

УДК 576.31.087.1:611.821.2:599.742.7

ДЕЯКІ КІЛЬКІСНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ НЕЙРОННОГО СКЛАДУ ШИЙНОГО ВІДДІЛУ СПИННОГО МОЗКУ КІШКИ

П. Г. Клерінг

Відділ загальної фізіології нервової системи Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця АН УРСР, Київ

В літературі є багато даних про особливості клітинної будови всіх відділів сірої речовини спинного мозку ссавців. Більшість дослідників, які використовували багатий арсенал гістологічних методик для виявлення його структурних елементів, наводять лише їх якісний опис. У кількісному відношенні багатьма авторами детально аналізувався тільки клітинний склад передніх рогів спинного мозку [12—14, 26, 30 та ін.]; кількісні характеристики для інтернейронів сірої речовини спинного мозку наведені в одиничних працях [4, 20, 21, 24, 26, 29].

Ми провадили аналіз нейронного складу проміжної зони сірої речовини трьох шийних сегментів спинного мозку кішки і вивчали об'єктивні відмінності порівнюваних ділянок методами статистичного аналізу даних.

Методика досліджень

Дані одержані при морфологічному вивченні в світловому мікроскопі гістологічних препаратів сегментів C_1 , C_4 , C_7 , які можуть розглядатися як типові ділянки для характеристики всього шийного відділу спинного мозку [25]. Досліджено п'ять дорослих тварин. Мозок фіксували в 10% розчині формаліну. Поперечні зрізи товщиною 30 мк одержували на заморожувальному мікротомі і фарбували за методом Нісля. На препаратах підраховували всі спостережені нейрони в границях IV—VIII пластин за Рекседом [25] і вимірювали з допомогою окулярної морфометричної сітки при збільшенні $\times 1000$ велику (a) і перпендикулярну їй малу (b) осі нейронів у площині, яка проходить через ядро клітини. Об'єм тіла нейронів обчислювали за формулою Шаде

[26]: $V = 1,04 \frac{\pi}{6} abc$, $c = \sqrt{ab}$; де c — розмір третьої осі, перпендикулярної до осей a і b .

Кількість вимірів, необхідних для оцінки популяції нейронів в границях пластин оціню-

вали за формулою [7]: $n = \frac{k^2}{t^2} \frac{1}{N}$; де n — кількість вимірів, k — припустима похибка,

t — показник ймовірності того, що задана ступінь похибки не буде перевищена, N — апіорна кількість елементів у генеральній сукупності. За цим критерієм для $k=0,1$ — $0,3$, $t=1,96$, прийнявши $N=30\,000$, на підставі даних Гельфана [18], достовірні результати можна одержувати при вимірюванні вже 40—50 нейронів. Дійсна кількість клітин менше спостережуваної на препаратах; різниця залежить від відношення товщини зрізу і розміру нейронів. Ми користувались формулою, запропонованою Аберкромбі [11]:

$P = \frac{A \cdot M}{M + L}$; де M — товщина зрізу, L — діаметр елемента, A — число спостережених і

P — дійсне число елементів. Для зіставлення чисельних даних про розміри нейронів у різних тварин оцінювали зміни геометричних розмірів профілей сірої і білої речовини на різних етапах виготовлення препаратів. Середнє значення лінійного коефіцієнта зморщування тканини по відношенню до її нативного стану виявилось рівним $0,896 \pm 0,08$ для сірої і $0,892 \pm 0,07$ для білої речовини ($M \pm m$). Товщина зрізів відрізнялась від величини кроку подачі мікротома на 15—20%. Зміни товщини для різних ділянок зрізів, виміряні за ноніусом мікрогвинта мікроскопа не перевищували 10%. Сумарна похибка не перевищувала 20%. Статистична обробка даних провадилась на ЕОМ «Дніпро-1».

