

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



Primárna senzorická kôra mikroftalmických cicavcov, prispôsobenie na habitat a spôsob života

Bakalárska práca

Zuzana Miklušová

Školiteľ: Mgr. Pavel Němec, PhD

Praha 2010

Rada by som poďakovala svojmu školiteľovi Pavlovi Němcovi za pomoc, trpezlivosť a ochotu pri písaní tejto bakalárskej práce.

Prehlasujem, že som predloženú bakalársku prácu na tému „Primárna somatosenzorická kôra mikroftalmických cicavcov, prispôsobenie na habitat a spôsob života“ vypracovala samostatne s použitím citovanej literatúry.

V Prahe 13. 8. 2010

podpis:

Abstrakt

Mikroftalmia sa v priebehu evolúcie vyvinula u nepríbuzných druhov cicavcov niekoľkokrát nezávisle na sebe (napr. u hlodavcov, echolokujúcich netopierov, piskorov). Vzhľadom k tak rozsiahlej konvergentnej evolúcii, štúdiom cicavcov s redukovanými očami poskytuje jedinečný prístup k chápaniu adaptívneho významu zmyslovej regresie a vplyvu periférnej redukcie na organizáciu centrálnych štruktúr a kros modálnu reorganizáciu alebo kompenzáciu. V tejto práci som zhrnula naše súčasné znalosti o primárnej senzorickej kôre mikroftalmických cicavcov. U podzemných druhov (krt východoamerický, *Scalopus aquaticus*; krt hviezdonosý, *Condylura cristata*; slepec egyptský, *Spalax ehrenbergi*; rypoš lysý, *Heterocephalus glaber*) je zreteľná expanzia somatosenzorickej kôry, ktorá spracováva hmatové podnety. Hmat u nich hrá veľmi dôležitú úlohu pri orientácii v podzemných trojdimenzionálnych tuneloch, ktoré sa dynamicky menia. Mikroftalmické echolokujúce netopiere, ktorých telo je prispôsobené letu, majú topograficky reorganizovanú somatosenzorickú kôru, redukovanú kôru zrakovú a zväčšenú, zložito organizovanú sluchovú kôru. Terestrické druhy piskorovitých (Soricidae, Insectivora) nemajú žiadne špecifické adaptácie na úrovni zmyslovej kôry. Zaujímavé je však, že ich primárna zraková kôra nie je výrazne redukovaná napriek tomu, že majú veľmi redukované oči (≤ 1 mm). Tieto poznatky jasne ukazujú, že organizácia sensorickej kôry odráža druhovo špecifické prispôsobenie jedinca na habitat a spôsob života.

Kľúčové slová: kôra, mikroftalmia, senzorickej kôra, topografia, kros modálna kompenzácia,

Abstract

Microphthalmia has evolved in evolution many times independently within unrelated groups of mammals (e.g., rodents, echolocating bats, shrews). Due to such extensive convergent evolution, investigation of mammals with reduced eyes provides a unique approach for understanding the adaptive significance of sensory regression, the impact of peripheral reduction on organization of central sensory structures and cross-modal reorganization or compensation. In this thesis I review our current knowledge concerning the organization of the primary sensory cortex in microphthalmic mammals. In subterranean species (the eastern mole, *Scalopus aquaticus*; the star-nosed mole, *Condylura cristata*; the blind mole rat, *Spalax ehrenbergi*; the naked mole rat, *Heterocephalus glaber*) is obvious expansion of somatosensory cortex, which processes tactile information. The sense of touch plays a pivotal role in orientation in their dynamically changing three-dimensional burrow systems. Microphthalmic, echolocating bats whose body is adapted to flight have topographically reorganized somatosensory cortex, reduced the visual cortex and expanded, complexly organized acoustic cortex. Terrestrial shrews (Soricidae, Insectivora) do not possess any specific adaptations at level of the sensory cortex. Interestingly, their primary visual cortex is not significantly reduced despite of severe regression of the eye size (≤ 1 mm). The reviewed evidence clearly indicates that the organization of the sensory cortex reflects the species-specific adaptation to the habitat and mode of life.

Key words: cortex, microphthalmia, sensory cortex, topographic, cross-modal compensation

Obsah

1. Úvod
2. Prehľad druhov
 - 2.1. **Krt východoamerický** (*Scalopus aquaticus*)
 - 2.2. **Krt hviezdonosý** (*Condylura cristata*)
 - 2.3. **Rypoš lysý** (*Heterocephalus glaber*)
 - 2.4. **Slepec egyptský** (*Spalax ehrenbergi*)
 - 2.5. **Piskorovité** (*Soricidae*)
 - 2.6. **Letouni** (*Chiroptera*)
 - 2.7. **Laboratórny potkan** (*Rattus norvegicus*)
3. Záver
4. Literatúra

1. Úvod

Mikroftalmia, čiže redukcia oka, sa v priebehu evolúcie vyvinula u nepríbuzných druhov niekoľkokrát nezávisle na sebe (napr. u hlodavcov, netopierov, piskorov). Vzhľadom k tak rozsiahlej konvergentnej evolúcii, štúdium cicavcov s redukovanými očami poskytuje jedinečný prístup k chápaniu adaptívneho významu zmyslovej regresie a vplyvu periférnej redukcie na organizáciu centrálnych štruktúr a kros modálnu reorganizáciu alebo kompenzáciu.

V mojej bakalárskej práci som sa pokúsila zhrnúť doterajšie poznatky o senzorickej kôre mikroftalmických cicavcov. Organizácia senzorickej kôry odráža prispôbenie jedinca na okolité podmienky prostredia. Redukcia oka je spoločná pre všetky mikroftalmické cicavce, ale dochádza k nej v rozličnej miere v závislosti na tom, či je druh striktne podzemný, alebo nie je. Len niekoľko podzemných druhov, ako napríklad slepci rodu *Spalax*, niektorí krti (*Talpidae*), zlatokrti (*Chrysochloridae*) a vakokrt (*Notoryctes typhlops*) majú zrastenú očnú viečku a celé oko prekryté kožou. Veľmi malé oči (priemer menej ako 2mm) boli odhalené u mikroftalmických echolokujúcich netopierov, niektorých druhov radu *Insectivora* a u jedného zástupcu radu *Cetacea* – slepeho riečneho delfína (*Platanista*) (Cooper a kol., 2003).

Senzorická kôra však u mikroftalmických cicavcov nie je ešte detailne preštudovaná. Pozornosť bola doteraz venovaná predovšetkým somatosenzorickej kôre podzemných cicavcov (čelade *Talpidae*, *Spalacidae*, *Bathyergidae*).

Do mojej práce som si vybrala druhy s najviac preštudovanou senzorickej kôrou: krt východoamerický (*Scalopus aquaticus*), krt hviezdonosý (*Condylura cristata*), rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*), slepec egyptský (*Spalax ehrenbergi*), piskorovité (*Soricidae*) a letouni (*Chiroptera*). Ná záver som zaradila pre zrovnanie makroftalmický druh laboratórneho potkana (*Rattus norvegicus*).

Táto práca by mala zhrnúť doterajšie poznatky a byť základom pre moju diplomovú prácu, v ktorej sa budem zaoberať zrakovou kôrou čelade *Bathyergidae*.

2. Prehľad druhov

2.1. Krt východoamerický, *Scalopus aquaticus* (Talpidae, Insectivora)

Krt východoamerický je prispôsobený podzemnému životu. Vyskytuje sa v južnom Ontáriu a v Spojených štátoch (od juhovýchodného štátu Wyoming a centrálneho Texasu po Massachusetts a Floridu) (Nowak, 1999).

Somatosenzorická kôra

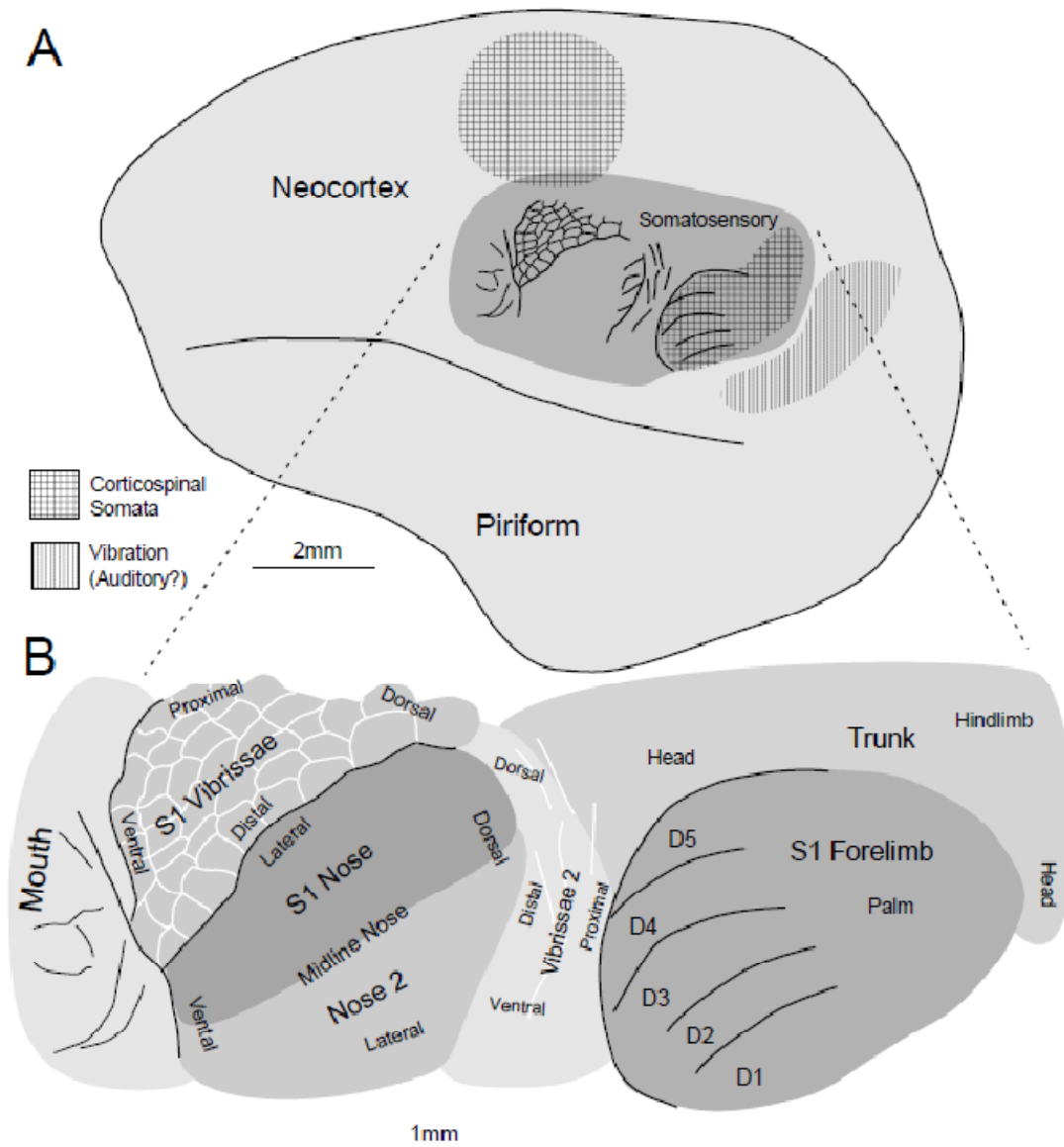
Telo krta východoamerického je husto pokryté srstou, vid' obr. 1. Na rostre a predných hrabavých končatinách sa nachádzajú hmatové fúzy - vibrisy. Veľmi citlivá na dotyk je aj oblasť lysej pokožky rhinaria. Táto koža je husto inervovaná a obsahuje veľké množstvo tzv. Eimerových orgánov. Súčasťou týchto hmatových orgánov sú Paciniho telieska, komplex Merkelových buniek a voľné nervové zakončenia (Catania, 1995a).



Obr.1 Krt východoamerický vyhrabávajúci sa zo svojho podzemného tunela. Viditeľné sú veľké lopatovité končatiny, ktoré používa na hĺbenie tunelov. Rostrum je silne inervované a obsahuje Eimerove orgány, ktoré sú však lokalizované pod relatívne hrubou vrstvou keratinizovanej epidermy. Kaudálnejšie sa nachádzajú vibrisy (Catania a Kaas, 1997a).

Somatosenzorická kôra tohto druhu má niekoľko unikátnych rysov. Patrí k nim napríklad jej nezvyčajná rostrokaudálna orientácia, rozsiahla oblasť reprezentácie predných končatín ako aj dve

rozsiahle reprezentácie oblasti rhinaria (Catania a Kaas, 1995). Takmer polovica somatosenzorickej kôry je venovaná S1 a S2 reprezentácii vibrisov a lysého rhinaria. Najmenšiu oblasť zaberá reprezentácia trupu a zadných končatín. Najrostrálnejšiu oblasť somatosenzorickej kôry S1 zaberá reprezentácia ústnej dutiny a pier. Kôra kaudálne od tejto oblasti odpovedá oblasti vibrisov a rhinaria. Najkaudálnejšie sa nachádza reprezentácia predných končatín, trupu a zadných končatín, vid'. obr. 2 (Catania a Kaas, 1997a).



Obr.2 Schéma somatotopickej organizácie **A.** Celkové umiestnenie somatosenzorických oblastí v ľavej hemisfére krta. **B.** Zväčšenie somatosenzorickej oblasti zobrazujúce zhodu medzi CO pozitívnymi oblasťami a časťami tela. Jednotlivé prsty končatiny D1 – D5 (Catania and Kaas, 1997a).

Na tangenciálnych rezoch sú zreteľnejšie viditeľné cytochrómoxidázové (CO) pozitívne oblasti, čiže oblasti s vysokou CO aktivitou. Tie sú oddelené svetlými septami, čiže oblasťami s nízkou CO

aktivitou. Najväčšie pozorovateľné septá od seba oddeľujú reprezentácie hlavných častí tela, kratšie a menej zreteľné oddeľujú reprezentácie menších oblastí, predovšetkým vibrisov a rhinaria. Mediolaterálne orientované septum oddeľuje reprezentáciu ústnej dutiny od kaudálnejšej reprezentácie vibrisov a rhinaria. V oblasti reprezentácie ústnej dutiny sú viditeľné krátke septá (Catania a Kaas, 1997a).

Rostrálnejšia reprezentácia vibrisov je umiestnená hneď kaudálne k reprezentácií ústnej dutiny a je charakteristická vzorom mierne nepravidelných CO pozitívnych oblastí oddelených svetlými septami. Podobný vzor pozorujeme napríklad u myší a laboratórnych potkanov (Remple, 2003). Je pravdepodobné, že každá CO pozitívna oblasť odpovedá konkrétnemu vibrisu, avšak u tohto druhu to zatiaľ nebolo spoľahlivo preukázané. Je však známe topografické usporiadanie vibrisov. Reprezentácia distálnejšie umiestnených vibrisov vedľa lysého rhinária sa nachádza kaudolaterálne pozdĺž reprezentácie rhinaria, pokým reprezentácia proximálnejších vibrisov sa nachádza postupne viac rostomediálne. Ventrálne rady vibrisov aktivujú rostrálne oblasti kortexu spojené s ústnou dutinou, zatiaľ čo dorzálne rady aktivujú kaudolaterálne oblasti. Svetlé septum oddeľuje reprezentáciu vibrisov od kaudálnejšej reprezentácie rhinária. V niektorých prípadoch je viditeľných osem CO pozitívnych oválnych oblastí rostrálne k tomuto septu. Tieto oblasti reagujú na osem najdistálnejších vibrisov na rhinariu. Rhinarium je v somatosenzorickej kôre zastúpené dvakrát, mediálne a laterálne. CO pozitívne oblasti mediálnej reprezentácie sú tmavšie a majú tiež výraznejší vzor v porovnaní s laterálnou reprezentáciou, ktorá je svetlejšia a spomínaný vzor neobsahuje (Catania a Kaas, 1997a).

