

УДК 591.473

РЕГУЛЯЦИИ МОРФОГЕНЕЗА МУСКУЛАТУРЫ ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА КРЫС ПОД ВЛИЯНИЕМ КОНСИСТЕНЦИИ ПИЩИ

Н.А. Курносова¹, О.Е. Беззубенкова², Е.П. Дрождина¹, Н.А. Цыганова¹

¹Ульяновский государственный университет,

²Ульяновский государственный педагогический университет им. И.Н. Ульянова

Изучены гистохимические типы мышечных волокон и АХЭ-позитивные зоны нейромышечных синапсов поверхностной жевательной и двубрюшной мышц в условиях продолжительного питания диспергированной пищей с последующим переводом животных на естественный для грызунов корм. Установлено, что консистенция пищи является важным фактором морфогенеза челюстной мускулатуры. Длительное питание диспергированной пищей обуславливает в раннем постнатальном онтогенезе гипотрофию мышц челюстного аппарата, замедляет дифференцировку мышечных волокон и нейромышечных синапсов, снижает уровень иннервированности и ограничивает возможности адаптивных преобразований эфферентного иннервационного аппарата двубрюшной мышцы у животных зрелого возраста.

Ключевые слова: АХЭ-позитивные зоны, нейромышечные синапсы, мышцы челюстного аппарата, типы мышечных волокон, консистенция пищи.

Введение. Жевательная нагрузка как многогранный механический фактор способствует формированию и адаптивной перестройке структурных элементов жевательной системы – комплекса взаимодействующих органов и тканей полости рта и челюстно-лицевой области, совместно обеспечивающих выполнение важнейшей функции жизнеобеспечения – жевания [4]. Неуклонно изменяющийся характер питания современного человека, обусловленный увеличивающимся потреблением мелкоизмельченных и пастообразных продуктов и сопровождающийся резким снижением интенсивности жевательной нагрузки, является одной из причин развития как первичных патологических изменений пародонта [7] и одонтогенных воспалительных процессов [4], так и структурно-функциональных изменений всех органов ротовой полости и, прежде всего, отклонений в морфогенезе тканевой организации челюстных мышц, их васкуляризации [2], форме и структуре черепа в целом [20, 23].

Структурно-функциональные и биохимические особенности мышечных волокон во многом определяют дифференцировку двигательных нервных окончаний [15]. Перифери-

ческий нервно-мышечный аппарат благодаря широким компенсаторным возможностям и высокой относительной скорости структурных перестроек всех его звеньев обладает высокой приспособляемостью к изменяющимся условиям функционирования [10, 13]. При этом взаимосвязанные с функциональными преобразованиями мышечных волокон изменения нейромышечных синапсов происходят как в онтогенезе, так и при ограничении или увеличении нагрузки на мышцу, отражая особый уровень нейротканевых отношений. Однако практически отсутствуют литературные данные об изменении гистологической структуры мышц челюстного аппарата и реакции их нервно-мышечных соединений в условиях длительного питания диспергированной пищей.

Цель исследования. Изучение морфогенеза гистологической структуры и двигательных нервных окончаний мышц-антагонистов челюстного аппарата – поверхностной жевательной и двубрюшной.

Материалы и методы. Материалом исследований послужили 110 самцов белых неинбредных крыс. На 21-е сут постнатального развития животных произвольно распределя-

ли на две группы – контрольную и опытную. Животных контрольной группы содержали в обычных условиях вивария на естественном для грызунов корме (зерно, овощи), для животных опытной группы аналогичную пищу подвергали механической обработке до мягкой пастообразной консистенции. С целью выявления адаптационных возможностей челюстной мускулатуры и ее иннервационного аппарата на 120-е сут животных опытной группы переводили на питание кормом, применявшимся для контрольных животных. Мышцы челюстного аппарата взяты у животных в ранний молочный (3-и сут), средний молочный (15-е сут), поздний молочный (21-е сут), препубертатный (45-е и 60-е сут), пубертатный (120-е сут) и репродуктивный (180-е сут) периоды постнатального онтогенеза [6]. Эксперимент проводили в соответствии с правилами гуманного обращения с животными, которые регламентированы «Правилами проведения работ и использования экспериментальных животных», утвержденными Приказом МЗ СССР № 755 от 12 августа 1977 г., а также положениями Хельсинской декларации Всемирной медицинской ассоциации от 1964 г., дополненной в 1975, 1983 и 1989 гг.

Непосредственным объектом исследования избраны мышцы-антагонисты: аддуктор (поверхностная жевательная мышца – *m. masseter superficialis*) и абдуктор нижней челюсти (двубрюшная мышца – *m. digastricus*).

Определение гистологического типа мышц осуществляли по методике И. Джорджа и А. Бергера [21]. Срезы окрашивали по методу М. Нахласа и соавт. [9] с целью выявления активности сукцинатдегидрогеназы (СДГ – КФ 1.3.99.1.) и заключали в глицерин-желатин. Гистопрепараты изучали с помощью микроскопа «Биолам-И». На основе определения гистохимической активности СДГ оценивалось состояние энергетического пути метаболизма, связанного с циклом Кребса [3, 5]. Подсчет количества мышечных волокон красного (R), белого (W) и промежуточного (I) типов проводили на основе визуального учета на 0,09 мм² среза в 15–50 произвольно выбранных участках мышцы. По соотношению волокон красного, промежуточ-

ного или белого типов могут быть выделены восемь типов гистологической структуры скелетных мышц, объединяемых в три группы: красные смешанные (RIW, RWI, IRW), белые смешанные (WRI, WIR, IWR) и красные несмешанные (RI, IR).