Результати досліджень

За даними підрахунку загальної кількості спостережуваних на визначеній площі препарата нейронів, було обчислено кількість їх в 1 мм^3 для латеральної і медіальної частин проміжної зони сірої речовини (рис. 1). В трьох досліджених сегментах відмінності одержаних кількостей між згаданими частинами кожної пластини виявились недостовірними ($p \geq 0,5-0,2$) за критерієм Ст'юдента. Середні значення

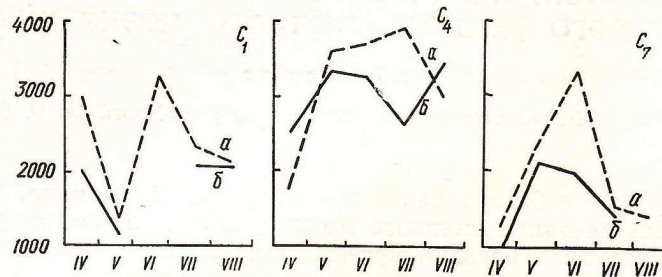


Рис. 1. Зміни кількості нейронів в 1 мм^3 (по вертикалі) для латеральної і медіальної частини IV—VIII пластин досліджених сегментів.
а — медіальна, б — латеральна частина. По горизонталі — номери пластин.

кількості нейронів в одиниці об'єму дорівнюють 2086 ± 310 для сегмента C_1 ; 3227 ± 640 для C_4 і 1807 ± 308 для C_7 ($M \pm m$). Відмінності цих значень достовірні при порівнянні сегментів C_1-C_4 ($p=0,02$) і C_4-C_7 ($p=0,001$), недостовірні при порівнянні сегментів C_1-C_7 . Величина

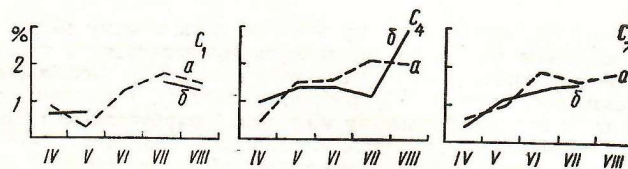


Рис. 2. Зміни об'ємної густини для латеральної і медіальної частин IV—VIII пластин досліджених сегментів.
По вертикалі — об'ємна густина в процентах. Інші позначення див. рис. 1.

відношення площі білої речовини до площі сірої речовини на поперечних зрізах виявилась рівною 3,38 для сегмента C_1 ; 4,1 для C_4 і 3,0 для C_7 . Враховуючи це, а також виходячи з середньої величини сегментів спинного мозку кішки [3], і беручи до уваги різні для досліджуваних сегментів співвідношення між площами окремих пластин, підраховано, що в проміжній зоні сірої речовини має бути розташовано від 87000 до 130000 нейронів у кожному з сегментів без істотної різниці у загальній їх кількості в цих сегментах.

Із співвідношень між сумарними величинами об'ємів тіл нейронів і об'ємами ділянок сірої речовини, в яких ці нейрони розташовані, одержані дані про об'ємну густину нейронів в латеральній і медіальній частині сірої речовини (рис. 2). В трьох досліджених сегментах відмінності одержаних даних між згаданими частинами кожної пластини виявились недостовірними ($p \geq 0,5-0,2$, критерій Ст'юдента). Середні значення об'ємної густини тіл нейронів дорівнюють $1,10 \pm 0,14\%$ для сегмента C_1 ; $1,55 \pm 0,30\%$ для C_4 і $1,41 \pm 0,22\%$ для C_7 ($M \pm m$). Відмін-

ності цих значень достовірні при порівнянні сегментів C_1-C_4 і C_1-C_7 ($p=0,1$), недостовірні при порівнянні сегментів C_4-C_7 .

Під час аналізу нейронного складу досліджуваних областей було виявлено три основні групи нейронів відповідно з формою їх клітинного тіла: веретеновидні нейрони — з відростками, які починаються від полюсів і з співвідношенням осей $a/b \geq 2$, трикутні нейрони з відрост-

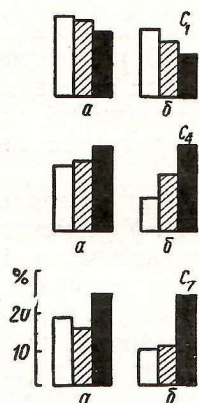


Рис. 3. Розподіл нейронів різної форми для латеральної і медіальної частин сірої речовини досліджених сегментів.

