

ACTA SCIENTIARUM POLONORUM

Czasopismo naukowe założone w 2001 roku przez polskie uczelnie rolnicze

Medicina Veterinaria

Weterynaria

Veterinary Medicine

9(2) 2010



Bydgoszcz Kraków Lublin Olsztyn
Poznań Siedlce Szczecin Warszawa Wrocław

Rada Programowa *Acta Scientiarum Polonorum*

Janusz Falkowski (Olsztyn), Florian Gambuś (Kraków),
Franciszek Kluza (Lublin), Bogdan Lasota (Szczecin), Wiesław Nagórko (Warszawa),
Janusz Prusiński (Bydgoszcz), Jerzy Sobota (Wrocław) – przewodniczący,
Stanisław Socha (Siedlce), Waldemar Uchman (Poznań)

Rada Naukowa serii *Medicina Veterinaria*

Miroslav Baran (Koszyce, Słowacja), Ryszard Bobowiec (Lublin),
Carlos Castrillo (Saragossa, Hiszpania), Andrzej Depta (Olsztyn),
Øystein Sjaastad (Oslo, Norwegia), Jacek Szczawiński (Warszawa),
Wojciech Zawadzki (Wrocław) – przewodniczący,
Agnieszka Króliczewska (Wrocław) – sekretarz

Opracowanie redakcyjne i korekta:

Anna Piskor

Elżbieta Winiarska-Grabosz

Łamanie

Alina Gebel

Projekt okładki

Daniel Morzyński

ISSN 1644-0676

*Wydanie publikacji dofinansowane ze środków
Uniwersytetu Przyrodniczego we Wrocławiu*

© Copyright by Wydawnictwo Uniwersytetu Przyrodniczego we Wrocławiu,
Wrocław 2010

Redaktor Naczelny – prof. dr hab. Andrzej Kotecki
ul. Sopocka 23, 50-344 Wrocław, tel./fax 71 328-12-77
e-mail: wyd@up.wroc.pl <http://www.up.wroc.pl>

Nakład 200 + 16 egz. Ark. wyd. 3,4. Ark. druk. 3,0
Druk i oprawa: F.P.H. „ELMA”

MORFOLOGIA I ROZWÓJ JĘZYKA U ŚWINI W OKRESIE PRENATALNYM. CZĘŚĆ I

Maciej Janeczek

Uniwersytet Przyrodniczy we Wrocławiu

Streszczenie. Badania przeprowadzono na 100 płodach świń pochodzących z różnych faz okresu płodowego. Przeprowadzono analizę makroskopową i badania morfometryczne. Stwierdzono, że wzrost całkowitej długości języka ma charakter liniowy, a proporcje pomiędzy poszczególnymi częściami anatomicznymi języka ustalają się między 52. a 59. dniem życia płodowego. Płeć płodu nie miała wpływu na żadną badaną cechę kwalitatywną ani kwantytatywną.

Słowa kluczowe: język, rozwój, świnia

WSTĘP

Język jest narządem, który występuje u większości zwierząt kręgowych. W toku ewolucji powstały różne jego formy dostosowane do środowiska, funkcji i sposobu pobierania pokarmu przez zwierzęta. U poszczególnych gatunków zwierząt bierze on udział m.in. w pobieraniu pokarmu, odbiorze wrażeń smakowych, pielęgnacji okrywy włosowej, termoregulacji i orientacji w terenie [König i Liebich 2008, Auffenberg 1972]. U człowieka, obok wielu innych funkcji, wchodzi w skład aparatu mowy [Drenckhan i Zenker 1994]. Współczesna wiedza o rozwoju i budowie języka jest stosunkowo szeroka. Brakuje jednak badań obejmujących całościowo okres pomiędzy 52. a 114. dniem życia płodowego u świni. Jest to faza izometryczna rozwoju płodowego, w której przebiegają intensywne procesy wzrostu i ostatecznego kształtowania się narządu, tak że po porodzie może on od razu spełniać przypisane mu funkcje. Rozwój języka jest tematem niezwykle szerokim, obejmuje zagadnienia związane z jego poszczególnymi częściami składowymi i ich wzajemnymi relacjami. Pobieranie pokarmu od matki możliwe jest jedynie wtedy, kiedy język osiągnie określony poziom rozwoju. U świni jest on wyposażony w specjalne struktury anatomiczne – brodawki brzeżne, które zanikają po zakończeniu okresu ssania. Ponadto wykształcony zostaje narząd smaku w stopniu pozwalającym na odbiór i analizę bodźców smakowych. Niezwykle ważny jest także proces dojrzewania i wzrostu włókien mięśniowych do stopnia umożliwiającego odpowiednią

Adres do korespondencji – Corresponding author: Maciej Janeczek, Katedra Biostruktury i Fizjologii Zwierząt, Uniwersytet Przyrodniczy we Wrocławiu, ul. Kozuchowska 1/3, 51-613 Wrocław, e-mail: maciej.janeczek@up.wroc.pl

motorykę – aby język mógł przy współdziałaniu podniebienia twardego, policzków oraz warg przyczynić się do wytwarzania ujemnego ciśnienia w jamie ustnej i tym samym umożliwić akt ssania. Istnieje cały szereg problemów, jak choćby pochodzenie mięśni własnych języka i związana z tym migracja mioblastów z somitów potylicznych, nie do końca poznanych. Pewne procesy rozwojowe, jak np. kształtowanie się brodawek języka czy proces rogowacenia nabłonka, okazują się być swoiste gatunkowo. Wydaje się zatem zasadne poznanie dynamiki rozwoju oraz zmian, jakie zachodzą w tym czasie w języku.

MATERIAŁ I METODY

Materiał badawczy stanowiło 100 płodów świń. Płody pochodziły od z jednej z ferm wielkotowarowych, co gwarantowało identyczne warunki zootechniczne (system utrzymania, żywienie) oraz zoohigieniczne. Materiał był jednolity pod względem genetycznym. Płody pochodziły od loch pzb x wbp oraz wbp x pzb krytych knurami rasy duroc i hampshire ewentualnie ich mieszańców z rasą pietrain. Do zapłodnienia dochodziło zawsze na drodze inseminacji [Szyńciewicz i in. 2000]. Na podstawie dokumentacji hodowlanej można było dokładnie określić wiek płodów. Ponadto wiek płodów potwierdzano za pomocą metod Marrable'a [1971] oraz Latshawa [1987]. Ustalono następujące grupy wiekowe: I – 52., 53. dzień życia płodowego; II – 59., 60. dzień płodowego; III – 70., 80. dzień płodowego; IV – 90., 97. dzień płodowego; V – 105., 114. dzień płodowego. W badaniach posłużono się metodą przekrojów populacyjnych [Bożiłow i in. 1980, Pospieszny 1993]. Badania przeprowadzono, stosując metody preparacji makroskopowej z zastosowaniem lupy (powiększenie 3x) i mikroskopu stereoskopowego Ecotone EVB 200 (powiększenie do 15x). Wykorzystano w nich takie metody jak skeletotopia, holotopia i syntopia. Określono topografię języka w jamie ustnej oraz jego relacje z poszczególnymi jej składowymi. Długość płodów zmierzono za pomocą miarki metrycznej z dokładnością do 1 mm (grupy II–V) oraz suwmiarki elektronicznej z dokładnością do 0,1 mm (grupa I). Pomiarów języka dokonano, stosując suwmiarkę elektroniczną. Wykonano następujące pomiary: 1 – długość płodów; 2 – długość całkowita języka (ryc. 1); 3 – szerokość języka w ½ długości całkowitej języka (ryc. 2); 4 – długość wierzchołka języka (ryc. 1); 5 – długość trzonu języka (ryc. 1); 6 – długość korzenia języka (ryc. 1); 7 – zasięg brodawek brzeżnych w kierunku doogonowym (ryc. 2), długość grzbietu języka (ryc. 2). Określono także kąt nachylenia brodawek okolonych względem osi poprzecznej języka (ryc. 3). Wykorzystane w pracy wyniki liczbowe są średnią arytmetyczną z trzech kolejnych pomiarów każdej badanej cechy.

Każdą cechę badano z uwzględnieniem płci. Obliczono średnią arytmetyczną \bar{x} (wartość przeciętna) wszystkich badanych cech.

$$\bar{x} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i$$

x_i – wartość i-tego pomiaru.

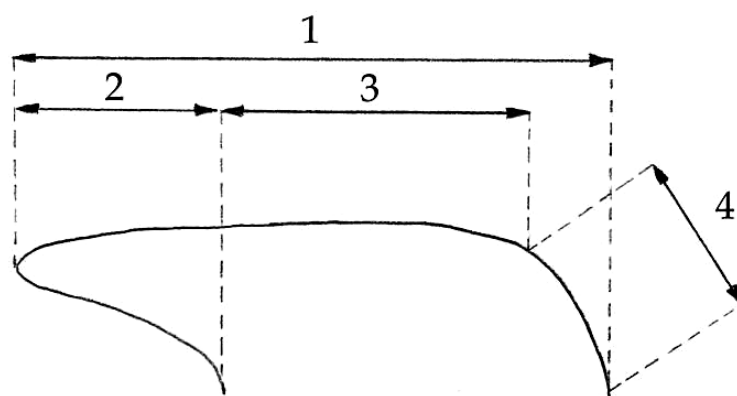
We wszystkich badanych grupach obliczono także odchylenie standardowe S .

$$S = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (\bar{x} - x_i)^2}$$

S – odchylenie standardowe w próbie.

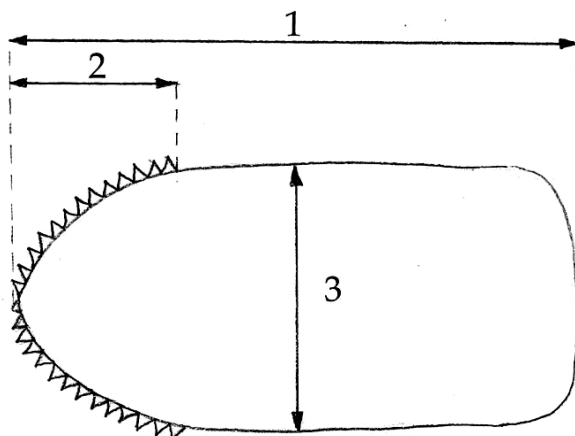


Fot. 1. Języki płodów
Phot. 1. Tongues of foetuses



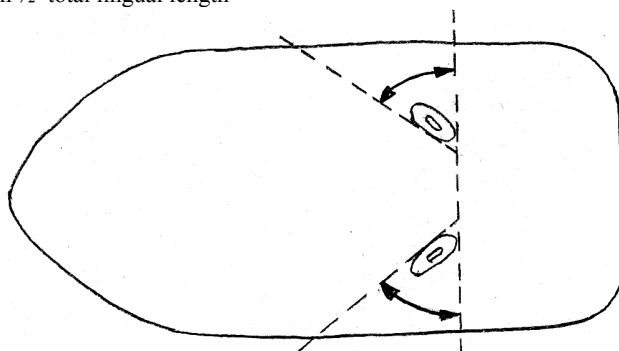
Ryc. 1. 1 – długość całkowita języka; 2 – długość wierzchołka języka; 3 – długość trzonu języka;
4 – długość korzenia języka

Fig. 1. 1 – total lingual length; 2 – length of the lingual apex; 3 – length of the lingual body; 4 –
length of the lingual root



Ryc. 2. 1 – długość powierzchni grzbietowej języka; 2 – zasięg brodawek brzeżnych; 3 – szerokość języka w ½ długości

Fig. 2. 1 – length of the dorsum linguae; 2 – range of the marginal papillae; 3 – width of the tongue in ½ total lingual length



Ryc. 3. Kąt nachylenia brodawek okolonych względem osi poprzecznej języka
Fig. 3. Angle between vallate papillae and transverse axis of the tongue

Obliczano także współczynnik korelacji R .

$$R = \frac{\text{cov}(X, Y)}{S_x \cdot S_y}$$

cov – kowariancja,

R – współczynnik korelacji między dwoma zbiorami danych.

$$\text{cov}(X, Y) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (\bar{x} - x_i) \cdot (\bar{y} - y_i)$$

W celu obliczenia istotności różnic pomiędzy samicami a samcami we wszystkich badanych cechach wykonano test hipotezy o równości odchyłeń standardowych w obu populacjach.

$$H_1: \sigma_1 = \sigma_2$$

$$F_{obl.} = \frac{\frac{n_1}{n_1 - 1} \cdot S_1^2}{\frac{n_2}{n_2 - 1} \cdot S_2^2}$$

Następnie, po interpretacji wyniku za pomocą kwantyli rozkładu Snedecora: $F(1 - 0,5\alpha, n_1 - 1, n_2 - 1)$, sprawdzano hipotezę o równości przeciętnych wartości w grupach ($H: L_{p1} = L_{p2}$) za pomocą testu t-Studenta.

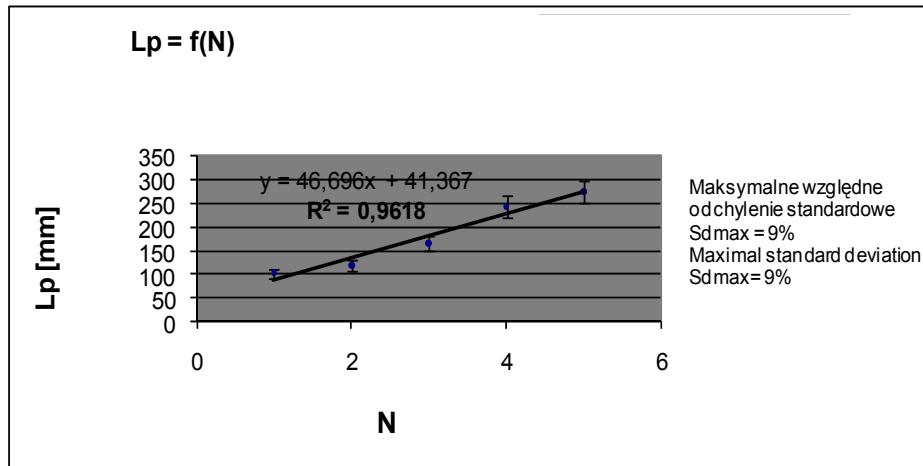
$$t_{obl.} = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{\sqrt{\frac{n_1 \cdot S_1^2 + n_2 \cdot S_2^2}{n_1 + n_2 - 2} \cdot \frac{n_1 + n_2}{n_1 + n_2}}}$$

WYNIKI

Wzrost długości płodów, szerokości języka w połowie długości oraz stosunek długości języka do długości płodu przedstawiono na wykresach 1, 3, 4.

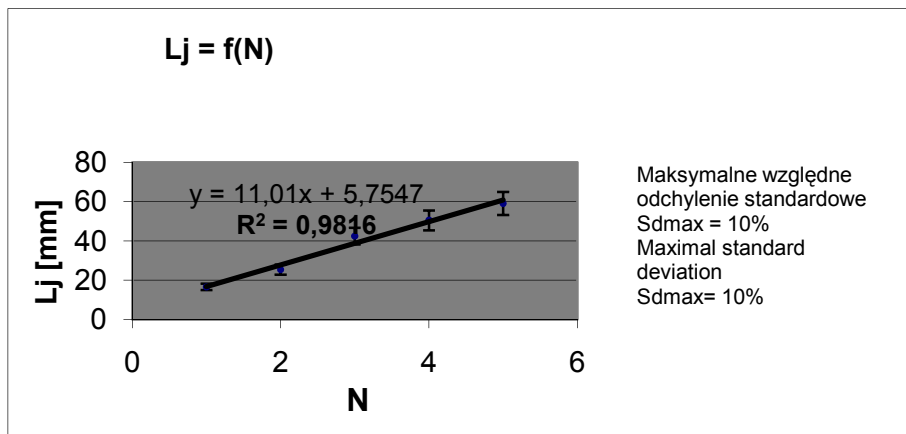
Kształt języka u płodów z najmłodszej grupy wiekowej można określić jako podłużny i wąski (fot. 1). Całkowicie mieścił się on w obrębie jamy ustnej. Obie krawędzie jego wierzchołka oraz koniuszek wierzchołka znajdowały się w przedścionku wargowym i policzkowym jamy ustnej. Wierzchołek języka był ostro zakończony. Powierzchnia dogrzbietowa języka, powierzchnia dobrzuszna języka, a także obie jego krawędzie były gładkie. Przez środek grzbietu języka, wzdłuż jego długiej osi, przebiegało wyniesienie, które w tylnej części grzbietu języka zanikało. Jamy podjęzykowe boczne były bardzo wąskie. Długość jamy podjęzykowej wierzchołkowej odpowiadała długości wierzchołka języka. W jamie podjęzykowej widoczne było wędzidełko języka w postaci podłużnego, podwójnego fałdu błony śluzowej ułożonego w płaszczyźnie pośrodkowej, łączącego dobrzuszna powierzchnię wierzchołka języka z dnem jamy ustnej właściwej. Długość całkowita języka w tej grupie wiekowej wynosiła 16,55 mm; długość wierzchołka – 3,16 mm, trzonu – 11,6 mm, a korzenia języka – 1,81 mm; szerokość języka – 5,12 mm.

