

Rozwój przedmurza świni domowej – badania morfologiczne

MAŁGORZATA MATYSEK

Katedra Anatomii i Histologii Zwierząt Wydziału Medycyny Weterynaryjnej UP, ul. Akademicka 12, 20-033 Lublin

Matysek M.

Development of the claustrum in the fetal life of pig – morphological research

Summary

The aim of this study was to trace the development and maturation process of pig's claustrum. The research was conducted on the brains of pigs aged 6, 10, 11, 13 and 16 weeks of fetal life as well as on the brains of newborns aged 1 and 9 days. The observations were made with the light microscope. Slides for the light microscope were coloured with cresil violet according to the Klüver-Barrera method. Cuttings from the head, middle and back part of claustrum were selected. The conducted research showed that the most intense development of pig's claustrum can be observed in fetal brains during the second half of pregnancy. In this period the claustrum starts to take its final shape. Towards the end of pregnancy mature nerve cells equipped with processes begin to appear, while at the earlier stages only processless neuroblasts can be noticed. The conducted research also showed that the claustrum neurogenesis process in pig's brain is finished a couple of days after the birth.

Keywords: claustrum, brain, ontogenic development, pig

Przedmurze (*claustrum*) należy, obok ciała prążkowanego (*corpus striatum*) i ciała migdałowatego (*corpus amygdaloideum*) do jąder kresomózgowia (*nuclei telencephali*). Obecne jest u wszystkich gatunków ssaków, od owadożernych do człowieka, chociaż brak go u stekowców (4). Jest pasmem istoty szarej o grubości ok. 1-2 mm, przyśrodkowo graniczącym z jądrem soczewkowatym (*nucleus lentiformis*), bocznie z korą wyspy (*insula*). Od jądra soczewkowatego przedmurze bardzo wyraźnie oddziela blaszka istoty białej zwana torebką zewnętrzną (*capsula externa*), od wyspy zaś słabo zaznaczona torebka krańcowa (*capsula extrema*).

W przedmurzu wyróżnia się część grzbietową (*pars dorsalis*) oraz część brzuszna (*pars ventralis*). Między nimi znajduje się przewężenie leżące na wysokości bruzdy węchowej bocznej. Grupa komórek zlokalizowanych wokół tej bruzdy, sąsiadująca z korą wyspy nazywana jest przedmurzem grzbietowym lub wyspowym (1, 7, 9, 20). Komórki usytuowane poniżej bruzdy węchowej, obok kory gruszkowej to tzw. przedmurze brzuszne lub przedgruszkowate (7, 9, 20). Ze względu na różnice morfologiczne i czynnościowe pomiędzy obiema częściami wyniki badań ostatnich lat sugerują, aby przedmurze grzbietowe nazywać przedmurzem właściwym (12), a przedmurze brzuszne – jądrem śródgruszkowym (*nucleus endopiriformis*) (23).

Przedmurze w zależności od gatunku zwierzęcia ma różny kształt i wielkość. Najmniej skomplikowaną budowę przedmurza mają owadożerne (5, 13, 19) i gryzoni (8-10, 14, 15) – torebki krańcowa i zewnętrzna są miernie wykształcone lub nawet ich brak, dlatego też przedmurze nie jest wyraźnie wyodrębnione z kory nowej. Charakterystyczny kształt ma przedmurze mięsożernych (6, 8, 9, 16, 17, 22) – u kota jest dużą strukturą, wyglądem przypominającą róg; przedmurze psa jest kształtu nieregularnego trapezu. Najbardziej złożoną budowę posiada przedmurze człowieka (3, 9, 18, 21) – od strony przyśrodkowej gładkie, od strony bocznej mające falistą powierzchnię, dostosowaną do bruzd wyspy.

Przedmurze charakteryzuje też różnorodność neuronów – komórki nerwowe są najczęściej kształtu owalnego lub okrągłego, ale też wrzecionowatego.

Pod względem topograficznym przedmurze można podzielić na trzy części:

- przednią (przekrój wykonany na wysokości spoidła wielkiego)
- środkową (przekrój wykonany na wysokości spoidła przedniego)
- tylną (przekrój wykonany na wysokości hipokampa).

Celem badań było prześledzenie procesu rozwoju i dojrzewania przedmurza w okresie prenatalnym i neonatalnym u świni domowej, określenie jego kształtu

w poszczególnych okresach rozwoju, porównanie tempa jego rozwoju u świni domowej z rozwojem tego obszaru mózgu u człowieka oraz innych gatunków ssaków.

