

Науковий вісник Львівського національного університету
ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького.

Серія: Ветеринарні науки

Scientific Messenger of Lviv National University
of Veterinary Medicine and Biotechnologies.

Series: Veterinary sciences

ISSN 2518–7554 print

ISSN 2518–1327 online

doi: 10.32718/nvlvet10908

<https://nvlvet.com.ua/index.php/journal>

UDC 619:636.2:591.482

Evolutionary morphology of spinal nodes of poikilotherm vertebrate animals

L. P. Goralskyi¹, I. M. Sokulskyi^{2✉}, N. L. Kolesnik², O. F. Dunaievsk², N. L. Radzykhovskiy³, B. V. Gutyj⁴, S. Y. Shevchuk¹

¹Zhytomyr Ivan Franko State University, Zhytomyr, Ukraine

²Polissia national university, Zhytomyr, Ukraine

³National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

⁴Stepan Gzhytskyi National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies Lviv, Ukraine

Article info

Received 25.01.2023

Received in revised form

27.02.2023

Accepted 28.02.2023

Zhytomyr Ivan Franko State
University, V. Berdychivska Str., 40,
Zhytomyr, 10002, Ukraine.
Tel.: +38-098-878-58-66
E-mail: goralskyi@ukr.net

Polissia National University,
Staryj Boulevard, 7, Zhytomyr,
10002, Ukraine.
Tel.: +38-097-785-73-20
E-mail: sokulskiy_1979@ukr.net

National University of Life and
Environmental Sciences of
Ukraine, Heroiv Oborony str., 15,
Kyiv, 03041, Ukraine
Tel.: +38-067-725-65-07
E-mail: nickvet@ukr.net

Stepan Gzhytskyi National
University of Veterinary
Medicine and Biotechnologies Lviv,
Pekarska Str., 50, Lviv,
79010, Ukraine.
Tel.: +38-068-136-20-54
E-mail: bvht@ukr.net

Goralskyi, L. P., Sokulskyi, I. M., Kolesnik, N. L., Dunaievsk, O. F., Radzykhovskiy, N. L., Gutyj, B. V., & Shevchuk, S. Y. (2023). Evolutionary morphology of spinal nodes of poikilotherm vertebrate animals. Scientific Messenger of Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Veterinary sciences, 25(109), 45–52. doi: 10.32718/nvlvet10908

An important issue of modern neuromorphology of animals is the study of spinal cord nodes, which play an important role as primary centers on the way to transmit sensory information from receptors to the central nervous system, providing appropriate reactions to the action of certain factors. The scientific article uses material that is a fragment of the research work of the department of normal and pathological morphology, hygiene and expertise “Development, morphology and histochemistry of animal organs in normal and pathological conditions”, state registration number – 0120U100796. Using anatomical, morphological, neurohistological and statistical methods of research, the histomorphology of spinal cord nodes in a comparative anatomical series of vertebrates: bony fish, amphibians, reptiles, which differ in motor activity and their place of existence in a certain environment, was clarified in the work. It has been established that in the process of phylogenesis, a certain structural and morphofunctional reorganization of the spinal nodes occurs. They differ in shape and size. Adaptation to various living conditions of animals was formed on the basis of changes in the density and size of neurons, their morphological structures, an increase in the total number of gliocytes and glial cells, and polymorphism in the degree of chromatophilia. Thus, according to neurohistological studies, it has been noted that the neurons of the spinal cord nodes of cold-blooded animals (pond frog, pond lizard) are characterized by a functional degree of relative polymorphism – chromatophilia. With the total impregnation of the spinal cord nodes with silver nitrate according to the Bolshovsky-Gross method, different intensity of staining of nerve cells is found in all the studied animals: light, light-dark and dark. It was found that the neurocytes of all groups of vertebrates differ in the volume of the perikaryon, the nucleus and the nuclear-cytoplasmic ratio, which is related to the peculiarities of species and age-related neuromorphology, the morpho-functional state of the nervous system and the type of higher nervous activity. Nissl staining of histopreparations of spinal nodes of poikilothermic animals showed that the neuroplasm of nerve cells of spinal nodes contains deep basophilic substances in the form of small grains of varying density. In carp neurons, the basophilic substance is concentrated on the periphery of the dust-like neuroplasm. Nuclear chromatin is more pronounced in the pond frog than in the carp, the depths of which are much larger. It should be noted that the highest degree of development of the protein-synthesizing apparatus is characteristic of the neurocytes of the spinal nodes of the swift lizard, compared to the previously studied vertebrates. The obtained research results have not only important general biological significance, which complements and expands modern scientific ideas about certain regularities of morpho-functional rearrangements of spinal cord nodes in a comparative anatomical series, but also serve to develop new material and substantiate the morpho-functional assessment of species morphological differences of the nervous system of poikilothermic vertebrates, adapted to different conditions of existence in the environment.

Key words: anatomy, histology, phylogenetic development, vertebrates, nerve cell, basophilic substance.

Еволюційна морфологія спинномозкових вузлів пойкилотермних хребетних тварин

Л. П. Горальський¹, І. М. Сокульський²✉, Н. Л. Колеснік², О. Ф. Дунаєвська², М. Л. Радзиховський³, Б. В. Гутий⁴, С. Ю. Шевчук¹

¹Житомирський державний університет імені Івана Франка, м. Житомир, Україна

²Поліський національний університет, м. Житомир, Україна

³Національний університет біоресурсів і природокористування України, м. Київ, Україна

⁴Львівський національний університет ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького, м. Львів, Україна

