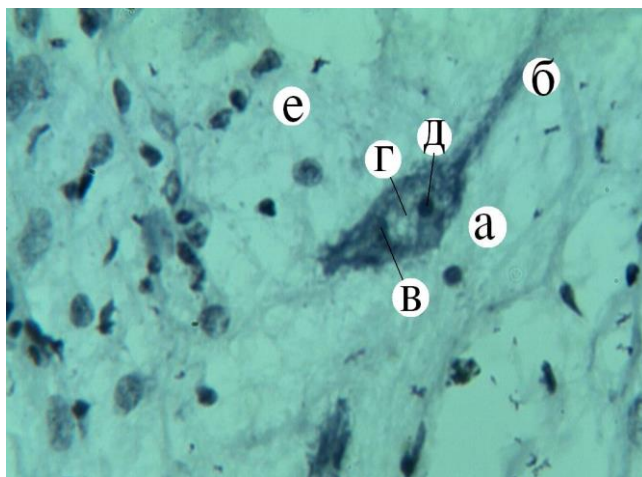


Рис. 6. Локалізація та розподіл нуклеїнових кислот у нейронах спинного мозку корапа: а – нейрон; б – відросток нейрон; в – нейроплазма; г – ядро; д – ядерце; е – клітини нейроглії. Ейнарсон. × 400.

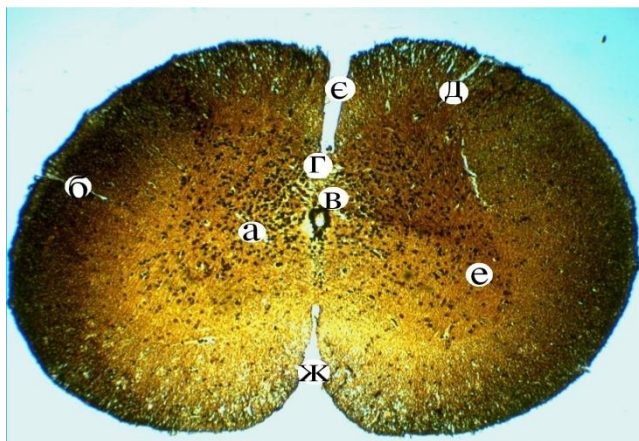


Рис. 7. Поперечний зріз спинного мозку ставкової жаби: а – сіра речовина; б – біла речовина; в – центральний канал; г – сіра спайка; д – дорсальні роги; е – вентральні роги; е – дорсальна серединна борозна і перегородка; ж – вентральна серединна щілина. Більшовський-Грос. × 32.

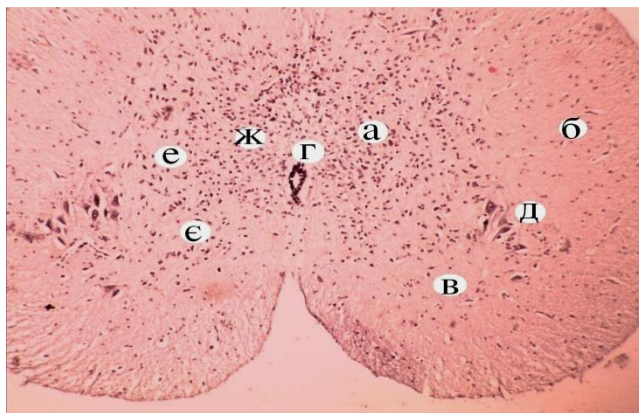


Рис. 8. Фрагмент поперечного зрізу спинного мозку ставкової жаби: а – сіра речовина; б – біла речовина; в – вентральний ріг; г – центральний канал; д – скупчення нервових клітин у латеральній ділянці вентрального рогу; е – скупчення нервових клітин у бічній проміжній ділянці; е – нейрони у центральній проміжній ділянці; ж – ядра гліальних клітин. Гематоксилін та еозин. × 80.

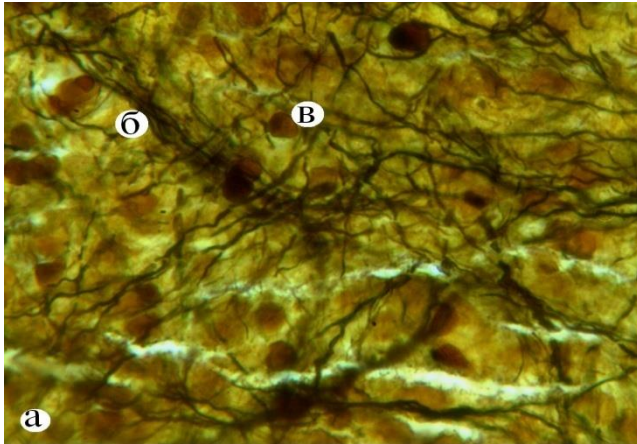


Рис. 9. Фрагмент мікроскопічної будови спинного мозку ставкової жаби: а – сіра речовина; б – нервові волокна; в – ядра гліальних клітин. Більшовський-Грос. $\times 400$.

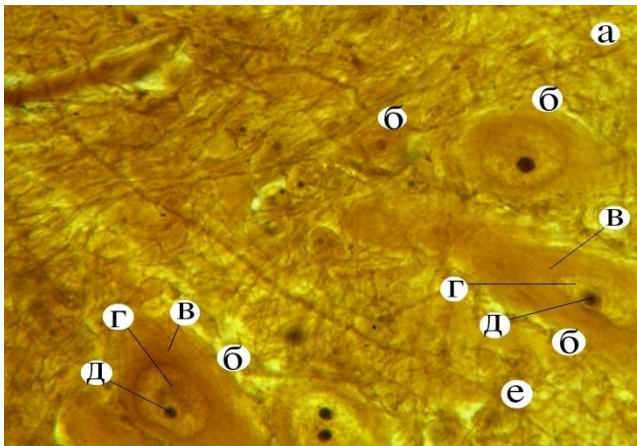


Рис. 10. Фрагмент мікроскопічної будови спинного мозку жаби: а – сіра речовина; б – перикаріон; в – нейроплазма; г – ядро; д – ядерце; е – ядра гліальних клітин. Більшовський-Грос. $\times 400$.

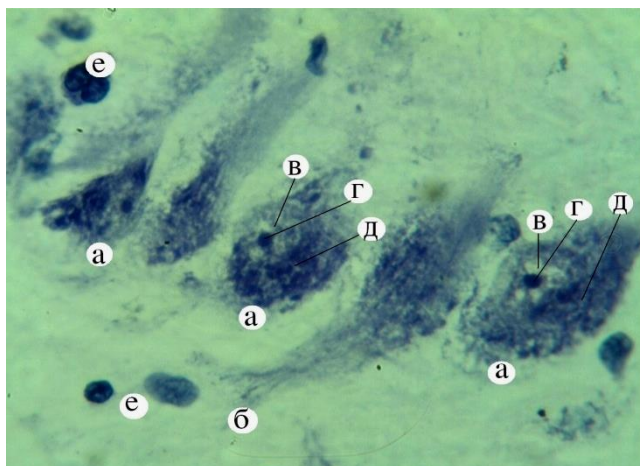


Рис. 11. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку ставкової жаби: а – нейрони; б – відростки нервових клітин; в – ядро; г – ядерце; д – базофільна зернистість; е – клітини нейроглії. Ніссль. $\times 400$.

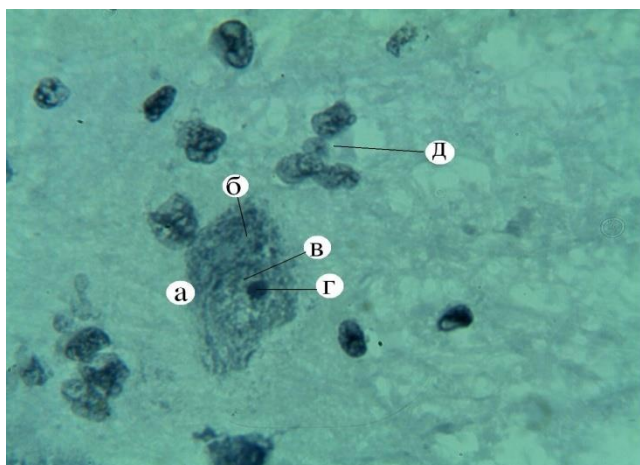


Рис. 12. Локалізація та розподіл нуклеїнових кислот у нейронах спинного мозку жаби: а – нейрон; б – нейроплазма; в – ядро; г – ядерце; д – клітини нейроглії. Ейнарсон. $\times 400$.

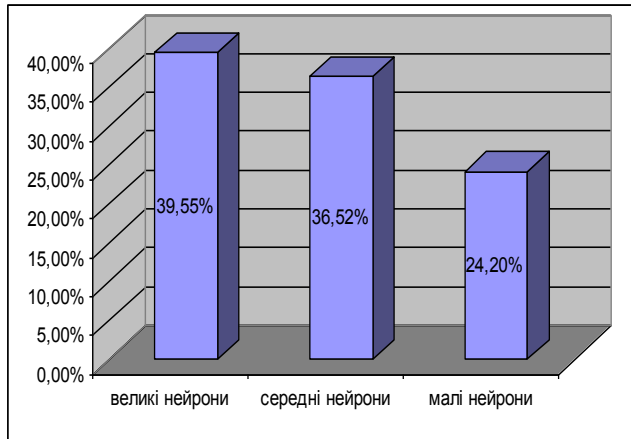


Рис. 13. Популяція нервових клітин у сірій речовині спинного мозку ставкових жаб.

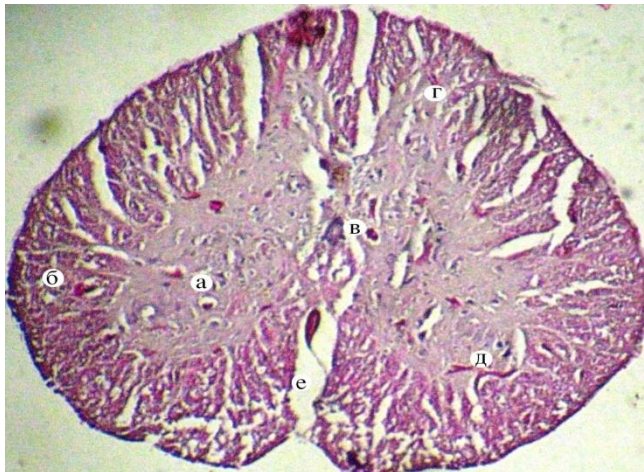


Рис. 14. Поперечний зріз спинного мозку ящірки: а – сіра речовина; б – біла речовина; в – центральний канал; г – дорсальні роги; д – вентральні роги; е – вентральна серединна щілина. Гематоксилін та еозин. $\times 56$.

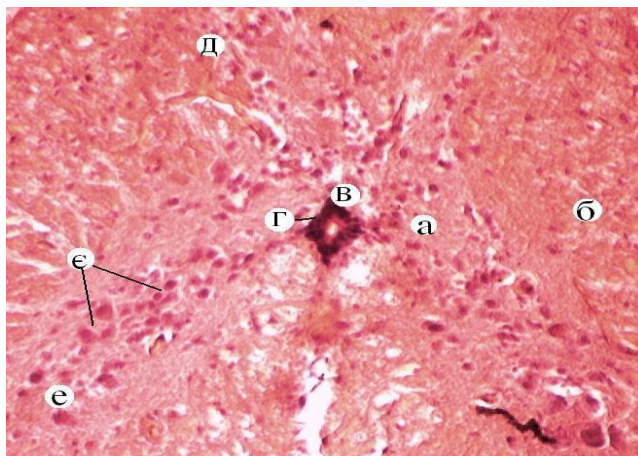


Рис. 15. Фрагмент мікроскопічної будови сірої речовини спинного мозку ящірки: а – сіра речовина; б – біла речовина; в – центральний канал, г – епендімоцити центрального каналу; д – дорсальні роги; е – вентральні роги; е – скупчення нервових клітин. Гематоксилін та еозин. $\times 80$.

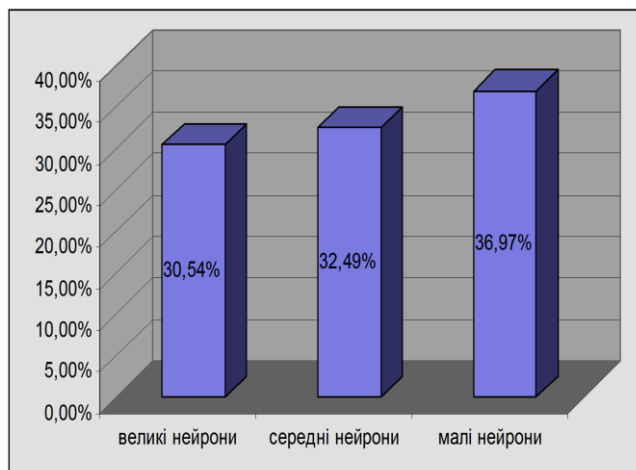


Рис. 16. Популяція нервових клітин у сірій речовині спинного мозку ящірки.

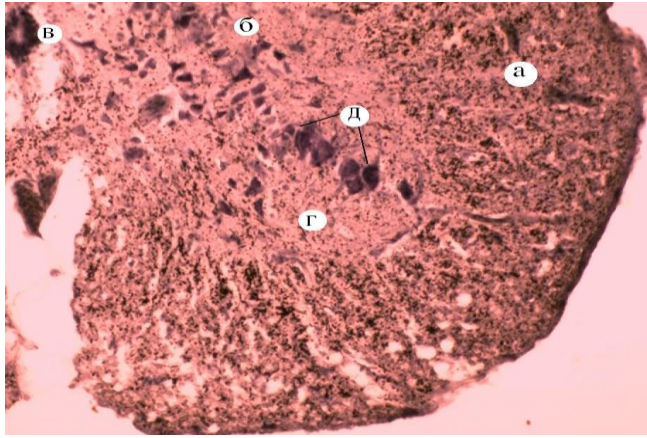


Рис. 17. Фрагмент мікроскопічної будови сірої речовини спинного мозку ящірки: а – біла речовина; б – сіра речовина; в – центральний канал; г – вентральний ріг сірої речовини; д – скупчення нервових клітин. Гематоксилін та еозин. $\times 80$.

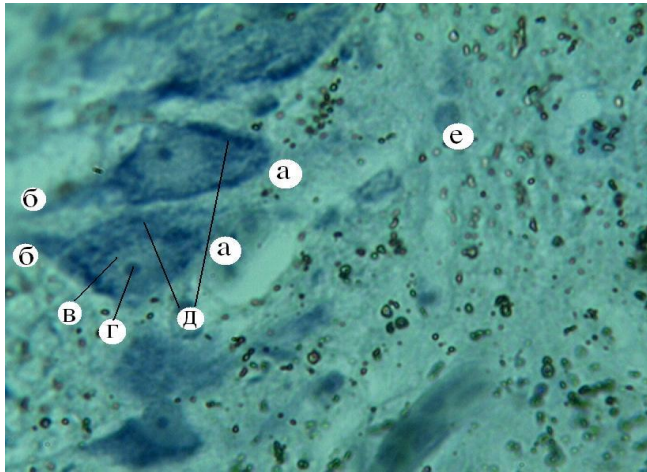


Рис. 18. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку ящірки: а – нервова клітина; б – відросток нервової клітини; в – ядро; г – ядреце; д – базофільна речовина; е – клітини нейроглії. Нісль. $\times 400$.

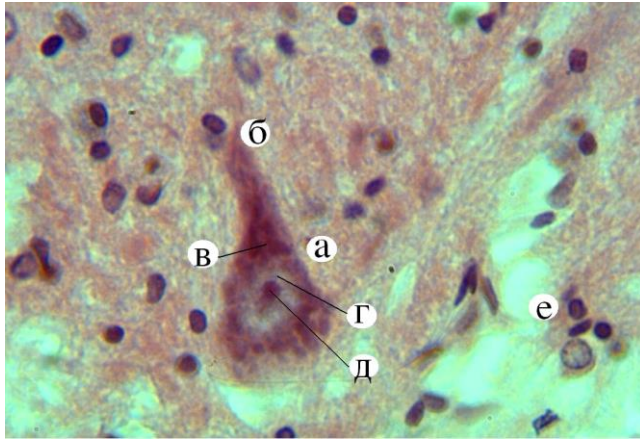


Рис. 19. Локалізація та розподіл нуклеїнових кислот у нейронах спинного мозку ящірки: а – нейрон; б – відросток нейрона; в – нейроплазма; г – ядро; д – ядерце; е – клітини нейроглії. Браше. × 400.

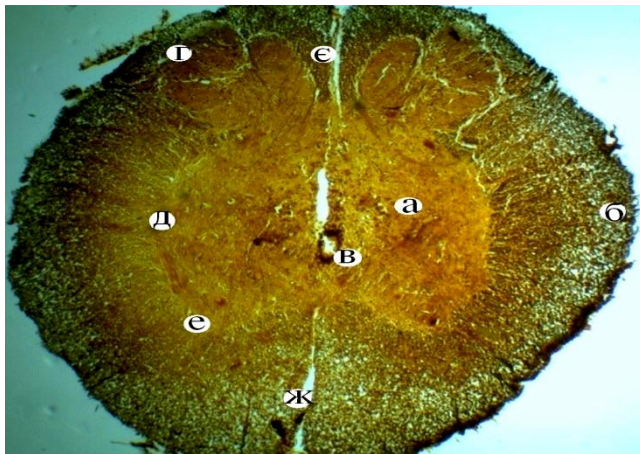


Рис. 20. Поперечний зріз спинного мозку добової курки: а – сіра речовина; б – біла речовина; в – центральний канал; г – дорсальні роги; д – латеральні роги; е – вентральні роги; е – дорсальна серединна борозна і перегородка; ж – вентральна серединна щілина. Більшовський-Грос. × 32.

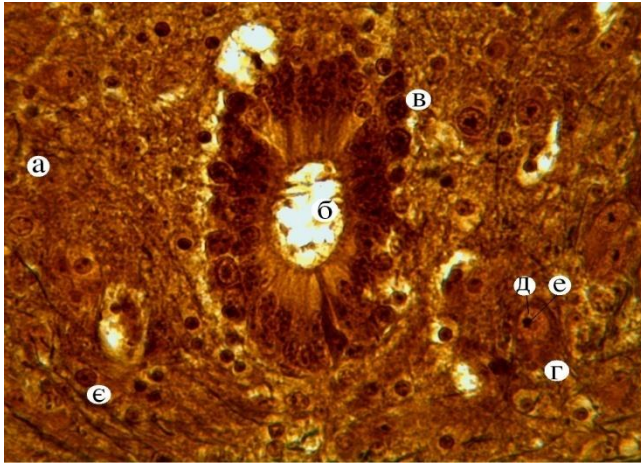


Рис. 21. Поперечний зріз спинного мозку добового курчати: а – сіра речовина; б – центральний канал; в – клітини-ependимоти; г – нервова клітина; д – ядро; е – ядро; є – ядра гліальних клітин. Більшовський-Грос. $\times 120$.

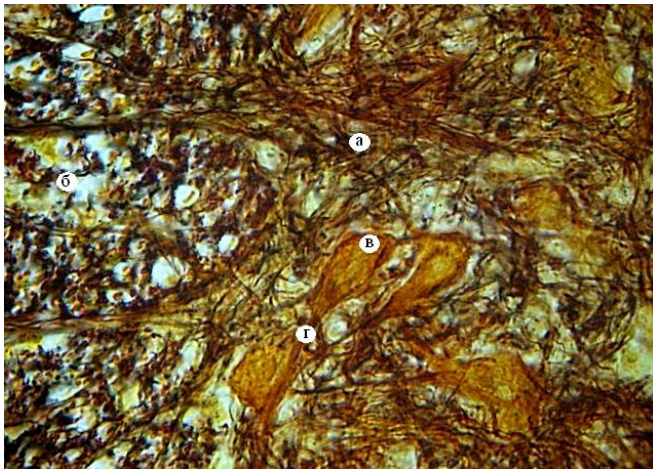


Рис. 22. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку добового курчати: а – сіра речовина; б – біла речовина; в – нервова клітина; г – відростки нервової клітини. Рамон-і-Кахаль. $\times 280$.

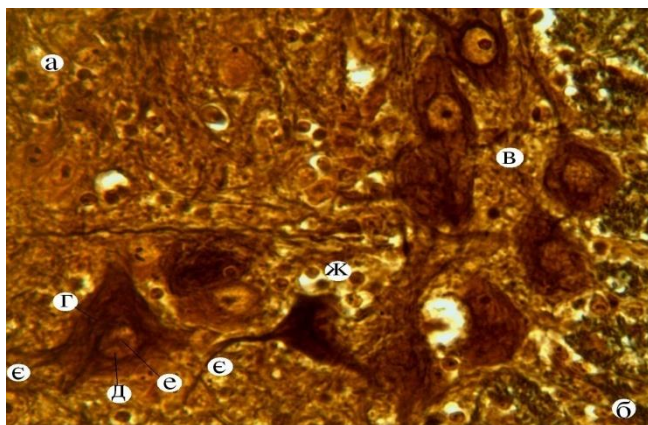


Рис. 23. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку добового курчати: а – сіра речовина; б – біла речовина; в – скупчення нервових клітин; г – нейрофібрили; д – ядро; е – ядерце; е – відростки нервової клітини; ж – ядра гліальних клітин. Більшовський-Грос. × 280.

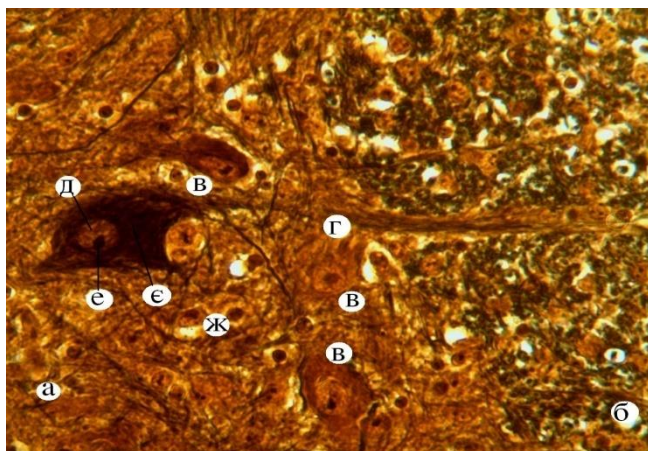


Рис. 24. Мікроскопічна будова спинного мозку добового курчати: а – сіра речовина; б – біла речовина; в – нервові клітини; г – відросток нервової клітини; д – ядро; е – ядерце; е – нейрофібрили; ж – ядра гліальних клітин. Більшовський-Грос. × 80.

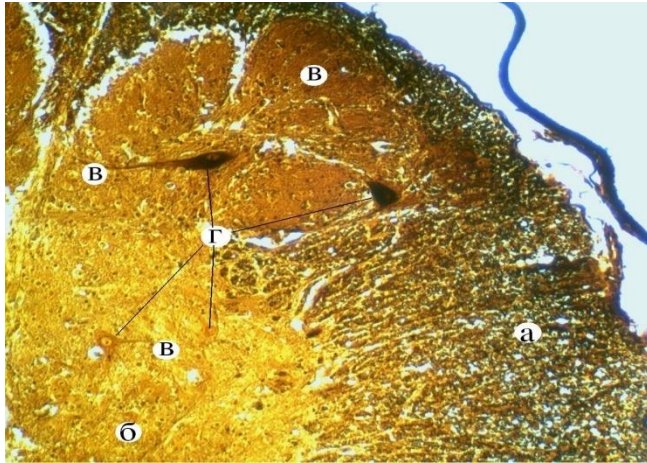


Рис. 25. Мікроскопічна будова дорсального рогу спинного мозку добового курчати: а – біла речовина; б – сіра речовина; в – дорсальний ріг; г – нейрони; д – відростки нейронів. Більшовський-Грос. × 80.

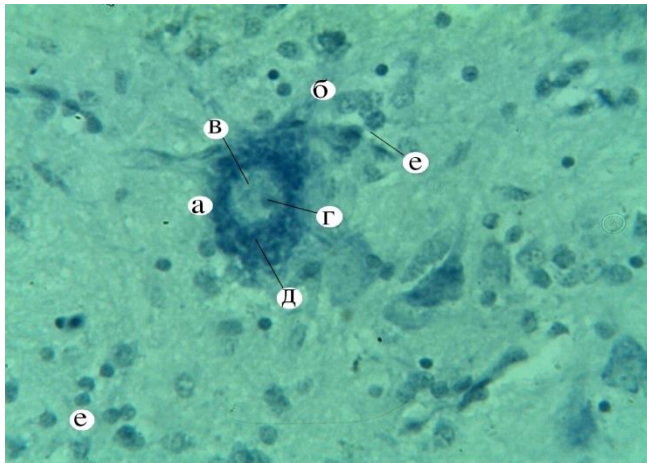


Рис. 26. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку добового курчати: а – нервова клітина; б – відросток нервової клітини; в – ядро; г – ядерце; д – базофільна речовина; е – клітини нейроглії. Нісслє. × 400.

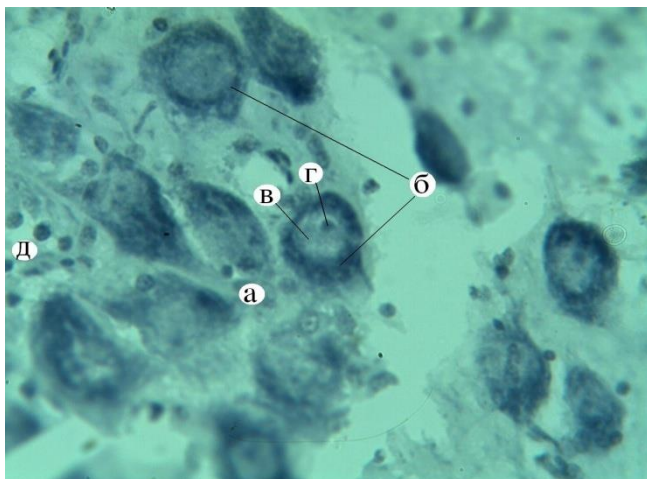


Рис. 27. Локалізація та розподіл нуклеїнових кислот у нейронах спинного мозку добового курчати: а – нейроцити; б – нейроплазма; в – ядро; г – ядерце; д – клітини нейроглії. Ейнарсон. $\times 400$.

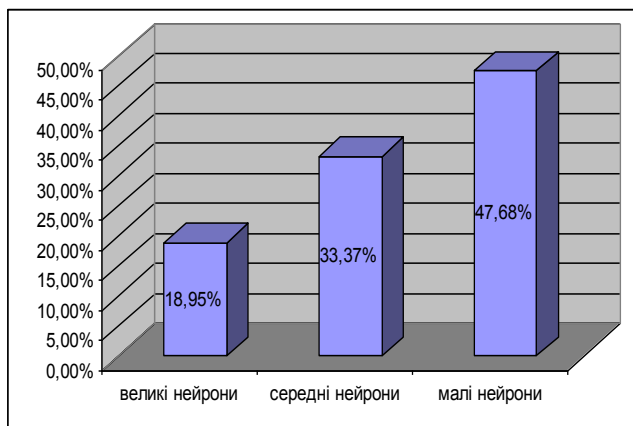


Рис. 28. Популяція нервових клітин у сірій речовині спинного мозку добового курчати.

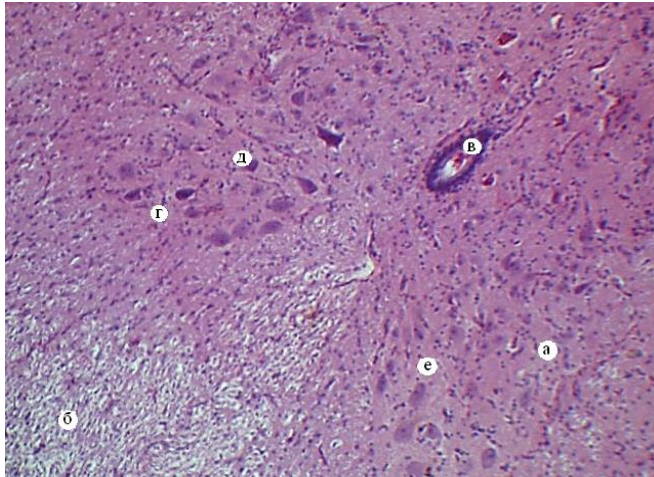


Рис. 29. Мікроскопічна будова спинного мозку одномісячного курчати: а – сіра речовина; б – біла речовина; в – центральний канал; г – вентральний ріг; д – нервові клітини; е – ядра гліальних клітин. Гематоксилін та еозин. х 120.

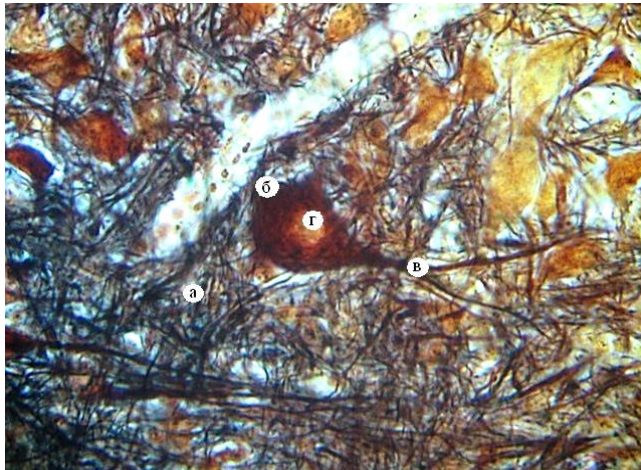


Рис. 30. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку одномісячного курчати: а – сіра речовина; б – нейрони; в – відростки нервової клітини; г – ядро. Рамон-і-Кахаль. х 280.

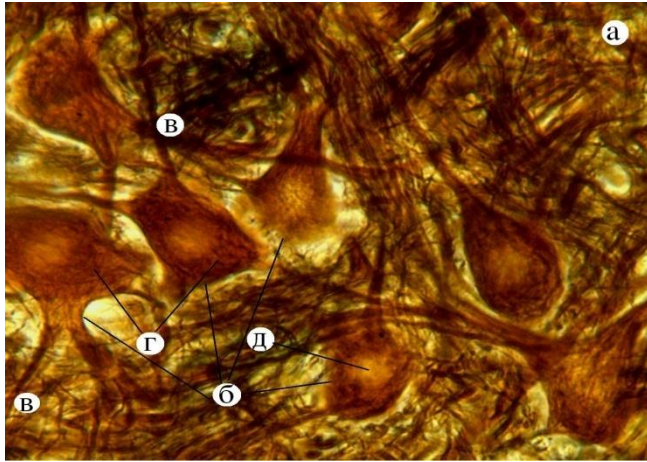


Рис. 31 Фрагмент мікроскопічної будови спинного мозку одномісячного курчати: а – сіра речовина; б – нервові клітини; в – відростки нервових клітин; г – нейрофібрили; д – ядро. Рамон-і-Кахаль. х 400.

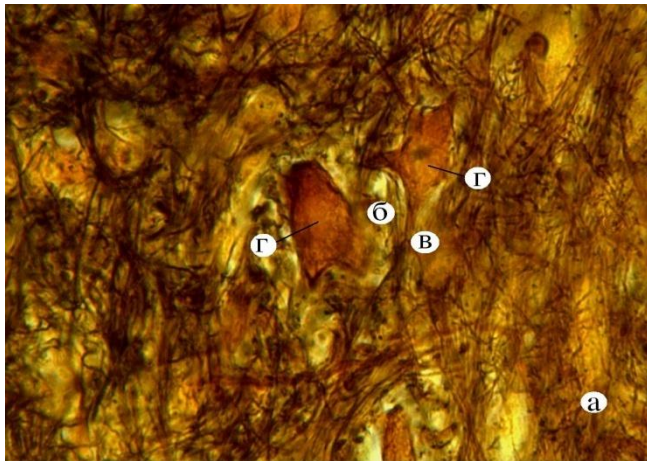


Рис. 32. Фрагмент мікроскопічної будови спинного мозку одномісячного курчати: а – сіра речовина; б – нервові клітини; в – відросток нервової клітини; г – ядро. Рамон-і-Кахаль. х 400.

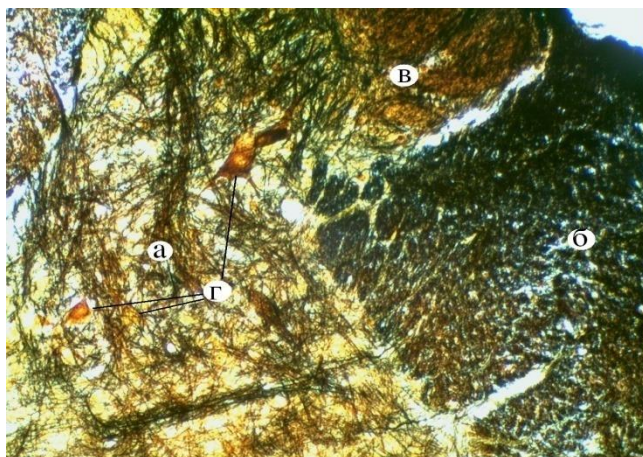


Рис. 33. Мікроскопічна будова спинного мозку одномісячного курчати: а – сіра речовина; б – біла речовина; в – дорсальні роги; г – нервові клітини. Рамон-і-Кахаль. $\times 80$.

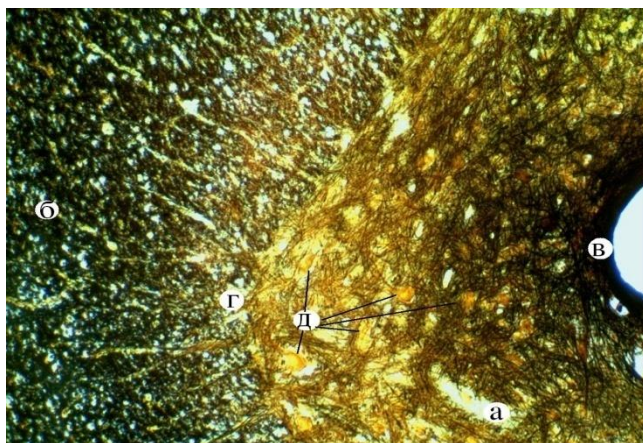


Рис. 34. Мікроскопічна будова спинного мозку одномісячного курчати: а – сіра речовина; б – біла речовина; в – центральний канал; г – латеральний ріг; д – нервові клітини. Рамон-і-Кахаль. $\times 80$.

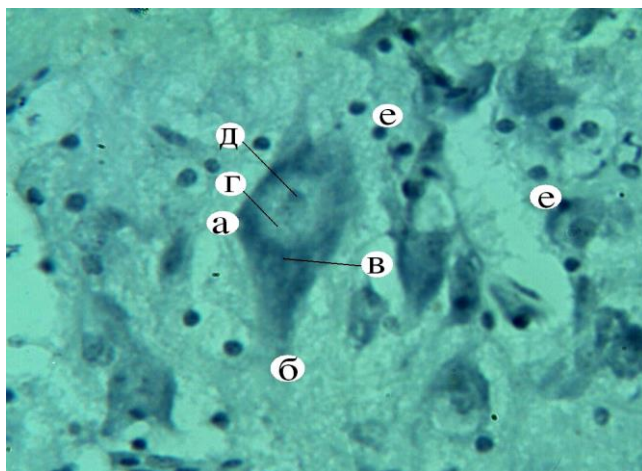


Рис. 35. Локалізація та розподіл нуклеїнових кислот у нейронах спинного мозку одномісячного курчати: а – нейрон; б – відросток нейрона; в – нейроплазма; г – ядро; д – ядерце; е – клітини нейроглії. Ейнарсон. $\times 400$.

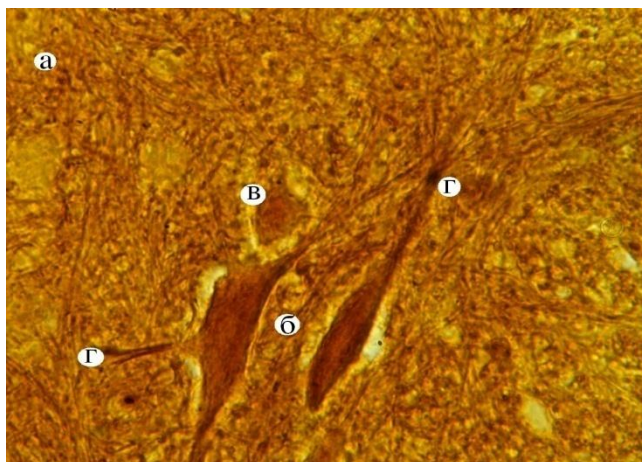


Рис. 36. Мікроскопічна будова спинного мозку курчати 60-добового віку: а – сіра речовина; б – великі нервові клітини; в – малий нейрон; г – відросток нервової клітини. Більшовський-Грос. $\times 120$.

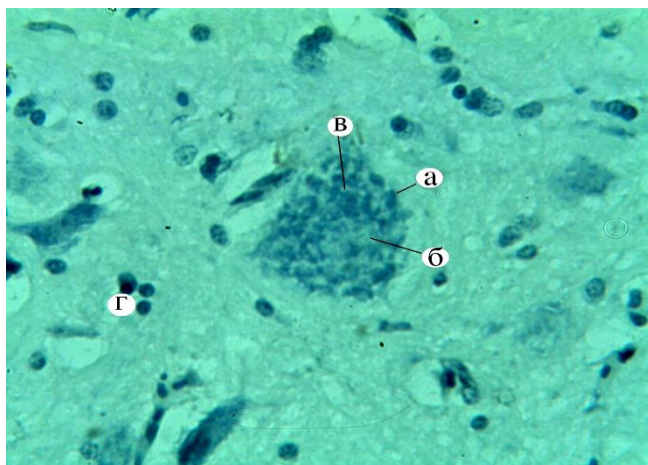


Рис. 37. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку курчати 60-добового віку: а – нервова клітина; б – ядро; в – базофільна речовина; г – клітини нейроглії. Нісслє. $\times 400$.

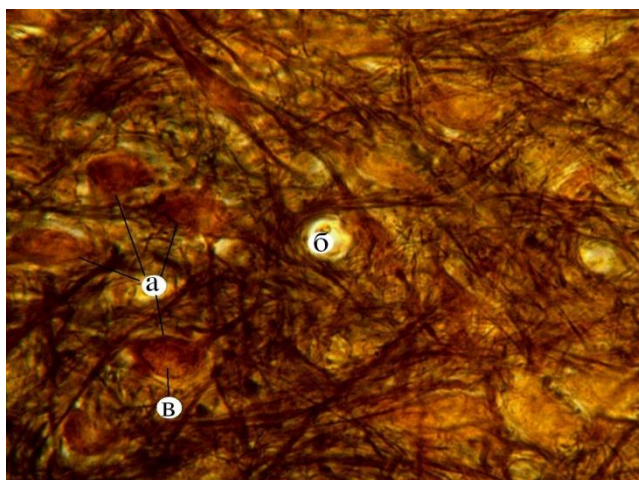


Рис. 38. Фрагмент мікроскопічної будови спинного мозку курчати 60-добового віку: а – нервові клітини; б – відросток нервової клітини; в – ядро. Рамон-і-Кахаль. $\times 400$.

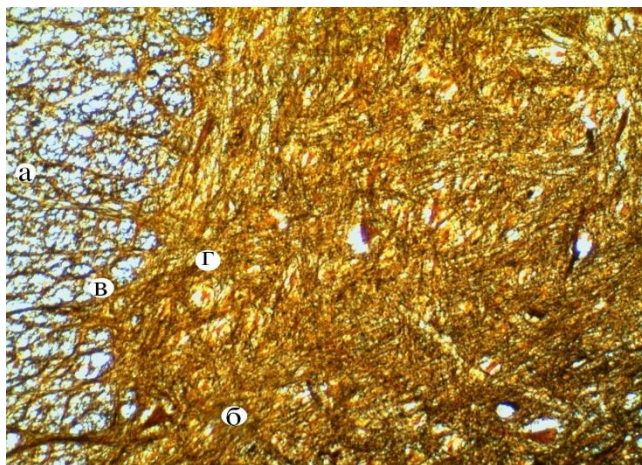


Рис. 39. Мікроскопічна будова спинного мозку курчати 60-добового віку: а – біла речовина; б – сіра речовина; в – латеральний ріг; г – нервові клітини. Рамон-і-Кахаль. × 80.

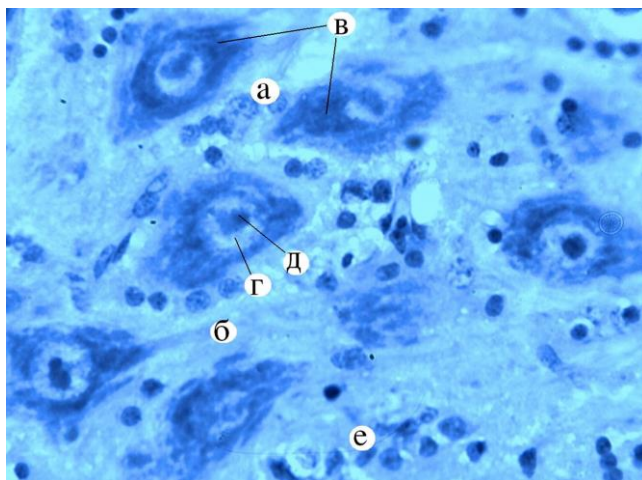


Рис. 40. Локалізація та розподіл нуклеїнових кислот у нейронах спинного мозку курчати 60-добового віку: а – нейрони; б – відросток нейрона; в – нейроплазма; г – ядро; д – ядерце; е – клітини нейроглії. Ейнарсон. × 400.

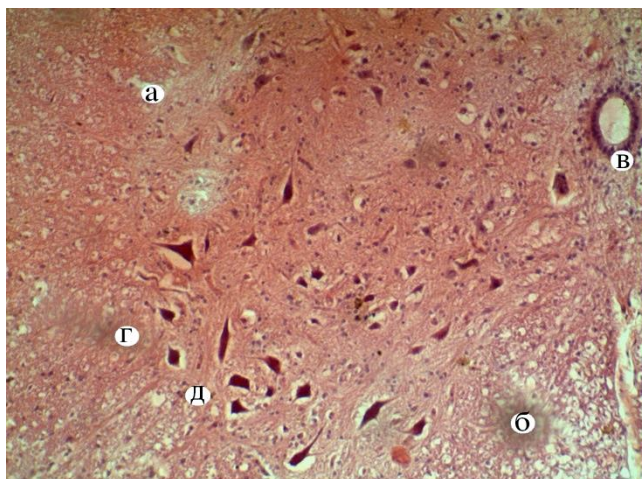


Рис. 41. Мікроскопічна будова спинного мозку курки 90-добового віку: а – сіра речовина; б – біла речовина; в – центральний канал; г – вентральний ріг; д – нервові клітини. Гематоксилін та еозин. $\times 80$.

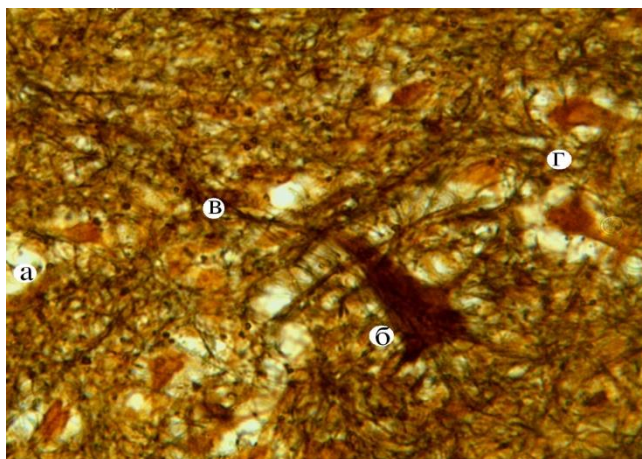


Рис. 42. Фрагмент мікроскопічної будови спинного мозку курки 90-добового віку: а – сіра речовина; б – велика нервова клітина; в – відросток нервової клітини; г – малі нервові клітини. Рамон-і-Кахаль. $\times 400$.

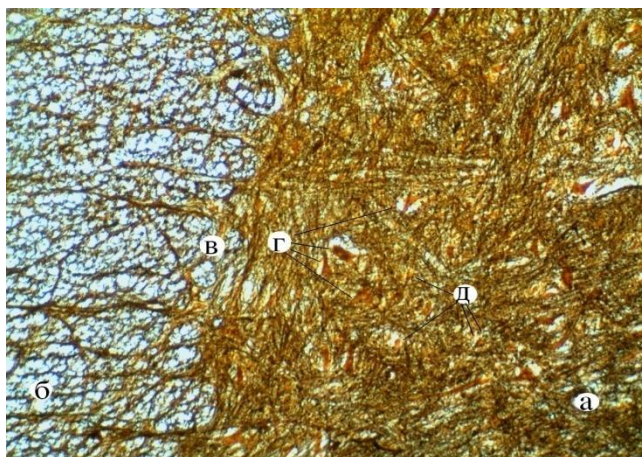


Рис. 43. Мікроскопічна будова спинного мозку курки 90-добового віку: а – сіра речовина; б – біла речовина; в – латеральний ріг; г – великі нервові клітини; д – середні нервові клітини. Рамон-і-Кахаль. × 80.

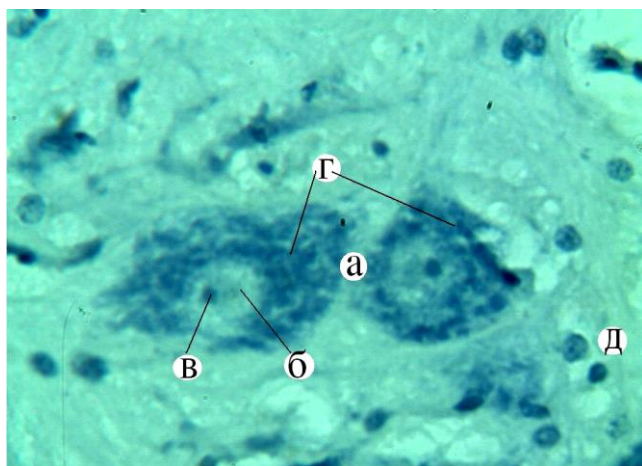


Рис. 44. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку курки 90-добового віку: а – нервові клітини; б – ядро; в – ядерце; г – базофільна речовина; д – клітини нейроглії. Нісль. × 400.

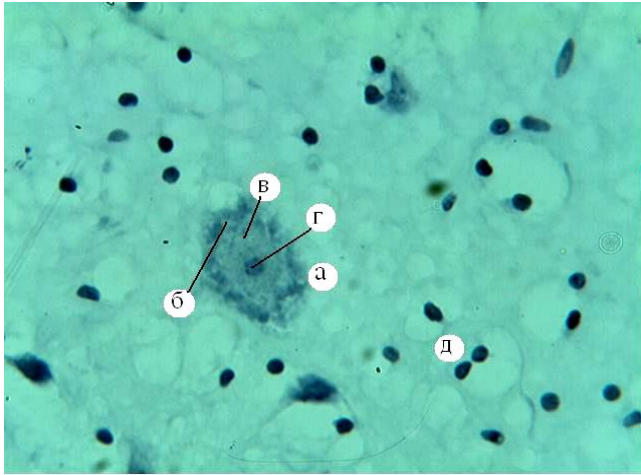


Рис. 45. Локалізація та розподіл нуклеїнових кислот у нейроні спинного мозку курки 90-добового віку: а – нейрон; б – нейроплазма; в – ядро; г – ядерце; д – клітини нейроглії. Ейнарсон. $\times 400$.

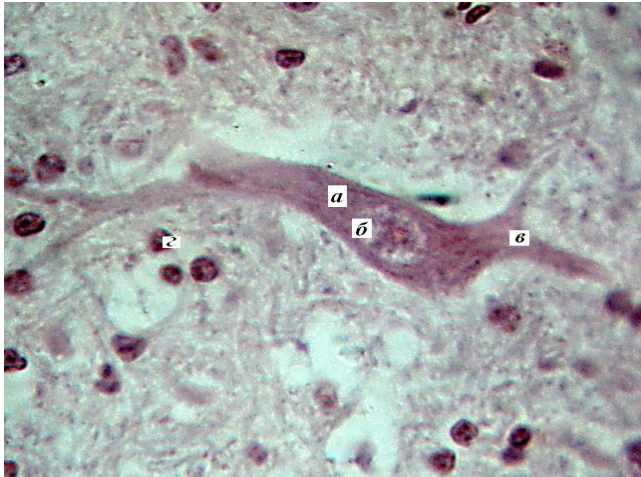


Рис.46. Фрагмент мікроскопічної будови спинного мозку курки 180-добового віку: а – нервова клітина; б – ядро; в – відросток нервової клітини; г – ядра гліальних клітин. Гематоксилін та еозин. $\times 400$.

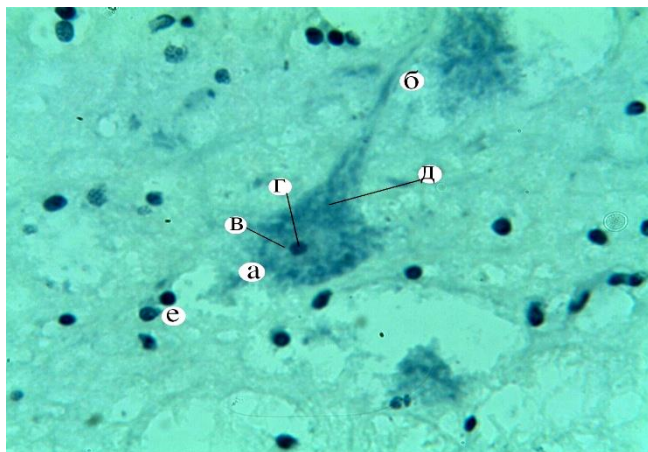


Рис. 47. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку курки 180-добового віку: а – нервова клітина; б – відросток нервової клітини; в – ядро; г – ядерце; д – базофільна речовина; е – клітини нейроглії. Нісль. $\times 400$.

