

## МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦАХ ПРИ ПОВЫШЕННОЙ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ

Скелетные мышцы, являющиеся по своему объему самой большой тканью в организме млекопитающих и играющие важную роль в регуляции метаболизма, претерпевают в течение жизни организма изменения как в структуре, так и в химическом составе (Munro, 1978). Общая функция скелетных мышц — сокращение. Однако они имеют и различия, которые около 300 лет привлекают внимание физиологов и морфологов (Рехачева, 1981). По современным представлениям скелетные мышцы различаются по кинетике и метаболизму (Barnard и др., 1970, 1971; Goldspink, 1983). Кинетический критерий основывается на скорости сокращения мышц, которая имеет высокую положительную корреляцию с миозиновой АТФазной активностью и делит мышцы на быстрые и медленные. **Быстрые волокна** делятся, в свою очередь, по метаболическим различиям на гликолитические, или быстро утомляемые, и оксидативно-гликолитические, или медленно утомляемые. Последние имеют высокую миозиновую АТФазную активность и хорошо развитую саркоплазматическую сеть, как и гликолитические волокна, но различаются в основном по содержанию митохондрий и активности окислительных энзимов (Hess, 1970; Padykula, Gauthier, 1970). **Медленным волокнам** присущи оксидативный характер метаболизма, низкая миозиновая АТФазная активность, и они практически не утомляемы. (Gauthier, Lowey, 1976). Поскольку быстрые и медленные волокна имеют различие в иннервации (Edstrom, Kugelberg, 1968; Hess, 1970), то активация их мотонейронов зависит от интенсивности мышечной деятельности (Baldwin и др., 1975; Сээне и др., 1980). Следовательно, изучение изменений как сократительных, так и метаболических свойств скелетных мышц при повышенной функциональной активности в острых и хронических опытах требует точной характеристики физической нагрузки (Сээне и др., 1980, 1987).

Если в раннем постнатальном периоде скелетные мышцы у крыс составляют около 20% массы тела, то у взрослых они достигают 45%. В течение первых двух недель жизни рост скелетных мышц крыс происходит за счет гиперплазии. Начиная с третьей недели они развиваются преимущественно за счет гипертрофии мышечных клеток, в то же время роль гиперплазии сохраняется. После седьмой недели жизни рост скелетных мышц происходит в основном за счет гипертрофии клеток (Munro, 1978). Увеличение массы мышц более чем на 10% у взрослых млекопитающих происходит уже в результате гипертрофии волокон (Kennedy и др., 1986; Gollnick, 1982). Существует мнение, что при этом число миофибрилл на одно волокно не увеличивается (Holmes и др., 1958). Однако имеются и противоположные мнения (Goldspink, 1983). Это связано с тем, что как гипертрофия мышечных волокон, так и нарастание числа миофибрилл, имеющих важное функциональное значение, отмечаются чаще у молодых животных при повышенной мышечной активности (Goldspink, 1970) в быстрых мышцах (Shear, Goldspink,

1971). Проллиферация миофибрилл сопровождается расширением саркоплазматической сети и *T*-системы, показывающим, что с увеличением числа миофибрилл происходит и увеличение системы, которая обеспечивает их активацию (Goldspink, 1983).

С возрастом увеличение мышечной массы замедляется, но важно иметь в виду, что рост мышц на уровне ткани происходит не только вследствие гипертрофии мышечных волокон, но и за счет соединительной ткани, кровеносных сосудов и нервов (Ушаков, 1974).

Миофибриллы быстрых и медленных волокон различаются по ширине *Z*-линии и по структуре *M*-линии (Eisenberg, Kuda, 1976; Gauthier, 1975; Morgan, Proske, 1984). В медленных волокнах *Z*-линия широкая, в быстрых — относительно узкая. При этом найдено, что у оксидативно-гликолитических мышечных волокон *Z*-линия средняя, а у гликолитических — очень узкая (Eisenberg, Kuda, 1976; Sjöström и др., 1980).