Среднюю скорость изменения относительного количества мышечных волокон рассчитывали по формуле $V_{cp.1} = (N_2 - N_1) / T$, где N_1 – относительное количество мышечных волокон в начальный период времени, N_2 – относительное количество мышечных волокон в конечный период времени, T – период времени (сут). Определение минимального и максимального диаметров мышечных волокон осуществляли с помощью линейной шкалы окуляра и объект-микрометра. Относительные диаметры мышечных волокон рассчитывали по формуле $D_{отн.} = (D_{max} + D_{min}) / 2$.

Для изучения активности ацетилхолинэстеразы (АХЭ) в области нервно-мышечного синапса (НМС) использовали гисто-энзимохимическую методику выявления данного фермента тиюксусной кислотой в модификации Г.М. Николаева и В.В. Шилкина [8]. При качественной характеристике АХЭ-позитивных зон оценивали выраженность и топографию конечного продукта реакции. Количественный анализ проводили на стандартной площади среза (87 тыс. мкм²) с помощью компьютерной программы специальной морфометрии биологических структур «Мекос-Ц1». При этом определяли: общее количество выявляемых АХЭ-позитивных зон; долю простых и сложных АХЭ-позитивных зон; количество и диаметр мышечных волокон; среднюю площадь, периметр и диаметр сечения области нейромышечных синапсов для различных конструкций АХЭ-позитивных зон; форм-фактор площади сечения нейромышечных синапсов, позволяющий оценивать форму выявляемых сечений как веретенообразную (значение показателя $\leq 0,45$), овоидную (0,46–0,64) или округлую ($\geq 0,65$).

Полученные морфометрические данные подвергали статистической обработке с помощью пакетов прикладных компьютерных программ SPSS 13.0 for Windows и Statistica 6.0 (StatSoft Inc., USA).

Результаты и обсуждение. Литературные данные о волоконном составе поверхностной жевательной мышцы белых крыс немногочисленны и противоречивы [17, 28]. По данным наших исследований, в течение всех изученных возрастных периодов поверхностная жевательная мышца как контрольных, так и опытных животных характеризуется преобладанием промежуточных волокон, что указывает на их определяющую роль в функции мускула (табл. 1). Мышцы, поднимающие нижнюю челюсть, не только производят смыкание челюстей, но и образуют эластический подвешивающий аппарат нижней челюсти. Вследствие этого умеренно быстрые и устойчивые к утомлению сокращения, которые свойственны промежуточным волокнам, обеспечивают поверхностной жевательной мышце возможность выполнения преимущественно статодинамической работы в многообразии функций челюстного аппарата в целом.

В 15-суточном возрасте гистологическая структура поверхностной жевательной мышцы характеризуется максимальным содержанием промежуточных волокон, очень низким содержанием красных волокон и минимальным количеством волокон белого типа, что определяет красный смешанный тип гистоло-

гической структуры (IRW) (табл. 1). Вследствие этого преобладающим типом обмена веществ в поверхностной жевательной мышце этого периода является окислительный метаболизм.

С 15-х по 120-е сут постнатального онтогенеза у животных опытной и контрольной групп отмечается сходная тенденция преобразования гистологической структуры мускула: достоверно снижается ($p < 0,05$) относительное содержание промежуточных волокон, и увеличивается таковое волокон красного и белого типов ($p < 0,05$) (табл. 1), вследствие чего к 120-м сут постнатального онтогенеза поверхностная жевательная мышца контрольных животных характеризуется максимальным содержанием промежуточных волокон, средним относительным содержанием волокон белого типа и минимальным содержанием красных волокон, что определяет гистологическую структуру белого смешанного типа (IWR) (табл. 1) и свидетельствует о преобладании гликолитического типа обмена веществ в данном мускуле. Полученные нами данные не позволяют согласиться с мнением М. Norton и соавт. [19], не обнаруживших в процессе постнатального развития изменения соотношения типов мышечных волокон в жевательной мышце крыс.

Таблица 1

Относительное содержание мышечных волокон различных типов в мышцах крыс при пониженной функциональной нагрузке, %

Тип волокон Сутки	R		I		W	
	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
Поверхностная жевательная мышца						
15	5,03±0,37		94,82±0,35		0,16±0,02	
45	14,70±1,01 ^x	12,10±0,39 ^{x+}	77,50±1,15 ^x	83,80±1,42 ^{x+}	7,80±3,04	4,10±0,69 ^x
120	12,40±1,55	12,90±1,35	69,20±2,64 ^x	72,40±2,18 ⁺	18,40±2,38 ^x	14,60±1,94 ⁺
Двубрюшная мышца						
15	40,56±0,68		55,76±0,40		3,68±0,31	
45	45,05±1,14	43,42±1,40	45,82±2,63	49,97±1,86 ^x	9,13±1,81 ^x	4,44±1,58 ⁺
120	46,18±1,14	45,32±0,72 ^x	32,76±1,28	37,64±1,98 ⁺	21,06±0,59 ^x	17,04±1,36 ⁺

Примечание. ^x – достоверные отличия от предыдущего значения; ⁺ – достоверные отличия от контроля ($p < 0,05$).