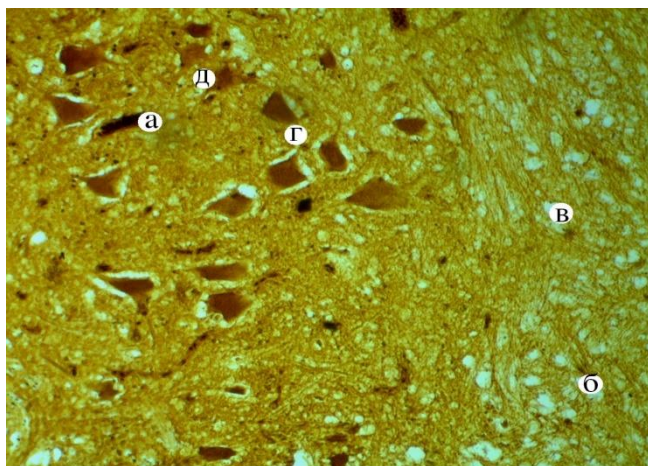


Рис. 48. Фрагмент мікроскопічної будови спинного мозку курки 180-добового віку: а – сіра речовина; б – біла речовина; в – латеральний ріг; г – великі нервові клітини; д – середні нервові клітини. Більшовський-Грос. $\times 80$.

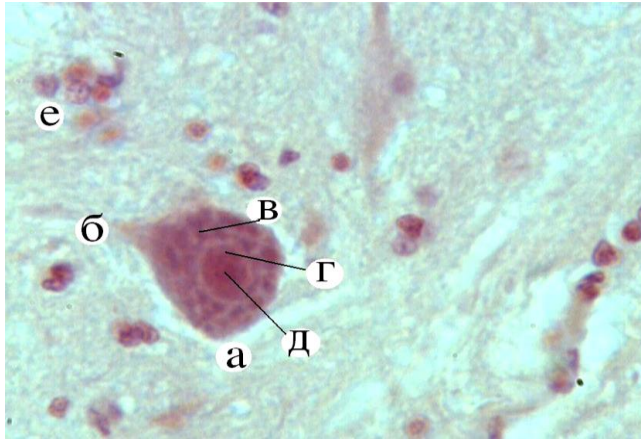


Рис. 49. Локалізація та розподіл нуклеїнових кислот у нейроні спинного мозку курей 180-добового віку: а – нейрон; б – відросток нейрона; в – нейроплазма; г – ядро; д – ядерце; е – клітини нейроглії. Браше. × 400.

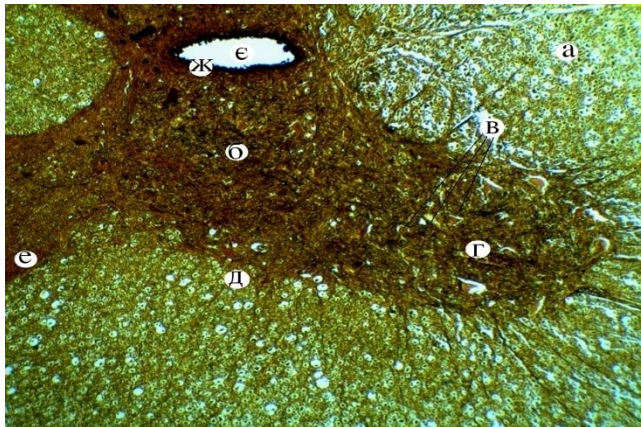


Рис. 50. Фрагмент мікроскопічної будови спинного мозку статевно зрілого кроля: а – біла речовина; б – сіра речовина; в – скупчення нервових клітин; г – вентральний ріг; д – латеральний ріг; е – дорсальний ріг; ж – центральний канал; з – епендіма; Більшовський-Грос. × 80.

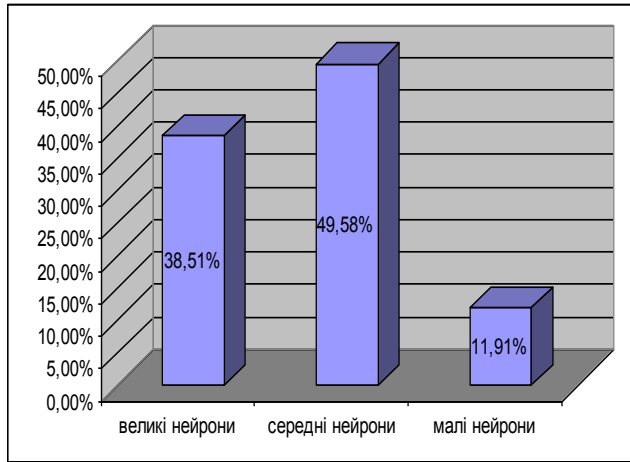


Рис. 51. Популяція нервових клітин у сірій речовині спинного мозку статево зрілого кроля.

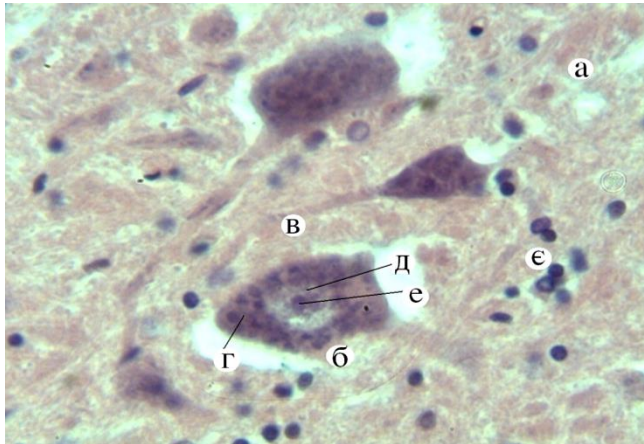


Рис. 52. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку статево зрілого кроля: а – сіра речовина; б – нервова клітина; в – відростки нервової клітини; г – нейроплазма; д – ядро; е – ядерце; є – клітини нейроглії. Гематоксилін та еозин. $\times 400$.

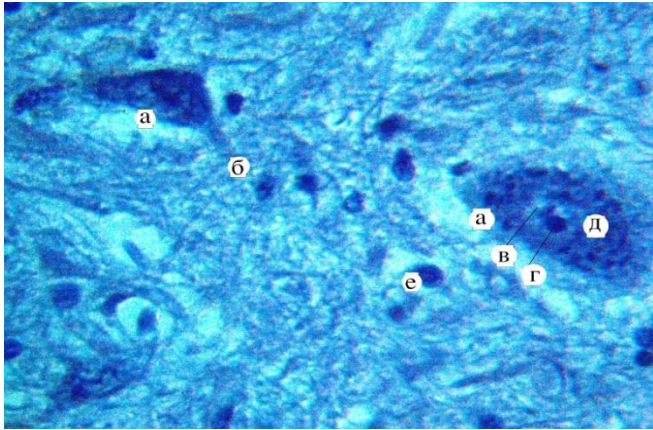


Рис. 53. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку статево зрілого кроля: а – тіло нервової клітини; б – відростки нервової клітини; в – ядро; г – ядрець; д – базофільна речовина; е – клітини нейроглії. Фарбування за Нісслем. $\times 400$.

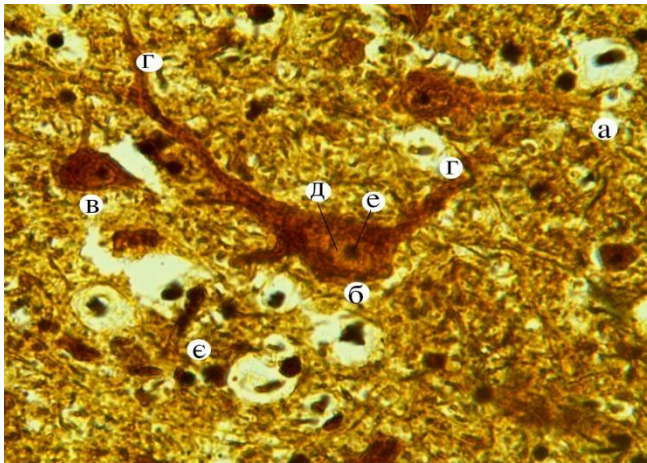


Рис. 54. Фрагмент мікроскопічної будови дорсального рогу спинного мозку статево зрілого кроля: а – сіра речовина; б – велика нервова клітина; в – мала нервова клітина; г – відросток нервової клітини; д – ядро; е – ядрець, є – гліальні клітини. Більшовський-Грос. $\times 400$.

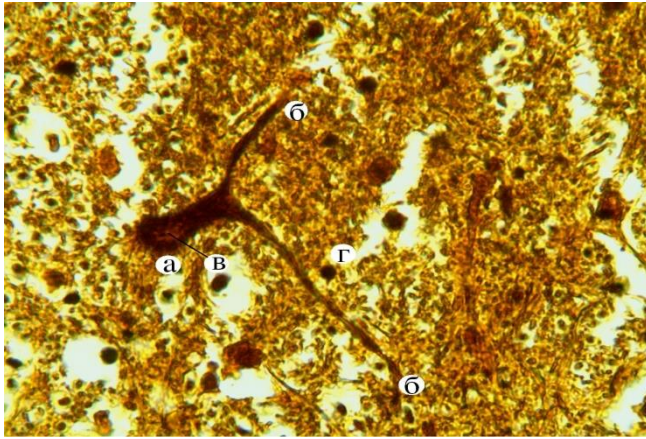


Рис. 55. Фрагмент мікроскопічної будови сірої речовини спинного мозку статеву зрілого кроля: а – велика нервова клітина; б – відростки нервової клітини; в – ядро; г – сіра речовина; Більшовський-Грос. × 360.

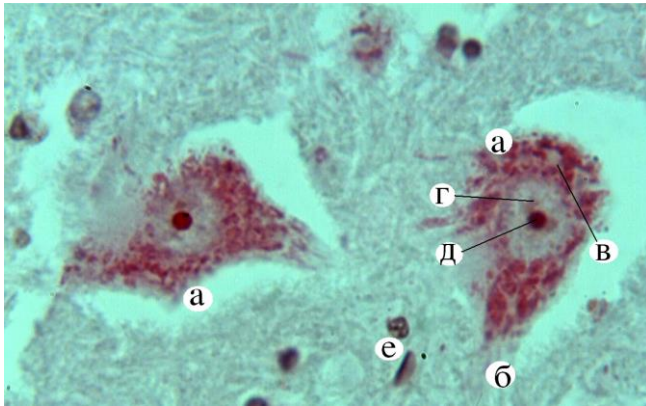


Рис. 56. Локалізація та розподіл нуклеїнових кислот у нейронах спинного мозку статеву зрілого кроля: а – нейрони; б – відросток нейрона; в – нейроплазма; г – ядро; д – ядерце; е – клітини нейроглії. Браше. × 400.

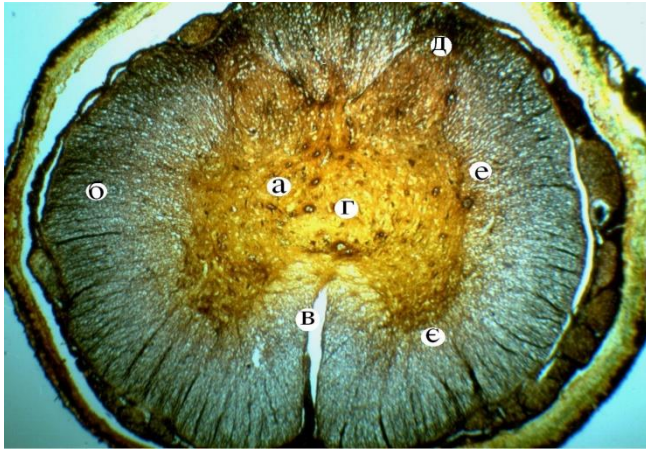


Рис. 57. Поперечний зріз спинного мозку цуценяти однодобового віку: а – сіра речовина; б – біла речовина; в – вентральна серединна щілина; г – центральний канал; д – дорсальні роги; е – латеральні роги, є – вентральні роги. Рамон-і-Кахаль. × 32.

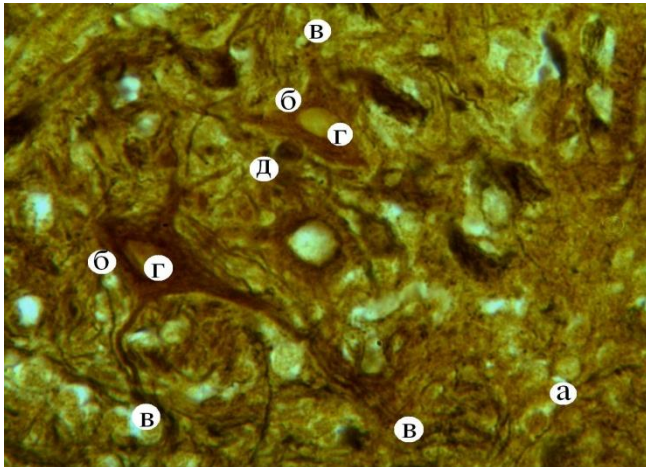


Рис. 58. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку цуценяти однодобового віку: а – сіра речовина; б – нервова клітина; в – дендрит нервової клітини; г – ядро; д – клітини нейроглії. Рамон-і-Кахаль. х 280.

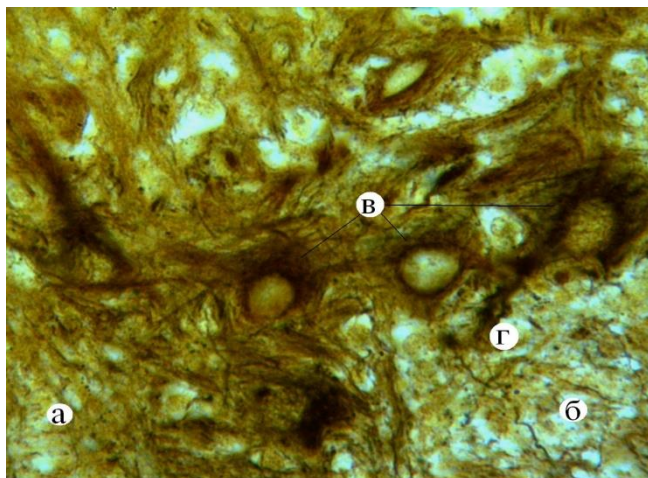


Рис. 59. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку цуценяти добового віку: а – сіра речовина; б – біла речовина; в – нервові клітини; г – відростки нервової клітини. Рамон-і-Кахаль. х 280.

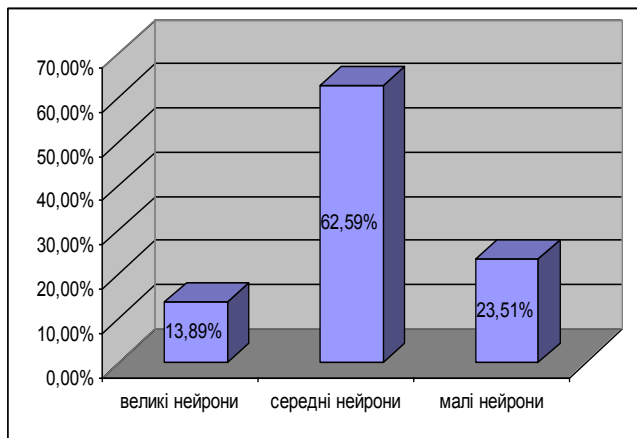


Рис. 60. Популяція нервових клітин у сірій речовині спинного мозку цуценят добового віку.

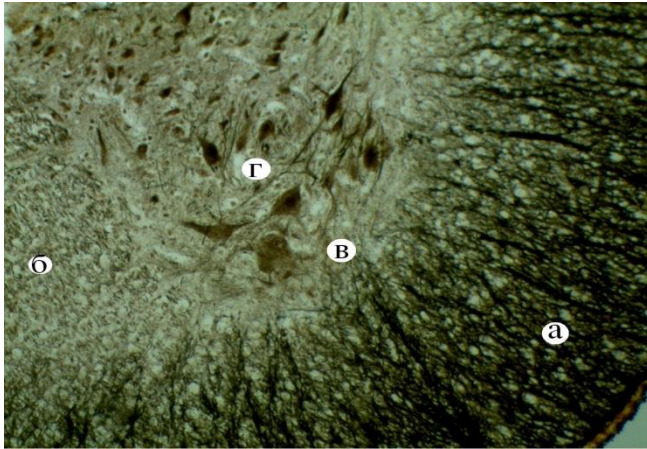


Рис. 61. Мікроскопічна будова вентрального рогу спинного мозку цуценяти добового віку: а – біла речовина; б – сіра речовина; в – вентральний ріг; г – скупчення мотонейронів. Рамон-і-Кахаль. × 80.

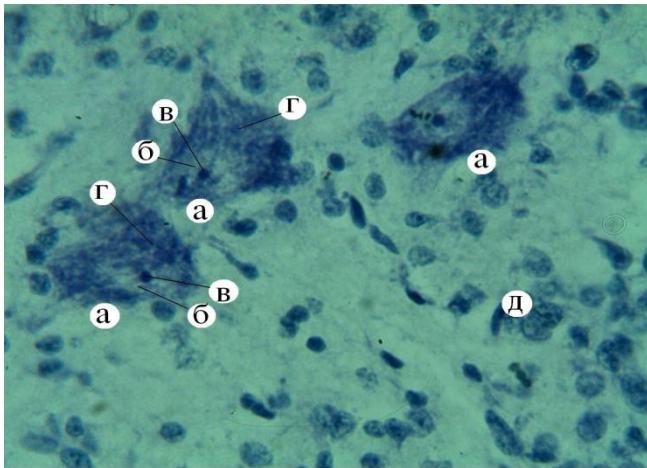


Рис. 62. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку цуценяти однодобового віку: а – нервова клітина; б – ядро; в – ядерце; г – базофільна речовина; д – клітини нейроглії. Нісль. × 400.

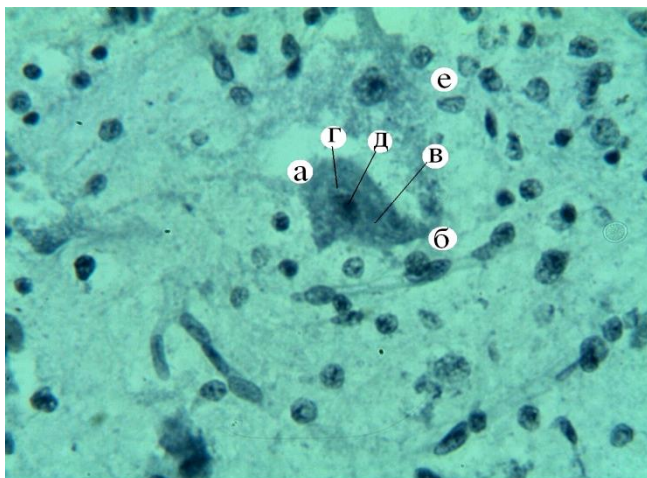


Рис. 63. Локалізація та розподіл нуклеїнових кислот у нейронах спинного мозку цуценяти однодобового віку: а – нейрон; б – відросток нейрона; в – нейроплазма; г – ядро; д – ядерце; е – клітини нейроглії. Ейнарсон. × 400.

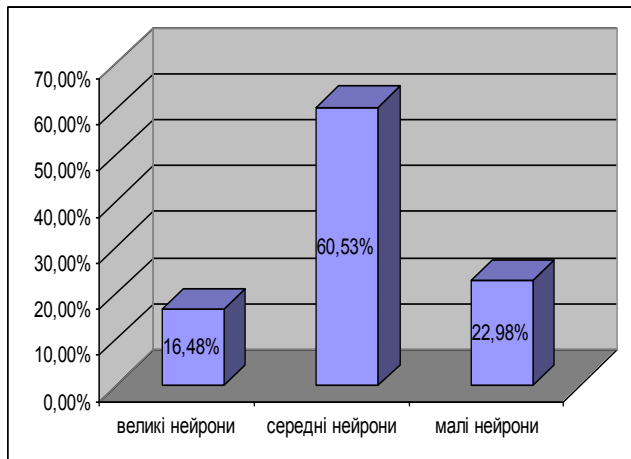


Рис. 64. Популяція нервових клітин у сірій речовині спинного мозку цуценяти одномісячного віку.

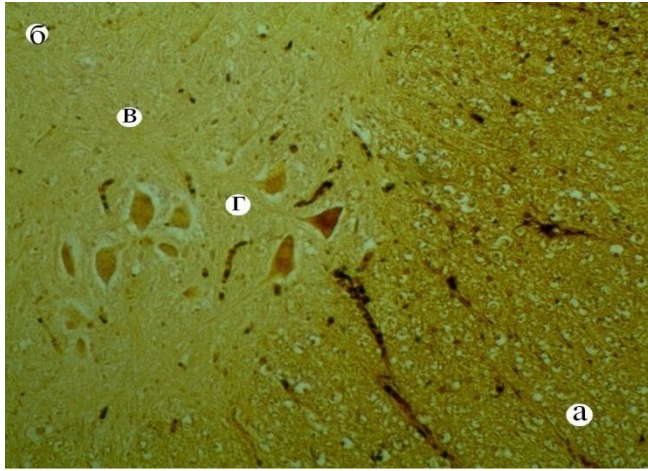


Рис. 65. Мікроскопічна будова вентрального рогу спинного мозку цуценяти одномісячного віку: а – біла речовина; б – сіра речовина; в – вентральний ріг; г – скупчення мотонейронів. Більшовський-Грос. $\times 80$.

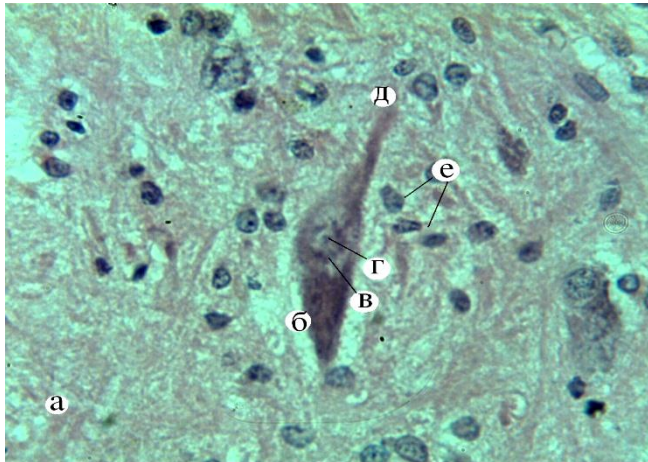


Рис. 66. Фрагмент мікроскопічної будови спинного мозку цуценяти одномісячного віку: а – сіра речовина; б – нервова клітина; в – ядро; г – ядерце; д – відросток нервової клітини; е – клітини нейроглії. Гематоксилін та еозин. $\times 320$.

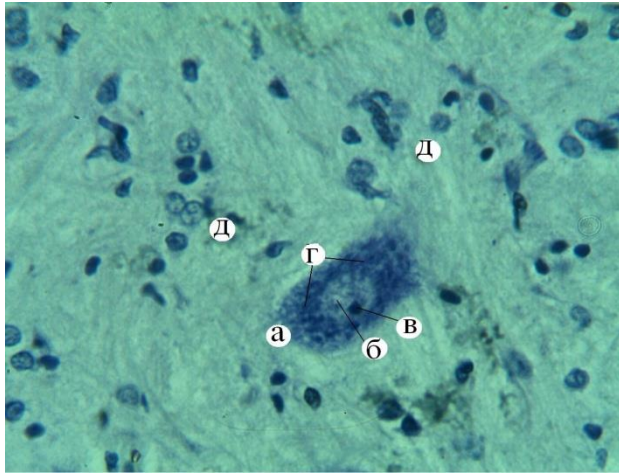


Рис. 67. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку цуценяти одномісячного віку: а – нервова клітина; б – ядро; в – ядерце; г – базофільна речовина; д – клітини нейроглії. Ніссл. х 400.

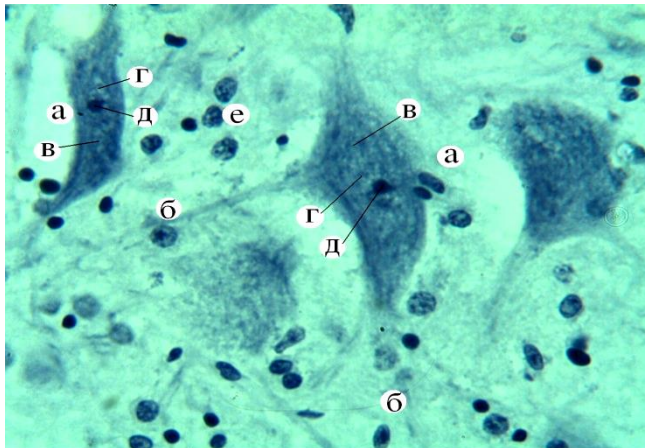


Рис. 68. Локалізація та розподіл нуклеїнових кислот у нейронах спинного мозку цуценяти одномісячного віку: а – нейрон; б – відросток нейрона; в – нейроплазма; г – ядро; д – ядерце; е – клітини нейроглії. Ейнарсон. х 400.

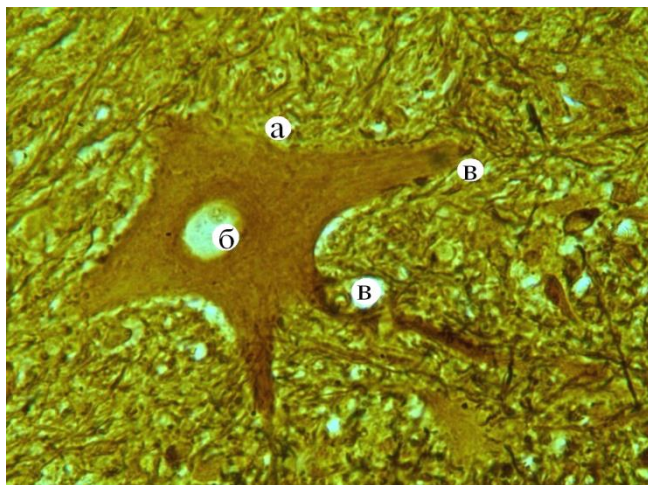


Рис. 69. Фрагмент мікроскопічної будови спинного мозку шестимісячного собаки: а – нервова клітина; б – ядро; в – відростки нервової клітини. Більшовський-Грос. × 400.

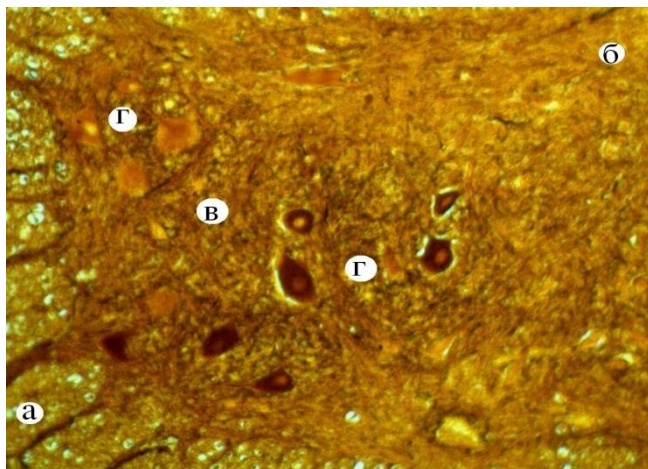


Рис. 70. Мікроскопічна будова вентрального рогу спинного мозку шестимісячного собаки: а – біла речовина; б – сіра речовина; в – вентральний ріг; г – скупчення мотонейронів. Більшовський-Грос. × 80.

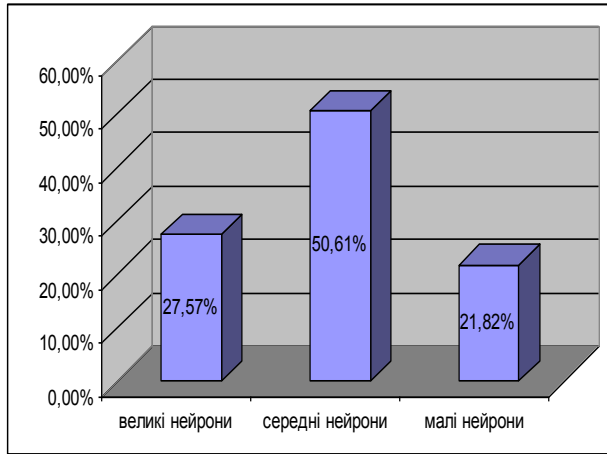


Рис. 71. Популяція нервових клітин у сірій речовині спинного мозку шестимісячних собак.

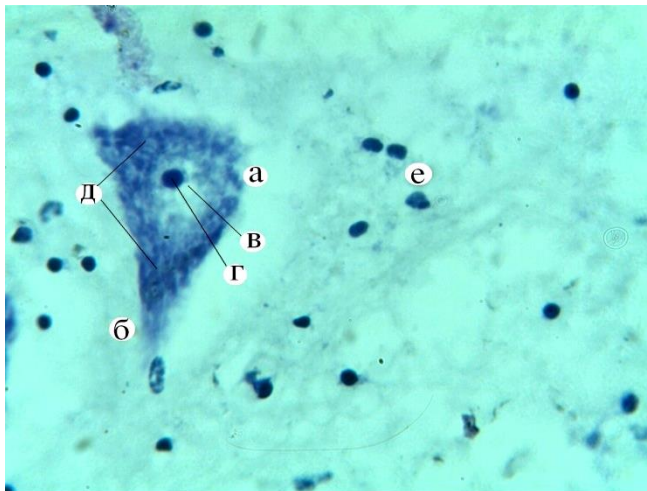


Рис. 72. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку шестимісячного собаки: а – нервова клітина; б – відросток нервової клітини; в – ядро; г – ядерце; д – базофільна речовина; е – клітини нейроглії. Нісль. $\times 400$.

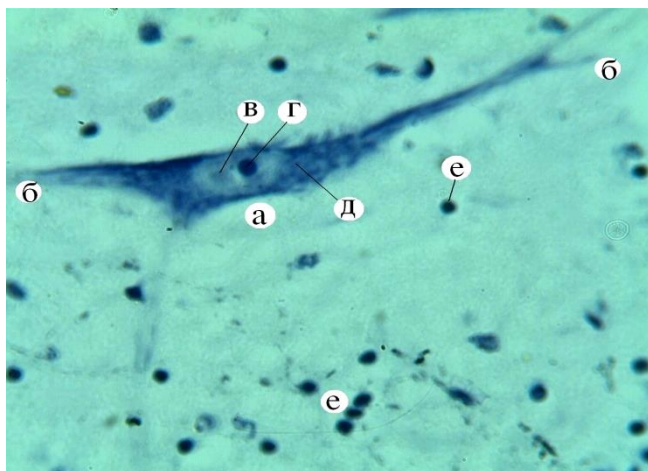


Рис. 73. Локалізація та розподіл нуклеїнових кислот у нейроні спинного мозку шестимісячного собаки: а – нейрон; б – відросток нейрона; в – ядро; г – ядерце; д – нейроплазма; е – клітини нейроглії. Ейнарсон. $\times 400$.

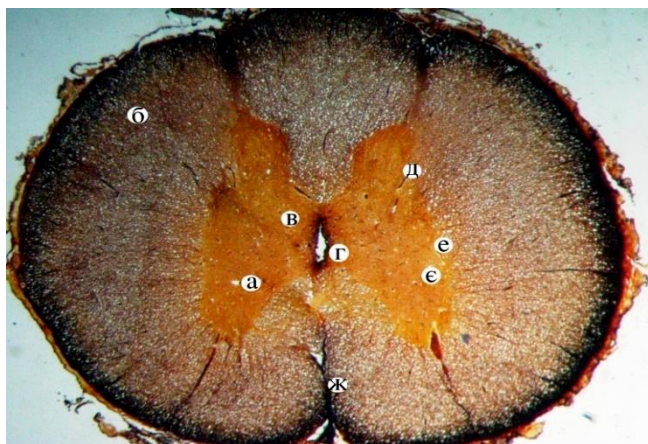


Рис. 74. Поперечний зріз спинного мозку статевно зрілого собаки: а – сіра речовина; б – біла речовина; в – сіра спайка; г – центральний канал; д – дорсальні роги; е – латеральні роги; е – вентральні роги; ж – дорсальна серединна борозна і перегородка. Рамон-і-Кахаль. $\times 32$

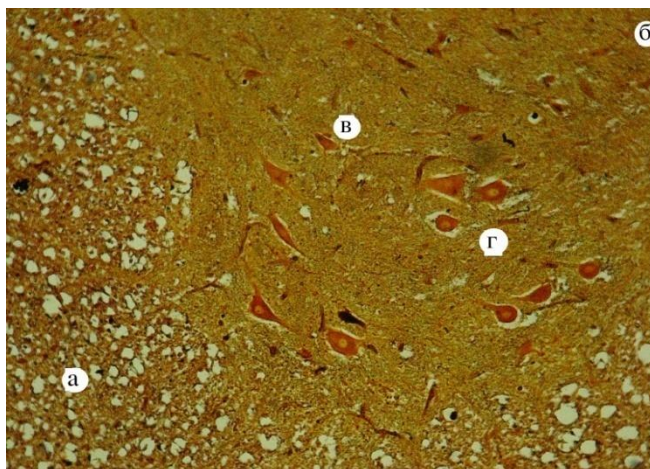


Рис. 75. Мікроскопічна будова спинного мозку статевно зрілого собаки: а – біла речовина; б – сіра речовина; в – вентральний ріг; г – скупчення мотонейронів. Рамон-і-Кахаль. $\times 80$.

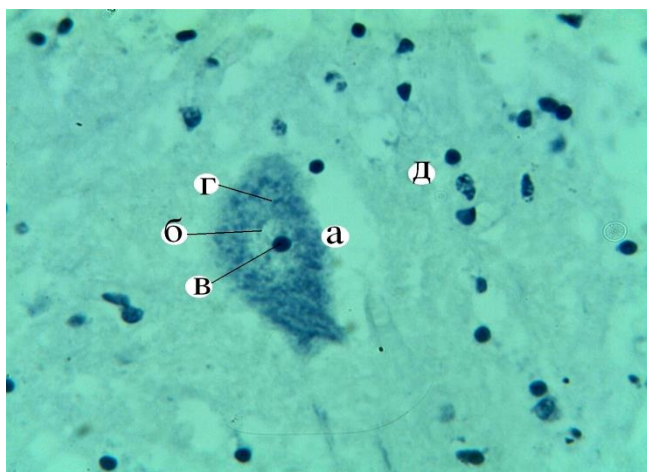


Рис. 76. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку статевно зрілого собаки: а – нервова клітина; б – ядро; в – ядерце; г – базофіли наречовина; д – клітини нейроглії. Нісль. $\times 400$.

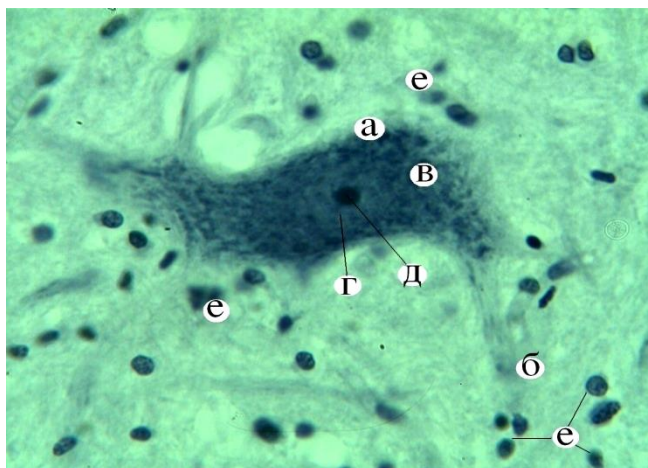


Рис. 77. Локалізація та розподіл нуклеїнових кислот у нейронах спинного мозку статеву зрілого собаки: а – нейрон; б – відросток нейрона; в – нейроплазма; г – ядро; д – ядерце; е – клітини нейроглії. Ейнарсон. $\times 400$.

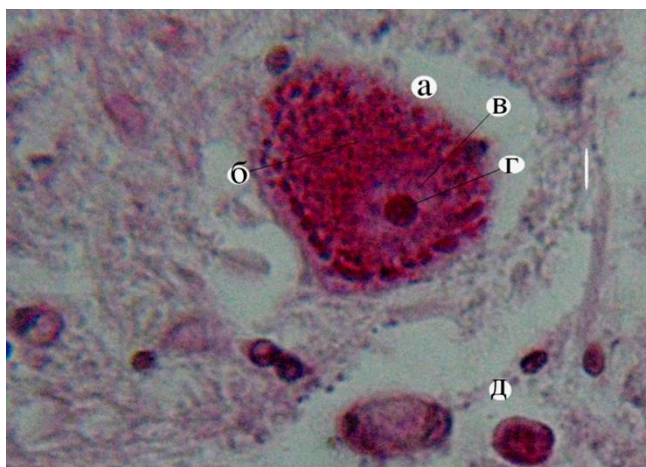


Рис. 78. Локалізація та розподіл нуклеїнових кислот у нейронах спинного мозку статеву зрілого собаки: а – нейрон; б – нейроплазма; в – ядро; г – ядерце; д – клітини нейроглії. Браше. $\times 400$.

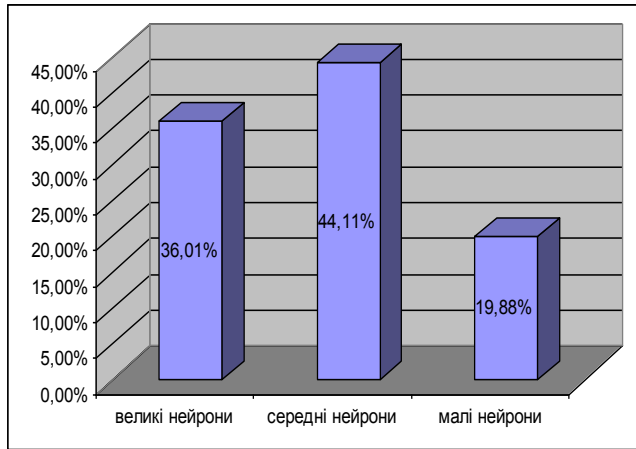


Рис. 79. Популяція нервових клітин у сірій речовині спинного мозку статево зрілого собаки.

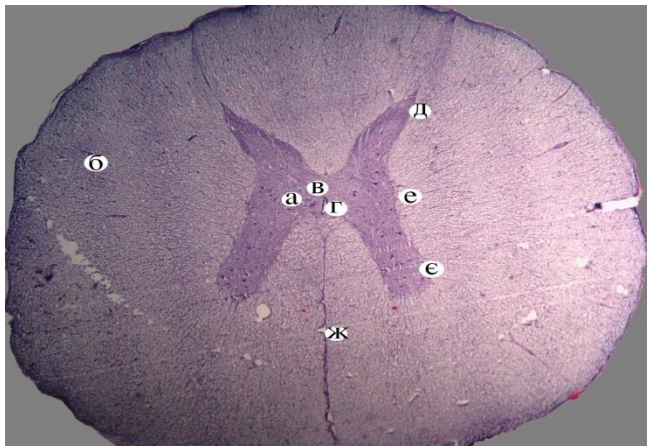


Рис. 80. Поперечний зріз спинного мозку статево зрілої свині: а – сіра речовина; б – біла речовина; в – сіра спайка; г – центральний канал; д – дорсальні роги; е – латеральні роги; е – вентральні роги; ж – вентральна серединна щілина. Гематоксилін та еозин. $\times 32$.

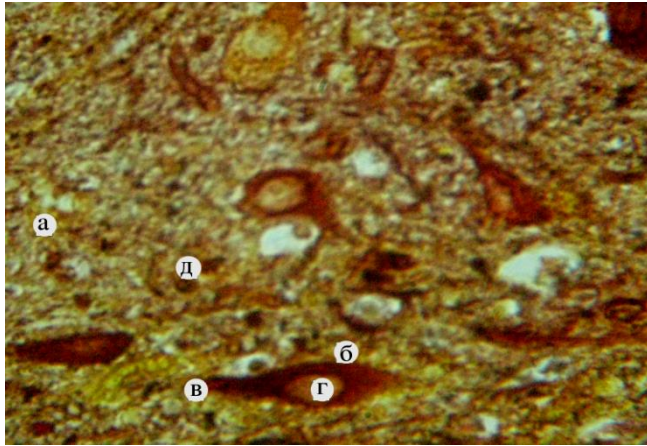


Рис. 81. Фрагмент мікроскопічної будови сірої речовини спинного мозку свині: а – сіра речовина; б – нервова клітина; в – відросток нервової клітини; г – ядро нейрона; д – ядра гліальних клітин. Рамон-і-Кахаль. × 180.

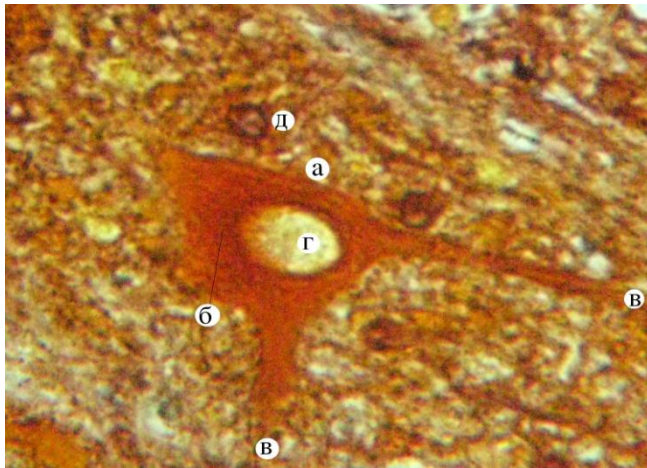


Рис. 82. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку свині: а – перикаріон; б – нейроплазма; в – відростки нервової клітини; г – ядро; д – клітини нейроглії. Рамон-і-Кахаль. × 400.

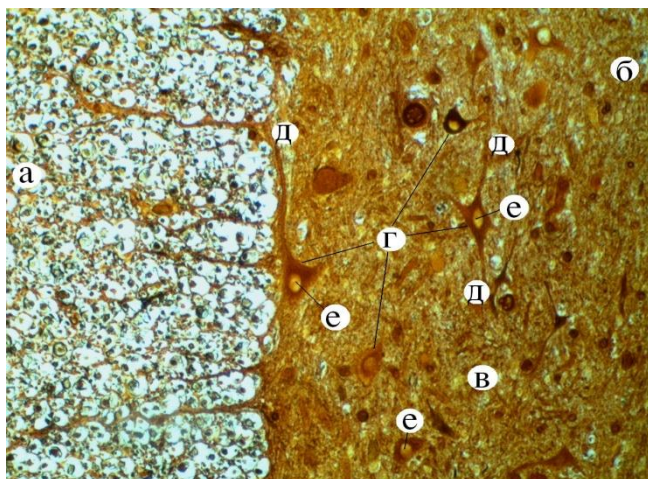


Рис. 83. Фрагмент мікроскопічної будови спинного мозку свині: а – біла речовина; б – сіра речовина; в – вентральний ріг; г – мотонейрони різної форми; д – відростки мотонейронів; е – ядра нейронів. Рамон-і-Кахаль. × 120.

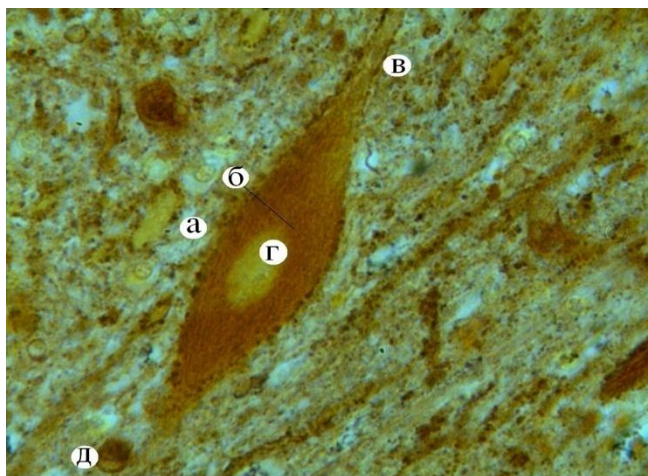


Рис. 84. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку свині: а – перикаріон; б – нейроплазма; в – відросток нервової клітини; г – ядро; д – клітини нейроглії. Рамон-і-Кахаль. × 400.

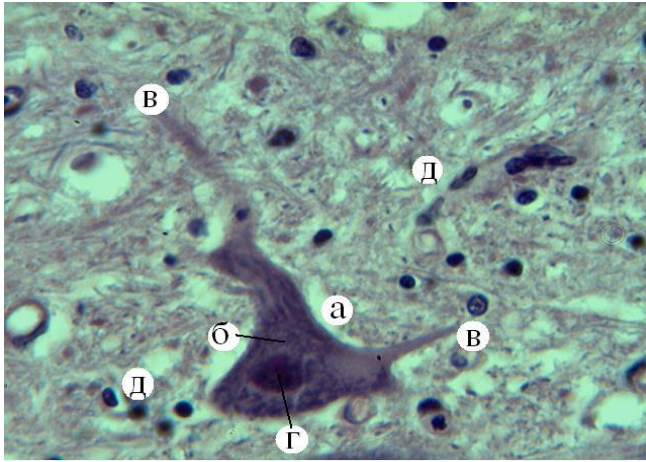


Рис. 85. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку свині: а – перикаріон; б – нейроплазма; в – відростки нервової клітини; г – ядро; д – клітини нейроглії. Рамон-і-Кахаль. × 400.

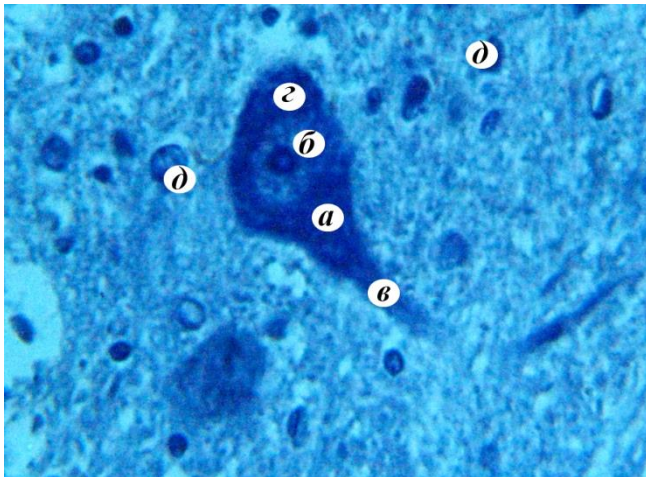


Рис. 86. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку свині: а – нервова клітина; б – ядро та ядерце нейрона; в – відросток нейрона; г – базофільна речовина; д – клітини нейроглії. Ніссль. × 400.



Рис. 87. Локалізація та розподіл нуклеїнових кислот у нейроні спинного мозку свині: а – нервова клітина; б – відросток нервової клітини; в – нейроплазма; г – ядро; д – ядерце; е – гліальні клітини. Браше. × 400.

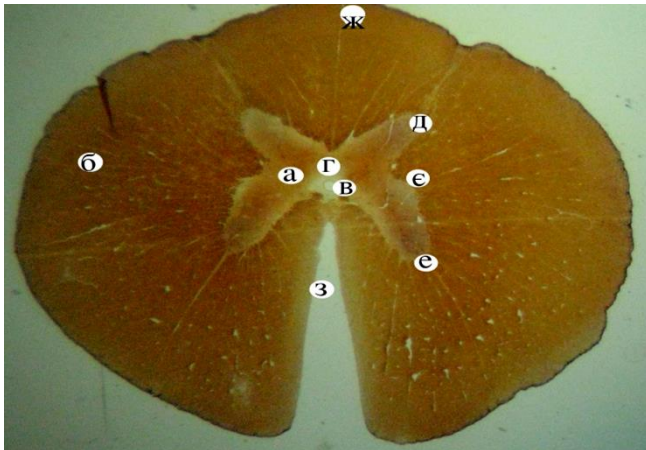


Рис. 88. Поперечний зріз спинного мозку свійського бика: а – сіра речовина; б – біла речовина; в – центральний канал; г – сіра спайка; д – дорсальні роги; е – вентральні роги; е – латеральні роги; ж – дорсальна серединна борозна і перегородка; з – вентральна серединна щілина. Більшовський-Грос. ×56.

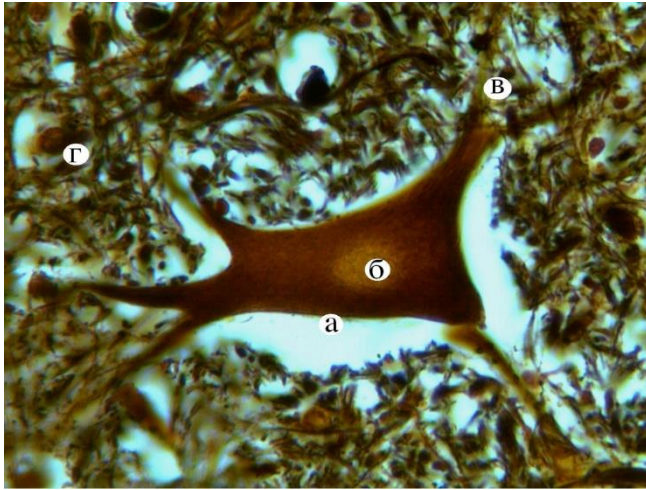


Рис. 89. Фрагмент мікроскопічної будови спинного мозку свійського бика: а – нервова клітина; б – ядро; в – відросток нервової клітини; г – ядра гліальних клітин. Більшовський-Грос. $\times 400$.

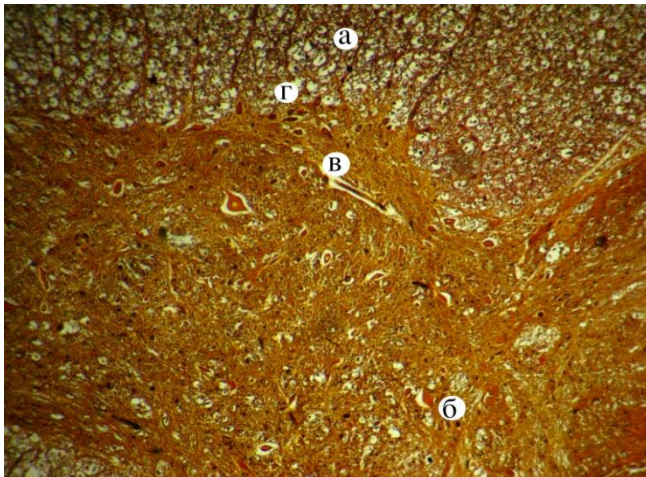


Рис. 90. Фрагмент мікроскопічної будови латерального рогу свійського бика: а – біла речовина; б – сіра речовина; в – латеральний ріг; г – нервові клітини. Рамон і Кахаль. $\times 120$.