Język u płodów z II grupy wiekowej był podłużny, wąski i całkowicie mieścił się w obrębie jamy ustnej. Krawędzie oraz koniuszek wierzchołka języka znajdowały się, podobnie jak u płodów młodszych, w obszarze przedścionków wargowego oraz policzkowego jamy ustnej. Subiektywnie oceniając, wierzchołek języka był mniej ostry niż u płodów młodszych. Przez środek grzbietu języka, wzdłuż jego osi długiej, przebiegała, wyniosłość, która zanikała w tylnej części grzbietu języka. W doogonowej części grzbietu języka widoczne były, przy zastosowaniu mikroskopu stereoskopowego, brodawki okolone położone w jednej linii. Kąt ich nachylenia względem linii poprowadzonej w poprzek języka wynosił 45° . Obraz wędzidełka był analogiczny do jego morfologii opisanej u płodów młodszych. Długość całkowita języka w tej grupie wiekowej wynosiła 25,37 mm; długość wierzchołka – 6,96 mm, trzonu – 13,96 mm, natomiast korzenia języka – 4,4 mm; szerokość języka – 5,12 mm.



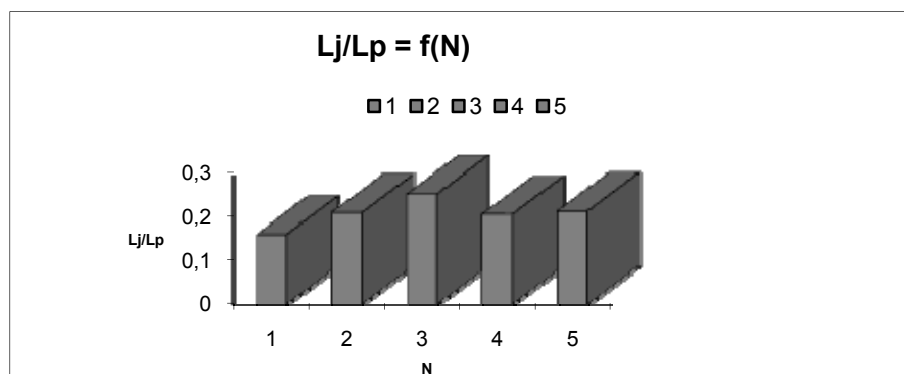
Wykres 1. Długość płodów
Diagram 1. Length of foetuses

L_p – długość płodu
 L_p – length of foetus



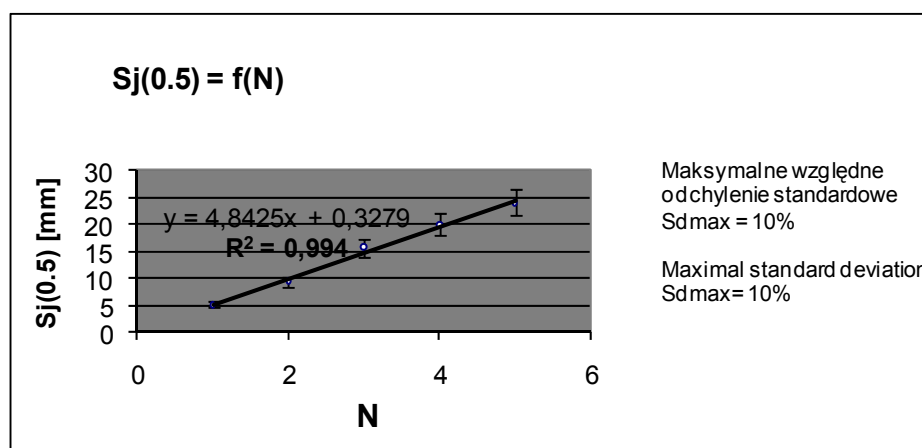
Wykres 2. Długość całkowitej języka
Diagram 2. Total lingual length

L_j – długość całkowita języka
 L_j – total lingual length



Wykres 3. Stosunek długości języka do długości płodu
Diagram 3. Proportion between lingual length and foetus length

Lj – długość języka; Lj – lingual length
Lp – długość płodu; Lp – foetus length

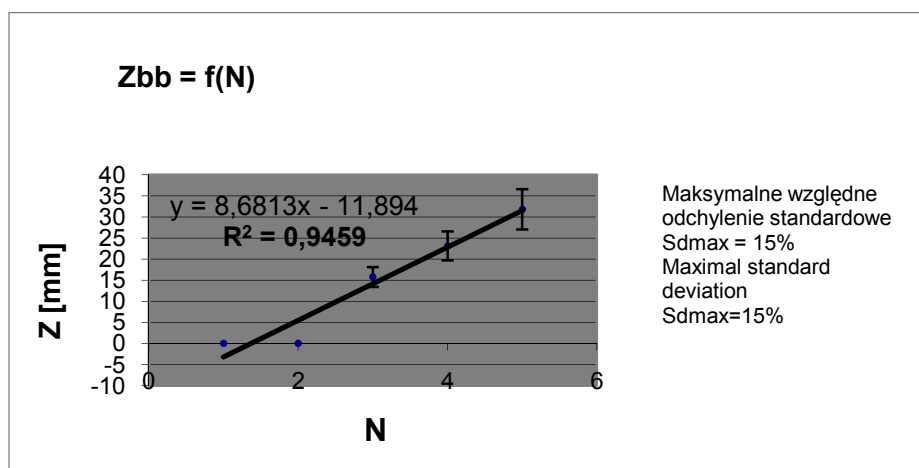


Wykres 4. Szerokość języka w połowie długości
Diagram 4. Lingual width in half length

Sj – szerokość języka w połowie długości
Sj – the lingual width in half length

Język płodów z III grupy wiekowej był wąski, podłużny. Na jego środku, wzdłuż osi długiej, nieuzbrojonym okiem można było dostrzec brodawki brzeżne, okolone oraz grzybowate. Brodawki brzeżne znajdowały się na przednich krawędziach wierzchołka oraz trzonu języka. Były to twory bardzo liczne, wystające poza obrys krawędzi języka, których wierzchołki skierowane były na boki. Brodawki okolone obserwowano, wraz z otaczającymi je rowkiem i wałem, w tylnej części grzbietu języka. Były one ułożone symetrycznie, pod kątem 45° względem linii poprowadzonej w poprzek języka. Brodawki grzybowate z kolei widoczne były jako liczne, bardzo drobne wzniesienia na grzbiecie

języka. Zlokalizowane były one donosowo od brodawek okolonych na grzbiecie języka, a także na jego powierzchniach bocznych. Jama podjęzykowa wierzchołkowa była zdecydowanie dłuższa i szersza niż u płodów z grup wiekowych I i II. Jama podjęzykowa boczna była wąska, ale jej długość wzrosła. Wędzidełko języka rosło relatywnie równomiernie wraz ze wzrostem całego języka. Długość całkowita języka w tej grupie wiekowej wynosiła 42,44 mm; długość wierzchołka – 10,13 mm, trzonu – 25,36 mm, a korzenia języka – 7,05 mm; z kolei szerokość języka – 15,67 mm; zasięg brodawek brzeżnych – 15,77 mm.



Wykres 5. Zasięg brodawek brzeżnych
 Diagram 5. The range of marginal papillae

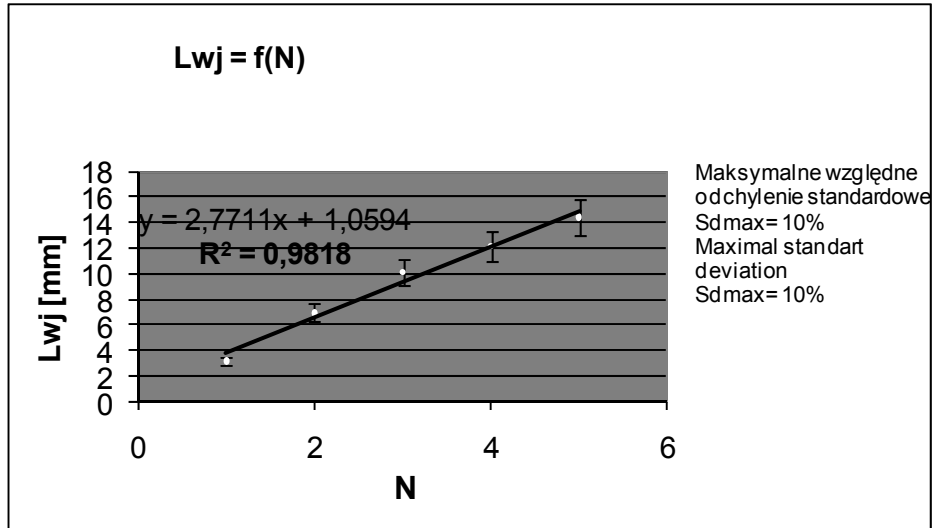
Język u płodów z IV grupy wiekowej miał kształt podłużny, odpowiadający kształtowi jamy ustnej. Jego wierzchołek był w kształcie trójkąta, którego wierzchołek skierowany był donosowo. Jego część oraz fragment krawędzi bocznych języka wystawały do przedsionków wargowego i policzkowego jamy ustnej. Subiektywnie bardzo duże brodawki brzeżne znajdowały się na powierzchniach bocznych wierzchołka i trzonu języka. Były one największe spośród obserwowanych brodawek języka. Zlokalizowane były zarówno na wierzchołku, jak i trzonie języka. Wystawały poza obrys krawędzi języka, a ich wierzchołki kierowały się na boki. Wzrost zasięgu brodawek brzeżnych przedstawiono na wykresie 5. Nie stwierdzono występowania asymetrii w długości odcinków brzegu lewego i prawego języka, na których występowały brodawki brzeżne. Można było gołym okiem zaobserwować dużą ilość brodawek grzybowatych na powierzchni grzbietowej 2/3 przednich języka. Widoczne były również dwie brodawki okolone, ułożone symetrycznie pod kątem 45° względem długiej osi języka. Brodawki okolone położone były w jednej linii, na granicy 2/3 przednich i 1/3 tylnej długości języka. Na grzbiecie języka za brodawkami okolonymi obecne były liczne fałdy błony śluzowej. Jama podjęzykowa wierzchołkowa doogonowo ograniczona była przez wędzidełko języka łączące powierzchnię dobrzuszną języka z dnem jamy ustnej właściwej, a doczaszkowo przez dziąsło. Obraz morfologiczny wędzidelka języka nie uległ zmianie w stosunku do płodów z III grupy wiekowej, przy czym było ono relatywnie większe. Zaobserwować można było kły żuchwy i szczęki. Donosowo od kłów widoczne były

okrajki. Długość całkowita języka płodów z tej grupy wiekowej wynosiła 50,49 mm; długość wierzchołka – 12,18 mm, trzonu – 25,36 mm, a korzenia języka – 7,05 mm; szerokość języka – 15,67 mm; zasięg brodawek brzeżnych – 23,13 mm.

Obraz języka w najstarszej, V grupie wiekowej odpowiadał obrazowi opisanemu u płodów z IV grupy wiekowej. Brodawki okolone względem linii poprowadzonej w poprzek języka były nachylone pod kątem 45°. Długość całkowita języka płodów z tej grupy wiekowej wynosiła 59,04 mm; długość wierzchołka – 14,4 mm, trzonu – 34,36 mm, a korzenia języka – 10,26 mm; szerokość języka – 24,05 mm; zasięg brodawek brzeżnych – 31,83 mm.

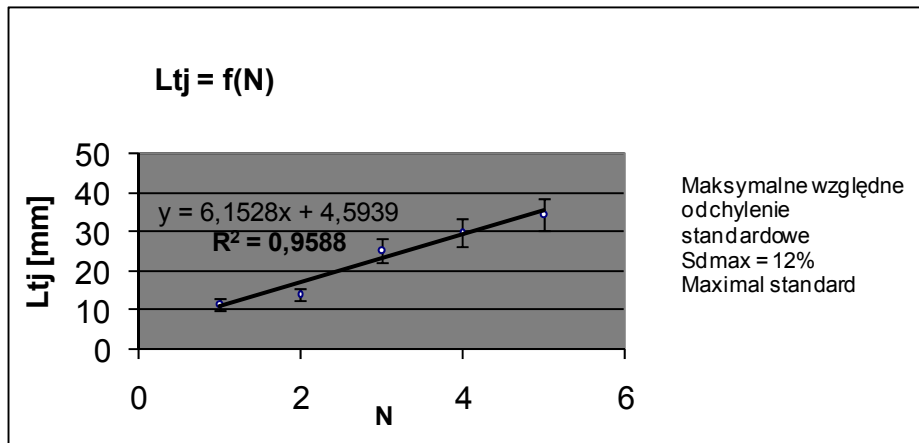
DYSKUSJA

Język u wszystkich badanych płodów, we wszystkich badanych grupach wiekowych znajdował się w obrębie jamy ustnej. W badanym okresie życia prenatalnego język rośnie już wolniej od zuchwy, co powoduje, że mieści się całkowicie w jamie ustnej [Bieleńska-Osuchowska 2004]. Jednak w początkowym okresie swojego rozwoju rośnie on szybciej niż zuchwa i dlatego też wystaje poza szparę ustną [Bieleńska-Osuchowska 2004]. Wykazano, że w początkowej fazie rozwoju narządu pokarmowego język ma istotny, wręcz decydujący wpływ na formowanie się podniebienia wtórnego u ssaków [Luke 1976, Taylor 1978, Ferguson 1981, Latshaw 1987]. Inni badacze z kolei uważają, że podniebienie wtórne zamyka się samoistnie, a rola języka w tym procesie jest ograniczona [Larsson 1960]. Tezę o roli języka w formowaniu się podniebienia twardego potwierdzają badania z zakresu ewolucji jamy ustnej, które jednoznacznie wskazują na bezpośredni związek ułożenia wyrostków podniebiennych z wielkością rozwijającego się języka, w szczególności z jego masą mięśniową [Ferguson 1987]. Wierzchołek języka w I i II badanej grupie wiekowej był wąski, a jego zakończenie spiczaste. W grupie III na wierzchołku i trzonie języka okiem nieuzbrojonym stwierdzono obecność brodawek brzeżnych. Brodawki te widoczne były także w grupach IV i V. We wszystkich badanych grupach wiekowych przez środek grzbietu języka, wzdłuż jego długiej osi przebiegało wyniesienie, które na obszarze jego trzonu zanikało. Przeprowadzony test t-Studenta wykazał, że płeć nie ma wpływu na żadną badaną metrycznie cechę. Wzrost długości całkowitej języka w badanym okresie życia płodowego przedstawiono na wykresie 2. Można zaobserwować, że w granicach niepewności pomiarów – długości płodów wzrastają liniowo wraz z ich wiekiem. Wysoka wartość współczynnika korelacji R wskazuje na dobre dopasowanie prostej regresji do wyników pomiarów. Mówi też o tym relatywnie niska wartość maksymalnego względnego odchylenia standardowego (S_d), która wynosi 10%. Stosunek procentowy całkowitej długości języka do długości ciała u płodów z I grupy wiekowej wyniósł 16,15% (wyk. 3). Z kolei w grupach II, IV oraz V stosunek ten był mniej więcej stały i wahał się pomiędzy 20,77–21,5%. W III grupie wiekowej wartość ta kształtowała się na poziomie 25%. Proporcje te świadczą, że pomiędzy 53. a 60. oraz 70. a 80. dniem życia płodowego tempo wzrostu języka było większe niż tempo wzrostu długości ciała płodu. Z kolei między 80. a 114. dniem życia płodowego wzrost długości języka i ciała płodów był równomierny. Długości wierzchołka, trzonu oraz korzenia języka w granicach niepewności wartości pomiarowych wzrastają liniowo wraz z wiekiem płodów (wyk. 6–8). Wysokie wartości współczynnika korelacji R wskazują na dobre dopasowanie prostych regresji do wyników pomiarów.



