

UNERWIENIE ADRENERGICZNE I CHOLINERGICZNE  
NARZĄDÓW UKŁADU ROZRODCZEGO SAMICZEGO ŚWINI  
W RÓŻNYCH OKRESACH CYKLU JAJNIKOWEGO, CIĄŻY I LAKTACJI

Mirosław Łakomy

Zakład Anatomii Zwierząt

Instytutu Podstawowych Nauk Weterynaryjnych

Akademii Rolniczo-Technicznej w Olsztynie

Od dawna przypuszczano, że samicze narządy rozrodcze ssaków zaopatrzone są podwójnie w nerwy autonomiczne, tj. w nerwy adrenergiczne i cholinergiczne. Stosunkowo niedawno jednak ukazały się liczne doniesienia dokumentujące te przypuszczenia i zawierające szczegółowe informacje na ten temat.

Unerwienie cholinergiczne jajnika, jajowodu, macicy i pochwy zostało opisane m.in. u kobiet i licznych małych i dużych zwierząt laboratoryjnych [1, 7, 11, 12, 14, 17, 18, 26, 28, 29, 46, 54, 55, 58]. Większość wspomnianych autorów podkreśla fakt istnienia różnic gatunkowych w zakresie unerwienia cholinergicznego tych narządów, co stanowi inspirację do przeprowadzenia przez nas badań u świń w tym zakresie [34, 38]. Jak wynika z tych badań, wszystkie narządy rozrodcze u tego gatunku posiadają zaopatrzenie cholinergiczne. Najobficiej unerwione są: jajnik, szyjka macicy i pochwa, najłabiej zaś: róg i trzon macicy oraz jajowód.

W jajniku nerwy te usytuowane są głównie w jego warstwie korowej /rys. 1/. Układają się one często pierścieniowo w zewnętrznych i wewnętrznych ostonkach pęcherzyków jajnikowych, a także między nimi. Stwierdza się je ponadto w torebkach ciałek żółtych, wyjątkowo również obok naczyń krwionośnych na terenie ciała żółtego. Brak tych włókien w warstwie ziarnistej pęcherzyków. W warstwie rdzennej nerwy te towarzyszą najczęściej naczyniom krwionośnym oraz unerwiają gruczoł interstitialny /rys. 2/.

Włókna cholinergiczne jajowodu umiejscowione są głównie w jego błonie śluzowej /rys. 3/. W błonie mięśniowej towarzyszą one naczyniom krwionośnym, albo usytuowane są niezależnie

od nich, leżąc wśród komórek mięśniówki gładkiej. Liczba tych nerwów w jajowodzie wzrasta w tym narządzie w kierunku domacicznym.

Rogi i trzon macicy są bardzo słabo unerwione, natomiast szyjka bardzo obficie. Bardzo liczne włókna nerwowe znajdują się zarówno w mięśniówce, jak i błonie śluzowej szyjki /rys. 4/. Podobne zasady unerwienia cholinergicznego stwierdza się w pochwie. Można zawsze określić, że część nerwów związana jest z naczyniami krwionośnymi, część zaś z komórkami mięśni gładkich lub komórkami gruczołowymi.

Opracowania dotyczące unerwienia adrenergicznego samiczych narządów rozrodczych ssaków są bardziej liczne, bardziej dogłębne i wieloaspektowe. Rozwinęły się one głównie dzięki zastosowaniu około 20 lat temu odpowiedniej techniki przygotowania preparatów tkankowych pod mikroskop fluorescencyjny. Technika ta pozwala na uwidocznienie nerwów adrenergicznych, których neurotransmitter - noradrenalina /NA/ zawarta w ich axoplaźmie świeci pod mikroskopem kolorem seledynowo-zielonkawym. I znów, jak w przypadku nerwów cholinergiczych, badania nad tym rodzajem unerwienia ogniskowały się głównie na narządach rozrodczych kobiet i zwierząt laboratoryjnych [7, 10, 16, 22, 24, 29, 30, 33, 47, 48, 51, 52, 54, 56, 64, 65]. Obserwuje się prawie zupełny brak tego typu opracowań w odniesieniu do hodowlanych zwierząt domowych. Tylko prace Wallesa i wsp. [65], dotyczące unerwienia jajnika u krowy oraz praca Unsickera [64] opisująca unerwienie ciała żółtego u świni zasługują na większą uwagę.

Podobnie jak w przypadku unerwienia cholinergicznego, również i w odniesieniu do unerwienia adrenergicznego większość autorów wspomnianych wyżej donosi o istnieniu różnic gatunkowych. Wobec powyższego podjęliśmy badania nad unerwieniem adrenergicznym jajnika, jajowodu, macicy i pochwy świń [35, 38].

Jak stwierdziliśmy, nerwy te towarzyszą naczyniom krwionośnym jajnika świń zarówno w części rdzennej, jak i części korowej /rys. 5/. Istnieją także nerwy nie związane z naczyniami krwionośnymi. Te ostatnie unerwiają głównie osłonki pęcherzyków pozostających w różnym stadium rozwoju lub atrezji. Liczba ich jest znacznie większa w osłonach pęcherzyków wzrastających i dojrzałych niż pierwotnych lub atretycznych. Jak wynika z tych badań, do struktur jajnikowych unerwianych przez te nerwy należą: a/ błony mięśniowe naczyń krwionośnych; b/ komórki mięśni gładkich znajdujących się na terenie wnęki i rdzenia jajnika; c/ osłonki tekalne pęcherzyków; d/ torebki ciałek żółtych; e/ gruczoł śródmiąższowy.

Lejek jajowodu wykazywał obecność nerwów adrenergicznych związanych głównie z naczyniami krwionośnymi. Liczba nerwów, a także intensywność ich fluorescencji wzrastała wprost proporcjonalnie do grubości ścian lejka, a także bańki i cieśni. W tych dwu ostatnich odcin-

kach jajowodu największą liczbę włókien adrenergicznych obserwuje się w warstwie okrężnej, mniejszą zaś w warstwie podłużnej mięśniówki gładkiej. Bardzo małą ich liczbę stwierdzono w błonie śluzowej.

Wszystkie odcinki macicy, a także pochwy wykazują bardzo dużą liczbę nerwów adrenergicznych umiejscowionych przede wszystkim w błonie mięśniowej. Obserwuje się także bardzo bogate unerwienie błony śluzowej macicy /rys. 6/. Szyjka macicy unerwiona jest najobficiej /rys. 7/.

Porównując wyniki naszych badań nad unerwieniem cholinergicznym i adrenergicznym jajnika, jajowodu, macicy i pochwy świń do wyników badań przeprowadzonych u innych gatunków stwierdzamy, że zasady rozmieszczenia tych nerwów w poszczególnych tkankach rozpatrywanych narządów są podobne u wszystkich badanych pod tym względem ssaków. Różnice gatunkowe dotyczą:

- a/ liczby nerwów dochodzących do poszczególnych części bądź warstw narządów;
- b/ wzajemnego stosunku ilościowego między nerwami cholinergicznymi i adrenergicznymi unerwiającymi te narządy.

Pomimo dokonania licznych spostrzeżeń i wykonania wielu prac doświadczalnych brak jest na dzień dzisiejszy zdecydowanej pewności co do roli, jaką nerwy adrenergiczne i cholinergiczne spełniają w odniesieniu do unerwianych przez siebie struktur samicznych narządów rozrodczych ssaków. Wyrażane na ten temat opinie są bardzo często przeciwstawne.