Важливим питанням сучасної нейроморфології тварин є дослідження спинномозкових вузлів, які виконують важливу роль першочинних центрів на шляху передачі сенсорної інформації від рецепторів до центральної нервової системи, забезпечуючи відповідні реакції на дію певних чинників. У науковій статті використано матеріал, який є фрагментом науково-дослідної роботи кафедри нормальної і патологічної морфології, гігієни та експертизи "Розвиток, морфологія та гістохімія органів тварин у нормі та при патології", номер державної реєстрації – 0120U100796. У роботі за допомогою анатомічних, морфологічних, нейрогістологічних та статистичних методів досліджень з'ясовано гістоморфологію спинномозкових вузлів пойкилотермних хребетних тварин у порівняльному аспекті: кісткових риб, амфібій, рептилій, які відрізняються руховою активністю, місцем існування їх у певному середовищі. Встановлено, що у процесі філогенезу відбувається певна структурна та морфофункціональна перебудова спинномозкових вузлів. Вони відрізняються за формою і розмірами. Адаптація до різноманітних умов існування тварин сформувалася на основі змін щільності та розмірів нейронів, їх морфологічних структур, збільшення загальної кількості гліоцитів і клітин глії, поліморфізму за ступенем хроматофілії. Так, за нейрогістологічними дослідженнями встановлено, що нейронам спинномозкових вузлів холоднокровних тварин (ставкова жаба, ящірка прудка) притаманний функціонуючий ступінь поліморфізму щодо хроматофілії. При тотальній імпрегнації спинномозкових вузлів азотнокислим сріблом за методом Більшовський-Грос у всіх досліджуваних тварин виявляється різна інтенсивність забарвлення нервових клітин: світлі, світло-темні і темні. З'ясовано, що нейрони всіх груп хребетних тварин відрізняються об'ємом перикаріона, ядра і ядерно-цитоплазматичним відношенням, що пов'язано з особливостями видової та вікової нейроморфології, морфофункціональним станом нервової системи і типом вищої нервової діяльності. Фарбування гістопрепаратів за Нісслем спинномозкових вузлів пойкилотермних тварин показало, що нейроплазма нервових клітин спинномозкових вузлів містить глибокі базофільної речовини у вигляді дрібних зерен різної щільності. У нейронах коропа базофільна речовина зосереджена на периферії нейроплазми пілеподібного вигляду. Ядерний хроматин більш виражений у ставкової жаби, ніж у коропа, глибоки якого значно крупніші. Варто зазначити, що, найвищий ступінь розвитку білоксинтезуючого апарату характерний для нейроцитів спинномозкових вузлів прудкої ящірки, порівняно з попередніми досліджуваними хребетними тваринами. Отримані результати дослідження мають не тільки важливе загальнобіологічне значення, яке доповнює та розширює сучасні наукові уявлення про певні закономірності морфофункціональних перебудов спинномозкових вузлів у порівняльно-анатомічному ряді, а й слугують для розробки нового матеріалу і обґрунтування морфофункціональної оцінки видових морфологічних відмінностей нервової системи пойкилотермних хребетних тварин, адаптованих до різних умов існування у довкіллі.

Ключові слова: анатомія, гістологія, філогенетичний розвиток, хребетні тварини, нервова клітина, базофільна речовина.

Вступ

Інтегруюча система людини і тварин за участі нервової системи регулює та координує адаптаційні механізми життєво важливих функцій організму до певних умов зовнішнього та внутрішнього середовища, забезпечуючи таким чином взаємозв'язки організму з довкіллям (Garman, 2011).

У процесі філогенетичного розвитку тваринного світу здатність організмів сприймати подразнення із навколишнього середовища та відповідно реагувати на них зумовило розвиток нервової системи у тварин (Popele & Bosco, 2003).

В основі сприйняття подразнення та відповідної на нього реакції у нижчих хребетних тварин є елементарні нервові реакції на життєво важливі подразники, які називають безумовними рефлексами (Holland et al., 2015; Holland, 2016). Такі реакції у процесі філогенезу збереглися до теперішнього часу і мають важливе значення для регуляції функцій нервової системи у вищих тварин, у тому числі й людини.

Нервова система живих істот у процесі еволюції пройшла тривалий шлях від сукупності примітивних рефлексів у найпростіших тварин до складної системи аналізу та синтезу інформації у вищих плацентарних

тварин (Budd, 2015). При цьому відбувалися перебудови нейронних мереж у результаті формування нових сенсорних зв'язків (Monk & Paulin, 2014). У процесі еволюції з'явився ще складніший тип поведінки, який характерний лише для вищих ссавців та людини (Sherwood et al., 2012; Sousa et al., 2017). Це пов'язано з подальшим ускладненням органів чуття, нервової та м'язової систем (Budd, 2006).

Нервова система разом з інтегруючими органами управляє процесами життєдіяльності організму загалом та окремими його частинами, зокрема руховою діяльністю людини і тварин (Wisniewski, 1983). Нейрогуморальним шляхом з пластичністю процесів здійснюється контроль, регуляція та координація морфофункціональних станів організму (Grechukha & Otych, 2020). Нервова система забезпечує взаємозв'язок організму з навколишнім середовищем (Sokulskyi et al., 2021). У плані адаптаційно-компенсаторних перетворень структурних компонентів органів та їхніх систем в умовах переходу від водного до наземного середовища перебування у макроеволюційному плані значне зацікавлення викликає дослідження нервової системи хребетних тварин: риб, амфібій, плазунів тощо.

Особливий інтерес у нейроморфології впродовж тривалого часу становлять спинномозкові вузли (Starchenko et al., 2018; Horalskyi et al., 2020), які є аферентними структурами рефлекторних дуг та основою первинних центрів на шляху передачі сенсорної інформації до центральної системи, забезпечуючи відповідні реакції на дію конкретних чинників (Medici & Shortland, 2015).

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

Разом з тим дослідження структурно-функціональних перетворень спинномозкових вузлів у процесі їх історичного розвитку дає можливість пізнати механізми пластичності нервової системи.