Úzky pás somatosenzorickej kôry umiestnený kaudálne k rozsiahlej reprezentácií nosa obsahuje sekundárnu reprezentáciu vibrisov. Sekundárna reprezentácia vibrisov je usporiadaná zrkadlovo vzhľadom k zastúpeniu primárnej reprezentácie, takže distálne vibrisy sú reprezentované rostrálne, reprezentácia proximálnych vibrisov je umiestnená kaudálne (Catania a Kaas, 1997a).

Kaudálnejšie smerom od sekundárnej reprezentácie vibrisov sa nachádza reprezentácia predných končatín. Reprezentácia má elipsovité tvar a je ohraničená septom tvaru písmena C, ktorý tvorí rostrálnu hranicu. Reprezentácia prednej končatiny je v somatosenzorickej kôre viditeľná ako končatina s drápkami. Reprezentácia dlane je umiestnená kaudálne k reprezentácií jednotlivých prstov prednej končatiny. Na kaudálnom okraji S1 sa nachádza reprezentácia vibrisov ohraničujúcich prednú končatinu (Catania a Kaas, 1997a).

Relatívne malá oblasť somatosenzorickej kôry umiestnená mediálne a kaudálne k reprezentácií predných končatín je venovaná reprezentácií trupu. Najrostrálnejšia oblasť reaguje na stimuláciu

krku, časti hlavy a proximálnej tváre. Reprezentácia hlavy a časti tváre je opäť situovaná kaudálne. Kaudálne a laterálne k reprezentácií trupu a predných končatín sa nachádza oblasť reagujúca na jemné otrasy alebo na škrabanie nástrojmi na stole (Catania and Kaas, 1997a).

Zraková kôra, sluchová kôra

Zraková kôra podzemných cicavcov nebola doposiaľ podrobne preštudovaná. Krt východoamerický má malé oči prekryté srstou. Zatiaľ u tohto druhu nebola identifikovaná oblasť zrakovej ani sluchovej kôry v podobe CO pozitívnych oblastí, čo naznačuje, že laterálne genikulátne jadro (LGN) a genikulostriálna dráha sú redukované, alebo úplne chýbajú (Catania and Kaas, 1997a).

2.2. Krt hviezdonosý, *Condylura cristata* (Talpidae, Insectivora)

Tento podzemný druh sa vyskytuje sa od Manitoby až po Labrador v Kanade a na juh po Minnesotu, Wisconsin, Indianu, Ohio, Severnú Karolínu a štát Gorgia (Walker, 1999). Krt hviezdonosý dostal meno podľa typického tvaru rhinaria. Je to orgán hmatu aj keď by sa mohlo na prvý pohľad zdať, že je to orgán čuchu. Rhinarium tvorí 22 mäsitých výbežkov (obr. 3 A) symetricky rozložených okolo dvoch nozdier.

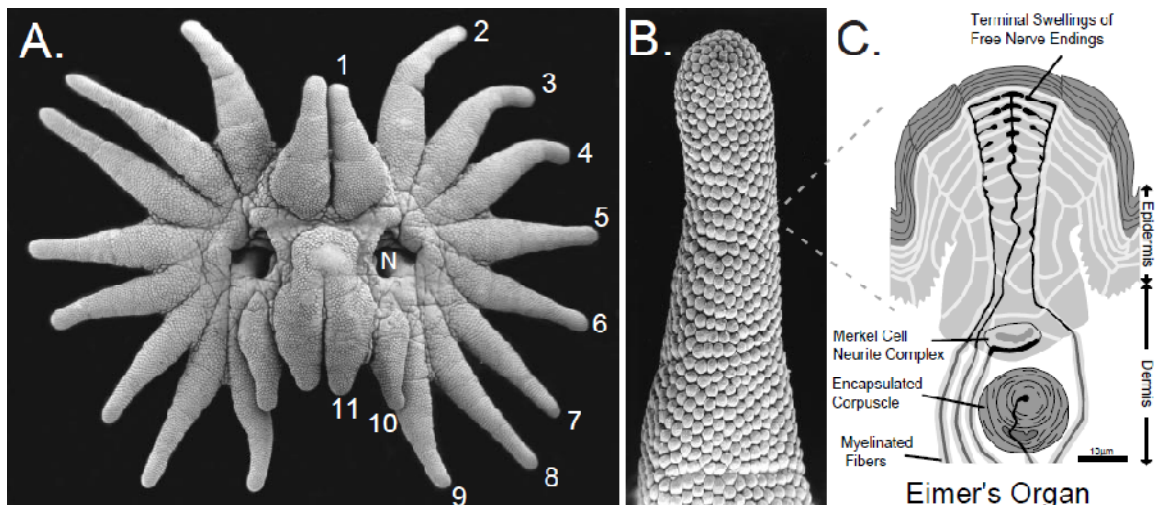
Somatosenzorická kôra

Každý z 22 mäsitých výbežkov krta hviezdonosého je husto pokrytý Eimerovými orgánmi (obr. 3B, C). Eimerové orgány sú klenuté epidermálne papily, ktorých veľkosť je v priemere 40 až 50 mikrónov. Nadchádzajú sa v nich voľné nervové zakončenia, komplex Merkelových buniek a nervových zakončení, a v podkladových vrstvách pokožky Paciniho telieska. Na všetkých výbežkoch ich je podľa Catania (1997) dokopy okolo 25 000.

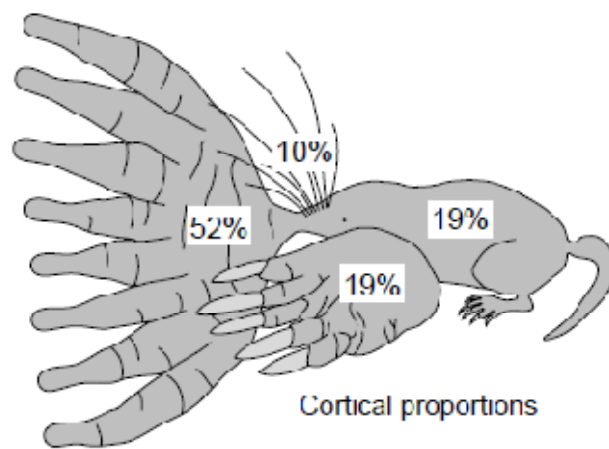
Na každej polovici rhinaria je jedenásť výbežkov. Ich dĺžka je rôzna. Keďže povrch výbežkov pokrývajú hlavne Eimerove orgány, dĺžka každého výbežku koreluje množstvom týchto orgánov. Desiaty a jedenásty výbežok je veľmi krátky, s tým súvisí aj ich malý kaudálny povrch a relatívne malé množstvo Eimerových orgánov. Výbežok desať ich má v priemere 626 a výbežok jedenásť 900, čo je oveľa menej v porovnaní s laterálne uloženými výbežkami, ktoré ich majú na svojom povrchu vyše 1500 (Catania, 1997).

Povrch rhinaria inervuje vyše 100 000 myelinizovaných vlákien (Catania, 1996). Je zaujímavé, že jedenásty výbežok je inervovaný relatívne veľkým počtom vlákien, priemerne 6110. Jedenásty

a desiaty výbežok majú očividne hustejšiu inerváciu, čo súvisí s ich preferenčným používaním počas konzumácie potravy.



Obr.3 A-C Rhinarium a hmatový orgán krta hviezdonosého **A.** Rhinarium, N – nozdry, 1 až 11 – prvý pár symetricky rozložených mäsitých výbežkov. **B.** Pri veľkom zväčšení výbežku je viditeľné voštinové usporiadanie hmatových orgánov – Eimerove orgány. **C.** Stavba Eimerových orgánov. Tieto orgány sú inervované vetvou infraorbitálneho nervu. (Catania, 1999; Catania 1995)

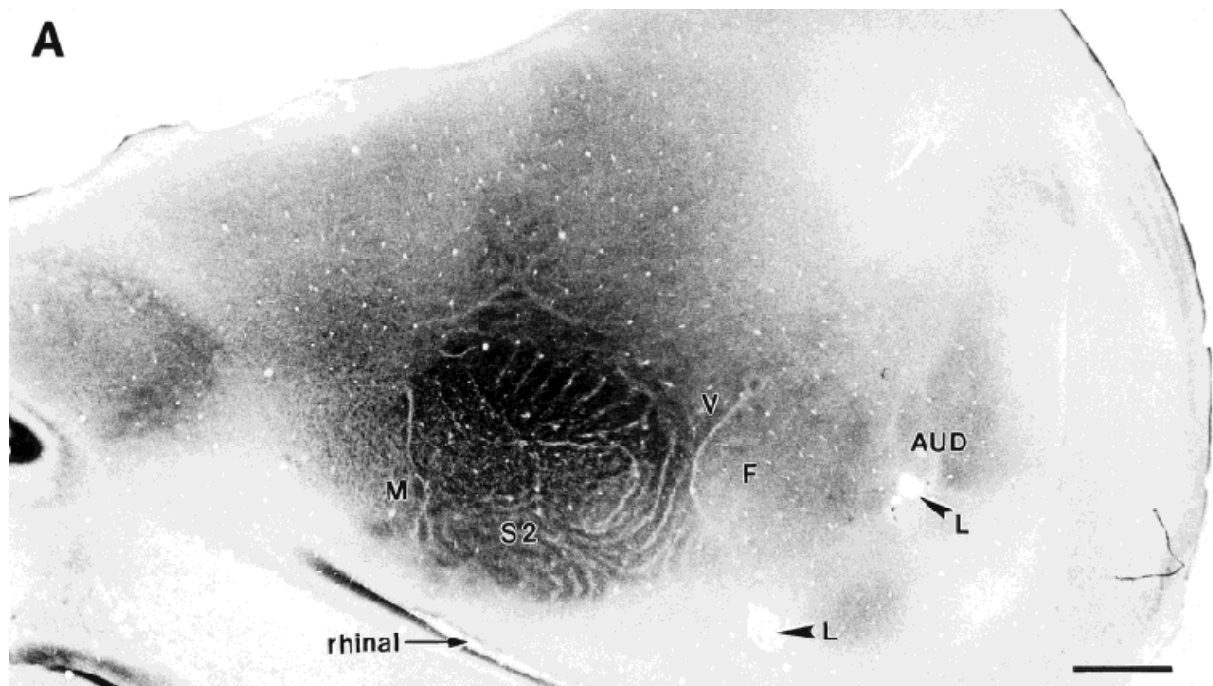


Obr.4 Schematické znázornenie reprezentácie jednotlivých častí tela v somatosenzorickej kôre ich zväčšením. Percentá vyjadrujú približnú oblasť somatosenzorickej kôry reagujúcu na stimuláciu danej časti tela. Hoci rhinarium má relatívne malý podiel na veľkosti tela, v somatosenzorickej oblasti jeho reprezentácia prevažuje. Predná končatina zaberá tiež pomerne veľkú časť somatosenzorickej kôry, čo vyplýva z jej dôležitej roly pri zisťovaní informácií o hustote a zložení pôdy. (Catania, 1995)

Aj keď je povrch hviezdnicového rhinaria citlivý na dotyk, existuje podobnosť medzi senzorickým systémom tohto druhu a vizuálnym systémom ostatných druhov, jednak anatomická a aj v správaní jedinca. Celá oblasť hviezdnicovitého rhinaria je používaná na detekciu dôležitého podnetu z okolia.

Akonáhle jedinec narazí na potravu alebo iný objekt, rhinarium začne vykonávať pohyby obdobné sakádickým pohybom, ktorých cieľom je posunúť objekt záujmu k jedenástym výbežkom. V tomto kontexte môžeme hovoriť o tzv. somatosenzorickej fovey. Foveu tvoria jedenáste výbežky rhinaria, zatiaľ čo ostatné výbežky sa správajú ako „hmatová periféria“, čo je analógom k periférnym zrakovým receptorom na sietnici (Catania a Remple, 2004).

Väčšina somatosenzorickej kôry je venovaná reprezentácií hviezdovitého rhinaria a jeho výbežkov. Laterálne umiestnená somatosenzorická kôra má nezvyčajnú rostrokaudálnu orientáciu (Catania 1995). Reprezentácia rostrálnych častí tela ako rhinarium, tvár a hlava sa nachádza v rostrálnej časti somatosenzorickej kôry, zatiaľ čo reprezentácia kaudálnejších častí tela ako trup, predné a zadné končatiny je umiestnená viac kaudálne. Obrázok 4 zobrazuje relatívne podiely kôry venovanej každej časti tela.

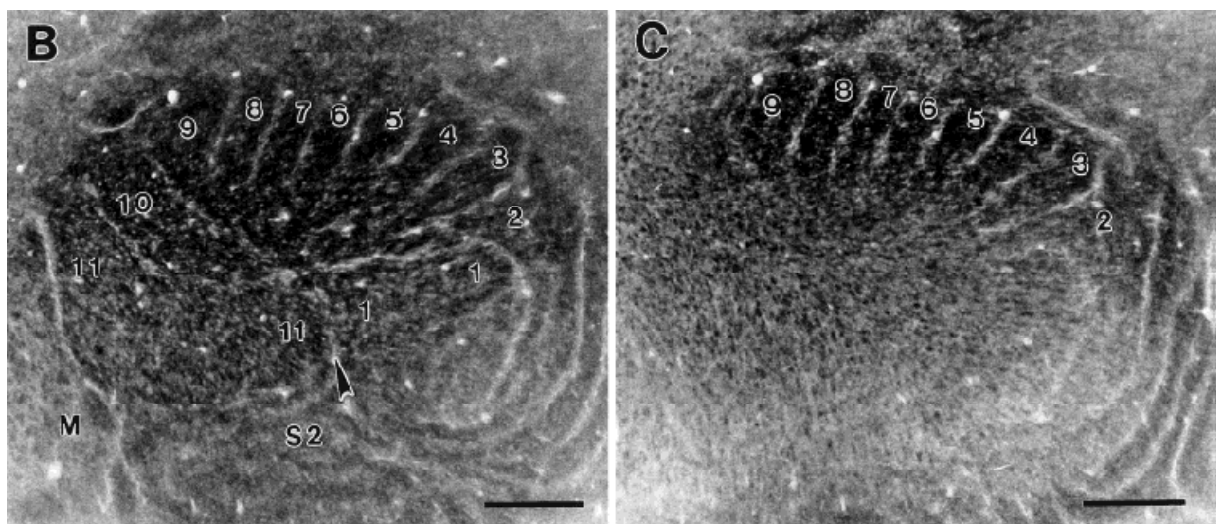


Obr.5 A Tangenciálny rez somatosenzorickou kôrou. Somatosenzorická kôra je umiestnená laterálne a má rostrokaudálnu orientáciu. Primárna senzorická kôra reprezentujúca rhinarium (nad S2) je lokalizovaná asi 1mm nad sulcus rhinalis (rhinal). CO pozitívne oblasti majú výraznú chemoarchitektúru a jednotlivé reprezentácie výbežkov sú oddelené svetlými septami. Reprezentácia úst (M) je lokalizovaná v kôre najrostrálnejšie, kým reprezentácia vibrisov (V) a predných končatín (F) sa nachádza viac kaudálne. Farbené histochemicky na CO (Catania a Kaas, 1997b).