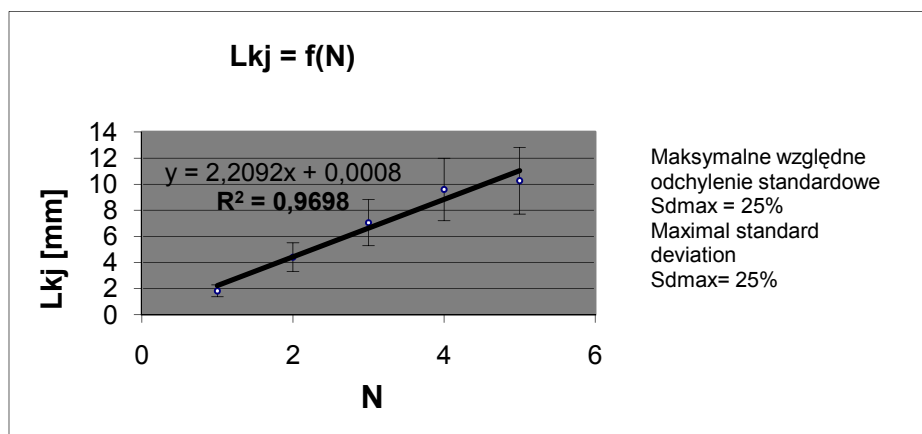
Wykres 6. Długość wierzchołka języka
Diagram 6. Length of lingual apex

Lwj – długość wierzchołka języka
Lwj – length of lingual apex



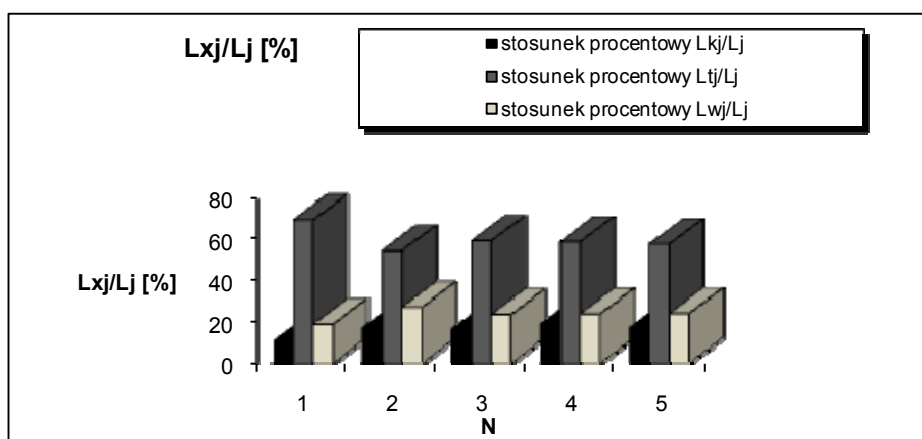
Wykres 7. Długość trzonu języka
Diagram 7. Length of lingual body

Ltj – długość trzonu języka
Ltj – length of the lingual body



Wykres 8. Długość korzenia języka [mm]
 Diagram 8. Length of lingual root

Lkj – długość korzenia języka
 Lkj – length of the lingual root



Wykres 9. Proporcje składowych języka [%]
 Diagram 9. The proportion of lingual parts

Lj – długość trzonu języka; Lj – total lingual length
 Lwj – długość wierzchołka języka; Lwj – length of lingual apex
 Ltj – długość trzonu języka; Ltj – lingual body length
 Lkj – długość korzenia języka; Ltj – lingual root length

Udział procentowy poszczególnych części języka w długości całkowitej, we wszystkich badanych grupach wiekowych z wyjątkiem I, kształtował się na podobnym poziomie, co wskazuje na ich równomierny wzrost. Maksymalne względne odchylenia standardowe ($S_{d/d}$) nie przekraczają 15%. Należy wartość tę uznać za zadowalającą. W przypadku płodów najmłodszych długość wierzchołka stanowiła 19%, trzonu 70%, a korzenia 10,98% długości całkowitej języka (wyk. 9). W pozostałych grupach wiekowych długości wierzchołka języka zawierały się w granicach 23,87–27,4%, trzonu 55–59,75%, a długości korzenia 16,6–17,28% długości całkowitej języka. Powyższe wyniki pozwalają stwierdzić, że po ustaleniu się proporcji pomiędzy poszczególnymi częściami języka między 53. a 59. dniem życia płodowego stosunki te pozostają niezmiennione aż do 114. dnia ciąży. Przeprowadzono także pomiar szerokości języka w połowie jego długości (szerokość połówkowa języka). Celem wprowadzenia tego parametru było osiągnięcie możliwie najlepszej wartości pomiaru – zmienia się na całej jego długości. Parametr ten odzwierciedla średnią arytmetyczną, która statystycznie jest najlepszym estymatorem (oszacowaniem) wartości mierzonej. Wartości szerokości języka płodów wzrastają liniowo w kolejnych grupach wiekowych. Wskazuje to na równomierny wzrost w badanym okresie życia prenatalnego. Wysoka wartość współczynnika korelacji R wskazuje na dobre dopasowanie prostej regresji do wyników pomiarów. Mówi też o tym relatywnie niska wartość maksymalnego $S_d = 10\%$. Obraz morfologiczny wędzidełka języka u płodów najmłodszych odpowiadał powszechnie opisywanej budowie u osobników dorosłych [König i Liebich 2008]. Można stwierdzić, że w kolejnych grupach wiekowych rosło ono proporcjonalnie do wzrostu języka.

WNIOSKI

1. Wzrost długości całkowitej języka w badanym okresie życia płodowego był stały i równomierny.
2. Proporcje, jakie ustaliły się pomiędzy wierzchołkiem, trzonem a korzeniem języka między 52. a 59. dniem życia płodowego, nie zmieniały się do końca ciąży.
3. Płeć nie miała wpływu na żadną badaną cechę kwalitatywną i kwantytatywną.

PIŚMIENNICTWO

- Auffenberg W., 1972. Komodo dragons. *Natural History*, 81, 52–59.
- Bieleńska-Osuchowska Z., 2004. *Zarys organogenezy. Różnicowanie się komórek w narządach*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Bożilow W., Sawicki K., 1980. *Metody badań zmienności cech anatomicznych człowieka podczas rozwoju prenatalnego i okołoporodowego*. Akademia Medyczna, Wrocław.
- Drenckhan D., Zenker W., 1994. *Benninghof Anatomie. Makroskopische Anatomie, Embryologie und Histologie des Menschen*. Urban & Schwarzenberg, München–Wien–Baltimore.
- Ferguson M.W.J., 1981. The structure and development of the palate in *Alligator Mississippiensis*. *Archs. Oral. Biol.*, 26, 427–443.
- König H.E., Liebich G.G., 2008. *Anatomia zwierząt domowych*. Galaktyka, Łódź.
- Larsson K.S., 1960. Studies on the closure of the secondary palate. II. Occurrence of sulphomucopolysaccharides in the palatine processes of the normal mouse embryo. *Exp. Cell. Res.*, 21, 498–503.

- Latshaw W.K., 1987. Veterinary Developmental Anatomy. B.C. Decker Inc., Toronto-Philadelphia.
- Luke D.A., 1976. Development of the secondary palate in man. Acta. Anat., 94, 596-608.
- Marrable A.W., 1971. The embryonic pig a chronological account. Pitman Medical.
- Pospieszny N., 1993. Morfologia i rozwój części pozaczaszkowej nerwu błędnego świni w okresie płodowym. Rozprawa habilitacyjna. Zesz. Nauk. AR. Wroc., 122.
- Szyńcówicz E., Fuchs B., Kotara D., 2000. Zasady produkcji i opieki weterynaryjnej – ferma wielkotowarowa „Ferma-pol”, Zalesie. Mag. Wet. Supplement – Świnie, 45-49.
- Taylor R.G., 1978. Craniofacial growth during closure of the secondary palate in the hamster. J. Anat., 125, 361-370.

THE MORPHOLOGY AND DEVELOPMENT OF THE TONGUE IN THE PIG DURING PRENATAL PERIOD. PART 1

Abstract. The investigations were carried out in 100 pig fetuses from various prenatal period stadiums. The macroscopical analysis and morphometry were done. The growth of the lingual length was linear during investigated period. The proportion between anatomical parts of tongue defined between 52-59th day of gestation. The quantitative and qualitative parameters of lingual morphology are independent from sex influence.

Key words: development, pig, tongue

Zaakceptowano do druku – Accepted for print: 30.06.2010

Do cytowania – For citation: Janeczek M., 2010. Morfologia i rozwój języka u świni w okresie prenatalnym. Część I. Acta Sci. Pol. Med. Wet., 9(2) 2010, 3-16.

MORFOLOGIA I ROZWÓJ JĘZYKA U ŚWINI W OKRESIE PRENATALNYM. CZĘŚĆ II. ROZWÓJ BŁONY ŚLUZOWEJ

Maciej Janeczek

Uniwersytet Przyrodniczy we Wrocławiu

Streszczenie. W artykule opisany został rozwój błony śluzowej języka u płodów świń. Badania przeprowadzono na płodach 53-, 59-, 70-, 97-, 107- i 114-dniowych. Wykonano barwienia H-E, Masson-Goldner i Azan. Proces keratynizacji nabłonka języka rozpoczął się w 70. dniu życia płodowego. Zawiązki brodawek smakowych powstały wcześniej niż zawiązki brodawek mechanicznych. U płodów pochodzących ze 114. dnia ciąży nadal występowały „płodowe” kubki smakowe na brodawkach okolonnych.

Słowa kluczowe: język, rozwój, świnia

WSTĘP

Odpowiedni stopień rozwoju błony śluzowej języka ma zasadnicze znaczenie dla właściwego funkcjonowania noworodka. Język noworodka ssaka odgrywa ważną rolę przy pobieraniu pokarmu od matki – jego sprawne działanie warunkuje przeżycie. U świń, podobnie jak u niektórych innych gatunków zwierząt, występuje nawet specjalny typ brodawek mechanicznych – tzw. brodawki brzeżne, które w trakcie rozwoju postnatalnego, po zakończeniu okresu pobierania mleka, zanikają [König i Liebich 2008]. W niniejszej pracy opisano rozwój błony śluzowej języka świni w okresie płodowym ze szczególnym uwzględnieniem rozwoju brodawek mechanicznych i smakowych.

MATERIAŁ I METODY

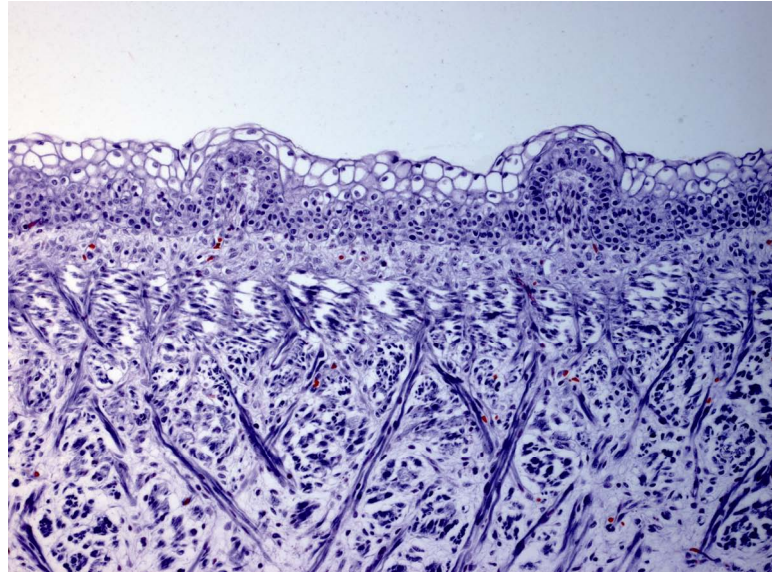
Badania przeprowadzono na językach płodów 53-, 59-, 70-, 97-, 107- i 114-dniowych. Z każdej grupy wiekowej pobrano po 2 języki. Każdy z języków podzielono na trzy części: przednią odpowiadającą wierzchołkowi, środkową odpowiadającą trzonowi oraz tylną odpowiadającą korzeniowi języka. Materiał przygotowano do badań w rutynowy sposób. Z każdej części wykonano po 10 preparatów w płaszczyźnie poprzecznej

Adres do korespondencji – Corresponding author: Maciej Janeczek, Katedra Biostruktury i Fizjologii Zwierząt, Uniwersytet Przyrodniczy we Wrocławiu, ul. Kozuchowska 1/3, 51-613 Wrocław, e-mail: maciej.janeczek@up.wroc.pl

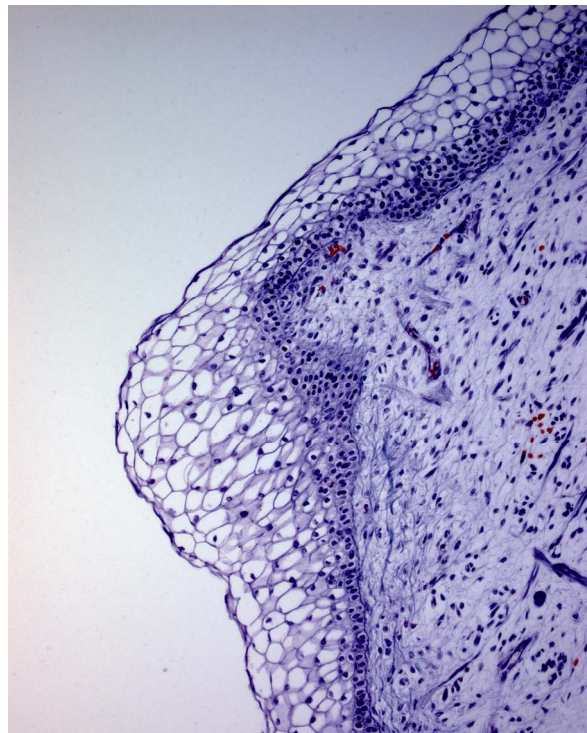
o grubości 5 μm . Po trzy preparaty z każdej części barwiono hematoksyliną-eozyną (H-E metoda rutynowa), metodą Masson-Goldner i metodą Azan [Böck 1999]. Dodatkowo wykonano preparaty grubości 5 μm z brodawek okolonych. Preparaty te zabarwiono H-E i metodą Azan. Ogółem wykonano 36 preparatów barwionych H-E, 36 preparatów barwionych metodą Azan i tyle samo barwionych metodą Masson-Goldner. Dodatkowo wykonano 12 preparatów brodawki okolonej barwionych H-E i 12 preparatów barwionych metodą Azan. Oceniano je za pomocą mikroskopu świetlnego Axioskop 2 plus (Zeiss) pod powiększeniem 5x, 10x, 40x i 100x.

WYNIKI

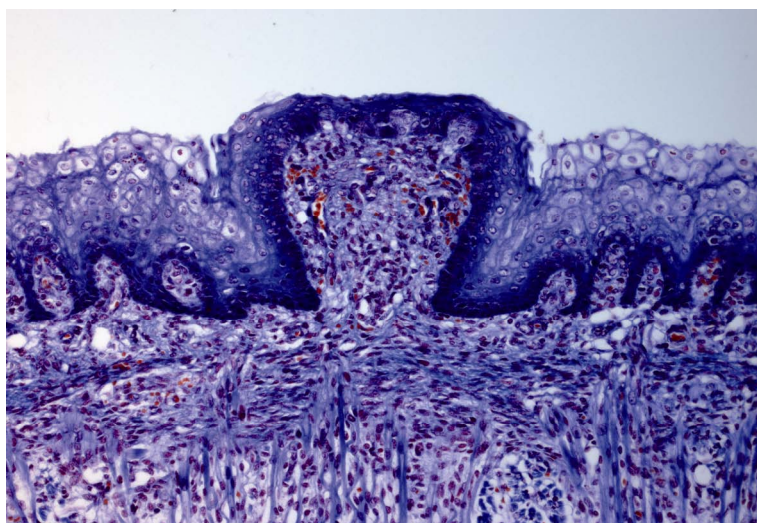
Nabłonek powierzchni grzbietowej języka u najmłodszych, 53-dniowych płodów zbudowany był z warstwy 3–4 wielobocznych komórek. Komórki spoczywające bezpośrednio na błonie podstawnej były mniejsze od leżących powierzchownie i miały kształt cylindryczny oraz owalne jądra. W części przedniej języka stwierdzono występowanie znacznej ilości drobnych wyniesień nabłonka, których zrąb stanowiła tkanka łączna. Pokryte one były nabłonkiem o budowie odpowiadającej pozostałemu nabłonkowi. W części tylnej języka widoczne były dwa niewielkie wyniesienia nabłonka, których zrąb stanowiła tkanka łączna. Wyniesienia te oddzielone były od reszty nabłonka płytkim rowkiem. Pod nabłonkiem znajdowała się blaszka właściwa utworzona przez stosunkowo cienką warstwę tkanki łącznej. W tkance łącznej występowały fibroblasty, fibrocyty, komórki mezenchymatyczne oraz stosunkowo niewielka liczba drobnych naczyń krwionośnych. Z kolei nabłonek błony śluzowej powierzchni dobrzuszej języka utworzony był przez warstwę składającą się z ok. 4 wielobocznych komórek. Podobnie jak na grzbiecie języka – komórki spoczywające bezpośrednio na błonie podstawnej były mniejsze od usytuowanych powierzchownie. Pod nabłonkiem występowała skąpa warstwa tkanki łącznej zawierająca fibroblasty, fibrocyty, komórki mezenchymatyczne oraz niewielką liczbę drobnych naczyń krwionośnych. U płodów 59-dniowych nabłonek grzbietu języka zbudowany był z pięciu warstw komórek o kształcie wielobocznym. Widoczne były miejscowe, kopulaste wyniesienia nabłonka ponad powierzchnię (ryc. 1). Liczba komórek nabłonkowych na tych wyniesieniach wahała się pomiędzy 4 a 5. Wewnątrz wyniesień znajdowały się jednolite pasma tkanki łącznej, w której obrębie zlokalizowane były nieliczne, drobne naczynia krwionośne. W preparatach pochodzących z tylnej części języka widoczne były dwa symetryczne wyniesienia otoczone stosunkowo płytkim rowkiem. Wyniesienia te pokryte były przez cztery lub pięć warstw komórek. Doogonowo od obserwowanych wyniesień, na bocznych krawędziach preparatów, widoczne były stosunkowo wąskie pasma nabłonka wnikające w głąb tkanki łącznej. W bocznych częściach preparatu wierzchołka języka widoczne było zgrupowanie komórek nabłonka, które tworzyły warstwę składającą się z około 10 komórek (ryc. 2). Pojawiły się także bardzo liczne, stosunkowo wąskie i drobne uwypuklenia tkanki łącznej w nabłonku. Blaszka właściwa błony śluzowej zawierała liczne fibroblasty i fibrocyty, komórki mezenchymatyczne oraz naczynia krwionośne. W blaszce właściwej zlokalizowana była niewielka liczba włókien kolagenowych. Nabłonek powierzchni dobrzuszej języka u tych płodów tworzyło ok. 5 warstw wielobocznych komórek. U płodów 70-dniowych na powierzchni grzbietowej języka miejscowo występował nabłonek wielowarstwowy płaski.