Переход животных от молочного типа питания, обеспечиваемого сосательными движениями, к самостоятельному типу кормом взрослых животных (21-е сут) вовлекает челюстной аппарат в разнообразные движения по захвату и измельчению пищи и обуславливает потребность в более разнообразных и мощных мышечных сокращениях для

разгрызания твердых объектов. Вследствие этого максимальная средняя скорость изменения относительного количества мышечных волокон красного, промежуточного и белого типов в поверхностной жевательной мышце у животных контрольной группы отмечается в период с 15-х по 45-е сут постнатального онтогенеза (табл. 2).

Таблица 2

**Средняя скорость изменения относительного содержания мышечных волокон
в поверхностной жевательной мышце крыс
при пониженной функциональной нагрузке, %/сут**

Период, сут \ Тип волокон	R (красные)		I (промежуточные)		W (белые)	
	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
15–45	0,322	0,236	0,577	0,367	0,255	0,131
45–120	0,032	0,011	0,111	0,152	0,141	0,140

Однако вследствие питания диспергированной пищей, изменяющей функциональную нагруженность мышц челюстного аппарата, величина данного показателя у опытных животных в этот период значительно ниже соответствующих значений контрольных животных, что свидетельствует о замедлении трансформации мышечных волокон промежуточного типа в более дифференцированные красные и белые миосимпласты.

С 45-х по 120-е сут онтогенеза у животных обеих групп наблюдается замедление темпов гистологической перестройки мышцы. В этот период времени средняя скорость изменения относительного количества красных, промежуточных и белых волокон меньше данного показателя в предшествующий период соответственно в 10,1, 5,2 и 1,8 раза у контрольных животных и в 21,6, 2,4 и 0,9 раза у опытных животных.

Вследствие описанных выше трансформаций гистологической структуры поверхностной жевательной мышцы относительное содержание белых волокон у опытных животных в возрасте 120 сут достоверно ниже, а промежуточных волокон – достоверно выше ($p < 0,05$), чем у контрольных животных. Различия в относительном содержании красных волокон между опытными и контрольными

животными выходят за рамки достоверных величин ($p \geq 0,05$).

Таким образом, поверхностная жевательная мышца характеризуется преобладанием статического компонента функции, обеспечиваемого преимущественно промежуточными волокнами, которые остаются доминирующим типом, как у контрольных, так и у опытных животных. Мы полагаем, что отсутствие потребности в мощных сокращениях, необходимых для измельчения грубых объектов пищи, при питании диспергированным кормом обусловило в поверхностной жевательной мышце увеличение доли промежуточных волокон у опытных животных.

Двубрюшная мышца, являющаяся абдуктором и при сокращении опускающая нижнюю челюсть, в возрасте 15 сут характеризуется максимальным содержанием промежуточных волокон, умеренным количеством волокон красного типа и крайне низким содержанием белых волокон, что определяет красный смешанный (IRW) тип гистологической структуры (табл. 1).

В течение исследованного периода постнатального онтогенеза (с 15-х по 120-е сут) в двубрюшной мышце как у контрольных, так и у опытных животных нами отмечено достоверное увеличение ($p < 0,05$) относительного

содержания красных волокон, уменьшение относительного содержания промежуточных волокон и увеличение удельного количества волокон белого типа (табл. 1).

Нами установлена отчетливая слоистая структура переднего брюшка двубрюшной мышцы: белые волокна расположены преимущественно по периферии, а красные и промежуточные – в его центральной части, что в целом соответствует схеме распределения мышечных волокон, приведенной А. Maier [24], и противоречит данным В.А. Соловьева [14], не обнаружившего послойных различий волоконного состава в обоих брюшках мышцы.

На 120-й день постнатального онтогенеза в двубрюшной мышце как у опытных, так и у контрольных животных отмечается максимальное относительное содержание красных волокон, среднее по величине удельное содержание промежуточных волокон и минимальное количество волокон белого типа. Однако при пониженной функциональной нагрузке возрастная динамика относительного содержания мышечных волокон в двубрюшной мышце отличается от таковой контрольных животных (табл. 1).

Вследствие этого к 120-м сут постнатального онтогенеза животные опытной группы характеризуются достоверно меньшим ($p < 0,05$), по сравнению с контрольными животными, относительным содержанием белых волокон и достоверно большим количеством промежуточных волокон ($p < 0,05$).

Усиление проприоцептивной импульсации, исходящей от челюстных мышц в связи с переходом от молочного типа питания к питанию естественным для грызунов кормом, обеспечивает в качестве обратной связи существенное ускорение дифференцировки двубрюшной мышцы в период с 15-х по 45-е сут онтогенеза: животные контрольной группы в этот период характеризуются максимальной средней скоростью изменения относительного содержания мышечных волокон. При этом усиление в двубрюшной мышце морфогенетических процессов находит выражение в более интенсивной дифференцировке к 45-м сут постнатального онтогенеза промежуточных волокон в волокна крас-

ного типа, отличающиеся преобладанием окислительного метаболизма за счет окисления жиров, требующих большего кислородного снабжения тканей.

