

ЭКОЛОГО-АДАПТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПИЩЕВОДА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ НЕКОТОРЫХ ОТРЯДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

**М.Б. Петрова, Е.А. Харитонова, Н.В. Павлова,
В.Г. Шестакова, Л.А. Курбатова**

Тверская государственная медицинская академия, Тверь

Установлена корреляция между пищевой специализацией млекопитающих и особенностями структуры мышечной оболочки их пищевода. Для хищников характерна разная скорость пассажа пищи по различным участкам пищевода. Поперечнополосатая ткань обеспечивает ускоренное передвижение пищевого болюса в верхних и средних отделах пищевода. Гладкая мускулатура обеспечивает медленное, тоническое сокращение, которое не сопровождается развитием напряжения, но поддерживает тонус пищевода и создает возможность плавного перехода пищевого комка в желудок. Для грызунов и парнокопытных активное перемещение пищи по органу обеспечивается работой волокон поперечнополосатой мышечной ткани.

Ключевые слова: *млекопитающие; пищевод; мышечная оболочка пищевода; поперечнополосатая мускулатура; гладкая мускулатура; пассаж пищи.*

Введение. В обширных изысканиях по изучению пищеварительной системы млекопитающих и человека в основном приводятся данные о морфо-функциональных особенностях строения желудка и кишечника. Оригинальные исследования, посвященные пищеводу, крайне немногочисленны [1; 2; 5]. Однако пищевод – не пассивный участок пищеварительной системы, а сложно устроенное образование, изменчивое по своим структурно-функциональным характеристикам. Он претерпевает существенные изменения в пределах класса в зависимости от экологической ниши и характера питания, строения зубной системы. Мышечная оболочка пищевода среди всех его компонентов представляет особый интерес, т.к. именно она обеспечивает физиологический пассаж пищи и реализует главную функцию органа [3].

Цель исследования – изучение структурной организации мышечной оболочки пищевода представителей различных отрядов млекопитающих, отличающихся пищевой специализацией.

Материал и методика. Экспериментальными моделями наших исследований были млекопитающие – представители некоторых отрядов: хищных (кошки, собаки), грызунов (крысы, кролики, хомяки), парнокопытных (свиньи). Выбор объектов производился с учетом

различия экологических ниш и особенностей характера питания в пределах класса (табл. 1).

Таблица 1
Объекты исследования и число изученных особей

Объекты	Число
Крыса (<i>Rattus norvegicus</i> Berkenhout)	6
Хомяк обыкновенный (<i>Cricetus cricetus</i> L.)	5
Кролик (<i>Oryctolagus cuniculus</i> L.)	7
Собака домашняя (<i>Canis familiaris</i> L.)	3
Кошка домашняя (<i>Felis catus</i> Erxleben)	4
Свинья домашняя (<i>Sus scrofa domestica</i> L.)	2

Структурная организация стенки пищевода изучалась с помощью методик светооптической и электронной микроскопии. Для объективной оценки полученных данных использовалась мерная и счетная морфометрия структур. У всех животных измерялась протяженность кишечника (К), длина пищевода (П), его внутренние периметры (С) на границе с глоткой, желудком и в середине органа. На основании значения периметров вычисляли диаметры внутреннего просвета пищевода животных по формуле: $D=C/\pi \times 2$. Принимая во внимание, что сравнение абсолютных параметров пищевода животных одного и разных классов не является корректным, дополнительно введены относительные показатели: пищеводный индекс (ПИ) – отношение длины пищевода к протяженности кишечника; коэффициент ДП, отражающий отношение диаметров пищевода на разных уровнях к его длине. Вычисление этих показателей проводили с использованием формул: $ПИ=П/К \times 100\%$ и $ДП=Д/П$, где П – длина пищевода, Д – его диаметр, К – длина кишечника. На препаратах измерялись общая толщина стенки пищевода, толщина его мышечной оболочки, по результатам вычислялось их соотношение.

Для ультраструктурного анализа участки стенки органа фиксировали в глутаровом альдегиде и заливали в смесь эпоксидных смол АРАЛДИТ. Изготовленные на ультратоме срезы просматривали в электронном микроскопе. Для объективной оценки компонентов мышечных волокон проводили их морфометрию [11]. Во всех случаях анализа количественных данных для определения значимости различий средних величин использовали t-критерий Стьюдента.