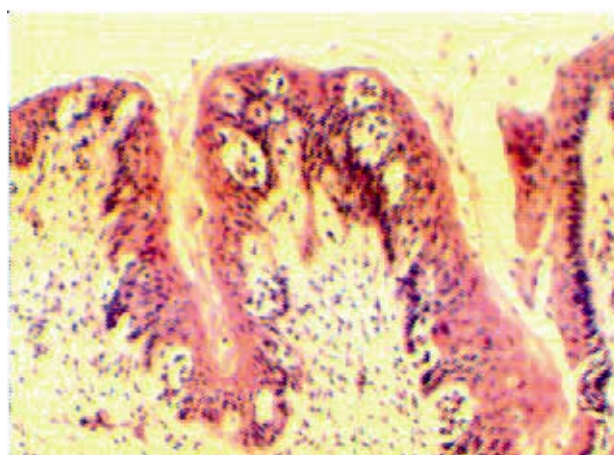
Ryc. 1. Nabłonek grzbietu języka płodów w wieku 59 dni (H-E)
Fig. 1. Dorsal lingual epithelium in foetus from 59th day of gestation



Ryc. 2. Powierzchnia boczna wierzchołka języka płodów z 59. dnia ciąży (Azan)
Fig. 2. Lateral surface of the lingual apex in foetus from 59th day of gestation



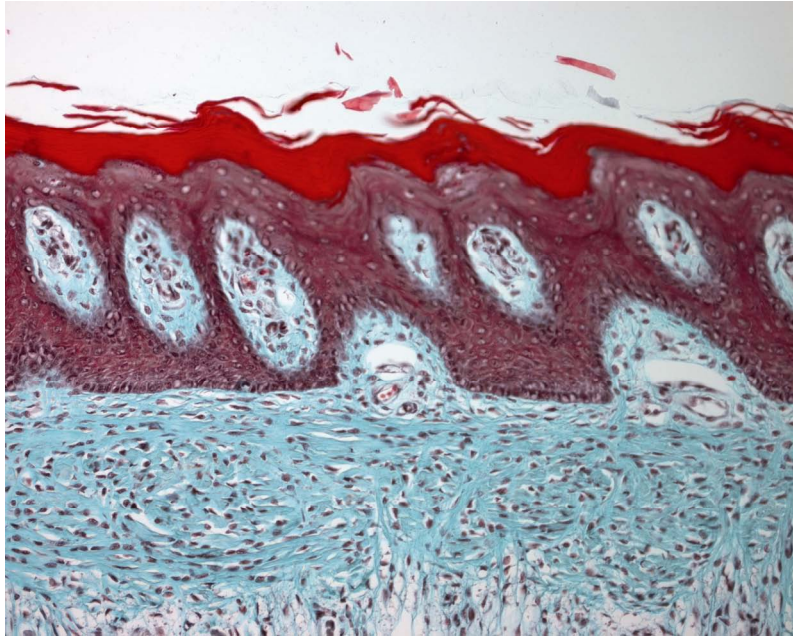
Ryc. 3. Brodawka grzybowata płodu z 70. dnia ciąży (Azan)
Fig. 3. Fungiform papilla in foetus from 70th day of gestation



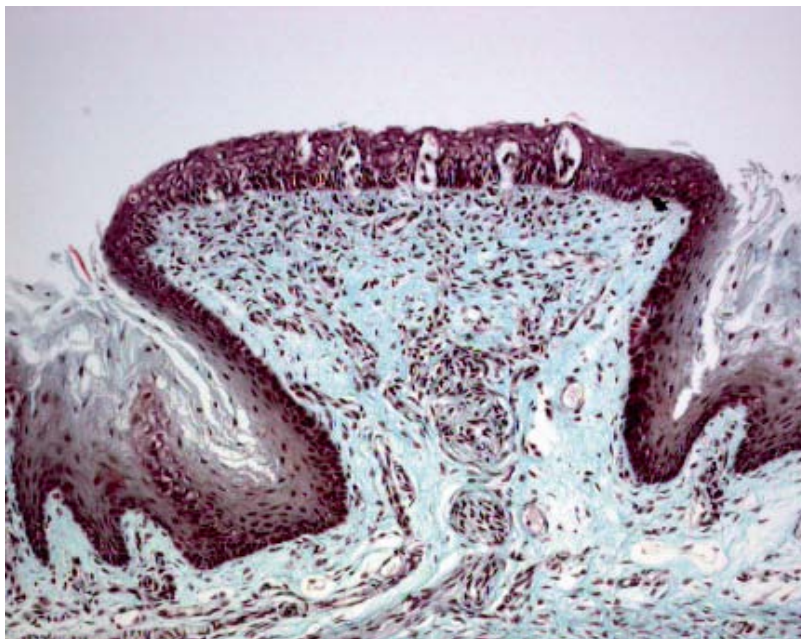
Ryc. 4. Brodawka liściasta płodu z 70. dnia ciąży (H-E)
Fig. 4. Foliate papilla in foetus from 70th day of gestation

Komórki spoczywające bezpośrednio na blaszce właściwej miały kształt cylindryczny, a ich jądra były owalne. Komórki powierzchniowej warstwy nabłonka były spłaszczone. W preparatach pochodzących z wierzchołka języka widoczne były dobrze rozwinięte, pokryte były grubą warstwą komórek nabłonka brodawki brzeżnej. Wpuklenia nabłonka w kierunku blaszki właściwej powodowały podział brodawki na jedną główną i dwie poboczne. Zrąb łącznotkankowy brodawek brzeżnych zawierał relatywnie dużą liczbę drobnych naczyń krwionośnych. W preparatach pochodzących z wierzchołka języka obecne były także stosunkowo niewielkie brodawki grzybowate. Miały one typowy dla siebie kształt i wyniesione były nieznacznie nad poziom sąsiadującego nabłonka.

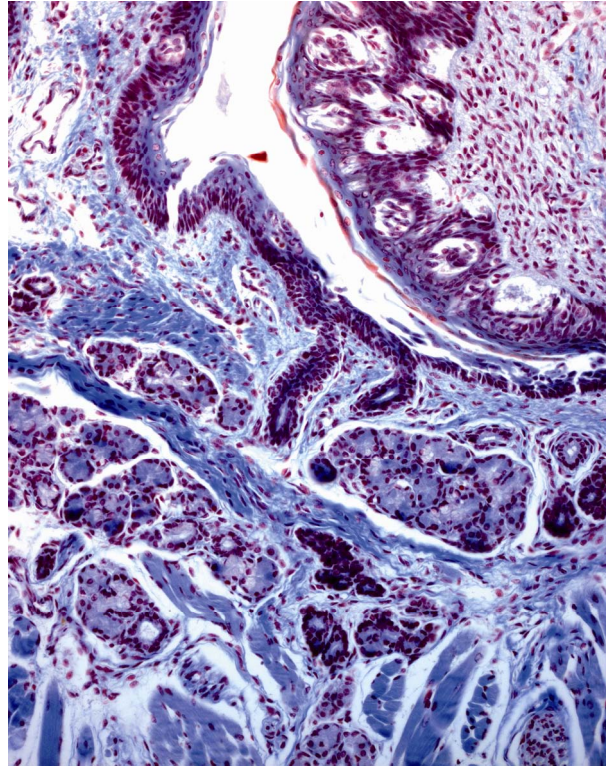
Na powierzchniach grzbietowych zlokalizowane były kubki smakowe, których liczba wahała się od 1 do 2 na każdej brodawce. Kubki smakowe pokryte były warstwą 2–3 komórek nabłonka o nieregularnym, spłaszczonym kształcie (ryc. 3). W preparatach pochodzących z tylnej części języka występowały 2 brodawki okolone. Były one stosunkowo duże, oddzielone od pozostałej części nabłonka głębokim rowkiem. Brodawki okolone miały typowy, odpowiadający takim brodawkom u osobników dorosłych kształt. Na ich ścianach widoczne były liczne kubki smakowe. Stwierdzono także obecność pojedynczych kubków smakowych na ich powierzchniach grzbietowych. W brodawkach okolonych tkanka łączna budująca ich zrąb dzieliła się na trzy listki: dwa boczne i jeden pośrodkowy. Brodawki liściaste widoczne były na bocznych krawędziach preparatów, a ich górna powierzchnia nie wystawała ponad poziom nabłonka. Miały one kształt prostokątny. Kubki smakowe zlokalizowane były na ich powierzchniach bocznych oraz dogrzebietowych, a także na nabłonku w bezpośrednim sąsiedztwie brodawek liściastych (ryc. 4). Widoczne były liczne zawiązki brodawek nitkowatych. Występowały one w postaci występów tkanki łącznej pokrytej przez komórki nabłonka. Wierzchołki zawiązków brodawek nitkowatych nie wystawały poza obręb nabłonka. Błazka właściwa błony śluzowej była znacznie grubsza niż w poprzedniej grupie wiekowej, zawierała dużą liczbę naczyń krwionośnych, które szczególnie gęsto występowały u podstawy brodawek brzeżnych. Z kolei nabłonek powierzchni dojrzałej części języka w preparatach pochodzących z 70-dniowych płodów był nabłonkiem wielowarstwowym płaskim. Znajdująca się pod nim warstwa tkanki łącznej była zdecydowanie grubsza niż pod nabłonkiem grzbietowym. W preparatach pochodzących od płodów 97-dniowych nabłonek grzbietu języka miał charakter nabłonka płaskiego wielowarstwowego rogowaciejącego (ryc. 5). Komórki najbardziej powierzchniowej warstwy pokryte były stosunkowo cienką warstwą keratyny. Brodawki brzeżne były duże, dobrze rozwinięte i pokryte nabłonkiem płaskim niezkeratynizowanym. Brodawki grzybowate o typowym kształcie były dobrze rozwinięte i wystawały ponad poziom nabłonka. Nabłonek, który znajdował się na nich, nie wykazywał cech rogowacenia. Na powierzchni grzbietowej brodawek grzybowatych znajdowały się 2–3 kubki smakowe zlokalizowane śródnabłonkowo, które już nie były przykryte komórkami nabłonka (ryc. 6). Brodawki położone bardziej doogonowo były relatywnie wyższe i bardziej prostokątne od brodawek znajdujących się w donosowej części języka. Brodawki okolone były większe niż u płodów młodszych i oddzielone od pozostałej części nabłonka przez głęboki i relatywnie szeroki rowek. Na ich powierzchniach bocznych znajdowały się bardzo liczne kubki smakowe. Podobnie jak u płodów 70-dniowych na ich powierzchniach dogrzebietowych występowały pojedyncze kubki smakowe. Stwierdzono także występowanie pojedynczych kubków smakowych nie na samych brodawkach, lecz na ścianie wału ograniczającego rowek wokół brodawki. Zrąb łącznotkankowy brodawek okolonych zawierał liczne naczynia krwionośne. Brodawki okolone pokryte były nabłonkiem niezrogowaciałym. W tkance łącznej zlokalizowanej pod brodawkami okolonymi znajdowały się liczne pakiety odcinków wydzielniczych z odcinkami wyprowadzającymi gruczołów typu surowiczego. Gruczoły te wciskały się także pomiędzy leżące poniżej włókna mięśniowe. Ich ujścia znajdowały się na dnie rowków otaczających brodawki (ryc. 7). Brodawki liściaste były relatywnie większe niż u płodów młodszych. Kubki smakowe znajdowały się zarówno na ich powierzchniach bocznych, jak i grzbietowych.



Ryc. 5. Nabłonek grzbietu języka płodu z 97. dnia ciąży (Masson-Goldner)
Fig. 5. Dorsal lingual epithelium in foetus from 97 day of gestation

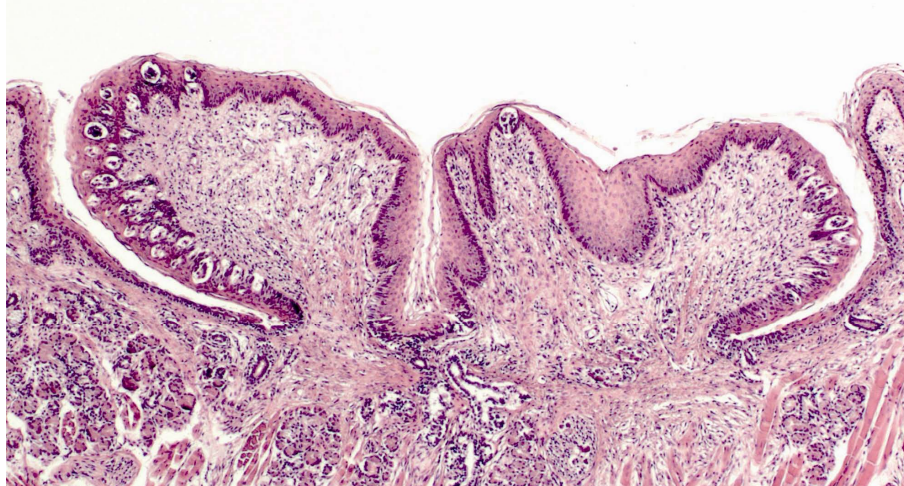


Ryc. 6. Brodawka grzybowata płodu z 97. dnia ciąży (Masson-Goldner)
Fig. 6. Fungiform papilla in foetus from 97th day of gestation



Ryc. 7. Rowek brodawki okolonej z uchodzącymi gruczołami surowiczymi płodu z 97. dnia ciąży (Azan)

Fig. 7. Groove of the vallate papilla with serous glands in foetus from 97th day of gestation



Ryc. 8. Brodawka okolona płodu ze 107. dnia ciąży (H-E)

Fig. 8. Vallate papilla in foetus from 107th day of gestation



Ryc. 9. Płodowy kubek smakowy na grzbietowej powierzchni brodawki okolonej płodu ze 114. dnia ciąży (H-E)

Fig. 9. Foetal gustatory buds in dorsal surface of vallate papilla in foetus from 114th day of gestation

Podobnie jak u płodów młodszych kubki smakowe znajdowały się także na nabłonku w bezpośrednim sąsiedztwie brodawek liściastych. U podstawy brodawek liściastych widoczne były odcinki wydzielnicze i wyprowadzające gruczołów surowicznych, jednak w znacznie mniejszej liczbie niż w okolicy brodawek okolonych. W preparatach pochodzących z tylnej części języka widoczne były, jeszcze niewielkie, formujące się brodawki nitkowate. Miały one stosunkowo szerokie podstawy i pokryte były keratyną. Morfologia nabłonka powierzchni dojrzałej języka nie różniła się od nabłonka płodów w preparatach pochodzących z 70. dnia życia płodowego. Budowa blaszki właściwej również odpowiadała budowie tej struktury u płodów 70-dniowych. W preparatach pochodzących od płodów 107-dniowych nabłonek grzbietu języka był nabłonkiem wielowarstwowym płaskim rogowaciejącym. Brodawki brzeżne były bardzo dobrze rozwinięte. Pokrywał je nierogowaciejący nabłonek. Brodawki grzybowate były dobrze rozwinięte, a ich obraz nie różnił się od obrazu brodawek grzybowatych poprzedniej grupy wiekowej. Brodawki okolone były relatywnie większe niż u płodów młodszych. Otaczający je rowek był głębszy, lecz węższy niż w poprzedniej grupie wiekowej (ryc. 8). Na ścianach bocznych brodawek zlokalizowane były liczne kubki smakowe. Zaobserwować można było także pojedyncze kubki smakowe na ich powierzchni grzbietowej. Pod brodawkami okolonymi, podobnie jak u płodów pochodzących z wcześniejszych etapów życia płodowego, w warstwie tkanki łącznej znajdowały się liczne pakiety odcinków wydzielniczych gruczołów typu surowiczego, które wciskały się pomiędzy leżące najbardziej powierzchownie włókna mięśniowe. Między odcinkami wydzielniczymi widoczne były odcinki wyprowadzające uchodzące do rowków brodawek okolonych. Obraz brodawek liściastych nie uległ zmianie w porównaniu do płodów 97-dniowych. Brodawki nitkowate były zdecydowanie większe niż w poprzedniej grupie wiekowej. Pokrywała je warstwa keratyny. Ze względu na ściśle przyleganie brodawek nitkowatych do siebie nie występowały przestrzenie międzybrodawkowe. Brodawki nitkowate tylko nieznacznie wystawały ponad powierzchnię. Warstwa tkanki łącznej zlokalizowana pod nabłonkiem była relatywnie gruba i zawierała liczne naczynia krwionośne typu tętniczego i żylnego. Obecna była także duża liczba włókien kolagenowych. W nabłonku powierzchni

dobrzusznej języka u płodów pochodzących ze 107. oraz 114. dnia ciąży nie zaobserwowano zmian o charakterze jakościowym. Kształty i rozmiary brodawek grzybowatych odpowiadały obserwowanym u płodów 107-dniowych. Brodawki okolone były podobne do tych, które występowały w poprzedniej grupie wiekowej. Kubki smakowe zlokalizowane były przede wszystkim na ich powierzchniach bocznych. Widoczne były także w mniejszej liczbie na ich powierzchni dogrzebietowej (ryc. 9). Obraz brodawek liściastych przedstawiał się analogicznie jak u płodów młodszych. Błona śluzowa powierzchni dobrzusznej była zbudowana tak samo jak ta występująca u płodów w 107. dniu ciąży.