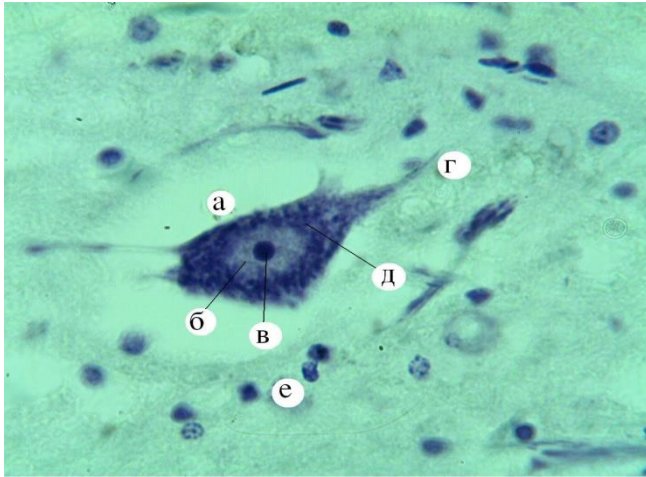


Рис. 91. Фрагмент мікроскопічної будови вентрального рогу спинного мозку свійського бика: а – нервова клітина; б – ядро нейрона; в – ядрець; г – відросток нейрона; д – базофільна речовина; е – клітини нейроглії. Нісль. × 400.

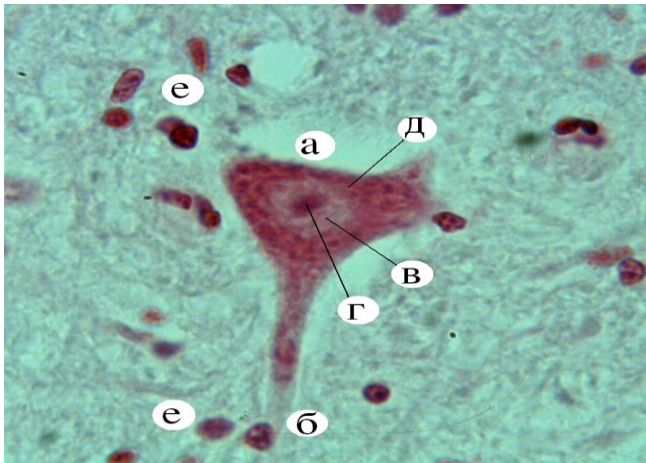


Рис. 92. Локалізація та розподіл нуклеїнових кислот у нейроні спинного мозку свійського бика: а – нервова клітина; б – відросток нервової клітини; в – ядро; г – ядрець; д – нейроплазма; е – гліальні клітини. Браше. × 400.

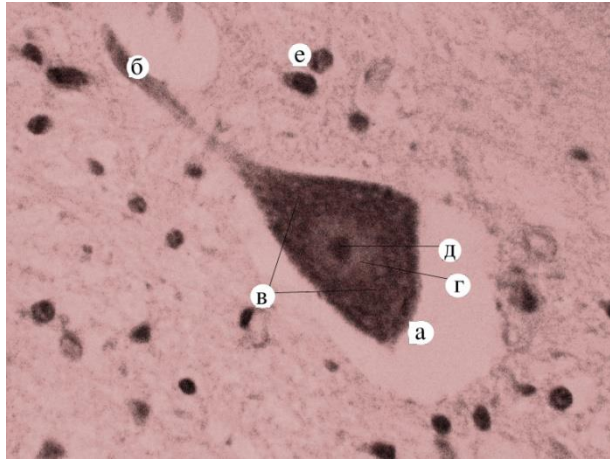


Рис. 93. Локалізація та розподіл “сумарних” білків у нейроні спинного мозку свійського бика: а – нейрон; б – відросток нейрона; в – нейроплазма; г – ядро; д – ядерце; е – клітини нейроглії. Шуст. × 400.

7. Морфологія спинномозкових вузлів хребетних тварин

7.1. Морфологія спинномозкових вузлів коропа

Спинномозкові вузли (СМВ) коропа розміщені за межами міжхребцевих отворів на дорсальних корінцях спинномозкових нервів. Вони мають веретеноподібну форму і слабо виражену сполучнотканинну капсулу, товщина якої складає $4,89 \pm 0,03$ мкм (рис. 94). Площа поперечного зрізу СМВ становить $1,04 \pm 0,06$ мм².

Інтенсивність імпрегнації та забарвлення чутливих нейронів СМВ різна, що вказує на неоднаковий їх функціональний стан. Характерною особливістю цих вузлів є наявність у них великої кількості різноманітних гліальних елементів та кровоносних судин, а також поодиноких нейронів у товщі дорсального корінця (рис. 95).

У СМВ коропа містяться три групи нервових клітин: великі, середні та малі. Великі нейрони розміщені поодинокі, а малі – частіше групами по 4–5 клітини. Нейрони розміщені невпорядковано. За формою вони нагадують малодиференційовані нейрони або нейробласти. Ці нейрони мають неправильно-округлу форму, із зміщеним великим світлим пухирчастим ядром.

При тотальній імпрегнації азотнокислим сріблом за Рамон-і-Кахалем на фронтальних зрізах СМВ чітко виділяються великі та середні нейрони з помітним видовженим випинанням цитоплазми на одному з полюсів клітини. Дане випинання (відросток) на незначній відстані від тіла нейрона Т-подібно розгалужується на аксон та дендрит. Це вказує на класичність псевдоуніполярної форми нейронів СМВ (рис. 96, 97).

У СМВ коропа більше гіпохромних клітин та дуже мало гіперхромних. Базофільна речовина дрібнозерниста розміщена навколо ядра. Дещо крупніша вона на периферії цитоплазми (рис. 98).

Кількість нервових клітин на одиницю площі СМВ коропа складає $49,14 \pm 2,38$ од., а гліальних клітин – $2813,75 \pm 245,18$ од. Середня кількість клітин-сателітів навколо перикаріона одного нейрона СМВ коропа дорівнює $20,85 \pm 0,62$ од.

В популяції нейронів СМВ коропа переважають клітини малих розмірів. Вони складають $76,75 \pm 1,89$ % від загальної кількості нервових клітин. Середній показник об'єму перикаріонів цих клітин

становить $4,765 \pm 0,345$ тис. мкм^3 , об'єм ядра – $750,94 \pm 110,39$ мкм^3 , а ЯЦВ – $0,239 \pm 0,03$ (табл. 12).

Таблиця 12

Морфометричні показники груп нейронів спинномозкових вузлів коропа (M=m, n=6)

Показники	Групи нервових клітин		
	малі	середні	великі
Об'єм перикаріонів, тис. мкм^3	$4,765 \pm 0,345$	$13,94 \pm 1,124$	$25,807 \pm 3,142$
Об'єм ядра нейрона, мкм^3	$750,94 \pm 110,39$	$1299,52 \pm 266,58$	$1934,89 \pm 201,32$
ЯЦВ, ум. од.	$0,239 \pm 0,03$	$0,107 \pm 0,02$	$0,088 \pm 0,015$
Кількість гліоцитів, од.	$19,22 \pm 0,59$	$28,16 \pm 0,43$	$23,38 \pm 4,39$
Вміст нейронів, %	$76,75 \pm 1,89$	$13,75 \pm 1,49$	$9,5 \pm 1,66$

Аналіз змінної за показником об'єму перикаріонів нервових клітин показав, що варіаційний ряд охоплює діапазон від 702 до 33321,71 мкм^3 (рис. 99).

Аналіз середніх значень цитоплазми та ядра нейронів СМВ коропа свідчить, що їх співвідношення становить $0,21 \pm 0,027$. При цьому, у переважній більшості, показники об'єму цитоплазми в 6,8 раза перевищують значення об'єму ядра.

При дослідженні гістопрепаратів СМВ коропа на вміст та локалізацію нуклеїнових кислот та білків нами встановлено закономірність їх розподілу в структурах органу на тканинному та клітинному рівнях. За результатами гістохімічних досліджень найбільшими (+++) місцями локалізації нуклеїнових кислот є ядра клітин нейроглії та нейрони, дещо менше (++) виявляється їх у сполучнотканинній капсулі СМВ і зовсім мало (+) – у нервових волокнах та нервових корінцях, які забарвлюються у сірий колір при фарбуванні гістопрепаратів галоціанінхромовими галунами за методом Ейнарсона. У різних нейронах СМВ досліджуваних тварин вміст нуклеїнових кислот неоднаковий, що, на нашу думку, залежить від їх функціонального стану (рис. 100).

В ізольованих нейронах СМВ коропа цитоплазма великих клітин значно світліша, ніж у малих. Вона рівномірно зафарбована і може містити дифузно розміщені глибоки базофільної речовини. Цитоплазма середніх та малих нейронів містить крупнішу зернистість. На клітинному рівні нуклеїнові кислоти виявляються у ядрах нервових клітин (+) у вигляді ледь помітних пухких глибок, а також у їх ядерцях, які забарвлюються більш інтенсивно (+++) (рис. 101).

Білки у нейронах СМВ коропа розміщені подібно до нуклеїнових кислот та сконцентровані більшою мірою (+++) у ядерці, каріоплазмі, ядерній мембрані та меншою мірою (++) в нейрогліальних елементах.

7.2. Морфологія спинномозкових вузлів ставкової жаби

Спинномозкові вузли ставкової жаби мають будову, характерну для чутливих вузлів. На відміну від СМВ коропа, вони розміщені у межах міжхребцевих отворів на дорсальних корінцях спинномозкових нервів і мають округлу форму (рис. 102).

З виходом тварин на сушу в процесі філогенезу структура СМВ ускладнюється. Так, у ставкової жаби сполучнотканинна капсула достовірно ($P < 0,001$) збільшується в 4,7 раза порівняно із такою у коропа, і її площа дорівнює $23,2 \pm 3,2$ мкм. Її формують колагенові та еластичні волокна різної просторової орієнтації і клітини волокнистої сполучної тканини. Проникаючи всередину паренхіми органу, волокнисті та клітинні елементи капсули формують перегородки.

Нейрони СМВ ставкової жаби мають округлу форму, щільно розміщені. Ексцентрично, рідше – в центрі перикаріона, розташоване велике світле ядро з одним або двома ядерцями (рис. 103, 104).

Великі нервові клітини знаходяться переважно під капсулою СМВ. Вони більш інтенсивно фарбуються та імпрегнуються порівняно із середніми та малими клітинами. Малі нейрони в товщі вузлів формують скупчення (по 2–3 клітини), оточені однією спільною мантийною оболонкою, що представлена невеликою кількістю клітин нейроглії. Останніх багато в мантийній оболонці нейронів, ядра яких розміщені в центрі перикаріону. Такими

нейронами є, переважно, нейрони великого та середнього розміру (рис. 105).

При порівнянні СМВ представників еколого-морфологічних груп досліджуваних нижчих хребетних тварин у їх нейронній популяції виявляли поліморфізм відносно хромофілії: на тлі превалюючої більшості нормохромних нервових клітин у ставкової жаби спостерігали однакову кількість гіперхромних та гіпохромних клітин.

Базофільна речовина у вигляді дрібної зернистості рівномірно заповнює цитоплазму нервових клітин СМВ. Гетерохроматин більш виражений у ядрах нейронів ставкової жаби, ніж у коропа, зерна якого значно крупніші. Найбільш інтенсивно зафарбовуються ядра нейронів та гліальних клітин (рис. 105).

Органометричними дослідженнями, встановлено достовірне зменшення ($P < 0,001$) поперечної площі СМВ ставкової жаби у 3,2 раза порівняно із таким показником коропа.

Щільність розміщення нейронів у СМВ ставкової жаби більша, ніж у коропа. Так, на його поперечному зрізі кількість нейронів на одиницю площі становить $58,22 \pm 1,38$ клітин, що у 3,6 раза більше від такого показника коропа ($P < 0,01$). Середнє значення об'єму нейронів складає $28,674 \pm 4,09$ тис. мкм^3 , що на 27,7% більше від аналогічного показника коропа ($P < 0,001$). Ця закономірність спостерігається щодо середніх значень структурних компонентів нейронів: об'єму ядра – на 35,4%, та об'єму цитоплазми – на 24,2% (табл. 13, 14).

Варіаційний ряд об'єму нервових клітин у СМВ ставкової жаби характеризується більшим розмахом, ніж у коропа. При цьому $77,5 \pm 0,65$ % клітинної популяції складають малі нейрони, об'єми перикаріонів яких знаходяться в межах $1,316 - 57,669$ тис. мкм^3 ; $17,3 \pm 0,49$ % – середні ($22,541 - 106,173$ тис. мкм^3); $5,2 \pm 1,14$ % – великі ($123,976 - 171,593$ тис. мкм^3) (рис. 106).

Нервові клітини СМВ ставкової жаби характеризуються, як і в коропа, великим об'ємом цитоплазми та малими ядрами, у результаті чого їх сЯЦВ складає $0,17 \pm 0,02$.

Інтенсивність гістохімічних реакцій на виявлення нуклеїнових кислот та “загального” білка значно вища у СМВ ставкової жаби, ніж у цих вузлах коропа. Найбільший уміст нуклеїнових кислот виявляється в ядрах нейронів та гліальних клітин (+++), дещо менший він у каріолемі та нейроплазмі (++), а найменший у нервових волокнах та прошарках волокнистої сполучної тканини (+) (рис. 107).

Таблиця 13

Органометричні показники спинномозкових вузлів коропа та ставкової жаби ($M \pm m$, $n=6$)

Вид тварини	Площа СМВ, мм^2	Товщина капсули, мкм	Товщина дорсального корінця спинномозкового нерва, мкм	Товщина вентрального корінця спинномозкового нерва, мкм	Товщина змішаного спинномозкового нерва, мкм
Короп	$1,04 \pm 0,06$	$4,89 \pm 0,03$	$247,2 \pm 4,99$	$206,85 \pm 10,36$	$425,53 \pm 4,02$
Жаба ставкова	$0,32 \pm 0,02^{***}$	$23,2 \pm 3,2^{***}$	$108,04 \pm 5,67^{***}$	$72,46 \pm 8,46^{***}$	$92,45 \pm 35,41^{***}$

Примітка: * – $P < 0,05$, ** – $P < 0,01$, *** – $P < 0,001$ щодо попереднього виду тварин.

Таблиця 14

Морфометричні показники нейронів і гліоцитів спинномозкових вузлів коропа та ставкової жаби ($M \pm m$, $n=6$)

Вид тварини	Об'єм перикаріона, тис. мкм^3	Об'єм ядра, мкм^3	ЯЦВ	Кількість гліоцитів, од.	Кількість НК на $0,1 \text{ мм}^2$	Кількість гліоцитів на $0,1 \text{ мм}^2$
Короп	$7,937 \pm 0,628$	$938,25 \pm 146,13$	$0,21 \pm 0,03$	$20,85 \pm 0,62$	$49,14 \pm 2,38$	$2813,75 \pm 245,18$
Жаба ставкова	$28,674 \pm 4,09^{***}$	$2649,63 \pm 207,53^{**}$	$0,17 \pm 0,02$	$7,08 \pm 0,51^{***}$	$58,22 \pm 1,38^{**}$	$776,67 \pm 56,25^{***}$

Примітка: * – $P < 0,05$, ** – $P < 0,01$, *** – $P < 0,001$ щодо попереднього виду тварин.

7.3. Морфологія спинномозкових вузлів прудкої ящірки

Спинномозкові вузли прудкої ящірки мають овальну форму (рис. 108). На відміну від попередніх досліджуваних тварин, вони розміщені майже біля спинного мозку. Їх площа поперечного зрізу не суттєво відрізняється від такої у ставкової жаби. Товщина сполучнотканинної капсули менша ($P < 0,05$) у 1,5 раза і складає $15,87 \pm 1,28$ мкм (табл. 15).

Таблиця 15

Органометричні показники спинномозкових вузлів ставкової жаби та ящірки прудкої ($M \pm m, n=6$)

Вид тварини	Площа СМВ, мм ²	Товщина капсули, мкм	Товщина дорсального корінця спинномозкового нерва, мкм	Товщина вентрального корінця спинномозкового нерва, мкм	Товщина змішаного спинномозкового нерва, мкм
Жаба ставкова	$0,32 \pm 0,02$	$23,2 \pm 3,2$	$108,04 \pm 5,67$	$72,46 \pm 8,46$	$92,45 \pm 35,41$
Ящірка прудка	$0,3 \pm 0,02$	$15,87 \pm 1,28^*$	$85,7 \pm 4,92^*$	$62,5 \pm 5,67$	$74,52 \pm 12,6$

Примітка: * – $P < 0,05$, ** – $P < 0,01$, *** – $P < 0,001$ щодо попереднього виду тварин.

Нервові клітини містять вже центрально розміщене округле ядро. Нейроплазма при фарбуванні має глибокий малюнок. Навколо нейронів помітна мантийна оболонка, яка представлена невеликою кількістю гліальних клітин (рис. 109, 110).

Базофільна речовина ядер гліоцитів надає їм більш глибокого вигляду. Білоксинтезуючий апарат нейронів СМВ прудкої ящірки розвинений краще, ніж у попередніх досліджуваних хребетних тварин (рис. 109).

При дослідженні СМВ прудкої ящірки нами встановлено найбільшу щільність розміщення нейронів на одиницю площі вузла порівняно з попередніми представниками нижчих хребетних тварин. Так, кількість нейронів у СМВ ящірки прудкої в 1,3 раза більша, ніж у коропа та в 1,1 раза більша, ніж у ставкової жаби (табл. 15), що супроводжується найменшим об'ємом перикаріонів нервових клітин

(6,589±1,41 тис. мкм³). Варіаційний ряд об'єму перикаріонів нервових клітин у прудкої ящірки характеризується найменшим розмахом варіантів порівняно із попередніми представниками нижчих хребетних тварин і охоплює діапазон від 0,702 до 17,61 тис. мкм³. У зв'язку із малим об'ємом ядер нервових клітин СМВ ящірки прудкої (522,7±62,4 мкм³) їх ЯЦВ в 1,65 раза менше, ніж у коропа та в 1,3 раза менше, ніж у ставкової жаби (табл. 16).

Таблиця 16

**Морфометричні показники клітинних елементів
спинномозкових вузлів ставкової жаби та ящірки прудкої
(M±m, n=6)**

Вид тварини	Об'єм перикаріона, тис.мкм ³	Об'єм ядра, мкм ³	ЯЦВ	Кількість сателітів, од.	Кількість НК на 0,1 мм ²	Кількість гліоцитів на 0,1 мм ²
Жаба ставкова	28,674±4,09	2649,63±207,53	0,17±0,02	7,08±0,51	58,22±1,38	776,67±56,25
Ящірка прудка	6,589±1,41 ***	522,7±65,4***	0,127±0,03	7,36±0,74	62,34±5,01	1466,7±194,4**

Примітка: * – P<0,05, ** – P<0,01, *** – P<0,001 щодо попереднього виду тварин.

Нейроплазма СМВ ящірки прудкої характеризується вищим ступенем інтенсивності гістохімічної реакції на вміст нуклеїнових кислот, порівняно із такою коропа та ставкової жаби. Нуклеїнові кислоти конденсуються у вигляді глибок крупної зернистості. В окремих клітинах найбільшими місцями (+++) локалізації нуклеїнових кислот є ядрце, каріолема, нейроплазма та ядра гліальних клітин (рис. 110, 111).

7.4. Морфологія спинномозкових вузлів домашньої курки

Спинномозкові вузли домашньої курки мають будову, характерну для чутливих вузлів хребетних тварин. Вони розміщені білатерально в міжхребцевих отворах і є потовщеннями дорсальних корінців спинномозкових вузлів. СМВ домашньої курки

видовжено-округлої форми, ззовні вкриті добре вираженою сполучнотканинною капсулою, від якої всередину паренхіми органу відходять чисельні перегородки (рис. 112). Товщина сполучнотканинної капсули становить $15,2 \pm 0,84$ мкм.

Перикаріони нейронів мають різні розміри і серед них виділяємо малі, середні та великі (рис. 112). Значна частина їх округлої форми. Основна маса нейронів локалізована біля сполучнотканинної капсули, де вони розміщені групами, а всередині органу – поодинокі, між добре розвиненими нервовими волокнами. Ядро і ядрце нейронів добре виражені та мають центричне розташування.

Перикаріони оточені специфічними клітинами (мантійними гліоцитами), які формують навколо них своєрідну мантію (рис. 112). Зустрічаються також судини гемомікроциркуляторного руслу.

При тотальній імпрегнації спинномозкових вузлів азотнокислим сріблом за Рамон-і-Кахалем виявляється різна інтенсивність аргенофілії нервових клітин: світлі, світло-темні і темні, що пов'язано із особливостями видової та вікової нейроморфології, морфофункціональним станом нервової системи (рис. 113). Перикаріони нервових клітин мають чітко виражене випинання цитоплазми у вигляді одного відростка. Ці нервові відростки переплітаються в товщі вузла (рис. 114).

Фарбування гістопрепаратів за Нісслем показало, що в СМВ курки домашньої превалюють нормохромні клітини над гіперхромними. Нейроплазма нервових клітин спинномозкових вузлів містить чітко виражені глибокі базофільної речовини – це свідчення чіткого розвитку у нервових клітинах білоксинтезуючого апарату. Такі глибокі формують помірну зернистість, що рівномірно заповнює майже всю нейроплазму, надаючи їй глибокого малюнку. У деяких нервових клітинах базофільна речовина міститься на периферії нейроплазми. Ядерний гетерохроматин добре помітний, він рівномірно заповнює каріоплазму.

За результатами морфометричних досліджень мікроструктур СМВ домашньої курки встановлено, що середнє значення щільності розміщення нервових клітин складає $47,85 \pm 3,67$ на одиницю площі, що менше в 1,3 раза, ніж у ящірки прудкої, в 1,2 раза, ніж у ставкової жаби. Середня кількість мантийних гліоцитів навколо одного

нейрона у курки домашньої становить $17,66 \pm 1,53$ од., а клітин нейроглії на одиницю площі – $1745,11 \pm 75,3$ од. (табл. 17).

У популяції нейронів СМВ домашньої курки зустрічаються клітини із середнім об'ємом перикаріонів $33,927 \pm 3,74$ тис. мкм^3 , які в 1,2 раза більші, ніж у ставкової жаби й у 4,3 раза більші порівняно з нервовими клітинами коропа.

Таблиця 17

Морфометричні показники клітинних елементів спинномозкових вузлів курки домашньої (M \pm m, n=6)

Об'єм перикаріонів, тис. мкм^3	Об'єм ядра нейронів, мкм^3	ЯЦВ	Кількість гліоцитів, од.	Кількість нейронів на $0,1 \text{ мм}^2$	Кількість гліоцитів на $0,1 \text{ мм}^2$
$33,927 \pm 3,74$	$1019,65 \pm 85,33$	$0,053 \pm 0,018$	$17,66 \pm 1,53$	$47,85 \pm 3,67$	$1745,11 \pm 75,3$

Середнє значення ЯЦВ нервових клітин СМВ домашньої курки становить $0,053 \pm 0,018$. Тобто об'єм їх цитоплазми перевищує показники об'єма ядра у 32,8 раза. Середній об'єм ядра нейронів у цих СМВ складає $1019,65 \pm 85,33 \text{ мкм}^3$, що у 2,6 раза менше від такого показника у ставкової жаби та в 1,1 раза менше, ніж у коропа.

Аналіз розподілу об'ємів перикаріонів нейронів показав, що варіаційний ряд нейропопуляції включає клітини з об'ємом перикаріона в межах від 1,152 до 74,955 тис. мкм^3 , при цьому $42,74 \pm 4,33$ % перикаріонів мали значення від 1,152 до 25,753 тис. мкм^3 , що склали групу малих клітин із середнім об'ємом перикаріонів $20,668 \pm 5,478$ тис. мкм^3 . Найменш чисельну групу ($20,51 \pm 4,5$ %) формують великі нервові клітини з об'ємом перикаріона від 50,354 до 74,955 тис. мкм^3 . Середні нейрони становили $36,75 \pm 7,15$ % від загальної кількості нервових клітин із об'ємом перикаріона $39,261 \pm 1,93$ тис. мкм^3 (рис. 115, табл. 18).

У нейронах СМВ птахів нуклеїнові кислоти виявляються у переважно (+++) в ядрі, що вказує на більшу кількість у них хроматину, порівняно із таким показником попередніх представників хребетних тварин. У нейроплазмі нуклеїнові кислоти розміщені щільно і рівномірно заповнюють її. Також максимальна концентрація нуклеїнових кислот (+++) характерна для ядер гліальних клітин (рис. 116).

**Морфометричні показники клітинних елементів
спинномозкових вузлів курки домашньої (M±m, n=6)**

Показники	Групи нервових клітин		
	малі	середні	великі
Об'єм перикаріонів, тис. мкм ³	20,668±5,478	39,261±1,931	56,389±5,141
Об'єм ядра нейрона, мкм ³	731,93±87,98	1140,74±86,38	1353,44±154,79
ЯЦВ, ум. од.	0,08±0,04	0,035±0,005	0,024±0,003
Кількість гліоцитів, од.	14,23±0,61	19±1,52	23,43±1,99
Вміст нейрона, %	42,74±4,33	36,75±7,15	20,51±4,5

**7.5. Морфологія спинномозкових вузлів кроля
європейського**

Спинномозкові вузли кроля європейського розміщені за межами міжхребцевих отворів і є потовщеннями дорсальних корінців спинномозкових нервів. Вони округлої форми, зовні покриті добре розвинутою сполучнотканинною капсулою, товщина якої становить $16,85 \pm 0,55$ мкм. Площа СМВ цього виду тварин становить $0,99 \pm 0,19$ мм², а товщина дорсального та вентрального корінців спинномозкових нервів відповідно $0,23 \pm 0,018$ та $0,24 \pm 0,006$ мм. У СМВ кроля нервово-волокнистий компонент значно складніший порівняно з таким у курки домашньої. Він представлений пучками нервових волокон, які паралельно проходять у центральній частині вузла (рис. 117).

Перикаріони нейронів СМВ у кроля мають округлу форму з чіткими контурами цитоплазми. Вони розміщені групами під сполучнотканинною капсулою та поодинокі між нервовими волокнами в товщі органа (рис. 117). Нервові клітини мають округлі центрально розміщені та інтенсивно забарвлені ядра різного діаметру.

На гістопрепаратах помітно, що цитоплазма нервових клітин СМВ кроля по-різному адсорбує барвники. За нашими даними, відсутня залежність між розмірами нейронів та ступенем інтенсивності фарбування їх цитоплазми. Базофільна речовина

розміщена в нейроплазмі нерівномірно у вигляді зерноподібних грудочок невеликих розмірів. У деяких клітинах вона сконцентрована на периферії нейроплазми. В ядрах нейронів чітко виявляються ядрце та гетерохроматин у вигляді дрібної зернистості. Найінтенсивніше зафарбовуються ядра гліальних клітин (рис. 118).

При тотальній імпрегнації спинномозкових вузлів азотнокислим сріблом за методом Рамон-і-Кахалія виявляються світлі нервові клітини з перикаріонами малих розмірів, розміщені невеликими групами. Поруч з ними розташовані великі, більш інтенсивно імпрегновані перикаріони. Навколо останніх чітко виявляється мантийна оболонка, яка складається із клітин-гліоцитів, нервових волокон та прошарків волокнистої сполучної тканини (рис. 119, 120).

Аналіз морфометричних показників свідчить, що в СМВ кроля середнє значення щільності розміщення нейронів складає $32,88 \pm 1,61$ клітин, а об'єм їх перикаріонів – $31,022 \pm 7,215$ тис. мкм³ (табл. 19).

Таблиця 19

**Морфометричні показники клітинних елементів
спинномозкових вузлів кроля європейського (M±m, n=6)**

Об'єм перикаріонів, тис.мкм ³	Об'єм ядра нейронів, мкм ³	ЯЦВ	Кількість гліоцитів, од.	Кількість нейронів на 0,1 мм ²	Кількість гліоцитів на 0,1 мм ²
31,022± 7,215	1429,64± 352,77	0,072± 0,002	14,38± 1,32	61,54± 3,51	1782,65± 41,81

Перикаріони нервових клітин мають різні розміри. У зв'язку з цим їх об'єм коливається в широких межах: від 1,248 до 150,156 тис. мкм³. При цьому 82,9±4,37% перикаріонів нейронів мають середній об'єм (19,988±4,958 тис. мкм³). Найменш чисельну групу (7,33±3,05%) складають великі нейрони із середнім об'ємом перикаріонів 106,632±18,313 тис. мкм³. Група середніх нейронів становить 9,78±3,92% від загальної популяції нейронів. Середній об'єм їх перикаріонів складає нейрона 64,357±12,632 тис. мкм³ (рис. 121).

Для нервових клітин СМВ кроля характерна наявність великих ядер, об'єми яких коливаються у межах від 194,99 до 3539,11 мкм³ при середньому значенні – 1429,64±352,77 мкм³.

Виходячи із середніх значень об'єма ядра та перикаріона нервових клітин СМВ кроля, їх ЯЦВ дорівнює 0,07±0,002. При цьому найбільший цей показник (0,08±0,001) властивий малим нейронам (табл. 20). Групи середніх та великих нервових клітин мають наближене значення ЯЦВ – відповідно 0,03±0,005 та 0,02±0,002. Середній об'єм цитоплазми нервових клітин СМВ кроля складає 29,593±6,874 тис. мкм³, що у 20,7 раза перевищує показники об'єму їх ядер.

Нейрони СМВ кроля європейського оточені великою кількістю гліальних клітин, щільність яких на одиницю площі складає 1782,65±41,81. Крім того, кожний нейрон оточений мантією оболонкою, яку утворюють клітини-гліоцити. Середня кількість таких клітин на один нейрон становить 14,38±1,32. Великі нейрони оточені в середньому 26,6±1,13 клітинами-гліоцитами, середні – 17,5±2,11, а малі – 12,55±1,16 клітинами (табл. 20).

Таблиця 20

**Морфометричні показники клітинних елементів
спинномозкових вузлів кроля європейського (M±m, n=6)**

Показники	Групи нервових клітин		
	малі	середні	великі
Об'єм перикаріонів, тис. мкм ³	19,988±4,958	64,357±12,632	106,632±18,313
Об'єм ядра нейрона, мкм ³	1246,36±331,22	2022,27±466,96	2422,49±312,18
ЯЦВ, ум. од.	0,08±0,001	0,03±0,005	0,025±0,002
Кількість гліоцитів, од.	12,55±1,16	17,5±2,11	26,6±1,13
Вміст нейронів, %	82,9±4,37	9,78±3,92	7,33±3,05

Мікроструктури СМВ кроля європейського характеризуються високою інтенсивністю гістохімічних реакцій на виявлення білків та нуклеїнових кислот. Останні розподілені в кроля нерівномірно. Найбільша інтенсивність гістохімічної реакції (+++) на виявлення ДНК та РНК властива нейронам та клітинам нейроглії, що зумовлено

значною кількістю хроматину у їх структурах. Дещо менш інтенсивно (++) ця реакція проявляється у сполучнотканинній капсулі та незначно (+) – у нервових волокнах. Максимальну кількість нуклеїнових кислот (++++) містять ядра гліальних клітин та ядерця нейронів (рис. 122).

Білкові речовини в структурах СМВ кроля європейського найбільш (++++) сконцентровані в нейронах та клітинах нейроглії, дещо менше (++++) їх у нервово-волокнистому компоненті вузла та сполучнотканинній капсулі. В окремій клітині надзвичайно висока (++++) концентрація “сумарних” білків виявляється в ядерцях. Менша (++++) їх кількість реєструється у каріолемі та нейроплазмі і найменша (++) – у каріоплазмі (рис. 123).

7.6. Морфологія спинномозкових вузлів свійського собаки

Дослідження, проведені нами, показали, що загальні принципи структурної організації СМВ свійського собаки мало чим відрізняються від інших чутливих вузлів ссавців. Вони розміщені на початку дорсального корінця спинномозкового нерва і мають овальну форму. У СМВ розрізняють два полюси: проксимальний та дистальний. Проксимальний полюс переходить в дорсальний корінець, а дистальний – у спинномозковий нерв (рис. 124).

СМВ вкриті сполучнотканою капсулою, яка має своєрідну будову, оскільки є продовженням твердої мозкової оболонки. Вона складається з двох шарів: зовнішнього та внутрішнього. Зовнішній шар, більш пухкий, переходить у внутрішній – щільний. Останній прилягає до нейронів СМВ і продовжується у трабекулярні тяжі, які проникають у стому органу.

Навколо кожного нейрона є капсула із сполучнотканинних елементів, яка містить малочисельні фіброblastи та кровоносні судини. Під капсулою розміщені в один шар мантийні клітини (глюцити, сателіти). Перикаріони псевдоуніполярних нейронів округлої форми переважно розміщені на периферії СМВ, а також утворюють невеликі групи в їх центрі, де розміщений провідниковий апарат (рис. 125).

Площа поперечного зрізу спинномозкових вузлів у свійського собаки становить $5,86 \pm 1,27 \text{ мм}^2$, що у 5,9 раза більше від такої площі

СМВ кроля. Товщина сполучнотканинної капсули СМВ становить $59,12 \pm 8,94$ мкм. Дорсальний корінець спинномозкового нерва собаки в 1,3 раза товстіший ($1,1 \pm 0,15$ мм), ніж вентральний ($0,87 \pm 0,07$ мм) (табл. 21).

При фарбуванні зрізів СМВ собаки гематоксиліном та еозиним у цитоплазмі великих нейронів виявляється крупна зернистість. Найбільш інтенсивно адсорбують ці фарби ядра гліальних клітин та ядерця нейронів.

Таблиця 21

Органометричні показники спинномозкових вузлів свійського собаки та кроля європейського ($M \pm m$, $n=6$)

Вид тварини	Площа СМВ, мм ²	Товщина капсули, мкм	Товщина дорсального корінця спинномозкового нерва, мм	Товщина вентрального корінця спинномозкового нерва, мм	Товщина змішаного спинномозкового нерва, мм
Кріль європейський	$0,99 \pm 0,19$	$16,85 \pm 0,55$	$0,23 \pm 0,018$	$0,24 \pm 0,006$	$0,64 \pm 0,089$
Свійський собака	$5,86 \pm 1,27$	$59,12 \pm 8,94^{***}$	$1,1 \pm 0,15^{***}$	$0,87 \pm 0,072^{***}$	$1,87 \pm 0,38^*$

Примітка: * – $P < 0,05$, ** – $P < 0,01$, *** – $P < 0,001$ щодо попереднього виду тварин.

Малі нейрони зафарбовувалися більш інтенсивно, ніж великі. У їхній цитоплазмі помітна дрібна зернистість. Каріоплазма нервових клітин містить дифузно розташований гетерохроматин. Навколо кожного нейрона помітна добре виражена мантійна оболонка, яка складається із чисельних клітин-гліоцитів (рис. 126, 127).

При тотальній імпрегнації СМВ собаки азотнокислим сріблом за Рамон-і-Кахалем спостерігається різна інтенсивність імпрегнації нейронів, яка не залежить від розміру їх перикаріона. На гістозрізах виявляються темні нейрони із великим світлим ядром, світлі нейрони та клітини середнього ступеня імпрегнації (рис. 128).

За результатами морфометричних досліджень встановлено, що середнє значення щільності нервових клітин у СМВ свійського

собаки невисоке і складає $22,5 \pm 1,59$ одиниць, що у 2,7 раза менше від цього показника кроля європейського. Середні показники об'єму перикаріонів нейронів у собаки становлять $54,232 \pm 7,007$ тис. мкм^3 , що у 1,7 раза більше порівняно з однойменним показником у кроля. Для нейронів СМВ свійського собаки характерні й більші розміри їх ядер. Так, середній показник об'єму ядра становить $1720,77 \pm 180,75$ мкм^3 , а в кроля – $1429,64 \pm 352,77$ мкм^3 . ЯЦВ нейронів у досліджуваних тварин різні і становлять відповідно $0,069 \pm 0,005$ та $0,072 \pm 0,002$ (табл. 22).

Таблиця 22

Морфометричні показники нейронів спинномозкових вузлів кроля європейського та собаки свійського ($M \pm m$, $n=6$)

Вид тварини	Об'єм перикаріонів, тис. мкм^3	Об'єм ядра, мкм^3	ЯЦВ
Кріль європейський	$31,022 \pm 7,215$	$1429,64 \pm 352,77$	$0,072 \pm 0,002$
Собака свійський	$54,232 \pm 7,007^*$	$1720,77 \pm 180,75$	$0,069 \pm 0,005$

Примітка: * – $P < 0,05$, ** – $P < 0,01$, *** – $P < 0,001$ щодо попереднього виду тварин.

Середня кількість гліальних клітин на одиницю площі СМВ собаки становить $1294 \pm 34,44$ одиниць, що в 1,4 раза менше від цього показника в кроля. Але у зв'язку із більшими розмірами нейронів середня кількість мантійних клітин навколо однієї клітини становить $32,64 \pm 1,96$ одиниць, що у 2,3 раза більше порівняно із даним показником у кроля європейського (табл. 23).

Ряд значень за змінною об'єму перикаріонів нервових клітин СМВ у собаки варіює в ширших межах, ніж у кроля. Так, мінімальний об'єм перикаріонів нейронів становить 2,172 тис. мкм^3 , а максимальний – 309,453 тис. мкм^3 . Встановлено, що серед нейронів СМВ собаки теж є великі, середні та малі. Серед них найбільше

малих (77,7±4,9 %), значно менше середніх (17,3±4,4%) і найменше великих (5,3±1,8%) (табл. 24). Відповідно, об'єм їх перикаріонів становить 25,265±1,562 тис. мкм³; 135,327±7,781 тис. мкм³ та 237,57±14,41 тис. мкм³ (рис. 129).

Таблиця 23

**Морфометричні показники клітинних елементів
спинномозкових вузлів кроля європейського та собаки
свійського (M±m, n=6)**

Вид тварини	Кількість гліоцитів, од.	Кількість нейронів, од.	Кількість гліоцитів, од.
Кріль європейський	14,38±1,32	61,54±3,51	1782,65±41,81
Собака свійський	32,64±1,96***	22,5±1,59***	1294±34,44***

Примітка: * – P<0,05, ** – P<0,01, *** – P<0,001 щодо попереднього виду тварин.

Ряд значень за змінною об'єму ядра нейронів варіює також у широких межах – 365,61 до 6178,82 мкм³. Так, середній об'єм ядра малих нейронів становить 1300,03±69,38 мкм³, а середніх і великих – відповідно 3050,8±229,2 та 3947,71±736,89 мкм³.

Найбільший показник ЯЦВ спостерігається у малих нервових клітинах – 0,083±0,003. Середні значення ЯЦВ середніх та великих нейронів були наближені і становили відповідно 0,024±0,003 та 0,0178±0,004 одиниць (табл. 24).

Мікроструктури СМВ свійського собаки характеризуються значно вищою інтенсивністю гістохімічних реакцій на виявлення білків та нуклеїнових кислот порівняно з такими у попередніх досліджуваних представників хребетних тварин. Особливістю локалізації нуклеїнових кислот у нейроплазмі клітин є те, що вони або рівномірно заповнюють останню, або сконцентровані переважно навколо ядра. В окремій клітині високий (+++) вміст ДНК та РНК виявляється в їх ядрі, каріолемі та нейроплазмі, дещо менший він (++) – у каріоплазмі. Найменше нуклеїнових кислот міститься у нервово-волокнистому компоненті СМВ (+) (рис. 130).

**Морфометричні показники клітинних елементів
спинномозкових вузлів свійського собаки (M±m, n=6)**

Показники	Класи нервових клітин		
	малі	середні	великі
Об'єм перикаріонів, тис. мкм ³	25,265± 1,562	135,327± 7,781	237,570± 14,409
Об'єм ядра нейрона, мкм ³	1300,03± 69,38	3050,8± 229,2	3947,71± 736,89
Ядерно-цитоплазматичне відношення, ум. од.	0,083± 0,003	0,024± 0,003	0,0178± 0,004
Кількість гліоцитів навколо одного нейрона, од.	15,75± 1,24	30,38± 1,44	51,79± 2,53
Відсоткове співвідношення, %	77,7± 4,9	17,3± 4,4	5,3± 1,8

Ядра клітин нейроглії характеризуються високим (+++) умістом ДНК. РНК дифузно та нерівномірно заповнює цитоплазму нервових клітин. Локалізація цитоплазматичних нуклеїнових кислот у різних клітинах неоднакова, що вказує на різну їх морфофункціональну активність. Зустрічаються нервові клітини, глибини нуклеїнових кислот яких більш ущільнені та рівномірно заповнюють нейроплазму. Окремі клітини погано сприймають забарвлення на виявлення РНК та ДНК, що свідчить про пригнічення у них обміну нуклеїнових кислот (рис. 131).

Місцями переважного розміщення загального білка у СМВ собаки є нервові клітини. Багаті білками також сполучнотканинна капсула та нервові волокна. У нервових клітинах білок локалізований у ядрі та нейроплазмі. Найбільша (+++) концентрація білка виявляється у ядерці та каріолемі, дещо менше (++) – у нейроплазмі і порівняно мало (+) його у каріоплазмі (рис. 132).

7.7. Морфологія спинномозкових вузлів домашньої свині

Спинномозкові вузли свині мають характерну для цього органу будову. Вони розміщені на межі з'єднання дорсального та вентрального корінців спинномозкового нерва і мають

неправильно-округлу форму та сплющені у дорсовентральному напрямку.

Органометричними дослідженнями встановлено, що товщина їх сполучнотканинної капсули становить $38,51 \pm 1,73$ мкм, дорсального та вентрального корінців спинномозкових нервів – відповідно $608,39 \pm 14,49$ мкм та $677 \pm 7,7$ мкм, а самих нервів – $1236,15 \pm 66,05$ мкм.

Основний у функціональному відношенні компонент СМВ утворений перикаріонами нервових клітин та нервовими волокнами. Під сполучнотканинною капсулою нейрони розміщені рівномірно, без видимих угруповань. У товщі органу нервові клітини розташовані групами і знаходяться між пучками нервових волокон (рис. 133).

Нервові клітини містять великі світлі та округлої форми ядра, які займають у них центральне положення. Ядерна оболонка чітко контурована. Ядра мають одне, рідше – два, інтенсивно зафарбованих округлих ядерця. Окрім ядерця, в ядрі виявляються хаотично розміщені глибоки гетерохроматину великих розмірів. При фарбуванні СМВ гематоксиліном та еозином навколо кожного нейрона чітко виявляється мантийна оболонка, яка представлена, в основному, ядрами клітин-гліоцитів, прошарками сполучної тканини та нервових волокон (рис. 134).

На зрізах СМВ, зафарбованих толуїдиною синькою, у нейроплазмі нервових клітин виявляються чіткі та рівномірно розміщені глибоки базофільної речовини різних розмірів (рис. 135).

Серед нейронів СМВ також виділяються великі, середні та малі клітини. Щільність їх розміщення на умовну одиницю площі (1 мм^2) складає $19,55 \pm 1,02$, а гліальних клітин – $1291,57 \pm 34,56$ одиниць.

Варіаційний ряд за показниками об'єму перикаріонів нейронів у свині має широкий діапазон. Так, об'єм перикаріона найменшої клітини складає $2,567$, а найбільшої – $421,808$ тис. мкм^3 . Кількість малих нервових клітин значно превалює і становить $67,27 \pm 8,4\%$ від загальної кількості нейронів. Об'єми їх перикаріонів коливаються в межах від $2,567$ до $140,785$ тис. мкм^3 . Середні нейрони складають $20,66 \pm 5,32\%$ нейронної популяції, об'єми перикаріонів яких знаходяться в межах від $142,267$ до $278,508$ тис. мкм^3 . Найменш чисельну групу ($12,01 \pm 4,43\%$) складають нейрони з найбільшими об'ємами перикаріонів (від $283,129$ до $421,808$ тис. мкм^3) (рис. 136).

Середні показники об'єму ядра нервових клітин СМВ у свині дорівнюють 2559,15 мкм³, що в 1,5 раза більше від цього показника у собаки. Відповідно ширина розподілу значень за цим показником значно ширша у свині, ніж у собаки, і коливається в межах від 701,97 до 7643,7 мкм³.

Нейрони з малим об'ємом перикаріонів мають найвищий показник ЯЦВ (0,09±0,016), а з великим – найменший (0,02±0,005). Між тим, ЯЦВ усіх трьох груп нервових клітин СМВ свині були наближеними до відповідних значень у собаки (табл. 25).

Таблиця 25

**Морфометричні показники нейронів
спинномозкових вузлів домашньої свині (M±m, n=6)**

Показники	Середні показники нейронів	Класи нервових клітин		
		малі нейрони	середні нейрони	великі нейрони
Об'єм перикаріонів, тис. мкм ³	76,613±12,114	41,382±9,785	154,445±29,787	291,911±62,651
Об'єм ядра, мкм ³	2559,15±162,74	1958,57±250,9	3881,15±464,01	5085,5±598,82
Ядерно-цитоплазматичне відношення	0,072±0,01	0,09±0,016	0,03±0,006	0,022±0,005
Кількість клітин-гліоцитів, одиниць	21,04±1,55	16,2±1,22	28,65±1,89	32,39±2,18

Середня кількість клітин-гліоцитів навколо одного нейрона складає 21,04±1,55 одиниць. Малі нейрони забезпечені більшою кількістю цих клітин на одиницю площі. Так, об'єм перикаріонів великих нервових клітин у сім разів перевищує об'єм малих, а середня кількість клітин-гліоцитів великих нейронів лише у 2 рази більша, ніж нейронів із малим об'ємом перикаріонів.

У ході історичного розвитку хребетних тварин паралельно із збільшенням об'єму перикаріонів нейронів спостерігається збільшення інтенсивності гістохімічних реакцій на виявлення нуклеїнових кислот та загального білка. Нуклеїнові кислоти рівномірно заповнюють нейроплазму клітин СМВ свині, надаючи їй глибокого малюнка. Найінтенсивніше (++++) зафарбовуються ядра

гліальних клітин та ядра нейронів. Значна кількість (+++) нуклеїнових кислот концентрується у нейроплазмі, а найменша (+) – у каріоплазмі (рис. 137, 138).

Високий уміст РНК у нейронах СМВ свині зумовлює накопичення великої кількості загального білка, локалізованого переважно (++++) у ядрах, каріолемі та нейроплазмі, дещо менше його (++) – у каріоплазмі і найменше (+) – у нейрогліальних елементах (рис. 139).

7.8. Морфологія спинномозкових вузлів бика свійського

Спинномозкові вузли бика свійського мають неправильну округлу форму і сплющені дорсовентрально. Порівняно з СМВ інших видів досліджуваних нами тварин, ці вузли у бика розділені на часточки. Нервові клітини розташовані групами на периферії органу, а в центральній його частині виявляються конгломерати нейронів, волокнисті компоненти нервової тканини та судини гемомікроциркуляторного русла (рис. 140).

Перикаріони нейронів СМВ бика свійського округлої форми з великим світлим ядром, розташованим, переважно, в центрі перикаріона або зміщеним до одного із його полюсів. При фарбуванні зрізів СМВ гематоксиліном та еозином нервові клітини з різною інтенсивністю адсорбували ці барвники. У цитоплазмі великих нейронів помітна рівномірно розташована дрібна зернистість. Нейрони СМВ бика мають добре виражену мантіяну оболонку, яка представлена клітинами-гліоцитами та волокнистими компонентами нервової тканини (рис. 141, 142).

При фарбуванні зрізів СМВ бика толуїдиною синьою у цитоплазмі нервових клітин виявляються чітко виражені та рівномірно розміщені глибокі базофільної речовини різного розміру. При цьому найінтенсивніше зафарбовуються ядра нейронів та гліальних клітин. (рис. 143).

При тотальній імпрегнації СМВ бика азотнокислим сріблом за Рамон-і-Кахалем виявляються темні та світлі нервові клітини із світлим ядром, розміщеним у центрі перикаріона або ексцентрично. Навколо кожного нейрона чітко спостерігається капшоноподібна мантіяна оболонка у вигляді світлого обідка (рис. 144).

Нейрони СМВ бика мають меншу щільність розташування ($13,98 \pm 1,27$) порівняно із такою СМВ свині ($19,55 \pm 1,02$). При цьому, кількість гліальних клітин на одиницю площі у СМВ бика в 1,1 раза більша, ніж у свині (табл. 26).

Таблиця 26

**Морфометричні показники клітинних елементів
спинномозкових вузлів домашньої свині та бика свійського
($M \pm m$, $n=6$)**

Вид тварини	Об'єм перикаріонів, тис. мкм^3	Об'єм ядра, мкм^3	ЯЦВ	Кількість гліоцитів, од.	Кількість НК на $0,1 \text{ мм}^2$	Кількість гліоцитів на $0,1 \text{ мм}^2$
Свиня домашня	$76,61 \pm 1,21$	$2559,15 \pm 162,75$	$0,072 \pm 0,01$	$21,04 \pm 1,55$	$19,55 \pm 1,02$	$1291,57 \pm 34,56$
Бик свійський	$77,84 \pm 9,28$	$2452,4 \pm 181,07$	$0,043 \pm 0,003^*$	$28,77 \pm 1,91^*$	$13,98 \pm 1,27^{**}$	$1466,23 \pm 49,84^*$

Примітка: ступінь вірогідності * – $P < 0,05$, ** – $P < 0,01$, *** – $P < 0,001$ щодо попереднього представника тварин.

Середні показники об'єму перикаріонів нервових клітин СМВ бика ($77,84 \pm 9,28$ тис. мкм^3) майже такі, як і в СМВ свині ($76,61 \pm 1,21$ тис. мкм^3). Але варіаційний ряд розподілу змінних за індивідуальними значеннями об'єму перикаріонів нейронів у бика значно вужчий, ніж у свині, і знаходиться в межах від 6,32 до 375,67 тис. мкм^3 (рис. 145).

