

УДК 616.833.5-092.9 : 575.16

Попель С. Л.

ИЗМЕНЕНИЯ ТОЛЩИНЫ МИЕЛИНОВОЙ ОБОЛОЧКИ И СТРУКТУРА МЕЖУЗЛОВЫХ СЕГМЕНТОВ МИЕЛИНОВЫХ НЕРВНЫХ ВОЛОКОН СЕДАЛИЩНОГО НЕРВА КРЫСЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Прикарпатский национальный университет имени В. Стефаныка, г. Ивано-Франковск

serg_popel@mail.ru

Целью исследования было изучение зависимости изменений отдельных параметров нервных волокон в онтогенезе. Установлено, что с увеличением длины нерва удлиняются миелиновые сегменты при их постоянном количестве на одно нервное волокно, что соответствует удлинению межузловых сегментов с пропорциональным увеличением длины и массы тела животного. Удлинение миелинового сегмента сопровождается увеличением калибра нервного волокна, но эти параметры не имеют прямо пропорциональной зависимости. При этом длина миелинового сегмента в нервных волокнах большого калибра была относительно короче, что определяется коэффициентом g . Эта тенденция сохраняется в течение всего периода постнатального онтогенеза. Доказано, что толщина миелиновой оболочки определяется коэффициентом g , при этом нервные волокна молодых крыс имели относительно меньшую толщину миелиновой оболочки в аксонах меньшего диаметра в сравнении с половозрелыми крысами. Изменения толщины миелиновой оболочки соответствуют увеличению размеров миелинового сегмента. Это согласуется с результатами предыдущих исследований, указывающих на удлинение миелинового сегмента с увеличением калибра нервных волокон при отсутствии подобной закономерности в отношении толщины их миелиновой оболочки.

Ключевые слова: нервные волокна; миелиновая оболочка; миелиновый сегмент; постнатальный онтогенез; крысы.

Введение. Морфометрическое изучение роста миелиновых нервных волокон (МНВ) периферических нервов традиционно проводилось в нескольких направлениях. Одни исследователи измеряли площадь поперечного сечения миелиновой оболочки (МО) и аксона [6]. Другие авторы [14], измеряя длину межузловых сегментов (МС), показали её прогрессивное увеличение в постнатальном периоде онтогенеза. Такое увеличение МС объяснялось удлинением всего МНВ параллельно с рос-

том организма животных и человека [1, 5, 8, 21], а также определяется упрощением процессов возбуждения на фоне ускорения проведения нервного импульса вдоль МНВ [10, 13, 15].

В последующих исследованиях, толщина МО была измерена на продольных срезах, на которых дополнительно изучали длину МС [5, 14]. Установлено, что толщина МО возрастает с приростом калибра аксонов, но это взаимоотношение не имеет постоянной пропорции, вследствие того, что в молодом возрасте животные и человек имеют относительно меньшую толщину МО, чем взрослые особи [4, 6, 9].

Целый ряд авторов [3, 6, 17, 21] показали, что ограничение исследований только по результатам двух морфометрических параметров полностью не соответствуют запросам современной морфологии. Измерения на серийных ультратонких срезах единичных МНВ показывают, что калибр аксона не является единственным параметром, который определяет толщину МО [5]. Пропорции между длиной межузлового участка МО и калибром МНВ также необходимо рассматривать как важный параметр для оценки морфофункционального состояния МНВ не только в различные периоды пре- и постнатального онтогенеза, но и в условиях структурной перестройки в результате воздействия различных факторов [3, 7, 12].

Т. Н. Варсегова [1, 2], С. Д. Долпачиева [6] и Г. В. Максимов с соавт. [11] установили, что относительно короткие МС выявляются в более тонких МНВ. Это взаимоотношение особенно уместно для понимания уменьшения толщины МО в регенерирующих НВ или наблюдаемой гипомиелинизации после длительной гипокинезии [18, 19], при ряде эндокринных заболеваний, а также у дистрофических, недоразвитых особей и животных-мутантов [12, 16, 20]. Из этого следует, что всесторонний анализ прироста МО требует полного учёта всех параметров, в том числе общей длины МНВ, геометрических пропорций его МС и измерения толщины МО, а также ультраструктурных особенно-

стей этих элементов. Такой вид количественного анализа МНВ применён нами при изучении структуры седалищного нерва (СН) крысы.

Как биологическая модель в отношении морфологических исследований СН имеет несколько преимуществ. Во-первых, на участке между его началом (от 4–5 поясничного (L₄₋₅) и 1–2 крестцового (S₁₋₂) спинномозговых сегментов) и до места выхода из полости малого таза на заднюю поверхность бедра он не отдаёт боковых ветвей, что делает этот отдел СН удобным объектом для количественного морфометрического исследования. Во-вторых, в этом отделе СН крысы содержит в среднем $832,5 \pm 72,33$ МНВ и их число в мышечных ветвях не изменяется от момента рождения до периода половой зрелости. В-третьих, концевые ветви и терминальные разветвления этих МНВ формируются только возле входа нерва в мышцы.