Materiał i metody

Badania przeprowadzone zostały na mózgówiach płodów pochodzących z różnych okresów ciąży świni domowej oraz na mózgówiach noworodków świni domowej, rasy polska biała zwisłoucha, obojga płci. Płody uzyskano z zakładów mięsnych i ubojni, a mózgowia noworodków pochodziły ze sztuk padłych bezpośrednio lub kilka dni po urodzeniu. Wiek płodów określono na podstawie tabeli Baraldiego, w której jest on wyznaczony metodą pomiarów długości czaszkowo-ogonowej płodów. W celu przeprowadzenia zaplanowanych badań zgromadzono płody w wieku 6 tygodni (3 sztuki), 10 tygodni (6 sztuk), 11 tygodni (5 sztuk), 13 tygodni (5 sztuk) i 16 tygodni (7 sztuk) życia płodowego oraz mózgowia noworodka 1-dniowego (5 sztuk) i 9-dniowego (5 sztuk). Obserwacje dotyczące rozwoju przedmurza u płodów i noworodków przeprowadzono w mikroskopie świetlnym. Mózgowia zostały wydobyte z jamy czaszki i utrwalone w formalinie, a następnie odwodnione w alkoholu etylowym i zatopione w bloczki parafinowe, które krojono w płaszczyźnie czołowej na skrawki o grubości 14 μm . Skrawki zabarwiono na obecność komórek nerwowych fioletem krezylowym według zmodyfikowanej metody Klüvera-Barrery.

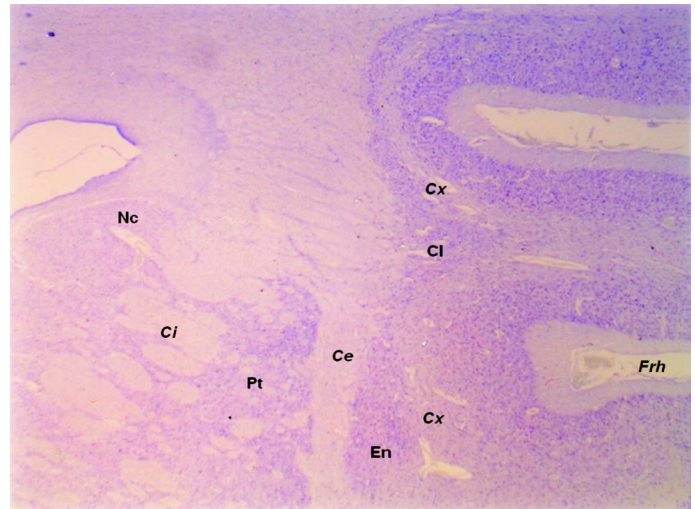
W celu zróżnicowania poszczególnych części przedmurza i zaobserwowania, jak zmienia się ich kształt, do badań morfologicznych wykorzystano skrawki pochodzące z przedniej, środkowej i tylnej części przedmurza.

Wyniki i omówienie

Przedmurze świni domowej położone jest najbardziej bocznie i wysunięte najdalej do przodu spośród jąder kresomózgowia. Biegun przedni przedmurza sięga przed przedni biegun jądra ogoniastego i skorupy, zaś biegun tylny położony jest początkowo na wysokości 1/3 tylnej części skorupy (przednia część przedmurza), a ku tyłowi sięga na wysokość 1/3 przedniej części skorupy (środkowa i tylna część przedmurza). Jest to blaszka istoty szarej od strony przyśrodkowej oddzielona wyraźnie od jądra soczewkowatego za pomocą dobrze wykształconej torebki zewnętrznej, natomiast od strony bocznej słabiej wykształcona torebka krańcowa niezbyt dobrze odgranicza przedmurze od kory wyspy.

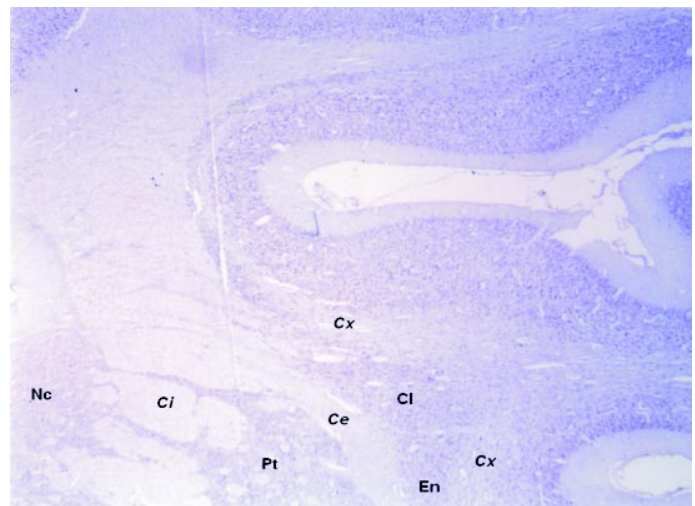
Przedmurze składa się z części grzbietowej, czyli tzw. przedmurza właściwego (*claustrum*) oraz z części brzusznej, czyli jądra śródgruszkowego (*nucleus endopiriformis*). Granica między obu częściami leży na wysokości bruzdy węchowej bocznej, co najlepiej jest widoczne w przedniej części przedmurza. W części środkowej i tylnej całe przedmurze układa się powyżej wspomnianej bruzdy.

