УДК 577.151.4

ФЕРМЕНТАТИВНЫЕ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ В ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Тамбовцева Р.В.

Российский государственный университет физической культуры спорта, молодежи и туризма (ГЦОЛИФК), Москва, e-mail: ritta7@mail.ru

В статье рассматриваются основные этапы метаболического преобразования ферментов энергетического метаболизма ЛДГ, СДГ, АТФазы миозина в мышечных волокнах различного типа человека. Показано, что в период от 20-й недели внутриутробного развития до 70 лет происходит постоянное изменение ферментативного профиля мышечной ткани. Наиболее интенсивные преобразование метаболических процессов наблюдается в пубертатный период. Дефинитивный тип мышечного волокна формируется только после завершения пубертатных процессов. Для этого этапа характерно увеличения доли и размера волокон типа IIB в смешанных мышцах конечностей и становление анаэробных источников энергообеспечения.

Ключевые слова: метаболизм, онтогенез, мышечные волокна, дети, подростки, юноши, ферменты

ENZYMATIC ENERGY CONVERSION MUSCLE TISSUE IN POSTNATAL ONTOGENESIS

Tambovtseva R.V.

Russian State University of Physical Culture, Sport, Youth and Tourism (GTsOLIFK), Moscow, e-mail: ritta7@mail.ru

The article deals with the main stages of the metabolic conversion of energy metabolism enzymes lactate dehydrogenase, SDG, ATPase activity of myosin in the muscle fibers of different type of person. It is shown, that in the period from the 20th week of fetal development up to 70 years there is a constant change in the enzymatic profile of muscle tissue. The most intense metabolic transformation occurs at puberty. Definitive type of muscle fiber is formed only after the pubertal process. This stage is characterized by increasing the proportion of the size and type IIB fibers mixed muscles of the limbs and the emergence of anaerobic energy sources.

Keywords: metabolism, ontogeny, muscle fibers, children, adolescents, youths, enzymes

Изменение энергетического обеспечения сократительной активности скелетных мышц – важное звено развития двигательных качеств в постнатальном онтогенезе, связанное со специализацией мышечных волокон [1, 2, 5, 6, 7]. Методика определения ферментов энергетического метаболизма лактатдегидрогеназы (ЛДГ) и сукцинатдегидрогеназы (СДГ) существенно дополняет оценку гистохимического профиля различных типов мышечных волокон по АТФазной активности миозина [3, 4].

Целью настоящего исследования явилось изучение преобразование ферментативного профиля мышечной ткани в онтогенезе человека.

Материалы и методы исследования

Исследованы двуглавая мышца плеча, трехглавая мышца плеча, медиальная головка четырехглавой мышцы бедра, камбаловидная мышца, диафрагма, длиннейшая мышца спины представителей мужского пола от 20-й недели внутриутробного развития до 70 лет жизни. На криостатных срезах толщиной 12 мкм выявляли активность СДГ, ЛДГ, АТФазы миозина.

Результаты исследования и их обсуждение

Показано, что на 20-й неделе внутриутробной жизни во всех исследованных шести мышцах мышечные волокна однородны и не проявляют никакой энергетической активности. Первые гистохимические различия появляются на 22–23 недели внутриутробного развития, причем эти изменения касаются только активности АТФазы миозина. Первые дифференцировочные процессы в мышечных волокнах наступают на 28 недели внутриутробного развития, причем наиболее интенсивно в мышцах верхних конечностях и диафрагме и несколько позже в четырехглавой мышце бедра и камбаловидной мышце. Проявляется данный процесс в усилении АТФазной активности миозина в окислительных мышечных волокон I типа. В этот же период впервые откладываются гранулы диформазана в МВI при выявлении активности окислительного фермента СДГ. При этом выявляются волокна как с высокой, так и с умеренной активностью фермента. Самая высокая активность СДГ отмечается в гигантских окислительных волокнах. Реакция на выявление активности ЛДГ в мышечных волокнах в данный возрастной период не проявляется. К рождению продолжает усиливаться окислительный потенциал во многих мышечных волокнах исследуемых мышц и количество

окислительных и недифференцированных мышечных волокон примерно равны.

С рождения до 2 лет жизни доля недифференцированных волокон снижается во всех исследованных мышцах, а окислительных увеличивается. К 2 годам в двуглавой мышце плеча, трехглавой мышце плеча, диафрагме, длиннейшей мышце спины и четырехглавой мышцы бедра из недифференцированных мышечных волокон формируются первичные гликолитические волокна, характеризующиеся низкой активностью СДГ, ЛДГ, АТФазы миозина и окислительно-гликолитические, у которых в небольшой степени выявляется как АТФазная, так и СДГ активность. В камбаловидной мышце недифференцированные волокна также превращаются в первичные гликолитические. От 2 до 7 лет соотношение мышечных волокон разного типа не изменяется.