При изменении функциональной нагрузки на мускулатуру челюстного аппарата в связи с потреблением диспергированной пищи средняя скорость изменения относительного количества мышечных волокон красного, промежуточного и белого типов в период с 15-х по 45-е сут у животных опытной группы значительно меньше, чем у контрольных животных, соответственно в 1,3, 1,7 и 7,3 раза. В период с 45-х по 120-е сут постнатального онтогенеза средняя скорость изменения относительного количества мышечных волокон всех типов у опытных и контрольных животных характеризуется меньшими различиями.

В течение постнатального онтогенеза в обеих исследованных мышцах у животных опытной и контрольной групп отмечается увеличение диаметров мышечных волокон красного, промежуточного и белого типов (табл. 3). С 15-х по 120-е сут максимальная скорость прироста относительных диаметров характерна для белых волокон, средняя – для промежуточных волокон и минимальная – для волокон красного типа. Вследствие этого к 120-м сут постнатального онтогенеза животные как контрольной, так и опытной групп характеризуются максимальными диаметрами белых волокон, средним значением диаметров промежуточных волокон и минимальной величиной относительных диаметров красных волокон (табл. 3).

При этом наибольшая скорость прироста относительных диаметров мышечных волокон отмечалась с 15-х по 45-е сут – в период наиболее интенсивной структурно-функциональной дифференцировки челюстной мускулатуры в целом.

Однако следует отметить, что двубрюшная мышца в отличие от поверхностной жевательной характеризуется значительно меньшей толщиной мышечных волокон всех типов (табл. 3). При этом поверхностная жевательная мышца сохраняет достоверно более высокие показатели роста мышечной ткани на протяжении всего изучаемого пе-

риода постнатального онтогенеза, чем двубрюшная мышца.

Морфофункциональные преобразования мышечных волокон непосредственно взаимосвязаны с гистохимическими и структурными изменениями нейромышечных синапсов [16, 27]. Особенности гистотопографии АХЭ-позитивных зон НМС в мышцах челюстного аппарата начинают формироваться в начальный период постнатального онтогенеза (3–21 сут).

Выявляемая гистохимическим методом область активности АХЭ мышц челюстного аппарата в средний молочный период постнатального онтогенеза (3–15 сут) лишена

четких границ и превышает площадь НМС. Лишь к 21-м постнатальным суткам активность АХЭ в поверхностной жевательной и двубрюшной мышцах белых крыс ограничивается областью двигательного окончания. Установлено, что в поверхностной жевательной мышце АХЭ-позитивные зоны НМС у животных обеих групп расположены полями без четкой закономерности их локализации в пределах мышечного брюшка. В двубрюшной мышце АХЭ-позитивные зоны локализируются компактно в виде W-образной цепочки, обращенной основанием к проксимальному концу мышцы.

Таблица 3

Относительные диаметры мышечных волокон различных типов в мышцах крыс при пониженной функциональной нагрузке, мкм

Тип волокна Сутки	R		I		W	
	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
Поверхностная жевательная мышца						
15	17,43±0,18		20,94±0,19		20,22±0,15	
45	27,01±0,22 ^x	22,94±0,25 ^{x+}	33,36±0,25 ^x	29,11±0,35 ^{x+}	36,35±0,29 ^x	28,92±0,29 ⁺
120	33,65±0,32 ^x	32,51±0,26 ^{x+}	43,63±0,48 ^x	43,67±0,36 ^x	50,03±0,42 ^x	50,93±0,47 ^x
Двубрюшная мышца						
15	11,62±0,12		13,96±0,13		13,48±0,10	
45	15,00±0,17	14,45±0,17 ^x	20,25±0,13 ^x	19,59±0,18 ^x	22,35±0,19 ^x	19,91±0,16 ^{x+}
120	21,20±0,20 ^x	22,39±0,17 ^{x+}	27,47±0,25 ^x	27,50±0,31 ^x	34,05±0,25 ^x	36,20±0,34 ^{x+}

Примечание. ^x – достоверные отличия от предыдущего значения; ⁺ – достоверные отличия от контроля (p<0,05).

Утолщение мышечных волокон в ходе постнатального онтогенеза обуславливает, с одной стороны, расширение области локализации АХЭ-позитивных зон, а с другой – уменьшение их концентрации, что проявляется в постепенном снижении количества АХЭ-позитивных зон, приходящихся на одно мышечное волокно (p≤0,05).

С компактным расположением простых глобулярных АХЭ-позитивных зон и наличием внесинаптической активности АХЭ связано наличие конгломератов в поверхностной жевательной и двубрюшной мышцах в течение первых 15 сут постнатального онтогенеза. Однако уже у 15-суточных животных во

всех исследованных мышцах наряду с простыми АХЭ-позитивными зонами обнаруживается незначительное количество сложных АХЭ-позитивных зон, содержащих небольшую кольцевидную ферментонегативную зону. В постнатальном онтогенезе животных обеих экспериментальных групп происходит преобразование конструкций АХЭ-позитивных зон НМС: уменьшается относительное количество НМС с простой конструкцией, и увеличивается количество НМС со сложной конструкцией АХЭ-позитивных зон, которые с 60-х сут становятся преобладающими в исследуемых мускулах (рис. 1).

