

УДК 616.485:13.689

*В.А. Пастухова, Г.В. Лукьянцева, В.Г. Дуденко**

*Национальный университет физического воспитания и спорта Украины,
г. Киев*

**Харьковский национальный медицинский университет*

СТРУКТУРНАЯ ПЕРЕСТРОЙКА СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ДЛИТЕЛЬНЫХ ФИЗИЧЕСКИХ НАГРУЗОК

Различные виды спортивной деятельности обуславливают 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.

Ключевые слова: мышечная система, мышечная нагрузка, гипертрофия мышц.

Большие физические нагрузки при занятиях спортом обуславливают 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 эти изменения отражаются и на их функциональных возможностях. В одной и той же мышце содержатся как быстро, так и медленно сокращающиеся волокна. Однако наряду со структурной схожестью отдельных мышц могут отмечаться и существенные различия, обусловленные функцией, которую обычно выполняет мышца. Медленно сокращающиеся волокна отличаются большим числом митохондрий, высокой активностью оксидативных энзимов, широкой васкуляризацией, высоким потенциалом накопления гликогена, большим количеством миоглобина. Быстро сокращающиеся волокна обладают достаточно выраженной сопротивляемостью утомлению, в них менее развита сеть капилляров, меньше число митохондрий, высокие гликолитическая способность и активность неоксидантных энзимов. Кроме того, быстро сокращающиеся волокна значительно быстрее расщепляют АТФ, что обеспечивает более быстрое сокращение саркомеров. Эти волокна хорошо выносливы к тренировкам, их активность связана с использованием анаэробных источников энергии [1]. Медленно сокра-

щающиеся волокна содержат большое количество коллагена, который является «строительным материалом» соединительной ткани. Это приводит к тому, что эластичность указанных волокон ниже, однако функция не нарушается. Более высокая пластичность быстро сокращающихся волокон способствует более быстрым и мощным сокращениям [2]. Спортивная практика показывает, что целенаправленные тренировки увеличивают силу и другие функциональные свойства мышц [3]. Но наблюдаются и такие явления, когда при максимальных нагрузках и недостаточном времени отдыха сила мышц начинает снижаться и спортсмен не может повторить показанные им ранее высокие результаты [4]. Важно знать, какие изменения при этом происходят в мышцах и каким в дальнейшем должен быть двигательный режим спортсмена.

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

Материал и методы. Хотя результаты исследования на животных нельзя полностью переносить на человека, тем не менее эксперименты 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 разде-

© В.А. Пастухова, Г.В. Лукьянцева, В.Г. Дуденко, 2014

лили на две группы: контрольную (интактные крысы) и основную, в которой физическую нагрузку, каковой являлась ежедневное плавание по 30 мин с дополнительным грузом (10 % от массы тела) применяли в течение 5 недель. Все манипуляции с лабораторными животными выполнены в соответствии с национальными нормами по биоэтике [5]. После декапитации под эфирным наркозом кусочки мышц фиксировали 2,5%-ным раствором глутаральдегида на фосфатном буфере с дофиксацией в 1%-ном растворе четырехоксида осмия по Милонингу. Обезвоживание проводили в спиртах возрастающей концентрации и ацетоне, заливали в смесь эпонаралдит согласно общепринятой методике [6].

Изучение материала икроножных и камбаловидных мышц крыс обеих групп проводили на трансмиссионном электронном микроскопе ПЭМ-125К (Россия) с дальнейшим фотографированием. Полученный цифровой материал обрабатывали методами вариационной статистики с использованием *t*-критерия Стьюдента [7].

Результаты 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 массы органа, а также размеров клеточных элементов. Увеличение количества мышечных волокон не является обязательной характеристикой гипертрофии мышц, хотя нередко ее сопровождает [8].