С 4–5 лет жизни в двуглавой мышце плеча, трехглавой мышце плеча, диафрагме, длиннейшей мышцы спины, четырехглавой мышце бедра, камбаловидной мышце можно четко выделить мышечные волокна, различающиеся по морфометрическим и гистохимическим показателям: типы I, I-гигантские, IIA, IIB. В трехглавой мышце плеча и четырехглавой мышце бедра, судя по АТФазной активности миозина, относительное количество окислительно-гликолитических волокон значимо выше, чем в двуглавой мышце плеча, длиннейшей мышцы спины. Можно предположить, что такое несоответствие АТФазной и СДГ активности связано с неокончательной специализацией данных структур по гликолитическому типу энергообеспечения.

К 7 годам в различных мышцах в мышечных волокнах, приближающихся по энергетическому профилю к гликолитическим, усиливается активность ЛДГ, причем в четырехглавой мышце бедра этот процесс охватывает большее число волокон, чем в мышцах верхних конечностей, диафрагме, длиннейшей мышце спины и камбаловидной мышце. Вместе с тем, в этот же возрастной период в группе мышечных волокон I типа во всех мышцах увеличивается активность СДГ (3-й уровень активности). Усиление окислительной активности больше отмечается в мышцах верхних конечностях и камбаловидной мышце. Распределение уровней активности СДГ сдвинуто вправо. Между тем, в группе MBIIA в этот же возрастной период наибольшее относительное количество во всех исследованных мышцах занимают волокна со средней активностью реакции (2й уровень) – около 50%, а в группе MBIIB наибольшее содержание гранул диформазана приходятся на волокна со слабой активностью реакции (1-й уровень активности СДГ), причем их количество в четырехглавой мышце бедра и трехглавой мышце плеча достоверно выше, чем в двуглавой мышце плеча, длиннейшей мышце спины, диафрагме и камбаловидной мышце.

Таким образом, у мальчиков 7–8 лет мышечные волокна всех трех типов в основной своей массе имеют высокие окислительные возможности.

Возрастной интервал от 11 до 17 лет является очень важным в формировании различных типов мышечных волокон. В этот период во всех мышцах происходят мощные биохимические передифференцировки.

В возрасте 11–12 лет при выявлении активности АТФазы миозина относительное количество гликолитических и окислительно-гликолитических волокон увеличивается за счет снижения окислительных. Эти процессы больше выражены в четырехглавой мышце бедра. В этот период в различных типах мышечных волокон наблюдается заметное снижение активности СДГ и увеличение активности ЛДГ. В группе MBI происходит снижение окислительной активности. В группе MBIIA и MBIIB наблюдается значимое увеличение волокон с крайне низкой активностью СДГ (нулевой уровень). Однако в двуглавой мышце плеча и трехглавой мышце плеча в группе MBI, по-прежнему сохраняется большое относительное количество волокон с высокой активностью фермента (3-й уровень активности СДГ) ($84,5 \pm 1,3$; $83,8 \pm 1,31$). В четырехглавой мышце бедра наблюдается достоверное снижение ($P < 0,001$) относительного количества этих волокон ($33,6 \pm 1,70$). В группе MBIIA и MBIIB у 11–12-летних в трехглавой мышце плеча и четырехглавой мышце бедра (MBIIA: $8,5 \pm 1,3$; $23,2 \pm 1,23$; MBIIB: $42,6 \pm 0,77$; $40,7 \pm 0,56$) наблюдается, в отличие от двуглавой мышце плеча (MBIIA: 0; MBIIB: $8,36 \pm 0,26$), достоверное увеличение волокон с крайне низкой активностью фермента СДГ (нулевой уровень) ($P < 0,001$); достоверное снижение числа волокон со средней активностью (2-й уровень) в двуглавой мышце плеча ($40,3 \pm 1,70$), в трехглавой мышце плеча ($45,8 \pm 0,73$), в четырехглавой мышце бедра ($30,5 \pm 0,80$) по сравнению с 7–8-летним возрастом ($P < 0,001$).