Білі стовпці — веретеновидні, заштриховані — трикутні, чорні — мультиполярні нейрони; а — медіальна, б — латеральна частина. По вертикалі — вміст у процентах до загальної кількості нейронів у проміжній зоні сірої речовини.

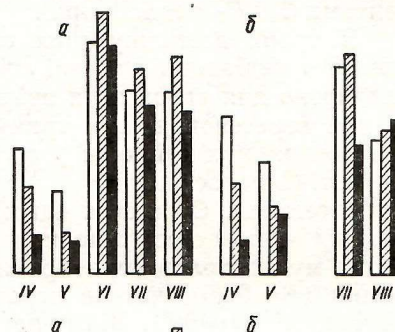


Рис. 4. Розподіл нейронів різної форми для латеральної і медіальної частин IV—VIII пластин досліджених сегментів.

По вертикалі — вміст у процентах до загальної кількості нейронів у проміжній зоні сірої речовини. По горизонталі — номери пластин. Інші позначення див. рис. 3.

ками, що починаються від полюсів; мультиполярні нейрони з великою кількістю початкових ділянок дендритів. Близько 2% нейронів за формою тіла не можна було віднести до жодної із згаданих груп. Середні значення відносного вмісту нейронів з різною формою клітинного тіла трьох досліджених сегментів виявились рівними $29,79 \pm 3,71\%$ для веретеновидних нейронів; $30,15 \pm 2,20\%$ для трикутних і $40,06 \pm 4,32\%$ для мультиполярних ($M \pm m$). Оцінку достовірності у відносному вмісті нейронів однієї форми або частками між досліджуваними сегментами і пластинами проводили за методом Фішера (ф). Як бачимо на рис. 3, відносна кількість веретеновидних і трикутних нейронів зменшується, а мультиполярних — збільшується від сегмента C_1 до сегмента C_7 . При порівнянні часток нейронів однієї форми між однойменними ділянками

ми досліджених сегментів відзначено такі достовірні відмінності ($p=0,05$): у латеральній частині сегмента C_1 частка веретеновидних нейронів найбільша, а мультиполярних найменша, частка трикутних нейронів більша, ніж у сегменті C_7 ; у медіальній частині сегмента C_1 частка мультиполярних нейронів менша, ніж у сегментах C_4 і C_7 , частка трикутних нейронів більша, ніж у сегменті C_7 . Відмінності між сегментами C_4 і C_7 недостовірні.

В трьох досліджуваних сегментах загальна кількість нейронів більша в медіальній частині сірої речовини ($p=0,01$). У сегменті C_1 це відзначено для трьох груп нейронів, у C_4 тільки для веретеновидних, у C_7 для веретеновидних і трикутних нейронів. Відмінності кількостей мультиполярних нейронів у сегментах C_4 і C_7 і трикутних нейронів у сегменті C_4 недостовірні.

У сегменті C_1 частки однойменних нейронів для латеральної і медіальної частки сірої речовини однакові ($p=0,05$). У сегментах C_4 і C_7 частка мультиполярних нейронів більша в латеральній частині сірої речовини ($p=0,05$), частка веретеновидних нейронів більша в медіальній частині ($p=0,1$). Відмінності для трикутних нейронів недостовірні.