Ещё одним преимуществом следует считать тот факт, что в научной литературе [1, 2, 8, 9] сообщается о незначительных вариациях в длине, характере и областях распространения терминальных ветвей и нервно-мышечных окончаний (НМО) в скелетных мышцах иннервируемых СН у разных животных. И наконец, спектр гистограммы в СН разных животных имеет унимодальный тип распределения, состоящий по большей части из волокон диаметром 14–20 мкм с небольшим числом волокон тонкого калибра, а МНВ среднего калибра занимают промежуточное положение, что облегчает определение средних значений калибра МНВ.

Тем не менее, это остается определённым недостатком для выявления вариативности МНВ разного диаметра и степени их дифференциации, что и послужило причиной выбора **цели** данной **работы** – изучить зависимость морфометрических параметров нервных волокон от возраста животных.

Материалы и методы исследования. Экспериментальные исследования проведены на 50 белых крысах семи возрастных групп от новорожденного (I группа) до взрослого возраста (VII группа). Животные каждой возрастной группы имели существенные отличия между собой по массе тела, поэтому данные были внесены в общую выборку по каждой группе (**табл.**). Содержание животных и эксперименты проводились согласно положений «Европейской конвенции о защите позвоночных животных, которые используются для экспериментов и других научных целей» (Страсбург, 1985), «Загальних етичних принципів експериментів на тваринах», утвержденных Пятым национальным конгрессом по биоэтике (Киев, 2013).

Предварительную препаровку СН проводили в смеси желатина и глицерина, используя стереомикроскоп МБИ-4. После фиксации в 12% раство-

ре нейтрального формалина и соответствующей обработки СН был заключен в парафиновые блоки, из которых готовили гистологические срезы толщиной 15–20 мкм. Измеряли длину и диаметр МС, которые выявляются на всём протяжении МНВ, чередуясь между отдельными сегментами их МО в виде центральной брешки. Средний диаметр МС был вычислен по результатам четырёх измерений (по два с обеих сторон от ядра нейролеммocyта). Измерения проводились на прямых участках НВ, в котором как внутренние, так и внешние поверхности МО выявляются как равноудаленные и параллельные сегменты, соответствующие общей принятой толщине МО и длиной до нескольких мкм. Дальнейшие детали метода описаны С.Б. Геращенко [4].

Для измерений на поперечных ультратонких срезах, образцы ткани СН были заключены в смесь эпоксидных смол Epon-Araldit. Поперечные полутонкие срезы окрашивали 1% спиртовым раствором метиленового синего, а ультратонкие срезы контрастировали по Рейнольдсу. Профили МНВ были измерены на микроснимках с небольшим увеличением ($\times 2000$ крат) используя электронный микроскоп ПЭМ-100 (ПО «SELMИ», г. Сумы, Украина). Фотографирование производили методом случайных проб, чтобы обеспечить достаточную достоверность исследования. Толщину МО измеряли между внутренней и внешней поверхностями миелина, используя установку Kontrol videoplan. Специальное компьютерное программное обеспечение использовалось для вычисления степени сокращения МНВ после пре- и постфиксационной обработки (фактор несоответствия и отклонения от идеальной формы круга) и пересчитывали все данные для дуговых измерений, основанных на измерениях окружности объекта [4]. Диаграммы распределения МНВ строили с целью получения информационных показателей рассеивания по их диаметру. Компьютерная программа разрешила провести проверку любой возможной комбинации наборов двух предоставленных параметров (например, чтобы показать каждый набор с или без исправления для наблюдаемого постфиксационного уменьшения МНВ). Используемый нами подход есть результатом обширного предыдущего использования компьютерной программы измерения морфологических параметров МНВ многих периферических нервов. Измерения, показанные по следующему тексту, исправлены для сокращения НВ, но это не включает общее сокращение ткани от обезвоживания и окраски. Такое сокращение общей величины нервной ткани определяется соответствующим коэффициентом, который на всех срезах составляет постоянную величину рав-

ной 0,85 у.е. В добавление к этому искажению, нам пришлось производить поправку для ошибки измерения диаметра аксонов, вызванных разницей между общим сокращением ткани и степенью уменьшения ширины МС.

Статистическую обработку производили методами непараметрической статистики.

Результаты исследования. В табл. представлен набор средних значений, полученных по нескольким параметрам в зависимости от периода постнатального онтогенеза. Номинальные величины некоторых из этих показателей ясны и недвусмысленны, но другие требуют более детальной оценки, чтобы избежать неправильной интерпретации при морфологическом исследовании структуры МНВ в условиях воздействия ряда неблагоприятных факторов внешней и внутренней среды.

Установлено, что длина МНВ, увеличивается от одной возрастной группы к другой и зависит от длины тела, которая изменяется от 37 мм у новорождённых до 153 мм у 24 месячных взрослых крыс, т.е. к моменту полного завершения процессов роста. Это изменение пропорционально росту тела и соответствует результатам исследований других авторов, которые исследовали МНВ многих животных в других отделах центральной и периферической нервной системы [1, 4, 8, 12, 16, 17].