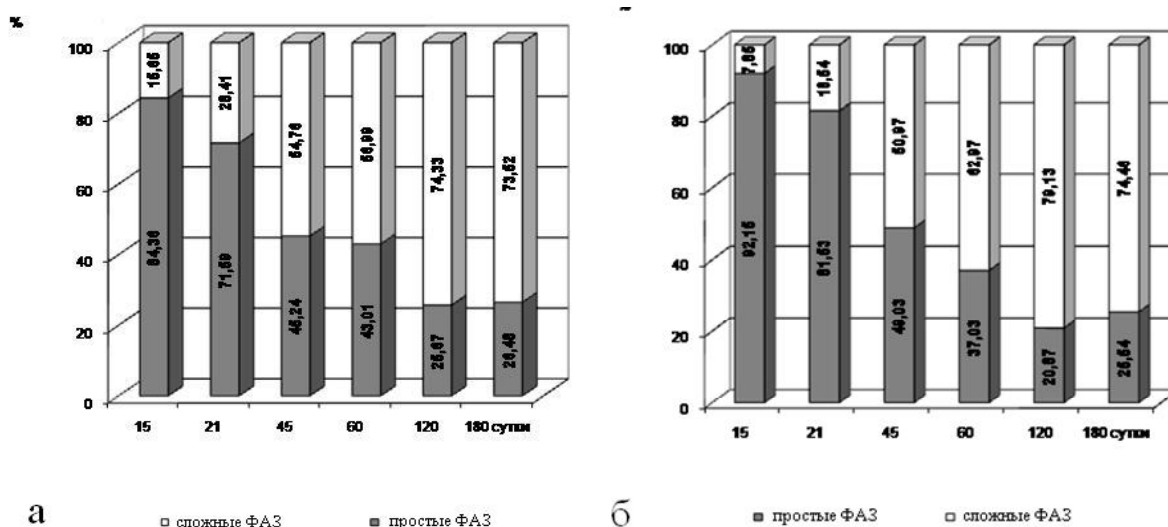


Рис. 1. Удельное содержание простых и сложных фермент-активных зон в двубрюшной (а) и поверхностной жевательной (б) мышцах белых крыс в постнатальном онтогенезе

Дифференцировка АХЭ-позитивных зон на два основных типа в мышцах челюстного аппарата соответствует по времени смене группового их положения на изолированное, что связано с утолщением мышечных волокон, исчезновением внесинаптической активности фермента, четким оконтуриванием границ АХЭ-позитивных зон, равномерным распределением и повышением активности АХЭ в зоне НМС, достигающей высокого уровня к 45-м сут.

Морфогенез поверхностной жевательной и двубрюшной мышц в период с 15-х по 45-е сут характеризуется опережающим утолщением мышечных волокон по отношению к показателю средней площади НМС со сложной конструкцией АХЭ-позитивных зон. Это обусловлено, с одной стороны, становлением и низкой интенсивностью перестройки иннервационных структур исследуемых мышц, а с другой – активной дифференцировкой мышечных волокон на гистологические типы [22, 25]. В последующий период (45–180 сут) рост площади сечения сложных АХЭ-позитивных зон происходит значительно быстрее, чем утолщение мышечных волокон поверхностной жевательной и двубрюшной мышц.

Переход животных от молочного типа питания к питанию разнообразным кормом (с 21-х сут), увеличивающий формообразующую функциональную нагрузку на челюстной аппарат [27], оказывает наиболее су-

щественное влияние на морфологические преобразования НМС исследуемых мышц в период с 45-х по 120-е сут. При этом наблюдается трансформация овоидной формы сечения АХЭ-позитивных зон в веретеновидную, усложнение трабекулярной конструкции сложных АХЭ-позитивных зон, а также увеличение площади, периметра, диаметра АХЭ-позитивных зон и повышение уровня иннервированности мышц (табл. 4) ($p \leq 0,05$), что свидетельствует о росте возможного количества выделяемой АХЭ в области НМС [18].

В ходе постнатального онтогенеза челюстных мышц различных морфофункциональных типов установлена специфика формирования их иннервационных аппаратов. Так, двубрюшная мышца характеризуется более интенсивным ростом морфометрических показателей НМС с различными конструкциями АХЭ-позитивных зон, а также более быстрым преобразованием формы НМС по сравнению с поверхностной жевательной мышцей.

К 180-м сут постнатального развития в двубрюшной мышце животных контрольной группы, характеризующейся меньшими диаметрами мышечных волокон по сравнению с таковыми поверхностной жевательной мышцы, выявляются АХЭ-позитивные зоны большей площади сечения, в то время как в поверхностной жевательной мышце формируются простые и сложные АХЭ-позитивные зоны с меньшей площадью (табл. 4).