На рис. 4 наведені графіки зміни кількості нейронів по пластинах у процентах до загальної кількості, спостережуваних у кожному з сегментів. Як бачимо, кількість нейронів кожної групи взагалі збільшується згідно з переходом у вентральну частину сірої речовини, досягаючи найбільшої величини в V—VII пластинах. Порівняння латеральної і медіальної частин кожної пластини за кількістю нейронів показало, що в IV пластині трьох сегментів в її латеральній частині спостерігається більша кількість нейронів трьох груп, однак у сегменті C_1 ці відмінності недостовірні, в C_4 достовірні для загальної кількості нейронів ($p=0,05$), і для веретеновидних нейронів ($p=0,1$), в C_7 достовірні лише для загальної кількості нейронів ($p=0,01$). В V пластині трьох сегментів кількість нейронів більша також в її латеральній частині, — в сегменті C_1 це достовірно для загальної їх кількості ($p=0,05$) і для кожної групи окремо ($p=0,1$), недостовірно для сегментів C_4 і C_7 . Пластина VI сегмента C_1 розташована цілком у медіальній частині сірої речовини, тому вона не порівнювалась з подібними із сегментів C_4 і C_7 . У сегментів C_4 відмінності кількостей для латеральної і медіальної частини VI пластини недостовірні. В сегменті C_7 трикутних нейронів більше в медіальній частині VI пластини ($p=0,01$), а мультиполярних — у латеральній її частині ($p=0,01$). В пластині VII сегмента C_1 досліджувані відмінності виявились недостовірними. В сегменті C_4 кількість веретеновидних нейронів більша в медіальній частині VII пластини ($p=0,01$), інше недостовірне. В сегменті C_7 загальна кількість і кількість веретеновидних нейронів більша також у медіальній частині VII пластини ($p=0,05$), інше недостовірно. В пластині VIII трьох сегментів загальна кількість нейронів і кількість веретеновидних і трикутних нейронів більша в медіальній частині пластини ($p=0,05$), кількість мультиполярних нейронів відрізняється недостовірно.

Частка веретеновидних нейронів найбільша в пластині IV трьох сегментів як у латеральній, так і в медіальній її частині ($p=0,05$), найменше її значення в латеральній частині VI—VII пластин сегментів C_4 і C_7 і у медіальній частині VI пластини сегментів C_4 і C_7 ; частка мультиполярних нейронів найбільша в латеральній частині VI пластини сегментів C_4 і C_7 , найменше її значення в латеральній частині IV пластини цих же сегментів ($p=0,05$). Оскільки частки трикутних нейронів змінюються найменшою мірою, зміни для часток веретеновидних і мультиполярних нейронів мають взагалі дзеркальний характер.

Обговорення результатів досліджень

Обчислене середнє значення кількості нейронів в одиниці об'єму для проміжної зони сірої речовини спинного мозку кішки на порядок менше величин, описаних в літературі відносно кори головного мозку кішки [15, 17, 23], менше величин, одержаних Блінковим [2] для сірої речовини стовбура мозку людини і близько до даних Гельфана [18, 19] для поперекового відділу спинного мозку собаки. З цього можна зробити висновок, що кількість нейронів в одиниці об'єму мозку зменшується у каудальному напрямку. Загальна кількість нейронів у сегменті L_6 спинного мозку собаки дорівнює 375000 за Гельфаном [18, 19], однак він враховував і нейрони, розташовані в I—III пластинах, а також всі мотонейрони IX пластини за Рекседом [25]. Беручи це до уваги, можна вважати наведені дані співставними. За даними авторів [8, 22, 28], у головному мозку людини співвідношення між трьома типами нейронів — пірамідними, веретеновидними і зірчастими становить 60—80, 5; 15—35% і за даними Бабміндри [1] — 30, 10, 60% для головного мозку кішки. В стовбурі мозку відносний вміст веретеновидних нейронів зростає до 29—46% [10], або 13—15% [5] у людини і до 17—22% [5] у собаки. Кількість мультиполярних нейронів становить 21—32% [10], 59% [6], 62% [5] у людини і 53—55% [5] у собаки. За нашими даними, співвідношення між подібними типами нейронів у шийному відділі спинного мозку в середньому наближається до 1:1:1, при переважній відносній кількості веретеновидних нейронів у сегменті C_1 і мультиполярних в C_7 .