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 исчерченность – чередование темных и светлых зон. Темные полосы в поляризованном свете проявляют свойства двойного лу-

чепреломления 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 А-зоны различают более светлую H-зону, образование которой объясняется отсутствием актинового миофиламента. Участок между двумя соседними зет-дисксами называется саркомером. Таким образом, миофибрилла представляет собой ряд последовательно соединенных десятков тысяч саркомеров [9]. Каждый саркомер включает в себя упорядоченную систему толстых (миозиновых) и тонких (актиновых) белковых нитей, или миофиламентов, впервые описанных Сент-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 [10].

Среди факторов, определяющих морфологические отличия скелетных мышц, основное место отводится типу мышечных волокон. Медленно сокращающиеся волокна преобладают в камбаловидной мышце, быстро сокращающиеся – в икроножной мышце. Ядра в симпластах икроножных мышц животных основной группы имеют четко структурируемую кариолемму, которая образует глубокие инвагинации, что увеличивает площадь их поверхности, эухроматин равномерно заполняет кариолемму. 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 проникают глубоко внутрь симпласта. Следует отметить, что их количество в волокнах «красных» мышц, к которым относится и камбаловидная, в состоянии покоя незначительно. 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. Их количество равно $(93,19 \pm 16,03) \cdot 10^{-2}$ в 1 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 этими показателями у интактных животных. Это обусловлено появлением больших по размерам органелл на фоне уменьшения (почти втрое) количества 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 сопровождаются 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 таковых 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.

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

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

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 из-за снижения количества мелких митохондрий и появления крупных органелл. Хотя общее количество митохондрий в мышечных волокнах камбаловидных мышц не увеличивается, в результате их значительной гипертрофии значимо (почти в 4 раза) увеличивается их объемная плотность (таблица).

В настоящее время сложилось мнение, что набухание митохондрий служит признаком усиления активности окислительных ферментов, а также понижения содержания в клетках АТФ и стимуляции гликолиза [11]. 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-1 α в клетке увеличивается, и он перемещается из цитоплазмы в ядро. PGC-1 α запускает экспрессию ряда факторов транскрипции. Затем они активируют гены ядерного генома, необходимые для построения митохондрий. 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 [12]. Остался невыясненным механизм 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 вырисовывается 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 митохондрии, где помогает факторам транскрипции активировать работу генов. Таким образом, PGC-1a является частью механизма, помогающего мышцам адаптироваться к длительным нагрузкам [12].

Все эти вопросы имеют не только чисто научное значение. Сегодня PGC-1a рассматривается как одно из средств лечения заболеваний, связанных с митохондриями. Например, небольшое увеличение экспрессии PGC-1a в мышцах приводит к ослаблению атрофии, облегчает течение мышечной дистрофии Дюшена, болезни Паркинсона и Хантингтона. Кроме того, PGC-1a способствует сохранению нервно-мышечных синапсов, снижению жировых 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 единственным и достаточно безопасным способом достичь этого эффекта.

Наиболее общей реакцией терминального кровеносного русла скелетных мышц является рабочая гиперемия, которая создает необходимые условия для интенсивного притока крови к органам в результате раскрытия резервных капилляров.

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 транскрипционных и биосинтетических процессах. Эндотелиальные клетки, выстилающие эти микрососуды, содержат функционально активное ядро, большие по размерам митохондрии, каналы зернистой эндоплазматической сети и комплекса Гольджи, большое количество увеличенных в размерах микропиноцитозных пузырьков.

Как известно, при активизации деятельности органов в них усиливаются обмен веществ и кровоснабжение [13]. 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 базируется гипотеза о механизме рабочей гиперемии скелетных мышц.

Выводы

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 обуславливают 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.