Мета дослідження

Важливим моментом є оцінка рівня цитохімічних, морфологічних макро- та мікроскопічних перебудов їх структур у еволюційному ряду хребетних тварин, що послужило метою та завданням наших досліджень.

Матеріал і методи досліджень

Наукові дослідження проводили на кафедрі нормальної та патологічної морфології, гігієни та експертизи Поліського національного університету. Відповідне дослідження є фрагментом наукової тематики кафедри на тему: “Розвиток, морфологія та гістохімія органів тварин у нормі та при патології”, державний реєстраційний № 0120U100796.

Об'єктом дослідження слугували білатеральні спинномозкові вузли грудного відділу хребетних тварин. Відповідно до поставлених завдань для дослідження гістоморфології спинномозкових вузлів у порівняльно-анатомічного ряду були проведені дослідження, які ґрунтувалися на використанні комплексу анатомічних, нейрогістологічних, гістологічних (гісто-цитометричні), статистичних методів досліджень (Horalskyi et al., 2019).

Забір матеріалу органів нервової системи проводили згідно з загальноприйнятими методиками. Для дослідження відібрано 36 особин трьох видів тварин, які належать до трьох класів підтипу Хребетних: клас Osteichthyes – Кісткові риби (Cyprinus 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).

Для гістологічного дослідження шматочки матеріалу органів нервової системи фіксували у 10 % водному розчині нейтрального формаліну та рідині Карнуа, які згодом заливали у парафін згідно схем запропонованих у посібнику Л. П. Горальського, В. Т. Хомича, О. І. Кононського. З метою дослідження загальної мікроскопічної будови спинномозкових вузлів, стану їх гісто- та цитоструктур та проведення морфометрії виготовляли серійні парафінові зрізи з подальшим фарбуванням після депарафінації, гематоксиліном та еозинном.

Цитоструктуру спинномозкових вузлів, їх форму та клітинну типізацію нервових клітин, характеристику нейрофібрилярного апарату досліджували на гістопрепаратах імпрегнованих азотнокислим сріблом за Рамон-і-Кахалем та Більшовським-Грос. Для визначення локалізації та розподілу базофільної речовини у нейроплазмі гістопрепарати фарбували толудіновим синім (метод Ніссля). Для одержання і порівняння кількісних характеристик структурної організації спинномозкових вузлів досліджуваних тварин у видовому аспекті, використовували морфометричні методи дослідження (Horalskyi et al., 2019). Статистична обробка цифрових даних проводилась за методом Монцевичюте-Ерингене. Значення критерію вірогідності визначали за Стьюдентом і рівнем значущості (P) (Horalskyi et al., 2019).

Під час проведення досліджень дотримувались основних правил належної лабораторної практики GLP (1981 р.), положень “Загальних етичних принципів експериментів на тваринах”, ухвалених І Національним конгресом з біоетики (м. Київ, 2001 р.). Уся експериментальна частина дослідження була проведена згідно з вимогами міжнародних принципів “Європейської конвенції щодо захисту хребетних тварин, які використовують в експерименті та інших наукових цілях” (Страсбург, 1986 р.), “Правилами проведення робіт з використанням експериментальних тварин”, затверджених наказом МОЗ №281 від 1 листопада 2000 р. “Про заходи щодо подальшого удосконалення організаційних форм роботи з використанням експериментальних тварин” та відповідного до Закону України “Про захист тварин від жорстокого поводження” (№ 3447-IV від 21.02.2006 р., м. Київ) (Yablons'ka, 2007; Nichiporuk et al., 2022).

Результати та їх обговорення

Життя живих організмів – неймовірно складне, комплексне явище, яке перебуває у постійній динаміці, зміні, розвитку, еволюції (Gerl et al., 2021). Поява та розвиток нервової системи у тварин забезпечило виконання двох основних функцій: проведення подразнення в організмі та інтеграція поведінки (організм функціонує як ціле). Нервові клітини набувають своїх унікальних властивостей і утворюють чітко організовані синаптичні зв'язки під впливом чинників довкілля (Abbott & Nigussie, 2020). Такими факторами є: походження клітин; гліальний індекс; індукційні трофічні взаємодії між клітинами; специфічні маркери, завдяки яким клітини впізнають одна одну, а також постійна реорганізація зв'язків залежно від активності

клітини; мітки, за допомогою яких здійснюється міграція та ріст нервових відростків (Vitko, 2016).

Еволюційний розвиток нервової системи у холоднокровних тварин класу кісткові риби – *Osteichthyes* відбувається прогресивним прогресом і проявляється збільшенням переднього відділу мозку та мозочка – структур, які забезпечують координацію рухів.

Перехід хребетних тварин з водного до наземного способу життя зумовлює певну перебудову центральної і периферичної нервової системи. Зокрема, розвиток таламокортикальної системи у рептилій призводить вже до формування нових провідних шляхів нервової системи. При цьому нервова система у плазунів порівняно з нервовою системою земноводних ускладнюється, що пов'язано з їх більшим рухливим способом життя.

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

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

При макроскопічному дослідженні спинномозкові вузли ззовні вкриті сполучнотканинною капсулою, яка має різний ступінь розвитку у різних представників досліджуваних холоднокровних тварин (рис. 1). Так, сполучнотканинна капсула у коропа слабо виражена, її товщина рівна $4,89 \pm 0,03$ мкм. У ставкової жаби товщина сполучнотканинної капсули зростає у 4,7 рази порівняно з таким показником у коропа ($P < 0,001$), та становить $23,5 \pm 3,3$ мкм. У прудкої ящірки товщина капсули таких вузлів становить $15,89 \pm 1,35$ мкм, що у 1,5 рази менше, ніж такий показник у ставкової жаби ($P < 0,05$).