Вміст малих, середніх та великих нейронів у СМВ бика свійського майже не відрізняється від такого у свині. Так, превалюючу групу нейронів становлять малі клітини ($69,16 \pm 5,66\%$) із об'ємом перикаріонів $46,83 \pm 6,77$ тис. мкм^3 . Нейрони із середнім об'ємом перикаріонів ($122,09 \pm 201,49$ тис. мкм^3) становлять $20,54 \pm 4,48\%$ від загального вмісту нервових клітин. Найменш чисельною групою ($10,28 \pm 1,38\%$) були великі клітини, об'єм перикаріонів яких складає $233,33 \pm 54,6$ тис. мкм^3 (табл. 27).

Середні показники об'єму перикаріонів великих та середніх нейронів СМВ свині відповідно в 1,25 та 1,27 раза більші порівняно з такими показниками у бика свійського, а об'єм перикаріонів малих нейронів, навпаки, в 1,1 раза менший у СМВ свині, ніж у бика (рис. 146).

**Морфометричні показники нейронів і гліоцитів
спинномозкових вузлів бика свійського та домашньої свині
($M \pm m$, $n=6$)**

Вид тварин	Показники	Класи нервових клітин		
		Малі	Середні	Великі
Свиня домашня	Об'єм перикаріонів, тис. мкм ³	41,38± 9,79	154,45± 29,79	291,91± 62,65
	Об'єм ядра нейрона, мкм ³	1958,57± 250,9	3881,15± 464,01	5085,5± 598,82
	Ядерно-цитоплазматичне відношення нейрона, ум. од.	0,093± 0,016	0,03± 0,006	0,022± 0,005
	Кількість гліоцитів навколо одного нейрона, од.	16,2± 1,22	28,65± 1,89	32,39± 2,18
	Вміст нейронів, %	67,27± 8,4	20,66± 5,32	12,01± 4,43
Бик свійський	Об'єм перикаріонів, тис. мкм ³	46,83± 6,77	122,09± 20,15	233,33± 54,6
	Об'єм ядра нейрона, мкм ³	1886,47± 176,3	3704,64± 609,51	4448,61± 587,49
	Ядерно-цитоплазматичне відношення нейрона, ум. од.	0,051± 0,005*	0,033± 0,003	0,022± 0,004
	Кількість гліоцитів навколо одного нейрона, од.	23,99± 1,81**	41,52± 4,78*	43,03± 4,07*
	Вміст нейронів, %	69,19± 5,66	20,54± 4,48	10,28± 1,38

Примітка: – $P < 0,05$, ** – $P < 0,01$, *** – $P < 0,001$ щодо попереднього виду тварин.

Показники об'єму ядра нейронів СМВ бика та свині мають близькі значення (відповідно $2452,4 \pm 181,07$ та $2559,15 \pm 162,74$ мкм³). Найменший об'єм ядра нейрона СМВ бика свійського дорівнює $365,61$, а найбільший – $6178,82$ мкм³. Варіаційна крива за змінною об'єму ядра нейронів СМВ бика дещо зміщена вліво, але ширина її однакова з такою у свині (рис. 147).

Виходячи із середніх показників об'єму перикаріонів нервових клітин та їх ядер, встановлено, що ЯЦВ у свині в 1,7 раза більше, ніж у бика. При цьому, ЯЦВ великих та середніх нейронів порівнюваних тварин однакове, а малих – суттєво відрізняється. Так, сЯЦВ

нейронів з малим об'ємом перикаріонів СМВ у свині в 1,9 раза більше, ніж у бика.

Мантійна оболонка нейронів у СМВ бика свійського представлена більшою кількістю клітин-гліоцитів, ніж у свині. Так, середня кількість цих клітин навколо одного нейрона у бика становить $28,77 \pm 1,91$, тоді як у свині – $21,04 \pm 1,55$ одиниць.

На зрізах СМВ бика нуклеїнові кислоти найбільше виявляються (++) у сполучнотканинній капсулі і значно менше (+) – у нервових волокнах. Найбільший вміст РНК спостерігається у нервових клітинах та ядрах клітин нейроглії (+++). ДНК рівномірно локалізована в ядрах клітин, РНК сконцентрована у цитоплазмі нервових клітин та їх ядерцях. На відміну від свині, у бика глибки нуклеїнових кислот щільно розміщені у нейроплазмі, яка має світлий обідок біля нейролеми. Каріоплазма нейронів містить більшу (+++) кількість ДНК у бика, ніж у свині (++) (рис. 148, 149).

Загальні білки виявляються в усіх гістоструктурах СМВ бика свійського. Проте найбільша (+++) інтенсивність гістохімічних реакцій зареєстрована в нейронах, дещо менша (++) вона у сполучнотканинній капсулі та нервових волокнах і найменша (+) – у клітинах нейроглії (рис. 150).

7.9. Морфологія спинномозкових вузлів свійського собаки у постнатальному періоді онтогенезу

У перші доби постнатального періоду онтогенезу СМВ собак морфологічно оформлені. У новонародженого собаки вони округлої форми, розміщені у міжхребцевих отворах на дорсальних корінцях спинномозкових нервів (рис. 151). Площа їх поперечного зрізу складає $0,42 \pm 0,08$ мм².

З зовні СМВ вкриті сполучнотканинною капсулою, від якої всередину органу відходять тонкі та нечисельні перегородки, формуючи його каркас. Товщина сполучнотканинної капсули у цуценят цього віку дорівнює $14,76 \pm 1,8$ мкм².

Між перегородками сполучнотканинної стромы СМВ розташовані нервові клітини. Завдяки щільному розміщенню у товщі органу, їх перикаріони набувають неправильно-округлої форми.

При фарбуванні зрізів гематоксиліном та еозином ядра нейронів чітко не контуруються. Вони розташовані або в центрі перикаріона або дещо зміщені до одного із його полюсів. У центрі ядра виявляється інтенсивно зафарбоване ядерце, інколи їх може бути два (рис. 152).

Цитоплазма нейронів СМВ добового собаки містить чітко виражені глибоки базофільної речовини, яка рівномірно її заповнює. Ядра по-різному адсорбують барвники. Ядерний гетерохроматин у вигляді глибок рівномірно розміщений у каріоплазмі або сконцентрований біля каріолеми (рис. 152).

Популяція нейронів СМВ новонародженого собаки представлена як типовими аргенофільними псевдоуніполярними нейронами, так і аргенофобними нейробластоподібними клітинами. Останні неправильно-округлої або видовженої форми із ексцентрично розміщеним ядром, в якому міститься одне або два ядерця, та з вип'ячуванням цитоплазми у вигляді хвостика (рис. 153, 154).

Особливістю СМВ собаки цього віку є мала кількість гліоцитів, які одночасно можуть контактувати із кількома нейронами. Так, кількість цих клітин навколо одного нейрона становить $8,39 \pm 0,27$ одиниць. Кількість нейронів на умовну одиницю площі дорівнює $71,76 \pm 0,99$ клітин, а гліоцитів – $1087,47 \pm 34,99$ одиниць (табл. 28).

Таблиця 28

Морфометричні показники нейронів та гліоцитів спинномозкових вузлів добового собаки ($M \pm m, n=6$)

Об'єм перикаріонів, мкм^3	Об'єм ядра нейронів, мкм^3	ЯЦВ нейронів, ум.од.	Кількість гліоцитів, од.	Кількість нейронів на $0,1 \text{ мм}^2$	Кількість гліоцитів на $0,1 \text{ мм}^2$
$10,883 \pm 0,57$	$1444,66 \pm 141,93$	$0,31 \pm 0,04$	$8,39 \pm 0,27$	$71,76 \pm 0,99$	$1087,47 \pm 34,99$

Серед нервових клітин СМВ добового собаки є малі, середні та великі клітини, які відрізняються об'ємом цитоплазми та ядра, а також ядерно-цитоплазматичним відношенням.

Середній об'єм перикаріонів малих нейроцитів СМВ у добового собаки становить $5,92 \pm 0,36$ тис. мкм^3 , середніх – $16,58 \pm 1,54$ тис. мкм^3 , великих – $29,88 \pm 3,41$ тис. мкм^3 . Об'єм ядер, відповідно, складає $1182,7 \pm 150,44$ мкм^3 , $1803 \pm 212,23$ мкм^3 і $2150,9 \pm 204,11$ мкм^3 . ЯЦВ у малих нейронів становить $0,41 \pm 0,05$, середніх – $0,125 \pm 0,008$ і великих нейронів – $0,082 \pm 0,005$. Середнє значення цього показника дорівнює $0,31 \pm 0,04$.

У 30-добового собаки площа поперечного зрізу СМВ становить $0,94 \pm 0,03$ мм^2 . Із збільшенням площі вузла нервові клітини розміщені менш щільно, значна частина із них рівномірно заповнює центральну ділянку органу. Рідше трапляються групи нейронів по 3–5 клітин, які оточені одним рядом клітин нейроглії. Мантійна оболонка виявляється навколо перикаріона кожного нейрона. Вона представлена клітинами-гліоцитами, нервовими волокнами та тонкими прошарками волокнистої сполучної тканини (рис. 155).

Перикаріони нервових клітин стають більш округлими, а їх ядра світлішими. Останні розміщені вже в центрі перикаріона. Цитоплазма оточує ядро відносно широким обідком. Глибки базофільної речовини стають більш крупними і рівномірно розташовані по всій цитоплазмі або сконцентровані на її периферії.

Об'єм перикаріонів малих нейронів збільшується в 1,7 раза і складає у даної вікової групи $9,908 \pm 1,471$ тис. мкм^3 . Відмічається також достовірне збільшення об'єму перикаріонів інших груп нейронів порівняно із таким показником добових собак. Збільшення об'єму ядер в усіх групах нейронів незначне. ЯЦВ великих та середніх нейронів зменшується майже вдвічі, а малих – у 2,7 раза і становить $0,15 \pm 0,02$. Вміст різних груп нейронів у 30-добового віку собаки, порівняно із таким у добової тварини, залишається практично незмінним.

Збільшується також гліальне забезпечення нейронів. Так, навколо одного нейрона у СМВ добового собаки знаходиться $8,39 \pm 0,27$ клітин-гліоцитів, а в 30-добового – $16,01 \pm 1,1$.

Площа поперечного зрізу СМВ собаки до 2-місячного віку достовірно збільшується у 4 рази порівняно з такою у добової тварини. Кількість нейронів зменшується ($P < 0,05$) до $34,1 \pm 4,58$ на умовну одиницю площі. Щільність розміщення гліальних клітин суттєво не змінюється. Різко збільшується середній об'єм перикаріонів нейронів, який становить $31,103 \pm 2,94$ тис. мкм^3 (табл. 29).

Площа поперечного зрізу СМВ собаки 3-місячного віку суттєво не збільшується порівняно із такою у тварин попередньої вікової групи і становить $1,74 \pm 0,05 \text{ мм}^2$. Великі нервові клітини СМВ набувають вигляду, характерного для дорослих тварин. Їх цитоплазма широкою смужкою оточує ядро, розміщене у центрі перикаріона. Ядерце велике, одне й інтенсивно забарвлене. Базофільна речовина у вигляді великих глибок рівномірно заповнює всю нейроплазму. У більшості нейронів середніх та малих розмірів глибоки базофільної речовини мають менші розміри і розміщені щільніше. Каріоплазма цих клітин містить конденсований хроматин, який рівномірно її заповнює (рис. 156).

Таблиця 29

Морфометричні показники нейронів і гліоцитів спинномозкових вузлів свійського собаки у постнатальному періоді онтогенезу (M \pm m, n=6)

Вік тварини, діб	Об'єм перикаріонів, тис.мкм ³	Об'єм ядра нейронів, мкм ³	ЯЦВ нейронів	Кількість гліоцитів, од.	Кількість нейронів на 0,1 мм ²	Кількість гліоцитів на 0,1 мм ²
1	10,883 \pm 0,57	1444,66 \pm 141,93	0,31 \pm 0,04	8,39 \pm 0,27	71,76 \pm 0,99	1087,47 \pm 34,99
30	22,425 \pm 3,358**	1438,3 \pm 177,9	0,11 \pm 0,012***	16,01 \pm 1,1***	46,77 \pm 2,6***	1469,88 \pm 80,1**
45	31,413 \pm 2,677	1991,86 \pm 142,45*	0,123 \pm 0,013	12,75 \pm 0,36*	44,97 \pm 0,48	1194,39 \pm 42,17*
60	31,103 \pm 2,938	1755,15 \pm 82,29	0,136 \pm 0,006	13,26 \pm 0,73	34,1 \pm 4,58*	1145,1 \pm 79,87

Примітка: * – P<0,05, ** – P<0,01, *** – P<0,001 щодо попередньої вікової групи.

Ріст ядер нейронів відбувається значно повільніше, ніж ріст цитоплазми. Його середній об'єм становить $1755 \pm 82,3 \text{ мкм}^3$. ЯЦВ великих та середніх нейронів зменшується в 1,7 раза порівняно із таким показником попередньої вікової групи і становить відповідно $0,03 \pm 0,001$ та $0,04 \pm 0,004$. Істотні зміни відбуваються з малими нейронами. Так, середній об'єм їх ядер різко збільшується до 2-місячного віку і становить $1578 \pm 72,5 \text{ мкм}^3$. При цьому ЯЦВ таких клітин залишається майже незмінним.

Нервові клітини з різною інтенсивністю адсорбують барвники. Як наслідок цього, при імпрегнації СМВ собаки 3-місячного віку виявляються темні та світлі нейрони, а також нервові клітини із середнім ступенем імпрегнації (рис. 157).

Середній об'єм перикаріонів нейронів у собаки 3-місячного віку збільшується в 1,5 раза порівняно із таким показником тварин попередньої вікової групи і становить $47,166 \pm 4,829$ тис. мкм^3 (рис. 158). Збільшення об'єму ядер нейронів незначне, відповідно до цього сЯЦВ суттєво зменшується і становить $0,07 \pm 0,007$. У 4-місячного собаки середній об'єм нейронів зростає в 1,3 раза і становить $2344,2 \pm 150,4$ мкм^3 . За рахунок цього збільшується сЯЦВ до $0,12 \pm 0,01$. Ці зміни характерні саме для груп малих та середніх нейронів. Збільшення об'єму перикаріонів великих нейронів (до $204,421 \pm 24,632$ тис. мкм^3) відбувається за рахунок інтенсивного росту цитоплазми.

Цитоплазма нервових клітин собаки цього віку зафарбовується рівномірно. Інтенсивно зафарбовується каріоплазма. Гетерохроматин дрібно-дисперсний, рівномірно розміщений по всій площі ядра (рис. 159).

У СМВ собаки віком 6 місяців нервові клітини локалізовані на периферії органу під сполучнотканинною капсулою. У їх нейроплазмі помітні чітко виражені глибки базofil'ної речовини, які у більшості клітин сконцентровані в перинуклеарній зоні. Каріоплазма містить нерівномірно розміщений крупно-дисперсний ядерний хроматин (рис. 160).

Збільшується морфофункціональна активність нейронів СМВ собак даної вікової групи, про що свідчить зниження ЯЦВ (до $0,07 \pm 0,003$). Ускладнюється також гліальне забезпечення СМВ за рахунок збільшення клітин-гліоцитів навколо однієї нервової клітини (до $17,44 \pm 1,67$) та збільшення клітин нейроглії на умовну одиницю площі СМВ (до $1570 \pm 330,15$).

З моменту настання статевої зрілості, у найбільш продуктивний час життя собаки, до початку старіння організму відбувається подальший ріст СМВ. Так, площа поперечного зрізу СМВ собаки віком 7–10 років збільшується в 1,6 раза порівняно з попередньою віковою групою, і становить $2,65 \pm 0,8$ мм^2 . При цьому, середній об'єм перикаріонів нейронів зменшується і дорівнює $55,915 \pm 5,197$ тис. мкм^3 . Це відбувається за рахунок зменшення об'єму перикаріонів великих нервових клітин (до $216,410 \pm 18,608$ тис. мкм^3), тоді як об'єм середніх дещо збільшується (до

128,693±6,747 тис. мкм³), а малих – залишається незмінним. Отже, морфофункціональна активність великих нейронів з віком знижується, про що свідчить підвищення ЯЦВ до 0,02±0,003, а малих, навпаки, збільшується. Завдяки цьому, до моменту настання старості собаки у їх СМВ зберігається превалююча кількість малих нервових клітин. Окрім того, збільшення кількості клітин-гліоцитів навколо нейронів компенсує зниження активності деяких із них. Так, навколо нейрона в СМВ собак віком 7–10 років знаходиться 32,64±1,96 гліоцитів (рис. 161, табл. 30).

Таблиця 30

Морфометричні показники нейронів і гліоцитів спинномозкових вузлів статевозрілого собаки (M±m, n=6)

Об'єм перикаріонів, мкм ³	Об'єм ядра, мкм ³	ЯЦВ, ум.од.	Кількість гліоцитів, од.	Кількість НК на 0,1 мм ²	Кількість гліоцитів на 0,1 мм ²
55,915±5,197	1750,29±102,2	0,068±0,004	32,64±1,96	21,11±1,9	1234,4±65,9

Таким чином, дослідження структурних змін нервових елементів на прикладі спинномозкового вузла собаки дозволяє зробити висновок про те, що нервова тканина, як і інші тканини тваринного організму, підлягає значній перебудові, що зумовлено зміною характеру її діяльності.

Одержані дані свідчать про чітко виражену гетерохронію диференціювання гісто- та цитоструктур спинномозкових вузлів у постнатальному періоді онтогенезу, що визначається його стадією. Ранній постнатальний період онтогенезу собаки (з моменту народження до 30-добового віку) проявляється високим динамізмом та вираженістю морфогенезу нейронів і характеризується збільшенням їх об'єму у 2 рази за рахунок інтенсивного росту цитоплазми. До настання статевої зрілості та у найбільш продуктивний вік тварини (7–10 років) морфогенез нейронів врівноважується за рахунок асинхронного асимілятивного та дисимілятивного росту цитоплазми та ядра нейроцитів. Щільність розміщення нейронів з віком зменшується.

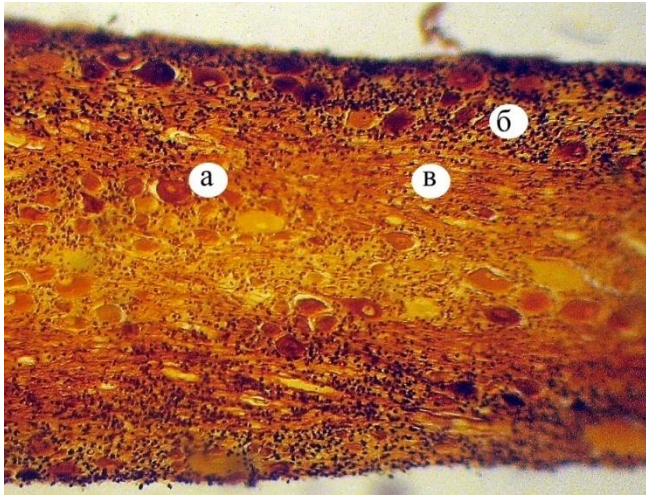


Рис. 94. Мікроскопічна структура спинномозкового вузла річкового коропа: а – нейрони; б – нейрогліальні клітини; в – нервові волокна. Більшовський-Грос. $\times 80$.

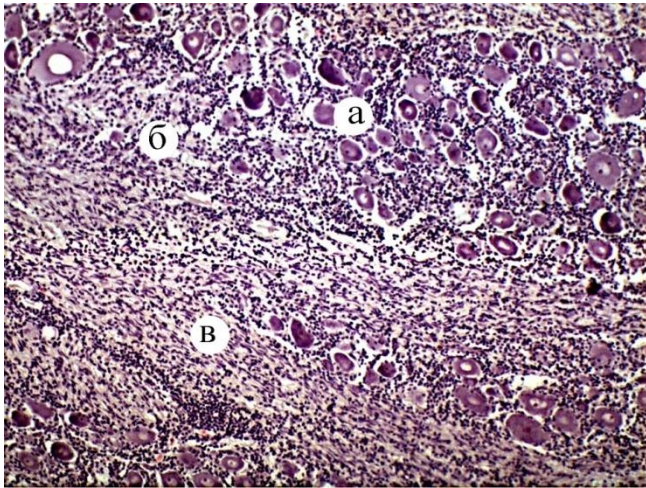


Рис. 95. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла коропа: а – нейрони; б – ядра гліальних клітин; в – нервові волокна. Гематоксилін та еозин. $\times 128$.

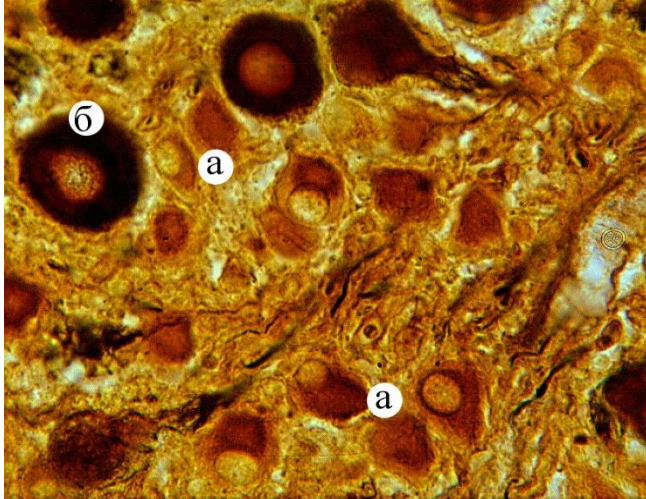


Рис. 96. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла корапа: а – скупчення малих нейронів; б – великий нейрон. Рамон-і-Кахаль. × 240.

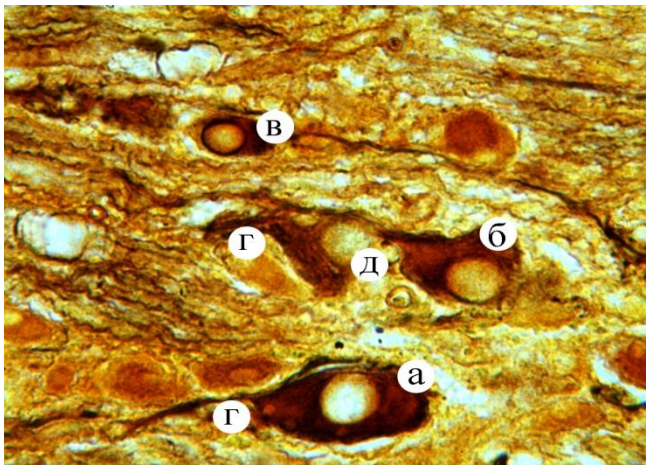


Рис. 97. Мікроскопічна структура спинномозкового вузла корапа: а – великий нейрон; б – середній нейрон; в – малий нейрон; г – відросток нейрона; д – ядро. Рамон-і-Кахаль. × 320.

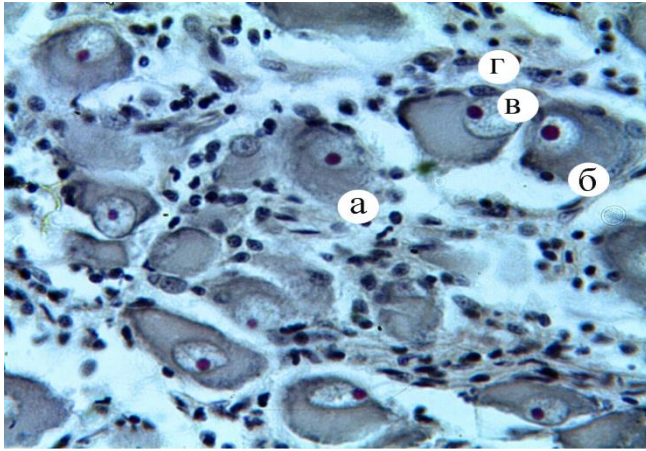


Рис. 98. Розподіл базофільної речовини в структурах спинномозкового вузла корапа: а – гіпохромна клітина; б – цитоплазматична базофільна речовина; в – ядро нейрона; г – ядра гліоцитів. Ніссль. $\times 240$.

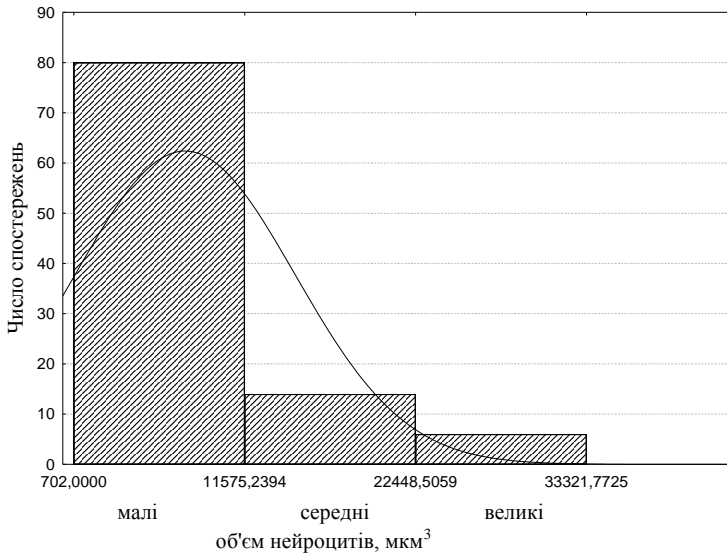


Рис. 99. Гістограма розподілу об'ємів нейронів СМВ корапа.

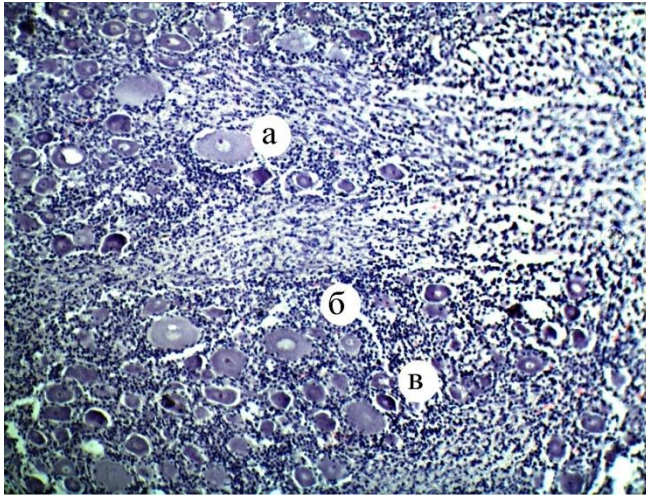


Рис. 100. Розподіл нуклеїнових кислот у структурах спинномозкового вузла коропа: а – великий нейрон, б – ядра гліальних клітин; в – середні та малі нейрони. Ейнарсон. $\times 128$.

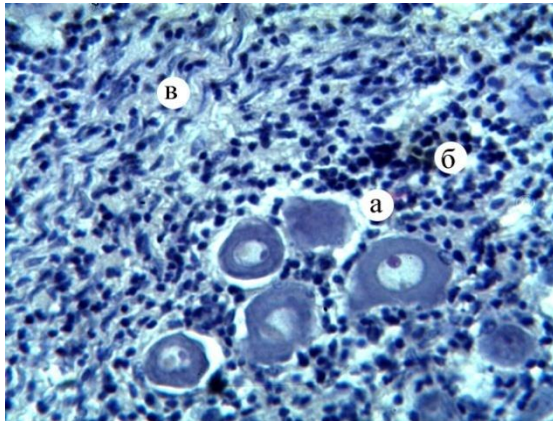


Рис. 101. Розподіл нуклеїнових кислот у нейронах спинномозкового вузла коропа: а – нейрони; б – ядра гліальних клітин; в – нервові волокна. Ейнарсон. $\times 240$.

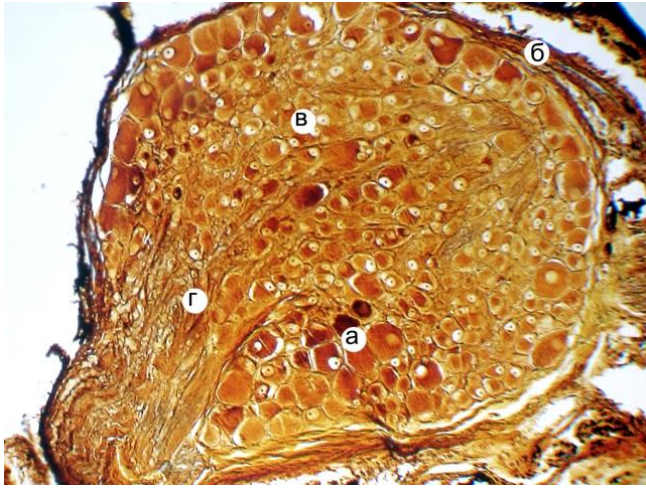


Рис. 102. Мікроскопічна будова спинномозкового вузла ставкової жаби: а – нейрони; б – сполучнотканинна капсула; в – ядра нейронів; г – нервові волокна. Більшовський-Грос. $\times 80$.

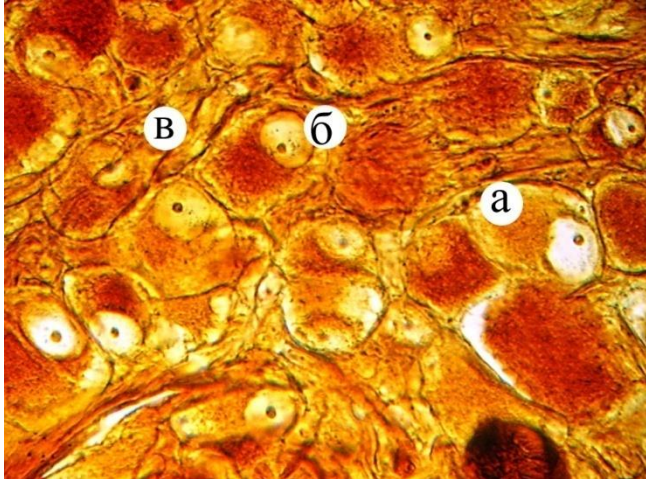


Рис. 103. Фрагмент мікроскопічної структури спинномозкового вузла ставкової жаби: а – нервова клітина; б – ядро та ядерце; в – нервові волокна. Більшовський-Грос. $\times 128$.

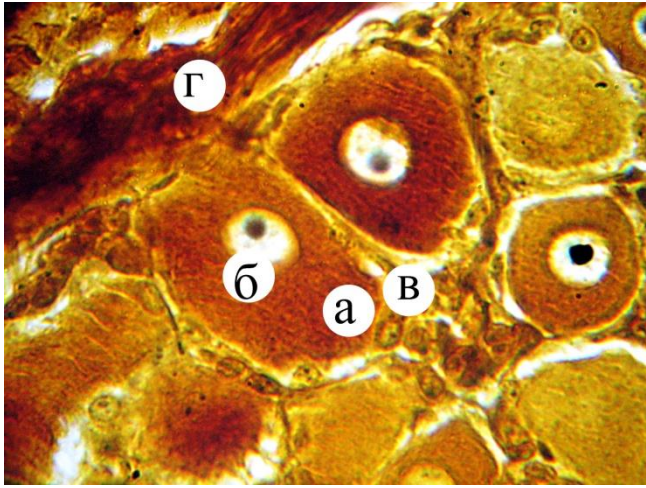


Рис. 104. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла ставкової жаби: а – нейроплазма; б – ядро та ядерце; в – мантійна оболонка; г – капсула спинномозкового вузла. Більшовський-Грос. × 280.

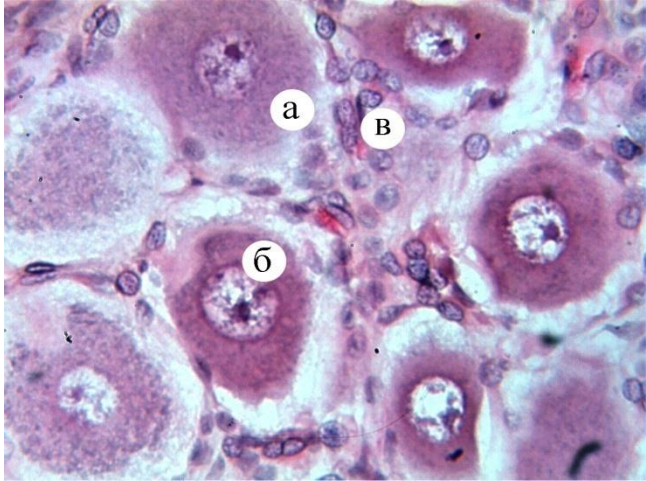


Рис. 105. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла ставкової жаби: а – нейроплазма; б – ядро та ядерце; в – ядра гліальних клітин. Гематоксилін та еозин. × 280.

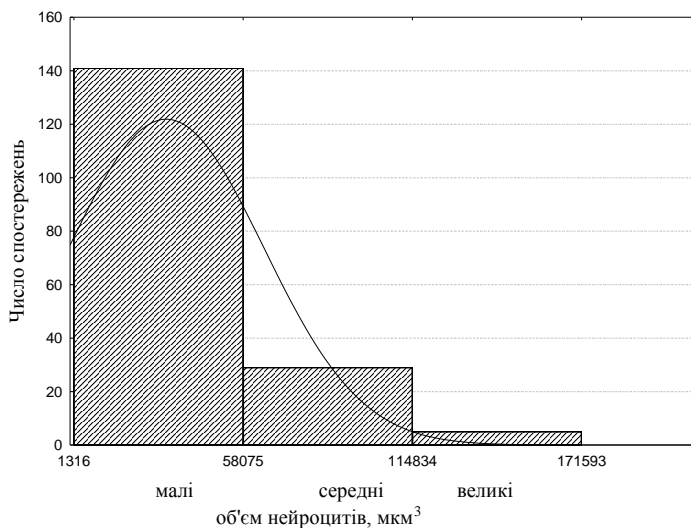


Рис. 106. Гістограма розподілу нейронів СМВ ставкової жаби за показниками об'єму перикаріонів нейронів.

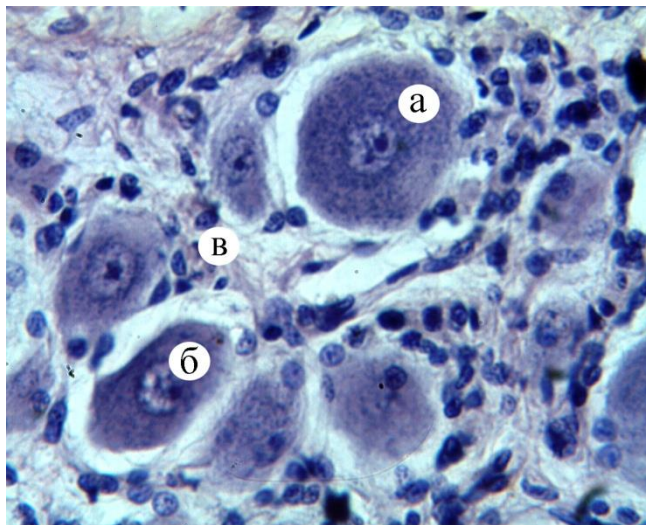


Рис. 107. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла ставкової жаби: а – нейроплазма; б – ядро та ядрець; в – ядра гліальних клітин. Ейнарсон. $\times 280$.

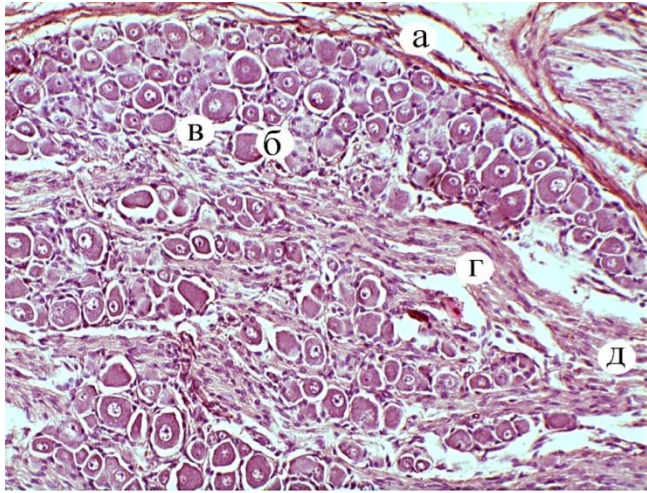


Рис. 108. Мікроскопічна будова спинномозкового вузла ящірки прудкої: а – сполучнотканинна капсула, б – нейроти; в – ядра гліальних клітин, г – нервові волокна, д – дорсальний корінець спинномозкового нерва. Гематоксилін та еозин. $\times 128$.

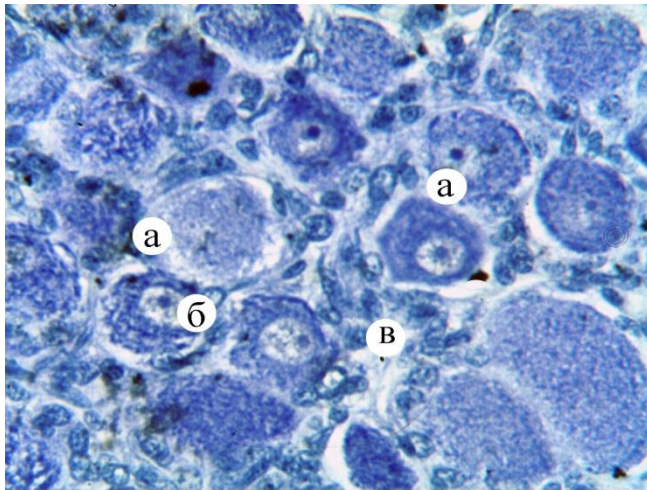


Рис. 109. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла ящірки прудкої: а – нейроплазма; б – ядро та ядерце; в – ядра гліальних клітин. Ніссль. $\times 280$.

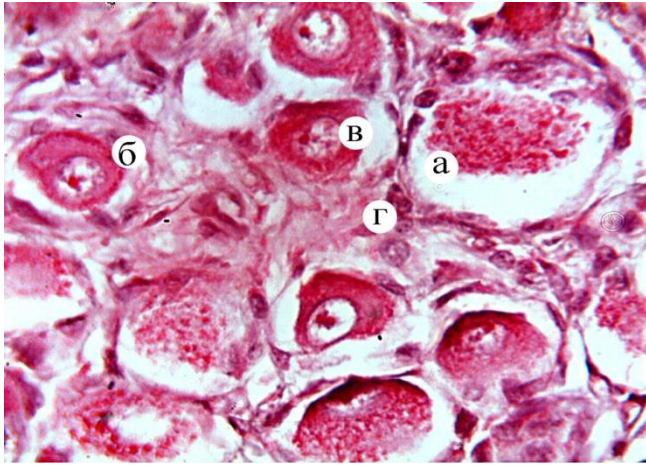


Рис. 110. Розподіл нуклеїнових кислот у нейронах спинномозкового вузла ящірки прудкої: а – глибки нуклеїнових кислот у нейроплазмі; б – нейроплазма із концентрацією нуклеїнових кислот на периферії; в – ядро та ядерце; г – ядра гліальних клітин. Браше. × 280.

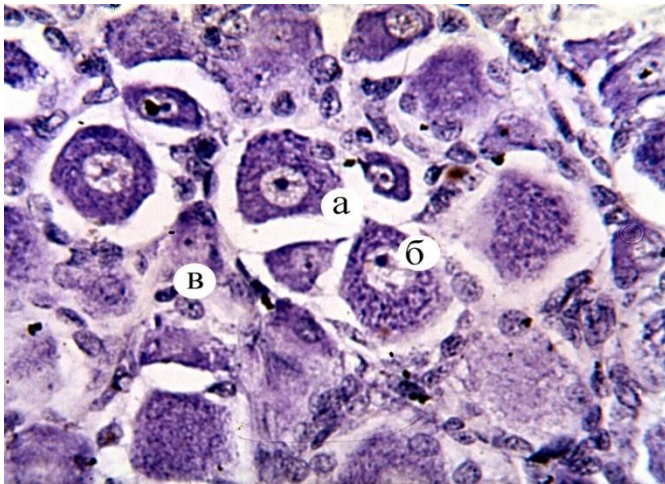


Рис. 111. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла ящірки прудкої: а – нейроплазма; б – ядро та ядерце нейрона; в – ядра гліальних клітин. Ейнарсон. × 280.

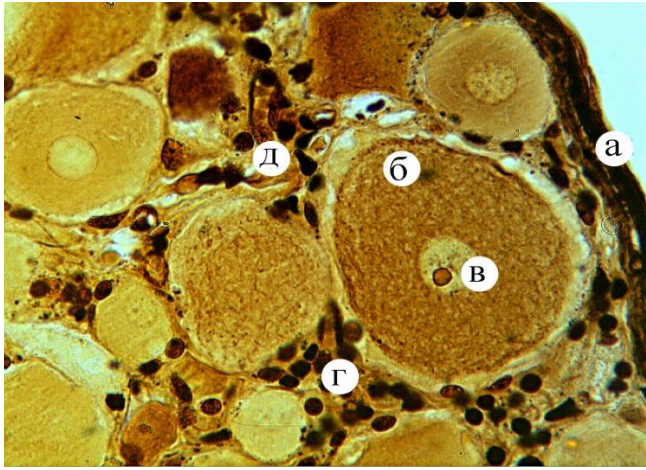


Рис. 112. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла статево зрілої курки: а – сполучнотканинна капсула; б – нейрон; в – ядро та ядерце; г – ядра гліоцитів; д – нервові волокна. Більшовський-Грос. $\times 400$.

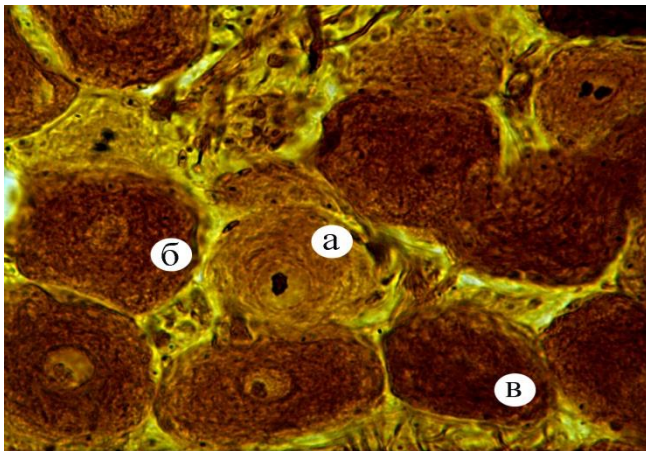


Рис. 113. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла статево зрілої курки: а – світлий нейрон; б – світло-темний нейрон; в – темний нейрон. Рамон-і-Кахаль. $\times 400$.

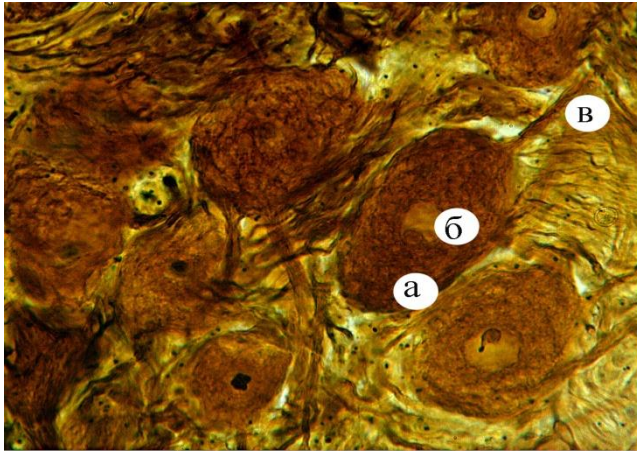


Рис. 114. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла статево зрілої курки: а – тіло нейрона; б – ядро та ядреце; в – відросток. Рамон-і-Кахаль. х 400.

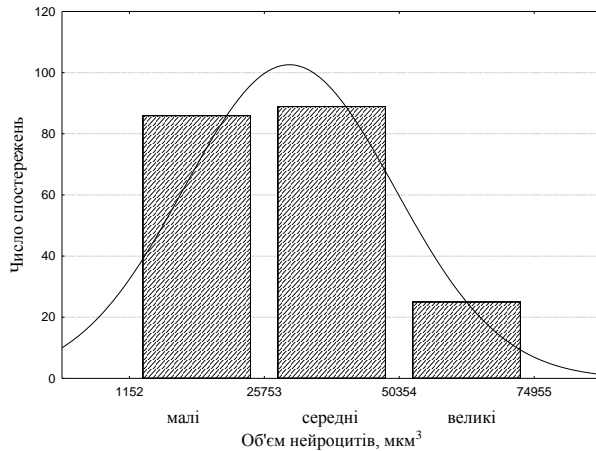


Рис. 115. Гістограма розподілу нейронів СМВ домашньої курки за показниками об'єма їх перикаріонів.

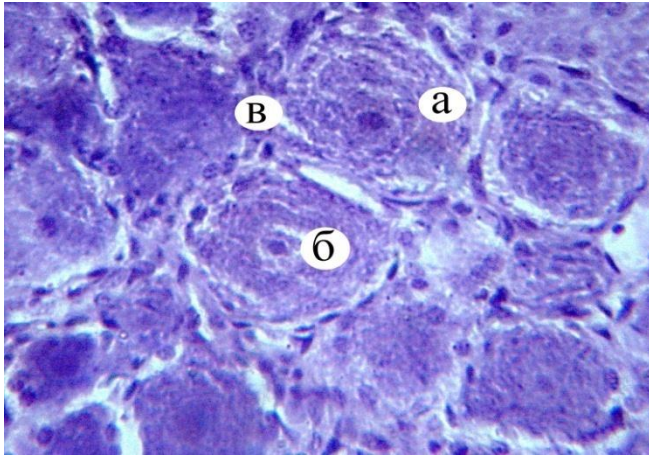


Рис. 116. Розподіл базофільної речовини в нейронах спинномозкового вузла домашньої курки: а – цитоплазматична базофільна речовина; б – ядерна базофільна речовина. Ейнарсон. $\times 600$.

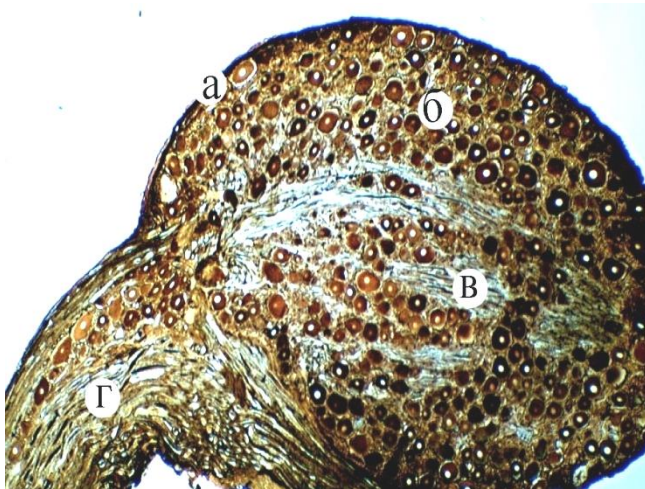


Рис. 117. Мікроскопічна будова спинномозкового вузла кроля європейського: а – сполучнотканинна капсула; б – нейрони; в – нервові волокна; г – змішаний спинномозковий нерв. Більшовський-Грос. $\times 32$.

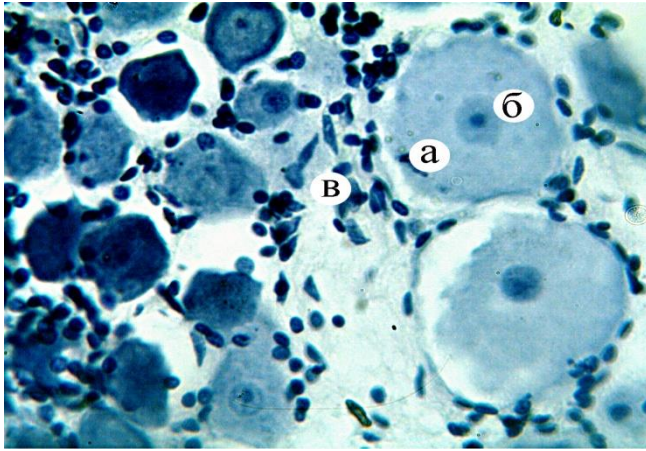


Рис. 118. Розподіл базофільної речовини в структурах спинномозкового вузла кроля європейського: а – нейроплазма; б – ядро та ядерце; в – ядра гліальних клітин. Ніссль. $\times 280$.

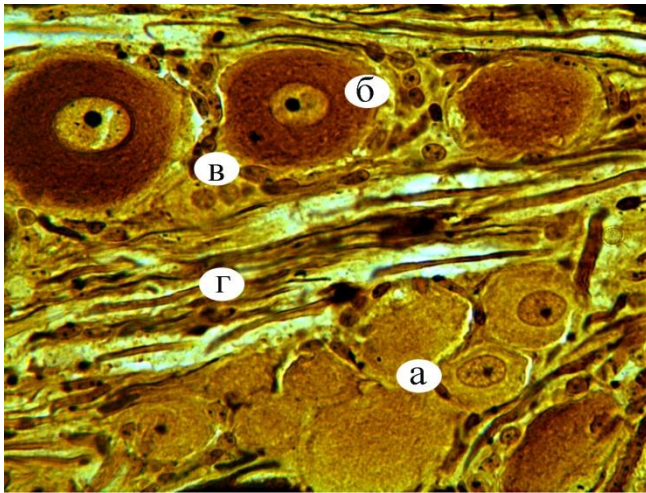


Рис. 119. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла кроля європейського: а – світлі нейрони; б – темні нейрони; в – ядра мантийних гліоцитів; г – нервові волокна. Рамон-і-Кахаль. $\times 280$.

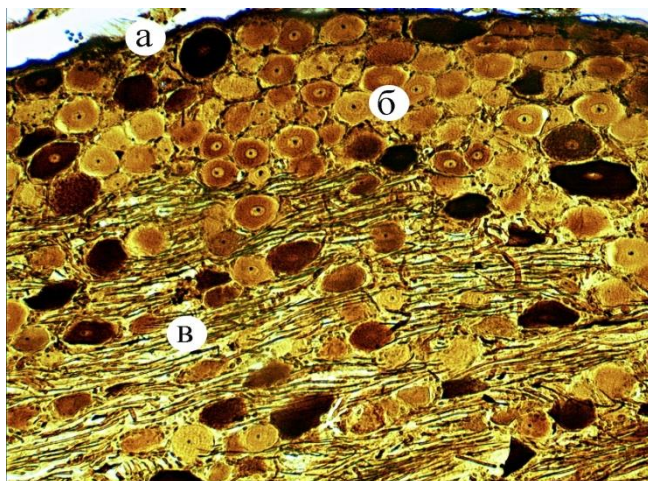


Рис. 120. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла кроля європейського: а – сполучнотканинна капсула; б – нервові клітини; в – нервові волокна. Рамон-і-Кахаль. $\times 128$.