Длина МС в МНВ СН крыс также увеличивается с возрастом: от 263 мкм в I-ой возрастной группе до 1078 мкм во взрослом организме животных (VII-ая возрастная группа). Коэффициент вариации длины МС был относительно небольшим у новорожденных ($V_c = 2,41$), но существенно увеличивается с возрастом ($V_c = 16,6$).

Сравнение протяжённости МС с длиной МНВ также показало возрастное увеличение этого показателя, особенно в IV-ой возрастной группе животных. В этом плане на гистограммах обнаружена прямо пропорциональная зависимость между увеличением длины МНВ и длиной МС, которая происходит соразмерно возрасту животных. Это указывает на постоянное количество МС на протяжении всей жизни. При этом каждый МС, растягивается соразмерно с удлинением всего МНВ в период роста животного. Установлено, что в СН каждое МНВ содержит приблизительно 140 МС.

Геометрические пропорции МС, таких как калибр НВ, так и длина МС в СН крысы, измеренных в пределах относительно узких рядов, и их изменения в течение роста организма находились в таком же соответствии. Рассеивание длины МС отражается как функция соответственно полученных точек в виде кластеров волокон определённого калибра вместо ожидаемого линейного регрес-

Параметры седалищного нерва крысы в разные периоды онтогенеза

Возрастная группа / масса тела, г	Продольные размеры			
	Длина нерва, мм	Длина межзвучного сегмента, мкм	Диаметр нервного волокна, мкм	L/D, у.е.
I 6,0–6,5	37,1±1,73	263,2±12,36	3,4±0,07	78,0±1,02
II 160–200	49,3±1,05	398,6±17,14	5,5±0,12	70,0±1,11
III 210–230	55,1±1,93	360,1±19,53	6,1±0,15	69,0±1,0
IV 240–260	68,2±2,04	512,3±27,47	7,3±0,17	69,0±1,23
V 270–290	85,7±1,81	623,8±29,62	8,9±0,23	72,0±1,22
VI 300–320	97,3±2,39	628,2±28,46	8,3±0,45	78,0±1,51
VII 330–340	112,5±2,47	1078,4±54,28	11,2±0,64	98,0±1,63
Поперечные размеры				
Возрастная группа / масса тела, г	Индекс g	Индекс g для нервных волокон с диаметром 5–6 мкм	Диаметр аксона, мкм	Диаметр миелиновой оболочки, мкм
I 6,0–6,5	0,72±0,06	–	2,3±0,09	0,44±0,26
II 160–200	0,68±0,02	0,74±0,05	3,6±0,12	0,81±0,33
III 210–230	0,67±0,03	0,71±0,03	4,1±0,11	1,04±0,18
IV 240–260	0,68±0,04	0,70 ±0,03	5,0±0,15	1,11±0,21
V 270–290	0,65±0,07	0,65±0,04	4,8±0,16	1,38±0,22
VI 300–320	0,68±0,06	0,68±0,03	5,5±0,12	1,26±0,24
VII 330–340	0,58±0,02	0,59±0,01	5,6±0,44	1,94±0,36

Примечания: L – длина межзвучного сегмента, D – диаметр нервного волокна.

са. Создается впечатление, что в процессе онтогенеза было приобретено свойство организма к сопряженному возрастному увеличению соотношения длины и калибра МНВ. Тем не менее, это выводит из заблуждения о существующей линейной регрессии, когда были вычислены геометрические пропорции МС (их коэффициент длина/диаметр). На гистограммах было показано прогрессивное уменьшение МС тесно связанного с величиной диаметра МНВ от новорожденного до взрослого организма. Это рассеивание на диаграмме показало, что геометрические пропорции МС СН почти исключительно зависят от вариации калибра НВ, относительно общепринятой длины МС. Эта интерпретация была доказана, на кривых графика зависимости коэффициента L/D как функции длины интернодального участка, где наблюдается рассеивание на диаграмме в виде случайного рассеивания точек, без сегментов линейного регресса. Эти тенденции распределения размера МС остаются незаметными, если они рассматривались в виде табличных данных.

Рассеивание диаграммы по толщине МО МНВ обычно указывает на её возрастание в соответствии с увеличением калибра осевых цилиндров, с небольшой вариацией в форме возрастающей кривой. Для СН крысы, такая кривая визуализируется только при наложении данных соответствующих различным возрастным периодам онтогенеза. Это объясняется тем, что каждая стадия образовала кластер из точек за счет его минимальной вариации. Рассеивающие диаграммы показывают, что количество МС не возрастает в строгой пропорции с увеличением диаметра НВ, потому что НВ большого калибра имеют сравнительно короткие МС. Распределение величины МС отличается в различных возрастных группах и выражается тенденцией к постепенному уменьшению коэффициента корреляции с 0,88-0,83 в I-III группе до 0,77-0,75 в IV-VI и до 0,55 в VII возрастной группе животных.