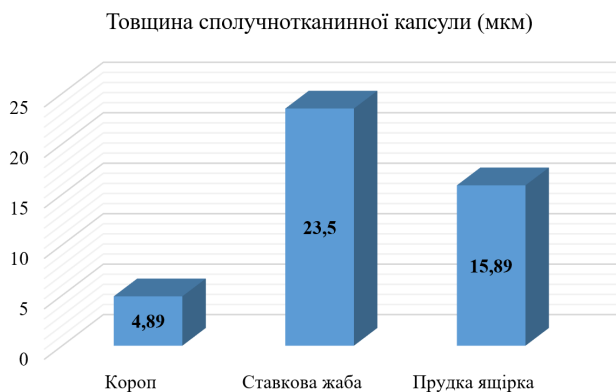


Рис. 1. Гістометричні показники сполучнотканинної капсули у холоднокровних тварин

Характерною морфологічною ознакою спинномозкових вузлів хребетних є їхня площа. Так, площа спинномозкових вузлів у ставкової жаби становить $0,35 \pm 0,04$ мм² порівняно з коропом – $1,05 \pm 0,07$ мм² вона достовірно ($P < 0,001$) зменшується, що, очевидно, пов'язано із стереотипною локомодацією органів зору, характерною для ставкової жаби, а також з тим, що у них умовно-рефлекторна діяльність, активність руху та орієнтація на суші суттєво обмежена.

Нейрогістологічними дослідженнями гістоstruktur холоднокровних тварин встановлено, що нервові клітини спинномозкових вузлів мають притаманний певний поліморфізм стосовно ступеня хроматофілії. Так, на фоні домінуючої більшості нормохромних нейронів у представників ящірки прудкої і ставкової жаби спостерігали однакову кількість гіпохромних та гіперхромних нейронів. Притому спинномозкові вузли коропа визначались наявністю гіпохромних нейронів і дуже рідкісною локалізацією гіперхромних (рис. 2).

Характерною внутрішньоклітинною складовою нервової клітини є базофільна речовина. Тигроїд є показником функціональної активності нейрона, що забезпечує інтенсивність синтезу білка (Nazarchuk, 2008). Функціональна активність нейрона тісно корелює з інтенсивністю синтезу білка в нейроплазмі клітини. Базофільна речовина у таких нервових клітинах локалізована зазвичай на периферії нейроплазми у вигляді дрібної зернистості та у каріоплазмі – дещо крупнішої. Хроматофільна речовина у ядрах гліальних клітин надає їм більш глибокого рисунка, що краще виражено у спинномозкових вузлах ящірки прудкої (рис. 3). Тому найвищий ступінь розвитку білоксинтезуючого апарату характерний для нейронів спинномозкових вузлів ящірки прудкої порівняно із попередніми досліджуваними хребетними тваринами.

Не варто також забувати, що нейронна локалізація та контакти нервової тканини належать до динамічних компонентів, число, розміри, форма, щільність клітин, гліальний індекс тощо зазнають суттєвих, часто якісних змін по ходу філогенезу тварин.

Згідно з аналізом гістологічних препаратів, нервові клітини спинномозкових вузлів коропа розташовані неупорядковано (рис. 4). За формою такі нейрони нагадують мало диференційовані нейрони або нейробласти (рис. 5). Такі клітини мають неправильно округлу форму, зі зміщеним ексцентрично великим світлим міхурчастим ядром, у них чітко виявляється один відросток, що являє собою тяж цитоплазми. Такий відросток на незначній відстані від тіла нейрона формує Т-подібне розгалуження, що беззаперечно свідчить про класичність псевдоуніполярної форми нервових клітин спинномозкових вузлів у пойкилотермних тварин (рис. 6).

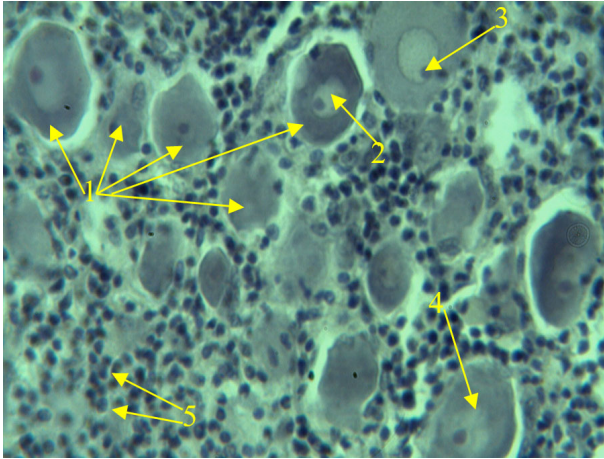


Рис. 2. Фрагмент гістологічної структури спинномозкового вузла коропа: 1 – нервові клітини різних розмірів; 2 – ядро нервових клітин; 3 – ядерце нервових клітин; 4 – нейроплазма клітини; 5 – ядра гліальних клітин. Гематоксилін та еозин. × 280

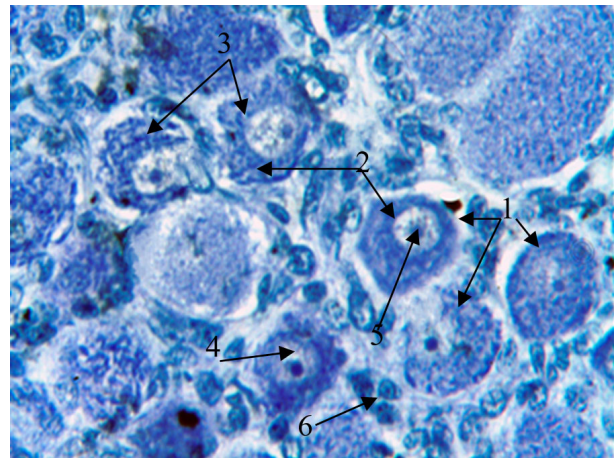


Рис. 3. Фрагмент гістологічної структури спинномозкового вузла ящірки прудкої: 1 – тіло нервових клітин; 2 – нейроплазма клітини; 3 – глибоки базофільної речовини; 4 – ядро нервових клітин; 5 – ядерце нервових клітин; 6 – ядра гліальних клітин. Ніссль. × 280