DYSKUSJA

Odpowiedni stopień rozwoju błony śluzowej języka ma zasadnicze znaczenie dla właściwego funkcjonowania noworodka. U najmłodszych badanych płodów nabłonek grzbietu języka zbudowany był z warstwy 3–4 wielobocznych komórek. W okresie okołoporodowym był to już typowy nabłonek wielowarstwowy płaski rogowaciejący. Błazka właściwa błony śluzowej u najmłodszych, 53-dniowych płodów nie była jeszcze w pełni wykształcona. W miarę upływu czasu błazka właściwa stawała się grubsza, zawierała coraz więcej naczyń krwionośnych, a także włókien kolagenowych. Widoczne były w niej również włókna nerwowe. Nie stwierdzono natomiast, w badanym okresie życia prenatalnego, obecności grudek chłonnych. Stwierdzenie to pokrywa się z obserwacjami Tichego [1991b], który badając płody oraz noworodki świń, stwierdził występowanie grudek chłonnych dopiero u tych drugich. Także Kulawik [2004] zaobserwowała grudki chłonne u królików po urodzeniu. Prawdopodobnie twory te rozwijają się w okresie postnatalnym, po kontakcie z antygenem. Zrogowacenie nabłonka języka jest cechą wyższych kręgowców, będącą wyrazem przystosowania organizmu do życia w warunkach środowiska lądowego [Iwasaki 1992a, 1992b]. Rozpoczęcie procesu rogowacenia jest procesem swoistym gatunkowo i może mieć miejsce w życiu płodowym lub po urodzeniu. Badania przeprowadzone na szczurach i ludziach wykazały, że keratynizacja u tych pierwszych ma miejsce dopiero w okresie postnatalnym, a z kolei u człowieka następuje już w środkowej fazie ciąży [Iwasaki 1999, Sawaf i in. 1991]. U nietoperza *Rousettus aegyptiacu* ostateczna keratynizacja nabłonka ma miejsce w okresie postnatalnym [Trzecielińska-Lorych i in. 2009]. W badaniach własnych zaobserwowano pierwsze cechy rogowacenia nabłonka w preparatach pochodzących z 97. dnia życia płodowego, czyli z ostatniego okresu ciąży. Proces rogowacenia jest zróżnicowany gatunkowo. Kullaa-Mikkonen i in. [1987] stwierdzili, że u szczura przebiegają równolegle obok siebie dwa różne procesy rogowacenia polegające na odkładaniu się keratyny miękkiej (ang. soft keratin) i keratyny twardej (ang. hard keratin). Z kolei u świni, podobnie jak u człowieka, rogowacenie przebiega jedynie w przednich częściach brodawki w postaci rogowacenia miękkiego [Farbman 1970, Kullaa-Mikkonen i in. 1987, Iwasaki 1987, 1992a, 1992b]. Rogowacenie ma również miejsce w przestrzeniach międzybrodawkowych, ale jego stopień jest zdecydowanie mniejszy niż na samych brodawkach nitkowatych [Cane, Spearman 1969, Farbman 1970, Kullaa-Mikkonen i in. 1987, Iwasaki 1987, Iwasaki, Miyata 1990]. Brodawki nitkowate pełnią takie funkcje jak wstępna obróbka pokarmu czy pielęgnacja okrywy włosowej. Ich obecność stwierdza się na językach większości zwierząt kręgowych, aczkolwiek ich rozmieszczenie i budowa wykazują dużą zmienność gatunkową [Ferguson 1987, Iwasaki

i in. 1987, Krause i Cutts 1982, Kullaa-Mikkonen i Sorvari 1985, Kullaa-Mikkonen i in. 1987, Shimada i in. 1990]. W szeregu prac wykazano, że zawiązki brodawek nitkowatych pojawiają się znacznie później niż zawiązki brodawek smakowych [Iwasaki i in. 1996, 1997, 1999, Kulawik 2004]. Kulawik [2004] stwierdziła występowanie brodawek nitkowatych mających uformowany zrąb łącznotkankowy u królika w 22. dniu życia płodowego, przy czym nabłonek międzybrodawkowy zaobserwowała dopiero w 15. dniu po urodzeniu. Iwasaki i in. [1999] wykazali, że proces morfogenezy brodawek nitkowatych u szczura przebiega w sposób gwałtowny, kilka dni przed urodzeniem, równoległe z procesem rogowacenia nabłonka. Badania własne potwierdziły spostrzeżenie, że zawiązki brodawek nitkowatych pojawiają się później niż brodawek smakowych. W badaniach własnych stwierdzono obecność małych zawiązków brodawek nitkowatych w 59. dniu życia płodowego, które miały już niewielki zrąb łącznotkankowy. W kolejnych fazach życia płodowego podlegały one stopniowemu rozwojowi. W preparatach pochodzących z 97. dnia ciąży stwierdzono obecność warstwy keratyny na nabłonku pokrywającym brodawki nitkowate. Aż do 114. dnia życia płodowego nie stwierdzono występowania nabłonka międzybrodawkowego. Wydaje się, że jest to spowodowane ścisłym przyleganiem brodawek do siebie. Obecność nabłonka międzybrodawkowego wykazano u myszy i szczura dopiero w 7. dniu po urodzeniu [Iwasaki i in. 1999]. Kullaa-Mikkonen i in. [1987] stwierdzili występowanie nabłonka międzybrodawkowego u dorosłych człowieka, szczura i świni domowej. Oznacza to, że prawdopodobnie przestrzenie umożliwiające wystąpienie tego nabłonka powstają dopiero w okresie postnatalnym. Podobną interpretację swoich obserwacji zaproponowała Kulawik [2004]. Występowanie przestrzeni międzybrodawkowych, pokrytych warstwą keratyny u dorosłych świń stwierdzili także Iwasaki i in. [1987]. U niektórych gatunków ssaków morskich i lądowych, w tym świni, zaobserwowano występowanie brodawek brzeżnych [Habermehl 1952, Yamasaki 1978 i in.]. Są to twory tak duże, że widoczne są gołym okiem. Specyficzną cechą tych brodawek jest to, że występują one jedynie w okresach płodowym oraz pobierania mleka matki, później natomiast zanikają. Yamasaki i Takahashi [1982] wysunęli przypuszczenie, że zanik tych brodawek jest związany ze zmianą konsystencji pobieranego pokarmu z płynnej na stałą. Brodawki brzeżne zaliczane są do brodawek mechanicznych. Zlokalizowane są one na bocznych krawędziach wierzchołka i trzonu języka. Ze względu na okres występowania wiąże się rolę, jaką odgrywają z pobieraniem mleka [Habermehl 1952, Yamasaki i in. 1978, Yamasaki, Takahashi 1982]. Habermehl [1952] określił je jako brodawki służące do ssania (niem. saugpapillen). Przypuszcza się także, że ograniczają one straty mleka podczas ssania [Habermehl 1952]. Wykazano, że odgrywają one rolę w odbiorze dotyku [Sommer i in. 1997]. Mechanizm wspomaganie procesu ssania przez brodawki brzeżne nie jest do końca poznany. Schlechta i in. [1996] opisali specyficzne unaczynienie brodawek brzeżnych pozwalające precyzyjną regulację krążenia wewnątrzbrodawkowego, co umożliwiałoby erekcję brodawek brzeżnych podczas ssania. Zjawisko to miałyby mieć szczególnie duże znaczenie u prosiąt, które ssą mleko z otwartą jamą ustną. Inną formą wspomaganie procesu ssania może być stymulacja ejakcji mleka poprzez pobudzenie receptorów brodawek sutkowych [Yamasaki i in. 1978, Yamasaki i in. 1982]. Schlechta i in. [1996] uważają, że pobudzenie ejakcji mleka przez brodawki znajdujące się w stanie erekcji byłoby bardziej efektywne. W badaniach własnych stwierdzono, że na językach płodów 53-dniowych, w miejscach w których w późniejszym okresie pojawiają się brodawki brzeżne, jest duża koncentracja komórek nabłonka. U płodów

59-dniowych stwierdzono unoszenie się nabłonka w tych obszarach spowodowane uwypuklaniem się tkanki łącznej zawierającej fibroblasty, fibrocyty, a także pewną liczbę naczyń krwionośnych tętniczych i żylnych. U starszych płodów brodawki stawały się coraz większe, a liczba drobnych naczyń krwionośnych wewnątrz nich była bardzo duża. Yamasaki i in. [1982] stwierdzili obecność wyniesień nabłonka w okolicach typowych dla występowania brodawek brzeźnych u płodów ludzkich o długości 7 cm. Schneider i in. [1996] podają, że u nowo narodzonych prosiąt brodawki brzeźne mają długość 5–10 mm. Autorzy ci stwierdzili także, że brodawki brzeźne noworodków świń pokryte są nabłonkiem wielowarstwowym płaskim, przy czym występują obok siebie brodawki o nabłonku zrogowaciałym, niezrogowaciałym i częściowo zrogowaciałym. W badaniach własnych nie obserwowano obecności warstwy keratyny na nabłonku wielowarstwowym brodawek brzeźnych. Podobnie jak w obserwacjach Schneider i in. [1996] brodawka brzeźna składała się z największej brodawki głównej i kilku mniejszych brodawek pobocznych. Fakt, że brodawki brzeźne, w przeciwieństwie do brodawek nitkowatych, osiągają przed urodzeniem pełny stopień rozwoju, zdaje się wspierać tezę, że nie są one odmianą tychże brodawek, lecz stanowią samodzielny rodzaj brodawek językowych. Brodawki grzybowate należą do brodawek smakowych. Ich występowanie stwierdzono u większości kręgowców [Shimada i in. 1990, Krause, Cutts 1982, Qayyum, Beg 1975]. Stanowią one najliczniejszą grupę brodawek smakowych języka. Ich lokalizacja wykazuje dużą zmienność gatunkową. Krause i Cutts [1982] stwierdzili, że brodawki te u oposa zlokalizowane są jedynie w środkowej części grzbietu języka. U *Capra aegregus* brodawki znajdujące się na grzbiecie języka nie mają kubków smakowych, w odróżnieniu od takich samych brodawek występujących na jego powierzchni brzusznej [Qayyum, Beg 1975]. Chamorro i in. [1993] opisali lokalizację brodawek grzybowatych na języku świni. Określili oni ogólną liczbę brodawek grzybowatych na języku świni na 818, z czego aż 75% znajdowało w jego przedniej części na powierzchni grzbietowej i bocznych, 20% w części środkowej i 5% w tylnej. Mack i in. [1997] stwierdzili, że na języku 6-miesięcznych prosiąt liczba brodawek grzybowatych waha się pomiędzy 826 a 850. Wykazali oni także, że liczba kubków smakowych jest większa na brodawkach grzybowatych zlokalizowanych na krawędziach języka niż na brodawkach znajdujących się na jego grzbiecie [Mack i in. 1997]. Chamorro i in. [1993] nie obserwowali podobnego zróżnicowania w liczbie kubków smakowych brodawek grzybowatych. Odnotowali natomiast istotne różnice w rozmieszczeniu i kształcie brodawek grzybowatych świni domowej i dzika. Różnice te dotyczyły także kształtu brodawek grzybowatych u tego samego gatunku, ale usytuowanych w różnych obszarach języka. Podobne różnice w kształcie brodawek grzybowatych, zależnie od ich miejsca lokalizacji, stwierdzono w badaniach własnych. Brodawki grzybowate są, obok brodawek okolonnych, pierwszymi, które można zaobserwować na rozwijającym się języku. Ich kubki smakowe z kolei mogą rozwijać się jeszcze w okresie prenatalnym lub już w okresie postnatalnym. U szczura i myszy brodawki smakowe mogą pojawiać się po urodzeniu, z kolei u chomika brodawki grzybowate oraz ich kubki smakowe rozwijają się jeszcze w okresie prenatalnym [Whitehead, Kachele 1994]. Kulawik [2004] stwierdziła pierwsze oznaki formowania się brodawek grzybowatych na grzbiecie języka królika, w postaci zgrubienia nabłonka, w 18. i 20. dniu życia płodowego. Zgrubienia te odpowiadały wyniesieniom obserwowanym przez nią w skaningowym mikroskopie elektronowym. Rozwój brodawek smakowych oraz ich kubków smakowych są ściśle związane z rozwojem układu nerwowego [Farbman 1971, Whitehead, Kachele 1994]. U świni domowej

pierwsze znamiona rozwoju brodawek grzybowatych w postaci niewielkich wyniesień nabłonka wypełnionych tkanką łączną zaobserwowano w badaniach własnych w 53. dniu życia płodowego. Pierwsze kubki smakowe pojawiły się u płodów 70-dniowych. Zlokalizowane były one na powierzchniach dogrzebietowych brodawek. Kubki smakowe przykryte były jednak przez warstwę 2–3 komórek nabłonka. Obserwacja ta pokrywa się z doniesieniami innych autorów, którzy także opisywali takie zjawisko [Kulawik 2004, Tichy 1991a]. Oznacza to prawdopodobnie, że kubki smakowe w tym okresie nie mają możliwości odbioru wrażeń smakowych. Kształt brodawek grzybowatych na powierzchniach bocznych oraz znajdujących się w doogonowych partiach trzonu języka był bardziej prostokątny, podczas gdy brodawki usytuowane na grzbiecie języka miały wąską podstawę oraz szeroką powierzchnię grzbietową, co nadawało im typowy, określany mianem grzybowatego kształt. Obserwacje te są zgodne z opisami brodawek grzybowatych podanych przez Chamorro i in. [1993] u świń dorosłych, a także obserwacjami Tichego [1991a, 1991b] dotyczącymi okresu płodowego. Płody 97-dniowe miały już kubki smakowe, których otwór smakowy kontaktował się z otoczeniem. Można zatem przypuszczać, że kubki smakowe odbierają już w tym okresie bodźce smakowe. Analogiczny obraz morfologiczny brodawek grzybowatych stwierdzono u płodów 107- i 114-dniowych. Brodawki okolone zaliczane są do brodawek smakowych i są największymi pod względem rozmiarów spośród nich. Występują one wyłącznie u ssaków [Kubota i in. 1963, Qayyum, Beg 1975, Krause, Cutts 198]. Wykazują one dużą zmienność gatunkową pod względem liczby oraz lokalizacji. U torbaczy (*Marsupialia*) występują trzy brodawki okolone ułożone w kształcie litery V, której wierzchołek skierowany jest doogonowo [Kubota i in. 1963]. Kubota [1962, 1966] obserwował rozmieszczenie brodawek okolonych u *Ochotona hyperborea yezoensis* i *Manis pentadactyla*. Qayyum i Beg [1975] stwierdzili, że na języku *Capra aegagrus* występuje 13–14 brodawek okolonych ułożonych w kształcie litery V. U mięsożernych (*Carnivora*) występują 2 brodawki tego typu. U człowieka z kolei na grzbiecie języka zlokalizowane jest 7–12 brodawek okolonych [Dreckhan, Zenker 1994]. U świni domowej występują jedynie 2 brodawki okolone [König, Liebich 2008]. Ułożone są symetrycznie na grzbiecie języka, poprzecznie w stosunku do jego osi długiej. Są to twory, które u płodów świń, począwszy od 70. dnia ciąży, widoczne są nieuzbrojonym okiem. Tichy [1991a] pierwsze oznaki formowania się brodawek okolonych zaobserwował w 44. dniu życia płodowego. W badaniach własnych, w preparatach pochodzących z 53. dnia ciąży, zaobserwowano dwa symetryczne, dużo większe od innych obserwowanych uwypukleń, wyniesienia nabłonka na grzbiecie języka. Wyniesienia te oddzielone były od pozostałej części nabłonka płytkim rowkiem. W preparatach pochodzących z 59. dnia ciąży wyniesienia te były znacznie większe, a rowek oddzielający je głębszy i szerszy. Kulawik [2004] zaobserwowała pierwsze oznaki powstawania brodawek okolonych u królika w 15. dniu życia płodowego, natomiast twory z rusztowaniem łącznotkankowym z obecnym rowkiem stwierdziła w 22. dniu życia płodowego. W badaniach własnych w preparatach z 70. dnia ciąży brodawki okolone były już w dużym stopniu zróżnicowane. Rowek oddzielający je był znacznie głębszy i szerszy niż u płodów młodszych. Nabłonek pokrywający brodawki okolone wpukłał się w kierunku błony właściwej, dzieląc zrąb brodawki na listki. Tkanka łączna tworząca zrąb zawierała dużą liczbę naczyń krwionośnych. Na powierzchniach bocznych widoczne były liczne kubki smakowe w różnej fazie rozwoju. Obecne były one także, aczkolwiek w małej ilości, na powierzchni grzbietowej brodawki. Kubki smakowe, które zlokalizowane były zawsze

śródnabłonkowo, pokryte były przez 1, 2 warstwy komórek nabłonka. Proces kształtowania się brodawek smakowych, w tym brodawek okolonych, a także kubków smakowych jest ściśle związany z rozwojem układu nerwowego [Farbman 1971, Whitehead, Kachele 1994]. Występuje tu prawdopodobnie zjawisko indukcji tkankowej opisane przez Spermanna już w 1938 r. [Matthews 2000]. Badania doświadczalne wykazały, że odnerwienie brodawek smakowych powoduje zanik kubków smakowych oraz samych brodawek [State 1977, El-Eishi, State 1974]. Innym czynnikiem, prawdopodobnie stymulującym rozwój kubków smakowych, jest wydzielina gruczołów surowicznych doogonowych, których ujścia znajdują się na dnie rowka otaczającego brodawkę okoloną. Tichy [1991a] zaobserwował pierwsze kubki smakowe w różnym stadium rozwoju na brodawkach okolonych już w 50. dniu życia płodowego. Kubki te zlokalizowane były na powierzchniach grzbietowych brodawek. Z kolei w 53. dniu zaobserwował on kubki smakowe w różnym stadium rozwoju zarówno na powierzchni grzbietowej, jak i ścianach brodawek okolonych, przy czym kubki zlokalizowane na ścianach pokryte były nabłonkiem. W badaniach własnych stwierdzono występowanie kubków smakowych na brodawkach okolonych w preparatach pochodzących z 70. dnia ciąży. Kubki te występowały na ścianach i powierzchniach grzbietowych brodawek okolonych. Pojedyncze kubki smakowe znajdowały się także na ścianach wału otaczającego brodawki okolone. Tichy [1991b] stwierdził, że kubki smakowe zlokalizowane na powierzchni grzbietowej brodawek okolonych nie występują już u płodów 97-dniowych. W badaniach własnych odnotowano obecność tak zlokalizowanych pojedynczych kubków smakowych także w preparatach ze 107. i 114. dnia ciąży. Badania własne wykazały również obecność pojedynczych kubków smakowych na ścianach wału otaczającego brodawki okolone. Można powiedzieć, że po gwałtownej zmianie, jaka zaszła w budowie pomiędzy 53. a 70. dniem życia płodowego, aż do 114. dnia ciąży rozwój brodawek okolonych miał charakter stopniowy i nie zachodziły w nich żadne burzliwe zmiany. Okresowość występowania kubków smakowych na powierzchniach grzbietowych brodawek okolonych, które obserwowali Tichy [1991a, 1991b] oraz Fujimoto i in. [1993] na powierzchniach dogrzebietowych i liściastych, może sugerować, że są to kubki „płodowe”. Ich przeznaczenie i przyczyna zaniku nie są znane. Autorzy sugerują, że mogą one odbierać bodźce smakowe płynu owodniowego, co przypuszczalnie miałoby wpływ na kształtowanie się narządu smaku. Z kolei brak bodźców ze strony płynu owodniowego byłby hipotetyczną przyczyną ich zaniku po urodzeniu [Fujimoto i in. 1993]. Brodawki liściaste razem z brodawkami okolonymi stanowią ewolucyjnie młodszą formację od pozostałych brodawek językowych i występują jedynie u ssaków [Kubota i in. 1963, Qayyum, Beg 1975, Krause, Cutts 1982]. Podobnie jak pozostałe brodawki smakowe, w okresie prenatalnym tworzą się wcześniej od brodawek mechanicznych, aczkolwiek proces ich dojrzewania jest wolniejszy i przebiega później niż w wypadku brodawek okolonych i grzybowatych [Tichy 1991b]. Kulawik [2000] zaobserwowała w 22. życia płodowego królika wnikające w obręb tkanki łącznej pasma nabłonkowe z licznymi komórkami w stadium podziału mitotycznego. Spostrzeżenia te pokrywają się z doniesieniem Fujimoto i in. [1993]. Podobne oznaki procesu kształtowania się brodawek liściastych obserwowali także State i in. [1974] u szczura. Proces ostatecznego kształtowania się brodawek liściastych ma miejsce już w okresie postnatalnym [Kulawik 2000]. Fujimoto i in. [1993] wysunęli teorię mówiącą, że rowki brodawek liściastych powstają w rezultacie połączenia się ze sobą przewodów wyprowadzających surowicznych tylnych. Zatem rowki te powstawałyby od podstawy brodawek w kierunku powierzchni języka.