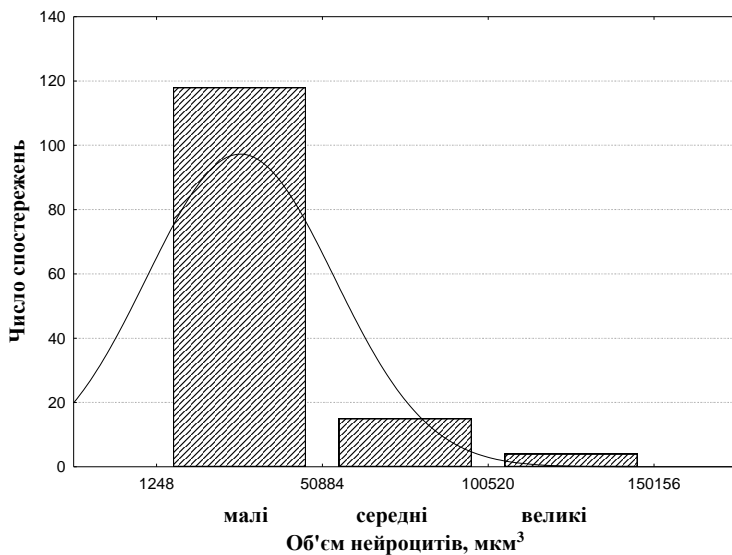


Рис. 121. Гістограма розподілу нейронів СМВ кроля європейського за показниками об'єму їх перикаріонів.



Рис. 122. Розподіл нуклеїнових кислот у спинномозковому вузлі кроля європейського: а – сполучнотканинна капсула, б – нейрони; в – ядра гліальних клітин; г – дорсальний корінець спинномозкового нерва. Браше. $\times 128$.

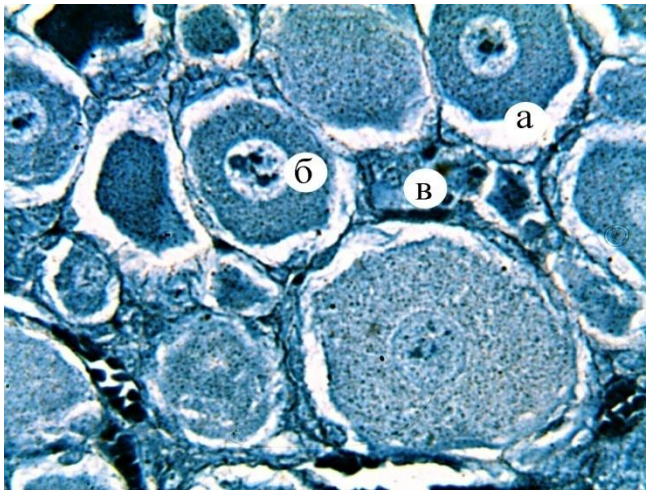


Рис. 123. Розподіл сумарних білків у нейронах спинномозкового вузла кроля європейського: а – нейроплазма, б – ядро та ядерця; в – ядра гліальних клітин. Шуст. $\times 400$.

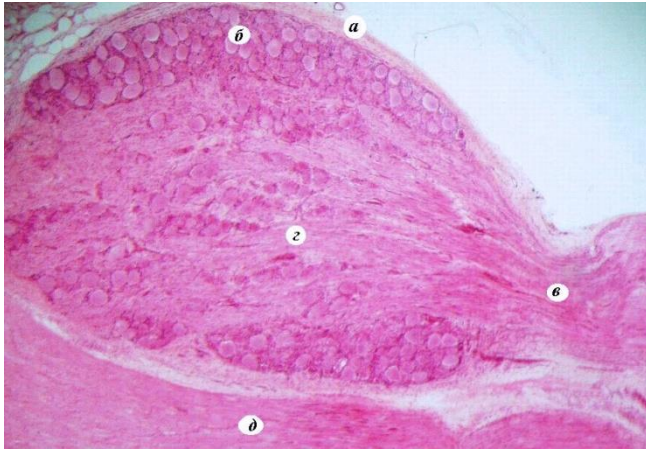


Рис. 124. Мікроскопічна будова спинномозкового вузла свійського собаки:
 а – сполучнотканинна капсула; б – нервові клітини;
 в – дорсальний корінець спинномозкового нерва; г – нервові
 волокна; д – вентральний корінець спинномозкового нерва.
 Гематоксилін та еозин. х 56.

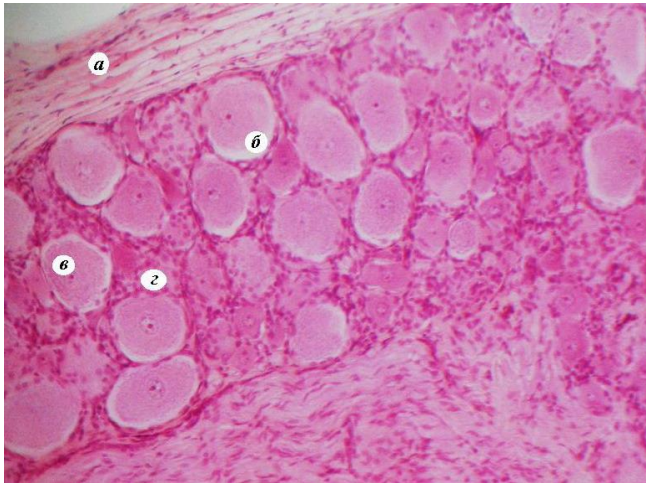


Рис. 125. Мікроскопічна будова спинномозкового вузла свійського собаки:
 а – сполучнотканинна капсула; б – нейрон; в – ядро нейрона;
 г – ядра нейрогліальних клітин. Гематоксилін та еозин. × 280.

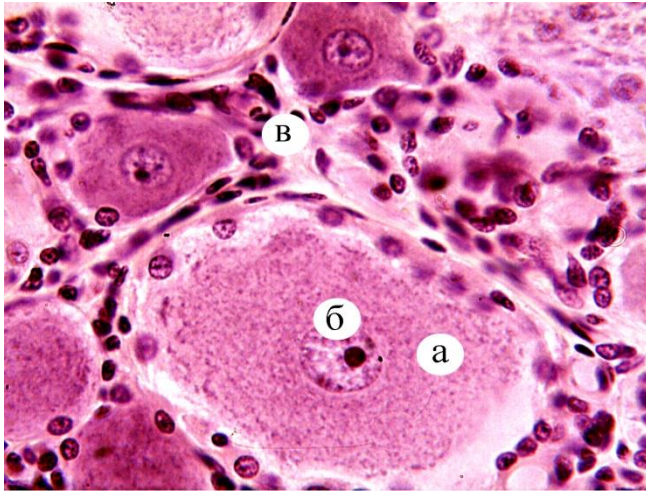


Рис.126. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла свійського собаки: а – цитоплазма нейрона; б – ядро та ядерце; в – ядра гліальних клітин. Гематоксилін та еозин. $\times 640$.



Рис. 127. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла свійського собаки: а – великий нейрон; б – малі нейрони; в – ядра гліальних клітин; г – нервові волокна. Гематоксилін та еозин. $\times 128$.

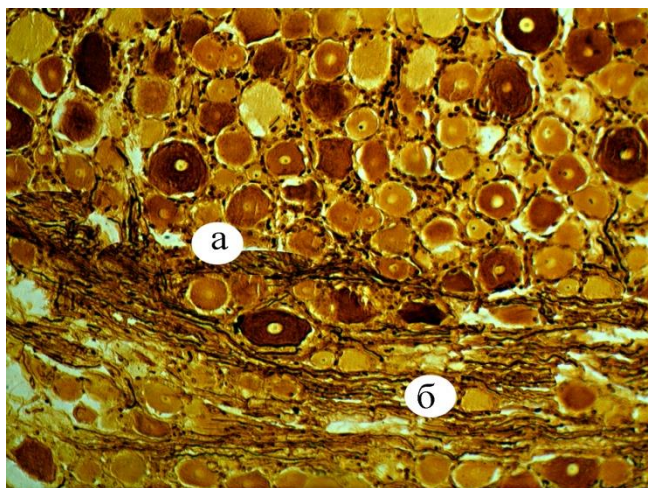


Рис. 128. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла свійського собаки: а – нейрони; б – нервові волокна. Рамон-і-Кахаль. $\times 128$.

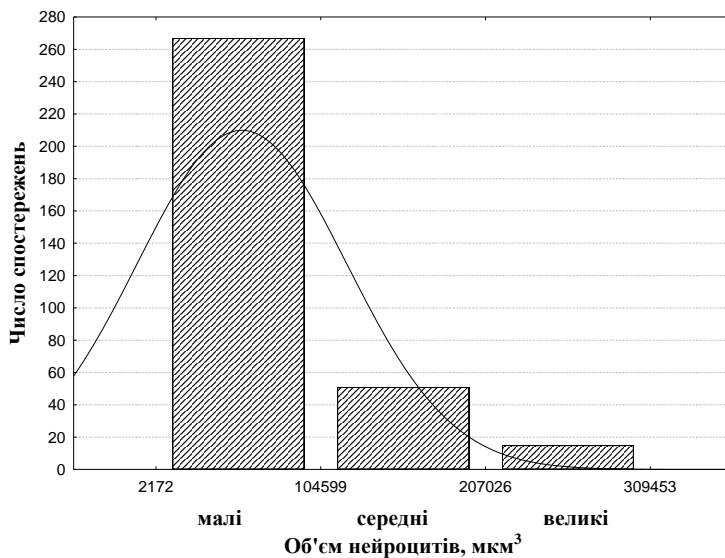


Рис. 129. Гістограма розподілу нейронів СМВ свійського собаки за показниками об'єму перикаріонів.

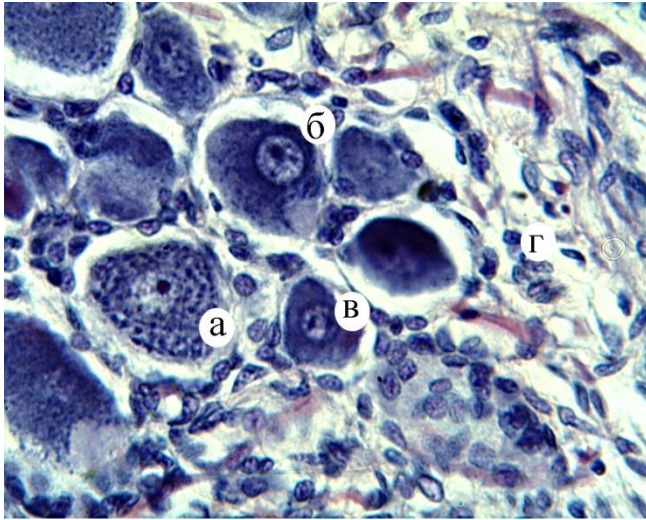


Рис. 130. Розподіл нуклеїнових кислот у спинномозковому вузлі свійського собаки: а – глибки нуклеїнових кислот у нейроплазмі; б – мантийна оболонка; в – ядро та ядерце; г – ядра гліальних клітин. Ейнарсон. $\times 280$.

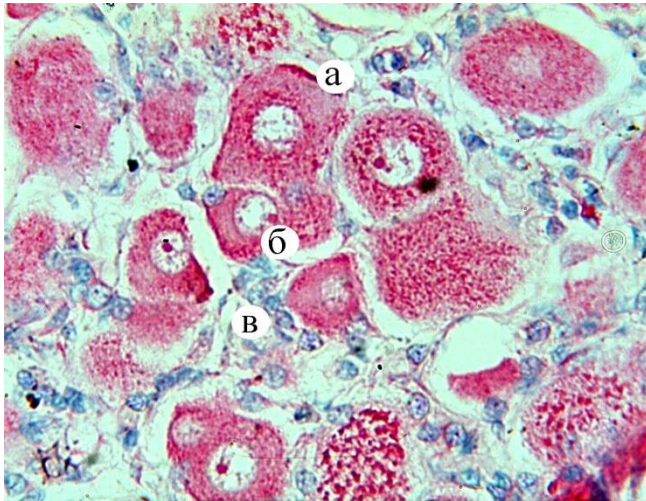


Рис. 131. Розподіл нуклеїнових кислот у спинномозковому вузлі свійського собаки: а – нейроплазма; б – ядро та ядерце; в – ядра гліальних клітин. Браше. $\times 280$.

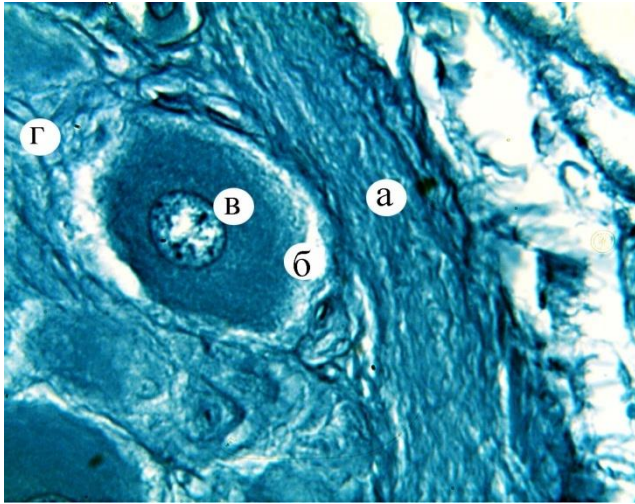


Рис. 132. Розподіл “сумарних” білків у спинномозковому вузлі свійського собаки: а – сполучнотканинна капсула; б – нейроплазма нейрона; в – ядро та ядерце; г – нервові волокна. Шуст. × 400.

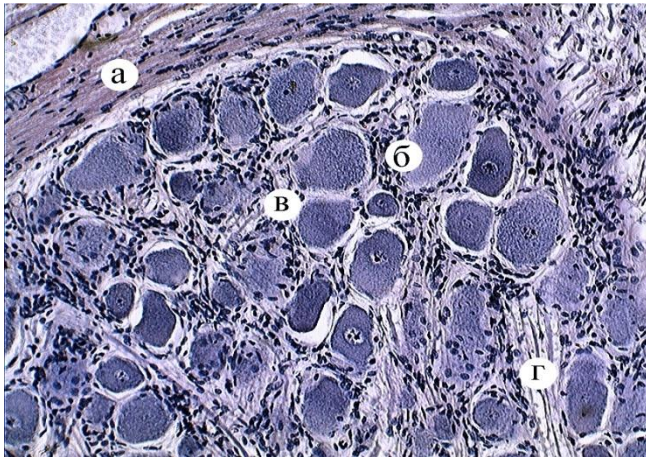


Рис. 133. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла домашньої свині: а – сполучнотканинна капсула; б – нейрон; в – ядра гліальних клітин; г – пучки нервових волокон. Нісслъ. × 120.

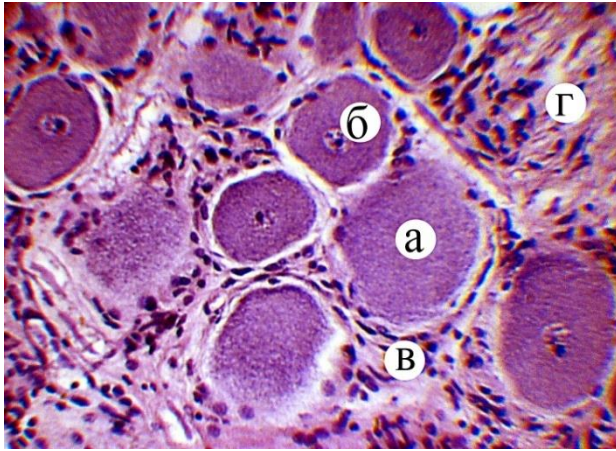


Рис. 134. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла домашньої свині: а – нейрон; б – ядро та ядерце; в – ядра гліальних клітин; г – нервові волокна. Гематоксилін та еозин. $\times 400$.

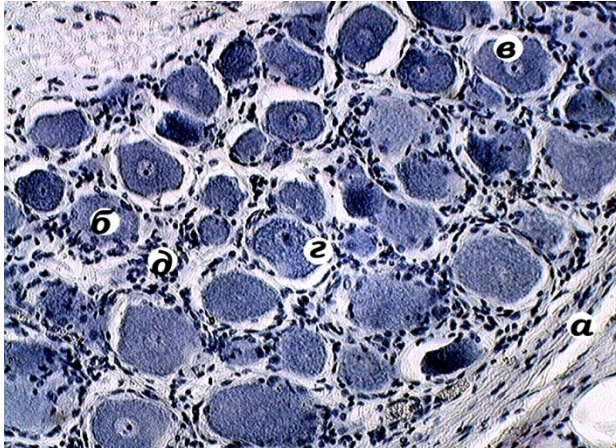


Рис. 135. Розподіл базофільної речовини в нейроплазмі клітин спинномозкового вузла домашньої свині: а – сполучнотканинна строма вузла; б – нейрон; в – ядро нервової клітини; г – нейроплазма; д – ядра гліальних клітин. Ніссль. $\times 280$.

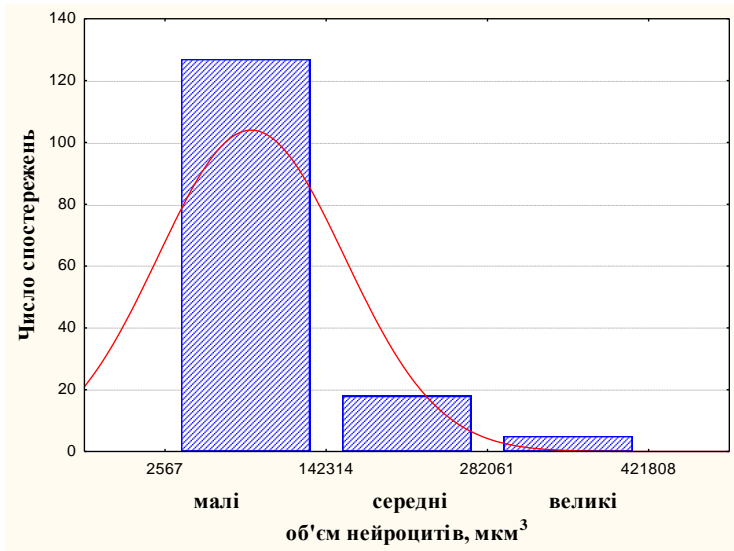


Рис. 136. Гістограма розподілу нейронів спинномозкового вузла домашньої свині за показниками об'єму перикаріонів.

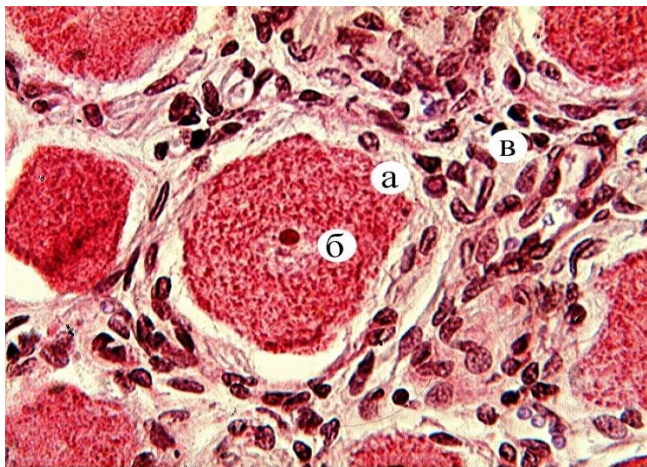


Рис. 137. Розподіл та локалізація нуклеїнових кислот у спинномозковому вузлі домашньої свині: а – нейроплазма; б – ядро та ядрець; в – ядра гліальних клітин. Браше. $\times 400$.

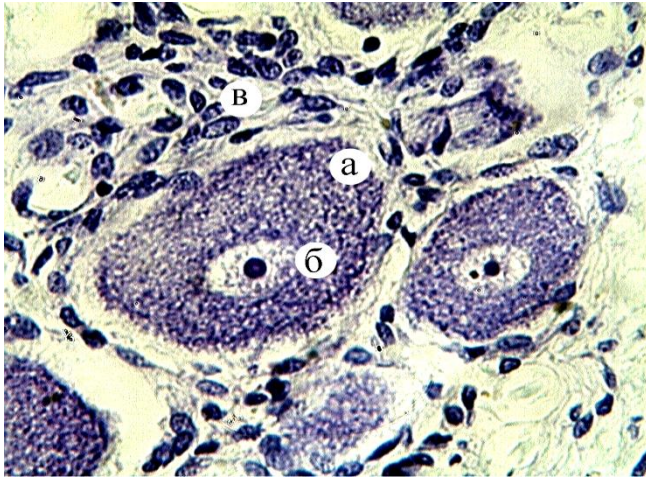


Рис. 138. Розподіл та локалізація нуклеїнових кислот у спинномозковому вузлі домашньої свині: а – нейроплазма; б – ядро та ядерце; в – ядра гліальних клітин. Ейнарсон. $\times 400$.

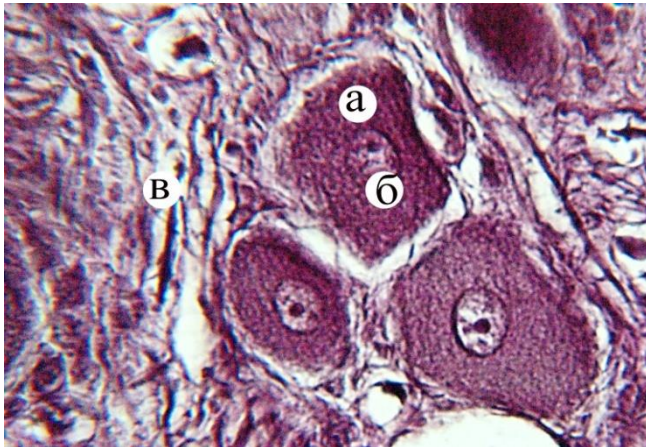


Рис. 139. Розподіл та локалізація “сумарних” білків у спинномозковому вузлі домашньої свині: а – нейроплазма; б – ядро та ядерце; в – ядра гліальних клітин та нервові волокна. Шуст. $\times 400$.

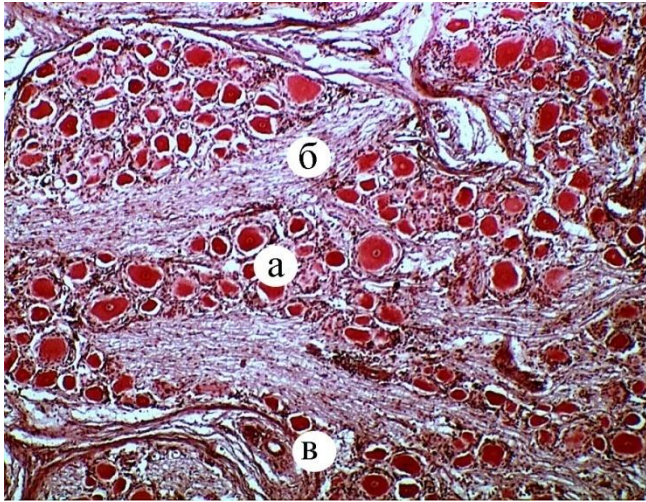


Рис. 140. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла бика свійського: а – групи нейронів; б – нервові волокна; в – судини гемомікроциркуляторного русла. Гематоксилін та еозин. $\times 80$.

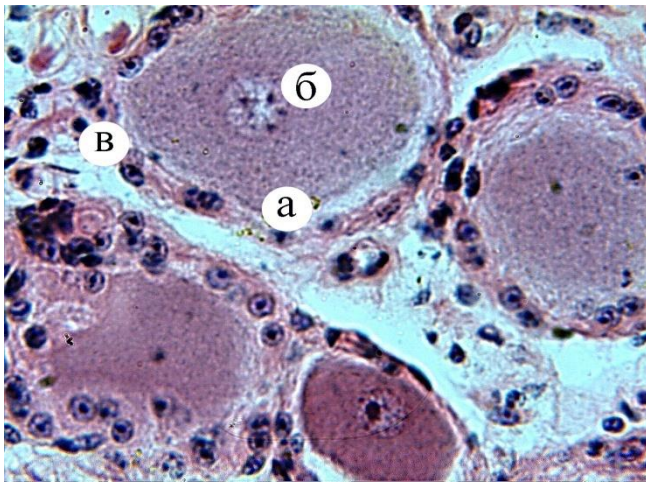


Рис. 141. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла бика свійського: а – нейрон; б – ядро та ядерце; в – ядра гліальних клітин. Гематоксилін та еозин. $\times 600$.

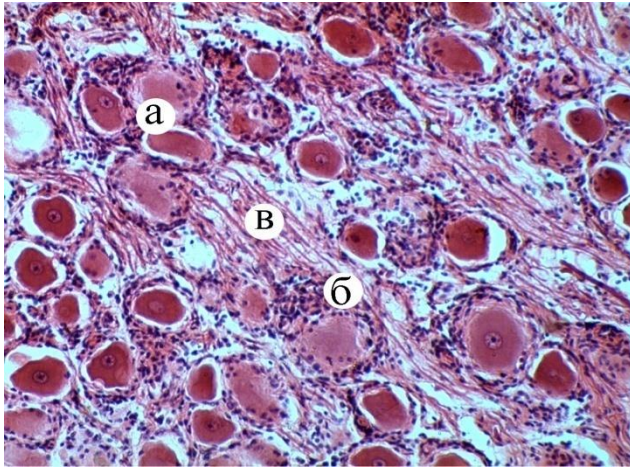


Рис. 142. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла бика свійського: а – нейрони; б – ядра гліальних клітин; в – нервові волокна. Гематоксилін та еозин. $\times 120$.

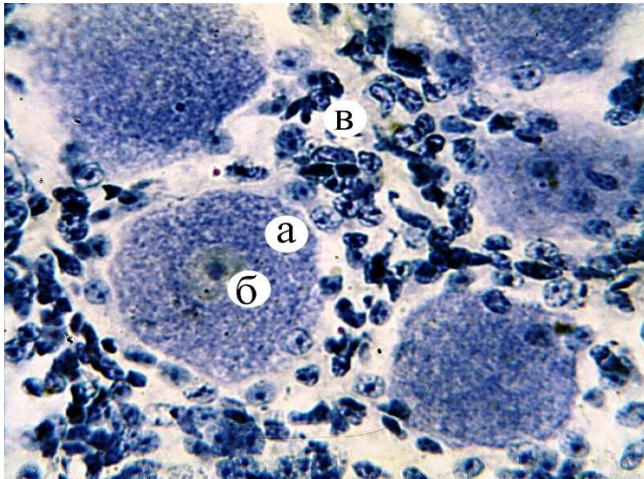


Рис. 143. Розподіл базофільної речовини в структурах спинномозкового вузла бика свійського: а – глибки базофільної речовини у нейроплазмі; б – ядро та ядрце; в – речовина Ніссля в ядрах гліальних клітин. Нісль. $\times 600$.

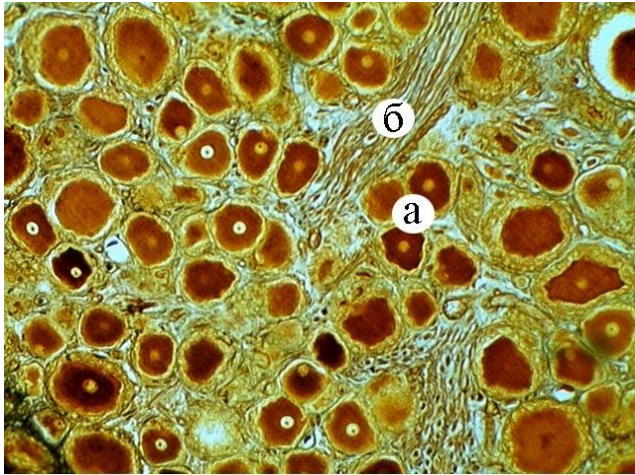


Рис. 144. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла бика свійського: а – нейрони; б – нервові волокна. Рамон-і-Кахаль. $\times 120$.

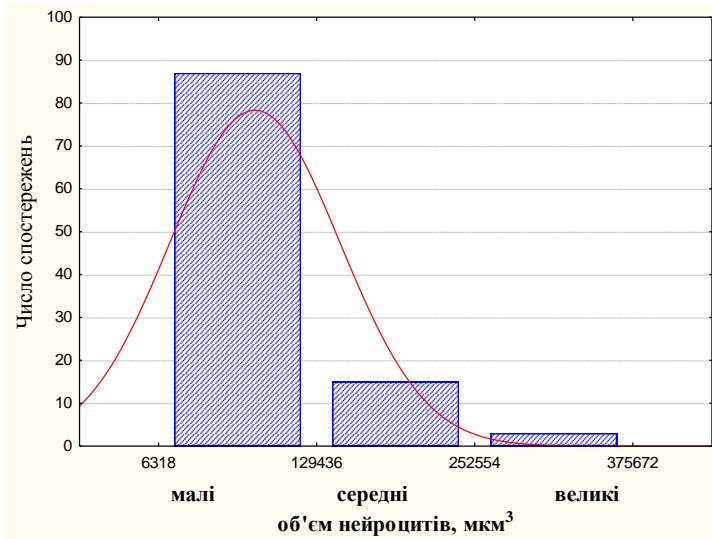


Рис. 145. Гістограма розподілу нейронів спинномозкового вузла бика свійського за показниками об'єму перикаріона.

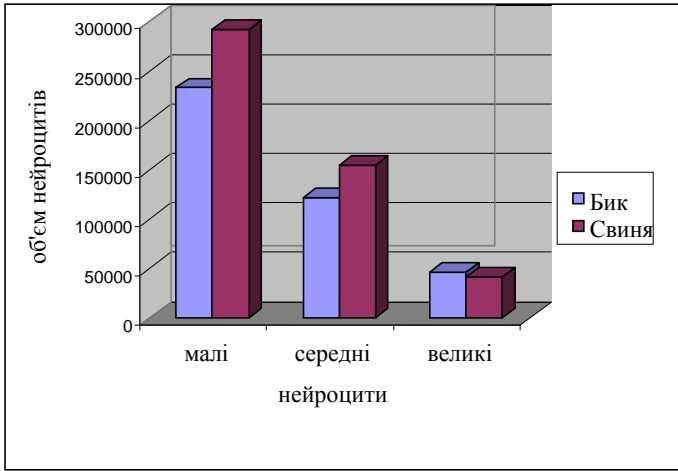


Рис. 146. Гістограма розподілу нейронів спинномозкових вузлів бика та свині за їх об'ємом перикаріона.

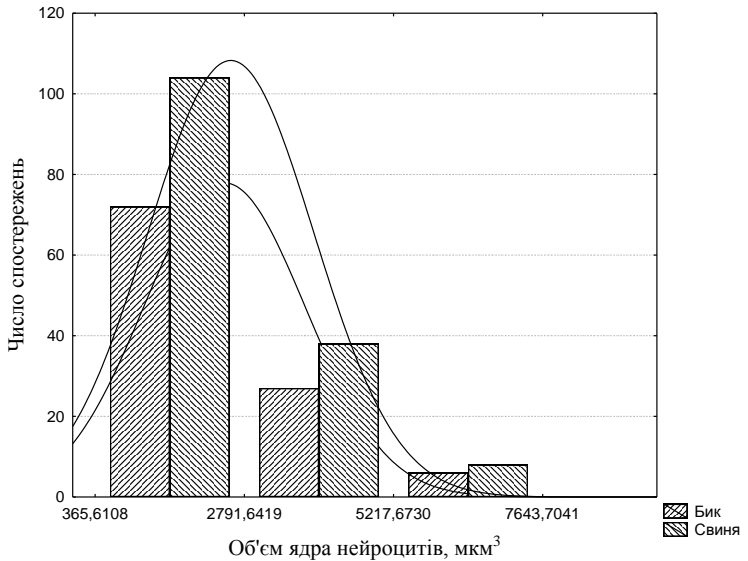


Рис. 147. Гістограма розподілу за змінною об'єму ядра нейронів спинномозкових вузлів бика свійського та домашньої свині.

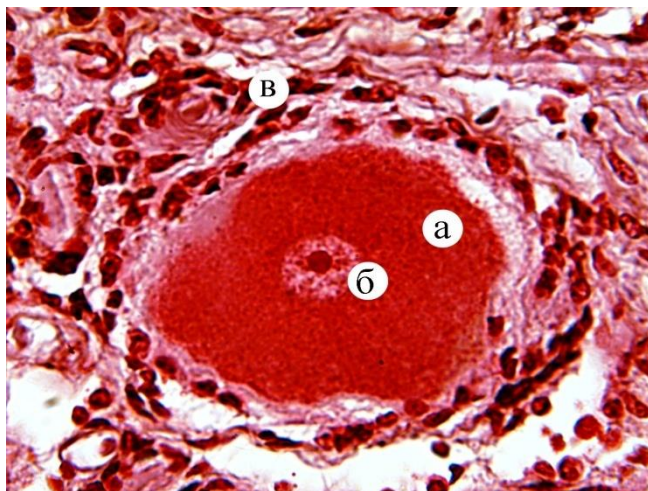


Рис. 148. Розподіл та локалізація нуклеїнових кислот у спинномозковому вузлі бика свійського: а – нейроплазма; б – ядро та ядерце; в – ядра гліальних клітин. Браше. $\times 400$.

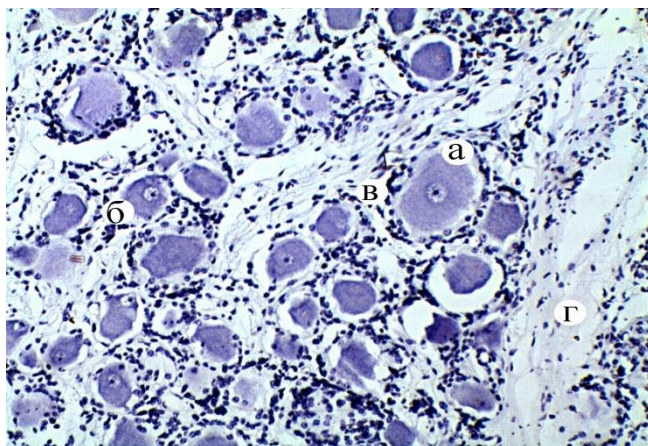


Рис. 149. Розподіл та локалізація нуклеїнових кислот у спинномозковому вузлі бика свійського: а – нейроплазма; б – мантійна оболонка; в – ядра гліальних клітин; г – нервові волокна. Ейнарсон. $\times 240$.

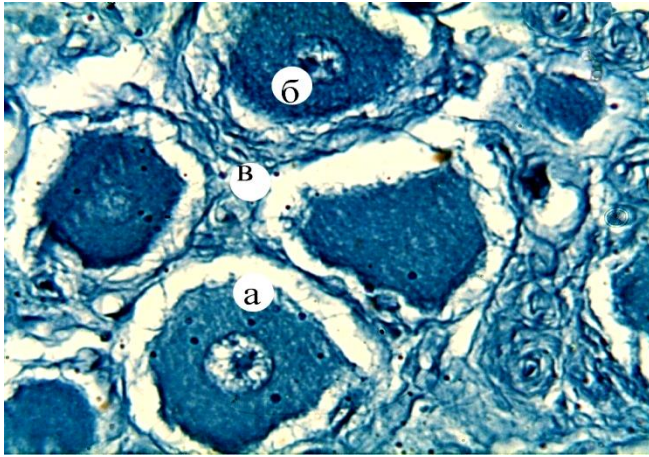


Рис. 150. Розподіл та локалізація “сумарного” білка у спинномозковому вузлі бика свійського: а – нейроплазма; б – ядро та ядерце; в – нервові волокна. Шуст. $\times 320$.

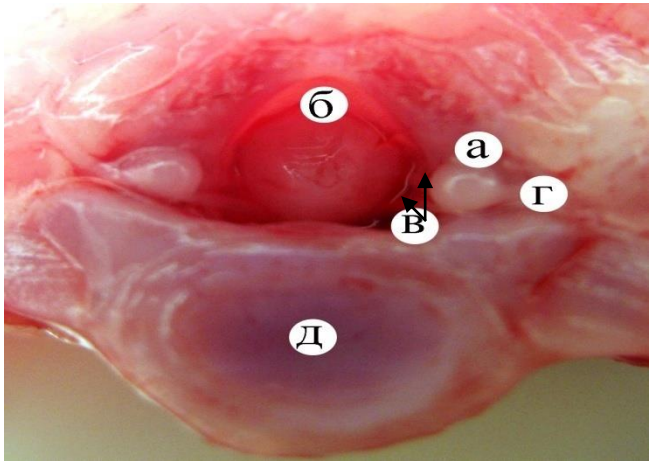


Рис. 151. Поперечний розріз хребетного стовпа добового собаки: а – спинномозкові вузли; б – спинний мозок; в – дорсальний та вентральний корінці спинномозкового нерва; г – змішаний нерв; д – тіло грудного хребця.

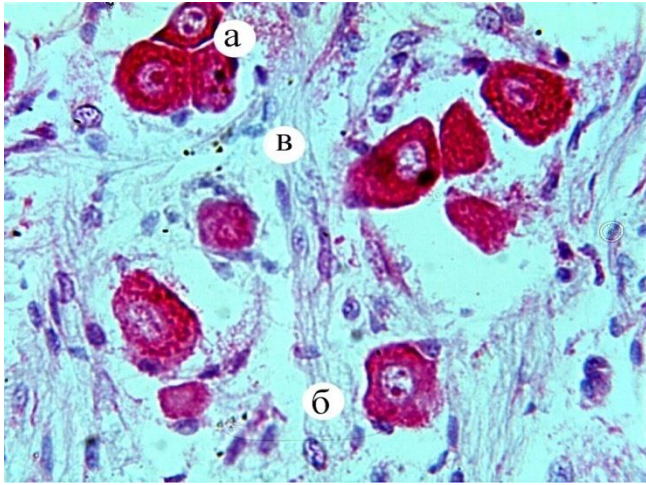


Рис. 152. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла добового собаки: а – скупчення нервових клітин; б – нервові волокна; в – ядра гліальних клітин. Гематоксилін та еозин. × 320.

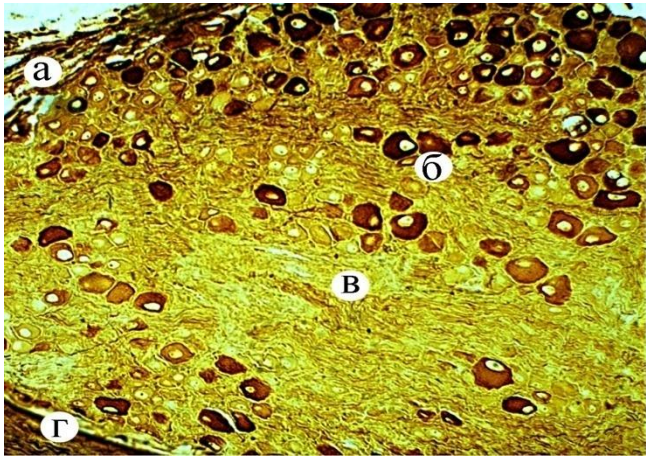


Рис. 153. Мікроскопічна будова спинномозкового вузла добового собаки: а – сполучнотканинна капсула; б – нервові клітини; в – нервові волокна; г – вентральний корінець спинномозкового нерва. Більшовський-Грос. × 128.

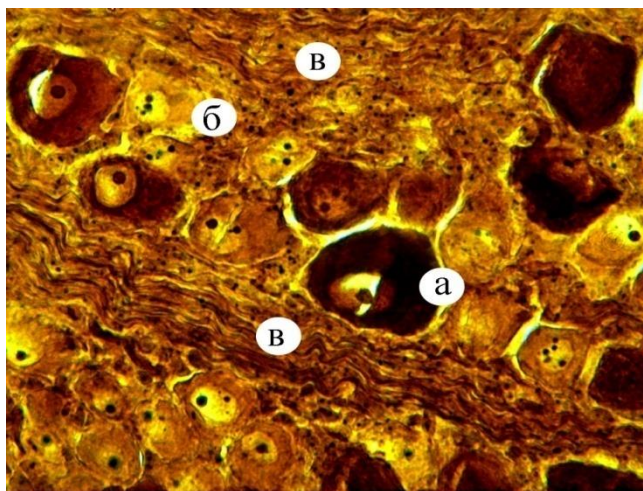


Рис. 154. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла добового собаки: а – аргенофільний нейроцит; б – аргенофобний нейроцит; в – пучки нервових волокон. Більшовський-Грос. $\times 320$.

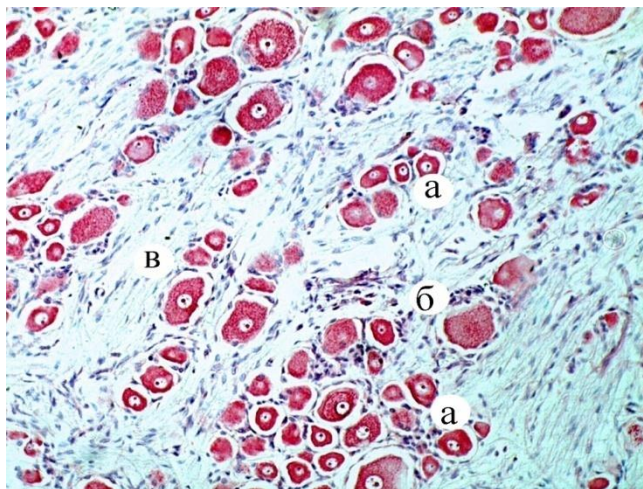


Рис. 155. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла 30-добового собаки: а – нервові клітини; б – ядра гліальних клітин; в – нервові волокна. Гематоксилін та еозин. $\times 160$.

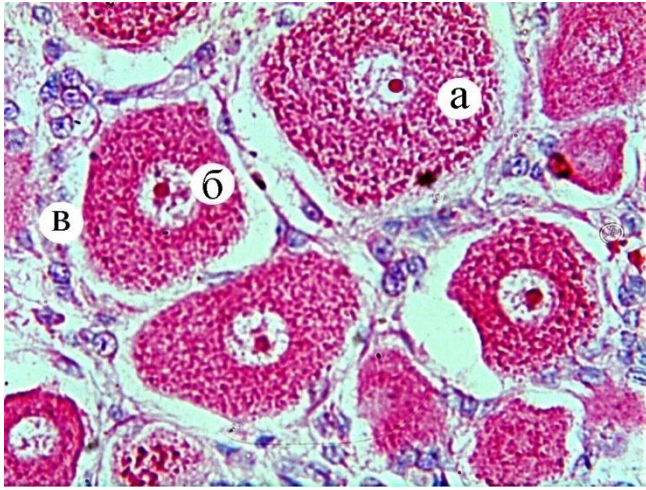


Рис. 156. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла собаки 3-місячного віку: а – нейроплазма; б – ядро та ядерце; в – мантийна оболонка. Гематоксилін та еозин. $\times 320$.

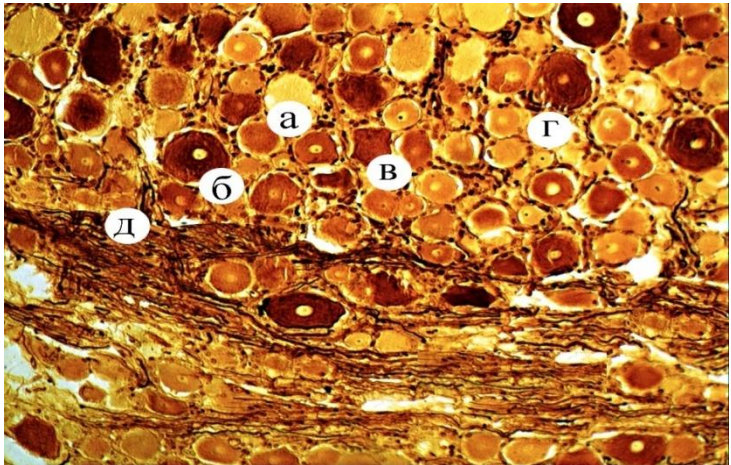


Рис. 157. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла собаки 3-місячного віку: а – світлий нейрон; б – темний нейрон; в – темно-світлий нейрон; г – ядра гліальних клітин; д – нервові волокна. Більшовський-Грос. $\times 160$.

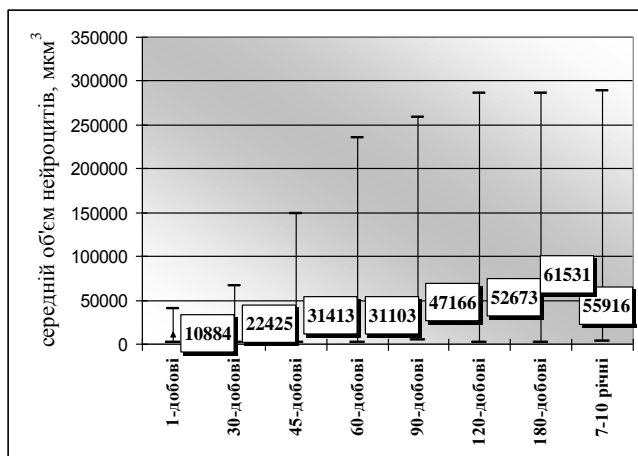


Рис. 158. Гістограма зміни об'єму перикаріонів нейронів спинномозкових вузлів собаки у постнатальному періоді онтогенезу.

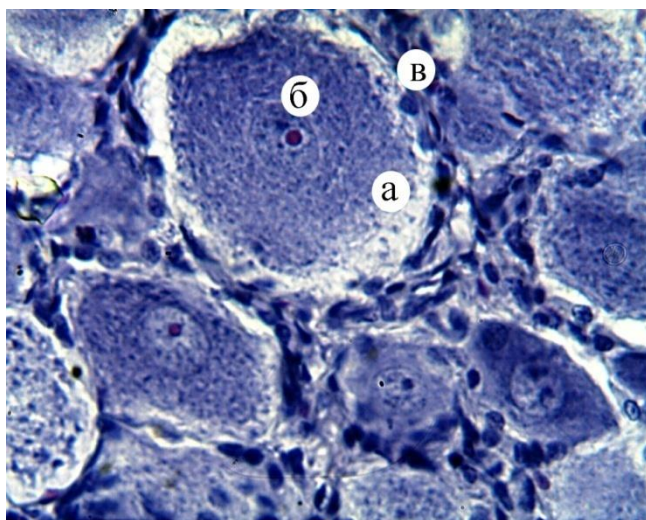


Рис. 159. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла собаки 4-місячного віку: а – нейроплазма; б – ядро та ядрець; в – мантійна оболонка. Нісель. $\times 320$.

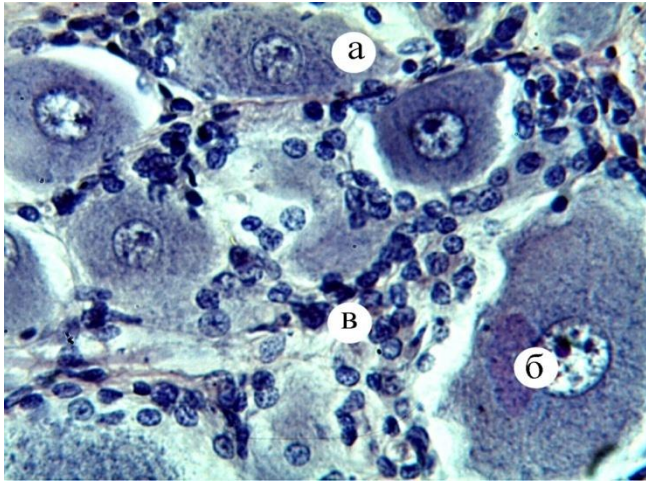


Рис. 160. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла собаки 6-місячного віку: а – нейроплазма; б – ядро та ядерце; в – мантійна оболонка. Нісслъ. $\times 320$.

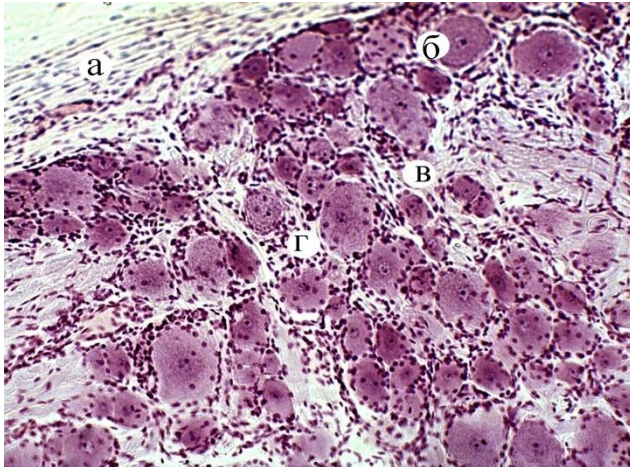


Рис. 161. Фрагмент мікроскопічної будови спинномозкового вузла статевозрілої собаки: а – нейроплазма; б – ядро та ядерце; в – мантійна оболонка; г – ядра гліальних клітин. Гематоксилін та еозин. $\times 160$.

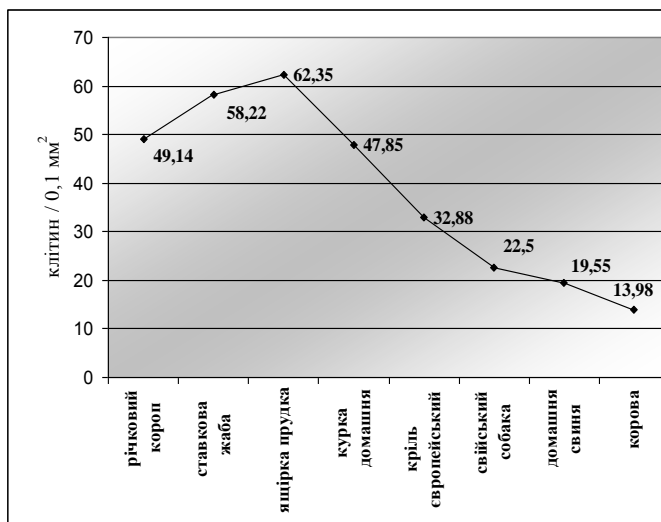


Рис. 162. Щільність розподілу нейронів у клітинній популяції спинномозкових вузлів хребетних тварин.