Таблица 4

**Морфометрические и интегративные показатели АХЭ-позитивных зон НМС
поверхностной жевательной и двубрюшной мышц в норме (контроль)
и при гиподинамии (опыт)**

Возраст, сут	Группы	Площадь простых фермент-активных зон, мкм ²		Площадь сложных фермент-активных зон, мкм ²		$\Sigma S_{\text{ФАЗ}}/\Sigma \text{МВ}$, мкм ²	
		m. masseter superficialis	m. digastricus	m. masseter superficialis	m. digastricus	m. masseter superficialis	m. digastricus
15	Контроль	51,25±1,45	59,99±1,31	81,10±3,88	86,18±3,23	30,29±1,01	35,32±1,82
21	Контроль	71,44±5,00	64,53±3,09	84,21±8,04	78,16±1,91	46,85±4,36*	41,26±2,54
45	Контроль	82,96±5,89	94,27±3,00*	111,23±7,77*	134,10±1,65*	56,03±2,29	57,72±1,49*
	Опыт	88,23±2,46*	88,94±0,92*	127,99±5,31*	119,03±5,88* ⁺	64,45±2,95* ⁺	51,37±2,98*
60	Контроль	127,72±6,57*	164,20±7,17*	194,28±5,56*	252,98±2,39*	94,14±6,25*	111,32±5,88*
	Опыт	104,44±0,38* ⁺	123,4±4,11* ⁺	168,04±6,24* ⁺	184,17±6,28* ⁺	79,15±4,02* ⁺	88,90±3,60* ⁺
120	Контроль	230,01±7,99*	207,93±19,79*	305,18±5,89*	307,10±10,32*	143,24±6,36*	117,22±6,17
	Опыт	167,47±5,58* ⁺	179,06±13,84*	255,43±8,39* ⁺	265,10±4,15* ⁺	112,14±1,90* ⁺	87,02±4,24 ⁺
180	Контроль	219,89±3,28	262,95±17,61	320,55±13,94	437,93±27,28*	161,96±10,52	167,27±16,44*

Примечание. * – достоверные отличия от предыдущего значения; ⁺ – достоверные отличия от контроля (p<0,05).

Такие особенности возрастных изменений морфометрических параметров НМС обусловлены, вероятнее всего, как различным метаболическим профилем мышц, так и спецификой их функциональной активности.

Изменение функциональной активности челюстного аппарата вследствие питания диспергированной пищей обуславливает специфические изменения не только гистологической структуры исследуемых мышц, но и их иннервационного аппарата. В частности, в период с 45-х по 120-е сут у опытных животных наблюдается замедление дифференцировки АХЭ-позитивных зон НМС поверхностной жевательной и двубрюшной мышц, что проявляется в снижении относительного содержания сложных и, соответственно, увеличении количества их простых конструкций. При этом поверхностная жевательная мышца опытных животных характеризуется более высоким уровнем дифференцировки АХЭ-позитивных зон НМС, чем двубрюшная мышца (p≤0,05). Сложные АХЭ-позитивные зоны обеих исследованных мышц опытных животных отличаются в основном замкнутым

контуром и широкими «размытыми» трабекулами, ограничивающими небольшую ферментонегативную зону. Подобные преобразования описаны как ответная неспецифическая реакция НМС на внешние воздействия [16].

Функционирование мышц челюстного аппарата в условиях питания диспергированной пищей приводит к замедлению созревания системы «двигательное окончание – мышечное волокно», проявляющемуся в снижении уровня иннервированности (приходящейся на одно мышечное волокно совокупной площади АХЭ-позитивных зон) поверхностной жевательной и двубрюшной мышц в период с 45-х по 120-е сут (табл. 4). Аналогичные изменения, отмечаемые при общей и локальной гипокинезии мышц задних конечностей белой крысы [16], отражают, как правило, дефицит иннервации подвергающихся атрофии мышечных волокон.

Характер распределения АХЭ в той или иной ткани свидетельствует об особенностях функциональной деятельности ее нервных элементов и связи ее активности с ходом

биохимических процессов обмена ацетилхолина [12]. Отмеченное нами в условиях питания диспергированной пищей уменьшение значений основных морфометрических показателей АХЭ-позитивных зон различных конструкций (площади, периметра и диаметра сечения) (табл. 4) исследуемых мышц указывает на снижение секреции АХЭ, сопряженное с уменьшением выделения медиатора [11] и, соответственно, с изменением сократительных характеристик мышц в целом [19]. При этом более интенсивный рост морфологических показателей простых АХЭ-позитивных зон двубрюшной мышцы у опытных животных в пубертатный период онтогенеза (табл. 4) можно рассматривать как составляющую адаптации НМС соответствующих конструкций АХЭ-позитивных зон данной мышцы к продолжительному питанию диспергированной пищей.

Из данных сравнительного анализа форм-фактора АХЭ-позитивных зон НМС следует, что длительное питание диспергированной пищей задерживает преобразование формы АХЭ-позитивных зон в поверхностной жевательной мышце ($p \leq 0,05$). Так, на протяжении всего исследованного периода измененной функциональной активности данной мышцы (21–120 сут) значения форм-фактора НМС с простыми и сложными АХЭ-позитивными зонами сохраняют параметры овоидной конструкции. Однако функционирование двубрюшной мышцы в условиях питания диспергированной пищей обуславливает в период с 21-х по 60-е сут более быстрое преобразование овоидной формы АХЭ-позитивных зон в веретеновидную ($p \leq 0,05$).