В **таблице** показана только часть доступной информации. Поэтому данные этой выборки не объясняют изменений в конфигурации рассеивающих диаграмм. Также, они не характерны для изменений толщины МО в НВ предоставленного ряда по диаметру каждого НВ. При этом толщина МО в НВ 5-6 калибра (**табл.**), была существенно меньше у молодых животных, чем у взрослых.

Факторы несоответствия округлости формы были установлены для каждой группы в виде неконгруэнтности или индекса формы. При этом не было никакой последовательной тенденции в уменьшении НВ с возрастом. Средние значения коэффициента корреляции находятся между 0,64

и 0,85 для всех возрастных группах. Наблюдается увеличение толщины МО с увеличением диаметра НВ, но наклон линии графика отличается в зависимости от возрастной группы.

Когда кривые для коэффициента L/D сравнивались с коэффициентом g , было показано, что линии регрессии взаимообусловлены и соответствуют изменениям длины тела с возрастом. Сопоставление этих данных показало, что НВ большого калибра имеют более короткие МС, чем можно было бы ожидать при увеличении диаметра НВ. При этом более широкие МС соответствуют небольшому уменьшению толщины МО. Поэтому наблюдается пропорциональное уменьшение толщины МО по мере изменения диаметра НВ в целом.

Обсуждение. Данные, полученные при изучении длины МС в онтогенезе, согласовываются с результатами других исследований [1, 14]. Они показали, что наклон кривой графика регресса длины МС увеличивается с ростом калибра НВ, а МС с возрастом становятся относительно длиннее и прямо пропорционально зависят от длины тела животных. Наши данные также соответствуют данным многих предыдущих работ, в которых показано удлинение МС, связанное с удлинением НВ в постнатальном периоде онтогенеза [1, 2, 14, 17].

Анализ изменения толщины МО в зависимости от коэффициента g показал, что толщина МО становится больше с возрастом, о чём свидетельствует уменьшение коэффициента g . Кроме того, НВ большого калибра имеют сравнительно меньшую толщину МО, чем НВ тонкого калибра. Наклон линии регресса толщины МО изменяется с возрастом. При этом величина коэффициента корреляции изменяется с возрастом и становится 0,76 в первой группе, 0,75 – во второй, 0,59 – в третьей, 0,62 – в четвертой, 0,67 – в пятой, 0,54 – в шестой и 0,80 – в седьмой группах.

При более точных измерениях такое взаимоотношение длины МС сравнимо с длиной СН в целом. Удлинение обоих параметров идентично, что указывает на наличие приблизительно 140 МС, которое не изменяется от новорожденного до взрослого животного. Это согласуется с данными полученными при измерении спинномозговых корешков у животных и человека [5, 6, 11, 17], где полное число нейролеммоцитов в одном корешке не изменяется от внутриутробного периода к взрослому человеку. Вычисления показывают, что длина МС составляет 178 мкм во всех шейных корешках, но наблюдается их постепенное удлинение в ниже расположенных корешках. Наши данные в СН крысы не соответствуют данным полученным в спинномозговых корешках человека и не обнаруживают похожей конструкции корешковой

структуры в онтогенезе [6], или в процессах демиелинизации. По нашему мнению, если такая закономерность в СН крысы и существует, то это должно происходить только в пренатальном периоде онтогенеза. Косвенно это положение находит своё подтверждение в результатах других исследований [7, 10, 13].

Длина МС в СН крысы увеличивается приблизительно в той же степени, что и увеличение калибра НВ. Соответственно, нет никакой видимой диспропорции прироста МС в длине и в калибре, так как это, возможно, наблюдается в других периферических нервах. Как следствие, существует незначительная вариация в среднем коэффициенте g , определяющем геометрические пропорции МС. Однако если коэффициент g для определенного калибра НВ довольно точно установлен, то существует явная тенденция относительного состояния МС в зависимости от калибра НВ. Эти пропорции между длиной МС и толщиной МО показаны в других работах [2, 16, 20].

Если рассматривать средние значения коэффициента g в табл., то полученное относительно небольшое увеличение толщины МО с приростом диаметра НВ уменьшается от 0,73 до 0,59 ($p < 0,05$). Это положение подтверждено при рассмотрении формы рассеивания на диаграммах отражающих изменения коэффициента g в зависимости от калибра НВ. Новорожденные и самые молодые животные имеют сформированный характерный изгиб на кривой рассеивания тонких НВ, имеющих относительно тонкую толщину. Кластер рассеивания диаграммы подобной формы наблюдаются в течение самых ранних фаз постнатального онтогенеза в СН крыс [3]. Наверное, эта форма характерна для НВ в течение начальных фаз развития и образования МО. Эти ранние профили изменяются впоследствии по линейному регрессу, вследствие чего коэффициент g несколько возрастает с увеличением калибра НВ. Это означает, что НВ большого калибра имеют более тонкую толщину МО относительно их калибра, чем НВ с меньшим диаметром.

