

УДК: 591.473:796.015.6+575.113.1

**В.А. Пастухова****СТРУКТУРНАЯ ПЕРЕСТРОЙКА СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ДЛИТЕЛЬНЫХ ФИЗИЧЕСКИХ НАГРУЗОК***Національний університет фізического виховання і спорту України, м. Київ*

**Пастухова В.А.** Структурная перестройка скелетных мышц под воздействием длительных физических нагрузок // Украинський морфологічний альманах. – 2014. – Том 12, № 4. – С. 121-125.

Цель нашего исследования - изучить особенности строения скелетных мышц (икроножной и камбаловидной) в условиях длительной физической нагрузки на ультрамикроскопическом уровне. Исследования проведены на лабораторных животных двух групп – контрольная и основная, в которой испытуемые плавали по 30 минут с грузом в течение 5 недель. Материал скелетных мышц изучали при помощи электронно-микроскопического метода исследования.

Характерными изменениями являются морфологические признаки гипертрофии мышечных волокон и клеточных элементов, в частности, митохондрий. Функционирование мышечных волокон в икроножной и камбаловидной мышцах при физической нагрузке в напряженном режиме сопровождается усиленным кровоснабжением, морфологическими признаками чего является увеличение числа кровеносных микрососудов, ультраструктура которых свидетельствует об активных транзитозных и биосинтетических процессах. Выявлено, что «быстрые» и «медленные» мышечные волокна у различных крыс по-разному реагируют на такую нагрузку. Это может быть основой для понимания механизмов индивидуальных особенностей сократительной способности скелетной мускулатуры спортсменов.

**Ключевые слова:** скелетные мышцы, структура, физические нагрузки.

**Пастухова В.А.** Структурна перебудова скелетних м'язів під впливом тривалих фізичних навантажень // Український морфологічний альманах. – 2014. – Том 12, № 4. – С. 121-125.

Мета нашого дослідження - вивчити особливості будови скелетних м'язів (літкового і камбалоподібного) в умовах тривалого фізичного навантаження на ультрамикроскопічному рівні. Дослідження проведені на лабораторних тваринах двох груп - контрольна і основна, в якій випробовувані плавали по 30 хвилин з вантажем протягом 5 тижнів. Матеріал скелетних м'язів вивчали за допомогою електронно-мікроскопічного методу дослідження.

Характерними змінами є морфологічні ознаки гіпертрофії м'язових волокон і клітинних елементів, зокрема, митохондрій. Функціонування м'язових волокон в літковому і камбалоподібному м'язах при фізичному навантаженні в напруженому режимі супроводжується посиленням кровопостачання, морфологічними ознаками чого є збільшення числа кровеносних микросудин, ультраструктура яких свідчить про активні транзитозні і біосинтетичні процеси. Виявлено, що «швидкі» і «повільні» м'язові волокна у різних щурів по-різному реагують на таке навантаження. Це може бути основою для розуміння механізмів індивідуальних особливостей скорочувальної здатності скелетних м'язів спортсменів.

**Ключові слова:** скелетні м'язи, структура, фізичні навантаження.

**Pastukhova V.A.** Restructuring of skeletal muscle under the influence long physical activities // Український морфологічний альманах. – 2014. – Том 12, № 4. – С. 121-125.

The aim of our research - to study structural features of skeletal muscles (gastrocnemius and soleus) in conditions of prolonged exercise on ultramicroscopic level. Studies carried out on laboratory animals two groups - basic and control in which the floating test of 30 minutes with a load of 5 weeks. Material skeletal muscle were studied by means of electron-mikroskopic research method.

Characteristic changes are morphological signs of hypertrophy of muscle fibers and cellular elements, such as mitochondria. The functioning of the muscle fibers in the gastrocnemius and soleus muscles during physical exertion in a tense mode is accompanied by increased blood supply, morphological signs of what is to increase the number of blood microvessels, ultrastructure which indicates active trantsitoznyh and biosynthetic processes. Revealed that the "fast" and "slow" muscle fibers in different rats responds differently to this load. This can be the basis for understanding the mechanisms of the individual characteristics of the contractility of skeletal muscle athletes.