W ciągu ostatnich stu lat wykonano liczne badania mające na celu wyjaśnienie wpływu nerwów na czynności jajnika [6]. Liczne eksperymenty, takie jak np. przecinanie rdzenia kręgowego, sympatykotomie, vagotomie, usuwanie pnia sympatycznego, mniej lub bardziej kompletne odnerwianie, a także transplantacje tego narządu nie przynosiły pewnych jednoznacznych wyników. Na przykład przecięcie poprzeczne rdzenia kręgowego u szczurów na wysokości L1 i L2 nie powodowało u nich zaburzeń cyklu estralnego. Suki z podobnie uszkodzonym rdzeniem kręgowym były zapładniane i rodziły potomstwo. Przecięcie w jamie brzusznej nerwu błędnego u pawianów nie powodowało zaburzeń funkcjonowania jajnika - niektóre z samic pawianów były zapładniane i urodziły potomstwo. Wykonano także serię eksperymentów polegających na autotransplantacji jajników śródmięśniowo, podskórnio, dootrzewnowo lub do przedniej komory oka. W wielu przypadkach obserwowano w transplantowanych jajnikach dojrzewanie pęcherzyków, a także podjęcie czynności sekrecyjnych. Dokładne badania histologiczne tych transplantów pozwoliły na ustalenie, iż były one revascularyzowane i powtórnie unerwiane przez naczynia i nerwy sąsiadujących z nimi tkanek. Stwierdzono, że po upływie średnio około 14 dni dochodziło w transplantowanych jajnikach do mniej lub bardziej kompletnej regeneracji układu naczyniowego i nerwowego. W związku z powyższym upadło domniemanie o możliwości funk-

cjonowania jajnika bez układu nerwowego. Z drugiej znów strony wykazano doświadczalnie, że przecięcie nerwu błędnego [13] powoduje jednak u różnych gatunków zwierząt zaburzenia cyklu estralnego, sekrecji gonadotropin i prolaktyny, kompensacyjną hipertrofię jajnika, zaburzenia w sekrecji hormonów sterydowych czy też opóźnienia osiągnięcia okresu dojrzałości płciowej.

Jak się wydaje, rola jaką odgrywa unerwienie w sprawowaniu prawidłowych funkcji jajnika, zależy w dużej mierze także od gatunku zwierzęcia, natomiast efekty odnerwienia jajnika pozostają w wprost proporcjonalnej zależności od stopnia dokładności wykonania tego zabiegu. Ostatnio Aquado i Ojeda [3, 4] udokumentowali bezpośredni wpływ nerwów adrenergicznych na funkcje sekrecyjne jajnika. Jak wynika z wielu badań, spośród których nieliczne tylko zacytowano wyżej, a także z badań własnych, analizujących rozmieszczenie nerwów adrenergicznych i cholinergicznych w jajniku świni, wydaje się nie ulegać wątpliwości, że nerwy te oddziałują w sposób bezpośredni na:

- a/ kurczliwość naczyń krwionośnych jajnika;
- b/ hamowanie lub stymulację procesów wydzielniczych tego narządu;
- c/ kurczliwość komórek mięśniówki gładkiej znajdującej się w okolicy wnękowej, warstwie rdzennej i korowej jajnika.

Badanie tych zagadnień nie tylko u świni, ale także u innych dużych hodowlanych zwierząt domowych, powinno aktualnie i w przyszłości być przedmiotem dociekań fizjologów, anatomów i przedstawicieli innych dziedzin naukowych. Pewne fragmenty tych badań podjęto już w naszym zakładzie.

Istnieje także szereg prac dokumentujących rolę, jaką nerwy adrenergiczne i cholinergiczne spełniają w odniesieniu do jajowodu, macicy i pochwy [1, 7, 16, 17, 21, 25-27, 32, 43, 44, 51, 52, 63, 66]. Bez wątplenia nerwy te oddziałują na mięśniówkę gładką naczyń krwionośnych unaczyniających te narządy, na mięśniówkę gładką budującą je, a także na nabłonki gruczołowe, sterując procesami wydzielniczymi.

Stwierdzono [7], że oba rodzaje nerwów w różny sposób stymulują lub hamują, m.in.:

- a/ kurczliwość jajowodu powodując szybsze lub wolniejsze przesuwanie jaja;
- b/ kurczliwość myometrium i mięśniówki pochwy w okresach podniecenia płciowego, kopulacji, ciąży, okołoporodowym i innych;
- c/ regulują przepływ krwi w tych narządach;
- d/ sterują czynnościami sekrecyjnymi gruczołów.

I znów, jak w przypadku jajnika, istnieje bardzo mało przekonujących dowodów ilustrujących samodzielny wpływ układu nerwowego na te czynności. Za jeden z takich dowodów można uważać odkryte kilkanaście lat temu zjawisko stopniowego znikania w miarę upływu ciąży



NA z zakończeń nerwowych adrenergicznych w macicy. W okresie okołoporodowym NA znika prawie całkowicie z tych zakończeń. Zjawisko to zostało opisane u kobiet i zwierząt laboratoryjnych m.in. przez Alma i wsp. [2], Bella i Malcolm [8], Gadmarka i wsp. [23], Marshalla [43], Owmana i Sjöberga [49], Owmana i wsp. [50], Rosengrena i Sjöberga [53], Sporrunga i wsp. [59], Thorberta i wsp. [61, 63], Thorberta [62]. Z badań przeprowadzonych w naszym zakładzie przez Szatkowską [60] wynika, iż również u świni obserwuje się stopniowe zmniejszanie tego neurotransmitera w adrenergicznych zakończeniach nerwowych w macicy. Jednakże w okresie okołoporodowym jego ilość pozostaje u tego gatunku znacznie wyższa niż u samic innych ssaków, badanych pod tym względem i wspomnianych w cytowanych wyżej pracach. Zanikowi NA towarzyszą także zmiany morfologiczne w zakończeniach nerwowych, polegające na ich degeneracji w miarę upływu ciąży. W okresie poporodowym następuje odbudowanie do normalnej wartości zarówno NA w tych zakończeniach [23, 43, 59], jak i ich regeneracja. Zmiany degeneracyjne i regeneracyjne w zakończeniach nerwowych zostały udokumentowane wielokrotnie, zarówno w naszych badaniach [60] jak i pracach innych autorów [2, 7, 43, 59, 62]. Przypuszcza się, że zarówno zanik NA, jak i degeneracja zakończeń nerwowych jest równoznaczne z wyeliminowaniem czynnika mogącego np. wskutek czynników stresowych spowodować skurcz naczyń krwionośnych macicy, a co za tym idzie - niedotlenienie łożyska, a w konsekwencji niedotlenienie lub obumarcie płodu.

W cytowanej wyżej, a także w pozostałej znanej autorowi literaturze brak jest informacji na temat istnienia ewentualnych cyklicznych procesów degeneracyjnych i regeneracyjnych w zakończeniach nerwowych innych nerwów, bądź zakończeniach unerwiających inne narządy /jajnik, jajowód/. W ostatnio wykonanych przez nas badaniach [36, 37, 42] stwierdziliśmy w jajniku świni pewną liczbę cholinergiczných włókien, głównie na terenie istoty korowej, wykazujących cechy degeneracji. Obserwuje się przy tym, iż liczba tych włókien rośnie w czasie ciąży i maleje w miarę upływu laktacji. Zjawisko to, wymagające zresztą dalszych badań głównie pod mikroskopem elektronowym, jak się obecnie wydaje, związane jest z cyklicznością zmian morfologicznych, zachodzących w jajniku, a być może także z koniecznością ograniczenia wpływu oddziaływania komponentu cholinergicznego na procesy wydzielnicze w jajniku podczas ciąży.

Przez dziesiątki lat twierdzi się, i słusznie, że funkcje wydzielnicze nabłonków gruczołowych oraz funkcje ruchowe mięśni gładkich narządów w nie wyposażonych znajdują się pod kontrolno-sterującym wpływem układów - nerwowego i hormonalnego. Za tym niepodważalnym, jak się wydaje, twierdzeniem nie kryją się jednak określone i dobrze zdefiniowane treści. Badania wzajemnych powiązań i oddziaływań układu nerwowego na układ hormonalny i odwrotnie przeprowadzane były i są nadal na bardzo dużą skalę. Przynoszą one dane wzbogacające tę wiedzę, dalekie są jednak od ostatecznych definicji i konkluzji.

Przykładem takich badań mogą być podjęte w naszym zakładzie próby zarejestrowania ewentualnych zmian morfologicznych w nerwach cholinergicznym i adrenergicznym, unerwiających jajnik, jajowód i macicę świni w różnych okresach cyklu estralnego, ciąży i laktacji, a także jednocześnie określenie w tych samych narządach i okresach zawartości NA w adrenergicznych zakończeniach nerwowych i aktywności AChE w nerwach cholinergicznym [15, 36, 37, 39, 42, 60].

