

ОСОБЕННОСТИ ГИСТОЛОГИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ СТРУКТУР СРЕДНЕГО МОЗГА ПЁСТРОГО ТОЛСТОЛОБИКА

М.С. Козий, И.М. Шерман

Херсонский государственный аграрный университет

Изучены особенности гистологического строения и морфофункциональной организации тектальных структур среднего пёстрого толстолобика. Показана архитектура крыши среднего мозга.

Исследованиям центральной нервной системы гидробионтов посвящено большое количество работ. Имеются сообщения, согласно которым строение головного мозга рыб существенно отличается у разных видов и демонстрирует при этом определенную видоспецифичность [1]. Убедительно доказано, что эта своеобразная специфика формировалась на протяжении продолжительного филогенеза под влиянием соответствующих факторов среды. Существующий факт подтверждается многочисленными данными анатомических и электрофизиологических исследований.

Краткий обзор общего характера относительно особенностей головного мозга и нервной системы у рыб разных систематических и экологических групп свидетельствует о том, что в процессе филогенеза была реализована соответствующая специализация, которая имеет не только внешние, но и внутренние особенности, прослеживающиеся на макроуровне и объективно существующие на микроуровне. Сравнительно-анатомические данные показывают, что появление у рыб хорошо развитого зрительного анализатора привело к формированию в головном мозге оптических путей, концентрирующих афферентный поток в среднем мозге. У рыб все, что связано с функцией зрения, ассоциируется со зрительными долями среднего мозга [4]. Средний мозг у большинства костных рыб по размерам заметно превышает остальные отделы мозга, относительные размеры и степень развития крыши сред-

него мозга (КСМ) у рыб тесно связаны с развитием глаз, размерами сетчатки и ролью зрения в жизни данного вида. В свою очередь, эволюционисты считают усложнение структуры среднего мозга и формирование его проводящих путей важным филогенетическим событием, поскольку оно стимулировало образование новых отделов: промежуточного и полушарий переднего мозга [2, 3].

У большинства костистых рыб КСМ является самым сложным в морфологическом отношении образованием головного мозга [7]. Ряд ранних гистологических исследований рыб был суммирован Ariens Kappers C.U., Huber G.C., Crosby E.C. [6], описавших КСМ костистых рыб как шестислойную структуру: удобством этой классификации являлась однозначность терминологии с обозначениями, принятыми для описания КСМ других классов рыб. По мере дальнейшего совершенствования гистологических методик выяснилось, что тектальные структуры рыб обладают рядом специфических особенностей, значительно отличающих их от структур других классов позвоночных и делающих эту номенклатуру недостаточно удачной [8].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В основу работы легли результаты экспериментальных исследований, проведенных на протяжении 2008–2009 гг. на кафедре рыбоводства ХГАУ. В качестве экспериментального материала при постановке исследований служили особи двухлеток пёстрого толстолобика

(*Aristichthys nobilis*), отловленные в природных условиях. За основу гистологической оценки материала была выбрана структура центральных участков среднего мозга.

Обработку материала проводили с помощью авторского оборудования и оригинальных методик, специально предназначенных для гистологической диагностики тканей гидробионтов [5].

Точные исследования были выполнены с привлечением оптической аппаратуры высокого класса (“E. Leitz — Diaplan”, Plan-Apochromat-100-IRIS; “K. Zeiss — Axioplan”, Plan-Apochromat-100, Германия).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Средний мозг (*mesencephalon*) у большинства костистых рыб отличается крупными размерами. Хорошо развитая крыша среднего мозга представляет собой выпуклое образование (*tectum*), разделенное продольной бороздой на две оптические доли, каждая из которых в вентральной области смыкается с базальной частью среднего мозга — тегментумом (*tegmentum*), в каудальной — с мозжечком, а в ростральной — с *habenula* и дорзальным таламусом. В КСМ происходит афферентный синтез: сюда поступает афферентный поток не только от зрительного анализатора, но и от продолговатого, промежуточного мозга и мозжечка. К ядрам среднего мозга также подходят афферентные пути от органов акустико-латеральной системы, органов обоняния, вкусовых точек, тактильных рецепторов и органов общей химической рецепции, т.е. в среднем мозге собирается и суммируется афферентация со всех сенсорных систем организма. В среднем мозге рыб еще нет красного ядра, тем не менее, этот участок головного мозга имеет прямое отношение к поддержанию мышечного тонуса, о чем свидетельствуют опыты с перерезкой головного мозга выше и ниже среднего отдела [9].

Проявление у рыб хорошо развитого зрительного анализатора привело к формированию в головном мозге оптических путей, концентрирующих афферентный поток в среднем мозге. В КСМ высших рыб, несмотря на ее (в целом) прими-

тивное строение, насчитывают несколько слоев (рис. 1).

КСМ имеет проекции некоторых органов, что доказано при помощи электрической стимуляции ее различных участков. Вдоль медиальной линии, в месте смыкания правой и левой долей КСМ, обе они слегка заворачиваются внутрь, образуя симметричное образование — продольный торус (*torus longitudinalis*), которое не встречается у других позвоночных. Нетипичным для других классов рыб является и наблюдаемое у костистых рыб чрезвычайно мощное развитие заслонки мозжечка (*valvula cerebelli*), которая как бы “распирает” КСМ изнутри, придавая ей своеобразную форму “мешка” (рис. 2).