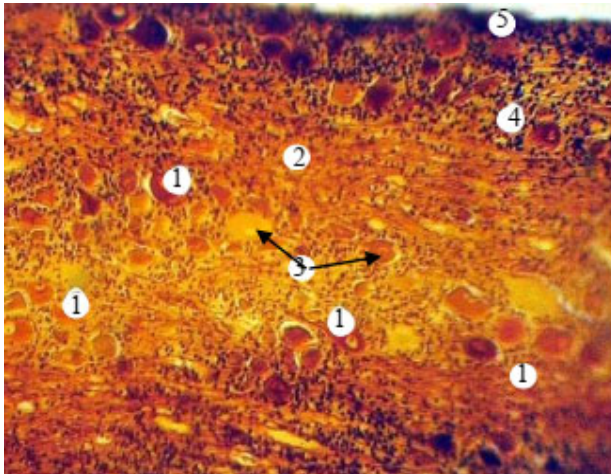


Рис. 4. Гістологічна структура спинномозкового вузла коропа: 1 – групи нервових клітин; 2 – нервові волокна; 3 – ядро та ядерце нервових клітин; 4 – нейрогліальні клітини; 5 – сполучнотканинна капсула вузла. Більшовський-Грос. × 120

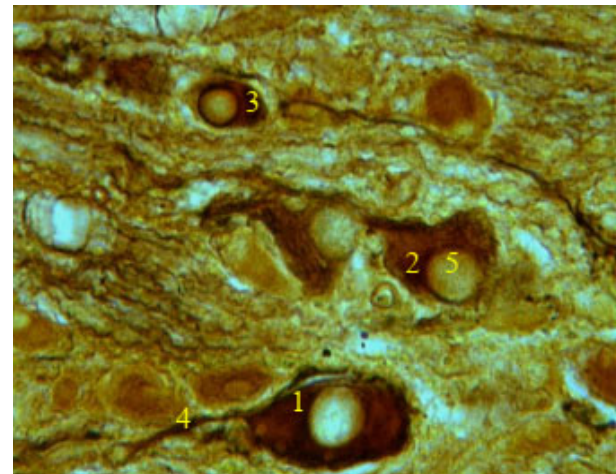


Рис. 5. Фрагмент гістологічної структури спинномозкового вузла коропа: 1 – велика нервова клітина; 2 – середня нервова клітина; 3 – мала нервова клітина; 4 – відросток нейрона; 5 – ядро нейрона. Рамон-і-Кахаль. × 320

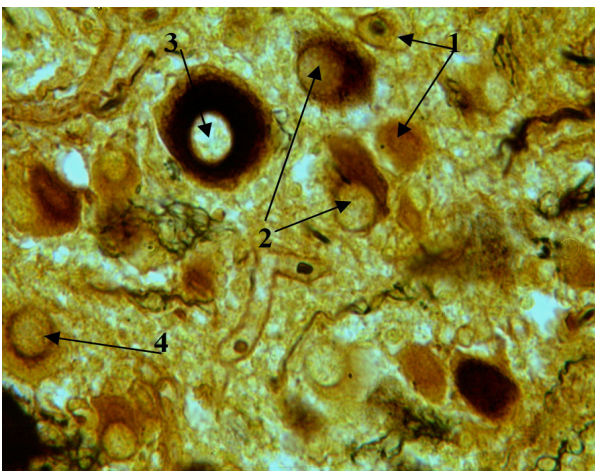


Рис. 6. Гістологічна структура спинномозкового вузла коропа: 1 – скупчення малих нервових клітин; 2 – середня нервова клітина; 3 – велика нервова клітина; 4 – ядро нейрона. Рамон-і-Кахаль. × 320.

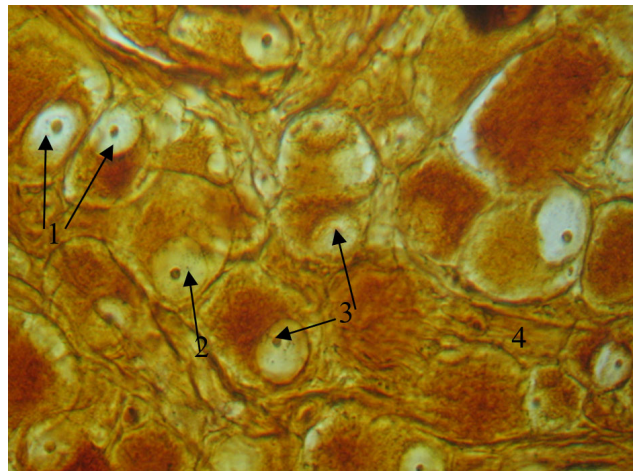


Рис. 7. Фрагмент гістологічної структури спинномозкового вузла ставкової жаби: 1 – нервова клітина; 2 – ядро нейрона; 3 – ядерце нейрона; 4 – нервові волокна. Більшовський-Грос. × 320.