С переводом животных опытной группы на 120-е сут после рождения с механически измельченного корма на естественный для грызунов корм того же состава происходит значительное повышение интенсивности роста и дифференцировки НМС: увеличивается площадь, периметр, диаметр АХЭ-позитивных зон различных конструкций, повышается уровень иннервированности исследуемых мышц, и уменьшаются значения форм-фактора АХЭ-позитивных зон. Тем не менее сформировавшиеся в условиях питания диспергированной пищей морфологические осо-

бенности системы «нервное окончание – мышечное волокно» в двубрюшной мышце во многом сохраняются в 2-месячный период адаптации к нормальной мышечной нагрузке. Так, двубрюшная мышца опытных животных на 180-е сут содержит более тонкие мышечные волокна и большее количество НМС с простой АХЭ-позитивной зоной по отношению к таковым контрольных животных ($p \leq 0,05$). Несомненно, что специфика адаптации иннервационного аппарата мышц определяется во многом их ролью в деятельности челюстного аппарата в целом. Переход животных с измельченного корма на естественный увеличивает функциональную нагрузку на основной аддуктор челюстного аппарата – поверхностную жевательную мышцу, которой принадлежит решающая роль в откусывании и перетирании пищи. Результатом этого является более интенсивное, чем в абдукторе, изменение ее мышечных волокон и взаимосвязанная с последней морфофункциональная перестройка НМС.

Заключение. Таким образом, постнатальный онтогенез поверхностной жевательной и двубрюшной мышц характеризуется дифференцировкой специализированных красных (с преобладанием окислительного метаболизма) и белых (с преобладанием гликолитического типа обмена веществ) мышечных волокон за счет волокон универсального промежуточного типа. Наиболее высокая интенсивность преобразования гистологической структуры исследуемых мышц отмечается в период с 15-х по 45-е сут. К 120-м сут постнатального онтогенеза поверхностная жевательная мышца челюстного аппарата крыс имеет белый смешанный тип гистологической структуры (IWR) с преобладанием быстрых промежуточных волокон и может быть отнесена к группе быстро сокращающихся и устойчивых к утомлению мышц, в то время как двубрюшная мышца крыс характеризуется красной смешанной гистологической структурой (RIW) с преобладанием по величине удельного содержания красных волокон и может быть отнесена к группе медленно сокращающихся и устойчивых к утомлению мышц. Изменение функциональной нагрузки на мускулатуру челюстного аппарата вслед-

ствие потребления мелкоизмельченной пищи обуславливает замедление дифференцировки мышечных волокон исследуемых мышц.

Морфогенез поверхностной жевательной и двубрюшной мышц сопровождается возрастанием удельного содержания АХЭ-позитивных зон и усложнением их трабекулярной структуры, а также преобразованием формы и увеличением значений основных морфометрических показателей нейромышечных синапсов. В ранние сроки онтогенеза (15–60 сут) двубрюшная мышца характеризуется более высокой степенью дифференцировки АХЭ-позитивных зон НМС. С завершением препубертатного периода и окончательным переходом на рацион взрослого животного существенно ускоряются темпы дифференцировки нервно-мышечных синапсов поверхностной жевательной мышцы, которая в последующий период (60–180 сут) оказалась более иннервированной, чем двубрюшная мышца.

Физические факторы питания могут выступать мощным регулятором морфогенеза мускулатуры челюстного аппарата, вызывающим существенные структурные преобразования как самих мышц, так и их иннервационного аппарата, последствия которых в двубрюшной мышце не исчезают в течение двух месяцев после нормализации условий для оптимального функционирования челюстного аппарата. Последнее указывает на морфогенетическую значимость фактора консистенции пищи и свидетельствует о сужении адаптивных возможностей эфферентной интраорганной иннервации к возрастанию функциональной нагрузки по завершению основных процессов морфогенеза.

1. Ажипа Я. И. Трофическая функция нервной системы / Я. И. Ажипа. – М.: Наука, 1990. – 672 с.

2. Анисимова Е. В. Морфологические особенности микроциркуляторного русла мышц челюстного аппарата при гиподинамии в раннем постнатальном онтогенезе белых крыс: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е. В. Анисимова. – Саранск, 2005. – 22 с.

3. Данилов Р. К. Гистогенетические основы нервно-мышечных взаимоотношений / Р. К. Данилов. – СПб., 1996. – 152 с.

4. Логинова Н. К. Гипофункция жевательного аппарата как фактор риска возникновения заболеваний пародонта / Н. К. Логинова, И. Е. Гусева // Международный медицинский журнал. – 1998. – № 1. – С. 113–115.

5. Мавринская Л. Ф. Гетерогенность скелетных мышц / Л. Ф. Мавринская // Закономерности морфогенеза скелетной и сердечной мускулатуры: межвузовский сб. – Куйбышев, 1980. – С. 23–32.

6. Махинько В. И. Константы роста и функциональные периоды развития в постнатальной жизни белых крыс / В. И. Махинько, В. Н. Никинин // Молекулярные и физиологические механизмы возрастного развития. – Киев: Наукова думка, 1975. – С. 308–326.

7. Мосолов Н. Н. Морфология жевательных мышц человека с элементами биомеханики: автореф. дис. ... д-ра мед. наук / Н. Н. Мосолов. – М., 2000. – 43 с.

8. Николаев Г. М. Опыт определения активности ацетилхолинэстеразы в структурах периферической нервной системы / Г. М. Николаев, В. В. Шилкин // Проблемы морфогенеза периферических нервов. – Ярославль, 1983. – С. 64–72.