Przedmurze właściwe ma kształt trójkąta o podstawie ułożonej nieco skośnie, leżącej na wysokości bruzdy węchowej i długim, wąskim wierzchołku zagiętym



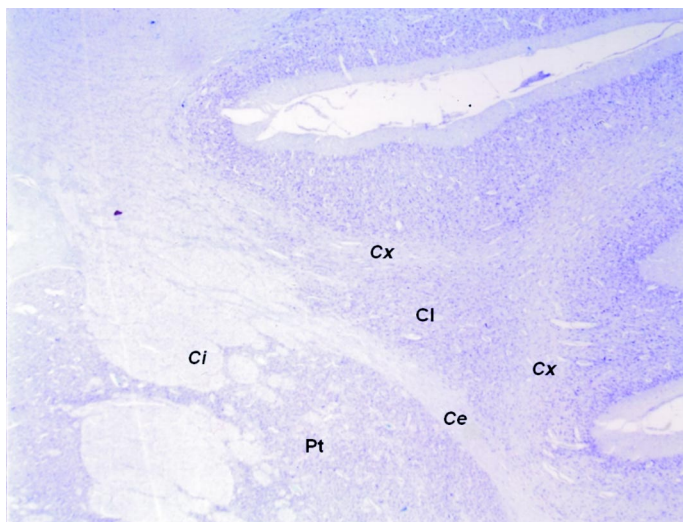
Ryc. 1. Przekrój poprzeczny mózgowia noworodka 1-dniowego. Część przednia przedmurza – przekrój na wysokości spoidła wielkiego (pow. $\times 3,2$)

Wykaz skrótów: Ci – przedmurze właściwe, En – jądro śródgruszkowe, Pt – skorupa, Nc – jądro ogoniaste, Frh – bruzda węchowa, Ce – torebka zewnętrzna, Cx – torebka krańcowa, Ci – torebka wewnętrzna

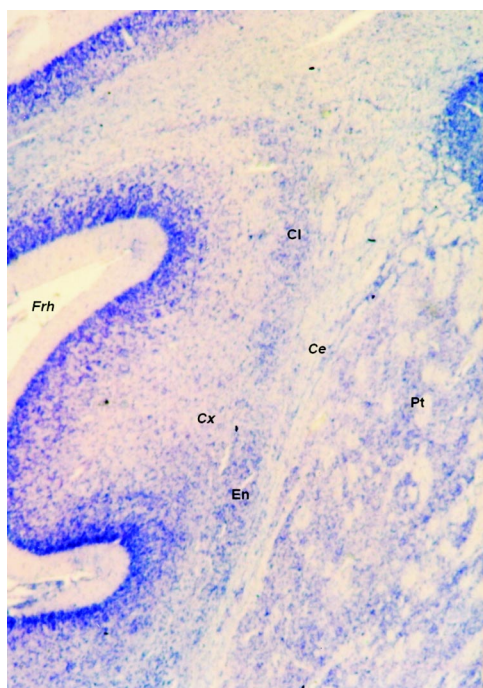


Ryc. 2. Przekrój poprzeczny mózgowia noworodka 1-dniowego. Część środkowa przedmurza – przekrój na wysokości spoidła przedniego (pow. $\times 3,2$)

na zewnątrz, wzdłuż kory wyspy. Jądro śródgruszkowe natomiast jest kształtu owalnego, wyglądem przypomina kroplę, przylega do podstawy przedmurza właściwego. Całość – przedmurze właściwe i jądro śródgruszkowe – jest długa, rozciągnięta, wyraźnie oddzielona od sąsiednich struktur oraz dobrze widoczna, zwłaszcza w przedniej części przedmurza (ryc. 1). Im dalej ku tyłowi przedmurze zmniejsza się, kurczy. W części środkowej przedmurze jest krótsze, część brzuszna jest mniejsza i ściślej połączona z podstawą części grzbietowej, tak że nie ma wyraźnej granicy między obu częściami (ryc. 2). Proces zmiany kształtu i wielkości przedmurza najlepiej można zaobserwować w części tylnej – tu przedmurze jest najmniejsze, widoczne tylko na początkowych przekrojach, ku tyłowi zanika (ryc. 3). Nie można wyodrębnić już jąder