Несомненно, характер функциональной активности скелетных мышц сильно влияет на структуру этой ткани (Студитский и др., 1985; Умова, Сэне, 1985). Длительная мышечная активность вызывает прежде всего структурные и функциональные изменения в оксидативных и оксидативно-гликолитических мышечных волокнах (Schantz, 1986; Studitsky и др., 1986; Seene и др., 1985, 1986). Мощная кратковременная и регулярная мышечная активность ведет к более значительной гипертрофии гликолитических мышечных волокон (Prince и др., 1976; Kikuchi, Wada, 1976).

Во многих исследованиях говорится о переходе гликолитических волокон при повышении их активности в оксидативно-гликолитические. Так, например, данная трансформация объясняется повышением числа капилляров и активности окислительного потенциала клетки (Buchthal, Schwalbruch, 1980; Andersen, Henriksson, 1977). Однако по количественным изменениям в мышечной клетке утверждается также, что ежедневная физическая активность может вызвать переход медленных волокон в быстрые (Guy, Snow, 1977). На основе преобладания оксидативных волокон в скелетных мышцах у спортсменов-стайеров мирового класса (Costill и др., 1976; Gollnick и др., 1972) делаются ошибочные выводы о переходе быстрых мышечных волокон в медленные (Schantz, 1986). Гипертрофия гликолитических волокон при мощной кратковременной мышечной нагрузке (Kikuchi, Wada, 1976; Prince и др., 1976), снижение в них активности сукцинатдегидрогеназы (Gollnick и др., 1972) или же некоторое снижение при этом АТФазной активности миозина в медленных волокнах (Сэне и др., 1980) еще не говорят, на наш взгляд, о трансформации мышечных волокон. Некоторое нарастание числа медленных или быстрых волокон, правда, возможно благодаря развитию определенной популяции миобластов (Miller, Stockdale, 1986).

Несомненно, характер мышечной деятельности сильно влияет на скелетные мышцы. Так, мощность и длительность двигательной активности соответственно приводят к повышению силы сокращения и резистентности к утомлению, но трансформации волокон при этом не происходит (Gonyea, 1980; Fitts и др., 1973; Eriksson и др., 1972).

В настоящее время известно, что различные факторы дифференцировки и поддержания дифференцированного состояния мышечных волокон регулируют лишь количественную сторону экспрессии признаков (Резвяков, 1979) полностью детерминированного клеточного типа, и никак не являются факторами, определяющими появление нового клеточного типа (Улумбеков, Резвяков, 1980), как было ранее предположено (Марвинская, Резвяков, 1978). Так, например, быстрые волокна не появляются вместо медленных, речь может идти только об экспрессии свойств быстрых волокон в медленные. Применительно к скорост-

ным свойствам мышечных волокон можно говорить о преимущественном синтезе детерминированных транскрипций для данного клеточного типа быстрого миозина вместо медленного (Swynghedauw, 1986).