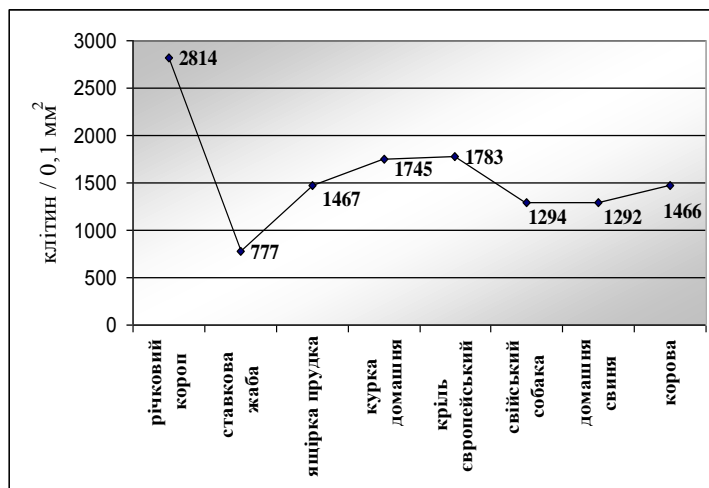


Рис. 163. Щільність розподілу гліоцитів у клітинній популяції спинномозкових вузлів хребетних тварин.

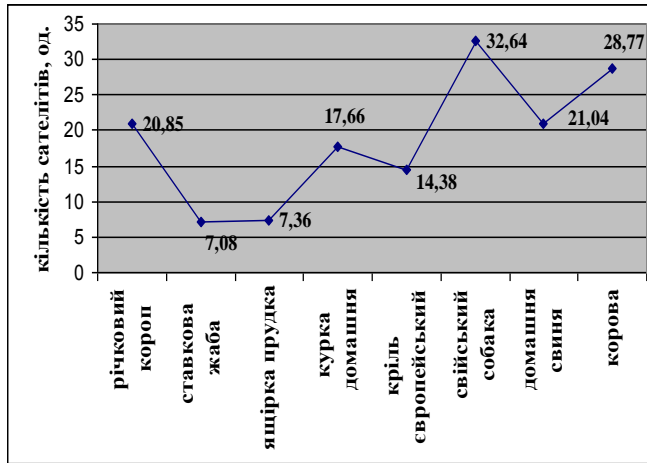


Рис. 164. Гістограма кількісного гліального забезпечення нейронів спинномозкових вузлів хребетних тварин.

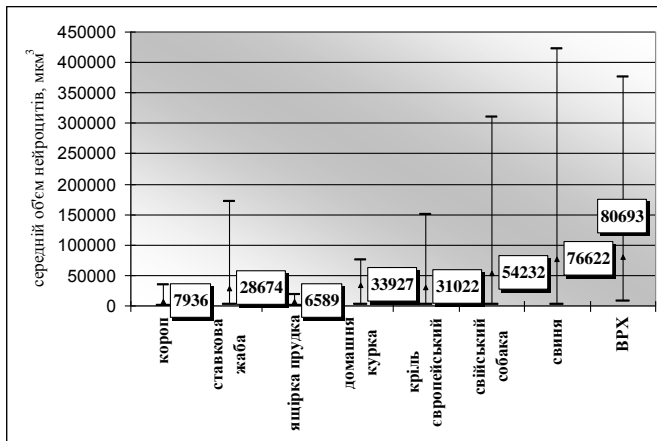


Рис. 165. Гістограма розподілу середніх об'ємів перикаріонів нейронів спинномозкових вузлів хребетних тварин.

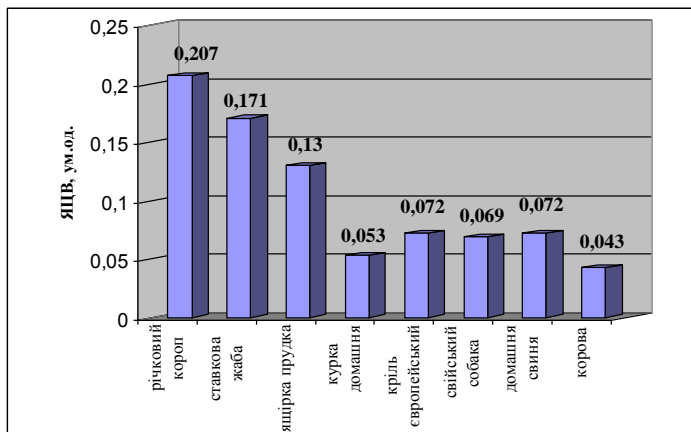


Рис. 166. Гістограма розподілу ядерно-цитоплазматичного відношення нейронів спинномозкових вузлів порівняльно-анатомічного ряду хребтних тварин.

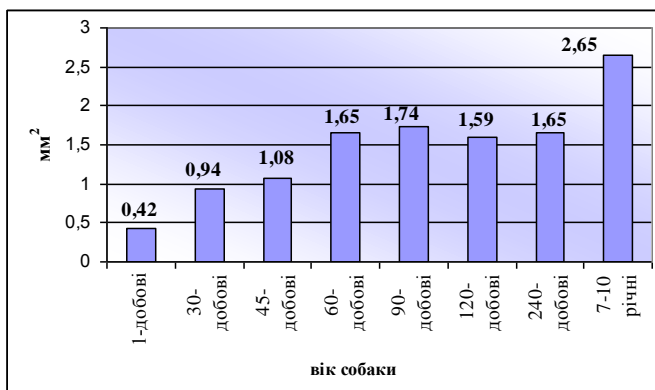


Рис. 167. Гістограма зміни площі спинномозкових вузлів швейцарського собаки у віковому аспекті.

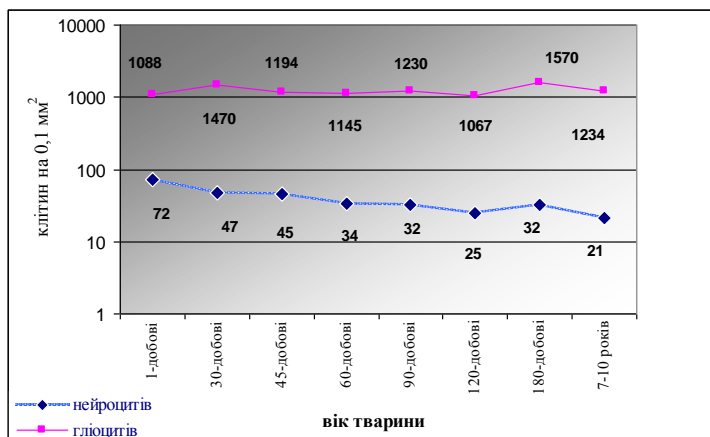


Рис. 168. Гістограма зміни щільності нейронів та клітин нейроглії у спинномозкових вузлах собаки у постнатальному періоді онтогенезу.

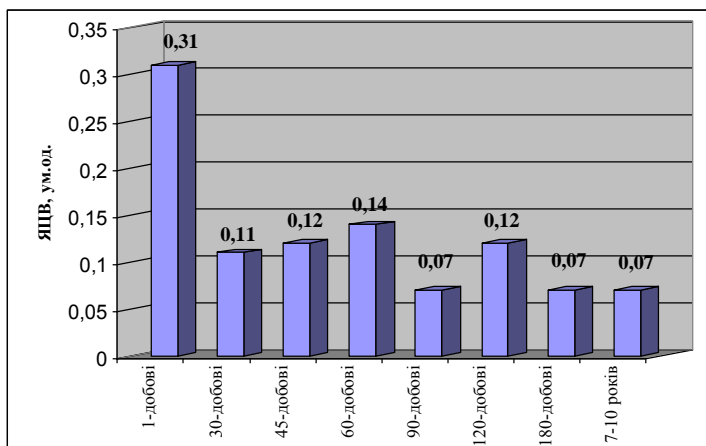


Рис. 169. Динаміка зміни ядро-цитоплазматичного відношення нейронів спинномозкових вузлів собаки у постнатальному періоді онтогенезу.

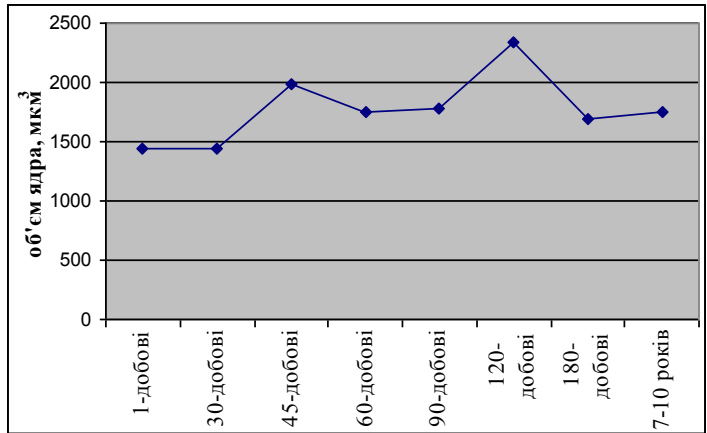


Рис. 170. Гістограма розподілу об'єму ядра нейронів спинномозкових вузлів собаки у постнатальному періоді онтогенезу.

ВИСНОВКИ

Різні види тварин у філогенетичному ряді: риби, амфібії, рептилії, птахи та ссавці (кролі, собаки, свині, велика рогата худоба) мають ряд біологічних особливостей. Такі особливості обумовлені фізіологічними процесами, що відбуваються в їх організмі. Це статеве дозрівання, різна температура тіла, їх холоднокрівність та теплокрівність, розвиток центральної нервової системи тощо.

Морфологічна організація нервової системи та її окремих структур визначається місцем тварини у філогенетичному ряді. Вона більш примітивна у риб, складніша в амфібій, рептилій і птахів, складна у ссавців, особливо у приматів. Рівень морфологічної та хімічної архітекτονіки нервової системи в цілому і її мікроструктур зокрема визначається стадіями онтогенезу та нейрогенезу [26].

З огляду на це, значний інтерес представляє дослідження нервової системи кісткових риб, амфібій, птахів та ссавців у плані адаптаційно-компенсаторних перетворень структур в умовах переходу від водного до наземного середовища життя. Такі умови, за результатами наших досліджень, призводять до помітних відмінностей нервової системи, що проявляється у щільності розміщення гліальних та нервових клітин, їх вмісті, морфологічних та морфометричних ознаках, розміщенні та розгалуженні дендритів тощо.

Еволюція спинного мозку тісно пов'язана із розвитком апарату руху тварин [27, 165], зокрема їх осьового скелету. Так, спинний мозок коропа вздовж всього хребетного стовпа не змінює свого діаметру, в той час, коли в інших представників філогенетичного ряду з більш досконалим рівнем еволюції (кури, кролі, собаки, свині, велика рогата худоба) спинний мозок має шийне і попереково-кріжове потовщення [160, 166, 174, 181, 182].

Спинний мозок на всіх етапах філогенезу має подібну гістоархітекτονіку [164, 166]. На поперечному його розрізі в центрі добре виражена сіра, а на периферії – біла мозкова речовина. В центрі сірої речовини спинного мозку міститься центральний канал.

У всіх хребетних тварин у грудному відділі спинного мозку площа поперечного розрізу сірої речовини менша, ніж білої (див. дод. В). В процесі еволюції діаметр спинного мозку збільшується за рахунок збільшення маси як сірої, так і білої мозкової речовини.

Спинний мозок у досліджених тварин має певні особливості [233, 234, 235, 236, 237]: площа і форма поперечного зрізу, форма сірої мозкової речовини, відсоткове співвідношення сірої речовини до білої, розміщення ядер у сірій речовині, форма нервових клітин тощо.

У риб, жаб та ящірок – тварин, які знаходяться майже на одному рівні філогенезу і які відрізняються руховою активністю, відмінності гісто- та цитоструктур будови органу, перш за все, обумовлені співвідношенням сірої мозкової речовини до білої, різною популяцією нейронів на поверхні його поперечного розрізу, їх розмірами, формою та щільністю розташування, кількісним перерозподілом різних типів нейронів, формуванням нейрон-гліального комплексу та гістохімічним показником реакцій на виявлення нуклеїнових кислот і білкових сполук.

Так, у коропа, який перебуває у водному середовищі, на поперечному розрізі спинного мозку дорсальні роги кінцево не сформовані, мають вертикально-видовжену форму. У ділянці дорсальної серединної перегородки вони щільно прилягають один до одного, латеральні роги не виражені. Нейрони у сірій речовині не утворюють ядер дорсального та вентрального рогу. Вони розміщені поодинокі. Порівняно із жабою та ящіркою кількість нервових клітин у сірій речовині коропа найменша. В середньому їх нараховується біля 20 клітин різної популяції. Проте морфометричними дослідженнями виявлено у сірій речовині великі поодинокі нейрони з чітко вираженими відростками. Такі клітини мають гігантські розміри. Їх об'єм становить 30378,44 – 54267,74 мкм³, що за величиною корелює з об'ємом великих нейронів у собаки, свині та бика [238, 239]. Така будова гігантських нейронів, можливо, пов'язана із підвищенням рухових процесів у риб, як одного із представників філогенетичного ряду. Крім цих клітин, існує популяція нейронів великих, середніх та малих розмірів. У нейронів малих розмірів слабко виражена нейроплазма, яка займає незначну площу щодо ядра.

Із досліджуваних нами тварин жаба є першою наземною. Вони використовують для утворення звуків дихальну систему, що вказує на додаткове навантаження та відповідні м'язи грудей. Можливо тому більшість великих нейронів у амфібій входить до складу ядра, розміщеного в середньо-латеральному відділі вентрального рогу

[164]. За нашими дослідженнями, у ставкової жаби відмічається певна структурна перебудова сірої речовини спинного мозку та збільшення абсолютної кількості нервових клітин на поверхні поперечного зрізу, що корелюється із збільшенням його площі порівняно з коропом. Так, площа сірої речовини спинного мозку у ставкової жаби щодо коропа достовірно зростає в 1,6 рази ($p < 0,001$) і становить $0,68 \pm 0,01$ мм². Площа білої речовини, навпаки, достовірно зменшувалась в 1,2 рази ($p < 0,001$). Відсоткове відношення сірої мозкової речовини до білої, порівняно з коропом, достовірно зростає в 1,5 рази ($p < 0,001$) (див. дод. В).

Такі виявлені нами неоднорідні морфометричні показники даних гісто- та цитоструктур спинного мозку свідчать про структурну перебудову його на різних етапах філогенезу в умовах переходу від водного до наземного середовища життя. Так, дорсальні роги сірої речовини у ставкової жаби сформовані і набули чіткої структури. Вентральні роги більш широкі, у них містяться нервові клітини, що формують ядра різних зон, які суттєво відрізняються своєю гісто- та цитоструктурою від коропа. Кількість гліальних клітин у сірій речовині більша від таких у коропа, а нейрони сірої речовини спинного мозку мають різні розміри. Їх середній об'єм достовірно зменшується, на відміну від коропа, у 3,7 рази ($p < 0,001$), об'єм ядер – у 2,7 рази ($p < 0,001$) (див. дод. А). Ядерно-цитоплазматичне відношення при цьому достовірно зростає в 1,2 рази ($p < 0,05$).

У процесі еволюції, за даними В.А. Савро (1990), відбувається прогресивний ріст варіабельності нейронів вентральних рогів спинного мозку та збільшення кількості нейронів вентральних рогів, що входять до складу ядер, які можна ділити на латеральну, центральну частину та медіальну [165, 166]. За результатами наших досліджень, у ставкової жаби відбувається певна структурна перебудова спинного мозку, що проявляється у збільшенні кількості моторних ядер, утворенні ядер сірої речовини, диференціації нервових клітин тощо.

У плазунів, які повністю оволоділи наземними умовами життя, зникає межа між спинними і черевними м'язами, вперше формується грудна клітка, з'являються зовнішні та внутрішні міжреберні м'язи. У таких тварин, які стоять майже на одній сходині еволюції і розвиток яких, в той же час, різко відрізняється руховою активністю

та способом пересування, нейронна організація вентральних рогів спинного мозку різна [164, 165], що і підтверджується результатами наших досліджень.

Так, поперечний зріз спинного мозку у прудкої ящірки серед усіх дослідних тварин є найменшим і становить $0,577 \pm 0,006 \text{ мм}^2$, що менше, ніж у ставкової жаби у 2,8 раза ($p < 0,001$). Поперечний розріз спинного мозку ящірок нагадує серцеподібну форму. Гліальні клітини у сірій речовині спинного мозку містяться більш поодинокі і, на відміну від жаб та ссавців, їх кількість значно зменшується. В основі структурної організації сірої речовини знаходяться нейрони, які подібні за будовою до таких, як у жаб. Проте, у ділянці сірої спайки, латеральніше до периферії, спостерігається дифузне розташування нейронів по всій площі. Можливо, таке розташування клітин відповідає ядру власного рогу, ядру Кларка та інших ядрам, які сформовані у сірій речовині домашніх тварин.

Середній об'єм нервових клітин спинного мозку у прудкої ящірки зменшується, на відміну від ставкової жаби, у 3,5 раза ($p < 0,001$), об'єм ядра – у 2,8 раза ($p < 0,001$), ЯЦВ, навпаки, зростає в 1,2 раза (див. дод. А).

У птахів відбувається подальший розвиток та інтенсифікація моторики, яка стала більш різноманітною (ходіння, стрибання на задніх кінцівках, політ тощо), спостерігається посилення міжреберних м'язів. Все це призвело до подальшої диференціації нейронів вентральних рогів спинного мозку: вони стали більш різноманітні за розмірами і формою. Вже виділяється третє рухове ядро. Причому, і на цій ступені еволюції, при ідентичності апарату руху, фізична активність птахів накладає певний відбиток на цитоархітектоніку вентральних рогів спинного мозку [27, 165, 240].

Так у вентральних рогах спинного мозку домашньої курки знаходяться скупчення нейронів переважно багатогранної форми з великою кількістю дендритів. Такі скупчення утворюють поодинокі групи клітин, що формують моторні ядра [44, 130, 176, 236].

Поперечний зріз спинного мозку у хребетних тварин має різну площу та різне відсоткове відношення сірої мозкової речовини до білої, що, в свою чергу, залежить від їх виду, віку тварини та стадії нейрогенезу (див. дод. В). Найбільша площа поперечного зрізу спинного мозку виявляється у бика свійського і становить $73,456 \pm 0,842 \text{ мм}^2$. На другому місці – домашня свиня $32,49 \pm 0,263 \text{ мм}^2$,

потім свійський собака – $21,319 \pm 0,348$ мм², криль європейський – $8,769 \pm 0,189$ мм², домашня курка – $7,216 \pm 0,077$, ставкова жаба – $1,659 \pm 0,027$ мм² і короп – $1,583 \pm 0,032$ мм². Найменша площа поперечного зрізу у досліджених тварин спостерігається у прудкої ящірки – $0,577 \pm 0,006$ мм². Такі неоднозначні параметри морфометричних показників поперечного зрізу спинного мозку у хребетних тварин пов'язані із положенням їх у філогенетичному ряді.

Нашими дослідженнями мікроскопічної будови сірої речовини спинного мозку хребетних тварин встановлено виражену диференціацію нервових клітин, залежно від віку тварин і стадії нейрогенезу. Серед них можна виділити малі, середні і великі нейрони. Залежно від об'єму клітин та їх ядер їхнє ядерно-цитоплазматичне відношення різне [129, 130, 177, 178, 235]. Такий показник є основним морфометричним показником рівня метаболізму і диференціації клітин. Найменше ЯЦВ спостерігалось у великих нейронах, найбільше – у малих, що, в свою чергу, співпадає із результатами досліджень інших науковців [241, 242, 243].

У досліджуваних тварин відмічаються суттєві відмінності щодо кількісного складу малих, середніх та великих нейронів: Так, найбільша кількість великих нервових клітин виявлено у жаб ($39,5 \pm 0,64$ %), потім у коропа – ($38,5 \pm 0,21$ %) та кроля європейського ($38,5 \pm 0,42$ %). Менша кількість таких клітин у бика ($18,43 \pm 0,50$ %) (див. дод. Д).

Диференціювання структур спинного мозку після народження не завершена і продовжується в ранні та наступні етапи постнатального періоду онтогенезу, що, в свою чергу, виражається в збільшенні розмірів нейронів, завершенні мієлінізації нервових волокон тощо [131, 236].

За результати наших досліджень, спинний мозок у перші дні постнатального періоду онтогенезу морфологічно сформований. Проте, у перші дні постнатального періоду онтогенезу відбувається подальше удосконалення морфологічної і гістохімічної архітектоніки нервової системи [62, 130, 239]. Ці процеси диференціювання нервових клітин спинного мозку, перш за все, відбуваються у мотонейронах.

Поперечний зріз спинного мозку у постнатальному періоді має різну площу та відсоткове відношення сірої мозкової речовини до

білої, що, в свою чергу, залежить від віку тварин (стадії нейрогенезу) [131, 235, 44, 176]. Об'єм білої речовини збільшується швидше порівняно із розмірами сірої мозкової речовини, що призводить до зменшення відсоткового відношення сірої мозкової речовини до білої (див. дод. В). З віком тварин збільшуються розміри нервових клітин, змінюється їх форма. Перикаріони середніх за розміром нервових клітин, в основному, набувають овальної і неправильно-округлої форми, у великих нервових клітинах домінує багатогранна форма.

Ріст та розвиток нейронів у постнатальному періоді розвитку відображається на ядерно-цитоплазматичному відношенні (див. дод. Б).

Вдалою моделлю для вирішення актуальних питань сучасної нейроморфології є *спинномозкові вузли*, які виконують функцію першої ланки на шляху аферентних імпульсів від рецепторів до центральної нервової системи. Сприймаючи зовнішні та внутрішні подразнення, вони першими трансформують їх у нервовий імпульс, забезпечуючи відповідні реакції, адекватні до діючих подразників [3].

Спинномозкові вузли хребетних тварин мають подібну структурну організацію, характерну для чутливих вузлів і є скупченням нервових клітин на межі злиття дорсального та вентрального корінців спинномозкового нерва. Вони розміщуються у межах міжхребцевих отворів.

За результатами наших досліджень встановлено міжвидові відмінності СМВ хребетних тварин, які відрізняються за формою: вони веретеноподібної або циліндричної форми у річкового коропа; округлої – у ставкової жаби, ящірки прудкої, домашньої курки, кроля та свійського собаки; неправильно-округлої форми, сплющеної у дорсовентральному напрямку – у домашньої свині та бика свійського. З зовні спинномозкові вузли покриті сполучнотканинною капсулою, яка у ссавців більш розвинена порівняно з нижчими тваринами. Її формують колагенові та еластичні волокна різної просторової орієнтації. Проникаючи всередину паренхіми органу, волокнисті та клітинні елементи капсули СМВ ссавців формують перегородки. В проміжку між ними розміщені скупчення чутливих нервових клітин. Характерною морфологічною ознакою СМВ вищих хребетних є упорядковане розміщення перикаріонів нейронів та їх відростків; перші локалізовані на периферії під капсулою, останні – переважно у

серединній частині вузла. Нервові волокна більш розвинені та розгалужуються у товщі СМВ ссавців, ніж у відповідному органі нижчих хребетних тварин [189].

Основним функціональним елементом СМВ є псевдоуніполярний нейрон. Для цієї клітини вищих хребетних тварин характерне велике округле тіло, пухирчасте ядро з центральною локалізацією. У СМВ коропа перикаріонів нервових клітин овальної форми, а ядро може бути зміщене до одного із полюсів. Ексцентричне розміщення ядра спостерігали і в нейронах ставкової жаби [189].

Псевдоуніполярні нейрони знаходяться в оточенні специфічних клітин нейроглії, так званих мантийних гліоцитів, які формують щось на зразок плаща (мантиї) навколо тіла кожного псевдоуніполярного нейрона. З зовні гліальні оболонки нейронів оточені прошарками тонковолокнистої сполучної тканини. У нижчих хребетних тварин мантийна оболонка слабо розвинена. Так, у річкового коропа розміщення як нейронів, так і клітин нейроглії є хаотичним та неупорядкованим, а в СМВ ставкової жаби основну частину складають щільно розміщені нервові клітини, які оточені поодинокими сателітами. Найбільш чітко мантийна оболонка виявляється навколо нейронів СМВ представників класу Ссавців [189, 252–256].

Проведене нами кількісне морфологічне дослідження з позиції оцінки пластичності СМВ хребетних тварин різних рівнів організації (нижчих – представників класів Кісткові риби та Земноводні і вищих – представників класів Плазунів, Птиці, Ссавців), з різною еколого-функціональною організацією, які відрізняються ступенем рухової активності (активно-рухові і тварини з помірним ступенем активності), середовищем перебування (наземним, наземно-повітряним, водним, напівводняним) дозволило виявити певні закономірності, тенденції та критерії, які стосуються структурної організації СМВ на популяційно-клітинному та клітинному рівнях їх організації [239, 257].

Важливе значення щодо морфофункціональної діяльності нервової системи хребетних тварин має щільність розміщення гліальних та нервових клітин, тому що саме такий показник характеризує динаміку розвитку мозку та являється морфологічною ознакою фізіологічних та патологічних змін в нервовій системі [258, 259].

На основі наших досліджень встановлено, що щільність розподілу нейронів варіює у СМВ різних досліджуваних представників хребетних тварин. У плазунів (ящірки прудкої) у ряді хребетних тварин виявляли найвищу щільність розміщення клітин, що відповідно складає $62,35 \pm 5,01$ клітин на умовну одиницю площі. Наближений показник мали СМВ земноводних (жаби ставкової) – $58,22 \pm 1,38$ нейронів. При порівнянні всіх класів досліджуваних тварин виявлено, що найнижчі показники характерні для ссавців. Між тим, у СМВ бика свійського кількість нейронів на умовну одиницю площі у 2,4 раза менша, ніж у кроля європейського (рис. 162).

Низька щільність розміщення нейронів у СМВ представників класу Ссавців та Птиці з високою локомоторною функцією, насамперед, пов'язано із високим рівнем диференціації клітинних компонентів і підвищенням їх функціональної ролі [257].

Працями ряду вітчизняних [2, 19, 94, 130] та зарубіжних [260–265] 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, а також характеризуються високою реактивністю і реагують на зміни у нейронах при патологічних процесах [266]. За результатами наших досліджень, показник щільності гліальних клітин на умовну одиницю площі є найвищим у спинномозкових вузлах річкового коропа ($2813,75 \pm 245,18$) порівняно з іншими представниками хребетних тварин, а найнижчим – у ставкової жаби ($776,67 \pm 56,25$) (рис. 163).

Своєрідне положення земноводних у порівняльному ряді хребетних легко пояснити з точки зору філогенезу. Перехід від водного до наземного способу життя земноводних є одним із критичних етапів у розвитку хребетних тварин і супроводжується суттєвою перебудовою як будови, так і функції нервової системи в цілому, окремо – її відділів, що призвело до формування нових зв'язків, які в подальшому прогресивно розвиваються у філогенезі наземних хребетних [60, 71, 72]. Так, будучи першими та найбільш просто організованими наземними хребетними, амфібії проявляють обмежену умовно-рефлекторну діяльність та рухову активність, орієнтацію на суші, порівняно із рибами. З позиції ряду дослідників, це пов'язано із морфологічними перебудовами структур нервової

системи при адаптації до нового середовища перебування [72, 91, 151, 259, 267]. СМВ ставкової жаби набувають округлої форми, які ззовні покриті сполучнотканинною капсулою значно вищого ступеня розвитку, ніж у риби. Нервові клітини СМВ хаотично розміщені, не утворюючи упорядкованих валиків, які характерні для теплокровних хребетних тварин. Вони щільно прилягають одна до одної, а їх мантийна оболонка представлена поодинокими перинеурональними клітинами глії. Нейрони округлої або овальної форми із великим світлим ексцентрично розміщеним ядром.

Однією із форм структурної перебудови нейроглії в активованих нервових центрах являється збільшення кількості перинеурональних сателітів, що підтверджено рядом дослідників [3, 65, 258, 266]. Даний феномен відображає інтенсифікацію функціонування нейронів. За результатами наших досліджень, у представників класу Ссавців навколо нейронів знаходиться найбільша кількість клітин-сателітів. Між тим, найвищий показник кількості перинеурональних сателітів характерний саме для СМВ свійського собаки ($32,64 \pm 1,96$) як найбільш активного представника класу Ссавців. При дослідженні СМВ ставкової жаби навколо нейронів виявлено найменшу кількість клітин-сателітів ($7,08 \pm 0,5$) порівняно з іншими хребетними тваринами (рис. 164).

При дослідженні гліального забезпечення різних класів нейронів СМВ хребетних тварин встановлено, що саме нервові клітини із малим об'ємом тіла краще забезпечені клітинами-сателітами, що підтверджує їх більшу функціональну активність.

Кількісні ознаки організації клітинних популяцій за параметрами величини нейронів (об'єму перикаріона та ядра), ядерно-цитоплазматичного відношення дозволяє встановити ступінь упорядкованості та величини їх структурного різноманіття у порівняльно-анатомічному ряді хребетних, на рівні еколого-морфологічних груп [130, 256].

За результатами проведених нами морфометричних досліджень, у СМВ коропа та ящірки прудкої розміри нейронів суттєво відрізняються, порівняно з іншими представниками досліджуваних хребетних тварин. Між тим, найменший об'єм перикаріонів нейронів ($6589,4 \pm 1409,8$ мкм³) мали СМВ ящірки прудкої, а в коропа їх об'єм відповідно у 3,6 та 7,6 рази нижчий

середніх значень профільного поля нейронів СМВ земноводних та ссавців (рис. 165).

Наявність превалюючої кількості малих нейронів у СМВ коропа супроводжується високим ступенем однорідності нейронної популяції, що відображає їх стабільне функціонування у певному середовищі перебування. Між тим, у СМВ ставкової жаби виявлені нервові клітини з високими показниками об'єму перикаріонів при високій гетерогенності даної популяції клітин і наявності дуже великих нейронів.

В клітинній популяції СМВ найбільші розміри перикаріонів нейронів виявлені у СМВ представників класів Птахи та Ссавці, які характеризуються високою гетерогенністю з великим розмахом варіантів.

Нервова система птахів досягає високого ступеня розвитку та диференціації [4, 19, 25]. Як відомо, представники класу птахів мають ряд біологічних особливостей. До їх числа відносяться швидкий ріст, фізіологічна скороспілість, відносно висока температура тіла (+40–42°C), розвиток ембріона поза організмом матері, свосрідність будови шкіряного покриву і його похідних. І тому гістоцитархітектоніка спинномозкових вузлів у курки відрізняється від такої у пойкилотермних тварин та характеризується вищим рівнем розвитку. На відміну від СМВ ставкової жаби та коропа, у курки чітко виражена диференціація нервових клітин на великі, середні та малі. Їх перикаріони більш округлі із центрично розміщеним ядром. Від добре розвиненої сполучнотканинної оболонки, яка покриває СМВ, у товщу органу проникають чисельні перегородки, між якими групами розміщуються нервові клітини. У птахів, на відміну від холоднокровних тварин, навколо нейронів чітко виражена мантійна оболонка, яка складається із перинейрональних клітин глії, нервових волокон та прошарків сполучної тканини.

У представників вищих хребетних (птиці та ссавців), як відомо із даних літератури [1, 45, 268–271] та за результатами наших досліджень, існує суттєва подібність у гістологічній будові СМВ. Проте, нами встановлено, що варіабельність розмірів перикаріонів 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 перикаріонів нейронів СМВ курки

в 1,8 раза менший, ніж у представників класу Ссавців, а щільність розміщення їх у 2,2 раза більша. Кількість гліальних клітин у СМВ курки домашньої перевищує відповідно їх кількість у СМВ ссавців лише в 1,2 раза.

Загально визнаним є факт, що розміри перикаріонів нейронів залежать від рівня розвитку ссавців (чим вище в систематичному відношенні вид, тим більший об'єм тіла нервової клітини), а також від розмірів (маси) тіла тварини [30, 272, 282]. Проведені нами дослідження в даному напрямку дозволили підтвердити точку зору авторів з приводу залежності між лінійними параметрами нервових клітин, філогенетичним віком та розмірами тіла тварини. Так, найбільшу масу тіла ($590,49 \pm 15,64$ кг) серед досліджуваних нами тварин мав бик свійський. За результатами морфометричних досліджень саме у СМВ бика свійського середній показник об'єма нейронів був найвищим, але він несуттєво відрізнявся від такого у свині, маса тіла якої майже в 1,8 раза менше, ніж у бика. 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 перикаріонів нейронів у СМВ ставкової жаби лише в 1,2 раза менший, ніж такий показник у курки домашньої (рис. 166).

Ядерно-цитоплазматичне відношення є основним морфометричним показником рівня метаболізму і диференціації клітин при різних умовах їх існування [20, 45, 266, 273]. Завдяки цьому показнику можна оцінити рівень морфофункціональної зрілості у видовому та віковому аспектах [94]. За результатами наших досліджень найвищий показник ЯЦВ мали нейрони СМВ у нижчих хребетних тварин. У процесі філогенезу даний показник має тенденцію до зменшення, що є свідченням вищого рівня морфофункціональної зрілості нейронів у представників класів Птахів та Ссавців (рис. 166).

Між тим, у СМВ досліджуваних хребетних тварин ЯЦВ великих, середніх та малих нервових клітин різне. Найбільш високий даний показник виявляється у малих нейронах, що співпадає з даними ряду дослідників [2, 15, 19, 130, 274].

Таким чином, у процесі філогенезу здійснюється певна структурна перебудова СМВ хребетних тварин. Про це свідчить

зменшення кількості нейронів на одиницю площі та гліальних клітин, що супроводжується збільшенням об'ємів нервових клітин, потовщенням нервових волокон та ускладненням їх галуження у товщі органу, збільшенням щільності капілярної сітки та кількості перинеурональних клітин глії.

Формування нервової тканини в індивідуальному розвитку різних організмів контролюється генетично [33]. Рядом дослідників встановлено, що в процесі онтогенезу морфологія усіх компонентів нервової системи постійно та закономірно змінюється [94, 287] і вона не завершена до моменту народження тварини чи людини [129].

Морфологічні перетворення структур нервової тканини відбувається гетерохронно у різних відділах нервової системи, у різних вузлах одного відділу та у межах одного ганглія. Це обумовлено функціонально-генетичними особливостями нейронів, наявністю прямого корелятивного зв'язку між рівнем зрілості нервових та іннервованих структур, а також впливом екзогенних факторів (функціональна активність іннервованого органу, живлення тощо) [135].

Так, дослідженнями багатьох авторів відмічено, що в постембріональний період онтогенезу у ссавців і людини продовжується морфогенез нейронів спинномозкових вузлів [15, 19, 130, 288]. На сьогоднішній день актуальним питанням лишається вивчення якісних і кількісних змін в різні періоди постнатального онтогенезу, а також вибірковість і гетерохронність дозрівання нейронів. Так, вивчення стану нейронів спинномозкових вузлів курки в різні вікові періоди має велике значення для встановлення їх здатності до компенсаторно-приспосувальних змін.

Виконаний нами комплекс досліджень за допомогою гістологічних, нейрогістологічних, гістохімічних та морфометричних методик дав змогу встановити структурні та функціональні особливості розвитку структур СМВ собаки на різних етапах постнатального періоду онтогенезу, протягом якого організм тварини зазнає досить складних й до цього часу маловивчених змін, спрямованість та рівень яких визначається стадією онтогенезу та віком тварини [19, 130]. До моменту народження багато відділів нервової системи за своєю мікро- та макробудовою впритул наближається до стану, характерного для дорослого організму.

Нашими дослідженнями встановлено, що у перші дні постнатального періоду онтогенезу СМВ собаки морфологічно оформлені. Вони округлої форми, зовні покриті ще слабо розвиненою сполучнотканинною капсулою. У товщі СМВ новонародженого собаки перикаріони нейронів розміщені компактно між пучками нервових волокон та прошарків сполучної тканини. Ядро розміщується або по центру, або біля одного із полюсів клітини. Навколо перикаріонів нейронів слабо виражена мантийна оболонка, що представлена кількома клітинами-сателітами та тонкими прошарками сполучної тканини.

Повної морфологічної та функціональної зрілості нервові клітини досягають у найближчі терміни постнатального життя [150]. У перші 15 діб після народження здійснюється адаптація організму до умов зовнішнього середовища. У даний період відбувається інтенсивний ріст скелету, органів травлення, зменшується кількість недиференційованих і гіпертрофованих нервово-м'язових синапсів, збільшується кількість диференційованих моторних закінчень. За нашими даними, ці зміни супроводжуються морфофункціональними перетвореннями, які відбуваються в аферентній ланці рефлекторної дуги. Вони характеризуються збільшенням розмірів СМВ за рахунок інтенсивного росту об'ємів перикаріонів нервових клітин та їх ядер, потовщенням мантийної оболонки, пучків нервових волокон та прошарків сполучної тканини. Тіла псевдоуніполярних нейронів із віком набувають більш округлої форми, а ядра зміщуються до центру клітини.

За результатами морфометричних досліджень, до одномісячного віку площа поперечного розрізу СМВ достовірно ($P < 0,001$) збільшується у 2,2 раза, а до 2-місячного віку – у 4 рази порівняно із новонародженими тваринами ($P < 0,001$) (рис. 167).

Товщина сполучнотканинної капсули до 2-місячного віку збільшується ($P < 0,001$) в 1,6 раза. До 1-місячного віку кількість нервових клітин на одиницю площі СМВ зменшується ($P < 0,001$) в 1,5 раза, а гліальних клітин, навпаки, збільшується ($P < 0,01$) в 1,3 раза (рис. 168).

Особливістю СМВ собаки у ранній період постнатального онтогенезу є мала кількість сателітів, які одночасно можуть контактувати із кількома нейронами. Кількість перинеурональних клітин глії у СМВ добової собаки становить $8,39 \pm 0,27$. З віком

тварини їх кількість збільшується ($P < 0,001$) до $16,01 \pm 1,1$ у СМВ собак 1-місячного віку.

Найбільш надійним морфофункціональним критерієм ідентифікації раннього періоду постнатального розвитку є превалююча кількість малих, щільно розміщених уніфікованих нейронів. У собаки добового віку вони становлять $65,6 \pm 3,51\%$ від загальної кількості нейронів.

З віком розподіл нервових клітин за розмірами перикаріонів зміщується в сторону великих значень профільних полів, однак процес росту нейронів у постнатальному періоді онтогенезу є нерівномірним. Так, швидкий ріст об'ємів нейронів спостерігається до 1-місячного віку. У собаки даної вікової групи середній об'єм перикаріонів нервових клітин збільшується ($P < 0,01$) у 2 рази за рахунок інтенсивного росту цитоплазми. Отже, ранній постнатальний період онтогенезу характеризується високим динамізмом та вираженістю морфогенезу нейронів. Із збільшенням розмірів нервових клітин змінюється їх форма і вже у 2-місячної собаки нейрони мають округлу форму, в центрі яких розміщене світле ядро. Нейрони розміщуються групами по кілька клітин різних розмірів.

Ріст нервових клітин супроводжується своєрідним динамізмом ядерно-цитоплазматичного відношення, показник якого у добового собаки найвищий (рис. 169).

До моменту настання статевої зрілості продовжується морфогенез структур СМВ собаки. Нейрони зосереджуються на периферії органу під капсулою у вигляді валиків, а в товщі органу вони погруповано розміщуються між добре розвиненими пучками нейроволокнистого компоненту. Перикаріони нервових клітин округлої форми з чітко контурованим ядром, що розміщується центрично у нейроплазмі. Базофільна речовина у вигляді великих глибок рівномірно заповнює всю цитоплазму нейронів. У більшості клітин середніх та малих розмірів нейроплазма має більш згладжений малюнок за рахунок компактного розміщення тигроїда у вигляді дрібніших глибок. Каріоплазма таких клітин містить конденсований ядерний хроматин, який рівномірно її заповнює.

Даний період характеризується асинхронним морфогенезом нейронів. Так, з 2- до 3-місячного віку собаки збільшення ($P < 0,05$) об'єму перикаріонів нейронів відбувається за рахунок інтенсивного

росту цитоплазми і порівняно повільним ростом ядра, тоді як у подальший місяць життя тварини об'єм ядра достовірно ($P < 0,05$) збільшується (рис. 170).

Отже, період до моменту настання статевої зрілості характеризується помірним динамізмом морфогенезу нейронів із врівноваженням прогресивного (асимілятивного) та регресивного (дисимілятивного) його напрямку.

Протягом усього постнатального періоду онтогенезу нервові клітини СМВ собаки розрізняються за величиною і класифікуються на малі, середні і великі [289, 290]. Дослідженнями Александровської О.В. (1987) встановлено, що найбільш надійним морфофункціональним критерієм ідентифікації раннього періоду постнатального розвитку слід вважати превалюючу кількість малих, щільно розміщених нейронів [2–4]. За нашими даними, переважаюча кількість малих нейронів над великими та середніми характерна для всіх вікових груп, але з віком число малих нейронів зменшується, а великих – збільшується.

Таким чином, вивчення структурних змін нервових елементів СМВ собаки дозволяє зробити висновок, що нервова тканина, подібно до інших тканин тваринного організму, схильна до значних перебудов, обумовлених змінами характеру її діяльності та будови.

Однією із основних характеристик нервових клітин є накопичення у їх нейроплазмі речовини Ніссля [244–248], або базофільної речовини, що є електронно-мікроскопічним еквівалентом гранулярного ендоплазматичного ретикулула [275] з високою концентрацією рибосом, організованих у глибки тигроїда, які представляють собою потужний апарат синтезу білка і забезпечує поновлення його в усіх структурах нейрона [276].

Метод, запропонований Нісслем в 1894 році для фарбування базофільної речовини, до цього часу є найголовнішим для оцінки норми та патології нервової тканини. Даний метод дає можливість отримати чітку і постійну морфологічну картину стану нервової клітини, особливо ніссльовської речовини (РНК), що представляє найбільш лабільну структуру нейрона. Окрім того, даний метод дає уявлення про стан клітин глії, стінки кровоносних судин і мозкових оболонок, а також про патологічні стани [15, 144].

Поява та подальше накопичення рибонуклеопроteidів, аналогічних до речовини Ніссля, є однією із основних ознак зрілості

нервової клітини [291, 292]. Збільшення хроматофільної речовини відбувається одночасно із ростом відростків та збільшенням активності ряду ферментів. В онтогенезі цей процес співпадає із початком функціонування нейронів і відбувається у різних відділах нервової системи у різні терміни, але, здебільшого, у постнатальний період онтогенезу [98].

У нижчих хребетних тигроїдна речовина у спинному мозку розміщена дифузно, у вищих вона сконцентрована у вигляді великих глибок, розподіл та локалізація яких залежить від періоду нейрогенезу і розмірів нервових клітин [249–251].

Фарбування гістопрепаратів спинномозкових вузлів гомойотермних тварин за методом Ніссля показало, що цитоплазма нервових клітин містить чітко виражені глибки базофільної речовини, порівняно з нижчими тваринами, як свідчення вищого ступеня розвитку у нервових клітинах білоксинтезуючого апарату. Такі глибки знаходяться у вигляді дрібної у птахів та крупнішої зернистості у ссавців, яка рівномірно заповнює майже всю цитоплазму, тим самим надає комірчастого малюнка нейроплазмі. У нервових клітинах спинномозкових вузлів коропа базофільна речовина зосереджена на периферії нейроплазми має пилеподібний вигляд. У СМВ ставкової жаби хроматофільна речовина рівномірно заповнює всю нейроплазму у вигляді дрібної зернистості, лише подекуди зустрічаються великі нейрони, у цитоплазмі яких чітко виявляються глибки речовини Ніссля.

У ранньому періоді постнатального онтогенезу тигроїдна речовина розміщена дифузно, але з віком в усіх нейронах вона сконцентрована у вигляді крупніших глибок та зерен. Так, наприклад, у СМВ собаки добового віку базофільна речовина виявляється переважно у перинуклеарній ділянці, пізніше вона з'являється на полюсах нервової клітини і поступово заповнює периферичну ділянку нейроплазми. Лише у СМВ собаки 3-місячного віку базофільна речовина повністю заповнює нейроплазму у вигляді рівномірно розміщених глибок.

Розподіл речовини Ніссля залежить від періоду нейрогенезу та розмірів самих нейронів. Із розвитком організму глибки крупнішають і у великих нейронах, як правило, мають комірчасту структуру, а в середніх та малих рівномірно заповнюють нейроплазму.

Найбільша інтенсивність гістохімічної реакції на виявлення нуклеїнових кислот і білків спостерігається у перші дні постнатального періоду онтогенезу. Із віком інтенсивність гістохімічних реакцій на виявлення і локалізацію нуклеїнових кислот і білкових сполук стабілізується.

Для нейронів спинного мозку та спинномозкових вузлів характерний дуже високий рівень обмінних процесів, що, в першу чергу, стосується нуклеїнового та білкового обмінів [20, 130, 239]. Загальноновизнаним є тісний взаємозв'язок між станом білкового та нуклеїнового обмінів нейронів і ступенем їх специфічного функціонування [277–281]. Про високий рівень синтезу білка свідчить інтенсивність розподілу та вмісту хроматофільної речовини [150]. Так, у процесі диференціації речовини Ніссля спостерігається збільшення концентрації нуклеїнових кислот та інтенсивності білкового синтезу, що забезпечує прогресивний ріст ядра, цитоплазми та відростків.

Обмін нуклеїнових кислот та білків у нервовій системі безпосередньо пов'язаний із функціональним комплексом – “нейроглія”. Гліальні клітини характеризуються високою швидкістю синтезу РНК та білка, що цілком зрозуміло, враховуючи, що основну масу гліальних клітин складає ядро [19]. Так, при дослідженні спинного мозку та спинномозкових вузлів представників різних класів хребетних нами встановлено, що клітини нейроглії характеризуються високим рівнем перебігу хімічних процесів у них, про що свідчить найвища (++++) інтенсивність прояву гістохімічних реакцій. Перинеурональна глія являється морфологічним переносником енергії для біосинтезу у нейронах РНК та білкових речовин [22, 282, 283].

На основі проведених досліджень нами встановлено, що із збільшенням філогенетичного віку тварини, у нервових клітинах збільшується уміст РНК та білка. Змінюється також характер розподілу цих речовин у нейроні. Локалізація білків у цитоплазмі нервової клітини значною мірою повторює розміщення РНК. Дана залежність не випадкова, оскільки, на думку Д.С. Саркісова (1987), 25–33 % білкових сполук клітини утворюють комплексні зв'язки із РНК [139]. Так, білковий та нуклеїновий обміни у нейронах спинного мозку та спинномозкових вузлах найбільш інтенсивно протікають у тих досліджуваних представників хребетних тварин,

які знаходяться на вищих ланках філогенетичного ряду. Інтенсивність гістохімічних реакцій на виявлення та локалізацію нуклеїнових кислот та білкових речовини значно вища (+++) у нейронах ящірки прудкої, ніж у коропа (+) та ставкової жаби (++). Збільшення вмісту нуклеїнових кислот (головним чином РНК) відбувається паралельно із збільшенням об'єму перикаріона. Встановлено, що кількість РНК в нейроні пропорційна до його поверхні [284, 285] та об'єму [277, 286] і характеризується непостійною його кількістю в нейроні, безпосередньо залежить від функціонального стану [277–281]. На гістопрепаратах спинного мозку та спинномозкових вузлів ящірки прудкої, домашньої курки, кроля європейського, свійського собаки, домашньої свині та бика свійського виявляли темні клітини з чітко вираженими глибками базофільної речовини та нейрони із світлою дрібнозернистою цитоплазмою незалежно від їх розмірів. В ізольованих клітинах всіх досліджуваних тварин місцями найбільшої (+++) концентрації нуклеїнових кислот є ядрце, каріолема, нейроплазма, дещо менше (++) – у каріоплазмі та мало (+) – у нейролемі. У процесі історичного розвитку хребетних тварин змінюється дисперсність ДНК, підвищується інтенсивність гістохімічних реакцій на вміст РНК у цитоплазмі нервових клітин, відбувається накопичення основних білків у ядрі та структурних компонентах нейроплазми.

Отже, еволюційний підхід до вивчення гістоархітекtonіки спинного мозку та спинномозкових вузлів у хребетних тварин дає можливість більш досконало зрозуміти закономірності становлення їх гісто- та цитоструктур щодо філогенетичного рівня розвитку організму тварин залежно від рухової активності та перебування тварин на тій чи іншій сходинці філогенетичного розвитку, а морфологічна подібність їх структур у різних видів тварин відображає філогенію та є результатом паралельного або конвергентного розвитку.

ЛИТЕРАТУРА

1. Александровская О.В. Возрастные изменения нейрон-глиальной системы спинномозговых ганглиев крупного рогатого скота в условиях гиподинамии / О.В. Александровская // Морфологические исследования в практике здравоохранения и животноводства: материалы конф. МОИП, МНОАГЭ и ИЭМЭЖ АН СССР. – М.: "Наука", 1984. – С. 22–25.
2. Александровская О.В. Закономерности онтогенеза периферических ганглиев животных как морфологический контроль при изучении патологии нервной системы / О.В. Александровская // Морфофункциональные основы формирования в онтогенезе адаптивных возможностей организма человека и животных / Ин. экол. морфологии и экологии животных АН СССР. Московские научные общества испытателей природы и анатомов, гистологов, эмбриологов. Московская вет академия. – Москва, 1991. – С. 6–8.
3. Александровская О.В. Морфологические аспекты постнатальной дифференциации разных звеньев соматической рефлекторной дуги / О.В. Александровская, Т.Н. Минеева // Методологические, теоретические и методические аспекты современной нейроморфологии: сб. науч. тр., Москва, 1987. – С. 8.
4. Александровская О.В. Свето-оптические и электронно-микроскопические показатели организации спинномозговых ганглиев крупного рогатого скота / О.В. Александровская // Проблемы ветеринарной биологии, М., 1984. – С. 78–82.
5. Грачева Н.Д. Авторадиография синтеза нуклеиновых кислот и белков в нервной системе / Н.Д. Грачева. – Л.: Наука, 1968. – 230 с.
6. Збарский И.Б. Химия и биохимия нуклеиновых кислот / И.Б. Збарский, С.С. Дебов. – М.: Медицина, 1968. – 429 с.
7. Кононский А.И. Гистохимическая характеристика нервной системы позвоночных / А.И. Кононский // Методологические, теоретические и методические аспекты современной нейроморфологии: сб. науч. тр. / Министерство здравоохранения СССР, Ин-т хирургии им. А.В. Вишневского АМН СССР. – Москва, 1987. – С. 71–72.
8. Кононский А.И. Локализация синтеза нуклеиновых кислот и белков в нервной ткани / Н.Д. Грачева // V Междунар. биохим. конгр., рефераты секц. сообщ., М., 1961. – № 1. – 390 с.