**Key words:** skeletal muscle, structure, physical load.

**Постановка проблемы, актуальность темы исследования.** Большие физические нагрузки, характерные для современного спорта, представляют повышенные требования ко всем органам и системам организма, в том числе и к скелетным мышцам. Изучение изменений, происходящих в мышцах под влиянием разных двигательных режимов на макроскопическом, микроскопическом и ультрамикроскопическом уровнях имеет большое теоретическое и практическое значение, так как изменения в строении скелетных мышц отражаются и на их функциональных возможностях. В одной и той же

мышце содержатся и быстро сокращающиеся и медленно сокращающиеся волокна. Однако структурной схожестью отдельных мышц могут отмечаться и существенные различия, обусловленные функцией, которую обычно выполняет мышца. Медленно сокращающиеся волокна отличаются небольшой скоростью сокращения, большим числом митохондрий, высокой активностью оксидативных ферментов, широкой васкуляризацией, высоким потенциалом накопления гликогена, большим количеством миоглобина. Быстро сокращающиеся волокна отличаются высокими сократительными способностями и

одновременно обладают достаточно выраженной сопротивляемостью утомлению. В них менее развита сеть капилляров, меньшее число митохондрий, высокая гликолитическая способность, высокая активность неоксидантных энзимов. Быстро сокращающиеся волокна значительно быстрее расщепляют АТФ, что обеспечивает более быстрое сокращение саркомеров. Эти волокна хорошо подвержены тренировке на выносливость, их активность связана с использованием анаэробных источников энергии [8]. Медленно сокращающиеся волокна содержат большое количество коллагена, который является «строительным материалом» соединительной ткани. Это приводит к тому, что эластичность этих волокон ниже, однако функция не нарушается. Более высокая пластичность быстро сокращающихся волокон способствует более быстрым и мощным сокращениям [12]. Спортивная практика показывает, что целенаправленные тренировки увеличивают силу и другие функциональные свойства мышц. Но наблюдаются и такие явления: когда при максимальных нагрузках и недостаточном времени отдыха сила мышц начинает снижаться и спортсмен не может повторить показанные им раньше высокие результаты [3]. Важно знать, какие изменения при этом происходят в мышцах и каким должен в дальнейшем быть двигательный режим спортсмена.

Исследования проведены в рамках НИР 2.24. «Улучшение эффективности тренировочной и соревновательной деятельности квалифицированных спортсменов разрешенными способами восстановления и стимуляции работоспособности» (номер госрегистрации 0111U001731) Сводного плана научно-исследовательских работ в сфере физической культуры и спорта Министерства образования и науки, молодежи и спорта Украины на 2011-2015 гг.

**Цель исследования** - изучить особенности строения скелетных мышц после длительных физических нагрузок в эксперименте на ультрамикроскопическом уровне.

**Материалы и методы исследования.** Изучение изменений в мышечной системе осуществляется различными методами. К числу наиболее распространенных методов исследования мышечной системы можно отнести следующие: антропометрические, позволяющие оценить степень развития мышц, а также степень изменения мышечного компонента в весе тела спортсмена на основании измерения обхватных размеров различных участков; функциональные, позволяющие сопоставить морфологическую перестройку мышц с показателями их силовых качеств и микроскопические, с помощью которых анализируется внутренняя перестройка мышечной ткани под влиянием физических нагрузок [7]. Для изучения изменений в мышечной ткани у спортсменов применяется метод биопсии - взятие небольших кусочков мышц и исследование их под микроскопом [14]. Также

широкое распространение получило экспериментальное моделирование влияния физических нагрузок на перестройку мышечной ткани [2]. Хотя результаты исследования на животных нельзя полностью переносить на человека, тем не менее экспериментальные методы дают чрезвычайно важную информацию о тех структурных преобразованиях в мышцах, которые происходят под влиянием физических нагрузок.