9. Пирс Э. Гистохимия (теоретическая и прикладная) / Э. Пирс. – М., 1962. – 960 с.

10. Поздняков О. М. Общая патология нервно-мышечного соединения / О. М. Поздняков // Нарушения механизмов и их коррекция. – М., 1989. – С. 132.

11. Португалов В. В. Гистофизиология нервных окончаний: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / В. В. Португалов. – М., 1953. – 27 с.

12. Португалов В. В. Очерки гистофизиологии нервных окончаний / В. В. Португалов. – М.: Медгиз, 1955. – 224 с.

13. Преобразование ферментоактивных зон нейромышечных синапсов скелетных мышц в постнатальном онтогенезе / В. М. Чучков [и др.] // Морфология. – 2004. – Т. 126, № 4. – С. 136–137.

14. Соловьев В. А. Типологическая характеристика мышечных волокон двубрюшной мышцы / В. А. Соловьев // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1983. – № 8. – С. 33–37.

15. Сыч В. Ф. Морфология локомоторного аппарата птиц / В. Ф. Сыч. – СПб.: Ульяновск: Изд-во Средневолжского научного центра, 1999. – 520 с.

16. Шилкин В. В. Влияние функционального состояния мышцы на ХЭ-позитивную зону нейромышечного синапса / В. В. Шилкин, В. И. Филимонов // Российские морфологические ведомости. – 1995. – № 3. – С. 117–123.

17. Araki M. Effects of facial nerve denervation on masseter muscle of the rats / M. Araki // Gifu. Shika. Gakkai Zasshi. – 1990. – № 17 (1). – P. 203–222.

18. Commission of the European Communities: Council Directive of the 18 December 1986 on the Laws, regulating of Principles of Good Laboratory

Practice and the Verification of Their Applications for Tests on Chemical Substances (87/18 EEC). The Rules Governing Medicinal Products in the European Community. – 1991. – Vol. 1. – P. 145–146.

19. Constancy of masseter muscle structure and function with age in F344 rats / M. W. Norton [et al.] // *Arch. Oral. Biol.* – 2001. – Vol. 46, № 2. – P. 139–146.

20. Effect of soft diet and aging on rat masseter muscle and its motoneuron / H. Miyata [et al.] // *Anat. Rec.* – 1993. – Vol. 237, № 3. – P. 415–420.

21. *George I. C.* Avian mycology / I. C. George, A. I. Berger. – N. Y. ; London : Acad. press., 1966. – 500 p.

22. *Gojo K.* Characteristics of myofibres in the masseter muscle of mice during postnatal growth period / K. Gojo, S. Abe, Y. Ide // *Anat. Histol. Embryol.* – 2002. – Vol. 31, № 2. – P. 105–112.

23. *Katsarov C.* Masticatory muscle function and transverse dentofacial growth / C. Katsarov // *Swed. Dent. J. Suppl.* – 2001. – № 151. – P. 1–47.

24. *Maier A.* Occurrence and distribution of muscle spindles in masticatory and suprahyoid muscles of the rat / A. Maier // *Amer. J. Anat.* – 1979. – Vol. 155, № 4. – P. 483–505.

25. Metabolic transitions in rat jaw muscles during postnatal development / J. Hurov [et al.] // *J. Craniofac. Genet. Dev. Biol.* – 1992. – Vol. 12, № 2. – P. 98–106.

26. Morphological changes in the masseter muscle and its motoneurons during postnatal development / H. Miyata [et al.] // *Anat. Rec.* – 1996. – Vol. 244, № 4. – P. 520–528.

27. Postmetamorphic development of neuromuscular junction and muscle fibers in the frog cutaneous pectoris / A. A. Herrera [et al.] // *J. Neurobiology.* – 1991. – Vol. 22, № 1. – P. 15–28.

28. *Tuxen A.* An animal model for human masseter muscle: histochemical characterization of mouse, rat, rabbit, cat, dog, pig and cow masseter muscle / A. Tuxen, S. Kirkeby // *J. Oral Maxillofac. Surg.* – 1990. – № 48 (10). – P. 1063–1067.

REGULATION OF MUSCLES MORPHOGENESIS JAW APPARATUS RATS UNDER THE INFLUENCE OF FOOD CONSISTENCY

N.A. Kurnosova, O.E. Bezzubenkova, E.P. Drozhkina, N.A. Tsyganova

*Ulyanovsk State University,
Ulyanovsk State Pedagogical University named after I.N. Ulianov*

AHE-positive areas of neuromuscular junctions of the surface mastication and digastric muscle were studied in the conditions of long-term dispergical feeding with the following conversion to the natural rodent feed. It was established, that feed consistency is an important factor of jaw apparatus muscles morphogenesis. The long-term dispergical feeding in early postnatal ontogenesis causes hypotrophy of jaw apparatus muscles, delays the muscle fibers and neuromuscular junctions differentiation, reduces innervations level and limits the opportunity of adaptive transformations of efferent innervation apparatus of digastric muscle by adult animals.

Keywords: AHE-positive zone, neuromuscular synapses, the jaw apparatus of muscle, muscle fiber types, the consistency of food.