Результаты и обсуждение. Результаты проведенных нами исследований позволили установить корреляцию между пищевой специализацией и структурой пищевода. Для плотоядных млекопитающих (отряд хищных) особенностями являются низкие значения пищеводного индекса, отражающие относительную протяженность пищевода (у кошки $1,7 \pm 0,03\%$, у собаки – $2,0 \pm 0,08\%$),

наряду с этим для хищников цифровые значения коэффициента ДП имеют наибольшие параметры (рис. 1).

Мышечная оболочка пищевода хищников отличается гетероморфностью строения и представлена исчерченной мышечной тканью в шейном и грудном отделах органа, а в брюшном – гладкой. Морфометрический анализ показал, что у хищников степень развития мышечной оболочки пищевода варьирует по длине органа и максимальна на границе с глоткой и желудком (рис. 2). Собственные исследования согласуются с данными Д.В. Баженова [1], установившего присутствие гладкомышечной ткани в циркулярном слое нижних отделов пищевода у представителей отряда хищных. По нашему мнению, эта специфика организации мышечной оболочки пищевода плотоядных млекопитающих является физиологичной, т. к. создает возможность для плавного перехода крупных пищевых комков в желудок. Такая особенность пассажа пищи обеспечивается именно благодаря гладкому типу ткани, который отличается более низкой сократительной активностью по сравнению с исчерченной [8–10].

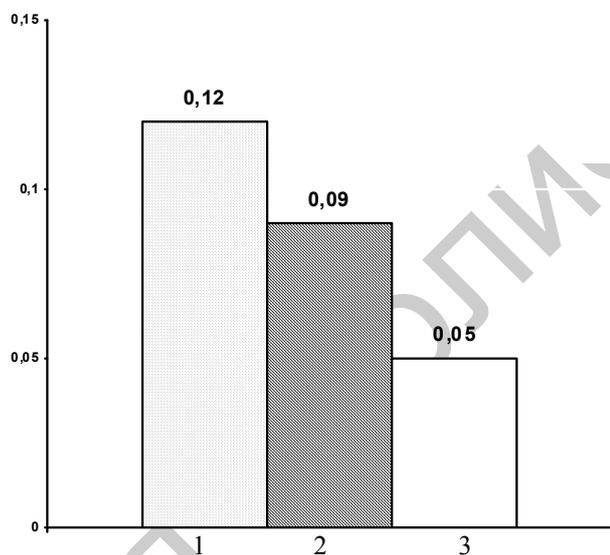


Рис. 1. Коэффициент отношения диаметра к длине пищевода (ДП) у млекопитающих различной пищевой специализации:
1 – хищные; 2 – всеядные; 3 – травоядные

Каждое мышечное волокно поперечнополосатой ткани пищевода окружено сарколеммой, в нем отчетливо определяется исчерченность. Большую часть волокна занимают миофибриллы, свободной саркоплазмы мало, ядра расположены маргинально. Миофибриллы имеют саркомерную организацию, в каждом саркомере определяются А-, I-диски и Z-линия. Отдельные миофибриллы разделяются участками

саркоплазмы, в которых выявляются митохондрии, рибосомы, цистерны саркоплазматической сети, зерна гликогена. Анализ ультраструктуры исчерченных волокон позволил установить некоторые особенности их тонкой организации у хищников. Отличия проявляются в относительно крупных размерах саркомеров, в которых отчетливо выражены М-линия и Н-зона, значительной ширине Z-полоски. Мышечные волокна пищевода хищников содержат немногочисленные митохондрии. Этот комплекс признаков указывает на то, что клеточные элементы пищевода представителей отряда в значительной степени обнаруживают черты, присущие медленным мышечным волокнам.

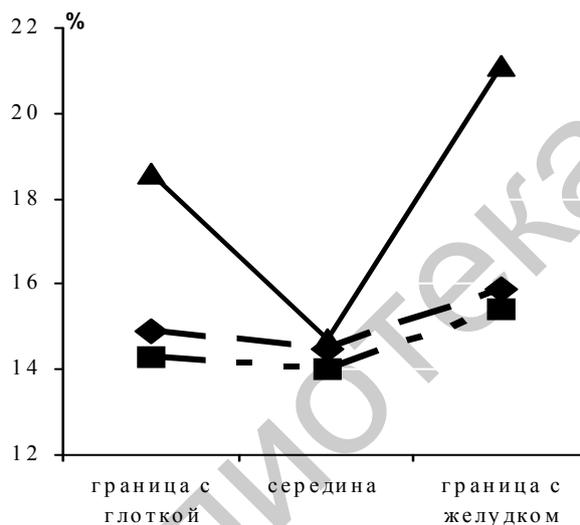


Рис. 2. Доля толщины мышечной оболочки в общей толщине стенки пищевода млекопитающих различных пищевых групп: ромб – растительоядные, квадрат – всеядные, треугольник – хищные