Если накладывать такое рассеивание на диаграммах для различного возраста, то наблюдается четкое изменение не только в крутизне наклона, но и линий регресса при относительно большей толщине волокон в группе определённого калибра на более поздних стадиях постнатального онтогенеза. Это подтверждено, вычислениями средних величин коэффициента g для узкого диапазона НВ (калибра 5–6 мкм) в различных возрастных группах (табл.). МО у молодых крыс действительно тоньше, чем в волокнах имеющих такой же диаметр у взрослых животных. Schroder и другие.

(1978) также наблюдали относительно тонкую толщину МО у младенцев и детей, по сравнению с взрослыми людьми.

Сравнение изменений пропорций МС и коэффициента g с толщиной МО позволяет довольно просто объяснить это явление для НВ мелкого калибра у молодых животных. Эта толщина не уменьшается с возрастом. Скорее, это отражает процессы адаптации толщины МО связанные с увеличением МС. Тенденция увеличения МС с возрастом взаимосвязана с тенденцией уменьшения толщины МО и эти две тенденции изменяются во всех возрастных группах.

Такая зависимость показана в более ранних работах [4, 10, 11] и объясняется функцией МО как изолятора между клеточными мембранами. Скачкообразная передача импульса будет стабильной, если нервный импульс, проходящий через МО, будет иметь определённую константу. Это требует корректировки толщины МО не только по отношению к диаметру аксонов, но и к вариации длины МС.

Выводы.

1. Для исследования зависимости изменений нервных волокон в онтогенезе необходимо определять диаметр и длину нервных волокон и их миелиновых сегментов, а также их геометрические пропорции в сопоставлении с толщиной МО.
2. Удлинение нерва в целом сопровождается соответствующим удлинением МС при постоянном количестве МС (приблизительно 140 на одно НВ), при этом каждый межзудовой сегмент увеличивается пропорционально с увеличением длины и массы тела животного.
3. Удлинение МС сопровождается увеличением калибра НВ, но эти параметры не имеют прямо пропорциональной зависимости. При этом длина МС в толстых НВ была относительно короче, что определяется коэффициентом g . Эта тенденция сохраняется в течение всего периода постнатального онтогенеза.
4. Толщина МО определяется коэффициентом g , при этом НВ молодых крыс имели относительно меньшую толщину МО в аксонах меньшего диаметра в сравнении с взрослыми крысами.
5. Изменения толщины МО соответствуют увеличению размеров МС. Это согласуется с результатами предыдущих исследований, указывающих на удлинение МС с увеличением калибра НВ при отсутствии подобной закономерности в отношении толщины их МО.

Перспективы дальнейших исследований.

Предстоит установить взаимосвязь между изменениями основных параметров миелиновых нервных волокон и сроком иммобилизационного стресса у животных в разные периоды постнатального онтогенеза.