Исследования проводили на 20 белых половозрелых крысах линии Фишер с начальной массой 200-220 г. Животных поровну было разделено на контрольную (интактные крысы) и основную группу, в которой физическую нагрузку в качестве ежедневного плавания по 30 минут с дополнительным грузом (10% от массы тела) применяли в течение 5 недель. Содержание и использование лабораторных животных отвечало методам, которые рекомендуются национальными нормами с биоэтики [1]. После декапитации под эфирным наркозом кусочки мышц фиксировали 2,5% раствором глутаральдегида на фосфатном буфере с дофиксацией в 1% растворе четырехоксида осмия по Милонингу. Обезвоживание проводили в спиртах возрастающей концентрации и ацетоне, заливали в смесь эпон-арадлит согласно общепринятой методике [4].

Изучение материала икроножных и камбаловидных мышц обеих групп проводили на трансмиссионном электронном микроскопе ПЭМ-125К (Россия) с дальнейшим фотографированием. Полученный цифровой материал обрабатывали методами вариационной статистики при помощи прикладных пакетов компьютерных программ «Statgraphics» и «Excel 97». Достоверность изменений оценивали с учетом t-критерия Стьюдента [5].

**Результаты исследования и их обсуждение.** Длительные физические нагрузки приводят к тому, что гиперфункция мышц закрепляется соответствующей структурной перестройкой. Среди морфологических признаков, характеризующих гипертрофию мышц, следует отметить увеличение объема и веса органа, а также размеров клеточных элементов. Увеличение количества мышечных волокон не является обязательной характеристикой гипертрофии мышц, хотя нередко ее сопровождает [15].

В процессе приспособительных реакций происходят морфологические преобразования на различных уровнях структурной организации скелетных мышц. Следствием таких преобразований может быть метаболическая перестройка в миоцитах, а при определенных условиях и изменение пластических свойств их энергообразующих и сократительных структур.

В цитоплазме мышечной клетки, называемой саркоплазмой, от одного конца до другого продольно располагаются сотни и тысячи миофибрилл диаметром 1-2 мкм, с которыми и связана способность мышцы к сокращению. Для миофибрилл характерна поперечная исчерчен-

ность - чередование темных и светлых зон. Темные полосы в поляризованном свете проявляют свойства двойного лучепреломления и называются анизотропными (А-зоны). Светлые полосы, почти не обладающие этими свойствами и называемые изотропными (I-зоны), делятся пополам темной Z-линией, или зет-дисксом, а в середине темной Z-зоны различают более светлую H-зону, которая образуется в результате отсутствия актинового миофиламента. Участок между двумя соседними зет-дисксами называется саркомером. Таким образом, миофибрилла представляет собой ряд последовательно соединенных десятков тысяч саркомеров [13]. Каждый саркомер включает в себя упорядоченную систему толстых (миозиновых) и тонких (актиновых) белковых нитей, или миофиламентов, впервые описанных Сцент-Дьерди. Тонкие нити (2 комплекта) крепятся к зет-дисксам, а толстые (1 комплект) сосредоточены в А-зоне. Кроме основного компонента актина в состав тонкой нити входят еще два регуляторных белка - тропонин и тропомиозин [11].

Среди факторов, определяющих морфологические отличия скелетных мышц, основное место отводится типу мышечных волокон. В данном исследовании мы изучали как медленно сокращающиеся (преобладают в камбаловидной мышце), так и быстро сокращающиеся (преобладают в икроножной мышце). Ядра в симпластах икроножных мышц животных основной группы имеют четко структурируемую кариолему, которая образует глубокие инвагинации, что увеличивает площадь их поверхности, еухроматин равномерно заполняет кариолему. Кое-где встречаются два расположенных рядом ядра. Все это свидетельствует об активных транскрипционных процессах при физических нагрузках. Саркомеры камбаловидных мышц у разных животных имеют типичное соотношение А- и I-зон, Z-линии без уплотнения. Наиболее характерными изменениями в саркомерах икроножных мышц являются локальные расхождения миофибрилл.