В нижних отделах пищевода хищных, наряду с поперечнополосатыми мышечными волокнами, выявляются клетки гладкой мышечной ткани. Лейомиоциты мышечной оболочки пищевода имеют чаще веретенообразную форму с ровными контурами. В центре клетки лежит удлиненное ядро в виде овала, гетерохроматин в нем расположен маргинально. В некоторых гладкомышечных клетках ядра содержат одно-два ядрышка гранулярной природы. Цитоплазма лейомиоцитов характеризуется умеренной электронной плотностью и содержит немногочисленные органеллы. Они сосредоточены у полюсов ядра, наиболее часто встречаются митохондрии. Эти органеллы имеют небольшие размеры, округлую или эллипсоидную форму, матрикс умеренной электронной плотности, с хорошо контурирующимися кристами. Иногда встречаются отдельные каналы агранулярной саркоплазматической сети. Важнейшим компонентом саркоплазмы являются тонкие филаменты, обычно лежащие продольно и

объединенные в пучки из пяти и более нитей. Характерным компонентом является наличие небольшого количества микропиноцитозных пузырьков на внутренних поверхностях плазмолемм контактирующих миоцитов.

Растительноядные животные (грызуны) имеют специфику в структуре пищевода в сравнении с хищниками. Это выражается в резком увеличении пищеводного индекса ($7,0 \pm 1,84\%$) по сравнению с хищными в несколько раз, что связано с увеличением относительной протяженности кишечника клетчаткоядных. Одновременно для этой пищевой группы является характерным уменьшение значений коэффициента ДП: 0,05 против 0,12 у хищников (рис. 1).

Мышечная оболочка отличается мономорфностью организации, что проявляется в присутствии исключительно исчерченной мышечной ткани в стенке пищевода. Степень развития мышечной оболочки по длине органа у растительноядных грызунов варьирует незначительно (рис. 2).

При сохранении типичной структуры, мышечные волокна имеют минимальную из всех изученных животных размеры саркомеров ($1,83 \pm 0,2$ мкм против $1,99 \pm 0,1$ мкм у хищных), относительно узкую Z-полоску и менее отчетливые M-линию и H-зону. Для волокон травоядных характерно значительное количество митохондрий и хорошо развитая система каналов саркоплазматической сети. На основании этих признаков субмикроскопически мышечные волокна пищевода травоядных млекопитающих в большей мере соответствуют быстрым.

Для всеядных млекопитающих (свиньи), в рационе которых сочетается пища растительного и животного происхождения, обнаруживаются признаки сходства в структуре пищевода с хищниками и травоядными. Параметр их пищеводного индекса (ПИ) составляет $3,4 \pm 1,27\%$, а коэффициента ДП – 0,09 (рис. 1 и 2). В стенке пищевода представителей этой пищевой группы, как у клетчаткоядных, присутствует только один тип ткани – поперечнополосатая на всем протяжении органа. Несмотря на относительную стабильность структуры мышечных волокон пищевода парнокопытных, наблюдается изменчивость в количественных показателях объемной доли различных органелл. Однако ультрамикроскопически мышечные волокна пищевода всеядных млекопитающих нельзя отнести к медленным или быстрым, они скорее составляют группу промежуточных.

Заключение. Таким образом, результаты проведенных исследований позволили установить корреляцию между специализацией млекопитающих по характеру пищи и особенностями структуры мышечной оболочки их пищевода. Для хищников, по пищеводу которых перемещаются достаточно крупные пищевые комки,

характерна разная скорость пассажа пищи. Исчерченная ткань, отличающаяся более активной сократительной деятельностью [6; 8; 9], обеспечивает ускоренное передвижение пищевого комка в верхних и средних отделах пищевода. Гладкомышечные клетки создают эффект медленного, тонического сокращения, которое не сопровождается развитием напряжения [4], но поддерживает тонус пищевода и создает возможность плавного перехода пищевого комка в желудок. Для грызунов и парнокопытных, пищевой комок которых менее крупный, активное перемещение пищи по органу обеспечивается работой волокон поперечнополосатой мышечной ткани. Наличие лейомиоцитов в составе мышечной оболочки пищевода хищников определяется еще и тем, что этот отряд класса млекопитающих является наиболее архаичным [2], следовательно, сохраняет исходный для всей пищеварительной системы гладкий тип мускулатуры.