Литература

1. Варсегова Т. Н. Возрастная динамика морфометрических показателей большеберцового нерва собак / Т. Н. Варсегова // Морфология. – 2012. – Т. 142, № 6. – С. 36–40.
2. Варсегова Т.Н. Морфометрические характеристики большеберцовых нервов собак / Т. Н. Варсегова // Успехи современного естествознания. – 2006. – №7. – С. 67–68.
3. Взаимозависимые изменения аксона и шванновской клетки в процессе реактивной перестройки миелинового волокна / [Т. Н. Кокурина, О. С. Сотников, С. А. Новаковская и др.] // Морфология. – 2013. – Т. 143, № 2. – С. 35–42.
4. Геращенко С. Б. Комп'ютерний морфометричний аналіз мієлоархітектоники периферійних нервів / С. Б. Геращенко // Галицький лікарський вісник. – 2001. – Т. 8, № 3. – С. 31–34.
5. Гусейнова Г. А. Ультраструктурные особенности периферических нервов человека / Г. А. Гусейнова // Астраханский медицинский журнал. – 2007. – № 2. – С. 61–62.
6. Долапчиева С. Д. Морфометрия относительного роста площади сечения аксонов и миелиновых оболочек в корешках спинного мозга и в периферических нервах кролика / С. Д. Долапчиева // Биологические мембраны: Журнал мембранной и клеточной биологии. – 2004. – Т. 21, № 2. – С. 107.
7. Зефирова А. Л. Изменение электрогенеза миелинизированных и немиелинизированных МНВ под влиянием экзогенного оксида азота / А. Л. Зефирова, Л. Л. Каталимов, И. В. Усмендеева [и др.] // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. – 2001. – Т. 131, № 6. – С. 604–608.
8. Кобелян Х. Внутривольное строение мышечно-кожного и большеберцового нервов овец армянской породы / Х. Кобелян, Р. С. Мхитарян, Н. Х. Григорян // Морфология. – 2004. – Т. 126, № 4. – С. 59.
9. Колінко Я. О. Мієлоархітектоніка сідничного нерва щура в нормі / Я. О. Колінко // Актуальні проблеми сучасної медицини: Вісник Української медичної стоматологічної академії. – 2009. – Т. 9, Вип. 4. – С. 129–132.
10. Кузнецова И. В. Некоторые характеристики электрической активности миелинизированных нервных волокон амфибий при совместном действии блокаторов калиевых и натриевых каналов / И. В. Кузнецова, Д. А. Евстигнеев, Н. В. Глухова // Фундаментальные исследования. – 2007. – № 8. – С. 56–57.
11. Максимов Г. В. Исследование демиелинизации нервного волокна с помощью метода динамической фазовой микроскопии / Г. В. Максимов, С. Л. Никандров, Е. С. Лазарева // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. – 2001. – Т. 131, № 5. – С. 539–543.
12. Мельник Н. О. Характеристика структурних змін м'єлінових нервових волокон за умов дем'єлінізації та рем'єлінізації у центральній нервовій системі (ЦНС) / Н. О. Мельник // Карповські читання 2005: Мат-ли II Всеукраїнської наукової конференції «Карповські читання» (12–15 квітня 2005 року). – С. 33–34.
13. Мельчиков А. С. Изменения морфоколичественных показателей проводимости нервного импульса со стороны эфферентных нервных проводников поперечнополосатой мышечной ткани экспериментальных животных при воздействии микроволн / А. С. Мельчиков, Н. М. Мельчикова // Фундаментальные исследования. – 2005. – № 4. – С. 42–43.
14. Морозов В. И. Изменение мышечных нервов голени белых крыс в постнатальном периоде онтогенеза / В. И. Морозов, В. М. Чучков, О. А. Паксютов // Морфология. – СПб., 2002. – Т. 121, № 2. – С. 108.
15. Никольский Е. Е. Молекулярные механизмы передачи информации через синапсы химического типа / Е. Е. Никольский // Казанский медицинский журнал. – 2010. – Т. 91, № 4. – С. 433–437.
16. Ранние реактивные изменения области узловых перехватов миелиновой оболочки МНВ (прижизненное исследование) / [О. С. Сотников, Т. Н. Кокурина, И. А. Соловьёва и др.] // Морфология. – 2011. – Т. 139, №3. – С. 46–50.
17. Сафонова Г. Д. Динамика структурных преобразований в дорсальных корешках спинномозговых нервов у растущих собак / Г. Д. Сафонова, С. В. Панасенко // Морфология. – 2011. – Т. 139, № 3. – С. 36–40.
18. Смирнов А. В. Изменение структуры периферических отделов нервной и эндокринной систем растущего организма под влиянием гиподинамии и гипокинезии / А. В. Смирнов, Д. А. Чернов, Н. Ю. Иванаскене // Морфология. – СПб., 2000. – Т. 117, № 3. – С. 112.
19. Смирнов Я. И. Возрастающая гиподинамия в современном обществе – опасный недуг подрастающего поколения / Я. И. Смирнов, З. Д. Смирнова, В. В. Ефранова [и др.] // Физическая культура и спорт в жизни общества: Мат-лы. междунар. науч. практ. конф. – Челябинск, 2000. – С. 92–94.
20. Ушакова Г. А. Основной белок миелина: структура, свойства, изоформы и посттрансляционные модификации / Г. А. Ушакова, А. Е. Жданкин // APRIORI. Серия : Естественные и технические науки. – 2014. – № 6. – С. 1–11.
21. Щудло М. М. Морфофункциональная характеристика МНВ седалищного нерва собак при удлинении бедренной кости / М. М. Щудло, Н. А. Щудло, И. В. Борисова // Морфология. – 2003. – № 2. – С. 84.

References

1. Varsegova TN. Vozrastnaya dinamika morfometricheskikh pokazateley bol'shebertsovogo nerva sobak. Morfologiya. 2012;142(6):36–40.
2. Varsegova TN. Morfometricheskiye kharakteristiki bol'shebertsovykh nervov sobak. Uspekhi sovremennogo yestestvoznaniya. 2006;:67–8.