Ryc. 3. Przekrój poprzeczny mózgowia noworodka 1-dniowego. Część tylna przedmurza – przekrój na wysokości hipokampa (pow. $\times 3,2$)



Ryc. 4. Przekrój poprzeczny mózgowia płodu świni domowej – wiek 10 tyg. (pow. $\times 3,2$)

ra śródgruszkowego, a przedmurze właściwe nadal ma kształt trójkąta, ale bez długiego, zakrzywionego wierzchołka.

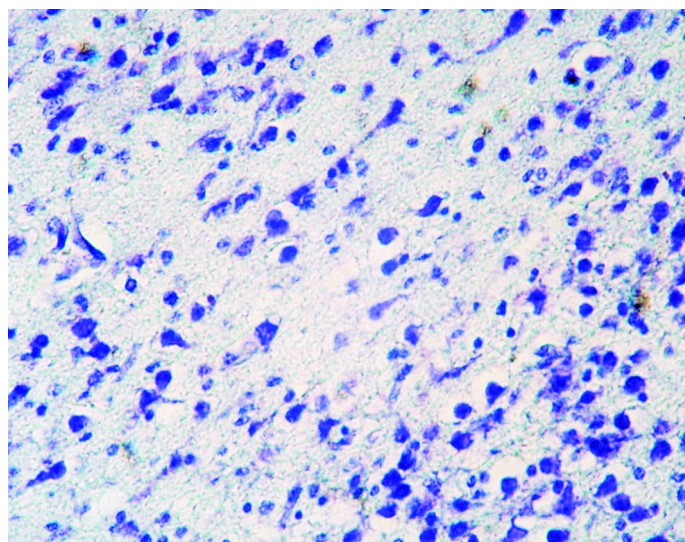
W 6. tygodniu życia płodowego nie można jeszcze dokładnie zróżnicować poszczególnych struktur mózgowia, dlatego niemożliwe jest określenie kształtu rozwijającego się przedmurza, a komórki nerwowe występują w formie młodocianej jako neuroblasty.

U płodów 10-tygodniowych przedmurze jest wąskie, wydłużone, z końcami zagiętymi w kierunku bocznym (ryc. 4). Brak jest wyraźnej granicy między jego częścią grzbietową a brzuszną. Torebki zewnętrzna i krańcowa wyraźnie oddzielają przedmurze od otaczających struktur mózgowia. Neuroblasty są małe – okrągłe lub owalne, z centralnie usytuowanym jądrem;

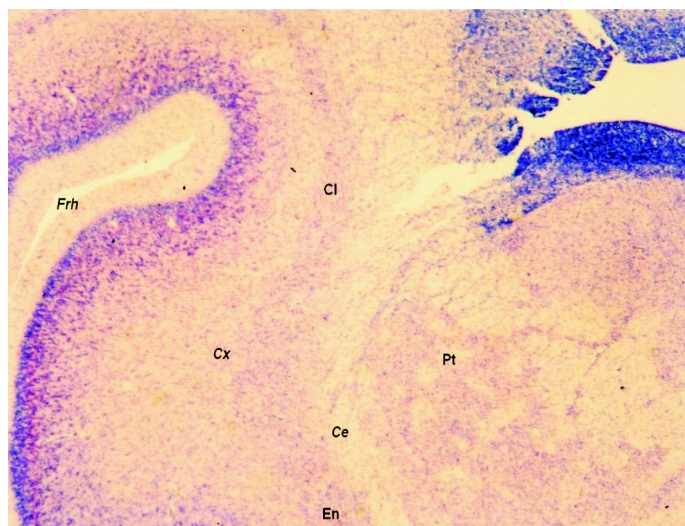
jąderko jest słabo widoczne, na obwodzie znajduje się niewielka ilość cytoplazmy.

W 11. tygodniu życia płodowego przedmurze wygląda podobnie jak w okresie poprzednim: jest wąskie, wydłużone i ma końce zagięte na bok. Nie widać granicy między przedmurzem właściwym a jądrem śródgruszkowym. Torebki są wąskie, ale dobrze oddzielają przedmurze od otaczających struktur. Podobnie jak w poprzednim okresie rozwojowym neuroblasty są małe, okrągłe, ułożone nierównomiernie. Między nimi występują pojedyncze, większe młodociane komórki nerwowe, owalne lub okrągłe, sporadycznie wrzecionowate, z dużym jądrem i dobrze widocznym jądrem (ryc. 5).