## ЛИТЕРАТУРА

- Марвинская Л. Ф., Резвяков Н. Т. Экстрафузальные мышечные волокна, их типы и биологическая характеристика. — Арх. анат., 1978, 75, вып. 10, 28—40.
- Резвяков Н. П. Морфометрическая и гистологическая характеристика портяжной мышцы лягушки в онтогенезе. — Арх. анат., 1979, 76, вып. 5, 61—65.
- Рехачева И. П. О классификации мышечных волокон. — Арх. анат., 1981, 81, вып. 10, 77—89.
- Студитский А. Н., Сээнэ Т. П., Умнова М. М. Ультраструктурные изменения аксомышечного синапса в условиях повышенной двигательной активности. — Докл. АН СССР, 1985, 281, № 2, 426—428.
- Сээнэ Т. П., Массо Р. А., Алев К. П. Влияние повышенной функциональной активности на сократительную функцию скелетных мышц. — Физиол. ж. СССР, 1980, 66, № 3, 354—361.
- Сээнэ Т. П., Умнова М. М., Алев К. П., Пэхме А. Я. Адаптация мышечных клеток с высоким окислительным потенциалом к тренировке на выносливость. Эндокринные механизмы регуляции приспособления организма к мышечной деятельности. — Уч. зап. Тарт. ун-та, вып. 773. Тарту, 1987, 144—156.
- Улумбеков Э. Г., Резвяков Н. П. Нейротрофический контроль фазных мышечных волокон. — В кн.: Нервный контроль структурно-функциональной организации скелетных мышц. Л., 1980, 84—104.
- Умнова М. М., Сээнэ Т. П. Ультраструктурная организация нервно-мышечных синапсов красных мышечных волокон крысы при повышенной двигательной активности. — Докл. АН СССР, 1985, 280, № 5, 1239—1241.
- Ушаков В. Б. Генетические факторы развития скелетных мышц. В кн.: Развитие сократительной функции мышц двигательного аппарата. Л., 1974, 113—125.
- Andersen, P., Henrikson, J. Capillary supply of the quadriceps femoris muscle on man: adaptive response to exercise. — J. Physiol., 1977, 280, 677—690.
- Baldwin, K., Winder, W., Halloszy, J. Adaptation of actomyosin ATPase in different types of muscles to endurance exercise. — Amer. J. Physiol., 1975, 229, 422—426.
- Barnard, R., Edgerton, V., Peter, J. Effect on exercise on skeletal muscle. I. Biochemical and histochemical properties. — J. Appl. Physiol., 1970, 28, 762—766.
- Barnard, R., Edgerton, V., Furukawa, T., Peter, J. Histochemical, biochemical and contractile properties of red, white and intermediate fibers. — Amer. J. Physiol., 1971, 220, 410—414.
- Buchthal, F., Schwabbruch, H. Motor unit of mammalian muscle. — Physiol. Rev., 1980, 60, 90—142.
- Costill, D., Daniel, J., Evans, W., Fink, W., Krahenbuhl, G., Saltin, B. Skeletal muscle enzymes and fiber composition in male and female track athletes. — J. Appl. Physiol., 1976, 40, 149—154.
- Edstrom, L., Kugelberg, E. Histochemical composition distribution of fibers and fatigability of single motor units. — J. Neurol., Neurosurg. and Psychiatry, 1968, 31, 424—433.
- Eisenberg, B., Kuda, A. Discrimination between fibre population in mammalian skeletal muscle by using ultrastructural parameters. — J. Ultrastructure Res., 1976, 54, 76—88.
- Eriksson, B., Gollnick, P., Saltin, B. Muscle metabolism and enzyme activities after training in boys 11—13 years old. — Acta Physiol. Scand., 1972, 87, 231—239.
- Fitts, R., Campion, D., Nagle, F., Cassens, R. Contractile properties of skeletal muscle from trained miniature pig. — Pflügers Arch., 1973, 343, 133—141.
- Gauthier, G. Some ultrastructural and cytochemical features of fibre populations in the soleus muscle. — Anat. Res., 1975, 180, 551—552.
- Gauthier, G., Lowey, S. Polymorphism of myosin among skeletal muscle fibers. — J. Cell. Biol., 1976, 70, 1449.
- Goldspink, G. The proliferation of myofibrils during muscle fibre growth. — J. Cell. Sci., 1970, 6, 593—603.
- Goldspink, G. Alterations in myofibril size and structure during growth, exercise, and changes in environmental temperature. — In: Handbook of Physiology. Bethesda, Maryland, 1983, Section 10, 539—554.
- Gollnick, P., Armstrong, R., Saubert, C., Piehl, K., Saltin, B. Enzyme activity and fiber composition in skeletal muscle of untrained and trained men. — J. Appl. Physiol., 1972, 33, 312—319.
- Gollnick, D. Relationship of strength and endurance with skeletal muscle structure and metabolic potential. — Int. J. Sports Med., 1982, 3, 26—32.