Hamed i in. [1980] uważają natomiast, że nabłonek powierzchni języka wrasta w kierunku zrębu języka, a następnie pasma nabłonkowe ulegają rozczepieniu, tworząc tym samym rowki. Kulawik [2000] uważa, że rowki brodawek liściastych powstają w następstwie rozczepiania się pasm nabłonka wnikającego w kierunku zrębu języka. W badaniach własnych obserwowano proces wnikania pasm nabłonka w obszarze występowania brodawek liściastych w 59. dniu życia płodowego. W okolicy tej obserwowano także rozwijające się gruczolę surowicze, ale ich odcinki nie znajdowały się w sąsiedztwie zawiązków brodawek liściastych. W 70. dniu życia płodowego brodawki liściaste obserwowano już jako fałdy błony śluzowej oddzielone od reszty nabłonka przez wąskie rowki. Kubki smakowe znajdowały się na ich powierzchniach bocznych oraz grzbietowych. Stwierdzono także obecność kubków smakowych na nabłonku bezpośrednio sąsiadującym z brodawkami. Takie samo zjawisko, nie tylko na samych brodawkach liściastych, ale i na sąsiadującym nabłonku, opisała Kulawik [2004] u płodów królika. W 97., 107. i 144. dniu życia płodowego nadal obecne były kubki rozmieszczone jak opisane powyżej. Kubki smakowe zlokalizowane na powierzchniach grzbietowych brodawek liściastych w okresie płodowym obserwowali także Tichy [1991b] u świń oraz Fujimoto i in. [1993] u królików. Brodawek tych nie obserwuje się już w okresie postnatalnym. Tichy [1991b] już w drugim dniu po urodzeniu stwierdził brak tak usytuowanych kubków smakowych na brodawkach liściastych. Prawdopodobnie są to kubki smakowe analogiczne do podobnie zlokalizowanych kubków smakowych na brodawkach okolonych, które także występują jedynie w życiu płodowym.

PIŚMIENNICTWO

- Böck P., 1999. Romeis Mikroskopische Technik. Urban und Schwarzenberg, München–Wien–Baltimore.
- Cane A.K., Spearman R.I.C., 1969. The keratinized epithelium of the house mouse (*Mus musculus*) tongue: its structure and histochemistry. *Archs. Oral. Biol.*, 14, 829–841.
- Chamorro C.A., de Paz P., Fernandez J.G., Anel L., 1993. Fungiform papillae of the pig and the wild Boar analyzed by scanning electron microscopy. *Scann. Microscop.*, vol. 7, 313–322.
- Drenckhan D., Zenker W., 1994. Benninghof Anatomie. Makroskopische Anatomie, Embryologie und Histologie des Menschen. Urban & Schwarzenberg, München–Wien–Baltimore.
- El-Eishi H.I., State F.A., 1974. The role of the nerve in formation and maintenance of taste buds. *Acta. Anat.*, 89, 599–609.
- Farbman A.I., 1970. The dual pattern of keratinization in filiform papillae on rat tongue. *J. Anat.*, 106, 275–286.
- Fergusson M.W.J., 1981. The structure and development of the palate in Alligator Missisipiensis. *Archs. Oral. Biol.*, 26, 427–443.
- Fujimoto S., Yamamoto K., Yoshizuka M., Yokoyama M., 1993. Pre- and postnatal development of rabbit foliate papillae with special reference to gutter formation and taste bud and serous gland differentiation. *Microscop. Res. And Techn.*, 26, 120–132.
- Habermehl K.,H., 1952. Über besondere Randpapillen an der Zunge neugeborener Säugetiere. *Zscht. Anat. Entwickl-Gesch.*, 116, 355–372.
- Hamed M.S., Serafy A.K., El-Eishi I.H., 1980. Histological and histochemical study on the development foliate papillae in guinea pigs. *Acta Anat.*, 106, 101–107.
- Iwasaki S., Miyata K., Kobayashi K., 1987. Comparative studies of the dorsal surface of the tongue in three mammalian species by scanning electron microscopy. *Acta Anat.*, 128, 140–146.

- Iwasaki S., 1992a. Fine structure of the dorsal lingual epithelium of the domestic, newborn kitten, *Felis catus*. *Ann. Anat.*, 174, 293–300.
- Iwasaki S., 1992b. Fine structure of the dorsal lingual epithelium of the freshwater turtle, *Geoclemys reevesi* (*Chelonia, Emydinae*). *J. Morph.*, 211, 125–135.
- Iwasaki S., Miyata K., 1990. Fine structure of the dorsal epithelium of the moongose tongue. *J. Anat.*, 172, 201–212.
- Iwasaki S., Yoshizawa H., Kawahara I., 1996. Study by scanning elektron microscopy of the morphogenesis of three types of lingual papillae in the mouse. *Acta Anat.*, 157, 41–52.
- Iwasaki S., Yoshizawa H., Kawahara I., 1997. Study by scanning elektron microscopy morphogenesis of three types of lingual papillae in the rat. *Anat. Rec.*, 247, 528–541.
- Iwasaki S., Yoshizawa H., Kawahara I., 1999. Ultrastructural study of the relationship between the morphogenesis of filiform papillae and keratinisation of the lingual epithelium in the rat. *J. Anat.*, 195, 27–38.
- König H.E., Liebich H.G., 2008. *Anatomia zwierząt domowych*. Galaktyka, Łódź.
- Krause W.J., Cutts J.H., 1982. Morphological Observations on the Papillae of the Opossum Tongue. *Acta. Anat.*, 113, 159–182.
- Kubota K., 1966. Comparative Anatomical and Neurohistological Observations on the Tongue of Japanese Pica (*Ochotona hyperborea yezoensis*, Kishida). *Anat. Rec.*, 154, 1–11.
- Kubota K., Kubota J. 1962. Comparative Anatomical and Neurohistological Observations on the Tongue of the Great Antaetar (*Myrmecophaga Jubata Linne*). *Anat. Rec.*, 143, 15–25.
- Kubota K., Kubota J., Fukuda N., Asakura S., Nakagawa S., Masui M., 1963. Comparative Anatomical and Neurohistological Observations on the Tongue of the Marsupialis. *Anat. Rec.*, 147, 337–345.
- Kulawik M., 2004. Morfologia błony śluzowej języka w okresie pre- i postnatalnym. Rozprawa doktorska. Akademia Rolnicza w Poznaniu.
- Kullaa-Mikkonen A., Hynynen M., Hyvönen P., 1987. Filiform papillae of human, rat, and swine tongue. *Acta. Anat.*, 130, 280–284.
- Mack A., Singh A., Gilroy C., Ireland W., 1997. Porcine lingual taste buds: a quantitative study. *Anat. Rec.*, 247, 33–37.
- Matthews G.G., 2000. *Neurobiologia*. PZWiL, Warszawa.
- Qayyum M.A., Beg M.A., 1975. Anatomical and neurohistological observations on the tongue of Indian goat, *Capra aegagrus*. *Acta. Anat.*, 93, 554–567.
- Sawaf M.H., Shabana A.H., Pelissier A., Fores Ouhayoun J.P., 1991. Characterisation of cytokin patterns in the developing human tongue. *Int. J. Devel. Biol.*, 35, 91–100.
- Schneider C., Kressin M., Schnorr B., 1996. Zur Morphologie der Zungenrandpapillen neugeborener Ferkel. *Ann. Hist. Embryol.*, 25, 95–100.
- Shimada K., Sato I., Yokoi A., Kitagawa T., Tezuka M., Ishii T., 1990. The fine structure and elemental analysis of the keratinized epithelium of the filiform papillae analysis on the dorsal tongue in the american alligator (*Alligator mississippiensis*). *Okajimas Folia Anatomica Japon.*, 66(6), 375–392.
- Sommer U., Schlechta C., Kressin M., Schnorr B., 1997: Intraepitheliale Nervenendigungen in den Zungenrandpapillen neugeborener Ferkel. *Anat. Histol. Embryol.*, 26, 121–126.
- State F.A., 1977. Circumvallate papilla of dog following suture of the hypoglossal and glossopharyngeal nerves. *Acta. Anat.*, 98, 413–419.
- State F.A., El-Eishi H.I., Naga I.A., 1974. The development of taste buds in the foliate papillae of the albino rat. *Acta Anat.*, 89, 452–460.
- Schlechta C., Kressin M., Schnorr B., Krebs C., 1996. Architektur und Feinstruktur der terminalen Blutgefäße der Zungenrandpapillen neugeborener Ferkel., 78, 137–143.
- Tichy F., 1991a. The Morphogenesis of circumvallate papillae and differentiation of taste buds in the pig at 41 to 64 days of prenatal development. *Acta. Vet. Brno*, 60, 99–110.

- Tichy F., 1991b. The Morphogenesis of circumvallate papillae and differentiation of taste buds in the porcine foetus from day 76 till birth and in the adult pig. *Acta. Vet. Brno*, 60, 307–315.
- Trzcielińska-Lorych J., Jackowiak H., Skieresz-Szewczyk K., Godynicki Sz., 2009. Morphology and morphometry of lingual papillae in adult and newborn Egyptian Fruit Bats (*Rousettus aegyptiacus*). *Anat. Histol. Embryol.*, 38, 370–376.
- Whitehead M.C., Kachele D.L., 1994. Development of fungiform papillae, taste buds and their innervation in hamster. *J. of Comp. Neurol.*, 340, 515–530.
- Yamasaki F., Takahashi K., 1982. A description of the times of appearance and regression of marginal lingual papillae in human fetuses and newborns. *Anat. Rec.*, 204, 171–173.
- Yamasaki F., Komatsu S., Kamyia T., 1978. Papillary projections at the lingual margin in the striped dolphin, *Stenella coeruleo alba*, with special reference to their development and regression. *J. Morph.*, 157, 33–48.

**THE MORPHOLOGY AND DEVELOPMENT OF THE TONGUE
IN THE PIG DURING PRENATAL PERIOD. PART 2.
DEVELOPMENT OF LINGUAL MUCOSA**

Abstract. The development of the lingual mucosa was described. The investigations were carried out on foetuses from the 53th, 59th, 70th, 97th, 107th and 114th day of gestation. The stains: H-E, Masson-Goldner and Azan were made. The histological analysis of the mucosa was done. The first symptoms of the keratinisation process in the 97th day of gestation was observed. In the 97th day of gestation the gustatory buds were not covered by epithelial cells. In the fungiform papillae, the gustatory buds in the dorsal surface were observed till 114th day of gestation.

Key words: pig, foetus, tongue, development

Zaakceptowano do druku – Accepted for print: 30.06.2010

Do cytowania – For citation: Janeczek M., 2010. Morfologia i rozwój języka świni w okresie prenatalnym. Część II. Rozwój błony śluzowej. *Acta Sci. Pol. Med. Wet.*, 9(2) 2010, 17–32.

AKTYWNOŚĆ SPONTANICZNA MACICY PODCZAS CYKLU JAJNIKOWEGO U SAMIC ZWIERZĄT DOMOWYCH I METODY JEJ BADANIA

Jolanta Bujok, Wojciech Zawadzki

Uniwersytet Przyrodniczy we Wrocławiu

Abstract. Warstwa mięśniowa macicy utworzona jest z komórek mięśniowych gładkich okrężnych i podłużnych, które wykazują aktywność spontaniczną. Głównymi hormonami modulującymi kurczliwość narządu są progesteron i estrogeny. W przebiegu cyklu płciowego zmieniają się częstotliwość, amplituda, długość trwania oraz zasięg i miejsce inicjacji skurczu macicy. Najczęściej stosowanymi metodami w badaniu kurczliwości macicy są elektromiografia, pomiar ciśnienia wewnątrzmacicznego oraz metody *in vitro* z użyciem przetworników izotonicznych. Praca zawiera szczegółową charakterystykę aktywności spontanicznej macicy u samic dużych zwierząt domowych, badanej wyżej wymienionymi metodami.

Key words: *myometrium*, aktywność spontaniczna, elektromiografia, ciśnienie wewnątrzmaciczne, *in vitro*

WSTĘP

Macica jest częścią układu rozrodczego samic ssaków, odpowiadającą za stworzenie środowiska do rozwoju nowego organizmu. Tkanką budującą część kurczliwą macicy są mięśnie gładkie, zgrupowane w dwie warstwy – zewnętrzną (podłużną) i wewnętrzną (okrężną). Zadaniem warstwy mięśniowej jest m.in. zapewnienie wyparcia dojrzałego płodu i łożyska podczas porodu, co jest związane ze zdolnością do wykonywania silnych, zsynchronizowanych skurczów. Jednakże również w cyklu płciowym i we wczesnej ciąży narząd ten wykazuje ciągłą, charakterystyczną dla statusu hormonalnego aktywność skurczową, służącą wielu celom (tab. 1).

Typową cechą większości narządów zbudowanych z mięśni gładkich jest aktywność spontaniczna, która nie ustaje po przerwaniu połączenia z centralnym systemem nerwowym i usunięciu wpływów humoralnych. W układzie pokarmowym, w 1911 r., S.R. Cajal po raz pierwszy zidentyfikował komórki, które funkcjonują jako rozruszniki. Są one nazywane komórkami Cajala (ICC) [Negreanu 2008]. Następnie odkryto je

Adres do korespondencji – Corresponding author: Wojciech Zawadzki, Katedra Biostruktury i Fizjologii Zwierząt, Uniwersytet Przyrodniczy we Wrocławiu, ul. Kozuchowska 1/3, 51-613 Wrocław, e-mail: wojciech.zawadzki@up.wroc.pl

w wielu innych narządach, np. w cewce moczowej [Sergeant 2006]. Ostatnio udało się również znaleźć komórki o cechach charakterystycznych dla ICC w macicy. m-ICLC (myometrial interstitial Cajal-like cells) stanowią około 7% populacji komórek *myometrium*, leżą na brzegach pęczków mięśni gładkich macicy, mają 2–3 długie, cienkie wypustki oraz wykazują aktywność spontaniczną. Mają też receptory progesteronowi i estrogenowe, w związku z czym sugeruje się, że to właśnie m-ICLC odpowiadają za zmiany aktywności macicy w przebiegu cyklu płciowego. Istnieją też badania dynamiki jonów wapniowych, z których wynika, że skurcz warstwy mięśniowej macicy jest inicjowany na obrzeżach pęczków miocytów [Ciontea i in. 2006, Cretoiu i in. 2006, Popescu i in. 2007, Hutchings i in. 2009].

Głównymi modulatorami aktywności miometrium są hormony steroidowe: progesteron i estrogen, które działają przeciwstawnie wobec siebie. Oba działają poprzez wiązanie się ze swoistymi receptorami w jądrze komórkowym, jak również w błonie komórkowej. Progesteron pełni rolę czynnika hamującego kurczliwość. W latach pięćdziesiątych ubiegłego wieku A. Csapo zaproponował pojęcie blok progesteronowy [Csapo 1956]. Hormon zmniejsza ekspresję receptora dla oksytocyny i prostaglandyn, przyspiesza metabolizm tych ostatnich, obniża syntezę koneksyny 43, głównego składnika koneksjonów łączących komórki *myometrium* [Soloff i in. 1983, Hendrix i in. 1995, Dong i Yal-lampalli. 2000, Patel i in. 2003]. Progesteron łączy się także z receptorem GABA_A i najprawdopodobniej również w ten sposób blokuje aktywność skurczową macicy [Putnam 1991]. Estrogeny natomiast pobudzają kurczliwość, odwracając blokujące działanie progesteronu. Między innymi wzmagają tworzenie się ścisłych złączy między komórkami *myometrium* i zwiększają wrażliwość receptorów dla oksytocyny [MacKenzie i Garfield 1985, Stormshak i Bishop 2008].