К 14-летнему возрасту, процесс развития энергетики мышечных волокон значительно меняется. Интенсивность СДГ-активности в различных типах мышечных волокон во всех исследуемых мышцах вновь смещается в сторону увеличения

волокон с окислительным типом энергообеспечения. Так, в группе МВI увеличивается относительное количество волокон с крайне высокой активностью СДГ (4-й уровень), за счет снижения числа волокон со средней активностью СДГ (2-й уровень). Причем, количество мышечных волокон с максимальным содержанием гранул диформазана в четырехглавой мышце бедра (41,6 ± 0,90) достоверно выше (P < 0,001), чем в двуглавой мышце плеча (20,9 ± 1,31) и трехглавой мышце плеча (23,8 ± 1,33). Процесс увеличения окислительного потенциала мышечных волокон наблюдается и в группе МВIIA, при этом отмечается, по сравнению с 11–12-летними, значимое увеличение доли волокон с высокой интенсивностью реакции (3й уровень). Кроме того, в группе МВIIA происходит значительное снижение доли волокон с низкой активностью фермента (1й уровень). Между тем в группе МВIIB у 14-летних детей снижается доля неокрашенных структур (нулевой уровень активности) за счет увеличения во всех исследованных мышцах волокон с низкой и средней активностью СДГ (1-й и 2-й уровни активности). При этом значительно уменьшается относительное количество волокон с высокой активностью ЛДГ.

Таким образом, возраст 14 лет характеризуется сдвигом СДГ-активности в сторону больших значений, что характеризует увеличение окислительного потенциала во всех исследованных мышцах. Наиболее резкие изменения отмечаются в четырехглавой мышце бедра.

Вторая фаза перестроек скелетных мышц характеризующаяся проявлением черт дефинитивной организации мышечных волокон, отмечается в 17–18-летнем возрасте. При этом относительное количество волокон I типа снижается. Менее всего эти процессы затронули двуглавую мышцу плеча, где мышечные волокна I типа при выявлении активности АТФазы миозина составляют 41,2 %, и больше всего процессы изменения энергетического профиля мышечных волокон наблюдаются в четырехглавой мышце бедра, где число волокон окислительного типа составляют лишь 22,6 %. В то же время, в трехглавой мышце плеча и четырехглавой мышце бедра резко увеличивается количество гликолитических мышечных волокон. В четырехглавой мышце бедра их относительное количество составляет 48 %, в трехглавой мышце плеча – 35,1 %. В камбаловидной мышце и в длиннейшей мышце спины к 17 годам гликолитические мышечные волокна последовательно трансформируются в окислительно-гликолитические и окислительные МВ. При выявлении активности СДГ в этом возрасте кривые распределения интенсивности реакции в четырехглавой мышце бедра и трехглавой мышце бедра сдвинуты влево. В группе мышечных волокон гликолитического типа происходит значительное увеличение относительного количества волокон с крайне низкой активностью фермента (нулевой уровень). В четырехглавой мышце бедра эти волокна составляют 99,1 ± 0,39 %, а в трехглавой мышце плеча – 65,3 ± 1,32 %.

Однако эти изменения мало коснулись двуглавой мышцы плеча, в которой распределение активности фермента почти не изменились. В камбаловидной мышце и длиннейшей мышце спины к 17 годам наблюдается снижение активности гликолитических ферментов и рост окислительного потенциала. Белые мышечные волокна постепенно трансформируются в красные, то есть данные мышцы становятся полностью окислительными.

Таким образом, в период полового созревания происходит постоянная перестройка энергетического потенциала мышечного волокна. Имеется лишь относительно небольшое количество мышечных волокон типа I (18–20 %), которые действительно являются стабильными структурами. Между тем, волокна типа IIA и IIB постоянно меняют свой энергетический профиль. Причем волокна типа IIA представляют из себя «камбиальный слой». Имеется очень большое разнообразие волокон данного типа с высокой, средней, низкой активностью исследуемых ферментов. При этом если выявление активности АТФазы миозина в кислой среде показывает нам, в основном, три варианта мышечных волокон, а в щелочной – два, то при выявлении активности СДГ – несколько. Волокна, имеющие одну и ту же окраску при выявлении активности АТФазы миозина, могут характеризоваться разной сукцинат- и лактатдегидрогеназной активностью. По-видимому, наличие этого большого «камбиального слоя» и обеспечивает высокие адаптационные возможности мышечной ткани любого живого организма.

Возрастные изменения окислительного потенциала значительно больше выражены в четырехглавой мышце бедра по сравнению с мышцами верхних конечностей. Между тем, трехглавая мышца плеча оказалась более изменчива по сравнению с двуглавой мышцей плеча, характеристики которой в исследуемом возрастном диапазоне остаются довольно стабильными. Необходимо акцентировать внимание на том, что только в мышечных волокнах дефинитивного типа устанавливаются обычное для мышц

взрослых распределение активности окислительных ферментов: СДГ-активность хорошо выражена только в волокнах I типа, в волокнах типа IIA она заметно снижается, и самые минимальные значения активности фермента имеется в волокнах типа IIB.