- Gonyea, W.* Role of exercise in inducing increases in skeletal muscle fiber number. — *J. Appl. Physiol.*, 1980, **48**, 421—426.
- Guy, P., Snow, D.* The effect of training and detraining on muscle composition in the horse. — *J. Physiol.*, 1977, **269**, 33—51.
- Hess, A.* Vertebrate slow muscle fibers. — *Physiol. Rev.*, 1970, **50**, 40—62.
- Holmes, R., Rasch, P.* Effect of exercise on number of myofibrils per fiber in artorius muscle of the rat. — *Amer. J. Physiol.*, 1958, **195**, 50—52.
- Kennedy, J., Kamel, S., Tambone, W., Vrbova, G., Zak, R.* The expression of myosin heavy chain isoforms in normal and hypertrophied chicken slow muscle. — *J. Cell. Biol.*, 1986, **103**, 977—983.
- Miller, J., Stockdale, F.* Developmental origins of skeletal muscle fibers. Clonal analyses of myogenic cell lineages based on expression of fast and slow myosin heavy chains. — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1986, **83**, 3860—3864.
- Kikuchi, K., Wada, M.* Histochemical study of the effect of training upon skeletal muscle fibers. — In: *Abstr. Int. Cong. of Physical Activity Sciences*. Quebec, 1976, 110.
- Morgan, D., Proske, U.* Vertebrate slow muscle: its structure, pattern of innervation, and mechanical properties. — *Physiol. Rev.*, 1984, **64**, 103—169.
- Munro, H.* Nutrition and muscle protein metabolism. — *Federat. Proc.*, 1978, **37**, 2281—2287.
- Padykula, H., Gauthier, G.* The ultrastructure of the neuromuscular functions of mammalian red, white, and intermediate skeletal muscle fibers. — *J. Cell. Biol.*, 1970, **40**, 27—41.
- Prince, F., Hikida, R., Hagerman, F.* Human muscle fiber types in power lifters, distance runners and untrained subjects. — *Pflügers Arch.*, 1976, **363**, 19—26.
- Schantz, P.* Plasticity of human skeletal muscle. — *Acta Physiol. Scand.*, 1986, **128**, Suppl. 558, 1—62.
- Seene, T., Alev, K.* Turnover rate of actin, myosin heavy and light chains following acute endurance exercise. — *Clin. Physiol.*, 1985, **5**, Suppl. 4, 9.
- Seene, T., Alev, K., Pehme, A.* Effect of muscular activity on the turnover rate of actin and myosin heavy and light chains in different types of skeletal muscle. I. Changes in the turnover rate of myosin and actin during after single bout physical activity. — *Int. J. Sports Med.*, 1986, **7**, 287—290.
- Shear, C., Goldspink, G.* Structural and physiological changes associated with the growth of avian fast and slow muscle. — *J. Morphol.*, 1971, **135**, 351—372.
- Sjöström, M., Kidman, K., Larsén, K., Ångqvist, K.* Sarcomeric appearance in different histochemically defined types of human skeletal muscle fibre. — *Muscle Nerve Abstr.*, 1980, **3**, 265—266.
- Studitsky, A., Umnova, M., Seene, T., Novoselova, I.* Effect on an intensification of function on the dynamics of ultrastructural changes in fast-twitch red skeletal muscle fibers. — In: *Abstr. Int. Symp. on Adaptive Mechanisms of Muscle*. Szeged, 1986, 32.
- Swynghedauw, B.* Developmental and functional adaptation of contractile proteins in cardiac and skeletal muscles. — *Physiol. Rev.*, 1986, **66**, 710—771.

Тартуский государственный университет

Поступила в редакцию  
28/IV 1987

Teet SEENE

#### MORFO-FUNKTSIONAALSED MUUTUSED SKELETILIHASTES KÖRGENENUD FUNKTSIONAALSE AKTIIVSUSE KORRAL

Artiklis on käsitletud morfo-funktsionaalseid muutusi oksüdatiivsetes, oksüdatiiv-glükolüütilistes ja glükolüütilistes skeletilihastes seoses organismi kohanemisega erineva intensiivsuse ja kestusega lihastegevusele.

Teet SEENE

#### MORPHO-FUNCTIONAL CHANGES IN SKELETAL MUSCLES DURING INCREASED FUNCTIONAL ACTIVITY

Our study was aimed at examining the morpho-functional changes in oxidative, oxidative-glycolytic and glycolytic skeletal muscle fibres during their adaptation to muscle activity of different intensity and duration.