Jak z nich wynika, zawartość NA wyrażana w  $\mu\text{g/g}$  mokrej tkanki oraz aktywność AChE wyrażana w  $\mu\text{m}/30/\text{mg}$  białka zmieniły się w poszczególnych badanych okresach cyklu jajnikowego /1-2, 13-14, 16-18 dzień/ w ciąży /13, 20, 30 dzień, 2 i 3 miesiąc/ i w laktacji /2-4, 12-14, 42 dzień/ w sposób następujący:

Aktywność AChE w odniesieniu do jajnika była:

a/ w okresie ciążki żółtego 8-krotnie, a w okresie przedowulacyjnym 10-krotnie wyższa niż w 1-2 dniu cyklu /różnice statystycznie istotne/;

b/ najniższa w 13, najwyższa w 20 i 30 dniu ciąży /różnice statystycznie istotne/;

c/ najniższa w ostatnich dniach laktacji, osiągając poziom notowany w okresie okołowulacyjnym.

W odniesieniu do jajowodu:

a/ najwyższa w okresie 1-2 dnia cyklu, nieco niższa w 13-14 dniu i 16-18 dniu /różnice statystycznie nieistotne/;

b/ dwukrotnie wyższa w 20 dniu ciąży i 3 miesiącu niż w 13 dniu i 2 miesiącu /różnice statystycznie istotne/;

c/ najwyższa w pierwszych dniach po porodzie po czym stopniowo spadała, osiągając wartości najniższe w 42 dniu laktacji /różnice statystycznie istotne/.

W odniesieniu do rogu macicy:

a/ nie zaobserwowano statystycznie istotnych różnic w 3 różnych badanych okresach cyklu jajnikowego;

b/ najwyższa w 20 i 30 dniu ciąży, najniższa w 3 miesiącu /różnice statystycznie istotne/;

c/ najniższa po porodzie i rosła systematycznie w miarę upływu laktacji, osiągając wartości najwyższe w 42 dniu po porodzie /różnice statystycznie istotne/.

W odniesieniu do szyjki macicy:

a/ najniższa w 1-2 dniu cyklu, około 2-krotnie wyższa w 13-14 dniu i 16-18 dniu cyklu /różnice statystycznie istotne/;

b/ najniższa w 30 dniu ciąży, około 2-krotnie wyższa w 13, 20 dniu i 2 miesiącu, 4-krotnie wyższa w 3 miesiącu ciąży /różnice statystycznie istotne/;

c/ najniższa tuż po porodzie, 5-krotnie wyższa w 14, a 7-krotnie wyższa w 42 dniu laktacji /różnice statystycznie istotne/.

Zawartość NA w odniesieniu do jajnika była:

a/ w 1-2 dniu cyklu jajnikowego około 2-krotnie wyższa niż w 2 pozostałych badanych okresach /różnice statystycznie istotne/;

b/ w różnych okresach ciąży nie obserwowano statystycznie istotnych różnic;

c/ w 14 dniu laktacji 2-krotnie wyższa w stosunku do okresu poporodowego, a 3-krotnie w stosunku do 42 dnia /różnice statystycznie istotne/.

W odniesieniu do jajowodu:

a/ w 3 różnych okresach cyklu jajnikowego nie stwierdzono różnic statystycznie istotnych;

b/ najwyższa w 30 dniu i 3 miesiącu ciąży, nieco niższa w pozostałych badanych okresach ciąży /różnice statystycznie istotne/;

c/ najwyższa w 14 dniu laktacji, 3-krotnie wyższa niż w 2 pozostałych badanych okresach /różnice statystycznie istotne/.

W odniesieniu do rogu macicy:

a/ najwyższa w 1-2 dniu cyklu, około 2,5-krotnie wyższa niż w pozostałych 2 okresach cyklu jajnikowego /różnice statystycznie istotne/;

b/ około 2-krotnie niższa w 20, 30 dniu, 2 i 3 miesiącu ciąży niż w 13 dniu /różnice statystycznie istotne/;

c/ nieco wyższa w 14 dniu laktacji niż w pozostałych 2 badanych okresach /różnice statystycznie nieistotne/;

W odniesieniu do szyjki macicy:

a/ nie stwierdzono różnic statystycznie istotnych w różnych okresach cyklu jajnikowego;

b/ 4-krotnie wyższa w 13, a 2-krotnie wyższa w 20 i 30 dniu ciąży niż w 2 i 3 miesiącu /różnice statystycznie istotne/;

c/ najniższa tuż po porodzie i rosła stopniowo, osiągając wartość 6-krotnie wyższą niż w 42 dniu laktacji.

Analizując poziomy zawartości estradiolu i progesterenu w krwi obwodowej świń będących w różnych okresach cyklu jajnikowego, ciąży i w laktacji wykonane przez innych autorów [5, 19, 20] zauważa się znamienne korelacje między tymi poziomami a zawartością NA i aktywnością AChE w badanych narządach. Jak się wydaje, korelacja ta nie jest przypadkowa, a jeśli tak, to wyniki przytoczonych wyżej naszych badań wskazują niedwuznacznie na zależność nerwów cholinergicznym i adrenergicznym unerwiających jajnik, jajowód i macicę świni od poziomu zawartości estradiolu i progesteronu. Na możliwość takiej zależności wskazywali wcześniej u zwierząt laboratoryjnych inni autorzy. Odnośnie nerwów cholinergicznym tezę tę

wysunęli jako jedni z pierwszych Adham i Schenk [1], El Badawi i wsp. [18], Siemienova [54] oraz Silver [55]. Bell [7], Kanerva i wsp. [31], Chaffee [14], Lawrence i Burden [33] oraz Unsicker [64] nie popierali tych sugestii.

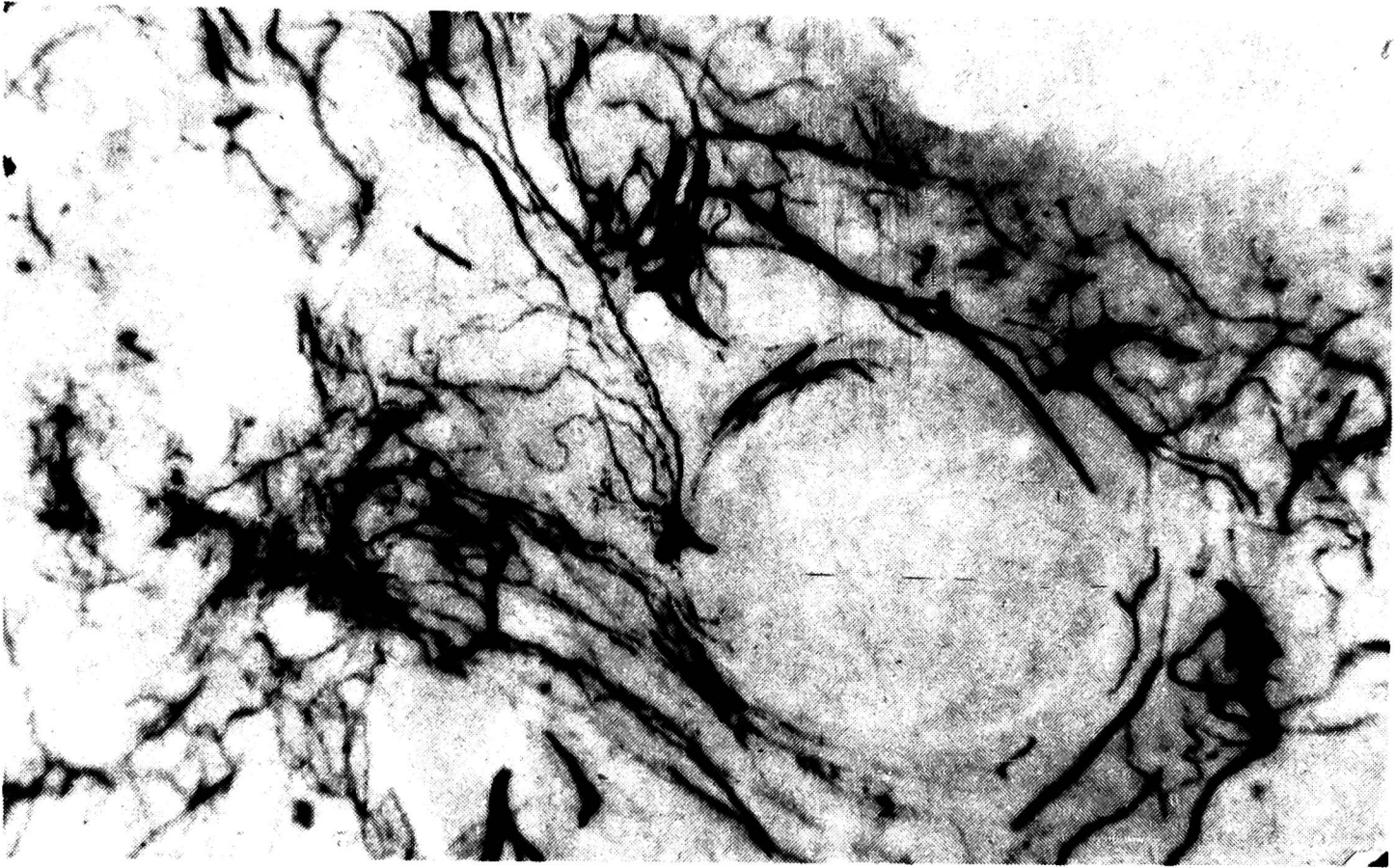
Wyniki naszych badań na świniach będących w różnych okresach cyklu jajnikowego, ciąży i laktacji, a także tezy pierwszej grupy cytowanych wyżej autorów zainspirowały nas do przeprowadzenia kolejnych badań, polegających na podawaniu niedojrzałym płciowo loszkom progesteronu i estradiolu. Iniekcje estradiolu powodowały u tych zwierząt około 2-krotny wzrost aktywności AChE w jajniku, 2,5-krotny w jajowodzie, 3-krotny w rogu macicy oraz 2-krotny spadek tej aktywności w szyjce macicy. Iniekcje progesteronu nie powodowały zmian aktywności AChE w jajniku, natomiast powodowały około 2-krotny wzrost tej aktywności w jajowodzie, rogu i szyjce macicy. Łączone iniekcje progesteronu i estradiolu nie zmieniały aktywności tego enzymu w szyjce macicy, wpływając na około 2,5-krotny wzrost tej aktywności w jajniku, jajowodzie i rogu macicy.