Rhinarium, ktoré zaberá asi 50% somatosenzorickej kôry je v somatosenzorickej reprezentácií dominantné. Odhady zastúpení jednotlivých častí kôry boli zisťované na základe údajov získaných použitím mikroelektód. Avšak hranice reprezentácie jednotlivých výbežkov rhinaria odhalili až oblasti

vysokej cytochróoxidázovej aktivity viditeľné na tangenciálnom reze. Hviezdicovitý vzor z kontralaterálnej časti rhinaria je viditeľný v primárnej somatosenzorickej kôre (S1) jedenástimi pruhmi tkaniva. S1 reprezentácia rhinaria je laterálne lemovaná S2 reprezentáciou, v ktorej je takisto viditeľných jedenásť pruhov vysokej cytochróoxidázovej aktivity oddelených svetlými septami. Tieto septá sú menej zreteľné ako v S1 reprezentácii. Reprezentácia S2 je zrkadlovým obrazom reprezentácie S1 (Catania a Kaas, 1997b).

Relatívna pozícia reprezentácie výbežkov v kortexe zodpovedá ich umiesteniu na kontralaterálnej polovici rhinaria, avšak veľkosť reprezentácie jednotlivých výbežkov nezodpovedá ich relatívnej veľkosti. Jedenásty výbežok zaberá približne 25% z S1 reprezentácie rhinaria. Výbežky 1, 9 a 10, ktoré sú v tesnej blízkosti výbežku 11, zaberajú tiež relatívne veľkú plochu kôry S1 s približným percentuálnym zastúpením 9,9 a 10% (Catania, 1997). Povrch rhinaria je takmer výlučne tvorený Eimerovými orgánmi. Keďže tieto orgány sú základnými zmyslovými jednotkami rhinaria, je každá jednotka spojená so známou podmnožinou epidermálnych zmyslových receptorov. Pomery kôry S1 na Eimerov orgán na každom výbežku odhalil zväčšenie kortikálnej reprezentácie u výbežkov 10 a 11. Priemerná plocha kortexu na Eimerov orgán je pre jedenásty výbežok viac ako 5 krát väčšia ako pri výbežkoch 2 až 7.



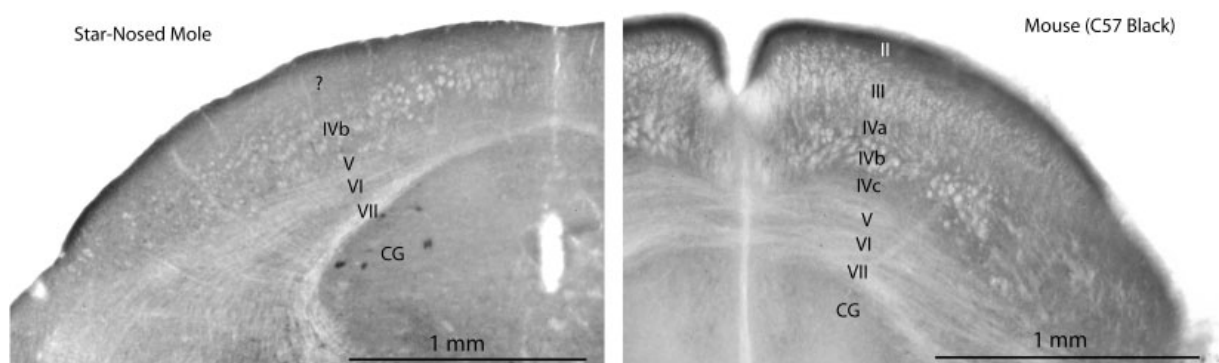
Obr.5 B Tangenciálny rez somatosenzorickou kôrou krta hviezdonosého. Zväčšenie S1 reprezentácie rhinaria s očíslovanými reprezentáciami jednotlivých výbežkov. Viditeľná je relatívne veľká plocha, ktorú zaberá reprezentácia výbežku 11. S1 reprezentácia rhinaria je laterálne lemovaná sekundárnou somatosenzorickou reprezentáciou rhinaria (S2). Ústa (M). **C.** Ďalší záber mozgovej kôry. Mierka = 1mm pri obr. A a 500 μ m pri obr. B,C. (Catania, 1997)

Zraková kôra, sluchová kôra

Krt hviezdonosý má malé oči prekryté srstou. Bola uňho identifikovaná malá CO pozitívna oblasť v sensorickej kôre lokalizovaná kaudomediálne, na očakávanom mieste primárnej zrakovkej kôry (Catania a Kaas, 1995). V superior colliculus (SC) neboli zaznamenané žiadne odpovede na zrkové či sluchové podnety. Avšak neuróny v blízkosti inferior colliculus reagovali na zvukové podnety (Catania and Kaas, 1997b).

Hoci je SC v porovnaní s makroftalmickými cicavcami viditeľne redukovaný, táto redukcia nie je jednotná. SC u väčšiny cicavcov pozostáva zo siedmich vrstiev. Väčšinou sa delí na časti: vrstvy superficiálne (I-III) a hlbšie vrstvy (IV-VII). Od vonkajšej vrstvy sú to: stratum zonale (I), stratum griseum superficiale (II), stratum opticum (III), stratum griseum intermediale (IV), stratum album intermediale (V), stratum griseum profundum (VI) a stratum album profundum (VII). Druhá a tretia vrstva sú inervované retinálnymi axónmi, spracovávajú teda zrkové podnety. Hlbšie vrstvy dostávajú signály z II a III vrstvy, taktiež ale spracovávajú informácie z ďalších sensorických systémov (sluchového a somatosenzorického) (Huber a Crosby, 1943).

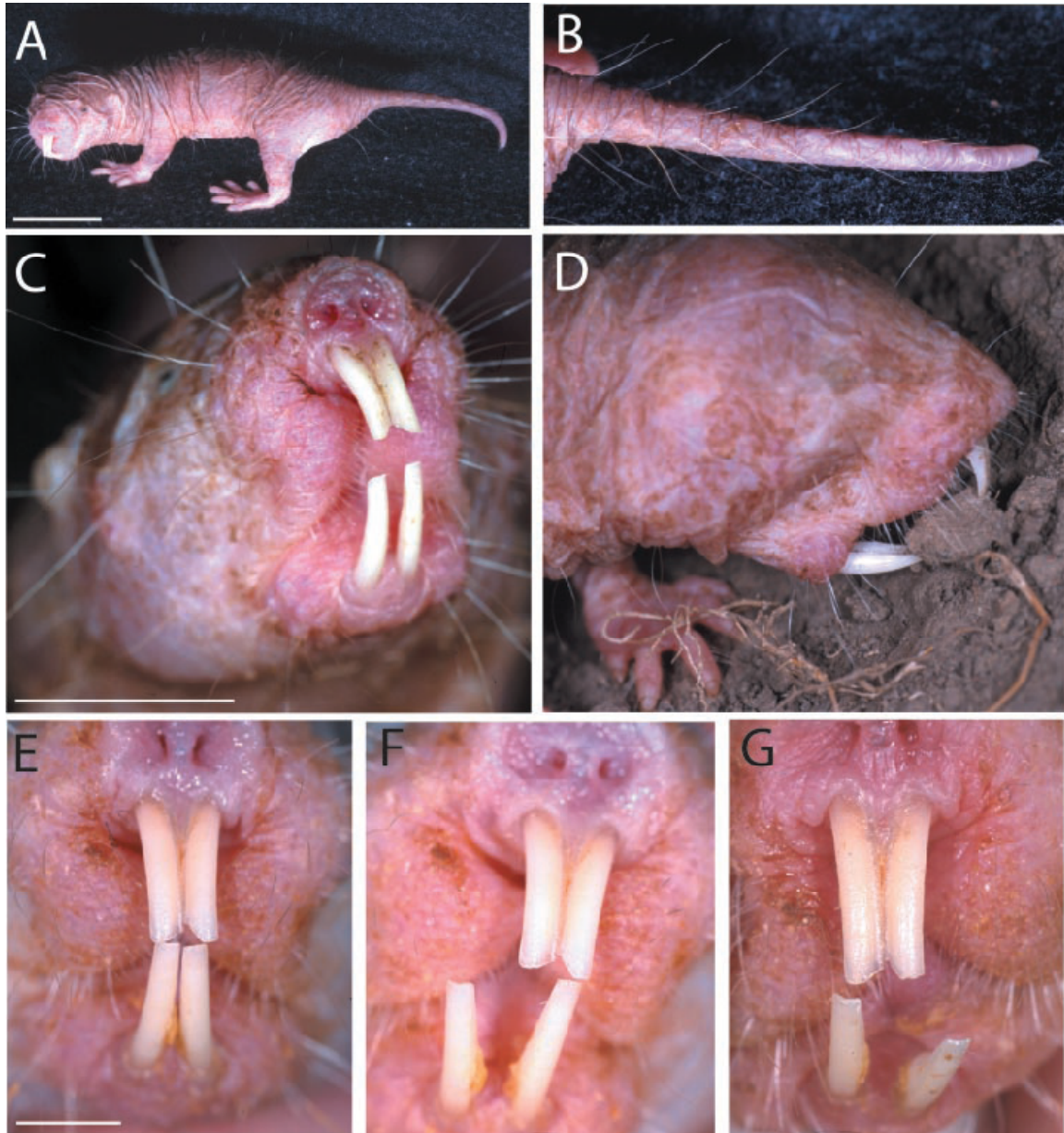
U krta hviezdonosého boli identifikované vrstvy IVb –VII (vid' obr.6). Vrstva superficiálne k IVb obsahuje neuróny, ktoré reagujú na somatosenzorickú stimuláciu, čo naznačuje jedinečné aferentné dráhy v SC. Existuje možnosť, že niektoré povrchové vrstvy (I-III) boli zachované a spracovávajú hmatové podnety. Hlbšie vrstvy zostávajú ponechané s normálnym usporiadaním, v niektorých bolo zistené selektívne rozšírenie jednotlivých podsekcí (vrstva IVa) (Catania a Kaas, 1997b).



Obr.6 Priečny rez superior colliculus (SC) u krta hviezdonosého(vľavo) v porovnaní s rezom u myši (v pravo). Šedá hmota – CG. Histochemicky farbené na CO (Crish a kol.,2003b).

2.3. Rypoš lysý, *Heterocephalus glaber* (Bathyergidae , Rodentia)

Tento podzemný druh obýva východnú stred a juh Etiópie, Somálsko a Keňu (Nowak, 1999). Na prvý pohľad vyzerá byť tento druh takmer bez srsti, avšak jeho telo pokrývajú unikátne vibrisy. Nachádzajú sa v radoch pozdĺž trupu i chvosta a majú dôležitú úlohu pri orientácii jedinca v podzemí, vid'. obr.7(Crish a kol., 2003).



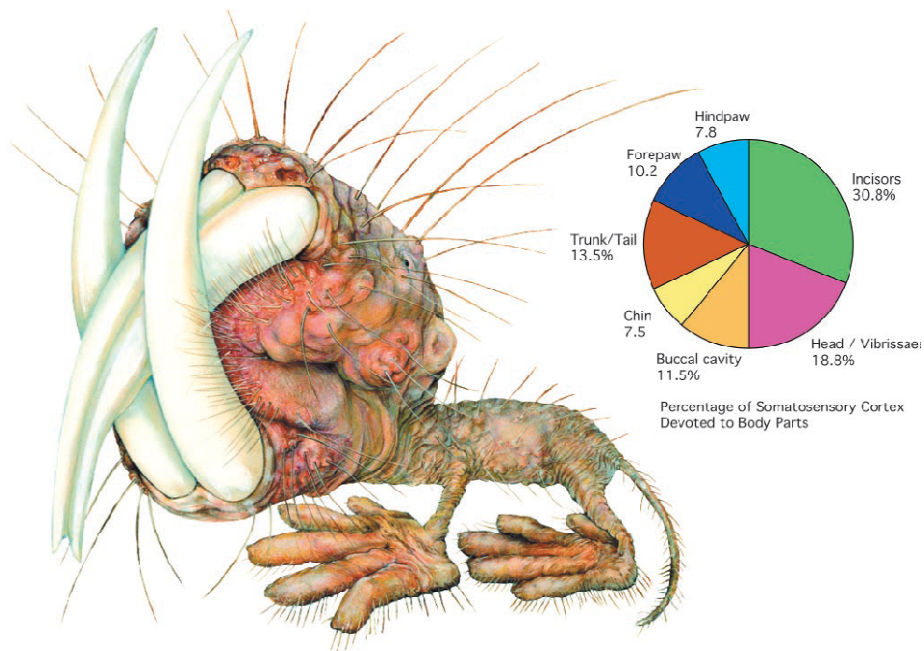
Obr.7 Nezvyčajná anatómia Rypoša lysého (*H.glaber*) **A.** Dospelý jedinec zobrazujúci proporcie tela a absenciu srsti **B.** Zmyslové vibrisy pokrývajúce chvost jedinca používané na orientáciu pri cúvaní v tuneloch **C.** Čelný pohľad zobrazujúci predĺžené rezáky, za ktorými sa nachádza kožná riasa uzatvárajúca ústnu dutinu. Viditeľné sú tiež zmyslové fúzy pokrývajúce prednú časť tváre a okolie úst. **D.** Rypoš manipulujúci s hrudou zeme. **E.-G.** Viditeľná schopnosť pohybovať dolnými rezákmi nezávisle na sebe. Možné je to vďaka anteriórnemu pripojeniu chrupavkovitou symfýzou. Mierka = 2cm pri obr. A, 1cm pri obr. C, 5mm pri obr.E (Catania a Remple, 2002)

Na ich tvári sa nachádzajú vibrisy, ktoré sú typické pre väčšinu hlodavcov. Najvýraznejšie sú veľké rezáky prečnievajúce z ústnej dutiny. Mandibuly sú anteriórne spojené chrupavkovou symfýzou, čo umožňuje dolným rezákom pohybovať sa nezávisle na sebe. Rezáky tak majú väčší rozsah pohybu a živočích je zručnejší. Tento druh dokáže uzatvoriť ústnu dutinu pomocou kožnej riasy vid'.obr.7C, čo mu umožňuje rezákmi hĺbiť chodby v podzemí. Adaptáciou na hrabanie je tiež mohutná žuvacia svalovina, ktorá zaberá takmer 25% celkového svalstva (Sherman, 1992).