Отмечено, что у рыб с более развитым зрением, например, пелагических хищников, площадь КСМ может существенно увеличиваться за счет складчатости [9].

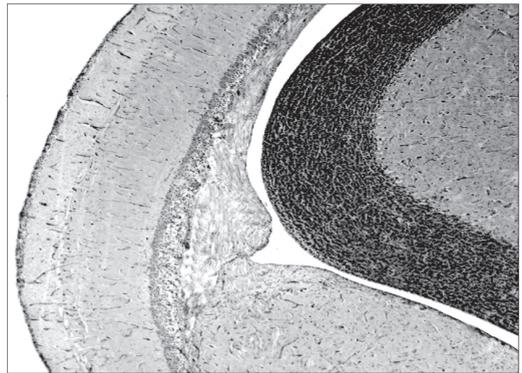


Рис. 1. Крыша среднего мозга двухлетки пёстрого толстолобика. Кармин Майера в модификации. $\times 100$

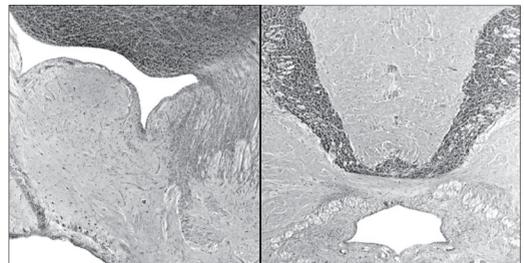


Рис. 2. Продольный торус (*torus longitudinalis*) и заслонка мозжечка (*valvula cerebelli*) двухлетки пёстрого толстолобика. Кармин Майера в модификации. $\times 160$

По сравнению с другими отделами мозга рыб КСМ содержит наибольшее разнообразие типов клеток: около 13 основных типов нейронов, которые подразделяются на ряд более мелких подгрупп, и несколько типов глиальных и эпендимальных клеток. В своё время в КСМ костистых рыб были определены следующие функциональные зоны (слои): 1) “оптический” (*stratum opticum*), сформированный афферентными ретинальными волокнами; 2) поверхностный волокнистый (*stratum fibrosum et griseum superficiale*), содержащий нервные клетки; 3) центральный серый или клеточный (*stratum griseum*), 4) центральный белый, или волокнистый (*stratum album contrale*), 5) перивентрикулярный (*stratum griseum periventriculare*) и 6) волокнистый перивентрикулярный (*stratum fibrosum periventriculare*).

По мере поступления новых данных, а также на основании результатов собственных исследований показано, что КСМ рыб резко отличается от КСМ бесхвостых амфибий преимущественным развитием поверхностных волокнистых и клеточных слоев — особенность, отчетливо коррелирующая с большим развитием у рыб зрительно-аналитических функций по сравнению с амфибиями, у которых, напротив, превалируют функции обонятельно-вкусовые.

Таким образом, согласно современным гистологическим представлениям в КСМ рыб представляется целесообразным выделить следующие четыре взаимно чередующиеся волоконные и клеточные зоны:

1) серая перивентрикулярная. Содержит множество мелких грушевидных нейронов, имеющих длинные апикальные дендриты. Эта зона чрезвычайно велика у молодых особей, у которых она служит основным источником нейробластов, постепенно смещающихся вверх и дифференцирующихся в различные типы нейронов;

2) белая глубинная. Содержит преимущественно эфферентные, ассоциативные и комиссуральные аксоны, а также в своей верхней части некоторое число афферентных волокон, которые по большей части миелинизированы;

3) центральная серая. Содержит наиболее разнообразные типы крупных и мелких нейронов, в том числе пирамидные, ориентированные вертикально, являющиеся эфферентными элементами тектума, и мультиполярные, часть из которых ориентированы горизонтально и являются вставочными клетками. Дендриты и аксоны большого числа клеток образуют в центральной части этой зоны значительную фасцию, так называемый внутренний плексиформный слой, который особенно хорошо выражен в ростральной области КСМ. В окончательной стадии развития эта зона составляет около 2/3 от общей толщины тектума, хотя на более ранних стадиях онтогенеза ее толщина существенно меньше;

4) поверхностная белая и серая. Содержит несколько типов крупных и мелких нейронов, дендриты которых вместе с дендритами нижележащих клеток образуют тонкую прослойку, где, по-видимому, оканчивается основная часть ретинальных волокон.

Указанные элементы КСМ организованы в сложную архитектурную структуру (рис. 3).