Wyniki te dostarczyły, jak się wydaje, kolejnych dowodów na to, że nerwy cholinergiczne unerwiające narządy płciowe samicze świni, znajdują się pod kontrolnym oddziaływaniem niektórych hormonów sterydowych.

Również w odniesieniu do nerwów adrenergicznych, unerwiających samicze narządy układu rozrodczego, obserwacje wielu autorów sugerują bezpośrednią funkcjonalną zależność tych nerwów od poziomu niektórych hormonów sterydowych [1, 9, 21, 50, 45, 57]. Dane dotyczące ilościowej zależności między zawartością w krwi progesteronu i estradiolu a poziomem NA w macicy u niektórych zwierząt laboratoryjnych prezentowali m.in. Sjöberg [57], Owman i Sjöberg [48], Falck i wsp. [21], Bell i Malcolm [8], Thorbert i wsp. [61] i Marshall [43]. Stwierdzono także, że istniejące populacje receptorów alfa i beta-adrenergicznych w układzie rozrodczym samiczym zmieniają się pod wpływem tych samych hormonów [7, 27, 66]. Zgodnie z sugestią wielu autorów tzw. krótkie adrenergiczne neurony unerwiające niektóre narządy samicy układu rozrodczego różnią się pod wieloma względami od tzw. długich neuronów, unerwiających te same narządy, m.in. tym, że pierwsze znajdują się pod wpływem działania hormonów sterydowych, podczas gdy drugie - nie [21, 43, 51-53, 57]. W 1978 r. Bell i Malcolm [8] wykazali, że długie neurony adrenergiczne, nie związane zupełnie z narządami rozrodczymi, znajdują się także pod wpływem działania tych hormonów. Według naszych badań u świni długie neurony adrenergiczne, zaopatrujące jajnik, znajdują się również pod ich wpływem [39, 60].

W celu pełniejszego wyjaśnienia tego problemu postanowiliśmy loszkom niedojrzałym płciowo podawać w iniekcjach w ciągu 7 dni estradiol albo progesteron lub jednocześnie estradiol i progesteron. Iniekcje estradiolu spowodowały 1,5-krotny wzrost zawartości NA w jajniku,





Rys. 1. Nerwy cholinergiczne w warstwie korowej jajnika świni. Barw. wg metody Karnowsky i Rootsa. Pow. 100 x

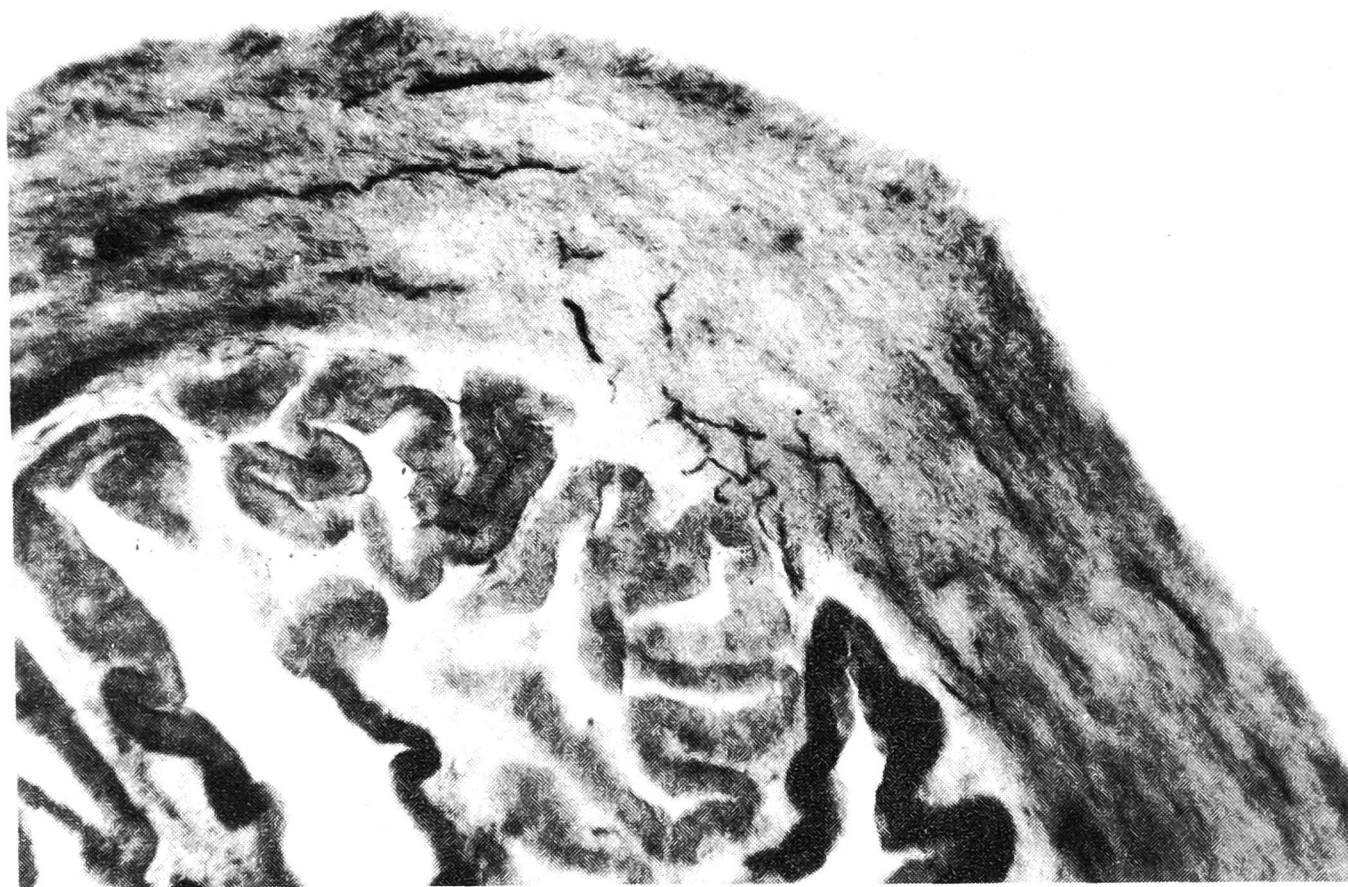
Fot. A. Penkowski



Rys. 2. Nerwy cholinergiczne w warstwie rdzennej jajnika świni. Barw. wg metody Karnowsky i Rootsa. Pow. 100 x