Таким образом, процесс созревания структуры и энергетики мышечных волокон происходит не одномоментно, а поэтапно в течение длительного периода онтогенеза. Основные постнатальные перестройки энергетики мышечных волокон происходят в период полового созревания [1, 3]. Фаза активации окислительного энергообеспечения сменяется фазой ускоренного роста волокон II типа с увеличением возможностей анаэробно-гликолитических источников [2, 3, 6].

К 70 годам во всех исследуемых мышцах происходит значительное увеличение доли волокон I и IIA типа, в связи с трансформацией волокон типа IIB > IIA > I. Однако данные изменения наблюдаются только при выявлении активности АТФазы миозина. При выявлении активности СДГ многие волокна становятся окислительно-гликолитическими, что говорит о снижении энергетического потенциала мышечных волокон. Во всех мышцах в этот период уменьшается площадь поперечного сечения всех мышечных волокон и возникают деструктивные изменения, причем первыми подвергаются аутолизу волокна I типа с окислительным типом энергообеспечения.

Таким образом, онтогенез смешанных мышц можно разделить на несколько возрастных периодов:

Выводы

1. Формирование миотрубки (начального волокна). В период эмбрионального развития из миотрубки структурируются однородные недифференцированные мышечные волокна с «эмбриональным» миозином и полинейрональной иннервацией.

2. Становление нервно-мышечных единиц. В части мышечных волокон «эмбриональный» миозин заменяется «промежуточным», в последующем из них формируются волокна I типа с «медленным» миозином. У человека этот период начинается на 22–23 недели внутриутробного развития.

3. Дифференцировка первичных волокон. В остальных мышечных волокнах начинают формироваться волокна II типа, сначала с «промежуточным», а затем с «быстрым» миозином. Формирование нейромоторных единиц с волокнами типа IIA и IIB завершается к возрасту 4–5 лет.

4. Дифференцировка волокон II типа. На следующем этапе развития начинает перестраиваться креатинкиназная система мышечных волокон, что приводит к стабилизации мышечной энергетики. У человека соответствующие изменения происходят в возрасте 4–6 лет на фоне полуростового скачка.

5. Предпубертатная передифференцировка. Возраст 6–11 лет является относительно устойчивым периодом с постепенным увеличением рабочих (особенно аэробных) возможностей двигательной системы. Этот период завершается передифференцировкой, которая ведет к активизации анаэробной энергопродукции.

6. Первая пубертатная (гипофизарная) передифференцировка. У подростков-мальчиков этот возраст 12–15 лет. На этом этапе происходит изменение волоконной композиции смешанных мышц с кратковременным увеличением доли волокон с «медленным» или «промежуточным» миозином, а также ускорение скорости роста волокон II типа.

7. Вторая пубертатная (тестикулярная) передифференцировка. У юношей после 15 лет начинается формирование мышечных волокон дефинитивной организации и их усиленный рост. Для этого этапа характерно значительное увеличение доли и размера волокон типа IIB в смешанных мышцах конечностей и становление анаэробно-гликолитического и фосфогенного источников энергообеспечения.

Список литературы

1. Корниенко И.А., Сонькин В.Д., Тамбовцева Р.В. Возрастное развитие энергетики мышечной деятельности. Сообщение 1. Структурно-функциональные перестройки // Физиология человека. – 2005. – Т. 31, № 4 – С. 402–406.

2. Корниенко И.А., Сонькин В.Д., Тамбовцева Р.В. Эндогенные и экзогенные факторы, влияющие на развитие энергетики скелетных мышц. Сообщение 3 // Физиология человека. – 2007. – Т. 33, № 5 – С. 118–124.

3. Резвяков Н.П. Общие закономерности дифференцировки и пластичности скелетных мышц: автореф. дис. ... д-ра мед. наук. – Казань, 1982. – 33 с.

4. Рехачева И.П. Возрастные особенности активности некоторых ферментов в развивающихся мышечных волокнах // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1981. – Т. 81, № 10 – С. 77–88.

5. Сонькин В.Д., Тамбовцева Р.В. Развитие мышечной энергетики и работоспособности в онтогенезе. – М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2011. – 365 с.

6. Тамбовцева Р.В. Биохимические особенности онтогенетического развития энергообеспечения мышечной деятельности // Новые исследования. – 2014. – № 1. – С. 67–74.

7. Тамбовцева Р.В. Влияние полового созревания на формирование биоэнергетики мышечной деятельности мальчиков школьного возраста // Новые исследования. – 2015. – № 1. – С. 50–55.