Tabela. 1. Główne funkcje *myometrium* w macicy nieciężarnej
Table. 1. Main functions of myometrium in non-pregnant uterus

Funkcje <i>myometrium</i> Myometrial functions	
1.	Wspomaganie transportu plemników do jajowodu Facilitation of spermatozoa transport into the oviducts
2.	Usuwanie nadmiaru spermy po kopulacji/inseminacji Removal of excessive spermatozoa after copulation/insemination
3.	Zapobieganie wnikanii mikroorganizmów Prevention of colonisation by microorganisms
4.	Usuwanie czynników infekcyjnych Removal of infectious agents
5.	Transport zarodka do miejsca implantacji Embryo transport to the site of implantation
6.	Zapewnienie warunków dla implantacji Providing conditions for implantation

Aktywność skurczowa macicy badana *in vivo*

W doświadczeniach na zwierzętach dwoma głównymi metodami służącymi badaniu aktywności macicy są elektromiografia i pomiar ciśnienia wewnątrzmacicznego. Ostatnio również wykorzystuje się w tym celu ultrasonografię, która jest metodą nieinwazyjną oraz dla pośredniego określania perystaltyki macicy – scyntyografię [LeBlanc i in. 1994, Sinemaa i in. 2005].

Elektromiografia polega na rejestrowaniu zjawisk elektrycznych w komórkach mięśni gładkich za pomocą implantowanych elektrod. Jest to wysoce inwazyjna metoda, wymagająca zabiegu chirurgicznego w celu umieszczenia odbiorników, jednakże pozwala na przeprowadzanie doświadczeń chronicznych. Dzięki przymocowaniu elektrod od zewnętrznej strony narządu – unika się rozciągania macicy, które mogłoby mieć wpływ na jej aktywność skurczową. Zapis ukazuje potencjały czynnościowe, które łączą się w grupy, mają zmienną amplitudę i pojawiają się z różną częstotliwością. Ogólnie zakłada się, że wyższa amplituda potencjałów odpowiada pobudzeniu większej liczby komórek i równocześnie silniejszemu skurczowi. Krótkie grupy potencjałów, które można określić jako epizody lub wybuchy aktywności, najprawdopodobniej odpowiadają krótkotrwałym silnym skurczom, natomiast wydłużone zespoły wyładowań o niższej amplitudzie i częstotliwości można przypisać wzrostowi tonusu. Łączą się one w okresy aktywności [Ruckebush i in. 1975].

Kolejnym sposobem pomiaru aktywności skurczowej macicy jest rejestracja zmian ciśnienia za pomocą umieszczonego we wnętrzu narządu urządzenia. Jako pierwszą w celu pomiaru kurczliwości macicy zastosowano metodę balonikową, polegającą na umieszczeniu przez szyjkę macicy w świetle macicy gumowego balonika podłączonego do aparatu zapisującego. Stosował ją już m.in. Heinrichous w 1889 r. u kobiet. W celu minimalizowania wpływu oprzyrządowania na skurcze macicy zaczęto stosować różnego rodzaju katetry, początkowo z zamkniętą końcówką, następnie z otwartą i ich modyfikacje [Bengtsson 1968, Akerlund i in. 1978]. Wraz z postępem technologii wyprodukowano katetry wyposażone w mikroprzetworniki ciśnienia na końcu lub w kilku miejscach [Steer i in. 1978].

Inną metodą badawczą, pośrednią poniekąd między elektromiografią a pomiarem ciśnienia wewnątrz macicy, są mierniki rozciągania, pracujące na zasadzie odbioru zmiany oporu elektrycznego w implancie pod wpływem zmiany kształtu. Mocowane są podobnie jak elektrody do miografii, jednakże zapisują krzywą odpowiadającą skurczowi macicy.

Owca

Jest zwierzęciem sezonowo poliestralnym, a w zależności od rasy może także wykazywać aktywność rozrodczą przez cały rok. Cykl jajnikowy u samic tego gatunku trwa około 17 dni, rozpoczyna się rują, która trwa jedną dobę. Pod koniec rui lub po zakończeniu dochodzi do owulacji. Następnie formuje się ciało żółte, które wydziela progesteron aż do 15. dnia cyklu, kiedy to zachodzi luteoliza i wzrost poziomu estrogenu we krwi. Aktywność mioelektryczna mięśniówki macicy zmienia się w kolejnych fazach cyklu. Estrus charakteryzuje się zgrupowaniami potencjałów o wysokiej amplitudzie, trwającymi 8–10 sekund, które przerywane są okresami spokoju o długości 8–20 sekund. Są one zgrupowane w dłuższe okresy aktywności (5–15 minut) (tab. 2). Potencjały wędrują od końca rogów macicy w kierunku szyjki macicy. W kolejnej dobie okresy ciszy wydłużają się (do 5,5 minuty), a kierunek propagacji potencjałów zmienia się na dogłowy. Na czas aktywności ciała żółtego nakłada się spadek rytmiczności i amplitudy potencjałów (tab. 4) [Naaktgeboren i in. 1973, Ruckebush i Bueno 1976].

Krowa

Cykl płciowy krowy trwa średnio 21 dni, rozpoczyna się rują, której objawy utrzymują się zazwyczaj przez 18–19 godzin. Po ich ustąpieniu dochodzi do owulacji. Okres okolorujowy, podobnie jak u innych samic zwierząt domowych, charakteryzuje się znacznym wzrostem poziomu estrogenu we krwi, który jest produkowany przez dojrzewający pęcherzyk jajnikowy. Dochodzi też do spadku poziomu progesteronu w surowicy krwi. W tym czasie szeregi potencjałów i krótkie epizody o wysokiej częstotliwości i niskiej amplitudzie zaczynają tworzyć dłuższe okresy aktywności trwające od 1 do 7 minut, pojawiające się 2–3 razy w ciągu godziny i przedłużające się do 20–30 minut w samej rui (tab. 2). Są one wówczas najbardziej regularne pod względem częstotliwości i amplitudy. Wraz z końcem rui dochodzi do obniżenia amplitudy i skrócenia czasu trwania grup potencjałów, które wędrują od szyjki macicy w kierunku jajowodu. Z kolei nastaje okres względnej nieaktywności macicy, pojawiają się jedynie nieregularne epizody potencjałów, co koreluje z okresem aktywności sekrecyjnej ciała żółtego [Ruckebusch i Bayard 1975].

Przy zastosowaniu elastycznego kateteru z przetwornikami ciśnienia zauważono u krów w diestrus skurcze pojawiające się 32–40 razy w ciągu godziny [Hirsbrunner i in. 2003]. Z kolei zapisy za pomocą balonika lateksowego wypełnionego wodą do objętości 10–20ml wykazują, że w estrus skurcze pojawiają się z częstotliwością około 42 razy na godzinę i zajmują około 90% czasu zapisu (tab. 3). Faza ciała żółtego, w 7. dniu cyklu, charakteryzuje się natomiast większą liczbą skurczów w jednostce czasu (około $54 \cdot \text{godz}^{-1}$), które jednak zajmują 60% czasu zapisu i mają 3 razy mniejszą średnią amplitudę [Cooper i Foote 1986]. Używając kateterów zakończonych balonikiem, wykazano wzrost tonusu macicy w estrus [Ruckebusch i Bayard 1975] oraz stwierdzono, że największa amplituda i częstotliwość skurczów występują w okolicach rui [al-Eknaah i Noakes 1989]. Skurcze przyjmują charakter fali perystaltycznej w rui i przesuwają się w obu kierunkach, przy czym pod koniec rui, tuż przed owulacją, głównie od szyjki macicy do jajowodu [Rodriguez-Martinez i in. 1987].

Tabela. 2. Czas trwania okresu aktywności bioelektrycznej w estrus

Table. 2. Duration of the myoelectric activity during estrus

Gatunek zwierzęcia Animal species	Czas trwania okresów aktywności mioelektrycznej [min] Duration of the myoelectric activity
Owca – Sheep	5 – 15
Krowa – Cow	20 – 30
Świnia – Pig	< 10
Klacz – Mare	< 10 (średnio 3,3 – average 3,3)

Świnia

W badaniach nad spontaniczną aktywnością macicy u świń podczas cyklu jajnikowego, który trwa u tego gatunku przeciętnie 21 dni z rują właściwą długości średnio 50 godzin, zauważono kilka wzorców aktywności elektrycznej miometrium. Pierwszy z nich charakteryzuje się wysokim napięciem i niską częstotliwością potencjałów ($0,5\text{--}2,3 \cdot \text{s}^{-1}$), drugi stanowi odwrotność pierwszego, z częstotliwością wyładowań na poziomie $2\text{--}3 \cdot \text{s}^{-1}$, trzeci jest natomiast kombinacją dwóch poprzednich. Wszystkie te typy aktywności

reprezentują skurcz i tworzą dłuższe okresy, zmieniające się w cyklu. Estrus charakteryzuje się epizodami trwającymi do 32 sekund, ale pojawiającymi się w dłuższych okresach aktywności z niską częstotliwością $15,8 \cdot h^{-1}$. Okresy trwają do 10 min (tab. 2). Zdecydowanie przeważa pierwszy typ aktywności. Następnie wzrasta częstotliwość, a spada amplituda (drugi typ), szczególnie w rogach i rozgałęzieniu macicy. Po piątym dniu ustala się stan niskiej aktywności macicy trwający do dnia 13. W tym czasie okresy aktywności składają się z około 20 epizodów [Scheerboom i in. 1987, Claus i in. 1989].

Przy rejestracji zmian ciśnienia wewnątrz macicy w okresie okołorujowym za pomocą kateterów wypełnionych płynem z otwartym zakończeniem proestrus charakteryzuje się w zapisie niską częstotliwością i amplitudą skurczów ($15 \cdot h^{-1}$), co zmienia się z momentem rozpoczęcia się rui właściwej u loch. Częstotliwość skurczów w estrus może wynosić od 6 do 40 w ciągu godziny (tab. 3), co podyktowane jest dużą zmiennością osobniczą, wzrasta jednak średnio o 30% w porównaniu z proestrus [Langendijk i in. 2005]. Amplituda skurczów w rui jest wyższa o ponad 100%. W kolejnych cyklach rujowych kurczliwość spada. W modelu *ex vivo* za pomocą mikrokateteru z dwoma czujnikami stwierdzono, że administracja 17- β -estradiolu powoduje skurcze w kierunku od szyjki macicy do jajnika, zaś w trakcie dodawania do płynu odżywczego progesteronu – w kierunku przeciwnym, co powinno znajdować odzwierciedlenie u żywych zwierząt odpowiednio w fazie estrus i diestrus [Mueller i in. 2006].

Tabela. 3. Częstotliwość skurczów macicy w estrus (monitoring ciśnienia wewnątrzmacicznego)
Table. 3. Frequency of uterine contractions (measured by intrauterine devices)

Gatunek Species	Częstotliwość skurczów macicy w estrus [h^{-1}] Frequency of myometrial contractions
Krowa – Cow	42
Macióra – Pig	6–40
Klacz – Mare	90

Klacz

U klaczy również wraz ze zmianami stężenia hormonów płciowych aktywność mioelektryczna macicy nasila się lub obniża. Podczas estrus występują krótkie okresy potencjałów o wysokiej amplitudzie, pojawiających się z dużą częstotliwością. Są one przerywane okresami spokoju. Wraz z nastaniem fazy ciała żółtego okresy wydłużają się i stają się nieregularne, a amplituda ich potencjałów spada. Płynnie przechodzą w okresy spokoju również o zmiennej długości. Luteoliza wiąże się z krótkimi okresami aktywności o wysokiej amplitudzie potencjałów, ale o mniejszej częstotliwości niż w estrus, fazy spokoju są krótkie [Taverne i in. 1979]. Co ciekawe, w okresie ciała żółtego aktywność macicy jest różna dla poszczególnych odcinków macicy, większa dla podstawy rogów i ich części środkowych, a mniejsza dla części sąsiadujących z jajowodem. Całkowita liczba potencjałów w jednostce czasu dla fazy lutealnej jest wyższa niż dla estrus [Troedsson i in. 1993].

Ciśnienie wewnątrzmaciczne badano u klaczy kateterami o otwartym zakończeniu. Metodą tą stwierdzono małe zmiany w przebiegu cyklu rujowego, a widoczną odpowiedź mięśniówki uzyskiwano dopiero po podaniu oksytocyny i cloprostenolu [Jones

i in. 1991]. Dodatkowo na zapis skurczów ma wpływ bardzo wiele czynników, takich jak oddawanie moczu, rzenie, oddychanie, rozciąganie się [Goddard i in. 1985]. Katetem z dwoma czujnikami ciśnienia udało się zarejestrować w estrus skurcze występujące z częstotliwością 90 w ciągu godziny, z których prawie 1/10 wędrowała wzdłuż macicy (tab. 3) [von Reitzenstein i in. 2002].

Tabela. 4. Parametry aktywności mioelektrycznej w zależności od fazy cyklu płciowego
Table. 4. Features of the myoelectric activity in course of the follicular cycle

Parametr Parameter		Estrus	Diestrus
1.	Czas trwania okresów aktywności Duration of myoelectric activity	↓	↑
2.	Regularność pojawiania się aktywności Regularity of activity episodes	↑	↓
3.	Amplituda potencjałów Migration of myometrial activity Wędrowanie aktywności	↑	↓
4.	Potential amplitude	↑	↓

Badania *in vitro*

Dzięki właściwości mięśni gładkich do zachowania żywotności poza organizmem przez kilka do kilkunastu godzin w odpowiednim środowisku – wiele badań nad kurczliwością macicy wykonuje się na skrawkach narządu. Istnieje także możliwość przechowywania skrawków przez kilka godzin w warunkach chłodniczych, a ostatnio podejmuje się próby krioprezerwacji na macicach świń z użyciem DMSO [Dittrich i in. 2010]. Najczęściej stosowanym roztworem odżywczo-buforującym jest roztwór Krebsa i jego modyfikacje, przy natlenianiu mieszaniną 95% O₂ i 5% CO₂. Po zamieszczeniu skrawków w roztworze o odpowiedniej temperaturze (standardowo 37°C) wykazują one aktywność spontaniczną, charakterystyczną dla gatunku, fazy cyklu płciowego, wielkości skrawka, badanej warstwy mięśniowej. Skurcze po okresie inkubacji zapisywane są za pomocą przetworników izotonicznych, które przekazują informacje na temat amplitudy, częstotliwości, czasu trwania skurczów i średniej aktywności skurczowej.

Owca

Aktywność skurczową macicy *in vitro* w różnych fazach cyklu płciowego badano, umieszczając podłużne skrawki wielkości 0,5 cm na 2,5 cm w komorach z płynem Krebsa – Singera w temperaturze 38,5°C. Skrawki były mocowane do ramienia pisaka izotonicznego i po 30 minutach zapisywano ich aktywność spontaniczną w okresie 45 minut. Stwierdzono, że aktywność skurczowa jest największa w macicach owiec w rui (zajmują około 56% czasu zapisu), mniejsza charakteryzuje skrawki macic od owiec poddanych owariohisterektomii, natomiast najniższa jest typowa dla fazy lutealnej cyklu. Amplituda i częstotliwość skurczów są w tym czasie najmniejsze. Dla porównania, średnia amplituda dla skrawków w fazie lutealnej wynosi 0,57 mm, natomiast w estrus 16,65 mm [Brinsfield 1968, Hawk i Conley 1974].

Krowa

Już w 1944 roku badano aktywność skurczową wycinków macicy u krów, korzystając z zapisów na kimografii i roztworu Locke'a o temperaturze 37,5°C. Ustalono wówczas, że dla estrus właściwe są powolne skurcze pojawiające się co 90–105 sekund, które przedłużają się w dwa dni po zakończeniu rui i przyjmują charakter długich skurczów z nałożonymi na nie małymi, a całe kompleksy pojawiają się co 2 minuty. W ciągu kolejnych dni zmieniają się one w krótkie nieregularne skurcze i następnie zanikają [Cupps i Asdell 1944]. Inne doświadczenia pokazują, że w fazie pęcherzykowej aktywność spontaniczna jest najbardziej nasiloną [Patil i in. 1980]. Aktywności skurczowe podłużnych i poprzecznych warstw *myometrium* różnią się. Skrawki długości 1–1,2 cm i o szerokości 2 mm cięte równolegle do warstwy okrężnej wykazują mniejszą aktywność, jeżeli brać pod uwagę średnią amplitudę skurczów (około 3 razy mniejsza) i pole pod powierzchnią zapisu (czas trwania i siła skurczów) aniżeli skrawki podłużne. Podobnymi właściwościami obu warstw są narastanie aktywności wraz z czasem badania, porównywalna częstotliwość skurczów [Hirsbrunner i in. 2002]. Średnia częstotliwość dla skrawków podłużnych wynosi 31,5 skurczów w ciągu godziny [Ocal i in. 2004]. Warstwa okrężna wykazuje mniejszą aktywność w czasie di estrus w porównaniu z rują (tab. 5) [Hirsbrunner i in. 2002]. Również wycinki z różnych części narządu przejawiają odmienną aktywność spontaniczną – skrawki z części bliższej szyjce macicy charakteryzują się wolniejszymi skurczami o dłuższym czasie trwania w porównaniu ze szczytową częścią rogu macicy [Kaufmann i in. 2008].