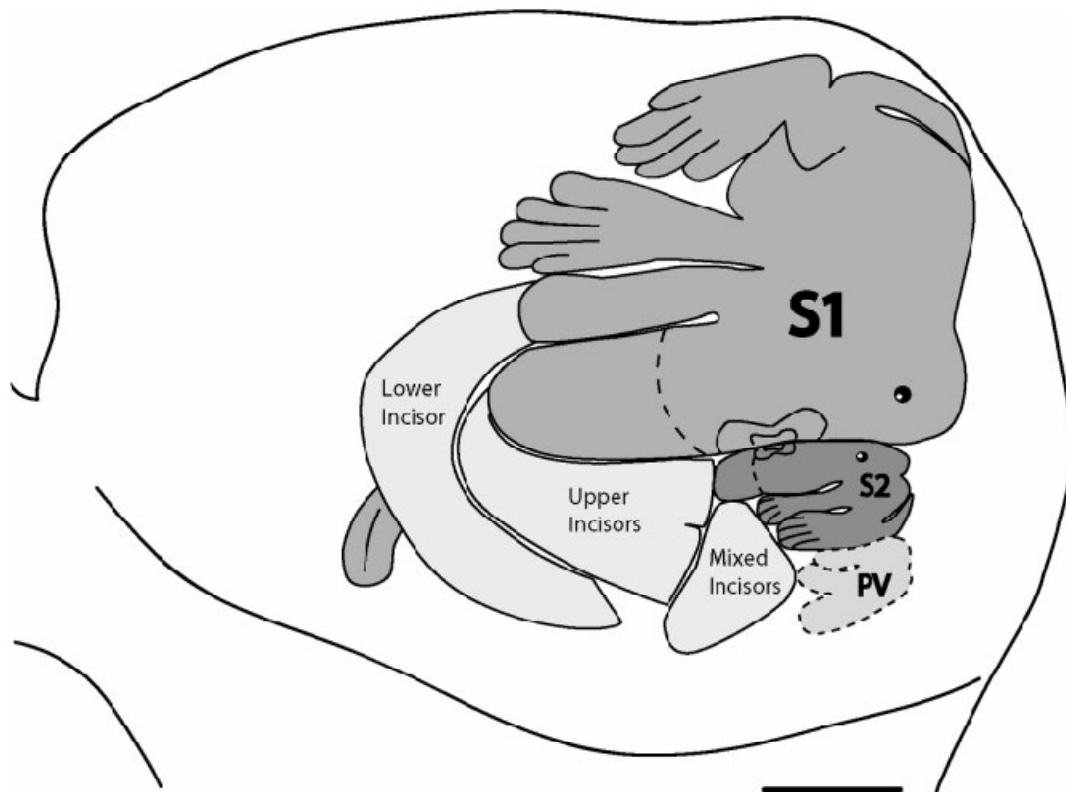
Somatosenzorická kôra

Je zrejmé, že periférna zmyslová špecializácia sa bude odrážať v rovnako špecializovanej somatosenzorickej kôre. Primárna senzorická kôra S1 je lokalizovaná v kaudálnom neokortexe a zaberá v ňom takmer dve tretiny. Ako aj u ostatných cicavcov, S1 pozostáva z kompletnej topografickej reprezentácie kontralaterálneho povrchu tela. Ďalšie reprezentácie častí tela sú lokalizované v laterálnej kôre, odpovedajúcej sekundárnej somatosenzorickej kôre S2 a pravdepodobne parietálnej ventrálnej oblasti (porovnaj Krubitzer, 1995). Topografické usporiadanie jednotlivých reprezentácií S1 u ryposa lysého je podobný ako u iných cicavcov. Reprezentácia kaudálnych častí tela, ako chvost a zadné končatiny, je umiestnená v mediálnej časti somatosenzorickej kôry, reprezentácia ventrálnych častí tela je umiestnená rostrálne a reprezentácia rostrálnych častí tela (hlava a tvár) sa nachádza v laterálnej časti somatosenzorickej kôry. V relatívnom zastúpení jednotlivých telesných povrchov sa ale veľmi líši (Catania a Remple, 2002).

Najvýraznejšia špecializácia u ryposov je extrémne zväčšenie somatosenzorickej reprezentácie rezákov. Takmer jedna tretina (31%) primárnej somatosenzorickej kôry je venovaná reprezentácii horných a dolných rezákov. Táto reprezentácia je umiestnená na rostro-laterálnom okraji S1, v oblasti, ktorú zvyčajne u ostatných hlodavcov zaberá reprezentácia tvárových vibrisov (Woolsey, 1975). Reprezentácia dolných rezákov je umiestnená rostrálne k reprezentácii horných rezákov, čo je v súlade s typickou organizáciou S1, kde reprezentácia ventrálnejších častí tela je umiestnená viac rostrálne v somatosenzorickej kôre ako reprezentácia dorzálnych častí tela. Hranica reprezentácií horných a dolných rezákov reaguje na stimuláciu oboch z nich. Neuróny umiestnené v dorzálnnejšej a kaudálnejšej somatosenzorickej kôre reagujú na stimuláciu vibrisov. Dolné rezáky, ktoré sa môžu pohybovať nezávisle na sebe, majú väčšiu reprezentáciu ako horné rezáky, ktoré túto schopnosť nemajú (Catania a Remple, 2002).



Obr.8 Schematické znázornenie reprezentácie jednotlivých častí tela v somatosenzorickej kôre ich zväčšením. Graf vpravo ukazuje percentuálne zastúpenie reprezentácií jednotlivých častí tela. (Catania a Remple, 2002)



Obr.9 Schéma somatotopickej organizácie, umiestnenia a relatívnej veľkosti oblastí: S1, S2 a oblasť predpokladaného výskytu parietálnej ventrálnej oblasti (PV). Rozsiahle reprezentácie horných a dolných rezákov a rostrálnej časti jazyka sú súčasťou S1. Zmiešaná oblasť reaguje na dolné, horné rezáky alebo oboje. (Henry, 2006)

Ďalšou zreteľnou špecializáciou je zväčšenie S1 reprezentácie. U rypoša lysého S1 zaberá približne 31% z celkového neokortexu a minimálne 47% z celkovej možnej zmyslovej kôry (kortex uložený kaudálne k rostrálnej hranici S1). Pre porovnanie, S1 laboratórnych potkanov zaberá približne 21% neokortexu a len 27% celkovej možnej zmyslovej kôry. Za predpokladu, že zmyslovú kôru potkanov považujeme za typickú pre hlodavcov, somatosenzorická kôra rypoša lysého sa zväčšila až o 50% (ako podiel na celkovej ploche neokortexu) (Catania a Remple, 2002).

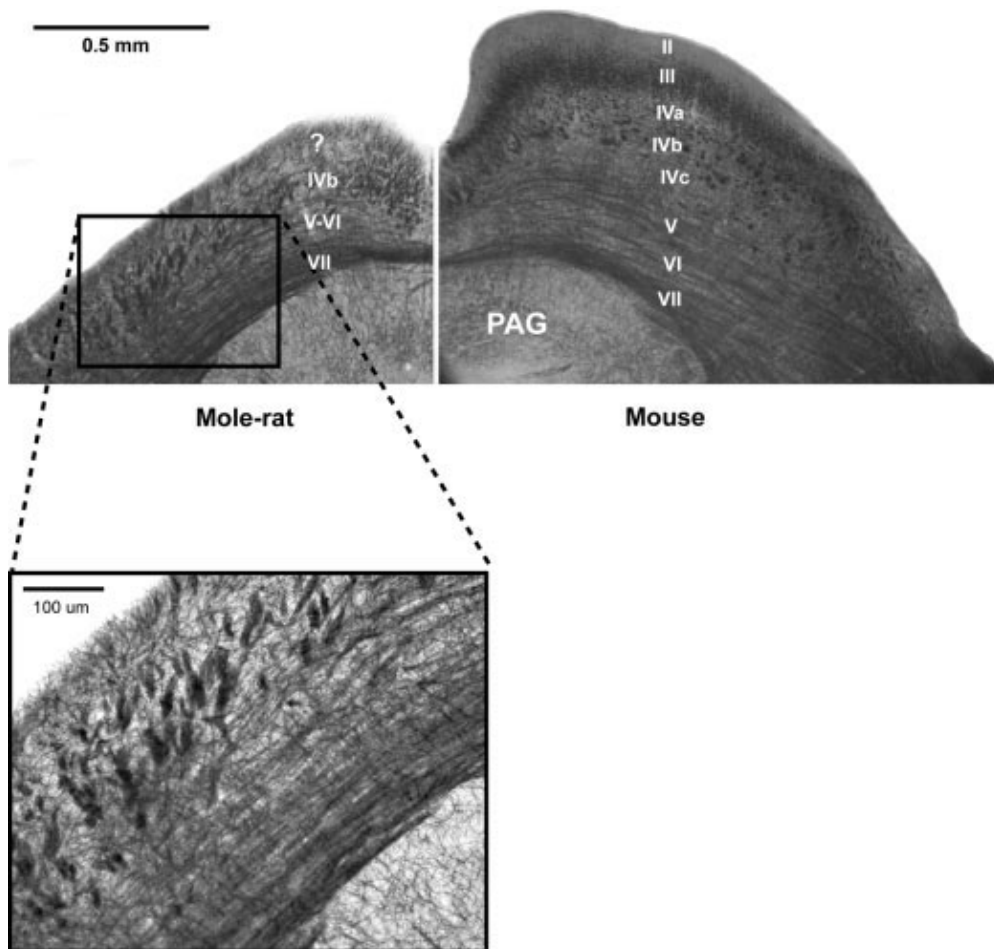
Poslednou špecializáciou somatosenzorickej kôry rypoša lysého je jej kaudálne a mediálne rozšírenie do oblasti, ktorú u ostatných druhov zaberá primárna a sekundárna vizuálna kôra. Toto rozšírenie je zreteľné na transverzálnych rezoch na lokalizácií mikrolézií odpovedajúcich mechanosenzorickej stimulácii chvosta (Rosa and Krubitzer, 1999). Toto rozšírenie je analogické s vyrovnávajúcou plasticitou a odpovedá kortikálnej reorganizácii bežne pozorovanej u zvierat zbavených zraku (Rauschecker, 1995).

Zraková kôra, sluchová kôra

Organizácia zrakového systému u rypošovitých (*Bathyergidae*) naznačuje zachovanie základných zrakových schopností. Malé oči majú rysy typické pre vidiace zvieratá (viečka, vyvinuté zrenice, dobre organizovaná retina), čo naznačuje schopnosť obrazotvorného videnia (Cerunda-Cerunda a kol., 2003; Nikitina a kol., 2004; Peichl a kol., 2004).

Primárna zraková kôra je u zástupcov čeľade rypošovitých malá a v porovnaní s ostatnými cicavcami posunutá laterálne (Němec a kol., 2008). V kaudálnej kôre preto neboli zaznamenané žiadne odpovede na zrakové podnety (Catania, 2001). Zrakové jadrá sú (až na jadro suprachiasmatické) silne redukované, signály dostávajú výlučne kontralaterálnou retinálnou projekciou. Na obr.10 je zreteľná redukcia SC. Superficiálne vrstvy, ktoré zvyčajne prijímajú zrakové podnety chýbajú, alebo sú silno redukované. Oproti tomu hlbšie vrstvy (IV-VI) sa javia byť zachované a majú výraznú somatosenzorickú aferentáciu (Crish a kol., 2006). Je zaujímavé, že oddelené podvrstvy stratum griseum intermediale obsahujú populáciu neurónov citlivých na magnetické podnety (Němec a kol., 2001).

SC teda integruje informácie predovšetkým zo somatosenzorických, sluchových a magnetosenzorických systémov, zrakové podnety sa zdajú byť málo dôležité. Zraková kôra toho druhu ešte nie je dostatočne preštudovaná.



Obr. 10 SC rypoša lysého (vľavo) a myši (vpravo) farbené na myelín, centrálna šedá hmota - PAG (Crish a kol., 2006).

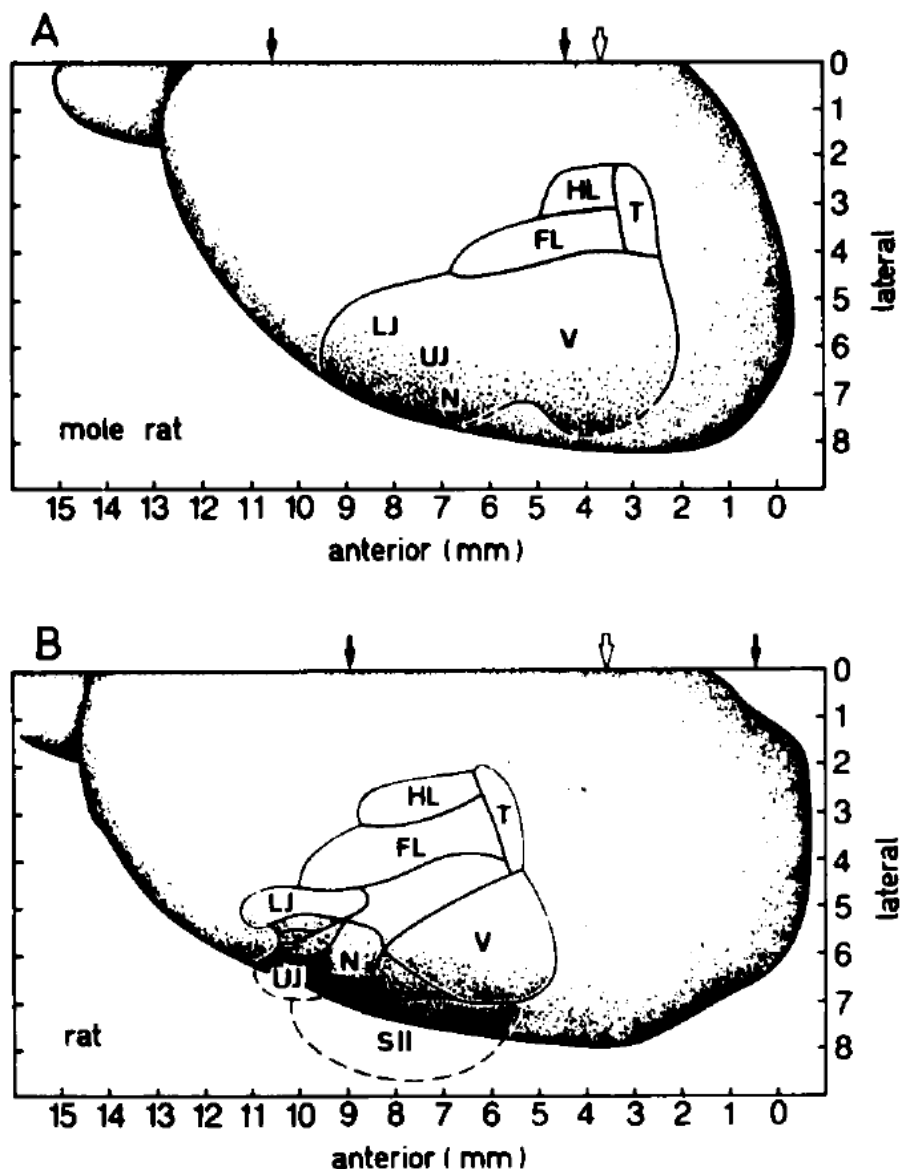
2.4. Slepec egyptský, *Spalax ehrenbergi* (*Spalacidae*, *Rodentia*)

Tento podzemný druh bol nájdený bol v Egypte, Iraku, Izraeli, Palestíne, Jordáne, Libanone, Líbíí, Sýrií a v Turecku (Nowak, 1999). Podzemnému životu odpovedá množstvo adaptácií. Najviac nápadná adaptácia sú zakrpatené oči veľkosti špendlíkovej hlavičky, prekryté kožou. Okrem pruhov štetín jeho telo a tvár pokrýva množstvo vibrisov, ktoré pravdepodobne slúžia na orientáciu v podzemných tuneloch.