Досі ще важко провести точні зіставлення форми тіла нейрона з його функціональним призначенням. За даними Мітра [22], Полякова [8], нейрони, які сприймають аферентну імпульсацію, мають, переважно, зірчасту форму, з іншого боку, за Поляковим [9], форма нейрона значною мірою визначається просторовою організацією його функціональних зв'язків: веретеновидні нейрони повинні розташовуватись там, де слід чекати інтеграції двох функціональних локусів, мультиполярні — багатьох. Дійсно, кількість веретеновидних нейронів переважає у медіальній частині VIII пластини, де міститься комісуральне ядро Кахалі [16], або у медіальній частині VI пластини, де міститься внутрішнє базиллярне ядро Кахалі [16]. Переважання веретеновидних нейронів у IV пластині сірої речовини слід, ймовірно, пов'язувати з їх проміжним положенням між «поздовжньо організованими нейронами желатинозної субстанції зверху і поперечно, сегментально організованими інтернейронними пулами точно знизу» [27]. Наявність більшої кількості мультиполярних нейронів у латеральних і медіальних частинах V, VI, VII пластин співпадає з конвергенцією в цих ділянках закінчень первинних аферентів і ряду низхідних (підамідних і руброспінальних) трактів.

Статистичний аналіз розподілу кількостей нейронів трьох груп у латеральній і медіальній частинах сірої речовини показує, що фокус максимуму кількостей нейронів зміщується від латеральних частин IV—V пластин послідовно за пластинами до медіальної частини VIII пластини. Це дозволяє зробити висновок, що більша кількість нейронів міститься згідно за ходом волокон супрасегментарних низхідних систем і в ділянках розгалуження терміналей цих волокон.

Наведені нами дані свідчать про те, що зміни одержаних параметрів, які характеризують нейронний склад по пластинах у досліджених сегментах, мають однонаправлений характер, що, ймовірно, може свідчити про одноманітність в архітектонічному плані будови шийного

відділу спинного мозку кішки. Окремі пластини, як у цілому і самі сегменти, відрізняються лише за абсолютними значеннями одержаних величин з різним ступенем ймовірності. Однак, досить великі відмінності у відносному складі для нейронів з різною формою клітинного тіла у досліджених сегментах повинні свідчити про певні функціональні особливості цих сегментів, вивчення яких виходить за межі цього дослідження.

Висновки

1. Методом статистичного аналізу показано, що у нейронному складі трьох досліджених сегментів існують об'єктивні відмінності, які, ймовірно, можна пов'язувати з певними функціональними відмінностями цих сегментів. Водночас, зміни окремих характеристик від IV до VIII пластини сірої речовини (кількість нейронів в одиниці об'єму, об'ємна густина, співвідношення часток, які, взагалі, мають односторонній характер, можуть свідчити про єдиний архітектонічний план будови шийного відділу спинного мозку кішки.

2. Кількість нейронів в одиниці об'єму нервової тканини зменшується в напрямку від головного мозку до сегмента C_7 шийного відділу спинного мозку.

3. Кількість нейронів веретеновидної і трикутної форми зменшується в напрямку від сегмента C_1 до C_7 , а кількість нейронів мультиполярної форми в тому ж напрямку збільшується.

4. В тих ділянках сірої речовини, в які входять волокна пірамідного, руброспінального, ретикуло- і вестибулоспінального трактів, спостерігається більша кількість нервових клітин ($p=0,01$).

5. В трьох досліджених сегментах частка нейронів веретеновидної форми найбільша в IV пластині, найменша в VI і в латеральній частині VII пластин і сегментів C_4 і C_7 . Частка нейронів трикутної форми змінюється найменшою мірою. Частка нейронів мультиполярної форми найбільша в латеральній частині IV пластини сегментів C_4 і C_7 , найменша в IV пластині сегментів C_4 і C_7 ($p=0,05$).