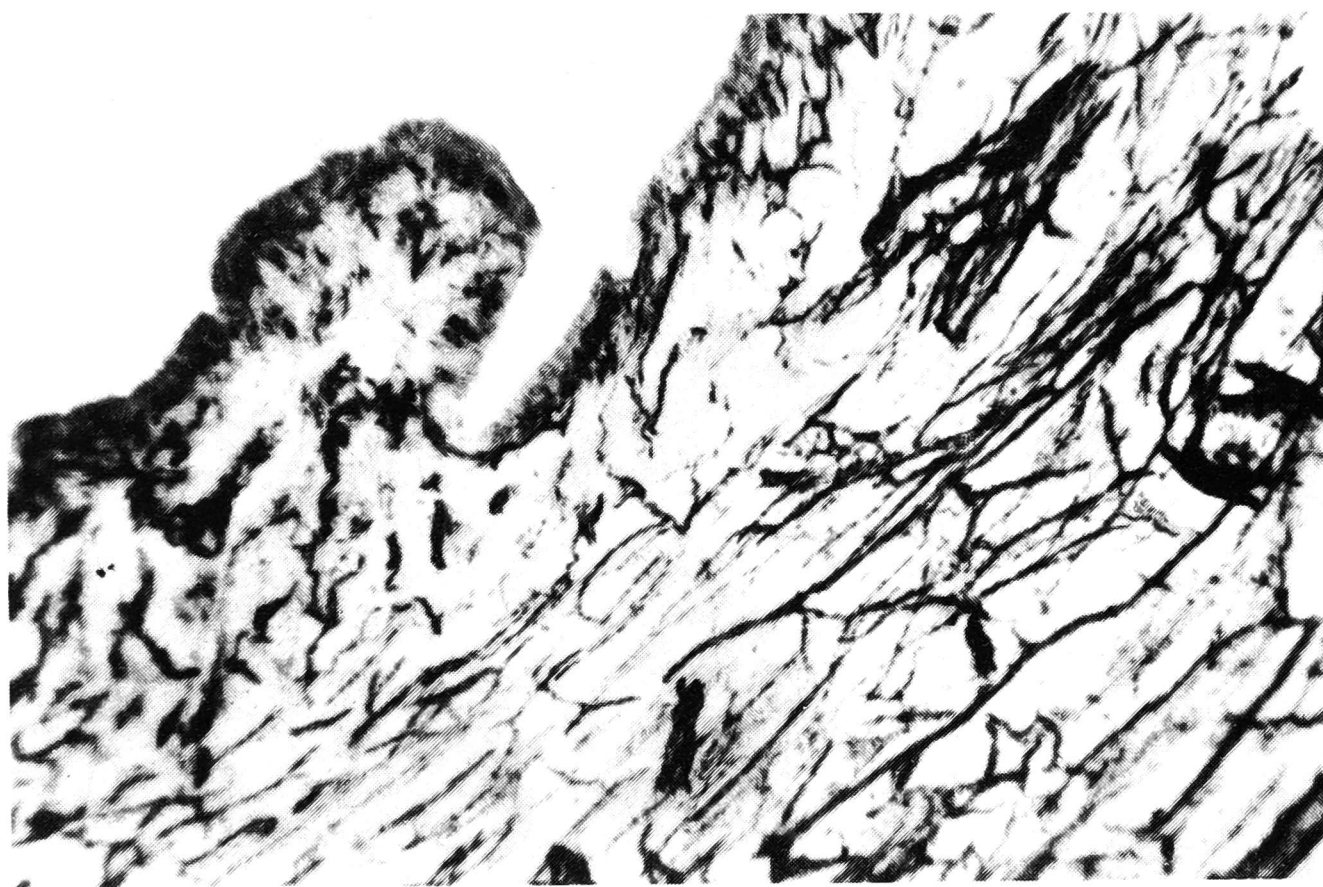
Fot. A. Penkowski





Rys. 3. Nerwy cholinergiczne w jajowodzie świni. Barw. wg metody Karnowsky i Rootsa.  
Pow. 100 x

Fot. A. Penkowski



Rys. 4. Nerwy cholinergiczne w szyjce macicy świni. Barw. wg metody Karnowsky i Rootsa.  
Pow. 100 x

Fot. A. Penkowski

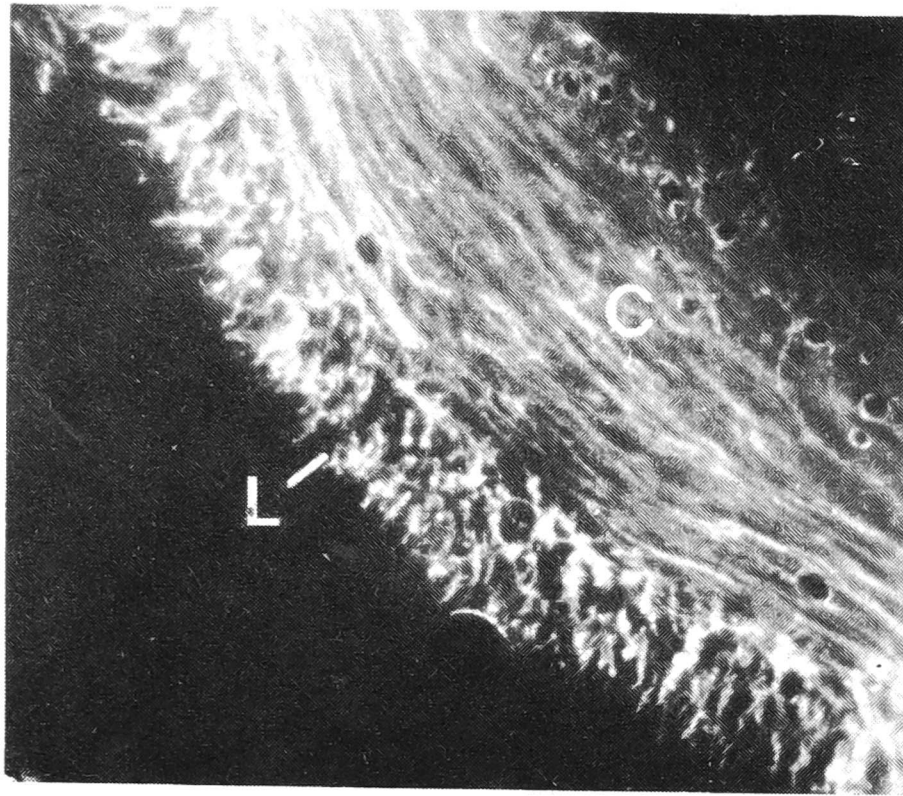


Rys. 5. Nerwy adrenergiczne w warstwie korowej jajnika świni. Metoda fluorescencyjna wg Torre i Surgeona. Pow. 100 x

Fot. A. Penkowski

Rys. 6. Nerwy adrenergiczne w rogu macicy świni. Metoda fluorescencyjna wg Torre i Surgeona. Pow. 100 x