Tento druh je veľmi kontroverzný. Niektoré štúdie zrkového a sluchového systému tvrdia, že u tohto druhu došlo k intermodálnej kompenzácií zrkového systému sluchovým, vid'. zrková kôra (Necker, 1992). Avšak v neskorších štúdiách bola anatomicky demonštrovaná genikulo-striátna dráha (Cooper a kol., 2003).

Somatosenzorická kôra

Somatosenzorická kôra tohto druhu ešte nebola podrobne zmapovaná ako u ostatných podzemných druhov. Mapa na obr.11A ukazuje, že somatosenzorická kôra zaberá rozsiahle oblasti dorzálnnej kôry, narozdiel od somatosenzorickou kôry potkana obr.11B (Mann a kol., 1997). Reprezentácia trupu, predných a zadných končatín zaberá malé oblasti a je lokalizovaná mediálne. Tu sa nachádza aj rozsiahlejšia reprezentácia tváre (vibrisov, rhinaria a čeľustí). Je zaujímavé, že reprezentácia zadných končatín sa nachádza kaudálnejšie ako je bežné u iných cicavcov a je menšia ako reprezentácia predných končatín (Necker, 1992).

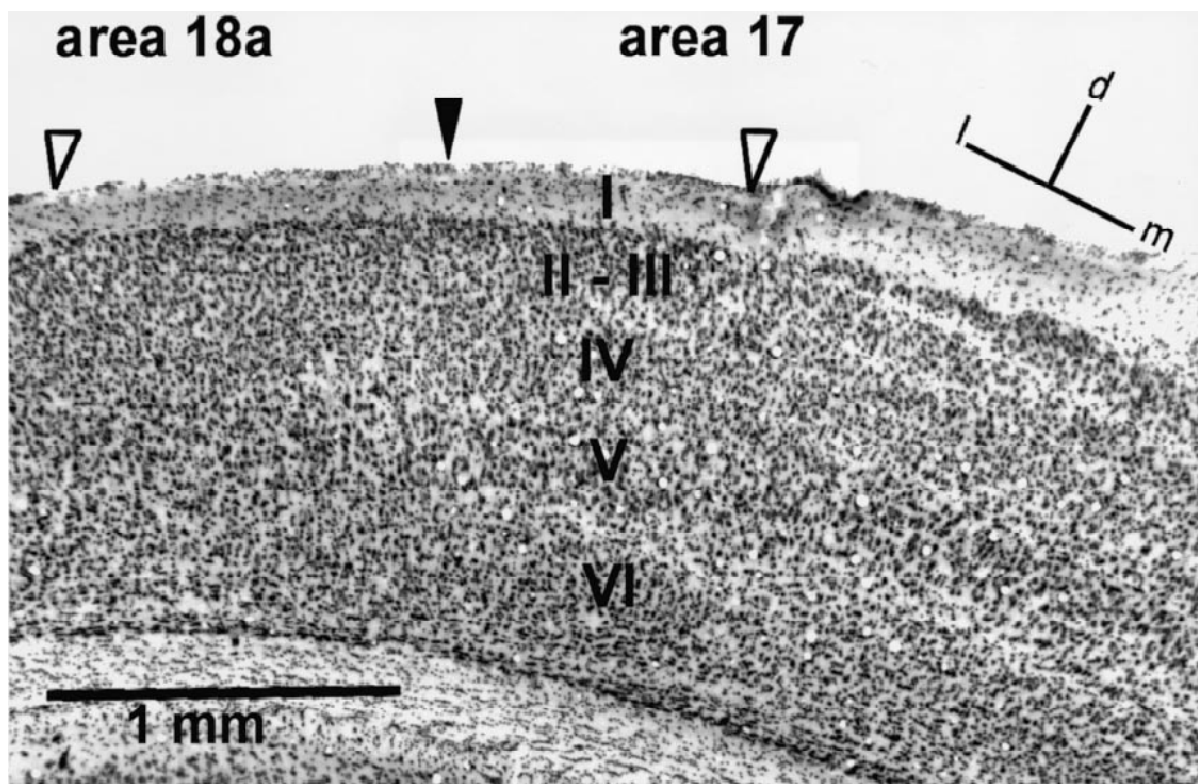


Obr. 11 Porovnanie topografického usporiadania somatosenzorickej kôry slepca egyptského (A) a laboratórneho potkana (B). T – trup, HL – zadná končatina, FL – predná končatina, V – vibrisy, UJ – horná čeľusť, LJ – spodná čeľusť, N – rhinarium (Necker, 1992).

Zraková kôra, sluchová kôra

Početné dôkazy indikujú redukciu zrakových ciest. Priemer oka dospelého jedinca, ktoré je prekryté srstou, sa pohybuje od 0,6 do 1 mm (Bronchti a kol., 1991). Oko má degenerovaný optický aparát, chýba mu schopnosť obrazotvorného videnia (Cernuda-Cernuda a kol., 2002) a slúži len ako detektor intenzity okolitého svetla na určenie fotoperiód. Opický nerv pozostáva z malého počtu nemyelinizovaných axónov, z ktorých väčšina končí v suprachiasmatickom jadre. Veľmi málo optických vlákien končí v tenkých superficiálnych vrstvách SC, vid. obr. 12 (Bronchti a kol., 1991; Cooper a kol., 1993).

U novorodeného jedinca niektoré retinofugálne vlákna vstupujú do dorzálnej časti laterálneho genikulárneho jadra (dLGN) (identifikované Rehkämper a kol., 1994), čo je hlavné talamické zrakové jadro u vidiacich cicavcov, avšak väčšina týchto vlákien degeneruje počas prvých týždňov života (Bronchti a kol., 1991).



Obr. 12 Cytoarchitektúra primárnej a sekundárnej sluchovej oblasti (area 17. a 18. sensu Brodmann). Prázdne šípky ohraničujú sluchovú oblasť I. Plná šípka označuje hranicu medzi oblasťou 17 a 18. Farbené krezolovou violeťou. Dorsal – d, medial – m. (Bronchti a kol., 2002)

V okcipitálnej kôre dospelého jedinca boli odhalené dve oblasti (pomenované I a II) reagujúce na sluchové podnety (Bronchti a kol., 2002). Ďalšie štúdie zistili silnú sluchovú aktiváciu talamických

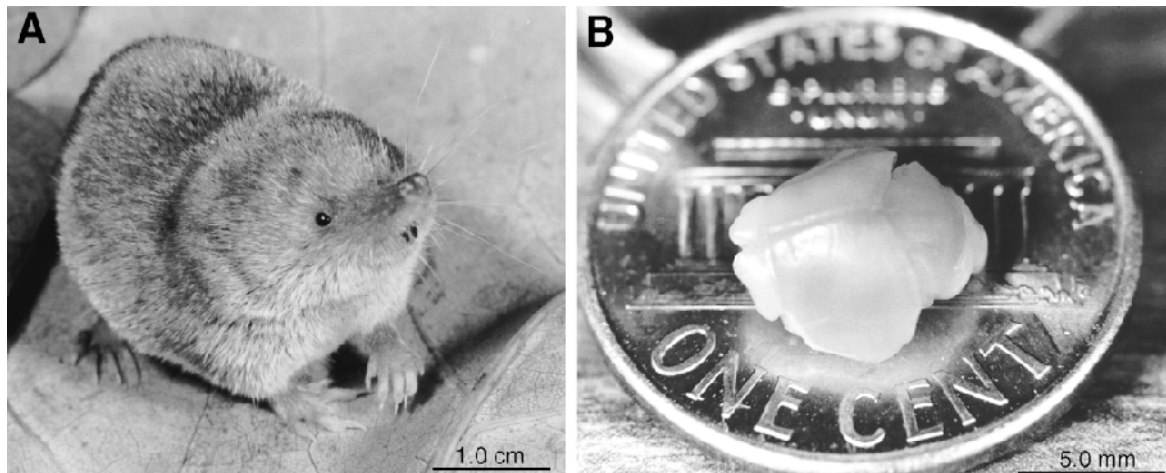
štruktúr, nachádzajúcich sa dorzolaterálne k anteriórnej časti corpus medial geniculate. Predpokladá sa, že tieto štruktúry sú dLGN alebo aspoň jeho časť (Bronchti a kol., 1989). Zistená bola tiež silná sluchová aktivácia okcipitálnej oblasti, mimo temporálnej sluchovej kôry (Heil a kol., 1991). Dostupné dáta naznačujú, že došlo k prevzatiu talamokortikálnych zrkovových ciest sluchovými, alebo aspoň väčšiny z nich. Sluchové cesty sú tak sprostredkované projekciou z inferior colliculus do dLGN (Doron a Wollberg, 1994). Sluch jedinca je dobre vyvinutý s prispôbením na vnímanie nízkych frekvencií.

Funkčná úloha zvukovej okcipitálnej kôry zatiaľ nie je známa. Je pravdepodobné, že má úlohu v spracovávaní informácií o priestorovom umiestnení zvukových signálov a signálov seizmických, ktoré slepec používa pri diaľkovej komunikácii (Rado a kol., 1998).

Predchádzajúce anatomické a fyziologické štúdie zrkovového systému Spalaxa viedli k tvrdeniu, že uňho retino-genikulárna projekcia úplne chýba (Bronchti a kol., 1991). Avšak Cooper a kol. (2003) demonštrovali projekciu talamických štruktúr (hlavne dLGN) do okcipitálnej kôry. Potvrdili prítomnosť typickej dráhy z retiny cez dLGN do primárnej vizuálnej kôry. Tvrdia tiež, že globálna morfológická regresia zrkovového systému slepca egyptského zakrýva selektívnu expanziu štruktúr spojených s vnímaním fotoperiód a foto-neuroendokrinnou reguláciou (Cooper a kol., 2003). Táto štúdia vniesla radu ďalších otázok týkajúcich sa problému zrkovovej organizácie Spalaxa. Sú preto potrebné ďalšie štúdie zrkovového systému tohto druhu.

2.5. Piskorovité, *Soricidae* (*Insectivora*)

Do radu piskorovitých patria zvieratá s najmenšou veľkosťou tela, nachádzajú sa väčšine pevninského územia, okrem arktických ostrovov, Ungavy, Grónska, Islandu, bývalej Západoidickej konfederácie, Austrálie, Tasmánie, Nového Zélandu a niektorých pacifických ostrovov. Orientujú sa hlavne pomocou čuchu a sluchu, zrak je slabší. Dokonca môžu vydávať ultrazvukové signály. Aktívne sú prevažne v noci, úkryty si vyhľadávajú v podzemí (Nowak, 1999). S ich veľkosťou koreluje aj objem mozgu. Váha najmenších piskorov sa pohybuje okolo troch gramov, majú malé mozgy s veľmi malým neokortexom. Telo piskorovitých je husto pokryté srstou. Na predĺženom rhinariu sa nachádzajú zmyslové vibrisy (Catania a kol., 1999).



Obr. 13 Piskor (*Cryptotis parva*) a porovnanie veľkosti jeho mozgu **A.** Dospelý jedinec váži 4 až 5 gramov. **B.** Mozog dospelého jedinca (Catania a kol., 1999)

Somatosenzorická kôra

Topografické usporiadanie bolo študované na piatich druhoch piskorovitých: *Sorex cinereus*, *Sorex longirostris*, *Sorex palustris*, *Blarina brevicauda* a *Cryptotis parva*. Výsledky tejto štúdie odhalili centrálnu kortikálnu usporiadanie u piskorovitých (Catania a kol., 1999).

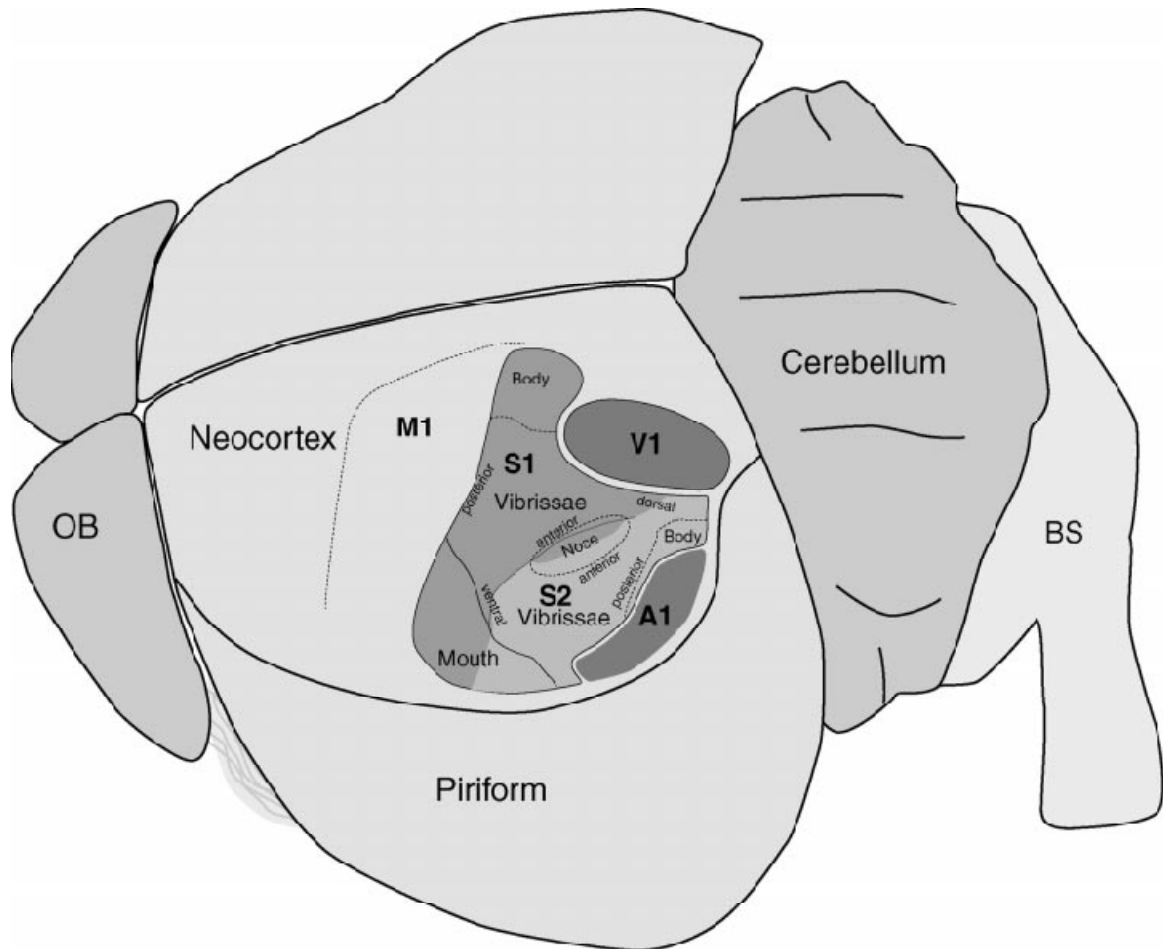
Somatosenzorická kôra reagujúca na hmatové podnety kontralaterálneho povrchu tela je lokalizovaná v kaudálnom kortexe a zahŕňa dve topografické oblasti S1 a S2. Jedna je umiestnená rostromediálne, zatiaľ čo druhá kaudolaterálne. Reprezentácia úst sa nachádza v najrostrálnejšej oblasti somatosenzorického kortexu a susedí s reprezentáciou tváre (vibrisov a rhinaria). Laterálno-mediálne od tejto oblasti sa nachádza reprezentácia trupu a končatín. Sekundárna somatosenzorická reprezentácia S2 je zrkadlovým obrazom S1 pozdĺž reprezentácie vibrisov a rhinaria. Trup a končatiny nemajú príslušné reprezentácie, sú oddelené oveľa väčšou reprezentáciou vibrisov (Catania a kol., 1999).