W 13. tygodniu życia płodowego zmienia się kształt przedmurza (ryc. 6). Część grzbietowa, szczególnie w swojej dolnej części powiększa się; przypomina trójkąt o wydłużonym, zagiętym na zewnątrz, długim wierzchołku. Od podstawy tego trójkąta bez wyraźnej



Ryc. 5. Fragment przekroju poprzecznego mózgowia płodu świni domowej – wiek 11 tyg. Neuroblasty – część brzuszna przedmurza (pow. $\times 40$)



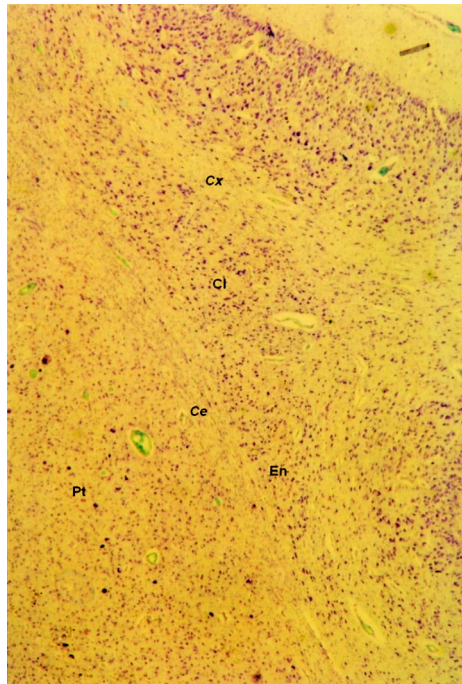
Ryc. 6. Przekrój poprzeczny mózgowia płodu świni domowej – wiek 13 tyg. (pow. $\times 3,2$)

granicy odchodzi część brzuszna przedmurza – długa, wąska, sięgająca do połowy wysokości skorupy. Torebka krańcowa, podobnie jak w poprzednim okresie jest wąska, torebka zewnętrzna natomiast staje się szersza, dlatego też stopień oddzielenia przedmurza od skorupy jest wyraźniejszy. Komórki nerwowe w tym okresie są różnej wielkości. Przeważają małe, okrągłe, z dużym jądrem i dobrze widocznym jąderkiem; na obwodzie jest niewielka ilość cytoplazmy.

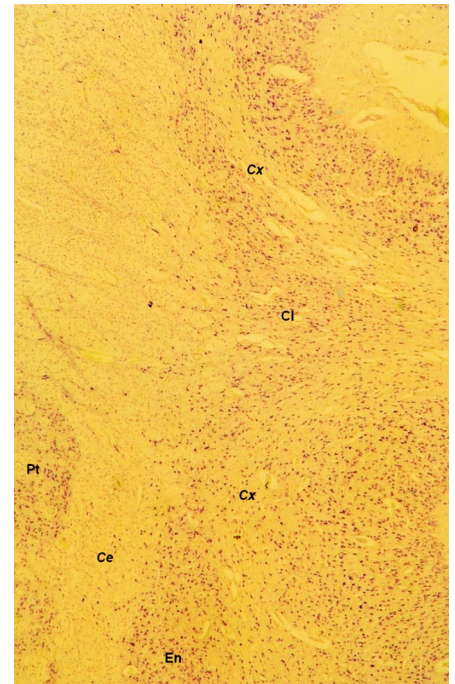
W mniejszej liczbie obecne są tu też duże komórki nerwowe, najczęściej owalne, z dużym, okrągłym jądrem, słabo widocznym jąderkiem i skąpą ilością cytoplazmy na obwodzie.

U płodów 16-tygodniowych przedmurze właściwe ma kształt trójkąta (ryc. 7). Wierzchołek jego jest długi, bocznie zakrzywiony, podstawa natomiast jest lekko wklęsła, a od jej przyśrodkowego kąta, bez wyraźnej granicy, odchodzi jądro śródgruszkowe, kształtem przypominające kropkę. Granica pomiędzy przedmurzem właściwym a jądrem śródgruszkowym jest niewyraźna. Obie torebki – zewnętrzna i krańcowa – są dobrze widoczne; przedmurze jest wyraźnie oddzielone od skorupy i kory wyspy. Komórki nerwowe w 16. tygodniu życia płodowego są duże; mają okrągłe, duże jądro, centralnie ułożone jąderko, na obwodzie dobrze widoczną cytoplazmę (ryc. 8). Pojawiają się wypustki nerwowe. Przeważają komórki owalne; występują też komórki okrągłe, czasami wrzecionowate. Ułożone są nieregularnie, w grupki po 2-4 komórki.