Tabela. 5. Porównanie właściwości skrawków poprzecznych i podłużnych
Table . 5. Comparison of longitudinal and circumferential strips of myometrium

Parametr Parameter	Skrawek okrężny Circular strip	Skrawek podłużny Longitudinal strip
Częstotliwość Frequency	Wysoka High	Niska Low
Ampplituda Amplitude	Niska Low	Wysoka High
Zmienność aktywności w cyklu Variability in activity during follicular cycle	Wysoka High	Niska Low

Świnia

Macice świń ze względu na wyraźną granicę między warstwą podłużną i poprzeczną mięśniówki stanowią dobry materiał do badań *in vitro*. W fazie proestrus warstwa podłużna *myometrium* kurczy się z częstotliwością 34,8–48,6 · h⁻¹, każdy skurcz trwa średnio 51 sekund. Warstwa okrężna natomiast charakteryzuje się częstszymi skurczami (75–108 · h⁻¹) o krótszym czasie trwania (32 sek.). Wartości te zmieniają się w zależności od czasu przygotowywania skrawków do właściwego zapisu, obciążenia początkowego skrawków [Kitazawa i in. 1997, Cao i in. 2002]. W dniu 6. od początku cyklu częstotliwość skurczów wzrasta do 210 · h⁻¹ i utrzymuje się na tym poziomie do dnia dziewiątego, po czym wzrasta do około 270 · h⁻¹ w dniu dwunastym [Pope i in. 1982]. W okresie od 14. do 16. dnia cyklu częstotliwość dla warstwy okrężnej wynosi średnio 252 · h⁻¹, a dla warstwy podłużnej 28,8 · h⁻¹, jednakże biorąc pod uwagę pole pod powierzchnią zapisu, skrawki podłużne są bardziej aktywne (tab. 5.) [Kurowicka i in. 2005].

Klacz

U klaczy warstwa okrężna *myometrium* jest grubsza od zewnętrznej warstwy podłużnej. Obie warstwy wykazują także różną aktywność skurczową. Warstwa okrężna kurczy się z większą częstotliwością w czasie estrus ($324 \cdot h^{-1}$) w porównaniu z warstwą podłużną ($84 \cdot h^{-1}$), natomiast w fazie lutealnej obserwuje się sytuację przeciwną. W obu rodzajach skrawków ogólny czas zajmowany przez skurcze wydłuża się w diestrus [Hirsbrunner i in. 2006]. Czas trwania pojedynczych skurczów jest wtedy porównywalny dla obu warstw, w przeciwieństwie do fazy folikularnej, w której skurcze warstwy okrężnej są dłuższe [Liu i in. 1998]. Pole pod powierzchnią zapisu jest większe dla warstwy podłużnej niezależnie od fazy cyklu, jednakże wartość ta spada wraz z trwaniem doświadczenia [Hirsbrunner i in. 2006].

PODSUMOWANIE

Metodami stosowanymi w badaniu aktywności skurczowej macicy są elektromiografia, rejestracja ciśnienia wewnątrzmacicznego, badanie kurczliwości skrawków za pomocą przetworników izotonicznych. Elektromiografia jest metodą najbardziej inwazyjną, elektrody nie rejestrują samych skurczów, a zjawiska elektryczne im towarzyszące. Badanie zmian ciśnienia w macicy jest zdecydowanie mniej inwazyjne, jednak metoda pozwala na uzyskanie dobrych wyników jedynie u mniejszych zwierząt. Coraz częściej aktywność spontaniczną macicy bada się metodami *in vitro*, gdyż pozwalają one scharakteryzować kurczliwość poszczególnych części i warstw narządu z osobna, eliminują stres zwierząt związany z doświadczeniami i zmniejszają koszty badań. Należy jednak pamiętać, że w metodach *in vitro* stwarzane jest proste środowisko, nieodpowiadające w pełni warunkom panującym w żywym organizmie.

Estrus u wszystkich samic charakteryzuje się silnymi skurczami, z tendencją do tworzenia fali perystaltycznej biegnącej w kierunku jajowodu. Po owulacji kierunek ten zmienia się na przeciwny, a w fazie ciała żółtego skurcze wędrują już tylko na bardzo małe odległości. Amplituda i częstotliwość skurczów spada w diestrus w porównaniu do estrus. W badaniach *in vitro* w estrus skrawki podłużne charakteryzują się podobną częstotliwością skurczów do tej badanej *in vivo*. Natomiast zmienność cech ich aktywności w cyklu jest ograniczona. Duże wahania częstotliwości i amplitudy skurczów w przebiegu cyklu płciowego wykazują natomiast skrawki okrężne. Zawsze jednak kurczą się o wiele szybciej niż macica *in vivo*. Możliwe, że ich aktywność odpowiada za utrzymanie tonusu macicy.

PIŚMIENICTWO

- Akerlund M., Bengtsson L.P., Ulmsten U., 1978. Recording of myometrial activity in the non-pregnant human uterus by a micro-transducer catheter. *Acta Obstet. Gynecol. Scand.*, 57, 429–433.
- al-Ekna M.M., Noakes D.E., 1989. Uterine activity in cows during the oestrous cycle, after ovariectomy and following exogenous oestradiol and progesterone. *Br. Vet. J.*, 145, 328–336.
- Bengtsson L.P., 1968. The sponge-tipped catheter—a modification of the open end catheter for recording of myometrial activity in vivo. *J. Reprod. Fertil.*, 16, 115–118.
- Brinsfield T.H., 1968. Relationship of endocrine state to spontaneous motility of sheep myometrium in vitro. *J. Anim. Sci.*, 27, 439–442.

- Cao J., Shayibuzhati M., Tajima T., Kitazawa T., Taneike T., 2002. In vitro pharmacological characterization of the prostanoid receptor population in the non-pregnant porcine myometrium. *Eur. J. Pharmacol.*, 442, 115–123.
- Ciontea S.M., Radu E., Regalia T., Ceafalan L., Cretoiu D., Gherghiceanu M., Braga R.I., Malincenco M., Zagrean L., Hinescu M.E., Popescu L.M., 2005. C-kit immunopositive interstitial cells (Cajal-type) in human myometrium. *J. Cell. Mol. Med.*, 9, 407–420.
- Claus R., Ellendorff F., Hoang-Vu C., 1989. Spontaneous electromyographic activity throughout the cycle in the sow and its change by intrauterine oestrogen infusion during oestrus. *J. Reprod. Fertil.*, 87, 543–551.
- Cooper M.D., Foote R.H., 1986. Effect of oxytocin, prostaglandin F₂ alpha and reproductive tract manipulations on uterine contractility in Holstein cows on days 0 and 7 of the estrous cycle. *J. Anim. Sci.*, 63, 151–161.
- Cretoiu D., Ciontea S.M., Popescu L.M., Ceafalan L., Ardeleanu C., 2006. Interstitial Cajal-like cells (ICLC) as steroid hormone sensors in human myometrium: immunocytochemical approach. *J. Cell. Mol. Med.*, 10, 789–795.
- Csapo A., 1956. Progesterone block. *Am. J. Anat.*, 98, 273–291.
- Cupps P.T., Asdell S.A., 1944. Changes in the Physiology and Pharmacology of the Uterine Muscle of the Cow in Relation to the Estrous Cycle. *J. Anim. Sci.*, 3, 351–359.
- Dittrich R., Beckmann M.W., Mueller A., Binder H., Hoffmann I., Maltaris T., 2010. Uterus cryopreservation: maintenance of uterine contractility by the use of different cryoprotocols. *Reprod. Domest. Anim.*, 45, 86–91.
- Dong Y.L., Yallampalli C., 2000. Pregnancy and exogenous steroid treatments modulate the expression of relaxant EP(2) and contractile FP receptors in the rat uterus. *Biol. Reprod.*, 62, 533–539.
- Duquette R.A., Shmygol A., Vaillant C., Mobasheri A., Pope M., Burduga T., Wray S., 2005. Vimentin-positive, c-kit-negative interstitial cells in human and rat uterus: a role in pace-making? *Biol. Reprod.* 72, 276–283.
- Goddard P.J., Allen W.E., Gerring E.L., 1985. Genital tract pressures in mares. I. Normal pressures and the effect of physiological events. *Theriogenology*, 23, 815–827.
- Hawk H.W., Conley H.H., 1974. Altered motility of myometrium from estrous ewes after the regulation of estrus with progestagen or prostaglandin. *Theriogenology*, 2, 37–46.
- Hendrix E.M., Myatt L., Sellers S., Russell P.T., Larsen W.J., 1995. Steroid hormone regulation of rat myometrial gap junction formation: effects on cx43 levels and trafficking. *Biol. Reprod.* 52, 547–560.
- Hirsbrunner G., Knutti B., Liu I., Küpfer U., Scholtysik G., Steiner A., 2002. An in vitro study on spontaneous myometrial contractility in the cow during estrus and diestrus. *Anim. Reprod. Sci.* 70, 171–180.
- Hirsbrunner G., Knutti B., Küpfer U., Burkhardt H., Steiner A., 2003. Effect of prostaglandin E₂, DL-cloprostenol, and prostaglandin E₂ in combination with D-cloprostenol on uterine motility during diestrus in experimental cows. *Anim. Reprod. Sci.*, 79, 17–32.
- Hirsbrunner G., Reist M., Couto S.S., Steiner A., Snyder J., Vanleeuwen E., Liu I., 2006. An in vitro study on spontaneous myometrial contractility in the mare during estrus and diestrus. *Theriogenology*, 65, 517–527.
- Hutchings G., Williams O., Cretoiu D., Ciontea S.M., 2009. Myometrial interstitial cells and the coordination of myometrial contractility. *J. Cell. Mol. Med.*, 13, 4268–4282.
- Jones D.M., Fielden E.D., Carr D.H., 1991. Some physiological and pharmacological factors affecting uterine motility as measured by electromyography in the mare. *J. Reprod. Fertil. Suppl.*, 44, 357–368.

- Kaufmann C., Keller C., Oevermann A., Steiner A., Hirsbrunner G., 2008. Spontaneous contractility of bovine myometrium in vitro depending on topography and cycle phase. *Theriogenology*, 70, 880–886.
- Kitazawa T., Shishido H., Sato T., Taneike T., 1997. Histamine mediates the muscle layer-specific responses in the isolated swine myometrium. *J. Vet. Pharmacol. Ther.*, 20, 187–197.
- Kurowicka B., Franczak A., Oponowicz A., Kotwica G., 2005. In vitro contractile activity of porcine myometrium during luteolysis and early pregnancy: effect of oxytocin and progesterone. *Reprod. Biol.*, 5, 151–169.
- Langendijk P., Soede N.M., Kemp B., 2005. Uterine activity, sperm transport, and the role of boar stimuli around insemination in sows. *Theriogenology*, 63, 500–513.
- LeBlanc M.M., Neuwirth L., Asbury A.C., Tran T., Mauragis D., Klapstein E., 1994. Scintigraphic measurement of uterine clearance in normal mares and mares with recurrent endometritis. *Equine. Vet. J.*, 26, 109–113.
- Liu I., VanLeeuwen E., Morales-Levy M., Rakestraw P., Harmon F., Snyder J., 1998. An in vitro investigation of spontaneous myometrial contractility in the cycling mare. *Proceedings of the Seventh International Symposium on Equine Reproduction*. Johannesburg, 97.
- MacKenzie L.W., Garfield R.E., 1985. Hormonal control of gap junctions in the myometrium. *Am. J. Physiol.*, 248, C296–308.
- Mueller A., Siemer J., Schreiner S., Koesztner H., Hoffmann I., Binder H., Beckmann M.W., Dittrich R., 2006. Role of estrogen and progesterone in the regulation of uterine peristalsis: results from perfused non-pregnant swine uteri. *Hum. Reprod.*, 21, 1863–1868.
- Naaktgeboren C., van der Weyden G.C., Klopper P.J., Kroon C.H., Schoof A.G., Taverne M.A., 1973. Electrophysiological observations of uterine motility during the oestrous cycle in sheep. *J. Reprod. Fertil.*, 35, 511–518.
- Negreanu L.M., Assor P., Mateescu B., Cirstoiu C., 2008. Interstitial cells of Cajal in the gut—a gastroenterologist's point of view. *World. J. Gastroenterol.*, 14, 6285–6288.
- Ocal H., Yuksel M., Ayar A., 2004. Effects of gentamicin sulfate on the contractility of myometrium isolated from non-pregnant cows. *Anim. Reprod. Sci.*, 84, 269–277.
- Patel F.A., Funder J.W., Challis J.R., 2003. Mechanism of cortisol/progesterone antagonism in the regulation of 15-hydroxyprostaglandin dehydrogenase activity and messenger ribonucleic acid levels in human chorion and placental trophoblast cells at term. *J. Clin. Endocrinol. Metab.*, 88, 2922–2933.
- Patil R.K., Sinha S.N., Einarsson S., Settergren I., 1980. The effect of prostaglandin F₂ alpha and oxytocin on bovine myometrium in vitro. *Nord. Vet. Med.*, 32, 474–479.
- Pope W.F., Maurer R.R., Stormshak F., 1982. Intrauterine migration of the porcine embryo—interaction of embryo, uterine flushings and indomethacin on myometrial function in vitro. *J. Anim. Sci.*, 55, 1169–1178.
- Popescu L.M., Ciontea S.M., Cretoiu D., 2007. Interstitial Cajal-like cells in human uterus and fallopian tube. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1101, 139–165.
- Putnam C.D., Brann D.W., Kolbeck R.C., Mahesh V.B., 1991. Inhibition of uterine contractility by progesterone and progesterone metabolites: mediation by progesterone and gamma amino butyric acidA receptor systems. *Biol. Reprod.*, 45, 266–272.
- von Reitzenstein M., Callahan M.A., Hansen P.J., LeBlanc M.M., 2002. Aberrations in uterine contractile patterns in mares with delayed uterine clearance after administration of detomidine and oxytocin. *Theriogenology*, 58, 887–898.
- Rodriguez-Martinez H., McKenna D., Weston P.G., Whitmore H.L., Gustafsson B.K., 1987. Uterine motility in the cow during the estrous cycle. I. Spontaneous activity. *Theriogenology*, 27, 337–348.
- Ruckebusch Y., Bayard F., 1975. Motility of the oviduct and uterus of the cow during the oestrous cycle. *J. Reprod. Fertil.*, 43, 23–32.

- Ruckebusch Y., Bueno L., 1976. An electromyographic study of uterotubal activity in the ewe. *J. Reprod. Fertil.*, 47, 221–227.
- Scheerboom J.E., Van Adrichem P.W., Taverne M.A., 1987. Uterine motility of the sow during the oestrous cycle and early pregnancy. *Vet. Res. Commun.*, 11, 253–269.
- Sergeant G.P., Thornbury K.D., McHale N.G., Hollywood M.A., 2006. Interstitial cells of Cajal in the urethra. *J. Cell. Mol. Med.*, 10, 280–291.
- Sinnema L., Järvimaa T., Lehmonen N., Mäkelä O., Reilas T., Sankari S., Katila T., 2005. Effect of insemination volume on uterine contractions and inflammatory response and on elimination of semen in the mare uterus-scintigraphic and ultrasonographic studies. *J. Vet. Med. A. Physiol. Pathol. Clin. Med.*, 52, 466–471.
- Soloff M.S., Fernstrom M.A., Periyasamy S., Soloff S., Baldwin S., Wieder M., 1983. Regulation of oxytocin receptor concentration in rat uterine explants by estrogen and progesterone. *Can. J. Biochem. Cell. Biol.*, 61, 625–630.
- Steer P.J., Carter M.C., Gordon A.J., Beard R.W., 1978. The use of catheter-tip pressure transducers for the measurement of intrauterine pressure in labour. *Br. J. Obstet. Gynaecol.* 85, 561–566.
- Stormshak F., Bishop C.V., 2008. Board-invited review: Estrogen and progesterone signaling: genomic and nongenomic actions in domestic ruminants. *J. Anim. Sci.*, 86, 299–315.
- Taverne M.A., van der Weyden G.C., Fontijne P., Dieleman S.J., Pashen R.L., Allen W.R., 1979. In-vivo myometrial electrical activity in the cyclic mare. *J. Reprod. Fertil.*, 56, 521–532.
- Troedsson M.H., Wiström A.O., Liu I.K., Ing M., Pascoe J., Thurmond M., 1993. Registration of myometrial activity using multiple site electromyography in cyclic mares. *J. Reprod. Fertil.*, 99, 299–306.

SPONTANEOUS UTERINE ACTIVITY IN DOMESTIC ANIMALS DURING THE FOLLICULAR CYCLE AND METHODS OF ITS EXAMINATION

Abstract. Myometrium consists of circular and longitudinal smooth muscle layers, which are spontaneously active. Main hormonal substances modulating myometrial contractility are progesterone and estrogen. The amplitude, frequency, duration, propagation and the site of initiation of the contraction change in the course of follicular cycle. Electromyography, intrauterine pressure measurements and in vitro methods utilizing isotonic transducers are the most frequently used techniques in research of myometrial activity. The paper includes detailed description of spontaneous myometrial activity in large domestic animals regarding mentioned methods.

Key words: myometrium, spontaneous activity, EMG, IUP, *in vitro*

Zaakceptowano do druku – Accepted for print: 30.06.2010

Do cytowania – For citation: Bujok J., Zawadzki W., 2010. Aktywność spontaniczna macicy podczas cyklu jajnikowego u samic zwierząt domowych i metody jej badania. *Acta Sci. Pol. Med. Vet.*, 9(2) 2010, 33–44.

CONTENTS
SPIS TREŚCI

Maciej Janeczek

- Morfologia i rozwój języka u świni w okresie prenatalnym. Część I 5
The morphology and development of the tongue in the pig during
prenatal period. Part 1

Maciej Janeczek

- Morfologia i rozwój języka u świni w okresie prenatalnym. Część II.
Rozwój błony śluzowej..... 19
The morphology and development of the tongue in the pig during
prenatal period. Part 2. Development of lingual mucosa

Jolanta Bujok, Wojciech Zawadzki

- Aktywność spontaniczna macicy podczas cyklu jajnikowego u samic
zwierząt domowych i metody jej badania..... 35
Spontaneous uterine activity in domestic animals during the follicular
cycle and methods of its examination