Zraková kôra, sluchová kôra

U piatich študovaných druhov bola lokalizovaná iba jedna primárna zraková kôra (viď obr. 14). Má charakteristické tmavé sfarbenie CO pozitívnej oblasti homologické s V1 makroftalmických cicavcov. Neuróny tejto oblasti reagujú na silné svetelné záblesky pred očami a pravdepodobne dostávajú signál z LGN. Primárna zraková kôra V1 je umiestnená dorzálnu a kaudálne k reprezentáciám vibrisov v S1, kaudálne k reprezentáciám končatín a trupu (Catania a kol., 1999).

Primárna sluchová kôra A1 je umiestnená na kaudolaterálnom okraji kôry a je čiastočne obklopená S2. Nebolo zistené žiadne prekrytie V1 a S1.

Pomocou veľkosti zrakovkej kôry je možné študovať závislosť na videní naprieč študovanými druhmi piskorov. Celkovo je možné skonštatovať, že relatívna veľkosť zrakovkej kôry je najvariabilnejší prvok medzi študovanými druhmi, zatiaľ čo umiestnenie sluchovej kôry a organizácia somatosenzorickej kôry je podobná u všetkých druhov (Catania a kol., 1999).



Obr. 14 Základná kortikálna organizácia u piskorovitých. bulbus olfactorius – OB, mozgový kmeň - BS (Catania a kol., 1999).

2.6. Letouni, Chiroptera

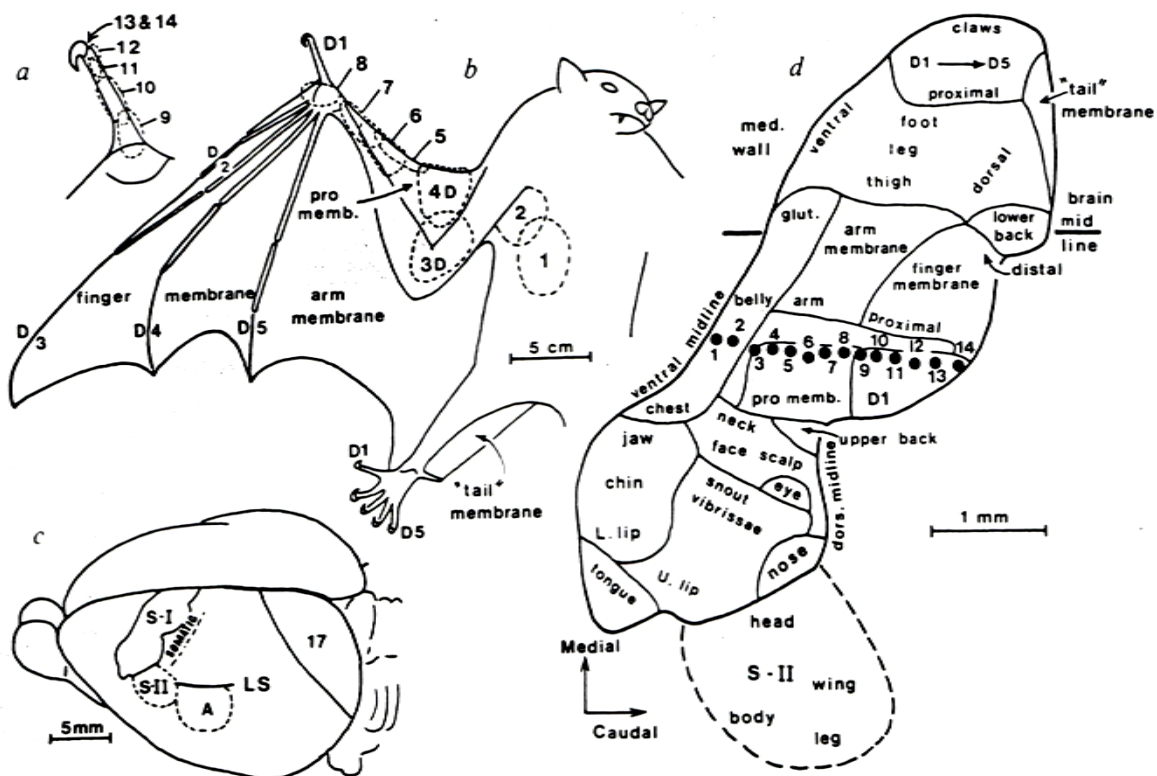
Tento rad zahŕňa mikroftalmické, ale aj makroftalmické druhy. Mikroftalmických echolokujúcich druhov zatiaľ nie sú dostatočne preštudované. Pozornosť bola doteraz viac venovaná makroftalmickým letounom, akými sú napríklad kalone (*Pteropodidae*). Kalone majú prmitívnu echolokáciu a orientujú sa prevažne zrakom. Do mojej práce som ich však zaradila z dôvodu unikátneho usporiadania

somatosenzorickej kôry, ktorý je spoločný celému radu *Chiroptera* a od ostatných živočíchov sa výrazne líši, vid'. obr. 16 (Calford a kol., 1984).

Do radu *Chiroptera* patria jediní cicavci so schopnosťou aktívneho letu. Tomu je prispôbená predná končatina, ktorá sa premenila na krídla. Nosnou plochou krídla je lietacia blana, patagium, ktorá na rozdiel od zvyšku tela nie je osrstená. Patágiá, ušnice a rhinarium sú však pokryté hmatovými chlpmi. Zadná končatina je zaklíbená obrátene v porovnaní s ostatnými cicavcami a spolu s palcom prednej končatiny predstavuje závesový aparát (Kunz a Fenton, 2003).

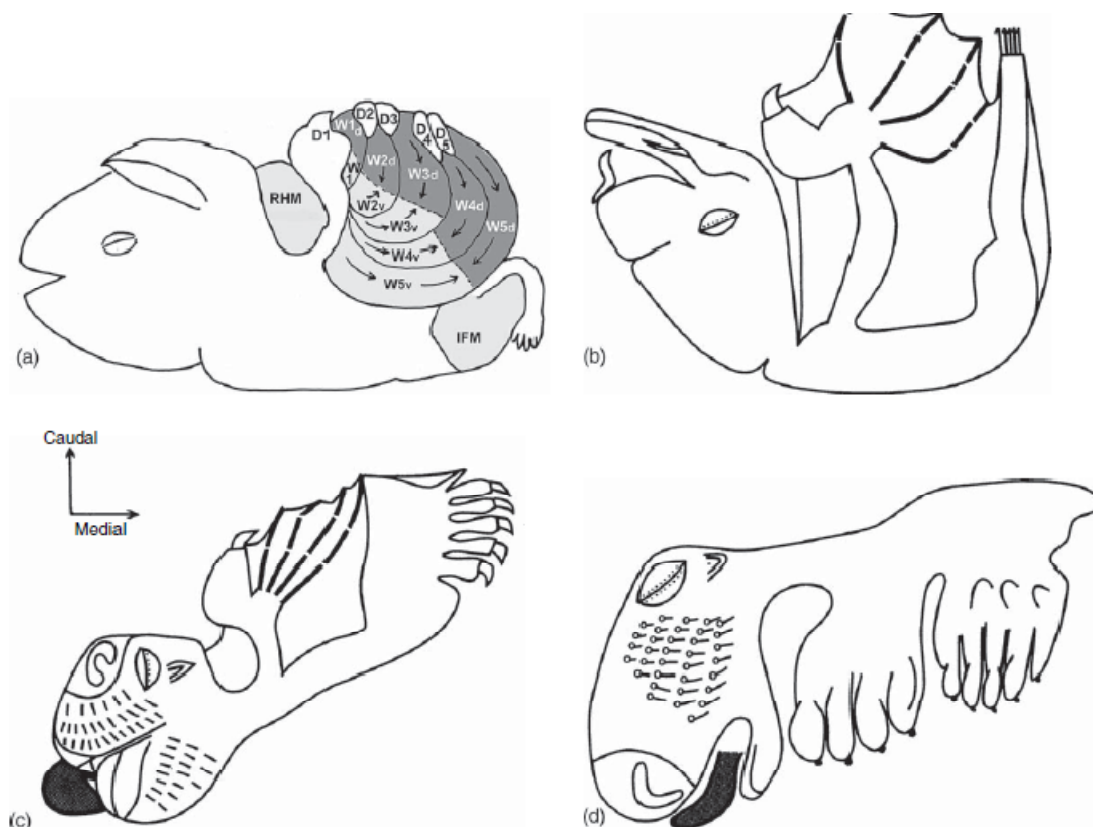
Somatosenzorická kôra

Odlíšny spôsob života zástupcov radu *Chiroptera* sa odráža aj na topografii somatosenzorickej kôry, ktorá sa od topografií ostatných živočíchov výrazne líši. Somatosenzorická reprezentácia končatín je umiestnená kaudálne a reprezentácia trupu rostrálne, zatiaľ čo u ostatných cicavcov je toto umiestnenie obrátené. Somatosenzorická reprezentácia je tak otočená voči ostatným senzoričným reprezentáciám (Calford a kol., 1984).



Obr. 15 Somatosenzorická kôra druhu *Pteropus poliocephalus* **A.** Zväčšená schéma predného prstu **B.** Schéma dospelého jedinca **C.** Celkové umiestnenie somatosenzorických oblastí v ľavej hemisfére, sulcus lateralis - LS. **D.** Zväčšenie somatosenzorickej oblasti zobrazujúce zhodu medzi CO pozitívnymi oblasťami a časťami tela (Calford a kol., 1984).

Na obrázku 15 je možné vidieť, že reprezentácia hlavovej časti je u študovaného druhu *Pteropus poliocephalus* umiestnená laterálne a reprezentácia chvostovej časti mediálne. Ďalej je zjavná odlišná orientácia reprezentácie predných končatín, avšak základná orientácia k rostrálnej hranici zostáva konzistentná. Relatívne umiestnenie reprezentácie predných končatín je reverzné, takže reprezentácia článkov prstov sa rozšírila kaudálne v primárnej aj sekundárnej somatosenzorickej kôre. Reprezentácia dominantného prstu sa nachádza na kaudálnej hranici S1, na rozdiel od reprezentácie u iných cicavcov kde sa nachádza na rostrálnej hranici. Reprezentácia trupu pod krídlami sa nachádza rostrálne k reprezentácii krídel. Reprezentácia dominantného prstu a blízkeho patágia zaberá vyše jednej pätiny S1 reprezentácie. Dorzálny trup má v somatosenzorickej kôre malú reprezentáciu, reprezentácie kaudálnej a rostrálnej časti trupu sú umiestnené na kaudomediálnom a kaudolaterálnom okraji S1 (Calford a kol., 1984).



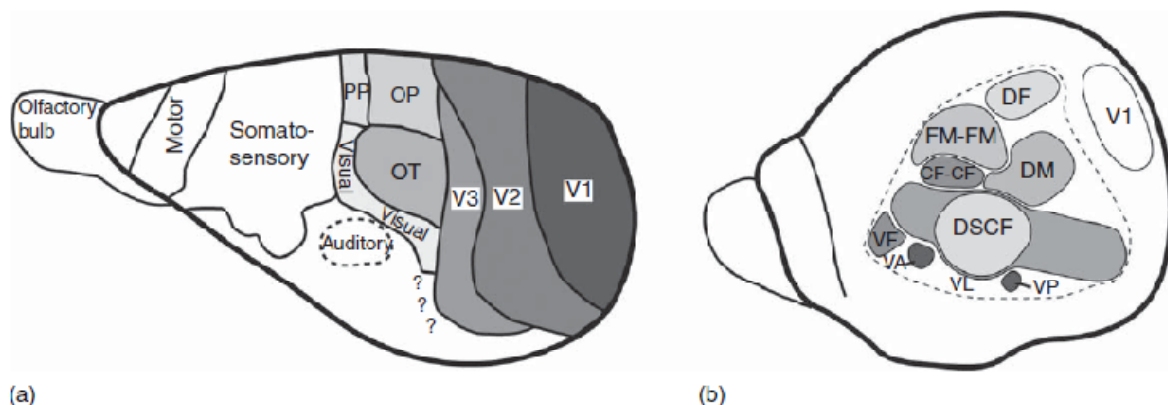
Obr. 16 Schematické znázornenie povrchu tela, S1 reprezentácie **a)** *Antrozous pallidus*, radio-humerálna membrána (RHM), inter-femorálna membrána (IFM), prsty končatín (D1-D5), membrána krídla (W1-W5) (Zook a Fowler., 1986). **b)** *Macroderma gigas* (Wise a kol., 1986) **c)** kaloň *Pteropus poliocephalus* (Calford a kol., 1985), pre zrovnanie **d)** laboratórny potkan

S2 reprezentácia susedí s S1 reprezentáciou pozdĺž dorzálnej reprezentácie hlavy, je zmenšeným, menej presným zrkadlovým obrazom S1. Okrem S1 a S2 reprezentácií sa u kaloňa zlatého nachádza aj tretia somatosenzorická oblasť umiestnená kaudálne k S1 (Calford a kol., 1984).

Zraková kôra, sluchová kôra

Už spomínané mikroftalmické echolokujúce a makroftalmické netopiere sú príkladom toho, ako sa u príbuzných skupín sensorická kôra súbežne vyvíjala so zrkovou špecializáciou u jednej skupiny a sluchovou u druhej. Preto je zraková kôra zatiaľ preštudovaná hlavne u makroftalmických netopierov a sluchová u mikroftalmických druhov (Suga, 1989).