В симпластах камбаловидной мышцы отмечается большое количество элементов триады - канальцев саркоплазматической сетки и T-систем, которые глубоко проникают внутрь симпласта. Следует отметить, что их количество в волокнах «красных» мышц, к которым относится и камбаловидная, в состоянии покоя незначительна. Это является еще одним подтверждением гиперфункции мышечных волокон.

Изменения в тонком строении мышечной

ткани при длительных физических нагрузках характеризуются усилением отложения миоглобина, особенно на уровне миофибрилл, очаговыми изменениями содержания гликогена и увеличением митохондрий.

Митохондрии в икроножной мышце располагаются подсарколемально и между саркомерами, они различаются по форме и размерам. Всего их количество равно  $(93,19 + 16,03) \times 10^{-2}$  в  $1 \text{ мкм}^3$ , что значимо больше, чем у интактных животных. При анализе распределения их по этому показателю видно, что такое увеличение происходит в результате появления участков, почти полностью заполненных митохондриями. Увеличивается не только количество, но и средняя площадь среза митохондрий по сравнению с интактными животными. Это обусловлено появлением больших по размерам органелл на фоне уменьшения (почти втрое) числа мельчайших митохондрий. О функционировании митохондрий в напряженном режиме свидетельствует и наличие в них большого количества расположенных, в основном, параллельно крист. Обращает на себя внимание тот факт, что гипертрофия и гиперплазия митохондрий в симпластах икроножной мышцы после физической нагрузки сопровождается значительным снижением числа гранул гликогена. Еще одной особенностью некоторых митохондрий является накопление в них гранул кальция. Количество гранул гликогена повсеместно в симпластах незначительно, что существенно отличает их от животных контрольной группы и на фоне распространенности деструктивно-дистрофических изменений митохондрий может отображать стадию декомпенсации в энергетическом обеспечении волокон икроножных мышц некоторых крыс при длительной физической нагрузке.

Морфометрический анализ митохондрий в камбаловидных мышцах показал, что физическая нагрузка также вызывает увеличение их размеров. Средняя площадь этих органелл более, чем вдвое превышает этот же показатель у интактных животных. Причем, как и в контроле, митохондрии в подсарколемальной зоне большие по площади среза, чем органеллы, расположенные между фибриллами. Такое увеличение происходит в результате снижения числа мелких митохондрий и появления крупных органелл. Хотя общее количество митохондрий в мышечных волокнах камбаловидных мышц не увеличивается, за счет их значительной гипертрофии, значимо (почти в 4 раза) увеличивается их объемная плотность (табл. 1).

**Таблица 1.** Морфометрические показатели митохондрий в симпластах икроножной и камбаловидной мышц крыс контрольной (К) и экспериментальной (Э) групп

Показатели	Объемная плотность, %	Количественная плотность, $10^{-2}/\text{мкм}^3$	Площадь среза, $10^{-2} \text{ мкм}^2$
К (икроножная мышца)	$3,37 \pm 0,57$	$22,2 \pm 5,18$	$15,93 \pm 0,67$
К (камбаловидная мышца)	$3,72 \pm 0,79$	$27,29 \pm 0,59$	$16,03 \pm 1,06$
Э (икроножная мышца)	$27,37 \pm 7,17$	$93,19 \pm 16,03$	$43,68 \pm 1,88$
Э (камбаловидная мышца)	$13,29 \pm 4,12$	$26,01 \pm 6,15$	$38,12 \pm 3,03$

В настоящее время в литературе сложилось мнение, что набухание митохондрий служит признаком усиления активности окислительных ферментов, а также признаком усиления активности окислительных ферментов, а также признаком понижения содержания в клетках АТФ и стимуляции гликолиза [9]. Последний играет важную роль в энергетическом обеспечении миоцитов при интенсивной мышечной работе. Эти обратимые изменения митохондрий расцениваются так же, как признаки, свидетельствующие о повышении обменных процессов в митохондриях и окружающей цитоплазме в результате возрастания потребления энергии при мышечной работе.