9. Грачева Н.Д. Материалы по гистохимии спинного мозга и спинальных ганглиев утки / А.И. Кононский, Н.В. Волков // *Вопр. физиологии и биохимии животных: науч. тр. УСХА.* – Киев, 1972. – С. 80–84.

10. Аврова Н.Ф. Биохимия и механизмы адаптации к изменяющимся условиям среды у позвоночных / Наталия Федоровна Аврова // *Журн. эволюц. биохимии и физиологии.* – 1999. – Т. 35, № 3. – С. 170–180.

11. Кононский А.И. Гистохимическая и электронно-микроскопическая характеристика спинальных ганглиев курицы в онтогенезе / А.И. Кононский // *Морфо-экологические проблемы в животноводстве и ветеринарии: материалы докл. Респ. науч. конф. морфологов, Киев, 1991.* – С. 54–55.

12. Kis F. Sympathetic elements in cranial and spinal ganglia / F. Kiss // *J. Anat.* – 1932. – Vol.66. – P. 488–498.

13. Krajci D. Postnatal development of spinal ganglia in cat / D. Krajci // *Polythem. collected reports, Med. Fac. Palacky Univ., Olomok.* – 1971. – Vol.23. – P. 81–102.

14. Андріішин О.П. Морфологія спинномозкових вузлів при тяжкій термічній травмі та застосуванні антиоксидантів і ентеросорбентів: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. мед. наук: спец. 14.03.09 “Гістологія, цитологія, ембріологія” / О.П. Андріішин. – Київ, 2001. – 19 с.

15. Гейнисман Ю.Я. Структурные и метаболические проявления функции нейрона / Юрий Яковлевич Гейнисман. – М.: Наука, 1974. – 207 с.

16. Ажипа Я.И. Трофическая функция нервной системы / Я.И. Ажипа. – М.: Наука, 1990. – 672 с.

17. Алексидзе Н.Г. О метаболических особенностях нейрона и нейроглии латерального вестибулярного ядра кролика / Н.Г. Алексидзе // *II Всесоюзный биохимический съезд: тез. секц. нейрохимии.* – Ташкент, 1969, – С. 49–50.

18. Берсенев В.А. Шейные спинномозговые узлы / В.А. Берсенев. – М.: Медицина, 1980. – 208 с.

19. Вехновская Е.Г. Светооптическая характеристика строения спинномозговых ганглиев кур / Е.Г. Вехновская, О.В. Александровская // *Возрастная морфология внутренних органов и желез с.-х. животных при различной технологии промышленного животноводства.* – М., 1987. – С. 78–80.

20. Володичева Т.Б. Морфометрические особенности полей дорсальных и вентральных гиперстриатума *Columba Livia* / Т.Б. Володичева, Т.М. Лютикова // Материалы 7-й Всеросс. науч. конф. "Бабухинские чтения в Орле", (4-5 июня 2006). – Вып. 29. – Москва, ЗАО "Ретиноиды", 2009. – С. 38–41.

21. Думбай В.Н. Структура и функции глии: [учеб. пособие] / Виталий Николаевич Думбай. – Ростов-на-Дону, 2007. – 30 с. – (по курсу "Физиология человека и животных").

22. Певзнер Л.З. Функционально-биохимическая характеристика нейроглии / Л.З. Певзнер // Успехи современ. биологии. – 1969. – Т.68. – Вып. 3 (6). – С. 340–360.

23. Пигарева З.Д. К характеристике энергетического обмена в нейронах и глиальных клетках / З.Д. Пигарева // Невропатология и психиатрия. – М.: Медицина, 1966. – Т. 66, № 11. – С. 1716–1723.

24. Prestige M.C. The control of cell number in the lumbar spinal ganglia during the development of *Xenopus laevis* tadpoles / M.C. Prestige // J. Embryol. exp. Morph. – Vol. 17, №3. – P. 453–471.

25. Воробьева Э.И. Морфофункциональные преобразования позвоночных в связи с выходом на сушу / Э.И. Воробьева // I Украинский съезд анатомов, гистологов, эмбриологов и топографоанатомов (тезисы докладов) (10–12 сентября, 1980). – Винница, 1980. – С. 34–35.

26. Кононський О.І. Нервова система хребетних і її закономірності // Актуальні питання морфології. – Луганськ: ВАТ "ЛОД", 1998. – С. 141.

27. Савро В.А. Структура передних рогов спинного мозга на основных этапах филогенеза позвоночных животных: автореф. дис. на соискание ученой степени д-ра мед. наук: 14. 00. 02. – анатомия человека / В.А. Савро. – К., 1990. – С. 12–18.

28. Александровская О.В. Свето-оптические и электронно-микроскопические показатели организации спинномозговых ганглиев крупного рогатого скота / О.В. Александровская // Проблемы ветеринарной биологии, М., 1984. – С. 78–82.

29. Александровская О.В. Оптико-микроскопическая характеристика и метаболизм основных структур спинномозговых ганглиев крупного рогатого скота / О.В. Александровская // Проблемы молекулярной биологии и патологии с.-х. животных: сб. науч. тр. Моск. академии. – М.: МВА, 1982. – С. 44–45.

30. Александровская О.В. Ультратонкое строение спинномозговых ганглиев крупного рогатого скота / О.В. Александровская // Пробл. молекуляр. биологии и патологии с.-х. животных. – М., 1982. – С. 41–43.

31. Джангабаев Ж.К. О постнатальном морфогенезе нейроцитов спинномозговых ганглиев крупного рогатого скота / Ж.К. Джангабаев // Возрастная и экологическая морфология животных в условиях интенсивного животноводства: сб. науч. тр. – Ульяновск, 1987. – С. 18–21.

32. Волохов А.А. Очерки по физиологии нервной системы / А.А. Волохов. – Л., 1968. – 156 с.

33. Корочкин Л.И. Гены и функция нервной ткани / Л.И. Корочкин // Методологические, теоретические и методические аспекты современной нейроморфологии: сб. науч. тр. / Министерство здравоохранения СССР, Ин-т хирургии им. А.В. Вишневского АМН СССР. – Москва, 1987. – С. 79.

34. Проничев И.В. Лекции по физиологии центральной нервной системы [Электронный ресурс]: учеб. пособ. для студ. высш. учеб. завед. / Проничев И.В. – Режим доступа: http://www.distedu.ru/edu4/p_1.

35. Хамори Й. Долгий путь к мозгу человека / Й. Хамори. М.: Мир, 1985. – 150 с.

36. Шакирова Г.Р. Эмбриогенез спинномозговых узлов крупного рогатого скота электронно-микроскопическое и гистохимическое исследование: автореф. дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук / Г.Р. Шакирова. – М., 1989. – 18 с.

37. Приказчикова З.И. Современные методы исследования периферической нервной системы у животных / З.И. Приказчикова // Методические рекомендации для слушателей ФПК, научных сотрудников, аспирантов, студентов биологических, ветеринарных и зоотехнических факультетов. – Уфа, 1989. – 128 с.

38. Морфология синапсов и нейропластичность / В.В. Семченко, С.С. Степанов, А.С. Хижняк [и др.] // Альманах. – Вып. 21: материалы 4-й Всероссийской конференции (Бабухинские чтения в Орле), Москва, 3-4 июня 2005 г. ЗАО ФНПП "Ретиноиды", 2005. – С. 91–95.

39. Харрис Г. Ядро и цитоплазма / Г. Харрис; [пер. с англ. М.И. Маршак]. – М.: Мир, 1973. – 188 с.

40. Шмидт Г.А. Эмбриология животных / Г.А. Шмидт. – М.: Сов. наука, 1953. – Ч. 2. – 404 с.

41. Ahmed M.M. Mitochondrial variations in the spinal ganglion cells of the slow loris: an electron microscopic study / MM Ahmed, R Kanagasuntheram // J. Anat. – 1976. – Vol. 121. – № 2. – P. 223–230.

42. Блинков С.М. О количестве глиальных клеток в головном мозге человека / С.М. Блинков, Г.Р. Иваницкий // Биофизика. – 1965. – Т. 10, № 5. – С. 817–825.

43. Блумберг В.А. Нуклеиновые кислоты в системе нейрон-нейроглия при различных функциональных состояниях нервной системы / В.А. Блумберг, Л.З. Певзнер // Цитология. – 1971. – Т. 13, № 2. – С. 129–147.

44. Вехновская Е.Г. Особенности формирования в постнатальном онтогенезе нейрон-глиальной системы сенсорных ганглиев кур промышленных комплексов / Е.Г. Вехновская // Морфофункциональные основы формирования в онтогенезе адаптивных возможностей организма человека и животных. – М., 1991. – С. 20–22.

45. Вехновская Е.Г. Цитоморфология спинномозговых ганглиев кур в постнатальном развитии и в зависимости от разной степени их активности: автореф. дис. на соискание уч. степени канд. вет. наук: спец: 16.00.02. "Патология, онкология и морфология" / Е.Г. Вехновская. – М., 1988. – 16 с.

46. Рокицкая Н.В. Представительство скелетных мышц в спинномозговых узлах у кошки / Н.В. Рокицкая // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1985. – Т. 88, № 3. – С. 39–44.

47. Савро В.А. Различия макроглии спинного мозга у некоторых холоднокровных и теплокровных животных / В.А. Савро // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1990. – Т. 99, № 9. – С. 34–41.

48. Hernshaw Leslie S. The shaping of modern psychology. An historical introduction / Leslie Spencer Hernshaw. – London: Poutledge and Kegan Paul, 1987. – 423 pp.

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

50. Заварзин А.А. Гистологические исследования чувствительной нервной системы и оптических ганглиев насекомых / А.А. Заварзин // Избр. тр. – Т.1. – М.–Л., 1913 – Изд. АН СССР. – С. 53–184.

51. Анатомия спинномозговых нервов: атлас-пособие в схемах и рисунках / Н.В. Крылова, П.М. Гирихиди. – Изд-во Университета дружбы народов. – Москва, 1991. – 56 с.

52. Блум Ф. Мозг, разум и поведение / Блум Ф., Лейзерсон А., Хофстедтер Л.; пер. с англ. Е.З. Годиной. – Изд-во "Мир", 1988. – 248 с.

53. Ноздрячев А.Д. Анатомия крысы (Лабораторные животные): учеб. для вузов / А.Д. Ноздрячев, Е.Л. Поляков; под ред. академика А.Д. Ноздрачева. – СПб.: Изд-во «Лань», 2001. – 464 с.

54. Михайлов Н.В. Клиническая нейрология (морфофункциональный анализ) / Н.В. Михайлов. – Казань, 1976. – 126 с.

55. От нейрона к мозгу / [Джон Николс, Мартин Роберт, Валас Брюс, Пол Фукс]; пер. с англ. П.М. Балабана, Р.А. Гиниатуллина, Р.Н. Хазинова, Л.С. Хируга. – М. Едиториал УРСС, 2003. – 672 с.

56. His W. Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Nark. / Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abteil. – 1889. – S. 3–4.

57. Кнорре А.Г. Исследования микроскопического строения и развития вегетативной нервной системы в СССР за 60 лет / А.Г. Кнорре // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1977. – Т. 73, № 11. – С. 9–21.

58. Greene L.A. Nerve growth factor: biochemistry, synthesis and mechanism of action / L.A. Greene, E.M. Shooter // Annu. Rev. Neurosci. – 1980. – Vol. 3. – P. 353–402.

59. Hirt A. Die vergleichender anatomie des sympathischen nervensystems / A. Hirt // Handb. Vergl. Anat. Wirbeltiere. – 1934. – Vol. 2, part 1. – S. 685–777.

60. Ноздрачев А.Д. Анатомия лягушки / А.Д. Ноздрачев, Е.Л. Поляков; под ред. академика А.Д. Ноздрачева. – М.: Высшая школа, 1994. – 320 с.

61. Гореликов П.Л. Некоторые особенности метаболизма РНК в нейронах периферической нервной системы в условиях дозирования гипофункции / П.Л. Гореликов // Морфофункциональные основы формирования в онтогенезе адаптивных возможностей организма человека и животных. Ин. экол., морфологии и экологии животных АН СССР. Московские научные общества испытателей природы и анатомов, гистологов, эмбриологов. Московская вет академия. – Москва, 1991. – С. 11–12.

62. Грачева Н.Д. Сроки возникновения клеток в гистогенезе спинного мозга / Н.Д. Грачева // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1975. – Т. 68, № 4. – С. 22–28

63. Зайцева О.В. Современные морфологические методы исследования структурно-функциональной организации нервной системы / О.В. Зайцева // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1985. – Т. 91, № 11. – С. 94–104.

64. Алеев Ю.Г. Экоморфология / Алеев Ю.Г. – К.: Наукова думка, 1986. – 424 с.

65. Орбели Л.А. Эволюционный принцип в применении к физиологии нервной системы / Леон Абгарович Орбели // Успехи соврем. биологии. – 1942. – Т. 15. – С. 251–272.

66. Саркисов Д.С. Общие закономерности компенсаторно-приспособительных реакций и их структурного обеспечения / Д.С. Саркисов // Структурные основы адаптации и компенсации нарушенных функций: руководство; под ред. Д.С. Саркисов. – М.: АМН СССР, 1987. – Гл. 3. – С. 36–57.

67. Северцов А.С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности / Алексей Сергеевич Северцов // Журнал общей биологии. – 1990. – Т. 51, № 5. – С. 579–589.

68. Сепп Е.К. История развития нервной системы позвоночных / Е.К. Сепп. – М.: Медгиз, 1959. – 427 с.

69. Швалев В.Н. Этапы формирования вегетативной нервной системы в связи с возникновением ее основных медиаторов в эмбриогенезе (пренатальное развитие холин- и адренергических нервных элементов у человека и кролика) / В.Н. Швалев, Р.М. Рейдлер, И.В. Мингазова // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1972. – Т. 63., № 8. – С. 48–66.

70. Аврова Н.Ф. Биохимия и механизмы адаптации к изменяющим условиям среды у позвоночных / Наталия Федоровна Аврова // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. – 1999. – Т. 35, № 3. – С. 170–180.

71. Воробьева Э.И. Эволюционная морфология и теория эволюции / Воробьева Э.И. // Морфология и эволюция животных. – М.: Наука, 1986. – С. 5–29.

72. Карамян А.И. Эволюционная эволюция мозга позвоночных / Арташес Иванович Карамян. – Л.: Наука, 1970. – 304 с.

73. Сокульський І.М. Морфологія грудного відділу спинного мозку свиней / І.М. Сокульський // Наук. вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнології ім. С.З. Гжицького. – Львів. – 2009. – Т. 11, № 2 (41). – С. 265 – 270.

74. Андреева Н.Г. Эволюционная морфология нервной системы позвоночных / Андреева Н.Г., Обухов Д.К. – С.-П.: "Лань", 1999. – 384 с.

75. Мантейфель Ю.Б. Соотношение функциональной морфологии нервной системы позвоночных с эволюционной нейрологией / Ю.Б. Мантейфель // Проблемы развития морфологии животных: сб. науч. тр. – М.: Наука, 1982. – С. 139–147.

76. Муратикова В.А. Закономерности кровоснабжения симпатического ствола некоторых позвоночных / В.А. Муратикова // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1971. – Т. 63, № 11. – С. 84–91.

77. Никитенко М. Ф. Эволюция и мозг / М.Ф. Никитенко. – Минск: Наука и техника, 1969. – 256 с.

78. Синельников Я.Р. Закономерности онтогенетического развития периферической нервной системы / Я.Р. Синельников, Н.Г. Самойлов, Е.П. Страхова // Вопросы морфологии центральной нервной системы: тез. докл., республиканская научная конференция (15-16 ноября 1984 г), посвящается 150-летию со дня рождения В.А. Беца / Мин. Здравоохранения УССР, Киевский мед ин. им. Акад. А.А. Богомольца, Украинское республиканское и киевское областное общество анатомов, гистологов и эмбриологов. – Киев, 1984. – С. 118–119.

79. Наумов Н.П. Зоология позвоночных: учебн. [для биолог, спец. ун-тов] / Н.П. Наумов, Н.Н. Карташев. – Ч. 1. – Низшие хордовые, безчелюстные, рыбы, земноводные. – М.: Высш. школа, 1979. – 333 с.

80. Котляр Г.И. К сегментальному строению шейного отдела спинного мозга: автореф. дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук: спец. № 099 – "Эмбриология и гистология" / Г.И. Котляр – Белая Церковь, 1969. – 17 с.

81. Криштофорова Б.В. Закономерности морфофункционального адаптогенеза структур у млекопитающих и птиц при различной степени реализации локомоции / Б.В. Криштофорова // Морфология. – Санкт-Петербург, 1993. – Т. 105, № 9–10. – С. 32–183.

82. Морфология нервной системы: учеб. пособие / Н.Г. Андреева, Д.К. Обухов, Г.П. Демьяненко, В.Г. Каменская. – Л.: Ленинг. ун-та, 1985. – 160 с.

83. Манзий С.Ф. Стато-локомоторные типы конечностей позвоночных и пути их исторического становления / С.Ф. Манний // Вопросы морфологии домашних животных. – Мин. с.-х. СССР, Ульяновский сельскохозяйственный институт. – Ульяновск, 1979. – С. 47–48.

84. Вехновская Е.Г. Светооптическая характеристика строения спинномозговых ганглиев кур / Е.Г. Вехновская, О.В. Александровская // Возрастная морфология внутренних органов и желез с.-х. животных при различной технологии промышленного животноводства. – М., 1987. – С. 78–80.

85. Воробьева Г.П. Возрастные структурные особенности иннервации кишечника кур / Г.П. Воробьева // Возрастная и экологическая морфология животных в условиях интенсивного животноводства: сб. науч. тр. / Государственный агропромышленный комплекс СССР, Ульяновский сельскохозяйственный институт. – Ульяновск, 1987. – С. 13–15.

86. Крушинский Л.В. Проблемы поведения животных / Л.В. Крушинский. – М.: Наука, 1993. – 319 с.

87. Володичева Т.Б. Морфометрические особенности полей дорсальных и вентральных гиперстриатума *Columba Livia* / Т.Б. Володичева, Т.М. Лютикова // Материалы 7-й Всеросс. науч. конф. "Бабухинские чтения в Орле", (4-5 июня 2006). – Вып. 29. – Москва, ЗАО "Ретиноиды", 2009. – С. 38–41.

88. Орлянская Т.Я. Сравнительный анализ популяций клеток внутримозжечковых ядер низших и высших позвоночных / Т.Я. Орлянская // Альманах. – Вып. 21. – Материалы 4-й Всероссийской конференции ЗАО ФНГШ "Ретиноиду". – Москва, 2005. – С. 72–74.

89. Котляр Г.И. К эмбриогенезу спинномозговых ганглиев, корешков и межкорешковых связей у свиньи и крупного рогатого скота / Г.И. Котляр // Морфология, 1980. – Вып. 7. – С. 6–10.

90. Пинигина И.З. Изменения численной плотности нейронов и глиоцитов в гигантоклеточном ядре ретикулярной формации белых крыс в постнатальном онтогенезе / И.З. Пинигина, Е.И. Остапенко // Материалы 7-й Всеросс. науч. конф. "Бабухинские чтения в Орле", (4–5 июня 2006 г.). – Вып. 29. – Москва, ЗАО "Ретиноиды", 2009. – С. 65–67.

91. Воробьева Э.И. Морфофункциональные преобразования позвоночных в связи с выходом на сушу / Э.И. Воробьева // I

Украинский съезд анатомов, гистологов, эмбриологов и топографоанатомов (тезисы докладов) (10–12 сентября, 1980). – Винница, 1980. – С. 34–35.

92. Кесарев В.С. Теоретические и прикладные задачи эволюционной нейроморфологии / В.С. Кесарев // Методологические, теоретические и методические аспекты современной нейроморфологии: сб. науч. тр. / Министерство здравоохранения СССР, ин-т хирургии им. А.В. Вишневского АМН СССР. – Москва, 1987. – С. 57–58.

93. Hyden H. Protein metabolism in the nerve cell during growth and function / H. Hyden // Acta Physiol. Scand. – 1943. – N 6, Suppl. – P. 1–136.

94. Жеребцов Н.А. Общие закономерности постнатального морфогенеза нейроцитов и нервных волокон у домашних животных / Н.А. Жеребцов // Материалы докладов Республиканской научной конференции морфологов [“Морфо-экологические проблемы в животноводстве и ветеринарии”] (Киев, 19–21 сентября 1991 г.) / Госагропром УССР, Украинская академия аграрных наук. Украинское республиканское НТО сельского хозяйства. Украинская с.-х. академия. – Киев, 1991. – С. 35–36.

95. Корочкин Л.И. Гены и функция нервной ткани / Л.И. Корочкин // Методологические, теоретические и методические аспекты современной нейроморфологии: сб. науч. тр. / Министерство здравоохранения СССР, Ин-т хирургии им. А.В. Вишневского АМН СССР. – Москва, 1987. – С. 79.

96. Левинсон Л.Б. Функционально-цитохимическое исследование чувствительных и моторных клеток спинного мозга зародыша крыс / Л.Б. Левинсон, М.И. Лейкина // Цитология. – 1961. – Т. 3, № 4. – С.446–454.

97. Савро В.А. Отличия cito- и ангиоархитектоники вентральных рогов спинного мозга высших и низших животных / В.А. Савро // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1987. – Т. 93, № 9. – С. 52–58.

98. Волохов А.А. Закономерности онтогенеза нервной деятельности / А.А. Волохов. – М.: Изд-во АН СССР, 1971. – 312 с.

99. Герштейн Л.М. Цитохимическое изучение дифференцировки нервных и глиальных клеток в постнатальном онтогенезе кошки / Л.М. Герштейн // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1972. – Т.63, № 7. – С. 26–33.

100. Журавлева Л.Д. К вопросу о морфогенезе нейроцитов спинного мозга свиньи / Л.Д. Журавлева // Вопросы морфологии домашних животных. – Мин. с.-х. СССР, Ульяновский сельскохозяйственный институт. Ульяновск. – 1979. – С. 21–23.

101. Пигарева З.Д. К характеристике энергетического обмена в нейронах и глиальных клетках / З.Д. Пигарева // Невропатология и психиатрия. – М.: Медицина, 1966. – Т. 66, № 11. – С. 1716–1723.

102. Пигарева З.Д. О корреляции функций и химизма мозга в разные периоды онтогенеза / З.Д. Пигарева, Г.А. Образцова // Тр. 7-й научной конф. по возрастной морф., физиологии, биохимии. М., 1967. – С. 111–114.

103. Пигарева З.Д. Развитие окислительных ферментов систем мозга в онтогенезе млекопитающих / З.Д. Пигарева, Д.А. Четвериков // Докл. АН СССР. – 1951. – №2. – С. 78.

104. Слука Б.А. Информационный анализ нейроцитов некоторых периферических ганглиев и критические периоды их дифференцировки / Б.А. Слука // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1983. – Т. 84, № 2. – С. 16–21.

105. Оленев С.Н. Развивающийся мозг / С.Н. Оленев. – Л., Наука, 1978. – 220 с.

106. Age-related reduction of the satellite cell sheath around spinal ganglion neurons in the rabbit / E. Pannese, P. Procacci, M. Ledda et al. // J. Neurocytol. – 1996. – Vol. 25. – P. 137–146.

107. Коуэн У. Развитие мозга / У. Коуэн // Мозг; [пер. с англ.]. – М., 1982. – С. 113–139.

108. Хэм А. Гистология / А. Хэм., Д. Корман: Пер. с англ. – М.: Мир, 1982. – Т. 1 – 272 с.

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

110. Пыльдвере К.И. Естественная (гистогенетическая) классификация нервных тканей / К.И. Пыльдвере // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1983. – Т. 84, №2. – С. 93–96.

111. Заварзин А.А. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы / Алексей Алесеевич Заварзин. – М.-Л., изд-во АН СРСР. – 1950 – 419 с. – (Избранные труды – Т. 3).

112. Tandrup T. A method for unbiased and efficient estimation of number and mean volume of specified neuron subtypes in rat dorsal root ganglion / T. Tandrup // *J Comp Neurol.* – 1993. – Vol. 329, № 2. – P. 269–276.

113. Шеперд Г. Нейробиология / Г.Шеперд: пер. с англ., В 2-х т. Т.1. – М.: Мир, 1987. – 454 с.

114. Иванова-Казас О.М. Эволюционная эмбриология животных / О.М. Иваново-Казас. – СПб.: Наука, 1995. – 565 с.

115. Кнорре А.Г. Эмбриональный гистогенез (Морфологические очерки) / Алексей Георгиевич Кнорре. – Л.: Медицина, 1971. – 431 с.

116. Старлычанова Л.Д. Сравнительная характеристика цито- и ангиоархитектоники нижних олив и зубчатых ядер мозжечка в пренатальном онтогенезе человека / Л.Д. Старлычанова // *Архив анатомии, гистологии и эмбриологии.* – 1979. – Т. 76, № 2. – С. 5–9.

117. Andrew W. Structural alterations with aging in the nervous system / W. Andrew // *J. Chronic. Diseases.* – 1956. – № 3. – P.6.

118. Andrew W. Tissue changes in old age / W. Andrew // *Geriatrics.* – 1957. – № 12. – P.7.

119. Lewin T. Uder die Zahlen der nervenfasern und Ganglienzellen in den Spinal ganglien des Kaninchens / T. Lewin, J. Gaule // *Zentralb. Physiol.* – 1896. –Bd.10, № 10, 15. – P. 437–440, (№ 15. – P. 456–471).

120. Scharf J.H. Neuere Aspekte zur alter sabhangigen involution des sensible peripheren Nerven systems / J.H. Scharf, H.J. Blumenthal // *Z. Zellforsch.* – 1967. – № 2. – S. 78.

121. Quantitative reduction of the perineuronal glial sheath in the spinal ganglia of aged rabbits / Ennio Pannese, Carla Martinelli, Patrigia Sartori [et al.] // *Rediconti Lincei.* – 1996. – V. 7, № 2. – P. 95–100.

122. Zhang Y.L. The ciliary ganglion of the monkey: a light and electron microscope study / Y.L. Zhang, C.K. Tan, W.C. Wong // *Journal of anatomy.* – 1994. – № 184. – P. 251–260.

123. Чумасов Е.И. Особенности роста и дифференцировки спинномозговых ганглиев эмбрионов крыс в диффузионных камерах / Е.И. Чумасов, П.А. Дыбан // *Архив анатомии, гистологии и эмбриологии.* – 1986. – Т. 91, № 11. – С. 13–17.

124. Чумасов Е.И. Развитие сателлит-нейронных взаимоотношений в спинномозговых ганглиях крысы / Е.И. Чумасов // *Архив анатомии, гистологии и эмбриологии.* – 1984. – Т. 87, № 8. – С. 15–22.

125. Заварзин А.А. Основы сравнительной гистологии / Алексей Алексеевич Заварзин. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1985. – 400 с.

126. Оленев С.Н. Типизация и источники развития нервных клеток / С.Н. Оленев // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1972. – Т. 63, № 11. – С. 59–71.

127. Krastev D. Satellite cells of trigeminal ganglion / D. Krastev // Journal of IMAV – Annual Proceeding. – 2007. – № 1. – P. 113–115.

128. Горальский Л.П. Материалы по электронной микроскопии спинного мозга кур в онтогенезе / Л.П. Горальский, А.И. Кононский // Эколого-экспериментальные аспекты функциональной, породной и возрастной морфологии домашних птиц: Межвуз. сб. науч. тр. / Государственная комиссия Совета Министров СССР, Воронежский сельскохозяйственный институт имени К.Д. Глинки. – Воронеж, 1989. – С. 153–159.

129. Малашко В.В. Гистогенез нервного аппарата тонкой кишки свиней в постнатальном онтогенезе и его коррекция при использовании ростостимуляторов / В.В. Малашко // Морфофункциональные основы формирования в онтогенезе адаптивных возможностей организма человека и животных / Ин. экол. морфологии и экологии животных АН СССР. Московские научные общества испытателей природы и анатомов, гистологов, эмбриологов. Московская вет. академия. – Москва, 1991. – С. 30–34.

130. Горальский Л.П. Морфология и гистохимия шейного отдела спинного мозга кур в постнатальном онтогенезе и после лазерного облучения инкубационных яиц: дис. ... канд. биол. наук. – 16.00.02. / Белоцерк. с.-х. инст. им. П.Л. Погребняка. – Белая Церковь, 1992. – 209 с.

131. Горальский Л.П. Морфология спинного мозга кур в постнатальном онтогенезе / Л.П. Горальский // Мат. докл. Республиканской научной-конференции морфологов. [“Морфо-экологические проблемы в животноводстве и ветеринарии”], (Киев, 19-21 сентября 1991 г.) / Госагропром УССР, Украинская академия аграрных наук. Украинское республиканское НТО сельского хозяйства. Украинская сельскохозяйственная академия. – Киев, 1991. – С. 23–24.

132. Слободин З.Г. К возрастной морфологии некоторых периферических отделов вегетативной нервной системы / З.Г. Слободин // Тр. каф. норм, анатомии Ташкен. мед. ин-та. – Ташкент: Изд. АН Уз.ССР, 1953. – С. 89–90.

133. Вазилова А.М. Структурно-функциональное развитие гиппокампа в онтогенезе у собаки / А.М. Вазилова, Н.И. Дмитриева // Физиология и биохимия онтогенеза. – Л., 1977. – С. 24–28.

134. Жеребцов Н.А. О постфетальном морфогенезе нейроцитов / Н.А. Жеребцов // Вопросы морфологии домашних животных. – Ульяновск, 1979.–С. 3–8.

135. Жеребцов Н.А. О постфетальном морфогенезе нейронов спинальных ганглиев некоторых домашних животных / Н.А. Жеребцов // Морфология и гистохимия тканей в норме, патологии и эксперименте. – Чебоксары, 1982. – С. 64–67.

136. Вехновская Е.Г. Светооптическая характеристика строения спинномозговых ганглиев кур / Е.Г. Вехновская, О.В. Александровская // Возрастная морфология внутренних органов и желез с.-х. животных при различной технологии промышленного животноводства. – М., 1987. – С. 78–80.

137. Джангабаев Ж.К. О постнатальном морфогенезе нейроцитов спинномозговых ганглиев крупного рогатого скота / Ж.К. Джангабаев // Возрастная и экологическая морфология животных в условиях интенсивного животноводства: сб. науч. тр. – Ульяновск, 1987. – С. 18–21.

138. Жеребцова Г.К. О возрастных особенностях морфологии интрамулярных нейроцитов тонкого кишечника крупного рогатого скота / Г.К. Жеребцова, Н.А. Жеребцов // Новое в морфологии, физиологии и биохимии домашних животных в условиях крупных ферм: сб. науч. тр. – Ульяновск, 1983. – С. 12–14.

139. Ильдудова В.Н. Возрастная морфология интрамулярных нейроцитов прямой кишки у крупного рогатого скота / В.Н. Ильдудова // Возрастная и экологическая морфология животных в условиях интенсивного животноводства: сб. науч. тр. – Ульяновск, 1987. – С. 40–43.

140. Перфильева Н.П. Морфогенез нейроцитов сетки крупного рогатого скота в условиях интенсивной технологии содержания / Н.П. Перфильева // Возрастная и экологическая морфология животных в условиях интенсивного животноводства: сб. науч. тр. – Ульяновск, 1987. – С. 60–63.

141. Нейроонтогенез // К.П. Будко, Н.Е. Гладкович, Е.В. Максимова и др. – М.: Наука, 1985. – 270 с.

142. Жеребцов Н.А. Некоторые закономерности постнатального морфогенеза нейроцитов домашних млекопитающих и птиц / Н.А. Жеребцов, Г.К. Жеребцова, В.В. Батраков [и др.] // Возрастная и экологическая морфология животных в условиях интенсивного животноводства: сб. науч. тр. / Государственный агропромышленный комплекс СССР, Ульяновский сельскохозяйственный институт. – Ульяновск, 1987. – С. 18–21.

143. Особенности ультраструктуры и динамики гистохимических показателей периферических ганглиев сельскохозяйственных животных промышленных комплексов и диких промышленных животных / О.В. Александровская, Т.И. Минеева, В.Л. Арбузов [и др.] // Возрастная и экологическая морфология животных в условиях интенсивного животноводства. – Ульяновск, 1987. – С. 3–6.

144. Кононский А.И. Материалы к гистохимии нервных клеток в онтогенезе (Возрастные изменения у свиньи и особенности при инфекционном атрофическом рините): автореф. дис. на соискание уч. степени д-ра биол. наук: специальность: 009 "Эмбриология и гистология" / А.И. Кононский. – Львов, 1969. – 35 с.

145. Некоторые закономерности постнатального морфогенеза нейроцитов домашних млекопитающих и птиц / Н.А. Жеребцов, Г.К. Жеребцова, В.В. Батраков [и др.] // Возрастная и экологическая морфология животных в условиях интенсивного животноводства: сб. науч. тр. – Ульяновск, 1987. – С. 24–35.

146. Шакирова Г.Р. Ультраструктурные основы нейрон-глиальной системы в спинно-мозговых узлах крупного рогатого скота в условиях эмбриогенеза // Возрастная морфология внутренних органов и желез с.-х. животных при различной технологии пром. животноводства: сб. науч. тр. Моск. вет. акад. – М., 1987. – С. 80–82.

147. Буйкис И.М. Активность дегидрогеназ в телах нейроцитов и двигательных ядер спинного мозга белой крысы в онтогенезе / И.М. Буйкис // Дифференцировка клеток в гисто- и онтогенезах. – Киев, 1975. – С. 169–173.

148. Буйкис И.М. Активность сукцинатдегидрогеназы и цитохромоксидазы в спинном мозге и спинномозговых узлах в онтогенезе крысы / И.М. Буйкис // Известия АН Латв. ССР. – 1966. – №10. – С. 121–130.

149. Cavazzana P. Recherches sur l'aspect microscopique des plexus nerveus intramurdux et sur les modifications morphologiques de leurs neurones dans tes divers traits de l'intestrin humain pondant la vie / P. Cavazzana, P. Borsetto // Acta anat. – 1948. – № 1. – S. 5.

150. Жаботинский Ю.М. Нормальная и патологическая морфология нейрона / Ю.М. Жаботинский. – Л.: Медицина, 1965. – 323 с.

151. Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции / Алексей Николаевич Северцов. – М.: Изд-во АН СССР, 1939. – 216с.

152. Догель А.С. Строение спинномозговых узлов и клеток у млекопитающих животных / А.С. Догель // Записки А.Н., физико-математическое отделение. – 1987. – Т.5, №4. – С. 1–30.

153. Correlation of cell body size, axon size and signal conduction velocity for individually labelled dorsal root ganglion cells in the cat / K.H. Lee, K. Chung, J.M. Chung [et al] // J Comp Neurol. – 1986. – Vol. 243, № 3.–P. 335–346.

154. de Castro F. Sensory ganglia of the cranial and spinal nerve. Normal and pathological // Cytology cellular pathology of the nervous system. – Penfield, 1932.–P. 93–143.

155. Moorman S.J. Development of sensory systems in Zebrafish (Danio rerio) / Stephen J. Moorman // ILAR Journal. – 2001. – Vol. 42, № 4. – P. 80–85.

156. Hamburger V. The life history of a nerve cell / V. Hamburger // Am. Sci. –1957. – Vol. 45, № 3. – P. 263–277.

157. Савро В.А. Отличия цито- и ангиоархитектоники вентральных рогов спинного мозга высших и низших позвоночных / В.А. Савро // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1986. – Т. ХСIII, № 9 – С. 52–57.

158. Чайченко Г.М. Фізіологія людини і тварин / Г.М. Чайченко, В.О.Цибенко, В.Д. Сокур // – К.: Вища шк., 2003. – 463 с.

159. Костюк П. Г. Физиология центральной нервной системы / П.Г. Костюк. – К.: Вища шк., 1977. – 318 с.

160. Соболевский Е.И. Сравнительная анатомия спинного мозга полуводных и наземных млекопитающих / Е.И.Соболевский // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1978. – Т. 35, №. 11. – 76 с.

161. Jan J. The central nervous system in Cetacea / Jan J. // Nautilus (Suisse). – 1973. – № 14. – P. 7–8.

162. Горальский Л.П. Морфология спинного мозга кур в постнатальном онтогенезе / Л.П. Горальский // Морфо-экологические проблемы в животноводстве и ветеринарии: материалы докл. Республ. науч. конф. морфологов. – К., 1991. – С. 25–26.

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

164. Савро В.А. Структура передних рогов спинного мозга на основных этапах филогенеза позвоночных животных: автореф. дис. на соискание ученой степени д-ра мед. наук: 14. 00. 02. – анатомия человека / В.А. Савро. – К., 1990. – С. 12–18.

165. Ярош А.А. Нервные болезни / А.А. Ярош. – К.: Вища школа, 1985. – 462 с.

166. Стрижиков В. К. Макроморфология спинного мозга и спинномозговых нервов некоторых домашних и диких птиц // Функциональная макро-микроморфология органов и систем животных / Московское об-во испытателей природы. – М., 1980. – С. 107–108.

167. Стрижиков В.К. Сравнительная макро-микроморфология спинного мозга и спинномозговых нервов некоторых видов домашних и диких птиц: автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук / В.К. Стрижиков. – Казань, 1980. – С. 9–10.

168. Козельская Л.А. Топография сегментов и ядер спинного мозга у лабораторных животных (морфологическое исследование): автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук / Л.А. Козелецкая. – Казань, 1987. – 17 с.

169. Токин Б. П. Общая эмбриология / Б.П. Токин. – М.: Высшая школа, 1970. – С. 177–181.

170. Bergquist H. J. Notes on the early histogenesis and morphogenesis of the central nervous system in vertebrates / Bergquist H. J., Kallen A. L. B. // J. Comp. Neurol. – 1954. – 100. – P. 627–659.

171. Brizzee K. R. Histogenesis of the supporting tissue in the spinal and the sympathetic trunk ganglia in the chick / Brizzee K. R. // J. Comp. Neurol. – 1949. – 91. – P. 129–146.

172. O’Rahilly R. The developmental anatomy and histology of the human central nervous system / O’Rahilly R., Gardner E. // Handbook of

Clinical Neurology. – Amsterdam: North-Holland Publishing Company, 1977. – Vol. 30. – P. 15–40.

173. Detwiler S. R. Neuroembryology: An Experimental Study. – New York: The Macmillan Company, 1936. – 218 p.

174. Пигарева З.Д. О корреляции функций и химизма мозга в разные периоды онтогенеза / З.Д. Пигарева, Г.А. Образцова // Тр. 7-ой науч. конф. по возрастной морфологии, физиологии, биохимии. – М., 1967. – С. 111–114.

175. Weiss P. A. Damming of axoplasm in constricted nerve: a sign of perpetual growth in nerve fibers / Weiss P. A. // Anat. Rec. – 1944. – № 29. – P. 88.

176. Горальський Л.П. Гістоструктура спинного мозку і спинномозкових вузлів курей у постнатальний період онтогенезу / Л.П. Горальський, Г.О. Назарчук, І.М. Сокульський // Вісник ДАУ. – 2007. – № 1. – С. 152 – 158.

177. Горальський Л.П. Матеріали по електронній мікроскопії спинного мозку кур в онтогенезі / Л.П. Горальський, А.И. Кононський // Еколого-експериментальні аспекти функціональної, породної і вікової морфології домашніх птахів: міжвуз. сб. науч. тр. – Воронеж, 1989. – С. 153–159.

178. Detwiler S. R. Neuroembryology: An Experimental Study. – New York: The Macmillan Company, 1936. – 218 p.

179. Hamburger V. Regression versus peripheral control of differentiation in motor hypoplasia // Am. J. Anat. – 1958. – 102. – P. 365–410.

180. Клименко О.Н. К гистохимии продолговатого мозга курицы в онтогенезе и при промышленной технологии / О.Н. Клименко, А.И. Кононський // Увеличение производства продуктов животноводства в условиях пром. технологии. – К., 1985. – С. 81-85.

181. Цехмистренко С.И. Морфология и гистохимия органов и тканей кур в постнатальном онтогенезе / С.И. Цехмистренко, Л.П. Горальський // Морфоэкологические проблемы в животноводстве и ветеринарии: материалы докл. Республ. науч. конф. морфологов. – К., 1991. – С. 140.

182. Жеребцов Н.А. О некоторых результатах и задачах изучения постнатального морфогенеза нейроцитов / Н.А. Жеребцов // Новое в морфологии, физиологии и биохимии домашних животных в условиях крупных ферм: сб. науч. тр. – Ульяновск, 1983. – С. 3–11.

183. Кононский А.И. Итоги изучения морфологии и химической архитектоники нервной системы животных / А.И. Кононский // Возрастная и экологическая морфология животных в условиях интенсивного животноводства: сб. науч. тр. – Ульяновск, 1987. – С. 47–49.

184. Жеребцова Г.К. О возрастных особенностях морфологии интрамуральных нейроцитов тонкого кишечника крупного рогатого скота / Г.К. Жеребцова, Н.А. Жеребцов // Новое в морфологии, физиологии и биохимии домашних животных в условиях крупных ферм: сб. науч. тр. – Ульяновск, 1983. – С. 12–14.

185. Джангабаев Ж.К. О постнатальном морфогенезе нейроцитов спинальных ганглиев крупного рогатого скота / Ж.К. Джангабаев // Возрастная морфология животных в условиях интенсивного животноводства: сб. науч. тр. – Ульяновск, 1987. – С. 18–20.

186. Перфильева Н.П. Морфогенез нейроцитов сетки крупного рогатого скота в условиях интенсивной технологии содержания / Н.П. Перфильева // Возрастная и эколог. морфология животных в условиях интенсивного животноводства: сб. науч. тр. – Ульяновск, 1987. – С. 60–63.

187. Минеева Т.И. Морфометрическая и гистохимическая характеристика А-мотонейронов спинного мозга телят, содержащихся в условиях промышленного комплекса // Функциональная, возрастная и экологическая морфология внутренних органов сердечно-сосудистой и нервной систем жвачных животных: межвуз. сб. науч. тр. – М., 1988. – С. 120–122.

188. Жанчипов Г.Ш. Некоторые данные по морфологии и гистохимии нормальной и поврежденной нервной ткани: автореф. дис. на соискание ученой степени д-ра вет. наук / Г.Ш. Жанчипов. – М., 1973. – 31 с.

189. Горальський Л.П. Морфологічні особливості спинного мозку і спинномозкових вузлів хребетних тварин / Л.П. Горальський,

Г.О. Назарчук, І.М. Сокульський // Аграрний вісник Причорномор'я. – Одеса. – 2008. Вип. 42 (1). – С. 48–51.

190. Кривопиша В.В. Вплив стрес-факторів водного середовища на адаптивні функції нервової системи коропа: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.10. „Іхтіологія” / В.В. Кривопиша. – К., 2001. – 16 с.

191. Krajci D. Postnatal development of spinal ganglia in cat / Krajci D. // Polythem. collected reports / Med. Fac. Palacky Univ. – Olomok, 1971. – Vol. 23. – P. 81–102.

192. Жирнова А.А. Морфологические и гистохимические изменения в моторных клетках грудного отдела спинного мозга и пирамидальных клетках двигательной области коры полушарий крысы на разных этапах онтогенеза: автореф. дис. на соискание ученой степени канд. наук / А.А. Жирнова. – М., 1955. – 17 с.

193. Шамов А.М. Сравнительная макро–микроанатомия и скелетотопия спинного мозга, спинномозговых нервов и симпатических стволов пушных зверей из семейства псовых и куньи: автореф. дис. на соискание ученой степени канд. вет. наук / А.М. Шамов. – Омск, 1989. – 20 с.

194. Попкова Г.А. Сравнительная морфология спинного мозга сельскохозяйственных млекопитающих / Г.А. Попкова // Тр. Алма-Атинского зоовет. ин-та. – Алма-Ата, 1953. – Т. 7. – С. 221–228.

195. Садыков Ж.С. К морфологии спинного мозга млекопитающих / Ж.С. Садыков // Зоолог. журн. – 1961. – Т. 40, №6. – С. 900–904.

196. Морфофункциональное обоснование особенностей спинного мозга, спинномозговых нервов и спинальных стволов у некоторых видов домашних и диких птиц / Ю.Ф. Юдичев, Г.И. Барабанщикова, В.К. Стрижков, Т.Ф. Шакирова // Макро- и микроморфология с.-х. животных и пушных зверей. – Омск, 1983. – С. 3–8.

197. Милохин А.А. Морфология рецепторной иннервации спинномозговых ганглиев / А.А. Милохин, С.С. Решетников // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1971. – Т. 60, № 5. – С. 93–103.

198. Цехмистренко С.И. Морфология и гистохимия органов и тканей кур в постнатальном онтогенезе / С.И. Цехмистренко,

Л.П. Горальский // Материалы докл. Республиканской научной конференции морфологов "Морфо-экологические проблемы в животноводстве и ветеринарии", (Киев, 19-21 сентября 1991 г.). – Киев, 1991. – С. 140.

199. Невмывака Г.А. Нервная система дождевого червя / Г.А. Невмывака. – М. – Л.: Наука, 1966. – 132 с.

200. Иванова Т.С. Рецепторная иннервация тонкой кишки / Т.С. Иванова. Л.: Наука, 1967. – 138 с.

201. Levi-Montalcini R. Growth and differentiation / R. Levi-Montalcini, P.U. Angeletti // Ann. Rev. Physiol. – 1962. – Vol. 24. – P. 11–56.

202. Оленев С.Н. Конструкция мозга / С.Н. Оленев. – Л.: Медицина, 1987. – 208 с.

203. Ташкэ К. Введение в количественную цито-гистологическую морфологию / К. Ташкэ; [пер. с рум. И. Пятницкого]. – Будапешт: Из-во АН СРР, 1980. – 191 с.

204. Hyden H. Синтез кислых белков в нервных клетках при формировании нового поведения / H. Hyden, P. Lange // Журнал эволюционной физиологии и биохимии. – 1969. – Т.5, № 2. – С. 145–157.

205. Абашидзе В.С. К сравнительной анатомии спинномозговых нервных сплетений и симпатических стволов позвоночных / В.С. Абашидзе. – Тбилиси: Изд-во АН ГрССР, 1963. – 1741 с.

206. Московкин Г.Н. Рост и метаболизм нейронов коры больших полушарий и гиппокампа крысы в постнатальном периоде: серебряная импрегнация и радиография синтеза РНК / Г.Н. Московкин // Вопросы морфологии центральной нервной системы: (тезисы докладов), республиканская научная конференция 15-16 ноября 1984 г, посвящается 150-летию со дня рождения В.А. Беца. – Киев, 1984. – С. 91.

207. Бушукина О.С. Особенности формирования в онтогенезе нейрон-глиальной системы интрамуральных ганглиев рубца овцы / О.С. Бушукина // Морфофункциональные основы формирования в онтогенезе адаптивных возможностей организма человека и животных. – Москва, 1991. – С. 17–19.

208. Pannese E. The histogenesis of the spinal ganglia / Ennio Pannese // *Adv. Anat., Embryol. a. Cell Res.* – 1974. – Vol. 47. – P. 97.

209. Hansen M. B. The enteric nervous system I: organization and classification / Mark Berner Hansen // *Pharmacology and toxicology.* – 2002. – Vol. 92., Issue 3.–P. 105–113.

210. Visintini R. Relazione tra differenziazione structural a funzionale dei centri e delle vie nervosa nell'embrione di polio / R. Visintini, R. Levi-Montalcini // *Arch. Suisses Neur. et Psych.* – 1939. – Vol.44. – P. 119–150.

211. Шаде Дж. Основы неврологии / Дж. Шаде, Д.Форд: пер.с англ. Н.Д. Викторовой. – Москва: Мир, 1979. – 350 с.

212. Шаде Дж. Основы неврологии / Дж. Шаде, Д.Форд: пер.с англ. Н.Д. Викторовой. – Москва: Мир, 1979. – 350 с.

213. Lemke G. Glia control of neuronal development / Greg Lemke // *Annual review of neuroscience.* – 2001. – Vol. 24. – P. 87–105.

214. Liss L. Senile brain change histopatology of the ganglion cells / L. Liss // *J. Neuropathol. a. Exptl. Neurol.* – 1960. – № 4. – P.19.

215. Паленова Н.Г. Влияние внутриутробно перенесенной асфиксии на развитие спинномозговых узлов / Н.Г. Паленова, О.А. Дадашева // *Арх. анат., гист. и эмбр.* – 1977. – Т. 73, № 11. – С. 108–112.

216. Мантейфель Ю.Б. Проблемы эволюции морфофункциональной организации нервной системы позвоночных животных / Ю.Б. Мантейфель // *Журн. общ. биологии.* – 1977. – Т. 38, № 6. – С. 805–821.

217. Мац В.Н. Топография изменений белкового метаболизма нейронов двигательной коры и гиппокампа крыс при выработке условного рефлекса в норме и при воздействии циклического аналога энкефалинов / В.Н. Мац, О.Л. Сегал // *Нейрохимические основы обучения и памяти: сб. науч. тр.* – М.: Наука, 1989. – С. 135–155.

218. Кононский А.И. Материалы по морфологии органов и тканей кур в онтогенезе и после лазерного облучения яиц / А.И. Кононский, Л.П. Горальский, С.И. Цехмистренко // *Проблемы хирургической патологии сельскохозяйственных животных. Тезисы докл. Всесоюз.*

науч. конф. Белоцерковского сельскохозяйственного института им. П.Л. Погребняка, Белая Церковь, 1991. – С. 128–129.