В слоях КСМ осуществляются связи между приходящими афферентными волокнами и эфферентными путями, иннервирующими моторные центры нервно-мышечной системы. Существуют также многочисленные взаимные связи КСМ с другими отделами головного мозга, в первую очередь с мозжечком, дорзальным и вентральным таламусом, гипоталамусом

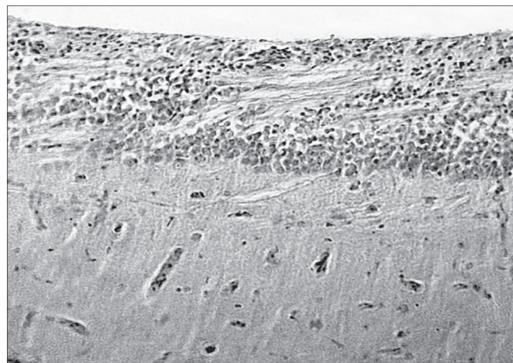


Рис. 3. Цитоархитектоника латерального участка крыши среднего мозга двухлетки пёстрого толстолобика. Гематоксилин Бёмера, фукселин Харта в модификации. $\times 300$

и передним мозгом. Кроме того, обе доли КСМ связаны друг с другом посредством ряда комиссур, важнейшими из которых являются *comissura intertectalis* и *comissura posterior* (рис. 4).

Нами отмечено, что несмотря на определенные различия в толщине слоев и степени развития различных типов нейронов, общая гистологическая

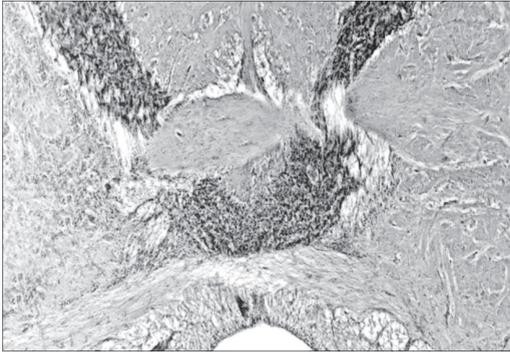


Рис. 4. *Comissura intertectalis* в тегментуме среднего мозга двухлетки пёстрого толстолобика. Кармин Майера в модификации. $\times 160$

картина, наблюдаемая на микросрезках КСМ у различных видов рыб, довольно стереотипна.

ВЫВОДЫ

Появление у рыб хорошо развитого зрительного анализатора привело к формированию в головном мозге оптических путей, концентрирующих афферентный поток в зрительных долях КСМ среднего мозга.

Крыша среднего мозга у костистых рыб состоит из тектума и тегментума. В ней происходит афферентный синтез, т.е. в среднем мозге собирается и суммируется афферентация со всех сенсорных систем рыб.

Согласно современным гистологическим представлениям и результатам собственных исследований, в КСМ костистых рыб представляется целесообразным выделить четыре взаимно чередующиеся волоконные и клеточные зоны: серую перивентрикулярную, белую глубинную, центральную серую, поверхностную белую и серую.

ЛИТЕРАТУРА

1. Будка К.П., Гладкович Р.Г., Максимова Э.В. и др. Нейронтогенез. — М.: Наука, 1985. — 270 с.
2. Гербильский Н.Л. Анализ особенностей и взаимосвязи гистологических и анатомических структур в процессе эволюции и его значение для эволюционной гистологии // Тр. VI Всесоюз. съезда анат., гист. и эмбриол. — К., 1961. — Т. I. — С. 543–547.
3. Гилберт С. Биология развития. — М.: Мир, 1994. — Т. 2. — 235 с.
4. Гусельников В.И., Логинов Б.В. Зрительный анализатор рыб. — М.: Изд-во МГУ, 1976. — 152 с.
5. Козий М.С. Оценка современного состояния гистологической техники и пути усовершенствования изучения ихтиофауны: Монография / М.С. Козий. — Херсон: Олди-плюс, 2009. — 310 с.
6. Ariens Kappers C.U., Huber G.C., Crosby E.C. The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man. Reprinted by Hafner. — N.Y., 1936. — V. 1.
7. Leghissa S. Struttura e connessioni dei tori longitudinali nei Teleostei // Mem. Accad. Sci. — Bologna, 1952.
8. Schwassmann H., Kruger L. Anatomy of visual centers in teleosts // The Central Nervous System and fish behavior, Ed. By D. Ingle. — Chicago-London, 1968.
9. Tuge T. An atlas of the brains of fishes of Japan. — Tokyo, 1967.

ОСОБЛИВОСТІ ГІСТОЛОГІЧНОЇ БУДОВИ Й ФУНКЦІОНАЛЬНОЇ ОРГАНІЗАЦІЇ СТРУКТУР СЕРЕДЬНОГО МОЗКУ СТРОКАТОГО ТОВСТОЛОБИКА

М.С. Козій, І.М. Шерман

Вивчено особливості гістологічної будови й морфофункціональної організації тектальних структур середнього мозку строкатого товстолобика (*Aristichthys nobilis*). Показано архітектоніку даху середнього мозку.

PARTICULARITIES OF HISTOLOGICAL CONSTRUCTIONS AND FUNCTIONAL ORGANIZATION OF THE STRUCTURES OF THE MESENCEPHALON

M. Koziy, I. Sherman

Studied particularities of histological constructions and organizations morpfofunctional of tectum structures of the mesencephalon *Aristichthys nobilis*. Is shown the architectonic of the roofs of the mesencephalon.