Увеличение количества митохондрий в клетках скелетных мышц при длительной физической нагрузке - это хорошо известный феномен, и его молекулярные основы сейчас интенсивно изучаются. Известно, что при выполнении физических упражнений количество белка PGC-1a в клетке увеличивается, и он перемещается из цитоплазмы в ядро. PGC-1a запускает экспрессию ряда факторов транскрипции. Затем они активируют гены ядерного генома, необходимые для построения митохондрии. Недавно выяснилось, что PGC-1a может проникать не только в ядро, но и в митохондрии, где он мог бы участвовать в активации генов митохондриального генома [10]. Остался невыясненным вопрос механизма проникновения PGC-1a в митохондрию. Через ее мембраны могут проходить белки, имеющие специальную сигнальную последовательность. В PGC-1a ее обнаружено не было. Однако, возможно, PGC-1a может цепляться к белкам, у которых такой сигнал есть, и таким образом проникать в органеллу.

В итоге складывается следующая картина. Когда клетки мышц заняты длительной физической работой, их энергетические потребности увеличиваются. Клетки пытаются приспособиться к новым условиям. Для этого им необходимо увеличить количество митохондрий или количество ферментов, обеспечивающих синтез АТФ в уже существующих митохондриях. Следовательно, необходимо активировать экспрессию генов, причем как в ядре, так и в митохондриях. Поэтому PGC-1a перемещается в ядро и в митохондрии, где помогает факторам транскрипции активировать работу генов. Таким образом, PGC-1a является частью механизма, помогающего мышцам адаптироваться к длительным нагрузкам [10].

Все эти вопросы имеют не только чисто научное значение. Сегодня PGC-1a рассматривается как одна из мишеней для лечения заболеваний, связанных с митохондриями. Например, небольшое увеличение экспрессии PGC-1a в мышцах приводит к ослаблению атрофии, облегчает течение мышечной дистрофии Дюшенна, болезни Паркинсона и Хантингтона. Кроме того, PGC-1a способствует сохранению нервно-мышечных синапсов, снижению жиро-

вых отложений и воспаления, помогает поддерживать в норме уровень глюкозы и инсулина в крови. В будущем, когда для лечения болезней будет опробована генная терапия с использованием PGC-1a, возникнет проблема его правильной локализации. И тогда, возможно, именно физические упражнения могут быть достаточно безопасным способом достигнуть этого эффекта.

Функционирование мышечных волокон в икроножной и камбаловидной мышцах при физической нагрузке в напряженном, компенсированном режиме сопровождается усиленным кровоснабжением, морфологическими признаками чего является увеличение числа кровеносных микрососудов, ультраструктура которых свидетельствует об активных транзитозных и биосинтетических процессах. Эндотелиальные клетки, выстилающие эти микрососуды, содержат функционально активное ядро, большие по размерам митохондрии, каналцы зернистой эндоплазматической сети и комплекса Гольджи, большое количество увеличенных в размерах микровезикулов.

Как известно, при активизации деятельности органов, в них усиливаются обмен веществ и кровоснабжение. Увеличение функциональной активности органа и более всего сокращение скелетных мышц происходит при обязательном усилении тканевого метаболизма. Поскольку анаэробные процессы не могут на долгий срок обеспечить функционирование тканей, постольку ускорение окислительного метаболизма невозможно без увеличения доставки к работающим органам крови, а вместе с ней кислорода. На этом, собственно говоря, и базируется гипотеза о механизме рабочей гиперемии скелетных мышц [6].