219. Prestige M.C. The control of cell number in the lumbar spinal ganglia during the development of *Xenopus laevis* tadpoles / M.C. Prestige // J. Embryol. exp. Morph. – Vol. 17, №3. – P. 453–471.

220. Константинов В.М. Зоология позвоночных / В.М. Константинов, С.П. Наумов, С.П. Шаталова. – М., 2000. – 480 с.

221. Ильичев В.Д. Общая орнитология / В.Д. Ильичев, Н.Н. Карташов, И.А. Шилов. – М.: Высшая школа, 1982. – 456 с.

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

223. Стрижиков В.К. Макромикроморфологическая характеристика особенностей вегетативного отдела нервной системы области таза птиц / В.К. Стрижиков, С.В. Стрижикова // Успехи современного естествознания. – 2008. – № 5. – С. 68.

224. Горальський Л.П. Основи гістологічної техніки і морфофункціональні методи дослідження у нормі та при патології: навч. посібник / Л.П. Горальський, В.Т. Хомич, О.І. Кононський. – Житомир: Полісся, 2005. – 288 с.

225. Меркулов Г.А. Курс патологической техники / Г.А. Меркулов. – Л.: Медицина, 1969. – 423 с.

226. Основы гистологии и гистологической техники / Ю.И. Афанасьев, В.К. Баланчук, Л.Л. Ванников [и др.]. – М.: Медицина, 1967. – 268 с.

227. Луппа Х. Основы гистохимии / Х. Луппа; [пер. с нем. И.Б. Бухвалова, Е.Д. Вальтер]; под ред. Н.Т. Райхлина. – М.: “Мир”, 1980. – 343 с.

228. Пирс Э. Гистохимия (теоретическая и прикладная) / Э. Пирс; пер. с англ. Н.А. Абросимовой, А.А. Баева, Ю.М. Васильева [и др.], под ред. проф. В.В. Португалова. – М., 1962. – 962 с.

229. Автандилов Г.Г. Медицинская морфометрия. Руководство / Г.Г. Автандилов. – М.: Медицина, 1990. – 384 с.

230. Федосеев Н.А. Возрастная динамика концентрации РНК в нейронах узлового ганглия крупного рогатого скота в условиях гиподинамии / Н.А. Федосеев // Морфологические исследования в

практике здравоохранения и животноводства: мат. конф. МОИП, МНОАГЭ и ИЭМЭЖ АН СССР, (16 марта 1983 г.) / Московское общество испытателей природы, Московское научное общество анатомов, гистологов и эмбриологов. – М.: Ин. эвол. морф, и экол. животн. АН СССР, 1984. – С. 30–32.

231. Федосеев Н.А. Возрастная динамика концентрации РНК в нейронах узлового ганглия крупного рогатого скота в условиях гиподинамии / Н.А. Федосеев // Морфологические исследования в практике здравоохранения и животноводства: мат. конф. МОИП, МНОАГЭ и ИЭМЭЖ АН СССР, (16 марта 1983 г.) / Московское общество испытателей природы, Московское научное общество анатомов, гистологов и эмбриологов. – М.: Ин. эвол. морф, и экол. животн. АН СССР, 1984. – С. 30–32.

232. Горальський Л.П. Основи гістологічної техніки і морфофункціональні методи дослідження у нормі та при патології: навч. посібник (друге видання) / Л.П. Горальський, В.Т. Хомич, О.І. Кононський. – Житомир: Полісся, 2011. – 288 с.

233. Морфофункціональна характеристика та морфометричні показники спинного мозку і спинномозкових вузлів курей / Л.П. Горальський, Г.О. Назарчук, І.М. Сокульський, Ф.І. Крапивницький, О.Я. Катаєва // Вісник ДАУ. – 2007. – № 1 (19). – С. 87 – 91.

234. Морфофункціональна характеристика та морфометричні показники спинного мозку і спинномозкових вузлів собак / Л.П. Горальський, І.М. Сокульський, Г.О. Назарчук, Ф.І. Крапивницький // Ветеринарна медицина України. – 2007. – № 12. – С. 34 – 36.

235. Сокульський І.М. Морфофункціональна характеристика та морфометричні показники грудного відділу спинного мозку статевозрілих кролів / І.М. Сокульський // Наук. вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнології ім. С.З. Гжицького. – Львів. – 2008. Том 10. № 3 (38). – С. 202 – 206.

236. Сокульський І.М. Мікроскопічна будова та морфометричні показники грудного відділу спинного мозку курей у постнатальному періоді онтогенезу / І.М. Сокульський // Вісник ДАУ. – 2008. – № 1 (21). – С. 135 – 141.

237. Сокульський І.М. Морфологія грудного відділу спинного мозку свиней / І.М. Сокульський // Наук. вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнології ім. С.З. Гжицького. – Львів. – 2009. Том 11. № 2 (41). – С. 265 – 270.

238. Морфологія та гістохімія спинного мозку та спинномозкових вузлів свиней / О.І. Кононський, Л.П. Горальський, Г.О. Назарчук, І.М. Сокульський, О.В. Яроменко // Вісник Білоцерківського державного аграрного університету. – Вип. 60. – С. 70 – 73.

239. Сокульський І.М. Морфологія грудного відділу спинного мозку хребетних тварин: автореф. дис. на здобуття наукового ступеня канд. вет. наук: спец. 16.00.02 – патологія, онкологія і морфологія тварин / І.М. Сокульський. – К., 2010. – 21 с.

240. Горальський Л.П. Морфологічні особливості спинного мозку і спинномозкових вузлів хребетних тварин / Л.П. Горальський, Г.О. Назарчук, І.М. Сокульський // Аграрний вісник Причорномор'я. – Одеса. – 2008. Вип. 42 (1). – С. 48 – 51.

241. Чурілін О.О. Морфологічні особливості ядер передніх рогів спинного мозку після хронічної інтоксикації барбітуратами в різні вікові періоди (експериментально-морфологічне дослідження): автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. мед. наук: спец. 14.03.09. „Гістологія, цитологія, ембріологія” / О. О. Чурілін. – Сімферополь, 2005. – 19 с.

242. Лавренко В.В. Ядрышко-ядерное отношение в нормальном и раковом эпителии / В.В. Лавренко // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1964. – Т. 47, № 8. – С. 53.

243. Морфогистохимические изменения нейроцитов спинного мозга растущих белых крыс под влиянием физических нагрузок / К.А. Багнюк, И.В. Шуст, С.И. Галантюк [и др.] // Вопросы морфологии центральной нервной системы, посвященной 150-летию со дня рождения В.А. Беца: тезисы докл. – К., 1984. – С. 11.

244. Бондарь В.М. Морфологическая и количественная характеристика нейронов грудных спинномозговых узлов кошки / В.М. Бондарь // Развитие и строение сосудистой, нервной и эндокринной системы человека и животных. – Минск, 1978. – С. 22–23.

245. Левинсон Л.Б. Функционально–цитохимическое исследование чувствительных и моторных клеток спинного мозга зародыша крыс / Л.Б. Левинсон, М.И. Лейкина // Цитология. – 1961. – Т. 3, №4. – С. 446–454.

246. Левинсон Л.Б. Цитология чувствительных моторных клеток системы спинного мозга куриного зародыша в связи с особенностями их функций на разных этапах развития / Л.Б. Левинсон, М.И. Лейкина // Цитология. - 1960. - Т. 11, №1. – С. 9–28.

247. Левинсон Л.Б. Цитохимия чувствительных и моторных клеток систем спинного мозга куриного зародыша в связи с особенностями их функции на разных этапах развития / Л.Б. Левинсон, М.И. Лейкина // Цитология. – 1960. – Т. 11, №1. – С. 9–28.

248. Назарчук Г.О. Морфологія та гістохімія спинномозкових вузлів свиней / Г.О. Назарчук // Наук. вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнології ім. С.З. Гжицького. – Львів. – 2008. Том 10. № 3 (38) – С. 149–153.

249. Гунтер И.И. О возрастных изменениях нервных элементов спинномозговых узлов у некоторых млекопитающих / И.И. Гунтер // Бюл. Эксперим. Биологии и медицины. – 1949. – Т. 27, вып. 1. – С. 38–40.

250. Иванов И.В. К вопросу о нормальной морфологии симпатических и спинномозговых ганглиев у крупного рогатого скота / И.В. Иванов // Сб. науч. Тр. – М., 1957. – Т. 19, вып. 2, ч. 2. – С. 26 – 33.

251. Кунгурова В.В. Нейрогистология спинномозговых узлов / В.В. Кунгурова // Морфология и реактивность нервной системы. Тр. Ижев. Мед. Ин-та. – 1968. – Т. 30. – С. 29 – 31.

252. Андріішин О.П. Морфологія спинномозкових вузлів при тяжкій термічній травмі та застосуванні антиоксидантів і ентеросорбентів: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. мед. наук: спец. 14.03.09 “Гістологія, цитологія, ембріологія”/ О.П. Андріішин. – Київ, 2001. – 19 с.

253. Андреева Г.А. Сравнительное цитологическое исследование чувствительных нейронов спинномозговых ганглиев позвоночных / Г.А. Андреева // Тез. докл. симпоз. по ангиотензиотонографии. – Минск, 1964. – С. 6–7.

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

255. Назарчук Г.О. Морфологія та гістохімія спинномозкових вузлів свиней / Г.О. Назарчук // Наук. вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій ім. С.З. Гжицького. – Львів, 2008. – Т. 10. № 3 (38) – С. 149–153.

256. Назарчук Г.О. Особливості морфології грудних спинномозкових вузлів великої рогатої худоби та свиней / Г.О. Назарчук // Наук. вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій ім. С.З. Гжицького. – Львів, 2009. – Т. 11, № 2 (41) – С. 239–242.

257. Назарчук Г.О. Гістоморфологія спинномозкових вузлів хребетних тварин: автореф. дис. на здобуття наукового ступеня канд. вет. наук: спец. 16.00.02 – патологія, онкологія і морфологія тварин / Г.О. Назарчук. – Біла Церква., 2010. – 19 с.

258. Савельев С.В. Энергетический подход к эволюции мозга / С.В. Савельев // Наука и жизнь. – 2006. – №11. – С. 16–22.

259. Савельев С.В. Происхождение мозга / Сергей Вячеславович Савельев. – М.: ВЕДИ, 2005. – 368 с.

260. Andres K.N. Untersuchungen uber den Feinbau von Spinal ganglien / K.N. Andres // Z. Zellforsch. – 1961. – Vol. 55, № 1. – P. 1–48.

261. Botar J. Change in the sympathetic ganglia in old age / J. Botar // Acta morphol. – 1955. – № 6. – P.4.

262. . Hangman J. Formation and migration of neuroblasts in the spinal cord of the chick embryo / J. Hangman, C. Haden // J. Comp. Neurol. – Vol. 169, № 4. – 1970. – P. 419–431.

263. Himwich W. Multi-disciplined studies of the visual system in developing rabbits. Ontogenesis of the brain / W. Himwich. – Prague, 1968. – P. 269–276.

264. Le Douarin N.M. The ontogeny of the neural crest in avian embryo chimeras / N.M. Le Douarin // Nature. – 1980. – Vol. 286. – P. 663–669.

265. Pannese E. Quantitative relationships between nerve and satellite cells in spinal ganglion: An electron microscopical study / Ennio Pannese, Raoul-Ventura, Rossella Bianchi // The journal of comparative neurology. – 1999. – V. 160, № 4. – P. 463–476.

266. Гейнисман Ю.Я. Структурные и метаболические проявления функции нейрона / Юрий Яковлевич Гейнисман. – М.: Наука, 1974. – 207 с.

267. Орбели Л.А. Эволюционный принцип в применении к физиологии нервной системы / Леон Абгарович Орбели // Успехи соврем. биологии. – 1942. – Т. 15. – С. 251–272.

268. Берсенев В.А. Шейные спинномозговые узлы / В.А. Берсенев. – М.: Медицина, 1980. – 208 с.

269. Ермолин Е.Л. Деафферентация сенсорных нейронов при перерезке периферического нерва у взрослой крысы / Е.Л. Ермолин // Морфологические ведомости. – Ижевск, 2005. – №3–4. – С. 27–29.

270. Ржевуцкая О.П. К возрастной морфологии спинальных ганглиев овцы / О.П. Ржевуцкая // Тр. Ставропол. с.-х. ин-та. – 1967. – Вып. 24. – С. 219–222.

271. Prenatal Localization of the dorsal root ganglion in different segments of the normal human vertebral column / Khorrooshi M, Hansen B.F., Kelling J. [et al] // Spine. – 2001. – Vol. 26, № 1. – P. 1–5.

272. Deitch A.D. Moses the Nissl substance of living and fixed spinal ganglion cells. An ultraviolet absorption study / A.D. Deitch, J. Montrose // J. Biophys. biochem. cytol. – 1957. – Vol. 3. – P. 449–456.

273. Клишов А.А. Проблема ядерно-цитоплазматических отношений / А.А. Клишов // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1966. – Т. 50, № 3. – С. 106–117.

274. Levi-Montalcini R. Growth and differentiation / R. Levi-Montalcini, P.U. Angeletti // Ann. Rev. Physiol. – 1962. – Vol. 24. – P. 11–56.

275. Питерс А. Ультраструктура нервной системы / А. Питерс, С. Палей, Г. Уэбстер; [пер. с англ. И.В. Викторова]; под ред. С.Д. Смирнова. – М.: “Мир”, 1972. – 175 с.

276. Грачева Н.Д. Авторадиография синтеза нуклеиновых кислот и белков в нервной системе / Н.Д. Грачева. – Л.: Наука, 1968. – 230 с.

277. Бродский В.Я. Функциональная цитохимия нуклеиновых кислот и белков в нервной системе / В.Я. Бродский // Тез. докл. 5-й Всесоюз. конф. по нейрохимии. – Тбилиси, 1968. – С. 15–17.

278. Мац В.Н. Топография изменений белкового метаболизма нейронов двигательной коры и гиппокампа крыс при выработке условного рефлекса в норме и при воздействии циклического аналога энкефалинов / В.Н. Мац, О.Л. Сегал // Нейрохимические

основы обучения и памяти: сб. науч. тр. – М.: Наука, 1989. – С. 135–155.

279. Певзнер Л.З. О постоянстве содержания ядерной ДНК в нейронах и макроглии / Л.З. Певзнер // Морфология путей и связей центр, нерв, системы. – М.: Л.: Наука, 1965. – С. 136–141.

280. Популях Ю.А. Гистохимия мотонейронов спинного мозга млекопитающих / Ю.А. Популях // I Украинский съезд анатомов, гистологов, эмбриологов и топографоанатомов. 10-12 сентября 1980. Винницкий медицинский институт им. Н.И. Пирогова. – Винница, 1980. – С. 159–160.

281. Kis F. Sympathetic elements in cranial and spinal ganglia / F. Kiss // *J. Anat.* – 1932. – Vol.66. – P. 488–498.

282. Гейнисман Ю.Я. Изменение содержания РНК в нервных и глиальных клетках при естественной и искусственной активации нейронов / Гейнисман Ю.Я., Ларина В.Н., Мац В.Н. // *Цитология.* – 1970. – Т. 12., № 3. – С. 1028–1038.

283. Jacobson M. *Developmental neurobiology* / Marcus Jacobson. – Second ed. New York and London. Plenum Press, 1978. – 562 pp.

284. Грачева Н.Д. Локализация синтеза нуклеиновых кислот и белков в нервной ткани / Н.Д. Грачева // V Междунар. биохим. конгр., рефераты секц. сообщ., М., 1961. – № 1. – 390 с.

285. Gershon M.D. The enteric nervous system / M.D. Gershon // *Annu Rev Neurosci.* – 1981. – Vol. 4. – P. 227–272.

286. Бродский В.Я. Трофика клетки / В.Я. Бродский. – М.: Наука, 1966. – 355 с.

287. Бушукина О.С. Особенности формирования в онтогенезе нейрон-глиальной системы интрамуральных ганглиев рубца овцы / О.С. Бушукина // Морфофункциональные основы формирования в онтогенезе адаптивных возможностей организма человека и животных. – Москва, 1991. – С. 17–19.

288. Кравчук Е.И. Морфометрическая характеристика нейроцитов поясничных спинномозговых узлов у детей / Е.И. Кравчук, В.Н. Кравчук // *Медицина в Кузбассе.* – 2005. – № 3. – С. 47–49.

289. Александровская О.В. Оптико-микроскопическая характеристика и метаболизм основных структур спинномозговых ганглиев крупного рогатого скота / О.В. Александровская // *Проблемы молекулярной биологии и патологии с.-х. животных: сб. науч. тр. Моск. академии.* – М.: МВА, 1982. – С. 44–45.

290. Перфильева Н.П. К возрастной морфологии нейроцитов рубца крупного рогатого скота / Н.П. Перфильева // Новое в морфологии, физиологии и биохимии домашних животных в условиях крупных ферм: сб. науч. тр. – Ульяновск, 1983. – С. 18–20.

291. Левинсон Л.Б. Морфологическое и гистохимическое изучение моторных и чувствительных нервных клеток эмбриона курицы на ранних этапах развития / Л.Б. Левинсон, М.И. Лейкина // Докл. АН СССР. – 1956. – Т. 109. – С. 201–204.

292. Левинсон Л.Б. Функционально-гистохимические исследования нервных клеток: автореф. дис. на соискание уч. степени д-ра биол. наук / Л.Б. Левинсон. – М., 1961. – 37 с.

ДОДАТКИ

Додаток А

Морфометричні показники нейронів грудного відділу спинного мозку хребетних тварин ($M \pm m, n = 10$)

Вид тварин	Показники	Класи нервових клітин			Середнє значення
		малі	середні	великі	
1	2	3	4	5	6
короп	об'єм перикаріона нервової клітини, мкм ³	1243,47± 130,69	5466,72± 187,13	20209,02± 1743,39	1038,32± 1000,79
	об'єм ядра нейрона, мкм ³	235,92± 25,85	537,39± 37,03	1877,62± 181,71	999,12± 100,49
	ЯЦВ, ум.од.	0,283± 0,022	0,131± 0,012	0,101± 0,006	0,147± 0,008
жаба	об'єм перикаріона нервової клітини, мкм ³	640,84± 30,41***	1880,32± 73,91***	4949,25± 158,07***	2795,07± 145,01***
	об'єм ядра нейрона, мкм ³	121,94± 8,24***	236,09± 11,56***	614,73± 42,90***	358,26± 23,03***
	ЯЦВ, ум.од.	0,255± 0,018	0,161± 0,011	0,138± 0,007**	0,174± 0,007*
ящірка	об'єм перикаріона нервової клітини, мкм ³	234,47± 8,48***	615,43± 18,19***	1657,78± 66,86***	792,39± 47,29***
	об'єм ядра нейрона, мкм ³	42,61± 1,23***	118,23± 9,36***	232,41± 9,80***	125,08± 6,96***
	ЯЦВ, ум.од.	0,243± 0,009	0,227± 0,014**	0,172± 0,006**	0,216± 0,006
курка 180-доб.	об'єм перикаріона нервової клітини, мкм ³	2483,75± 79,52***	8524,32± 195,90***	19078,03± 406,14***	9697,39± 474,23***
	об'єм ядра нейрона, мкм ³	218,37± 6,69***	393,70± 16,13***	680,15± 38,55***	422,18± 17,92***
	ЯЦВ, ум.од.	0,096± 0,012***	0,048± 0,009***	0,036± 0,014***	0,0608± 0,0023
кріль ст. зрілий	об'єм перикаріона нервової клітини, мкм ³	632,36± 47,16***	4155,59± 209,35***	20384,76± 1302,75	9981,04± +778,75
	об'єм ядра нейрона, мкм ³	61,69± 6,55***	287,22± 24,39**	920,49± 60,47**	503,97± 35,37
	ЯЦВ, ум.од.	0,107± 0,008	0,071± 0,005	0,054± 0,003	0,069± 0,003
собака ст. зрілий	об'єм перикаріона нервової клітини, мкм ³	3001,52± 163,24***	9175,89± 570,58***	21440,19± 677,60	12913,53± 915,41***

Продовження додатку А

1	2	3	4	5	6
	об'єм ядра нейрона, мкм ³	319,29± 19,80***	725,76± 37,33***	1126,93± 53,69*	839,92± 59,54***
	ЯЦВ, ум.од.	0,119± 0,004	0,093± 0,005	0,058± 0,003	0,080± 0,005
домашня свиня	об'єм перикаріона нервової клітини, мкм ³	3054,87± 171,81*	9915,76± 303,33	23191,26± 1281,07	11455,26± 613,63
	об'єм ядра нейрона, мкм ³	419,74± 34,16*	943,41± 46,53**	1527,18± 118,43*	957,84± 46,60
	ЯЦВ, ум.од.	0,176± 0,015*	0,114± 0,006	0,074± 0,005	0,119± 0,007
свійський бик	об'єм перикаріона нервової клітини, мкм ³	3804,59± 166,91*	14430,38± 573,18***	36486,48± 1904,86***	13403,48± 908,216
	об'єм ядра нейрона, мкм ³	543,84± 25,36*	990,51± 46,84	1881,18± 109,0116	940,62± 43,482
	ЯЦВ, ум.од.	0,198± 0,011	0,078± 0,003	0,056± 0,003	0,131± 0,007

Примітка: ступінь вірогідності * – P<0,05, ** – P<0,01, *** – P<0,001, щодо попередніх видів тварин

**Морфометричні показники нейронів грудного відділу спинного мозку хребетних тварин у постнатальному періоді онтогенезу
($M \pm m, n = 10$)**

Вид тварин	Показники	Класи нервових клітин			середнє значення
		малі	середні	великі	
1	2	3	4	5	6
курка 1-доб.	об'єм перикаріона нервової клітини, мкм ³	1103,37± 24,59	2217,28± 56,53	6206,93± 250,40	2446,21± 143,66
	об'єм ядра нейрона, мкм ³	134,33± 4,164	162,80± 7,059	340,90± 12,136	183,12± 6,689
	ЯЦВ, ум.од.	0,14± 0,004	0,079± 0,002	0,0603± 0,002	0,105± 0,003
курка 30-доб.	об'єм перикаріона нервової клітини, мкм ³	1731,10± 45,93***	5728,02± 93,88***	10067,06± 199,30***	4752,11± 227,11***
	об'єм ядра нейрона, мкм ³	185,95± 7,09***	319,85± 10,86***	485,39± 18,90***	290,89± 9,95***
	ЯЦВ, ум.од.	0,123± 0,005	0,060± 0,002	0,051± 0,002	0,086± 0,003
курка 60-доб.	об'єм перикаріона нервової клітини, мкм ³	1805,91± 50,10	6572,73± 125,30***	12108,95± 294,12***	6154,59± 271,93**
	об'єм ядра нейрона, мкм ³	190,19± 4,81	334,72± 8,33	526,90± 33,75	326,90± 11,48*
	ядерно-цитоплаз. відношення, ум.од.	0,117± 0,013	0,053± 0,007	0,045± 0,02	0,074± 0,002
курка 90-доб.	об'єм перикаріона нервової клітини, мкм ³	2009,42± 74,08*	7453,18± 102,36***	16023,07± 603,28***	7553,70± 382,87*
	об'єм ядра нейрона, мкм ³	194,66± 10,67	352,65± 16,68	582,53± 34,15	351,52± 14,85
	ЯЦВ, ум.од.	0,107± 0,021	0,049± 0,02	0,037± 0,009	0,066± 0,003
курка 180-доб.	об'єм перикаріона нервової клітини, мкм ³	2483,75± 79,52**	8524,32± 195,90***	19078,03± 406,14**	9697,39± 474,23**
	об'єм ядра нейрона, мкм ³	218,37± 6,69	393,70± 16,13	680,15± 38,55	422,18± 17,92*
	ЯЦВ, ум.од.	0,096± 0,012	0,048± 0,009	0,036± 0,014	0,0608± 0,0023

Продовження додатку Б

1	2	3	4	5	6
собака 1-доб.	об'єм перикаріона нервової клітини, мкм ³	1345,84± 49,32	3343,75± 75,66	8062,81± 347,08	3534,91± 157,96
	об'єм ядра нейрона, мкм ³	235,84± 17,10	457,20± 20,02	603,99± 25,439	425,73± +15,86
	ЯЦВ, ум.од.	0,297± 0,042	0,166± 0,007	0,082± 0,003	0,185± 0,011
собака 30-доб.	об'єм перикаріона нервової клітини, мкм ³	2127,73± 149,87***	5611,001± 118,41***	13379,93± 350,20***	6091,72± 269,52***
	об'єм ядра нейрона, мкм ³	237,59± 21,767	550,55± 21,80*	942,43 56,54***	543,23 22,82**
	ЯЦВ, ум.од.	0,137± 0,011**	0,116± 0,005	0,075± 0,004	0,114± 0,004***
собака 180-доб.	об'єм перикаріона нервової клітини, мкм ³	2575,18± 256,39	8175,98± 717,28**	16023,26± 907,01**	9101,81± 556,43***
	об'єм ядра нейрона, мкм ³	298,71± 29,50	689,91± 20,63***	998,10± 45,39	688,60 24,53**
	ЯЦВ, ум.од.	0,139± +0,008	0,107± 0,004	0,069± 0,002	0,104± 0,003
собака ст. зріла	об'єм перикаріона нервової клітини, мкм ³	3001,52± 163,243	9175,89± 570,58	21440,19± 677,60***	12913,53 915,41**
	об'єм ядра нейрона, мкм ³	319,29± 19,80	725,76± 37,33	1126,93± 53,69	839,92± 59,54*
	ЯЦВ, ум.од.	0,119± 0,004	0,093± 0,005	0,058± 0,003	0,080± 0,005

Примітка: ступінь вірогідності * – $P < 0,05$, ** – $P < 0,01$, *** – $P < 0,001$, щодо попередніх вікових груп тварин

Морфометричні показники площі поперечного розрізу спинного мозку хребетних тварин ($M \pm m$, $n = 10$)

Вид тварин	Площа поперечного розрізу спинного мозку, мм ²	Площа сірої речовини, мм ²	Площа білої речовини, мм ²	Відсоткове відношення сірої до білої речовини, %
1	2	3	4	5
короп	1,58 ± 0,03	0,41 ± 0,005	1,16 ± 0,02	26,42 ± 0,22
жаба	1,65 ± 0,02	0,68 ± 0,01 ***	0,97 ± 0,018 ***	41,58 ± 0,45 ***
ящірка	0,57 ± 0,006 ***	0,21 ± 0,003 ***	0,36 ± 0,004 ***	36,93 ± 0,33 ***
курка 180-доб.	7,21 ± 0,07 ***	1,11 ± 0,01 ***	6,104 ± 0,06 ***	15,43 ± 0,16 ***
кріль ст. зрілий	8,76 ± 0,18 ***	0,77 ± 0,02 ***	7,99 ± 0,170 ***	8,83 ± 0,15 ***
собака ст.зрілий	21,31 ± 0,34 ***	2,79 ± 0,07 ***	18,52 ± 0,31 ***	13,15 ± 0,27 ***
свиня ст. зріла	32,49 ± 0,26 ***	2,46 ± 0,03 **	30,02 ± 0,25 ***	7,58 ± 0,08 ***
свійський бик	73,45 ± 0,84 ***	7,16 ± 0,14 ***	66,28 ± 0,74 ***	9,74 ± 0,13 ***

Примітка: ступінь вірогідності * – $P < 0,05$, ** – $P < 0,01$, *** – $P < 0,001$, щодо попередніх видів тварин

Морфометричні показники площі поперечного розрізу спинного мозку хребетних тварин у постнатальному періоді онтогенезу (M ± m, n = 10)

Вид тварин	Площа поперечного розрізу спинного мозку, мм ²	Площа сірої речовини, мм ²	Площа білої речовини, мм ²	Відсоткове відношення сірої до білої речовини, %
1	2	3	4	5
курка 1-доб.	1,15 ± 0,01	0,54 ± 0,003	0,61 ± 0,01	47,15 ± 0,61
курка 30-доб.	2,05 ± 0,04***	0,61 ± 0,002	1,44 ± 0,04***	30,42 ± 0,69***
курка 60-доб.	3,32 ± 0,04***	0,7 ± 0,002	2,62 ± 0,04***	21,19 ± 0,25***
курка 90-доб.	5,23 ± 0,09***	0,87 ± 0,005	4,36 ± 0,08***	16,81 ± 0,25***
курка 180-доб.	7,21 ± 0,07***	1,11 ± 0,01	6,104 ± 0,06***	15,43 ± 0,16***
собака доб.	1,62 ± 0,03	0,53 ± 0,008	1,08 ± 0,03	33,65 ± 0,52
собака 30-доб.	6,63 ± 0,14***	1,64 ± 0,05***	4,98 ± 0,09***	21,93 ± 0,68***
собака 6 міс.	16,94 ± 0,50***	2,25 ± 0,06***	14,69 ± 0,44***	13,35 ± 0,11***
собака ст.зріла	21,31 ± 0,34***	2,79 ± 0,07***	18,52 ± 0,31***	13,15 ± 0,27

Примітка: ступінь вірогідності * – P<0,05, ** – P<0,01, *** – P<0,001, щодо попередніх вікових груп тварин

**Відсоткове відношення нервових клітин у сірій речовині
спинного мозку хребетних тварин (M ± m, n = 10)**

№ п/п	Вид тварин	Великі нервові клітини, %	Середні нервові клітини, %	Малі нервові клітини, %
1	2	3	4	5
1	Короп	38,52 ± 0,21	43,54 ± 0,30	17,92 ± 0,50
2	Жаба	39,55 ± 0,64	36,52 ± 0,74	24,19 ± 0,90
3	Ящірка	30,53 ± 0,54	32,48 ± 0,64	36,97 ± 0,39
4	Курка 1-доб.	18,95 ± 0,41	33,37 ± 0,76	47,67 ± 0,82
5	Курка 30-доб.	18,44 ± 0,56	37 ± 0,50	44,56 ± 0,58
6	Курка 60-доб.	20,04 ± 0,31	48 ± 0,35	31,96 ± 0,44
7	Курка 90-доб.	21,44 ± 0,31	46,55 ± 0,35	31,99 ± 0,35
8	Курка 180-доб.	27,95 ± 0,41	42,50 ± 0,37	29,53 ± 0,50
9	Кріль	38,51 ± 0,42	49,58 ± 0,97	11,91 ± 0,94
10	Собака доб.	13,89 ± 0,57	62,59 ± 0,71	23,51 ± 0,79
11	Собака 30-доб.	16,48 ± 0,57	60,53 ± 0,53	22,98 ± 0,55
12	Собака 6-міс.	27,56 ± 0,61	50,61 ± 1,05	21,82 ± 1,58
13	Собака ст.зріла	36,01 ± 0,45	44,11 ± 0,86	19,88 ± 1,05
14	Свиня	23,99 ± 0,56	52,04 ± 0,42	23,96 ± 0,38
15	Свійський бик	18,37 ± 0,50	33,70 ± 0,46	47,91 ± 0,32

Органометричні показники спинномозкових вузлів різних представників хребетних тварин (M±m, n=6)

Вид тварини	Площа СМВ, мм ²	Товщина капсули, мкм	Товщина дорсального корінця, мм	Товщина вентрального корінця, мм	Товщина змішаного нерву, мм
Короп	1,04± 0,06	4,89± 0,03	0,25± 0,005	0,21± 0,0	0,43± 0,004
Жаба ставкова	0,32± 0,02***	23,2± 3,2***	0,11± 0,006***	0,072± 0,008***	0,092± 0,035***
Ящірка прудка	0,3± 0,02	15,87± 1,28*	0,086± 0,005*	0,063± 0,006	0,075± 0,013
Курка домашня	0,5± 0,04**	15,2± 0,84	0,12± 0,06	0,09± 0,02	0,1± 0,05
Кріль європейський	0,99± 0,19*	16,85± 0,55	0,23± 0,018	0,24± 0,006***	0,64± 0,089***
Собака свійський	3,36± 1,37	59,12± 8,94***	1,1± 0,15***	0,87± 0,07***	1,87± 0,38*
Свиня домашня	5,02± 1,85	38,51± 1,73*	0,61± 0,014**	0,68± 0,008*	1,24± 0,07
Бик свійський	5,86± 2,05	42,23± 2,26	1,12± 0,23	0,98± 0,05***	1,56± 1,02

Примітка: * – P<0,05, ** – P<0,01, *** – P<0,001 щодо попереднього виду тварин

Морфометричні показники спинномозкових вузлів різних представників хребетних тварин (M±m, n=6)

Вид тварини	Об'єм перикаріона нервової клітини, тис.мкм ³	Об'єм ядра, мкм ³	ЯЦВ
Короп	7,937±0,628	938,25±146,13	0,21±0,03
Жаба ставкова	28,674±4,09***	2649,63±207,53***	0,17±0,02
Ящірка прудка	6,589±1,41***	522,7±65,4***	0,127±0,03
Курка домашня	33,927±3,47***	1020±85,3***	0,053±0,018
Кріль європейський	31,022±7,215	1429,6±352,77	0,072±0,002
Собака свійський	54,232±7,007*	1720,77±180,75	0,069±0,005
Свиня домашня	76,61±1,21*	2559,15±162,75**	0,072±0,01
Бик свійський	77,84±9,28	2452,4±181,07	0,043±0,003*

Примітка: * – P<0,05, ** – P<0,01, *** – P<0,001 щодо попереднього виду тварин

Морфометричні показники спинномозкових вузлів різних представників хребетних тварин (M±m, n=6)

Вид тварини	Кількість сателітів, од.	Кількість нервових клітин на 0,1 мм ² , од.	Кількість гліоцитів на 0,1 мм ² , од.
Короп	20,85±0,62	49,14±2,38	2813,75±245,18
Жаба ставкова	7,08±0,51***	58,22±1,38**	776,67±56,25***
Ящірка прудка	7,36±0,74	62,34±5,01	1466,7±194,4**
Курка домашня	17,66±1,53***	47,85±3,67*	1745,11±75,3
Кріль європейський	14,38±1,32	32,88±1,61**	1782,65±41,81
Собака свійський	32,64±1,96***	22,5±1,59***	1294±34,44***
Свиня домашня	21,04±1,55***	19,55±1,02	1291,57±34,56
Бик свійський	28,77±1,91*	13,98±1,27**	1466,23±49,84*

Примітка: * – P<0,05, ** – P<0,01, *** – P<0,001 щодо попереднього виду тварин

**Морфометричні показники класів нейроцитів
спинномозкових вузлів різних представників хребетних тварин
(M±m, n=6)**

Вид тварин	Показники	Класи нервових клітин		
		малі	середні	великі
Короп	Об'єм перикаріона нервової клітини, тис. мкм ³	4,765± 0,345	13,94± 1,124	25,807± 3,142
	Об'єм ядра нейроцита, мкм ³	750,94± 110,39	1299,52± 266,58	1934,89± 201,32
	ЯЦВ, ум. од.	0,239± 0,03	0,107± 0,02	0,088± 0,015
	Кількість сателітів, од.	19,22± 0,59	28,16± 0,43	23,38± 4,39
	Відсоткове співвідношення, %	76,75± 1,89	13,75± 1,49	9,5± 1,66
Жаба ставкова	Об'єм перикаріона нервової клітини, тис. мкм ³	15,826± 2,138***	56,207± 15,332*	103,020± 29,281*
	Об'єм ядра нейроцита, мкм ³	2161,6± 227,22***	3946,71± 298,01***	4335,04± 399,69***
	ЯЦВ, ум. од.	0,204± 0,034	0,098± 0,033	0,052± 0,013
	Кількість сателітів, од.	5,05± 0381***	7,55± 0,3***	9,3±0,44**
	Відсоткове співвідношення, %	77,5± 0,65	17,3± 0,49*	5,2± 1,14
Ящірка прудка	Об'єм перикаріона нервової клітини, тис. мкм ³	3,44± 0,79***	9,62± 0,76*	16,76± 1,59*
	Об'єм ядра нейроцита, мкм ³	418,42± 79,8***	574± 62,6***	710,5± 57,6***
	ЯЦВ, ум. од.	0,17± 0,04	0,07± 0,01	0,05±0,01
	Кількість сателітів, од.	5,8± 0,75	9,5± 0,72*	13,7± 1,05**
	Відсоткове співвідношення, %	55,3± 1,9***	32,7± 1,9***	12±3,2

Вид тварин	Показники	Класи нервових клітин		
		малі	середні	великі
Курка домашня	Об'єм перикаріона нервової клітини, тис. мкм ³	20,668± 5,478*	39,261± 1,931***	56,389± 5,141***
	Об'єм ядра нейрона, мкм ³	731,93± 87,98*	1140,74± 86,38***	1353,44± 154,79**
	ЯЦВ, ум. од.	0,08± 0,04	0,035± 0,005*	0,024± 0,003*
	Кількість сателітів, од.	14,23± 0,61***	19± 1,52***	23,43± 1,99**
	Відсоткове співвідношення, %	42,74± 4,33*	36,75± 7,15	20,51± 4,5
Кріль європейський	Об'єм перикаріона нервової клітини, тис. мкм ³	19,988± 4,958	64,357± 12,632	106,632± 18,313*
	Об'єм ядра нейрона, мкм ³	1246,36± 331,22	2022,27± 466,96	2422,49± 312,18*
	ЯЦВ, ум. од.	0,08± 0,001	0,03± 0,005	0,025± 0,002
	Кількість сателітів, од.	12,55± 1,16	17,5± 2,11	26,6± 1,13
	Відсоткове співвідношення, %	82,9± 4,37***	9,78± 3,92**	7,33± 3,05*
Собака свійський	Об'єм перикаріона нервової клітини, тис. мкм ³	25,265± 1,562	135,327± 7,781***	237,570± 14,409***
	Об'єм ядра нейрона, мкм ³	1300,03± 69,38	3050,8± 229,2	3947,71± 736,89
	ЯЦВ, ум. од.	0,083± 0,003	0,024± 0,003	0,0178± 0,004
	Кількість сателітів, од.	15,75± 1,24	30,38± 1,44***	51,79± 2,53***
	Відсоткове співвідношення, %	77,7± 4,9	17,3± 4,4	5,3± 1,8

Вид тварин	Показники	Класи нервових клітин		
		малі	середні	великі
Свиня домашня	Об'єм перикаріона нервової клітини, тис. мкм ³	41,382± 9,785	154,445± 29,787	291,911± 62,651
	Об'єм ядра нейрона, мкм ³	1958,57± 250,9*	3881,15± 464,01	5085,5± 598,82
	ЯЦВ, ум. од.	0,09± 0,016	0,03± 0,006	0,022± 0,005
	Кількість сателітів, од.	16,2± 1,22	28,65± 1,89	32,39± 2,18***
	Відсоткове співвідношення, %	67,27± 8,4	20,66± 5,32	12,01± 4,43
Бик свійський	Об'єм перикаріона нервової клітини, тис. мкм ³	46,83± 6,77	122,09± 20,15	233,33± 54,6
	Об'єм ядра нейрона, мкм ³	1886,47± 176,3	3704,64± 609,51	4448,61± 587,49
	ЯЦВ, ум. од.	0,051± 0,005*	0,033± 0,003	0,022± 0,004
	Кількість сателітів, од.	23,99± 1,81**	41,52± 4,78*	43,03± 4,07*
	Відсоткове співвідношення, %	69,19± 5,66	20,54± 4,48	10,28± 1,38

Примітка: * – P<0,05, ** – P<0,01, *** – P<0,001 щодо попереднього виду тварин

**Органометричні показники спинномозкових вузлів собаки
свійського у постнатальному періоді онтогенезу ($M \pm m$, $n=6$)**

Вік собаки, діб	Площа СМВ, мм ²	Товщина капсули, мкм	Товщина дорсального корінця, мкм	Товщина вентрального корінця, мкм	Товщина змішаного нерву, мкм
1	0,42± 0,08	14,8± 1,8	197,1± 21,2	188,1± 20,9	360,7± 18
30	0,94± 0,03***	12,9± 0,6	227±7	198,4± 9,5	624,2± 35,12**
45	1,08± 0,08	13,4± 0,6	418,5± 6,2***	388,7± 8,6***	629,98± 5,3
60	1,65± 0,09***	23,9± 1***	490± 21,7**	418,2± 8,9*	523,2± 24**
90	1,74± 0,05	24,9± 1,2	521,6± 13,5	489,5± 12,3***	625,5± 16,3**
120	1,59± 0,1	25,12± 1,45	434± 13,4***	383,6± 11***	504± 22,5**
180	1,65± 0,04	26,15± 1,25	839,01± 16,6***	624,5± 22,3***	641,6± 27,5**
7-10 років	2,65± 0,8	59,12± 8,9**	1103± 14,7***	875± 24,5***	1876± 37,5***

Примітка: * – $P < 0,05$, ** – $P < 0,01$, *** – $P < 0,001$ щодо попередньої вікової групи

Морфометричні показники спинномозкових вузлів свійського собаки у постнатальному періоді онтогенезу ($M \pm m$, $n=6$)

Вік тварини	Об'єм нервової клітини, тис.мкм ³	Об'єм ядра, мкм ³	ЯЦВ
1-добова	10,883±0,57	1444,66±141,93	0,31±0,04
30-добова	22,425±3,358**	1438,3±177,9	0,11±0,012***
45-добова	31,413±2,677	1991,86±142,45*	0,123±0,013
60-добова	31,103±2,938	1755,15±82,29	0,136±0,006
90-добова	47,166±4,829*	1772,8±112,2	0,074±0,007***
120-добова	52,673±3,888	2344,2±150,4*	0,122±0,01**
180-добова	61,531±4,967	1686,3±123,7**	0,072±0,003***
7-10-річна	55,915±5,197	1750,29±102,2	0,068±0,004

Примітка: * – $P < 0,05$, ** – $P < 0,01$, *** – $P < 0,001$ щодо попередньої вікової групи

Морфометричні показники спинномозкових вузлів свійського собаки у постнатальному періоді онтогенезу ($M \pm m$, $n=6$)

Вік тварини, днів	Кількість сателітів, од.	Кількість нервових клітин на 0,1 мм ² , од.	Кількість гліоцитів на 0,1 мм ² , од.
1-добова	8,39±0,27	71,76±0,99	1087,47±34,99
30-добова	16,01±1,1***	46,77±2,6***	1469,88±80,1**
45-добова	12,75±0,36*	44,97±0,48	1194,39±42,17*
60-добова	13,26±0,73	34,1±4,58*	1145,1±79,87
90-добова	10,02±0,41**	32,28±1,8	1230±83,86
120-добова	11,73±0,47*	25,31±1,77*	1066,7±114,5
180-добова	17,44±1,67**	31,85±2,01*	1570±330,2
7-10-річна	32,64±1,96***	21,11±1,9**	1234,4±65,9

Примітка: * – $P < 0,05$, ** – $P < 0,01$, *** – $P < 0,001$ щодо попередньої вікової групи

Морфометричні показники класів нейронів спинномозкових вузлів свійського собаки у постнатальному періоді онтогенезу (M±m, n=6)

Вік собаки, діб	Показники	Класи нервових клітин		
		малі	середні	великі
1	Об'єм перикаріона нервової клітини, тис. мкм ³	5,923± 361	16,577± 1,538	29,879± 3,406
	Об'єм ядра нейрона, мкм ³	1182,7± 150,44	1803± 212,2	2150,9± 204,11
	ЯЦВ, ум. од.	0,41± 0,05	0,12± 0,008	0,082± 0,005
	Кількість сателітів, од.	7,04± 0,41	10,13± 0,52	12,95± 0,7
	Відсоткове співвідношення, %	65,6± 3,5	21,45± 2,2	12,96± 3
30	Об'єм перикаріона нервової клітини, тис. мкм ³	9,908± 1,471	30,189± 3,539**	51,133± 5,156**
	Об'єм ядра нейрона, мкм ³	982,17± 123,01	1831,6± 154,9	2092,4± 294
	ЯЦВ, ум. од.	0,15± 0,02***	0,07± 0,005***	0,046±0, 009**
	Кількість сателітів, од.	12,97± 1***	18,27± 1,87**	22,89± 2,6**
	Відсоткове співвідношення, %	64,08± 7,13	24,94± 5,5	16,98± 4,97
60	Об'єм перикаріона нервової клітини, тис. мкм ³	17,455± 1,73**	54,884± 6,535**	114,123± 24,813*
	Об'єм ядра нейрона, мкм ³	1578± 72,5**	1990,8± 124,7***	2950± 497,6
	ЯЦВ, ум. од.	0,17± 0,014	0,04± 0,004	0,028± 0,001
	Кількість сателітів, од.	10,98± 0,37	16,5± 0,87	20,3± 1,74
	Відсоткове співвідношення, %	75,68± 4,47	13,98± 3,6	10,3± 1,02
90	Об'єм перикаріона нервової клітини, тис. мкм ³	28,251± 2,7**	93,164± 7,424**	173,022± 15,62
	Об'єм ядра нейрона, мкм ³	1482,3± 127,1	2702± 150,4**	3411,8± 316,7
	ЯЦВ, ум. од.	0,09± 0,008***	0,03± 0,003	0,02± 0,003*
	Кількість сателітів, од.	8,6± 0,4**	11,97± 0,65**	21,7± 1,28
	Відсоткове співвідношення, %	79,92± 3,4	14,2± 4,13	7,88± 0,87

Продовження додатку М

Вік собаки, діб	Показники	Класи нервових клітин		
		малі	середні	великі
120	Об'єм перикаріона нервової клітини, тис. мкм ³	24,372± 3,3	95,442± 9,486	204,421± 24,632
	Об'єм ядра нейрона, мкм ³	1837,1± 122,3	3365,1± 149,3*	3371,3± 528,8
	ЯЦВ, ум. од.	0,16± 0,017**	0,04± 0,01	0,02± 0,005
	Кількість сателітів, од.	10,06± 0,49*	14,18± 0,34*	23,02± 4,01
	Відсоткове співвідношення, %	68,3± 4,2	19,17± 2,39	10,83± 3,27
180	Об'єм перикаріона нервової клітини, тис. мкм ³	24,653± 3,086	105,695± 22,402	245,609± 18,182
	Об'єм ядра нейрона, мкм ³	1242,2± 73,13**	2561± 541,7	2133,9± 299,3
	ЯЦВ, ум. од.	0,09± 0,005**	0,02± 0,004	0,01± 0,003
	Кількість сателітів, од.	13,02± 0,95*	22,01± 4,84	36,29± 5,79
	Відсоткове співвідношення, %	70± 4,8	20,83± 3,52	9,17± 2,39
7-10 років	Об'єм перикаріона нервової клітини, тис. мкм ³	24,622± 1,854	128,693± 6,747	216,41± 18,608
	Об'єм ядра нейрона, мкм ³	1260± 52,4	2984,8± 198,04	3847,9± 384,7**
	ЯЦВ, ум. од.	0,08± 0,004	0,02± 0,002	0,02± 0,003*
	Кількість сателітів, од.	15,75± 1,24	30,38± 1,44	51,79± 2,53*
	Відсоткове співвідношення, %	74,5± 2,83	19,13± 2,61	6,5± 1,1

Примітка: * – P<0,05, ** – P<0,01, *** – P<0,001 щодо попередньої вікової групи

ЗМІСТ

Перелік умовних позначень.....	3
Вступ.....	4
1. Загальна характеристика та значення нервової системи.....	6
2. Розвиток нервової системи хребетних тварин.....	8
2.1. Філогенез нервової системи.....	8
2.2. Онтогенез нервової системи.....	12
3. Розвиток спинного мозку.....	15
3.1. Філогенез спинного мозку.....	15
3.2. Онтогенез спинного мозку.....	17
4. Розвиток спинномозкових вузлів.....	21
4.1. Філогенез спинномозкових вузлів.....	21
4.2. Онтогенез спинномозкових вузлів.....	23
5. Морфофункціональні методи досліджень нервової тканини.....	27
6. Морфологія спинного мозку хребетних тварин.....	78
6.1. Морфологія спинного мозку коропа.....	78
6.2. Морфологія спинного мозку ставкової жаби.....	81
6.3. Морфологія спинного мозку прудкої ящірки.....	83
6.4. Морфологія спинного мозку домашньої курки у постнатальному періоді онтогенезу.....	87
6.5. Морфологія спинного мозку кроля європейського.....	97
6.6. Морфологія спинного мозку свійського собаки у постнатальному періоді онтогенезу.....	99
6.7. Морфологія спинного мозку домашньої свині.....	106
6.8. Морфологія спинного мозку бика свійського.....	110
7. Морфологія спинномозкових вузлів хребетних тварин.....	163
7.1. Морфологія спинномозкових вузлів коропа.....	163
7.2. Морфологія спинномозкових вузлів ставкової жаби.....	165
7.3. Морфологія спинномозкових вузлів прудкої ящірки.....	168
7.4. Морфологія спинномозкових вузлів домашньої курки.....	169
7.5. Морфологія спинномозкових вузлів кроля європейського.....	172
7.6. Морфологія спинномозкових вузлів свійського собаки.....	175
7.7. Морфологія спинномозкових вузлів домашньої свині.....	179
7.8. Морфологія спинномозкових вузлів бика свійського.....	182
7.9. Морфологія спинномозкових вузлів свійського собаки у постнатальному періоді онтогенезу.....	185
Висновки.....	230
Література.....	248
Додатки.....	278

Наукове видання

ГОРАЛЬСЬКИЙ Леонід Петрович
ХОМИЧ Володимир Тимофійович
СОКУЛЬСЬКИЙ Ігор Миколайович
КОЛЕСНИК Наталія Леонідівна
ДЕМУС Наталія Володимирівна
ШИХ Юліан Степанович
ПІНСЬКИЙ Олег Вікентійович
НАЗАРЧУК Ганна Олександрівна

**МОРФОЛОГІЯ СПИННОГО МОЗКУ ТА
СПИННОМОЗКОВИХ
ВУЗЛІВ ХРЕБЕТНИХ ТВАРИН**

Монографія
Видання 2-ге, доповнене

За ред. Л.П.Горальського

Формат 60x84/16. Ум. др. арк. 17,2.
Наклад 200 прим. Зам. № 106683.

Видавництво ТзОВ «ЗУКЦ», 79011, Львів, вул.,Вітовського, 25/10
Свідоцтво держреєстру ДК № 408 від 09.04.2001

Друк ТзОВ «ЗУКЦ», 79011, Львів, вул.,Вітовського, 25/10
Свідоцтво держреєстру ДК № 408 від 09.04.2001