3. Kokurina TN, Sotnikov OS, Novakovskaya SA, i dr. Vzaimozavisimyye izmeneniya aksona i shvannovskoy kletki v protsesse reaktivnoy perestroyki miyelinovogo volokna. *Morfologiya*. 2013;143(2):35–42.
4. Gerashchenko SB. Komp'yuterniy morfometrichniy analiz miêloarkhitektoniki periferiynikh nerviv. *Galits'kiy líkars'kiy visnik*. 2001;8(3):31–4.
5. Guseynova GA. Ul'trastrukturnyye osobennosti perifericheskikh nervov cheloveka. *Astrakhanskiy meditsinskiy zhurnal*. 2007;2:61–2.
6. Dolapchiyeva SD. Morfometriya odnositel'nogo rosta ploshchadi secheniya aksonov i miyelinovykh obolochek v koreshkakh spinnoy mozga i v perifericheskikh nervakh krolika. *Biologicheskiye membrany: Zhurnal membrannoy i kletchnoy biologii*. 2004;21(2):107.
7. Zefirov AL, Katalymov LL, Usmendeyeva IV, i dr. Izmeneniye elektrogeneza miyelinizirovannykh i nemiyelinizirovannykh MNV pod vliyaniem ekzogennogo oksida azota. *Byulleten' eksperimental'noy biologii i meditsiny*. 2001;131(6):604–8.
8. Kobelyan X, Mkhitarian RS, Grigoryan NK. Vnutristvol'noye stroyeniye myshechno-kozhnogo i bol'shebertsovogo nervov ovets armyanskoy porody. *Morfologiya*. 2004;126(4):59.
9. Kolínko Ya. O. Miêloarkhitektonika sídnichnogo nerva shchura v normi. Aktual'niy problemi suchasnoy meditsini: *Visnik Ukraïns'koï medichnoï stomatologichnoï akademii*. 2009;9(4):129–32.
10. Kuznetsova IV, Yevstigneyev DA, Glukhova NV. Nekotoryye kharakteristiki elektricheskoy aktivnosti miyelinizirovannykh nervnykh volokon amfibiy pri sovmestnom deystvii blokatorov kaliyevykh i natriyevykh kanalov. *Fundamental'nyye issledovaniya*. 2007;8:56–7.
11. Maksimov GV, Nikandrov SL, Lazareva YeS. Issledovaniye demiyelinizatsii nervnogo volokna s pomoshch'yu metoda dinamicheskoy fazovoy mikroskopii. *Byulleten' eksperimental'noy biologii i meditsiny*. 2001;131(5):539–43.
12. Mel'nik NO. Kharakteristika strukturnikh zmín miêlinovykh nervovykh volokon za umov demielinizatsii ta remielinizatsii u tsentral'niy nervoviy sistemí (TSNS). *Karpovs'ki chitannya 2005: Mat-li II Vseukraïns'koï naukovoi konferentsii «Karpovs'ki chitannya»*. 2005;12–15 kvitnya:33–4.
13. Mel'chikov AS, Mel'chikova NM. Izmeneniya morfokolichestvennykh pokazateley provodimosti nervnogo impul'sa so storony efferentnykh nervnykh provodnikov poperechnopolosatoy myshechnoy tkani eksperimental'nykh zhivotnykh pri vozdeystvii mikrovoln. *Fundamental'nyye issledovaniya*. 2005;4:42–3.
14. Morozov VI, Chuchkov VM, Paksyutov OA. Izmeneniye myshechnykh nervov goleni belykh kryv v postnatal'nom periode ontogeneza. *Morfologiya*. SPb., 2002;121(2):108.
15. Nikol'skiy YeYe. Molekulyarnyye mekhanizmy peredachi informatsii cherez sinapsy khimicheskogo tipa. *Kazanskiy meditsinskiy zhurnal*. 2010;91(4):433–7.
16. Sotnikov OS, Kokurina TN, Solov'yova IA, i dr. Ranniye reaktivnyye izmeneniya oblasti uzlovykh perekhvatov miyelinovoy obolochki MNV (prizhiznennoye issledovaniye). *Morfologiya*. 2011;139(3):46–50.
17. Safonova GD, Panasenko SV. Dinamika strukturnykh preobrazovaniy v dorsal'nykh koreshkakh spinnomozgovykh nervov u rastushchikh sobak. *Morfologiya*. 2011;139(3):36–40.
18. Smirnov AV, Chernov DA, Ivanauskene NYu. Izmeneniye struktury perifericheskikh otdelov nervnoy i endokrinnoy sistem rastushchego organizma pod vliyaniem gipodinamii i gipokinezii. *Morfologiya*. SPb., 2000;117(3):S. 112.
19. Smirnov Yal, Smirnova ZD, Yefranova VV, i dr. Vozrastayushchaya gipodinamiya v sovremennom obshchestve – opasnyy nedug podrastayushchego pokoleniya. *Fizicheskaya kul'tura i sport v zhizni obshchestva : Mat-ly. mezhdunar. nauch. prakt. konf. Chelyabinsk, 2000:92–4*.
20. Ushakova GA, Zhdankin AYe. Osnovnoy belok miyelina: struktura, svoystva, izoformy i posttranslyatsionnyye modifikatsii. *APRIORI. Ser.: Yestestvennyye i tekhnicheskyye nauki*. 2014;6:1–11.
21. Shchudlo MM, Shchudlo NA, Borisova IV. Morfofunktsional'naya kharakteristika MNV sedalishchnogo nerva sobak pri udlinenii bedrennoy kosti. *Morfologiya*. 2003;2:84.

УДК 616.833.5-092.9 : 575.16

ЗМІНИ ТОВЩИНИ МІЄЛІНОВОЇ ОБОЛОНКИ І СТРУКТУРА МІЖВУЗЛОВИХ СЕГМЕНТІВ МІЄЛІНОВИХ НЕРВОВИХ ВОЛОКОН СІДНИЧНОГО НЕРВА ЩУРА В ОНТОГЕНЕЗІ

Попель С. Л.