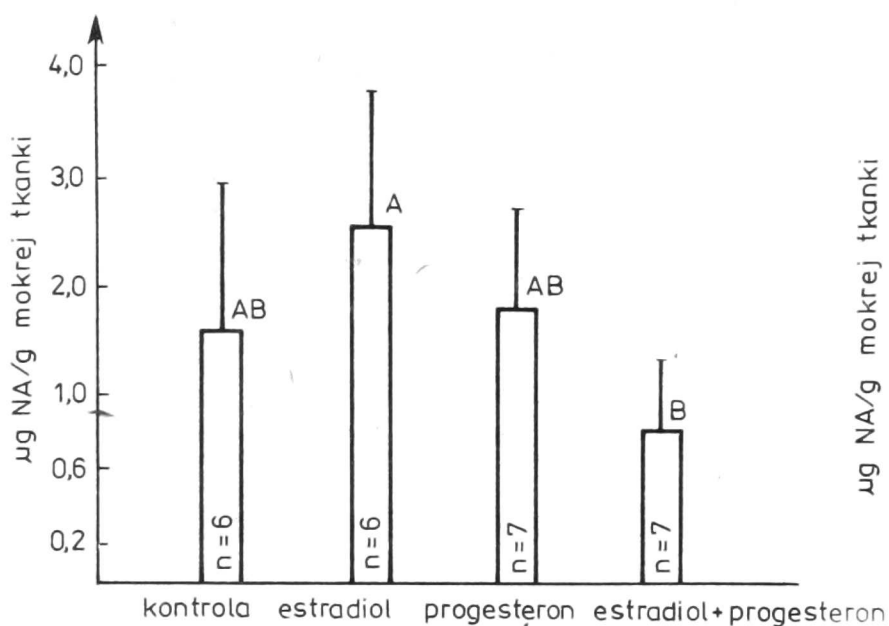
Fot. A. Penkowski



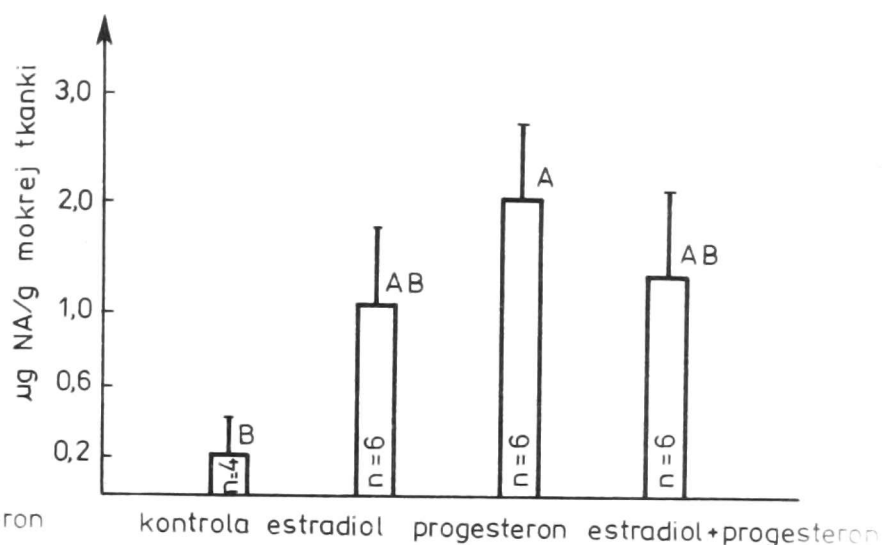
Rys. 7. Nerwy adrenergiczne w szyjce macicy świni. Metoda fluorescencyjna wg Torre i Surgeona. Pow. 100 x

Fot. A. Penkowski

4,5-krotny w jajowodzie oraz nieznaczny spadek tej zawartości w rogu i szyjce macicy /różnice statystycznie nieistotne/ w porównaniu z wartością kontrolną. Iniekcje progesteronu nie spowodowały zmian zawartości NA w jajniku, wywołały natomiast 8,5-krotny wzrost zawartości tego neurotransmitera w jajowodzie, 6-krotny w szyjce macicy i 4-krotny w rogu macicy, w porównaniu z wartościami kontrolnymi. Łączne iniekcje estradiolu z progesteronem spowodowały nieznaczny spadek zawartości NA w jajniku /statystycznie nieistotny/ oraz wzrost jej zawartości w jajowodzie 5-krotny, w rogu macicy 7-krotny i w szyjce macicy 8-krotny /rys. 8-11/.



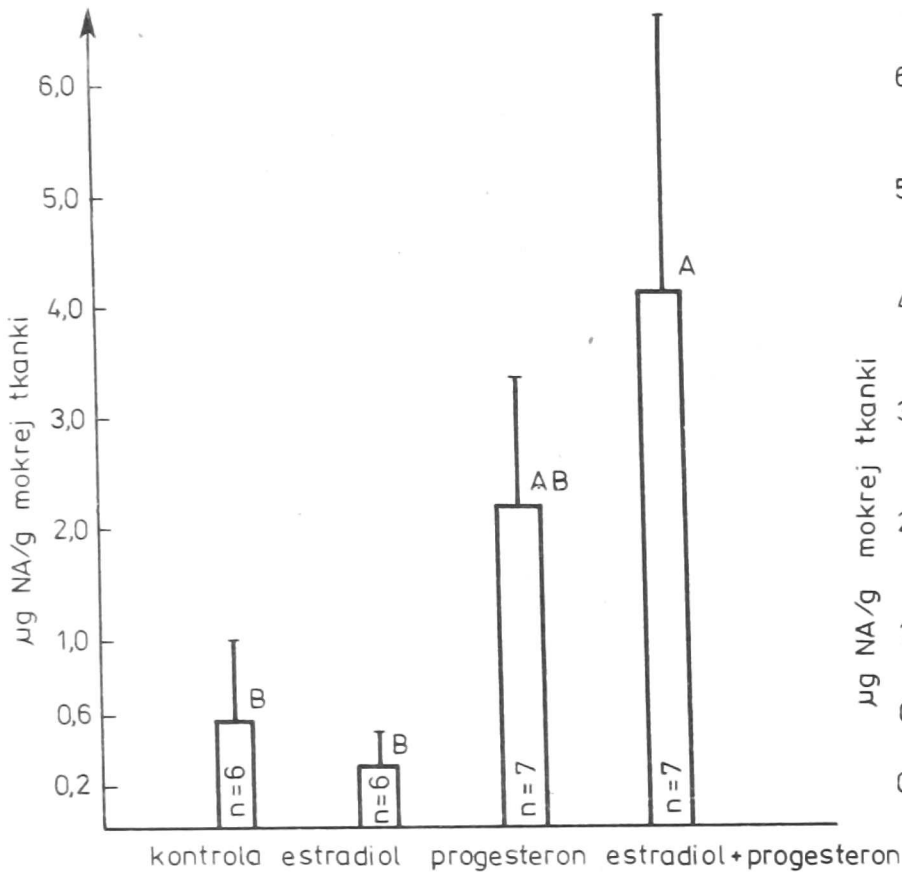
Rys. 8. Zawartość NA w jajniku świń kontrolnych i traktowanych hormonami.  $\pm$ SEM. Liczba zwierząt oznaczona jest literą n. Literami dużymi oznaczono różnice statystycznie istotne / $p < 0,01$ /



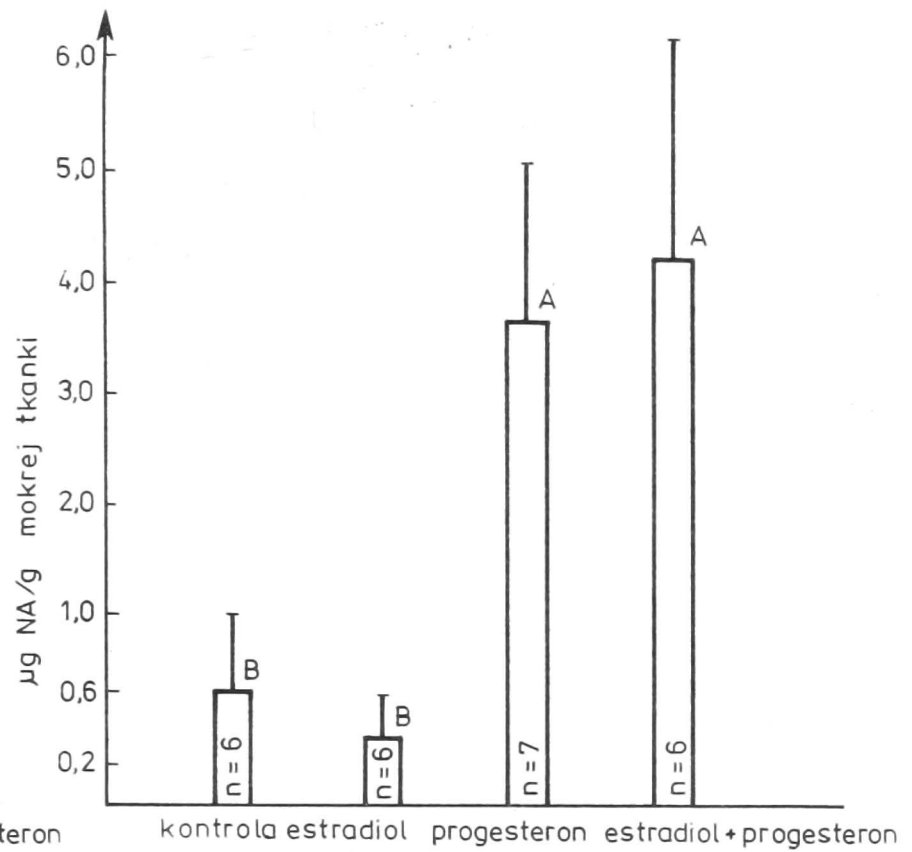
Rys. 9. Zawartość NA w jajowodzie świń kontrolnych i traktowanych hormonami

Przedstawione wyżej wyniki naszych badań potwierdzają, jak się wydaje, tezę, iż zarówno nerwy adrenergiczne /w tym także i neurony długie/, jak i cholinergiczne, unerwiające jajnik, jajowód i macicę świń znajdują się pod kontrolnym wpływem estradiolu i progesteronu. Z uwagi na to, że wydzielanie tych hormonów jest równocześnie kontrolowane przez te nerwy [3, 4], należy więc mówić o wzajemnym oddziaływaniu tych dwu układów na siebie.