Najmenej polovica kôry u makroftalmického druhu *Pteropus poliocephalus* je venovaná zrakovej kôre. V1 a V2 sú retinotopicky organizované a pomerne rozsiahle, zahrňujúce aspoň polovicu zrakovej kôry. U tohto druhu sa nachádza terciálna zraková kôra V3, ako aj štvrtá oblasť OT, ktorá sa obmedzene podobá oblasti MT (V5) u primátov, vid'. obr. 17a. Sluchová kôra zaberá veľmi malú oblasť sensorickej kôry (Rosa a kol., 1999).



Obr. 17 Schéma kortikálnej organizácie kôry u druhu **a)** *Pteropus poliocephalus* **b)** *Pteronotus parnellii*. Viditeľná je zraková a sluchová špecializácia. Occipital parietal – OP, posterior parietal cortex – PP, occipital temporal – OT, dorzálna okrajová oblasť – DF, ventrálne okrajová oblasť – VF, Doppler -shifted constant frequency - DSCF (Rosa a kol., 1999; Suga 1989).

Mikroftalmické netopiere majú viditeľne redukovanú zrkovú kôru (vid' obr.17b). Orientujú sa hlavne echolokáciou, pomocou ktorej sú schopné lokalizovať korisť. Táto špecializácia sa výrazne prejavuje na organizácii ich neokorteku, v ktorom u druhu *Pteronotus parnellii* dominuje sieť ôsmich alebo viacerých zvukových oblastí (na obr.17 šedo tieňované), ktoré spracovávajú informácie o odrazených echolokačných impulzoch (Suga, 1989). Tento druh patrí do skupiny netopierov, ktoré vydávajú dva typy zvukových impulzov: vysokofrekvenčne konštantné (CF), ktorý tvorí čistý tón a frekvenčne modulované (FM) u ktorého sa výška tónu počas trvania impulzu mení (Hoffmann, 2008). Detailnejšie

sú boli preštudované aj podkorové akustické centrá a akustické kôry iných druhov (viď. Radtke-Schuller a kol., 2004; Leroy a Wenstrup, 2000; Jeffrey a Wenstrup, 1999)

Zraková kôra u mikroftalmických netopierov ešte nebola detailne preštudovaná, avšak dobre koreluje s veľkosťou LGN a SC. Kalone majú všetky vrstvy SC dobre vyvinuté, avšak mikroftalmické druhy majú vyvinuté iba hlbšie vrstvy. Superficiálne vrstvy vykazujú naprieč druhmi veľké rozdiely. U spomínaného druhu *Pteronotus parnellii* sú superficiálne vrstvy silne redukované (Covey a kol., 1987), bola odhalená aj malá veľkosť zrakovej kôry, viď obr. 17.

2.7. Laboratórny potkan (*Rattus norvegicus*)

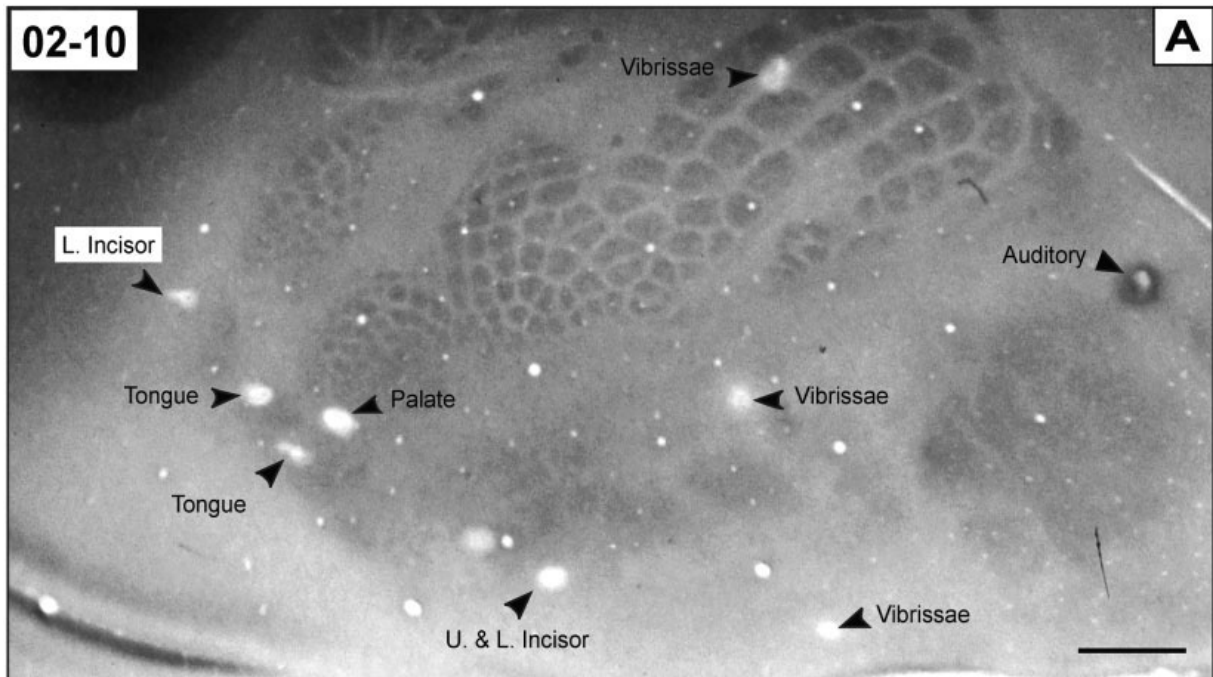
Tento druh síce nie je mikroftalmický, ale do mojej práce som ho zaradila pre porovnanie s druhmi mikroftalmickými. Telo má pokryté srstou, chvost má lysý a pokrytý šupinami. Na tvári má vibrisy.

Somatosenzorická kôra laboratórneho potkana zahŕňa okrem primárnej senzorickej kôry S1 dve samostatné somatosenzorické oblasti laterálne od S1. Tieto dve oblasti sú zrkadlovým obrazom jedna k druhej pozdĺž rostokaudálnej osi, kaudálne od oblasti reprezentujúcej zuby. Väčšia z týchto oblastí tvorí zrkadlový obraz k S1 pozdĺž reprezentácií hlavy a odpovedá klasicky definovanej sekundárnej somatosenzorickej oblasti S2 (Remple, 2003). Menšia oblasť, ktorá je zase zrkadlovým obrazom S2 pozdĺž reprezentácie trupu, predných a zadných končatín je homológom parietálnej ventrálnej oblasti (Fabri a Burton, 1991).

Rostrálne a laterálne k anterolaterálnej časti barelového poľa sa nachádza rozsiahla oblasť reagujúca na podnety z ústnych štruktúr. Okrem týchto oblastí bolo identifikovaných ešte päť oblastí s vysokou CO aktivitou laterálne k S1 reprezentácie tváre. Tieto oblasti odpovedajú fyziologicky vymedzeným oblastiam a sú označované ako OM1, OM2 a OM3 (ústne štruktúry); FM (predná končatina) a HM (zadná končatina), viď. obr. 19 (Remple, 2003).

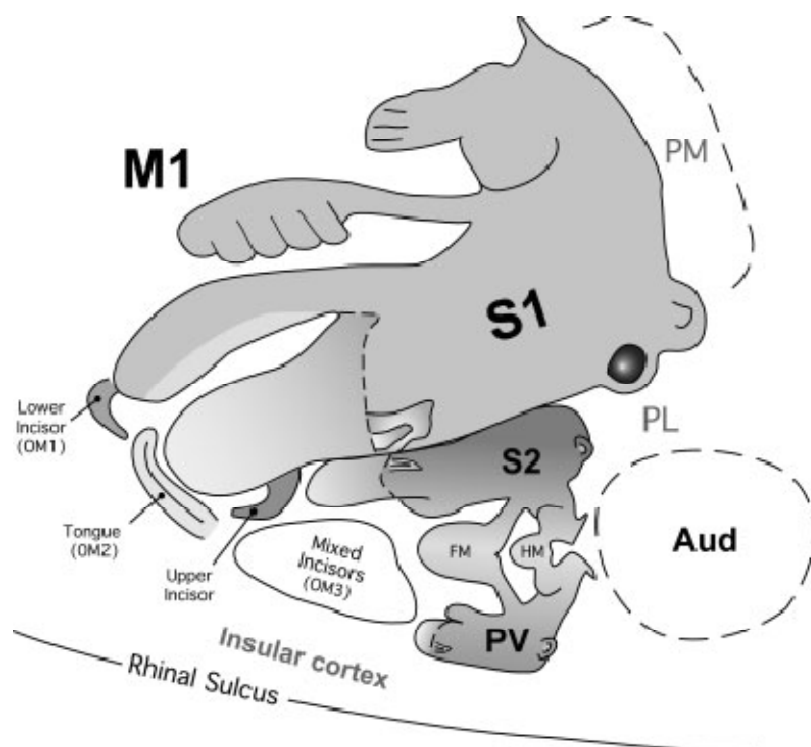
Sekundárna somatosenzorická kôra S2 je umiestnená pozdĺž rostokaudálnej osi S1 barelového poľa odpovedajúcemu stimulácií tváre, t.j. anterolaterálna a postmediálna časť barelového poľa, a tvorí zrkadlový obraz povrchu tela orientovaný zvisle. S2 reprezentácia tváre je umiestnená laterálne k S1 reprezentácií vibrisov. Neuróny umiestnené rostrálnejšie reagujú na podnety rostrálnejších skupín vibrisov, zatiaľ čo neuróny umiestnené kaudálnejšie reagujú na pohyb kaudálnych vibrisov. Neuróny v S2 majú väčšie recepčné pole vibrisov ako v S1. Reprezentácia umiestnená rostrálne k reprezentácií nosa odpovedá hmatovej stimulácií lícneho tukového vankúšika. Táto oblasť je prerušená

reprezentáciou horných rezákov. Reprezentácia brady v S2 sa nachádza laterálne k hranici medzi reprezentáciou vibrisov a líčneho tukového vankúšika v S2 (Rempel, 2003).



Obr. 18 Topografické usporiadanie somatosenzorickej kôry v ľavej hemisfére potkana. A. Lokalizácia mikrolézií vo vzťahu k CO tmavému barelovému poľu na tangenciálnom reze. Zaujímavé sú dve mikrolézie prezentujúce reprezentáciu vibrisov, ktoré sú umiestnené široko od seba laterálne ku S1 barelovému poľu. Mierka = 1mm (Rempel, 2003)

Laterálne k S2 reprezentácií tváre sa nachádza rostrokaudálna reprezentácia trupu, predných a zadných končatín. Neuróny v rostrálnej časti reprezentácie prednej končatiny reagovali na stimuláciu distálnych častí končatiny, najmä prstov. Neuróny v reprezentácií predných končatín S2 majú väčšie recepčné pole ako v obdobnej reprezentácii v S1. Kaudálnejšie oblasti odpovedajú reprezentácií proximálnej prednej končatiny, vrátane oblasti predlaktia, paže a ramena. Reprezentácia zadnej končatiny v laterálnej kôre je zreteľne menšia ako reprezentácia prednej končatiny a je umiestnená kaudálne k reprezentácií zadnej končatiny v S2 a rostrálne k oblasti reagujúcej na zvukové podnety. Oblasť v tvare polmesiaca mediálne a laterálne k reprezentácií prednej končatiny obsahuje neuróny reagujúce na podnety z trupu. Reprezentácia krku a hornej časti trupu je umiestnená mediálne, zatiaľ čo chvost a dolná časť trupu laterálne (Rempel, 2003).



Obr.19 Schéma somatotopickej organizácie u laboratórneho potkana. parietálna ventrálna oblasť – PL, parietálna mediálna oblasť – PM, primárna motorická kôra – M1 (Remple, 2003).

Sluchová kôra

U laboratórneho potkana boli odhalené tri temporálne CO pozitívne oblasti (Te1, Te2 a Te3). Zvuková potkana kôra je rozdelená na centrálnu jadro (Te1) a oblasť obklopujúcu jadro dorzálne, kaudálne a ventrálne, ktorá zahŕňa sekundárne zvukové oblasti Te2 a Te3 (Herbert a kol., 1991). Prvá oblasť Te1 sa skladá zo šiestich vrstiev. Najzaujímavejšie je vrstva V, ktorá zaberá takmer 26% hrúbky kortexu a jej bunky sú súčasťou projekcie do talamického, subthalamického jadra a kontralaterálneho kortexu cez corpus callosum (Moriizumi a Hattori, 1991; Hefti a Smith, 2000).

Sluchová kôra je recipročne spojená s mediálnym genikulárnym jadrom (MGN), aj keď u podkana táto reciprokosť nie je absolútna. Te1 je topograficky spojená s ventrálnou oblasťou MGN. Taktiež ale prijíma slabú projekciu z kaudálnych častí dorzálnej a mediálnej oblasti MGN. Kaudálne položená oblasť Te2 je spojená s dorzálnou a mediálnou oblasťou MGN a ventrolaterálne položená oblasť Te3 je spojená s mediálnou oblasťou MGN. Tieto talamokortikálne vlákna končia vo vrstvách III, IV a na hranici vrstiev IV a V (Kimura a kol., 2003). Oblasť Te1 projikuje do sekundárnych oblastí Te2 a Te3. Zvuková kôra taktiež projikuje do nezvukových oblastí ako napríklad gyrus cinguli a perirhinálneho kortexu. Oblasti Te2 a Te3 taktiež projikujú do amygdaly (Shi a Cassell, 1997). U potkana je oblasť Te1

tonotopicky usporiadaná, reprezentácia vysokých frekvencií je umiestnená rostrálne, zatiaľ čo reprezentácia nízkych frekvencií kaudálne.

Zraková kôra

Potkan je nočný hlodavec, ktorý má sofistikovaný a efektívny funkčný zrakový systém. Keďže potkan je modelový organizmus, jeho zrakový systém je detailne preskúmaný. Kvôli veľkému množstvu dát k tejto tematike sa ním v mojej práci budem zaoberať len okrajovo.

U potkana všetky gangliové bunky projikujú do SC. Väčšina zrakových axónov vzniká prenatálne, ale neskôr vzniknuté axóny stále rastú do SC, aj niekoľko dní po narodení. Na priereze SC je rozoznateľných šesť vrstiev. Druhá a tretia vrstva sú inervované retinálnymi axónmi, takže spracúvajú zrakové informácie. Bunky z týchto vrstiev taktiež projikujú do IV. vrstvy a hlbších vrstiev. Hlbšie vrstvy prijímajú tiež informácie z iných zmyslových systémov (sluchového a somatosenzorického). Toto usporiadanie je jednotné pre všetky cicavce (Dallimore a kol., 2002).

Zraková kôra potkana zahŕňa sedem oblastí v okcipitálnej kôre. Najväčšia z týchto oblastí, primárna zraková kôra V1 zahŕňa 17. Brodmannovu oblasť. V1 predstavuje jednu časť typicky granulárneho kortexu s prominentnou IV.vrstvou (Peters a kol., 1985).