**Заключение.** Таким образом, под влиянием физических нагрузок в мышечной системе происходит сложная структурная перестройка, в основе которой лежит рабочая гипертрофия мышечной ткани. В зависимости от специфической комбинации, которая является индивидуальной, икроножная и камбаловидная мышцы у разных представителей будут по-разному реагировать на длительные нагрузки, что и наблюдается в нашем исследовании. Такое различие является предпосылкой достижения высоких результатов в спорте в связи с генетически обусловленной реакцией организма. Различные виды спортивной деятельности предъявляют особые требования к определенным группам мышц, которые в большей мере выполняют характерную для данного вида спорта работу. Поэтому у спортсменов различных специализаций наблюдается неодинаковое развитие скелетных мышц, а соответственно, и их силовых качеств.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Біоетична експертиза до клінічних та інших наукових досліджень, що виконуються на тва-

- ринах, Методичні рекомендації Національного Комітету з питань біоетики при Президії НАН України, Комітету з біоетики при Президії АМН України, Державного фармакологічного центру МОЗ України. – Київ, 2006. – 29 с.
2. Модулюючий вплив інтервального гіпоксичного тренування на функціональні і метаболічні показники адаптації організму і м'язової тканини щурів до гіпоксії навантаження / [Б.А. Гавенаускас, І.М. Маньковська, В.І. Носар та ін.] // Фізіологічний журнал. – 2004. – Т. 50, № 6. – С. 42-52.
3. Дорохов Р.Н. Спортивная морфология / Р.Н. Дорохов, В.П. Губа // Москва: ФиС, 2002. – 265 с.
4. Карупу В. Я. Электронная микроскопия / В.Я. Карупу // Киев: Вища школа, 1984. – 208 с.
5. Ланг Т.А. Как описывать статистику в медицине: руководство / Т.А. Ланг, М. Сесик // Москва: Практическая медицина, 2011. – 480 с.
6. Литвак А.А. Кровоснабжение скелетных мышц и потребление кислорода организмом человека при тренировке аэробной выносливости / А.А. Литвак // Автореф. дис. ... канд. биол. н. – Тверь, 2007. – 19 с.
7. Мартисов Э.Г. Методы исследования в спортивной антропологии / Э.Г. Мартисов // Москва: ФиС, 1989. – 176 с.
8. Платонов В.Н. Периодизация спортивной тренировки. Общая теория и ее практическое применение / В.Н. Платонов. – Киев: Олимп. лит-ра, 2013. – 624 с.
9. Сравнительная диагностическая ценность анализа скелетной мышцы и лимфоцитов при митохондриальных болезнях / [Сухоруков В.С., Нарциссов Р.А., Петричук С.В. и др.] // Архив патологии. – 2000. – Т. 2 (62). – С. 19-21.
10. Exercise Increases Mitochondrial PGC-1 $\alpha$  Content and Promotes Nuclear-Mitochondrial Crosstalk to Coordinate Mitochondrial Biogenesis / [Adeel Safdar, Jonathan P. Little, Andrew J. Stokl et al.] // Journal of Biological Chemistry. – 2011. – V. 286 (12). – P. 10605–10617.
11. Francis G. Muscle organization in *Caenorhabditis elegans*: Localization of proteins implicated in thin filament attachment and I-band organization / G. Francis, R. Waterston. // J. Cell Biol. – 1986. – V. 101. – P. 1532-1549.
12. Fox E.L. The physiological basis for exercise and sport / E.L. Fox, R.W. Bower, M.L. Foss. – Madison: Brown and Benchmark, 1993. – 710 p.
13. Grimby G. The ageing muscle / G. Grimby, B. Saltin // Clin. Physiol. – 1983. – V. 3. – P. 209-218.
14. Critical illness myopathy and neuropathy / [Latorico N., Fenzi F., Recupero D. et al.] // Neur. J. – 2006. – V. 347. – P. 1579-1582.
15. MacDougall J. Hypertrophy or Hyperplasia / J. MacDougall // The Encyclopedia of Sports Medicine. – 1992. – 420 p.

Надійшла 19.04.2014 р.

Рецензент: проф. В.І. Лузін