Список литературы

1. *Баженов Д.В., Никитюк Д.Б.* Пищевод человека. Структура и функция. Тверь: РИО ТГМА, 1997. 161 с.
2. *Баженов Д.В., Банин В.В., Петрова М.Б.* Филогенез мышечной оболочки пищевода позвоночных. Тверь: Альфа-Пресс, 2005. 159 с.
3. *Байтингер В.Ф.* Сфинктеры пищеварительного тракта. Томск: НТЛ, 1994. 207 с.
4. *Зашихин А.Л., Селин Я.* Висцеральная гладкая мышечная ткань. Архангельск: Изд. центр СГМУ, 2001. 195 с.
5. *Колесников Л.Л.* Сфинктерный аппарат человека. СПб.: СпецЛит, 2000. 183 с.
6. *Одинцова И.А., Слуцкая Д.Р., Чепурненко М.Н.* Дифференцировка мышечных волокон в ходе формирования нервно-мышечных взаимоотношений // Морфология. 2008. Т. 133, № 2. С. 98–99.
7. *Сакс Ф.Ф., Медведев М.А., Байтингер В.Ф., Рыжов А.И.* Функциональная морфология пищевода. М.: Медицина, 1987. 172 с.
8. Скелетная мышца: Структурно-функциональные аспекты адаптации / Шмерлинг М.Д., Филюшина Е.Е., Бузуева И.И. и др. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1991. 119 с.
9. *Ханиева Д.Р.* Морфофункциональная характеристика типов мышечных волокон // Актуальные вопросы клинической и экспериментальной медицины: сб. тез. к науч.-практ. конф. молодых ученых. СПб.: СПбМАПО, 2006. С. 56–57.
10. *Юрчинский В.Я., Забродин В. А., Толстенкова Е.С.* Морфологический анализ функциональных систем организма // XXII Любичевские чтения. Ульяновск, 2008. С. 294–296.
11. *Weibel E.R.* Stereological methods. Vol. 1: Practical methods for biological morphometry. London: Academic Press, 1979. 415 p.

**ECOLOGY-ADAPTIVE PARTICULARITIES
OF THE CONSTRUCTION OF THE GULLET
SOME ORDER OF MAMMALS**

**M.B. Petrova, E.A. Kharitonova, N.V. Pavlova,
V.G. Shestakova, L.A. Kurbatova**

Tver State Medical Academy, Tver

The correlation between food specialization of mammals and particularity of the structure of the muscular tunic of their gullet was detected. Differing velocity of the passage of the food on different area of the gullet is typical for predator. Cross-striation musculature provides speed movement food wad in upper and average division of the gullet. The smooth musculature provides slow, tonic reduction, which is not accompanied by the development of the voltage, but supports the tone of the gullet and creates the possibility of the fluent turning the food wad in belly. For rodents and pigs active moving of the food on organ is provided by the work of the filaments of cross-striation muscular fabrics.

Keywords: *mammals; gullet; muscular tunic; smooth musculature; cross-striation musculature; food passage.*

Об авторах:

ПЕТРОВА Маргарита Борисована – доктор биологических наук, заведующая кафедрой биологии, ГОУ ВПО «Тверская ГМА Росздрава», e-mail: pmargo-2612@mail.ru

ПАВЛОВА Наталья Владимировна – кандидат медицинских наук, доцент кафедры биологии, ГОУ ВПО «Тверская ГМА Росздрава»

ХАРИТОНОВА Елена Анатольевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии, ГОУ ВПО «Тверская ГМА Росздрава»

ШЕСТАКОВА Валерия Геннадьевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии, ГОУ ВПО «Тверская ГМА Росздрава»

КУРБАТОВА Лариса Артовазовна – кандидат химических наук, старший преподаватель кафедры биологии ГОУ ВПО «Тверская ГМА Росздрава»