Література

1. Бабміндра В. П.— Архив анат. гист. эмбр., 1973, 11, 32.
2. Блинков С. М.— Архив анат. гист. эмбр., 1968, XLV, 7, 42.
3. Бурдей Г. Д.— В сб.: Труды каф. норм. анат. Саратов. мед. ин-та, 1960, 31 (48), 2, 289.
4. Казакова П. Б.— В кн.: Механизмы нисходящего контроля активности спинного мозга, М., 1971, 19.
5. Карапетян К. А.— В сб.: Труды научн. конф. молод. нейрохирургов, Л., 1961, 397.
6. Ларина В. И.— В сб.: Труды научн. конф. молод. нейрохирургов, М., 1960, 263.
7. Плохинский Н. А.— Биометрия, Новосибирск, 1961.
8. Поляков Г. И.— Журн. высш. нервн. деят., 1956, 3, 469.
9. Поляков Г. И.— Основы систематики нейронов новой коры большого мозга человека, М., «Медицина», 1971.
10. Пономарев В. С.— Вопр. нейрохирургии, 1958, 1, 42.
11. Abercrombie A.— Anat. Rec., 1946, 94 (2), 239.
12. Aitken J., Bridger J.— J. Anatomy (Lond.), 1962, 95, 38.
13. Balthasar K.— Arch. Psychiat., Nervenkr., 1952, 188, 345.
14. Barr M., Hamilton J.— J. Comp. Neurol., 1948, 89, 2, 93.
15. Brisse K., Jacobs L.— Acta Anat., 1959, 38, 4, 291.
16. Cajal S., Ramon V.— Histologie du Systeme Nerveux de l'Homme et des Vertebres. Azoulay, Paris, 1909.
17. Chou Kao Liang, Blum J., Blum K.— J. Comp. Neurol., 1950, 92, 2, 227.
18. Gelfan S.— Nature, 1963, 198, 4876, 162.
19. Gelfan S.— In: Organisation of Spinal Cord, Amsterdam, 1964, 238.
20. Gelfan S., Tarlov J.— Amer. J. Physiol., 1963, 205, 606.

21. Henry J., Calaresu F.—J. Comp. Neurol., 1972, 144, 205.
22. Mitra N.—J. of Anat., 1953, 89, 4, 467.
23. Powell T., Guillery R., Cowan W.—J. of Anat., 1957, 91, 4, 419.
24. Rexed B.—J. Comp. Neurol., 1952, 96, 415.
25. Rexed B.—J. Comp., Neurol., 1954, 100, 297.
26. Shade J.—In: Organisation of the Spinal Cord, Amsterdam, 1964, 261.
27. Sheibel M., Sheibel A.—In: The Interneuron, University of California Press, Berkeley and Los Angeles, 1969, 159.
28. Sholl D.—J. of Anat., 1955, 89, 33.
29. Westman J., Bowsher D.—Exper. Brain Res., 1971, 12, 379.
30. Wyckoff R., Young J.—Proc. Roy. Soc., Ser. B., 1956, 144, 917, 440.

Надійшла до редакції
25.IV 1975 р.

CERTAIN QUANTITATIVE CHARACTERISTICS OF CERVICAL SPINAL CORD NEURONAL CONTENT IN CAT

P. G. Klering

The A. A. Bogomoletz Institute of Physiology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR, Kiev

Summary

The morphometrical investigation was performed for interneuronal content in three cervical segments of the cat spinal cord. The data obtained were statistically analyzed. As to the shape of the neuronal bodies they were divided into three groups: fusiform, triangular and multiangular. The number of the neurons per 1 mm³ of the intermediate zone of the grey matter is 1800-2300, the greatest value being observed for segment C₄ ($p=0.02$); the total number of the neurons is equal to 87.000-130.000 in the intermediate zone of each segment without substantial differences among them. Volumetric density of the neuronal bodies changed from 0.4 to 3.0% in transition from Rexed's laminae IV to VIII. The number of the neurons prevails in the medial part of each segment ($p=0.01$). The mean ratio for three neuronal groups in three segments is about 1:1:1.