Przytoczone wyżej nasze prace rzucają na to zagadnienie nieco światła. Pozostaje jednak nadal kwestią nierozwiązaną wyjaśnienie mechanizmów tego oddziaływania. Szczegółne wysiłki należałoby podjąć na polu tych współzależności u hodowlanych zwierząt domowych, w tym również i u świń, gdyż badania te u zwierząt laboratoryjnych są zdecydowanie bardziej zaawansowane. Konieczność rozwijania intensywnych badań w tej dziedzinie u zwierząt hodowlanych uzasadniają także uchwycone przez nas różnice gatunkowe. W świetle tych badań, a także badań innych autorów konieczność ta uwypukla się bardzo wyraźnie.



Rys. 10. Zawartość NA w rogu macicy świń kontrolnych i traktowanych hormonami



Rys. 11. Zawartość NA w szyjce macicy świń kontrolnych i traktowanych hormonami

#### LITERATURA

1. Adham N., Schenk E.: Autonomic innervation of the rat vagina, cervix and uterus and its cyclic variation. *Am. J. Obstet. Gynec.* 1969, 104, 508-516.
2. Alm P., Owman Ch., Rosengren E., Sjöberg N., Q Thorbert G.: Restoration of functionally impaired and degenerated sympathetic nerves in guinea pig uterus following pregnancy. *Brain. Res. Bull.* 1982, 9, 701-707.
3. Aquado L.I., Ojeda S.R.: Ovarian adrenergic nerves play a role in maintaining preovulatory steroid secretion. *Endocrinology* 1984, 114, 1944-1946.
4. Aquado L.I., Ojeda S.R.: Prepubertal ovarian function is finely regulated by direct adrenergic influences. Role of noradrenergic innervation. *Endocrinology* 1984, 114, 1845-1853.
5. Ash R.W., Heap R.B.: Oestrogen, progesterone and corticosteroid concentrations in peripheral plasma of sows during pregnancy, parturition, lactation and after weaning. *J. Endocrinol.* 1975, 64, 141-154.
6. Bahr J., Kac L., and Nalbandor A.: The role of catecholamines and nerves in ovulation. *Biol. Reprod.* 1974, 10, 273-290.



7. Bell C.: Autonomic nervous control of reproduction: circulatory and other factors. *Pharmac. Rev.* 1972, 24, 657-712.
8. Bell C., Malcolm S.J.: Observation of the loss of catecholamine fluorescence from intrauterine adrenergic nerves during pregnancy in the guinea pig. *J. Reprod. Fert.* 1978, 53, 51-58.
9. Bodhke R.R., Harper M.J.K.: Mechanism of egg transport: changes in the amount of adrenergic transmitter in the genital tract of normal and hormone treated rabbits. *The Regulation of Mammalian Reproduction*. Edited by Segal S.J., Grozier P.A., Corfman P.G., Condliffe P.G., Springfield, IL: Thomas, 1973, 364-375.
10. Brink C.E., Grob H.S.: Response of denervated mouse ovary to exogenous gonadotropins. *Biol. Reprod.* 1973, 9, 108.
11. Bulmer D.: A Histochemical study of ovarian cholinesterases. *Acta Anat.* 1965, 62, 254-265.
12. Burden H.W., and Lawrence I.E.: Experimental studies on the acetylcholinesterase positive nerves in the ovary of the rat. *Anat. Rec.* 1978, 190, 233-242.
13. Burden H.W., Leonard M., Smith C.P., Lawrence I.E.: The sensory innervation of the ovary: a horseradish peroxidase study in the rat. *The Anat. Rec.* 1983, 207, 623-627.
14. Chaffee V.W.: Localisation of ovarian acetylcholinesterase and butyrylcholinesterase in the guinea pig during the reproductive cycle. *Am. J. Vet. Res.* 1974, 35, 91-95.
15. Chmielewski S.: Unerwienie AChE-pozytywne jajowodu i macicy świni w różnych okresach cyklu estralnego, ciąży i laktacji. XXIV Zjazd PTNW, Olsztyn 19-20.09.85. 1985, 83.
16. Coupland R.E.: Histochemical observations on the distribution of cholinesterase in the human uterus. *J. Obstet. Gyneec. Cwlth.* 1962, 69, 1041-1043.
17. Cottle M., Higgs G.: Adrenergic innervation of the fallopian tube of the monkey. *Histochem. J.* 1973, 5, 143-149.
18. El-Badawi N.A., Smith J.G., Schenk E.A.: Effect of estrogen on uterine cholinesterases. *Fedn. Proc. Fedn. Am. Socs. Exp. Biol.* 1972, 31, 246.
19. Elsaesser F., Foxcroft G.R.: Maturational changes in the characteristics of oestrogen-induced surges of luteinizing hormone in immature domestic gilts. *J. Endocrinol.* 1978, 78, 455-456.
20. Ezbenshade K.L., Paterson A.M., Cantley T.C., Day B.N.: Changes in plasma hormone concentrations associated with the onset of puberty in the gilts. *J. Anim. Sci.* 1982, 320-324.
21. Falck B., Gadmark S., Nybell G., Owman Ch., Rosengren E., Sjöberg N.O.: Ovarian influence on the content of norepinephrine transmitter in guinea pig and rat uterus. *Endocrinology*, 1974, 94, 1475-1479.

22. Fink G., Schofield G.C.: Experimental studies on the innervation of the ovary in cats. *J. Anat.* 1971, 109, 115-126.
23. Gadmark S., Owman Ch., Sjöberg N.O.: Recovery of the transmitter content in uterine adrenergic nerves after pregnancy. *Am. J. Obstet. Gynecol.* 1971, 109, 997-1002.
24. Grob H.S.: Effects of abdominal ovarian denervation on vaginal opening, estrous and ovarian histology in mice. *Fed. Proc.* 1972, 31, 296.
25. Henderson R.M., Johns A., Paton D.M.: Cell contacts and distribution of nerves in the smooth of muscle of estrogen-dominated rabbit oviduct. *Gynecol. Invest.* 1976, 7, 127-137.
26. Hollingsworth M.: The innervation of the cervix and its pharmacology in vitro and in vivo. *Br. J. Pharmacol.* 1974, 52, 534-547.
27. Howe G.R., Black D.L.: Autonomic nervous system and oviduct function in the rabbit. I. Hormones and contraction. *J. Reprod. Fertil.* 1973, 33, 425.
28. Jacobowitz D., Koelle G.B.: Histochemical correlations of the acetylcholinesterases and catecholamines in postganglionic autonomic nerves of the cat, rabbit and guinea pig. *J. Pharmacol. Exp. Therap.* 1965, 148, 225-237.
29. Jacobowitz D., Wallach E.E.: Histochemical and chemical studies of autonomic innervation of the ovary. *Endocrinol.* 1967, 81, 1132-1139.
30. Jordan S.M.: Adrenergic and cholinergic innervation of the reproductive tract and ovary in the guinea pig and rabbit. *J. Physiol.* 1970, 210, 115-117.
31. Kannerva L., Lietzen R., Terövdinen H.: Catecholamines and cholinesterases in the paracervical /Frankenhäuser/ ganglion of normal and pregnant rats. *Acta Physiol. Scand.* 1972, 86, 271-277.
32. Kennedy D.R., Marshall J.M.: Effect of adrenergic nerve stimulation on the rabbit oviduct: correlation with norepinephrine content and turnover rate. *Biol. Reproduct.* 1977, 16, 200-211.
33. Lawrence I.E., Burden H.W.: The autonomic innervation of the interstitial gland of the rat ovary during pregnancy. *Amer. J. Anat.* 1976, 147, 81-94.
34. Łakomy M., Doboszyńska T., Szteyn S.: Cholinergic nerves in the ovary, the uterine tube and the uterus in pig. *Folia Morphol.* 1981, 41, 191-200.
35. Łakomy M., Doboszyńska T., Szteyn S.: Adrenergic nerves in organs of the reproductive system of sexually immature pigs. *Anat. Anz.* 1983, 154, 149-159.
36. Łakomy M., Doboszyńska T., Dynarowicz I., Kotwica J., Zasadowski A.: Changes of AChE activity in ovarian nerves of pigs in different periods of the oestrous cycle: Relationship to ovarian steroids *Gegenbaurs morph. Jahrb.* 1984, 130, 719-731.