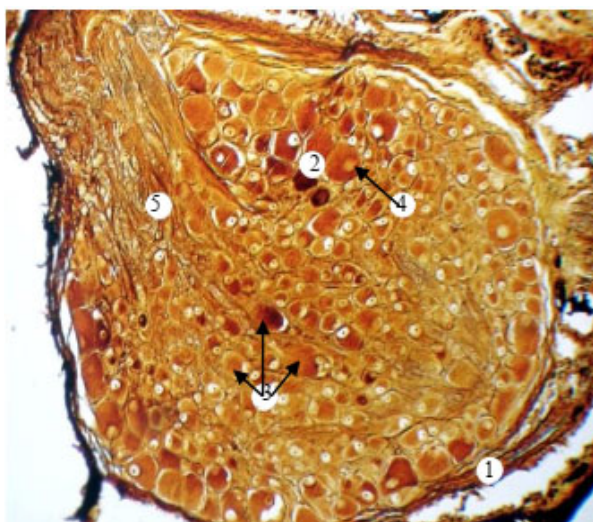


Рис. 8. Гістологічна структура спинномозкового вузла ставкової жаби: 1 – сполучнотканинна капсула; 2 – групи нервових клітин; 3 – нейроплазма клітини; 4 – ядра нейронів; 5 – нервові волокна. Більшовський–Грос. $\times 120$

Ексцентричне розміщення ядра спостерігали у нейронах ставкової жаби (рис. 7). На відміну від риб нервові клітини вузлів жаби вже мають округлу форму та щільно розміщуються (рис. 8).

Порівняльно-морфометричний аналіз щільності нейронів на одиницю площі спинномозкових вузлів у ставкової жаби становив $58,39 \pm 1,35$ клітини, що у 3,6 раза достовірно ($P < 0,01$) більший, ніж щільність у коропа – $49,15 \pm 2,39$ клітини. Проте найвища щільність нервових клітин у спинномозкових вузлів виявлена у прудкої ящірки – $62,35 \pm 5,01$ клітин (табл. 1).

В результаті проведення морфометричних досліджень показали, що найбільші розміри мали нейрони жаби ставкової ($28,68 \pm 4,10$ тис. мкм³), середні – нейрони коропа ($7,93 \pm 0,66$ тис. мкм³), а малі розміри – у ящірки прудкої ($6,58 \pm 1,40$ тис. мкм³). Середній коефіцієнт ядерно-цитоплазматичних відношень – сЯЦВ найбільший у коропа – $0,22 \pm 0,04$, а найменший у ящірки – $0,12 \pm 0,04$ (табл. 1).

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

Таблиця 1

Морфометричні параметри показників спинномозкових вузлів пойкилотермних хребетних тварин ($M \pm m, n = 6$)

Вид тварини	Об'єм нейронів, тис.мкм ³	Об'єм ядра, мкм ³	ЯЦВ	Кількість сателітів, од.	Кількість нейронів на 0,1 мм ²	Кількість гліоцитів на 0,1 мм ²
Короп річковий	$7,93 \pm 0,66$	$938,25 \pm 146,13$	$0,22 \pm 0,04$	$20,85 \pm 0,62$	$49,15 \pm 2,39$	$2814,75 \pm 24,17$
Жаба ставкова	$28,68 \pm 4,10^{***}$	$2649,63 \pm 207,53^{***}$	$0,17 \pm 0,02$	$7,08 \pm 0,51^{***}$	$58,39 \pm 1,35^{**}$	$776,67 \pm 56,25^{***}$
Ящірка прудка	$6,58 \pm 1,40^{***}$	$522,7 \pm 65,4^{***}$	$0,12 \pm 0,04$	$7,36 \pm 0,74$	$62,35 \pm 5,01$	$1466,7 \pm 19,4^{**}$

Примітка: * – $P < 0,05$, ** – $P < 0,01$, *** – $P < 0,001$ щодо попереднього виду тварин

Варто зауважити, що характерною особливістю спинномозкових вузлів коропа є велика кількість гліальних елементів, що становить $2814,75 \pm 24,17$, тимчасом як у спинномозкових вузлів ставкової жаби, щільність гліальних клітин на одиницю площі, була менша у 3,6 ($P < 0,001$), а у ящірки прудкої – у 1,9 раза (табл. 1).

Удосконалення морфології спинномозкових вузлів, їхня морфологічна мінливість у філогенетичному ряді хребетних тварин проявляється у перебудові спинномозкових вузлів, їх кількісних характеристик залежно від умов існування тварин у навколишньому середовищі. Так, найбільші розміри нейронів у пойкилотермних тварин виявляли у ставкової жаби, середні – у коропа, малі розміри – у прудкої ящірки, що свідчить про спеціалізацію нейронів у представника класу плазунів. Так, як за даними авторів (Nazarchuk, 2009), наявність малих розмірів нейронів є свідченням не примітивності, а переконанням щодо їх певної спеціалізації, яка призводить до найбільш економічного шляху виконання функції з мінімальними затратами морфогенного матеріалу. При тому структурний коефіцієнт ядерно-цитоплазматичних відношень нейронів був найбільшим у коропа ($0,22 \pm 0,04$), а найменшим – у ящірки прудкої ($0,12 \pm 0,04$) (табл. 1). Крім того, у спинномозкових вузлах холоднокровних тварин замість уніпо-

лярних чутливих нейронів, які характерні для вузлів безхребетних, розміщуються псевдоуніполярні з Т-подібно вираженим відростком, що забезпечує більш високу швидкість проведення збудження без участі тіла клітини.

Еволюційне дослідження інтегруючих систем полягає у прогресивному розвитку насамперед нервової системи, що проявляється різноманітними компенсаторно-приспосувальними реакціями. Поява нервової системи в процесі еволюційного розвитку завжди була предметом дискусії, особливо її найглибші основи еволюційного дерева (Silbereis et al., 2016). Ранні теорії намагалися пояснити походження та різноманітність нервових систем тварин через їхню морфологію, і водночас морфологія служила основою для дослідження систем органів тієї чи іншої групи тварин (Liebeskind et al., 2016). Еволюція органів нервової системи у хребетних тварин завжди цікавила біологів, морфологів, і тому неодноразово пропонувалися різні еволюційні сценарії для пояснення формування нейронів та складних нервових центрів. Цьому сприяло накопичення даних у таких галузях, як нейробиологія, фізіологія, клітинна біологія та нейроморфологія. Працями ряду вітчизняних (Kovaleva, 1985; Nazarchuk, 2009; Goralskyi et al., 2016; Ostrovskyi, 2019; Sokulskyi et al., 2021) та зарубіжних (Pannese et al., 1999; Khoroshii et al., 2001; Rubinow & Juraska,