3. Záver

Organizácia senzorickej kôry sa u jednotlivých modelových druhov líši, odráža ich prispôsobenie na okolité podmienky prostredia. Mikroftalmia sa v priebehu evolúcie vyvinula u nepríbuzných druhov niekoľkokrát nezávisle na sebe. Najväčšia redukcia zrakového systému bola zaznamenaná u podzemných cicavcov, medzi ktoré sa spomínajú druhy patria krt východoamerický (*Scalopus aquaticus*), krt hviezdonosý (*Condylura cristata*), rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*) a slepec egyptský (*Spalax ehrenbergi*). Tieto druhy sa pohybujú podzemnými chodbami, pri orientácii im pomáhajú hlavne hmatové vodítka. V ich senzorickej kôre zaberá najväčšiu oblasť somatosenzorická kôra, ktorá spracováva hmatové podnety. U krta východoamerického nebola identifikovaná zraková ani sluchová kôra. Krt hviezdonosý má zrakovú a sluchovú kôru výrazne redukovanú. U rypoša lysého je zaujímavé zachovanie malých očí s rysmi podobnými vidiacim cicavcom a schopnosť obrazotvorného videnia. Zreteľná je redukcia colliculus superior, hlbšie vrstvy prijímajú predovšetkým somatosenzorické podnety. Slepec egyptský predstavuje kontroverzný druh. Niektorí autori tvrdia (Dorona a Wolberg, 1994), že uňho došlo k redukcii zrakového systému, s ktorou je spojená expanzia systému sluchového. Cooper a kol. (2003) však anatomicky demonštroval genikulo-striátnu dráhu.

K mikroftalmickým druhom patria aj terestrické hmyzožravce, akými sú napríklad druhy z radu piskorovitých (*Soricidae*). Tieto druhy sa orientujú hlavne pomocou čuchu a sluchu, úkryty si vyhľadávajú v podzemí. Ich senzorickej kôre má normálne usporiadanie, najväčšiu oblasť zaberá kôra somatosenzorická, menšie oblasti primárna zraková V1 a sluchová A1 kôra. Špecifické adaptácie na úroveň primárnej senzorickej kôry u nich nenájdeme. Je zaujímavé, že napriek výraznej redukcii veľkosti oka (≤ 1 mm) u nich nedošlo k výraznej redukcii primárnej zrakovkej kôry.

Zástupci radu *Chiroptera* patria medzi nočné živočíchy. Odlišný spôsob života (jediní lietajúci cicavci) sa odráža aj na topografii ich somatosenzorickej kôry. Somatosenzorická reprezentácia je otočená voči ostatným senzorickej reprezentáciám. Do radu *Chiroptera* patria makroftalmické aj mikroftalmické druhy. Mikroftalmické netopiere sa orientujú hlavne echolokáciou, čo sa prejavilo na zväčšení sluchovej kôry a redukcii kôry zrakovkej.

Na záver mojej práce som zaradila makroftalmický druh, laboratórneho potkana u ktorého zraková kôra, v porovnaní s mikroftalmickými druhmi, zaberá omnoho väčšiu časť kôry a je sofistikovanejšia.

Zraková kôra mikroftalmických netopierov, ako aj ostatných spomínaných druhov však nie je dostatočne preštudovaná. Preto bude cieľom mojej diplomovej práce vymapovanie zrakového systému rypošov čeľade Bathyergidae a zistenie mechanizmu kros modálnej kompenzácie. Jedna

z možností je, že došlo k redukcii zrakovej kôry a následnej expanzii sluchovej/somatosenzorickej, alebo došlo k prevzatiu zrakovej kôry (teda existujúceho neuronálneho) sluchým/somatosenzorickým systémom.

4. Literatúra

Bronchti, G., Heil, P., Scheich, H. & Wollberg, Z. (1989): Auditory pathway and auditory activation of primary visual targets in the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*): I. A 2-deoxyglucose study of subcortical centers. *J.Comp. Neurol.* 284:253±274.

Bronchti, G., Rado, R., Terkel, J. & Wollberg, Z. (1991): Retinal projections in the blind mole rat: WGA-HRP tracing study of a natural degeneration. *Dev. Brain Res.* 58:159±170.

Bronchti G., Heil P., Sadka R., Hess A., Scheich H., Wollberg Z. (2002): Auditory activation of 'visual' cortical areas in the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*), *Eur. J. Neurosci.* 16:311–329.

Butler A.B., Hodos W. (2005): *Comparative vertebrate neuroanatomy, evolution and adaptation.* John Wiley & Sons. 715.

Calford M. B., Graydon M. L., Huerta M. F., Kaas J. H., and Pettigrew J. D. (1984): A variant of the mammalian somatotopic map in a bat. *Nature.* 313, 477–479.

Catania, K.C. (1995a): A comparison of the Eimer's organs of three north American moles: The hairy-tailed mole (*Parascalops breweri*), the star-nosed mole (*Condylura cristata*) and the eastern mole (*Scalopus aquaticus*). *J. Comp. Neurol.* 354:150–160.

Catania K.C., Kaas J.H. (1995b): The organization of the somatosensory cortex of the star-nosed mole. *J. Comp. Neurol.* 351: 549-567 .

Catania, K.C. (1996): Ultrastructure of the Eimer's organs of the star-nosed mole. *J. Comp. Neurol.* 365:343–354.

Catania, K.C., and Kaas, J.H. (1997a): Organization of somatosensory cortex and distribution of corticospinal neurons in the eastern mole (*Scalopus aquaticus*). *J.Comp. Neurol.* 378:337–353.

Catania, K.C., and Kaas, J.H. (1997b): Somatosensory fovea in the starnosed mole: Behavioral use of the star in relation to innervation patterns and cortical representation. *J.Comp. Neurol.* 387, 215–233.

Catania K.C., Lyon C.D., Mock O.B., Kaas J.H. (1999): Cortical organization in Shrews: Evidence from five species. *J.Comp. Neurol.*410, 55-72

Catania K.C., Remple M.S.(2002): Somatosensory cortex dominated by the representation of teeth in the naked mole-rat brain, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 99:5692–5697.

Catania K.C., Remple F.E. (2004): Tactile foveation in the star-nosed mole. *Brain. Behav. Evol.*, 63:1-12.

Cernuda-Cernuda R., DeGrip W.J., Cooper H.M., Nevo E., Garcia-Fernandez J.M. (2002) :The retina of *Spalax ehrenbergi*: novel histologic features supportive of a modified photosensory role. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 43: 2374–2383.

- Cernuda-Cernuda R., García-Fernández J.M., Gordijn M.C.M., Bovee-Geurts P.H.M., DeGrip W.J.(2003)** : The eye of the African mole-rat *Cryptomys anelli*: to see or not to see? *Eur. J. Neurosci.* 17 709–720.
- Cooper, H.M., Herbin, M. & Nevo, E. (1993)**: Visual system of a naturally microphthalmic mammal: The blind mole rat, *Spalax ehrenbergi*. *J. Comp. Neurol.*, 328, 313±350.
- Covey E., Hall W.C., Kobler J.B. (1987)**: Subcortical connections of the superior colliculus in the mustache bat, *Pteronotus parnellii*. *J Comp. Neurol.* 263:179–197 . ex: **Radtke-Schuller S., Schuller G., O’Neill W.E. (2004)**: Thalamic projections to the auditory cortex in the rufous horseshoe bat (*Rhinolophus rouxi*). *Anat.Embryol.* 209:77–91.
- Crish S.D., Rice F.L., Park T.J., Comer C.M. (2003a)**:. Somatosensory organization and behavior in naked mole-rats. I. Vibrissa-like body hairs comprise a sensory array that mediates orientation to tactile stimuli. *Brain Behav Evol.* 62:141–151.
- Crish S.D., Comer C.M., Marasco P.D., Catania K.C. (2003b)**:. Somatosensation in the Superior Colliculus of the Star-Nosed Mole. *J. Comp. Neurol.* 464:415–425.
- Crish S.D., Dengler-Crish C.M., Catania K.C. 2006**: Central visual system of the naked mole-rat (*Heterocephalus glaber*), *Anat. Rec.A.* 288:205–212.
- Dallimore E.J., Cui Q., Beazley L.D., Harvey A.R. (2002)**: Postnatal innervation of the rat superior colliculus by axons of late-born retinal ganglion cells. *Eur. J. Neurosci.* 16: 1295-1304.
- Doron, N. & Wollberg, Z. (1994)**: Cross-modal neuroplasticity in the blind mole rat *Spalax ehrenbergi*: a WGA-HRP tracing study. *Neuroreport.* 5:2697±2701.
- Fabri M., Burton H. (1991)**: Ipsilateral cortical connections of primary somatic sensory cortex in rats. *J.Comp.Neurol.* 311:405–424.
- Hefty B.J a Smith P.J. (2000)**: Anatomy, physiology, and synaptic responses of rat layer V auditory cortical cells and effects of intracellular GABA(A) blockade. *J. Neuro.* 83: 2626-2638 .
- Heil P., Bronchti G., Wollberg Z. & Scheich H. (1991)**: Invasion of the visual cortex by the auditory system in the naturally blind mole rat. *Neuroreport.* 2:735±738.
- Henry E.C., Remple M.S., O’Riain M.J., Catania K.C. (2006)**: Organization of somatosensory cortical areas in the naked mole-rat (*Heterocephalus glaber*). *J. Comp. Neurol.* 495:434-452.
- Herbert H., Aschoff A., Ostwald J. (1991)**: Topography of projections from the auditory-cortex to the inferior colliculus in the rat. *J.Comp.Neurol.* 304: 103-122
- Hoffmann S., Firzlaff U., Radtke-Schuller S.,Britta Schwellnus, Schuller G. (2008)**: The auditory cortex of the bat *Phyllostomus discolor*: Localization and organization of basic response properties. *BMC Neuroscience.* 9:65
- Huber G.C., Crosby E.C. (1943)**: A comparison of mammalian and reptilian tecta. *J. Comp. Neurol.* 78:133-169. ex: **Paxinos G. (2004)**: *The rat nervous system*. Elsevier Academic Press. San Diego. 1309.

- Jeffrey J. a Wenstrup J.J. (1999):** Frequency organization and responses to complex sounds in the medial geniculate body of the mustached bat. *J. Neurophysiol.* 82: 2528–2544
- Kimura A., Donishi T., Sakoda T., Hazama M., Tamai Y. (2003):** Auditory thalamic nuclei projections to the temporal cortex in the rat. *Neuroscience.* 117: 1003-1016.
- Krubitzer, L. A. (1995):** The organization of neocortex in mammals – are species differences really so different. *Trends. Neurosci.* 18, 408–417.
- Kunz T.H., Fenton M.B. (2006):** *Bat ecology.* The University of Chicago Press.USA. 798.
- Leroy S.A. AND Wenstrup J.J. (2000):** Spectral Integration in the Inferior Colliculus of the Mustached Bat. *J. Neurosci.* 20(22):8533–8541
- Mann M.D., Rehkämper G., Reinke H., Frahm H.D., Necker R. & Nevo E. (1997):** Size of somatosensory cortex and of somatosensory thalamic nuclei of the naturally blind mole rat, *Spalax ehrenbergi.* *J. Hirnforsch.* 38: 47±59.
- Moriizumi T. a Hattori T. (1991):** Pyramidal cells in rat temporoauditory cortex project to both striatum and inferior colliculus. *Brain research bull.* 27: 141-144 .
- Necker R., Rehkämper G., Nevo E. (1992):** Electrophysiological mapping of body representation in the cortex of the blind mole rat. *Neuro.Report.* 3: 505–508.
- Němec P., Altmann J., Marhold S., Burda H., Oelschläger H.H.A.(2001):** Neuroanatomy of magnetoreception: the superior colliculus involved in magnetic orientation in a mammal, *Science* 294: 366–368.
- Němec P., Cveková P., Benada O., Wielkopolska E., Turlejski K., Burda H., Bennett N.C, Peichl L. 2008:** The visual system in subterranean African mole-rats (Rodentia, Bathyergidae): Retina, subcortical visual nuclei and primary visual cortex. *Brain Research Bulletin* 75: **356–364**
- Nikitina N.V., Maughan-Brown B., O’Riain M.J., S.H. Kidson S.H. (2004):** Postnatal development of the eye in the naked mole rat (*Heterocephalus glaber*), *Anat. Rec.* 277: 317–337.
- Nowak R.M. (1999):** *Walker's mammals of the world.* The Johns Hopkins University Press. USA. 1936.
- Peters A., Kara D.A., Harriman K.M. (1985):** The neuronal composition of area-17 of rat visual – cortex. 3. numerical considerations. *J. Comp. Neurol.* 238: 263-274.
- Radtke-Schuller S., Schuller G., O’Neill W.E. (2004):** Thalamic projections to the auditory cortex in the rufous horseshoe bat (*Rhinolophus rouxi*). *Anat.Embryol.* 209:77–91
- Rauschecker, J. P. (1995):** Compensatory plasticity and sensory substitution in the cerebral-cortex. *Trends. Neurosci.* 18, 36–43.
- Rehkämper G., Necker R. & Nevo E. (1994):** Functional anatomy of the thalamus in the blind mole rat *Spalax ehrenbergi*: An architectonic and electrophysiologically controlled tracing study. *J. Comp. Neurol.* 347: 570± 584.

- Remple M. S.(2003):** Organization of Somatosensory Cortex in the Laboratory Rat (*Rattus norvegicus*): Evidence for two lateral areas joined at the representation of the teeth. *J Comp Neurol*, 467:105–118
- Rosa, M. G. P., Krubitzer, L. A. (1999):** The evolution of visual cortex: where is V2? *Trends. Neurosci.* 22, 242–248.
- Rosa, M. G., Krubitzer, L. A., Molnar, Z., and Nelson, J. E. (1999):** Organization of visual cortex in the northern quoll, *Dasyurus hallucatus*: Evidence for a homologue of the second visual area in marsupials. *Eur. J. Neurosci.* 11(3), 907–915.
- Sherman, P. W., Jarvis, J. U. M. & Braude S. H. (1992):** Naked mole rats. *Sci. Am.* 267, 42–48. *ex:* **Crish S.D., Rice F.L., Park T.J., Comer C.M. (2003a):**. Somatosensory organization and behavior in naked mole-rats. I. Vibrissa-like body hairs comprise a sensory array that mediates orientation to tactile stimuli. *Brain Behav Evol.* 62:141–151.
- Shi C.J., Cassell M.D. (1997):** Cortical, thalamic, and amygdaloid projections of rat temporal cortex. *J. Comp. Neurol.* 382: 153-175.
- Suga N. (1989):** Principles of auditory information-processing derived from neuroethology. *J. Exp. Biol.* 146:277–286.
- Zook, J. M. and Fowler, B. C. (1986):** A specialized mechanoreceptor array of the bat wing. *Myotis* 23, 31–36. *ex:* **Kaas J.H. (2007):** Evolution of Nervous Systems: Theories, development, invertebrates. Academic Press, an imprint of Elsevier. 2300
- Wise L. Z., Pettigrew J. D., and Calford M. B. (1986):** Somatosensory cortical representation in the Australian ghost bat, *Macroderma gigas*. *J. Comp. Neurol.* 248, 257–262. *ex:* **Kaas J.H. (2007):** Evolution of Nervous Systems: Theories, development, invertebrates. Academic Press, an imprint of Elsevier. 2300
- Woolsey, T. A., Welker, C. & Schwartz, R. H. (1975):** Comparative anatomical studies of sml face cotrex with special reference to occurrence of barrels in layer-4. *J. Comp. Neurol.* 164, 79–94.