37. Łakomy M., Doboszyńska T., Kotwica J., Zasadowski A.: Changes of AChE activity in the nerves of pig ovaries in different periods of pregnancy. *Gegenbaurs morph. Jahrb.* 1985, 131, 297-307.
38. Łakomy M., Szatkowska C., Chmielewski S.: Adrenergic innervation of swine vagins. *Anat. Anz.* /in press/.
39. Łakomy M., Szatkowska C., Chodkowska D.: Changes of noradrenaline content in the adrenergic nerves of the pig ovaries during different periods of the oestrous cycle. *Anat. Anz.* /wysłano do druku/.
40. Łakomy M., Kotwica J., Całka J., Kaleczyc J.: The effect of oestradiolum benzoicum and progesterone on the noradrenaline content in organs of the female reproductive system of sexually immature pigs. *Gegenbaurs. morph. Jahrb* /in press/.
41. Łakomy M., Kotwica J., Kaleczyc J., Całka J.: The effect of oestradiolum benzoicum and progesterone on AChE activity in the nerves of the female reproductive system of immature pigs. *Gegenbaurs morph. Jahrb.* /wysłano do druku/.
42. Łakomy M.: Zmiany aktywności AChE w nerwach jajnika świń w różnych okresach laktacji. *Pol. Arch. Wet.* -/wysłano do druku/.
43. Marshall J.M.: Effects of ovarian steroids and pregnancy on adrenergic nerves of uterus and oviduct. *Am. J. Physiol.* 1981, 240, C165-C174.
44. Meiri H., Meiri U., Kennedy D.R., Marshall J.M.: Adrenergic influences on rabbit oviduct: effect of muscle size and ovarian hormones. *Am. J. Physiol.* 1978, 234, C96-C101.
45. Okamura H., Okazaki T., Nakajima A.: Effects of neurotransmitters and prostaglandins on human ovarian contractility. *Obst. Gynec.* 1974, 44, 720-726.
46. Owman Ch., Sjöberg N.O.: Adrenergic nerves in the female genital tract of the rabbit. With remarks on cholinesterase containing structures. *Z. Zellforsch.* 1966, 74, 182-197.
47. Owman Ch., Rosengren E., Sjöberg N.O.: Adrenergic innervation of the human female reproductive organs: a histochemical and chemical investigation. *Obst. Gynecol.* 1967, 30, 763-773.
48. Owman Ch., Sjöberg N.O.: Adrenergic innervation of the female genital tract of the dog. *J. Reprod. Med.* 1972, 8, 65-66.
49. Owman Ch., Sjöberg N.O.: Effect of pregnancy and sex hormones on the transmitter level in uterine short adrenergic neurons. *Frontiers in catecholamine research.* Pergamon Press. Printed in Great Britain. 1973, 795-801.
50. Owman Ch., Alm P., Rosengren E., Sjöberg N.O., Thorbert G.: Variations in the level

- of uterine norepinephrine during pregnancy in the guinea pig. *Am. J. Obstet. Gynec.* 1975, 12, 961-964.
51. Pauerstein C.J., Hodgson B.J., Fremming B.D., Martin J.E.: Effects of sympathetic denervation of the rabbit oviduct on normal ovum transport and on transport modified by oestrogen and progesterone. *Gynec. Invest.* 1974, 5, 121-132.
  52. Rosengren E., Sjöberg N.O.: The adrenergic nerve supply to the female reproductive tract of the cat. *Am. J. Anat.* 1967, 121, 271-284.
  53. Rosengren E., Sjöberg N.O.: Changes in the amount of adrenergic transmitter in the female genital tract of rabbit during pregnancy. *Acta Physiol. Scand.* 1968, 72, 412-424.
  54. Siemienova I.I.: Adrenergic innervation and distribution of cholinesterase in the human ovary. *Biull. Exp. Biol. Med.* 1969, 68, 103-106.
  55. Silver A.: Species variation in the distribution of cholinesterases in the ovary of the plain viscacha, cat, ferret, rabbit, rat, guinea pig and roe deer. *Histochem. J.* 1978, 10, 79-102.
  56. Sjöberg N.O.: The adrenergic transmitter of the female reproductive tract: distribution and functional changes. *Acta Physiol. Scand.* 1967, Suppl. 305, 5-26.
  57. Sjöberg N.O.: Increase in transmitter content of adrenergic nerves in the reproductive tract of female rabbit after oestrogen treatment. *Acta Endocrinol.* 1968, 57, 405-413.
  58. Sporrang B., Clase L., Owman C., Sjöberg N.O.: Electron microscopy of adrenergic, cholinergic, and "p-type" nerves in the myometrium and a special kind of synaptic contacts with the smooth muscle cells. *Am. J. Obst. Gynec.* 1977, 127, 811-817.
  59. Spornog B., Alm P., Owman Ch., Sjöberg N.O., Thorbert G.: Ultrastructural evidence for adrenergic nerve degeneration in the guinea pig uterus during pregnancy. *Cell. Tissue Res.* 1978, 195, 189-193.
  60. Szatkowska C.: Unerwienie adrenergiczne jajowodu i macicy świni w różnych okresach cyklu estralnego, ciąży i laktacji XXIV Zjazd PTNW Olsztyn 19-20.09.85, 82.
  61. Thorbert G., Alm P., Rosengren E.: Cyclic and steroid induced changes in adrenergic neurotransmitter level of guinea pig uterus. *Acta Obstet. Gynecol. Scand.* 1978, 57, 45-48.
  62. Thorbet G.: Regional Changes in structure and function of adrenergic nerves in guinea pig uterus during pregnancy. *Acta Obstet. Gynecol. Scand. Suppl.* 1979, 79, 5-32.
  63. Thorbert G., Alm P., Björklund A.B., Owman Ch., Sjöberg N.O.: Adrenergic innervation of the human uterus: disappearance of the transmitter forming enzymes during pregnancy. *Am. J. Obstet. Gynecol.* 1979, 135, 223-229.

64. Unsiker K.: Quantitative and qualitative studies on the innervation of the corpus luteum of the rat and pig. *Cell. Tissue Res.* 1974, 152, 513-523.
65. Walles B., Edvinson L., Falck B., Owman Ch., Sjöberg N.O., Severson K.G.: Evidence for a neuromuscular mechanism involved in the contractility of the ovarian follicular wall: fluorescence and electron microscopy and effect of tyramine on follicle strope. *Biol. Reprod.* 1975, 12, 239-248.
66. Wilhelmsson L., Lindblom B.: Adrenergic responses of the various smooth muscle layers at the human uterotubal junction. *Fertil. Steril.* 1980, 33, 280-282.

M. Łakomy

ADRENERGIC AND CHOLINERGIC NERVATURE OF FEMALE REPRODUCTIVE ORGANS  
IN PIG IN PARTICULAR PERIODS OF OVARIAN, PREGNANCY AND LACTATION CYCLES

Summary

In this paper is laid a preview of literature concerning research on cholinergic and adrenergic innervation of mammalian female reproductive organs.

On the basis personal research as well as data from literature, the actual level of knowledge concerning the interaction of some steroid hormones on cholinergic and adrenergic innervation of these organs in swine is considered also.

М. Лакомы

АДРЕНЭРГИЧЕСКАЯ И ХОЛИНЭРГИЧЕСКАЯ ИННЕРВАЦИЯ ОРГАНОВ СИСТЕМЫ  
РАЗМНОЖЕНИЯ СВИНЕЙ В РАЗЛИЧНЫХ ФАЗАХ ЭСТРАЛЬНОГО ЦИКЛА,  
БЕРЕМЕННОСТИ И ЛАКТАЦИИ

Резюме

В работе представлен обзор литературы и результаты собственных исследований относительно холинэргической и адренэргической иннервации органов системы размножения самок некоторых млекопитающих, в том



числе и свиней.

На основании собственных исследований и литературных данных рассмотрены также актуальные сведения относительно воздействия некоторых стероидных гормонов на холинэргические и адренэргические нейроны, иннервирующие эти органы.