Резюме. Метою дослідження було вивчення залежності змін окремих параметрів нервових волокон в онтогенезі. Встановлено, що зі збільшенням довжини нерва подовжуються мієлінові сегменти при їхній постійній кількості на одне нервове волокно, що відповідає подовженню міжвузлових сегментів з пропорційним збільшенням довжини і маси тіла тварини. Подовження мієлінового сегмента супроводжується збільшенням калібру нервового волокна, але ці параметри не мають прямо пропорційної залежності. При цьому довжина мієлінового сегмента в нервових волокнах великого калібру була відносно меншою, що визначається коефіцієнтом *g*. Ця тенденція зберігається протягом усього періоду постнатального онтогенезу. Доведено, що товщина мієлінової оболонки визначається коефіцієнтом *g*, при цьому нервові волок-

на молодих щурів мали відносно меншу товщину мієлінової оболонки в аксонах меншого діаметра в порівнянні з дорослими щурами. Зміни товщини мієлінової оболонки відповідають збільшенню розмірів мієлінового сегмента. Це узгоджується з результатами попередніх досліджень, що вказують на подовження мієлінового сегмента зі збільшенням калібру нервових волокон при відсутності подібної закономірності щодо товщини їх мієлінової оболонки.

Ключові слова: нервові волокна; мієлінова оболонка; мієліновий сегмент; постнатальний онтогенез; щури.

UDC 616.833.5-092.9 : 575.16

CHANGES OF THICKNESS OF MYELIN SHEATH AND STRUCTURE OF INTERNODAL SEGMENTS OF MYELIN NERVE FIBERS OF SCIATIC NERVE OF RATS IN ONTOGENESIS

Popel' S. L.

Abstract. The aim of the investigation was to study changes of some parameters of nervous fibers in the ontogenesis. It was determined and established that the increase of nerve length myelin segments protract, that corresponds to the length internodal segments with increase of length and body weight of animal. The length of myelin segment is accompanied by increase of caliber of nervous fiber but these parameters do not have proportional dependence. Thus length of myelin segment in the nervous fibers of large caliber was relatively shorter, that it is determined by the coefficient of g . This tendency is present during all period of postnatal ontogenesis. It is proved, that the thickness of myelin sheath is determined by the coefficient of g , thus the nervous fibers of young rats had relatively the less thickness of myelin shell in axon of less diameter by comparison to adult rats. The changes of thickness of myelin sheath correspond to the increase of sizes of myelin segment. It agrees with the results of previous researches indicative on lengthening of myelin segment with the increase of caliber of nervous fibers in default of a similar conformity to the law in regard to the thickness of their myelin sheath.

50 white rats of seven age groups from new-born to adult age were involved in the research. During histological analysis it was measured length and middle diameter of myelin segment and it was calculated on results measurements on either side from the kernel of neurolemmocytes. Measurements were conducted on the direct areas nervous fibers, in which both internal and external surfaces of myelin sheath come to light as equidistant and parallel segments proper to the generally accepted thickness myelin sheath and long to a few of μm . During ultrathin cuts it was measured the thickness of myelin sheath between the internal and external surfaces of myelin sheath and it was determined the index of form as factor of disparity and deviation from the ideal form of circle and counted all information for the arc measurements based on measurements of circumference of object. Statistical treatment was produced by the methods of not parametric statistics.

It was established that on histograms is multiplied length of nervous fibers and myelin segments with age, proportional to length of body of animal and it was halted at completion of growth of animals, that specifies on the permanent amount of myelin segments during all life and makes on the average 140 myelin segments on one myelin fiber. Thus, diameter of nervous fiber and length of myelin segment was studied during all postnatal ontogenesis of in the same accordance. Dispersion of length of myelin segments is reflected however much a function as the clusters of fibers of certain caliber has dependence of type of linear regress, that reflects ontogenetic adaptation of an organism to corresponding age, increase of correlation of length and caliber of myelin nervous fibers and refutes existence of linear regression of geometrical proportions of myelin segment. Progressive diminishment of myelin segment with the size of diameter of myelin nervous fibers from new-born to the adult organism is proved, that depends on variation of caliber of nervous fiber. It is multiplied the diameter of myelin sheath accordingly to increase of caliber of axons at minimum variation of information accordingly different age periods of ontogenesis and is explained by a tendency to gradual diminishment of coefficient of correlation accordingly in every age group of animals. Thus, thickness of myelin sheath in the nervous fibers of large diameter is less in young animals, than in mature ones.

It is shown that with the increase of thickness of myelin fibers length of myelin segment is relatively shorter, that is determined by the coefficient of « g » and is reserved during all period of postnatal ontogenesis. The thickness of myelin sheath is determined by the coefficient of « g », therefore in young rats the less diameter of myelin sheath in axons of fewer diameters is determined relatively.

Keywords: nervous fibers; myelin sheath; myelin segments; postnatal ontogenesis; rats.

Стаття надійшла 29.01.2017 р.

Рекомендована до друку на засіданні редакційної колегії після рецензування