2009; Rodríguez-Bodero & Encinas-Pérez, 2022) нейрогістологів встановлено, що нервова тканина відрізняється вираженою неоднорідністю клітинного складу, водночас гліальні клітини значно переважають у кількісному плані нервові, займають увесь об'єм нервової тканини між судинами та нейронами. За нашими даними, показник щільності гліальних клітин на умовну одиницю площі є найвищим у спинномозкових вузлах річкового коропа порівняно з іншими представниками хребетних тварин, а найнижчим – у ставкової жаби. З позиції ряду дослідників – це пов'язано із морфологічними перебудовами структури нервової системи при адаптації до нового середовища перебування (Severtsov, 1990). Отримані результати дозволяють говорити про комплекс об'єктивних морфологічних критеріїв при оцінці пристосувальних можливостей на клітинному та популяційно-клітинному рівнях в умовах нормальної життєдіяльності хребетних тварин, адаптованих до різного довкілля.

Висновки

Проведене нами дослідження з позиції оцінки пластичності спинномозкових вузлів хребетних тварин різних рівнів структурної організації з різною еколого-функціональною організацією, які відрізняються ступенем рухової активності, середовищем перебування, дозволило виявити певні закономірності, тенденції та критерії, які стосуються структурної організації спинномозкових вузлів на макро- мікроскопічному рівнях їхньої організації. Спинномозкові вузли у порівняльно-анатомічному ряді дослідних хребетних тварин відрізняються за топографією і формою: у холоднокровних (річкового коропа) – веретеноподібної форми, округлої – у ставкової жаби та ящірки прудкої.

У філогенетичному ряді дослідних хребетних тварин виявлено різні розміри нервових клітин та їх щільність. Так, у межах окремого класу тварин чітко виявляються достовірні відмінності цитометричних параметрів нейронних популяцій, що можна вважати ідіоадаптацією – прогресивним філогенетичним розвитком, що супроводжується певними змінами у будові нервової системи дослідних тварин унаслідок їх пристосування до конкретних умов перебування у певному середовищі існування.

Перспективи подальших досліджень спрямовані на проведення гістохімічних досліджень спинномозкових вузлів пойкилотермних хребетних тварин.

Відомості про конфлікт інтересів

Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів.

References

- Abbott, L. C., & Nigussie, F. (2020). Adult neurogenesis in the mammalian dentate gyrus. *Anatomia, histologia, embryologia*, 49(1), 3–16. DOI: 10.1111/ahc.12496.
- Budd, G. E. (2006). On the origin and evolution of major morphological characters. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81(4), 609–628. DOI: 10.1017/S1464793106007135.
- Budd, G. E. (2015). Early animal evolution and the origins of nervous systems. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 370(1684), 20150037. DOI: 10.1098/rstb.2015.0037.
- De Moraes, E. R., Kushmerick, C., & Naves, L. A. (2017). Morphological and functional diversity of first-order somatosensory neurons. *Biophysical reviews*, 9(5), 847–856. DOI: 10.1007/s12551-017-0321-3.
- Garman, R. H. (2011). Histology of the central nervous system. *Toxicologic pathology*, 39(1), 22–35. DOI: 10.1177/0192623310389621.
- Gerl, T., Randler, C., & Birgit Jana Neuhaus. (2021). Vertebrate species knowledge: an important skill isthreatened by extinction. *Nternational journal of science education*, 43(6), 928–948. DOI: 10.1080/09500693.2021.1892232.
- Goralskyi, L. P., Sokulskyi, I. M., Demus, N. V., & Kolesnik, N. L. (2016). Comparative histo- and cytological characteristics of the spinal cord and spinal nodes of the cervical and thoracic regions of a domestic dog. *Scientific Messenger of Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies*, 18(65), 26–32 (in Ukrainian).
- Grechukha, V., & Otych, D. (2020). The influence of neuroplasticity of the nervous system on the development of personality in adolescence. *Scientific Journal of National Pedagogical Dragomanov University. Series 12. Psychological Sciences*, 11(55), 48–56. DOI: 10.31392/NPU-nc.series12.2020.11(56).04 (in Ukrainian).
- Holland, N. D. (2016). Nervous systems and scenarios for the invertebrate-to-vertebrate transition. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 371(1685), 20150047. DOI: 10.1098/rstb.2015.0047.
- Holland, N. D., Holland, L. Z., & Holland, P. W. (2015). Scenarios for the making of vertebrates. *Nature*, 520(7548), 450–455. DOI: 10.1038/nature14433.
- Horalskyi, L. P., Khomych, V. T., & Kononskyi, O. I. (2019). Fundamentals of histological technique and morphofunctional research methods in normal and pathology. *Zhytomyr: Polissia* (in Ukrainian).
- Horalskyi, L. P., Kolesnik, N. L., Sokulskyi, I. M., Tsekhmistrenko, S. I., & Dunaievska, O. F., & Goralska I. Y. (2020). Morphology of spinal ganglia of different segmentary levels in the domestic dog. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 11(4), 501–505. DOI: 10.15421/022076.
- Khorooshi, M., Hansen, B. F., & Kelling, J. (2001). Prenatal Localization of the dorsal root ganglion in different segments of the normal human vertebral column. *Spine*, 26(1), 1–5. DOI: 10.1097/00007632-200101010-00002.
- Kovaleva, D. V. (1985). Morphometric characteristics of neurons of the spinal cord and autonomic nodes. *Morphogenesis of organs and regulatory systems in the norm and experiment*. Minsk, 82–84.
- Liebeskind, B. J., Hillis, D. M., Zakon, H. H., & Hofmann, H. A. (2016). Complex Homology and the Evolution of Nervous Systems. *Trends in ecology & evolution*, 31(2), 127–135. DOI: 10.1016/j.tree.2015.12.005.