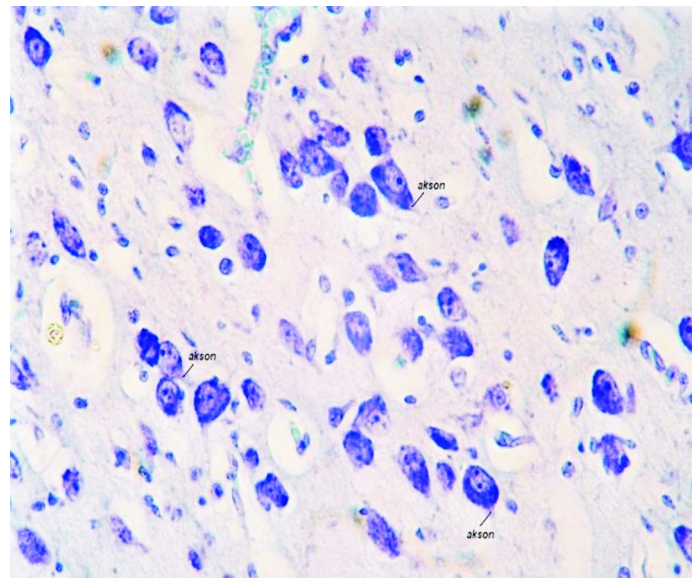
U noworodka 1-dniowego przedmurze jest już strukturą o ustalonym kształcie i znacznych rozmiarach (ryc. 9). Część grzbietowa, czyli przedmurze właściwe, tak jak w poprzednim okresie rozwojowym, wyglądem przypomina trójkąt – podstawa ułożona jest skośnie, kątem bocznym ku górze, na wysokości bruzdy węchowej bocznej, wierzchołek zaś, początkowo gruby, potem cienki, jest długi i zakrzywiony na zewnątrz. Do kąta przyśrodkowego tego trójkąta przylega część brzuszna przedmurza, czyli jądro śródgruszkowe. Jest mniejsze niż przedmurze właściwe, owalne, ma kształt kropki. Granica między obu częściami jest dobrze widoczna. Po stronie przyśrodkowej torebka zewnętrzna oddzielająca przedmurze od skorupy jest wyraźna, szeroka, natomiast torebka krańcowa po stronie bocznej przedmurza jest cieńsza, słabiej wykształcona, dlatego też kontury przedmurza zlewają się z korą wyspy. U noworodka 1-dniowego występują komórki owalne obok komórek o kształtach okrągłych; mają one wyraźne wypustki i dużą ilość ziarni-



Ryc. 7. Przekrój poprzeczny mózgowia płodu świni domowej – wiek 16 tyg. (pow. $\times 3,2$)



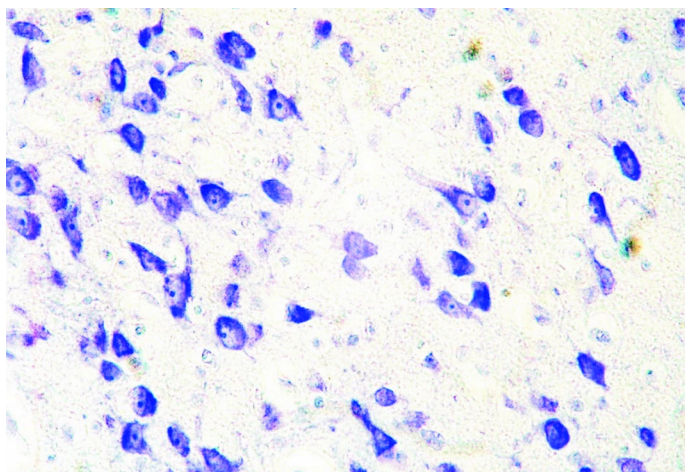
Ryc. 9. Przekrój poprzeczny mózgowia noworodka 1-dniowego (pow. $\times 3,2$)



Ryc. 8. Fragment przekroju poprzecznego mózgowia płodu świni domowej – wiek 16 tyg. Komórki nerwowe – część grzbietowa przedmurza (pow. $\times 40$)

stości w cytoplazmie. Jądra ich są duże, owalne lub okrągłe z dobrze widocznym jąderkiem.