Литература

1. Платонов В.Н. Периодизация спортивной тренировки. Общая теория и ее практическое применение / В.Н. Платонов. – К.: Олимп. лит-ра, 2013. – 624 с.
2. Fox E.L. The physiological basis for exercise and sport / E.L. Fox, R.W. Bower, M.L. Foss. – Madison, Dubuque: Brown and Benchmark, 1993. – 710 p.
3. Платонов В.Н. Система подготовки спортсменов в олимпийском спорте. Общая теория и ее практические приложения: учеб. для студ. вузов физ. воспитания и спорта / В.Н. Платонов. – К.: Олимп. лит-ра, 2004. – 808 с.
4. Дорохов Р.Н. Спортивная морфология / Р.Н. Дорохов, В.П. Губа. – М.: ФиС, 2002. – 265 с.
5. Біоетична експертиза до клінічних та інших наукових досліджень, що виконуються на тваринах: методичні рекомендації Національного Комітету з питань біоетики при Президії НАН України, Комітету з біоетики при Президії АМН України, Інституту фармакології і токсикології АМН України, Державного фармакологічного центру МОЗ України. – К., 2006. – 29 с.
6. Карупу В.Я. Электронная микроскопия / В.Я. Карупу. – К.: Вища школа, 1984. – 208 с.
7. Ланг Т.А. Как описывать статистику в медицине: руководство для авторов, редакторов и рецензентов / Т.А. Ланг, М. Сесик. – М.: Практическая медицина, 2011. – 480 с.
8. MacDougall J. Hypertrophy or Hyperplasia / J. MacDougall // The Encyclopedia of Sports Medicine. – 1992. – 420 p.
9. Grimby G. The ageing muscle / G. Grimby, B. Saltin // Clin. Physiol. – 1983. – Vol. 3. – P. 209–218.
10. Francis G.R. Muscle organization in *Caenorhabditis elegans*: Localization of proteins implicated in thin filament attachment and I-band organization / G.R. Francis, R.H. Waterston // J. Cell Biol. – 1986. – Vol. 101. – P. 1532–1549.
11. Сравнительная диагностическая ценность анализа скелетной мышцы и лимфоцитов при митохондриальных болезнях / В.С. Сухоруков, Р.Л. Нарциссов, С.В. Петричук [и др.] // Архив патологии. – 2000. – Т. 2 (62). – С. 19–21.
12. Exercise Increases Mitochondrial PGC-1 α Content and Promotes Nuclear-Mitochondrial Cross-talk to Coordinate Mitochondrial Biogenesis / Adeel Safdar, Jonathan P. Little, Andrew J. Stokl [et al.] // J. Biological Chemistry. – 2011. – Vol. 286 (12). – P. 10605–10617.
13. Литвак А.Л. Кровоснабжение скелетных мышц и потребление кислорода организмом человека при тренировке аэробной выносливости: автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.Л. Литвак. – Тверь, 2007. – 19 с.

В.А. Пастухова, Г.В. Лукьянцева, В.Г. Дуденко

СТРУКТУРНА ПЕРЕБУДОВА СКЕЛЕТНИХ М'ЯЗІВ ПІД ВПЛИВОМ ТРИВАЛИХ ФІЗИЧНИХ НАВАНТАЖЕНЬ

Різні види спортивної діяльності обумовлюють особливі вимоги до певних груп м'язів, які більшою мірою виконують характерну для даного виду спорту роботу. Тому у спортсменів різних спеціалізацій спостерігається неоднаковий розвиток скелетних м'язів, а відповідно, і їх силових якостей.

Ключові слова: м'язова система, м'язове навантаження, гіпертрофія м'язів.

V.A. Pastukhova, G.V. Lukyantseva, V.G. Dudenko

STRUCTURAL CHANGE OF THE SKELETAL MUSCLES UNDER THE INFLUENCE OF LONG-TERM PHYSICAL ACTIVITY

Different types of sporting activity are stipulated by the special requirements to the certain groups of muscles which in a greater measure execute characteristic for this type of sport work. Therefore the sportsmen of different specializations have different development of skeletal muscles, and accordingly, and their power qualities.

Key words: muscles system, muscles loading, hypertrophy of muscles skeleti.

Поступила 09.04.14