- Medici, T., & Shortland, P. J. (2015). Effects of peripheral nerve injury on parvalbumin expression in adult rat dorsal root ganglion neurons. *BMC neuroscience*, 16, 93. DOI: 10.1186/s12868-015-0232-9.
- Meltzer, S., Santiago, C., Sharma, N., & Ginty, D. D. (2021). The cellular and molecular basis of somatosensory neuron development. *Neuron*, 109(23), 3736–3757. DOI: 10.1016/j.neuron.2021.09.004.
- Monk, T., & Paulin, M. G. (2014). Predation and the origin of neurones. *Brain, behavior and evolution*, 84(4), 246–261. DOI: 10.1159/000368177.
- Nazarchuk, G. O. (2008). Morphological and morphometric characteristics of spinal nodes of chickens in the postnatal period of ontogenesis. *Bulletin of DAU*, 1(21), 113–118 (in Ukrainian).
- Nazarchuk, G. O. (2008). Morphology and histochemistry of spinal cord nodes of pigs. *Scientific Messenger of Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies*, 10(3(38)), 149–154 (in Ukrainian).
- Nazarchuk, G. O. (2009). Peculiarities of morphology of thoracic spinal nodes of cattle and pigs. *Scientific Messenger of Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies*, 11(2(41)), 239–243 (in Ukrainian).
- Nichiporuk, S., Radzykhovskiy, M., & Gutyj, B. (2022). Overview: eutanasia and methods of antanasia of animals. *Scientific Messenger of Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Veterinary sciences*, 24(105), 141–148. DOI: 10.32718/nvlvet10520 (in Ukrainian).
- Ostrovskiy, M. M. (2019). Morphofunctional state of spinal nodes during correction of paclitaxel-induced neuropathy with armadine. *Ukrainian Journal of Medicine, Biology and Sports*, 4(6), 74–79. DOI: 10.26693/jmbs04.06.074 (in Ukrainian).
- Pannese, E., Ventura, R., & Bianchi, R. (1999). Quantitative relationships between nerve and satellite cells in spinal ganglion: An electron microscopical study. *The journal of comparative neurology*, 160(4), 463–476. DOI: 10.1002/cne.901600404.
- Popele, R., & Bosco, G. (2003). Sophisticated spinal contributions to motor control. *Trends Neurosci*, 26(5), 269–276. DOI: 10.1016/S0166-2236(03)00073-0.
- Ribeiro, F. F., & Xapelli, S. (2021). An Overview of Adult Neurogenesis. *Advances in experimental medicine and biology*, 1331, 77–94. DOI: 10.1007/978-3-030-74046-7_7.
- Rodríguez-Bodero, A., & Encinas-Pérez, J. M. (2022). Does the plasticity of neural stem cells and neurogenesis make them biosensors of disease and damage? *Frontiers in neuroscience*, 16, 977209. DOI: 10.3389/fnins.2022.977209.
- Rubinow, M. J., & Juraska, J. M. (2009). Neuron and glia number in the basolateral nucleus of the amygdala from prewrenching through old age in male and female rats: a stereological study. *The journal of comparative neurology*, 512(6), 717–725. DOI: 10.1002/cne.21924.
- Severtsov, A. S. (1990). Intraspecific diversity as a cause of evolutionary stability. *Journal of general biology*, 51(5), 579–589.
- Sherwood, C. C., Bauernfeind, A. L., Bianchi, S., Raghanti, M. A., & Hof, P. R. (2012). Human brain evolution writ large and small. *Progress in brain research*, 195, 237–254. DOI: 10.1016/B978-0-444-53860-4.00011-8.
- Silbereis, J. C., Pochareddy, S., Zhu, Y., Li, M., & Sestan, N. (2016). The Cellular and Molecular Landscapes of the Developing Human Central Nervous System. *Neuron*, 89(2), 248–268. DOI: 10.1016/j.neuron.2015.12.008.
- Sokulskiy, I. M., Goralskiy, L. P., Kolesnik, N. L., Dunaievska, O. F., & Radzikhovskiy, N. L. (2021). Histostructure of the gray matter of the spinal cord in cattle (*Bos Taurus*). *Ukrainian Journal of Veterinary and Agricultural Sciences*, 4(3), 11–15. DOI: 10.32718/ujvas4-3.02.
- Sousa, A. M. M., Meyer, K. A., Santpere, G., Gulden, F. O., & Sestan, N. (2017). Evolution of the Human Nervous System Function, Structure, and Development. *Cell*, 170(2), 226–247. DOI: 10.1016/j.cell.2017.06.036.
- Starchenko, I. I., Nikiforov, A. H., Cherniak, V. V., Prylutskiy, O. K., & Bilokon, S. O. (2018). Structural features of the human spinal ganglion capsule at the intrauterine stage of development. *Herald of problems of biology and medicine*, 4(1(146)), 233–236. DOI: 10.29254/2077-4214-2018-4-1-146-233-236 (in Ukrainian).
- Vitko, Yu. N. (2016). Morphometric characteristic of human trigeminal ganglion neurocytes at different stages of intrauterine growth. *Herald of problems of biology and medicine*, 2(1), 368–371. URL: http://nbuv.gov.ua/UJRN/Vpbn_2016_2%281%29_85 (in Ukrainian).
- Wisniewski, H. M. (1983). Difference in the morphology of Wallerian degeneration in the central nervous system (CNS) and peripheral nervous system (PNS) and its effect on regeneration. *Birth defects original article series*, 19(4), 389–395. URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/6871406>.
- Yablons'ka, O. V. (2007). *Vykorystannya laboratornyh tvaryn u eksperimentah: metod. vkazivky*. Kyiv: Vid. centr NAU, 3–16 (in Ukrainian).