U noworodka 9-dniowego kształt przedmurza pozostaje bez zmian. Przedmurze właściwe ma zarys trójkąta z wydłużonym wierzchołkiem, a u jego podstawy znajduje się jądro śródgruszkowe – owalne, beczułkowate. Granica między częścią grzbietową a brzuszną przedmurza jest niewidoczna. Obie torebki (zewnętrzna i krańcowa) są dobrze wykształcone, przy czym torebka zewnętrzna jest szersza, dlatego też stopień oddzielenia przedmurza od skorupy jest lepiej widoczny. Komórki nerwowe są owalne i okrągłe (w części grzbietowej przedmurza przeważają komórki owalne, w części brzusznej okrągłe), sporadycznie wy-



Ryc. 10. Fragment przekroju poprzecznego mózgowia noworodka 9-dniowego. Komórki nerwowe – część grzbietowa przedmurza (pow. $\times 40$)

stępują komórki o kształcie wrzecionowatym (ryc. 10). Komórki mają duże jądro z dobrze widocznym jąderkiem oraz wyraźne wypustki. Na obwodzie znajduje się duża ilość cytoplazmy. Rozmieszczone są nieregularnie, tworzą mniejsze lub większe skupiska. Przeważają komórki duże i średnie.

Kształt przedmurza u świni domowej jest najbardziej zbliżony do ukształtowania tego jądra u człowieka (3, 9, 18, 21), a także u małpy (9) czy psa (16, 17, 22). Jest ono silnie wydłużone; część grzbietowa, podobnie jak u psa czy przeżuwaczy ma charakterystyczny trójkątny kształt – podstawa jest ustawiona nieco skośnie, wierzchołek natomiast jest bardzo długi, zakrzywiony do boku i zwężający się ku górze (11, 22). Do podstawy tego trójkąta przylega część brzuszna – jest mniejsza niż część grzbietowa, kształtu owalnego, beczułkowatego. Całe przedmurze świni domowej wyglądem przypomina sierp – część grzbietowa to jego ostrze, część brzuszna to rękojeść. Porównując kształt i usytuowanie przedmurza świni domowej, wyraźnie widać podobieństwo z ssakami wyższymi (człowiek, małpa, przeżuwacze, koń, mięsożerne) – jest wydłużone, rozciągnięte, zajmuje znaczną powierzchnię. Ssaki niższe (szczur, królik) natomiast mają znacznie słabiej rozwinięte przedmurze niż świnia domowa; jest ono u nich mniejsze i nie sięga poza otaczające struktury.

W budowie komórkowej przedmurza świni domowej przeważają komórki owalne i okrągłe, rzadziej wrzecionowate. Dojrzałe komórki nerwowe z wypustkami pojawiają się dopiero u płodów 16-tygodniowych, a więc pod koniec ciąży. Wcześniej, u płodów 10-, 11- i 13-tygodniowych obecne są młodociane komórki nerwowe – neuroblasty, nie posiadające jeszcze wypustek nerwowych.

W przeciwieństwie do komórek nerwowych świni domowej, u krowy obecne są neurocyty wielobiegunkowe i trójkątne, czasami wrzecionowate (11). Duża ilość komórek nerwowych znajduje się w części górnej i dolnej przedmurza, w części środkowej natomiast komórki są luźno ułożone. U królika w części przed-

niej i tylnej przedmurza właściwego przeważają neurony piramidopodobne, wielobiegunkowe i wrzecionowate, w środkowej jego części obecne są natomiast neurony owalne (2, 9, 23). W jądrze śródgruszkowym komórki nerwowe są rozmieszczone równomiernie, ale rzadziej niż w przedmurzu właściwym; dominują duże, owalne neurony.

Należy tu zaznaczyć, że u królika największe zmiany, tj. wzrost i dojrzewanie komórek nerwowych obserwuje się w trakcie pierwszego miesiąca po urodzeniu. U szczura wygląda to podobnie – dynamiczne zmiany zachodzą w okresie 5 tygodni po urodzeniu (1). U świni domowej, w porównaniu do królika czy szczura duże zmiany w dojrzewaniu neuronów obserwuje się w okresie okołoporodowym oraz kilkanaście dni po porodzie.

Piśmiennictwo

1. Bayer S. A., Altman J.: Development of the endopiriform nucleus and the claustrum in the rat brain. *Neurosci.* 1991, 45, 391-412.
2. Białowas J., Chadzypanagiotis D.: Structure of the claustrum in rabbits. *Folia Morphol.* Warszawa 1972, 31, 73-81.
3. Braak H., Braak E.: Neuronal types in the claustrum of man. *Anat. Embryol.* 1982, 163, 447-460.
4. Butler A. B., Molnar Z., Manger P. R.: Apparent absence of claustrum in monotremes: Implications for forebrain evolution in Amniotes. *Brain Behav. Evol.* 2002, 60, 230-240.
5. Dinopoulos A., Papadopoulos G. C., Michaloudi H., Parnavelas J. G., Uylings H. B. M., Karamanlidis A. N.: Claustrum in the hedgehog (*Erinaceus europaeus*) brain: cytoarchitecture and connections with cortical and subcortical structures. *J. Comp. Neurol.* 1992, 316, 187-205.
6. Druga R.: The claustrum of the cat (*Felis domestica*). *Folia Morphol. Praha* 1966, 14, 7-18.
7. Gomez-Urguio S. M., Gutierrez-Ibarluzea I., Bueno-Lopez J. L., Reblet C.: Percentage incidence of γ -aminobutyric acid neurons in the claustrum of the rabbit and comparison with the cortex and putamen. *Neurosci. Lett.* 2000, 282, 177-180.
8. Jakubowska-Sadowska K., Morys J., Sadowski M., Kowiański P., Karwacki Z., Narkiewicz O.: Visual zone of the claustrum shows localizational and organizational differences among rat, guinea pig, rabbit and cat. *Anat. Embryol.* 1998, 198, 63-72.
9. Kowiański P., Dziewiątkowski J., Kowiańska J., Morys J.: Comparative anatomy of the claustrum in selected species: a morphometric analysis. *Brain Behav. Evol.* 1999a, 53, 44-54.
10. Kowiański P., Lipowska M., Morys J.: The piriform cortex and the endopiriform nucleus in the rat reveal generally similar pattern of connections. *Folia Morphol.* Warszawa 1999b, 58, 9-19.
11. Krakowska I., Jastrzębski M.: Ontogenic development of claustrum in a cow. *Folia Morphol.* Warszawa 1996, 55, 356-358.
12. Krettek J., Price J. L.: Projections from amygdaloid complex to the cerebral cortex and thalamus in the rat and cat. *J. Comp. Neurol.* 1977, 172, 723-753.
13. Künzle H., Radtke-Schuller S.: Cortical connections of the claustrum and subjacent cell groups in the hedgehog tenrec. *Anat. Embryol.* 2001, 203, 403-415.
14. Legaz I., Olmos L., Real A. M., Guirado S., Davila S., Medina L.: Development of neurons and fibers containing calcium binding proteins in the pallial amygdala of mouse, with special emphasis on those of the basolateral amygdalar complex. *J. Comp. Neurol.* 2001, 488, 492-513.
15. Lipowska M., Kowiański P., Majak K., Jagalska-Majewska H., Morys J.: The connections of the endopiriform nucleus with the insular claustrum in the rat and rabbit. *Folia Morphol.* Warszawa 2000, 59, 77-83.
16. Maciejewska B., Morys J., Berdel B., Narkiewicz O.: Insular claustrum of the dog – a morphometric investigations of cellular structure. *Folia Morphol.* Warszawa 1994, 53, 209-219.
17. Miodoński R.: The claustrum in the dog brain. *Acta Anat.* 1975, 91, 409-422.
18. Morys J., Berdel B., Maciejewska B., Sadowski M., Sidorowicz M., Kowiańska J., Narkiewicz O.: Division of the human claustrum according to its architectonics, morphometric parameters and cortical connections. *Folia Morphol.* Warszawa 1996, 55, 69-82.
19. Narkiewicz O., Mamos L.: Relation of the insular claustrum to the neocortex in insectivora. *J. Hirnforsch.* 1990, 31, 623-633.
20. Reblet C., Alejo A., Blanco-Santiago R. I., Mendizabal-Zubiaga J., Fuentes M., Bueno-Lopez J. L.: Neuroepithelial origin of the insular and endopiriform parts of the claustrum. *Brain Res. Bull.* 2002, 57, 495-497.
21. Sai H.: Studies on the human claustrum. *Arch. Hist. Jap.* 1957, 11, 483-502.
22. Tengerowicz M.: Morfologia i topografia przedmurza (claustrum) w mózgu psa. *Acta Biol. Cracov.* 1960, 3, 105-113.
23. Wójcik S., Dziewiątkowski J., Kowiański P., Ludkiewicz B., Jagalska-Majewska H., Morys J.: Qualitative and quantitative study of the postnatal development of the rabbit claustrum. *Int. J. Devl. Neurosci.* 2002, 20, 113-123.

Adres autora: dr Małgorzata Matysek, ul. Emancypantek 3/26, 20-636 Lublin; e-mail: gosia_km@wp.pl