

Staron, R.S. Human Skeletal Muscle Fiber Type Adaptability to Various Workloads / R.S. Staron, R.S. Hikida, F.C. Hagerman, G.A. Dudley, T.F. Murray //The Journal of Histochemistry and Cytochemistry, 1984.— Vol. 32.— No 2.— pp.146-152.

АДАПТАЦИЯ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ МЫШЕЧНЫХ ВОЛОКОН К НАГРУЗКАМ РАЗЛИЧНОЙ НАПРАВЛЕННОСТИ

Кафедра зоологических и биомедицинских наук, Ирвин Холл, Университет Огайо, Афины,
штат Огайо 45701

РЕЗЮМЕ

При помощи биопсии взяты образцы из широкой латеральной мышцы бедра трех групп людей: контрольной, тяжелоатлетов, и бегунов. Группа бегунов оказалась уникальной группой по отношению к переменным измерения (низкая масса тела и процент жира в организме, и высокий объем потребления кислорода). Кроме того, гистохимический анализ образцов биопсии показал, что у бегунов было высокое процентное содержание МВ I и ПС типа, чем у групп контроля и у тяжелоатлетов. Используя криостатический метод поиска, каждое из волокон определено гистохимически, затем анализировано морфометрически с помощью электронного микроскопа. Результаты измерения процентного объема митохондрий показали сильную взаимосвязь между АТФазой и окислительной способностью типов волокон для всех трех групп таким образом, что окислительная активность будет ранжирована I > IIА > IIВ. Независимо от типа волокна, существуют значительные различия между группами в отношении количества митохондрий мышечного волокна (бегуны > тяжелоатлеты > контроль) и содержания липидов (бегуны > контроль > тяжелоатлеты). У тяжелоатлетов содержание митохондрий больше, чем у контрольной группы. Можно предположить, что отсутствие активности способствует низкому процентному содержанию митохондрий и высокому проценту МВ IIВ типа.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА:

Типы мышечных волокон человека, морфометрический анализ, спортсмены

ВВЕДЕНИЕ

До недавнего времени, ультраструктурные исследования адаптации типов мышечных волокон человека к различным нагрузкам проводились с помощью косвенных методов (Kiessling et al., 1975; Orlander et al., 1977; Prince et al., 1981). Так как скелетные мышцы человека состоят из нескольких типов волокон (Jonson et al., 1973; Edgerton et al., 1975), трудно охарактеризовать эти типы волокон ультраструктурно. Применяя криостатический метод определения состава скелетных мышц человека, различные типы мышечных волокон, смешанные в мышце, могут быть собраны гистохимическим способом, а затем проанализированы морфометрическим методом посредством электронной микроскопии (Ingjer, 1979a; Sjostrom et al., 1982a; Staron et al., 1983). В настоящем исследовании мы использовали эту технику для характеристики и сравнения нормальных типов мышечных волокон у нетренированных лиц, тяжелоатлетов и бегунов, тренированных на выносливость.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Испытуемые

Данные были получены от 20 человек, разделенных на три группы: контрольную (5), тяжелоатлеты (7), и бегуны (8). Нетренированные люди вели чрезвычайно малоподвижный образ

жизни, не имея регулярной физической активности. И тяжелоатлеты и бегуны были дисциплинированными спортсменами, тренировались 4-6 дней в неделю в течение не менее 3 лет. Тяжелотлеты, (в том числе два тяжелоатлета – призеры соревнований и один бодибилдер высокого уровня) не включали в тренировку аэробные упражнения любого рода. Точно так же, бегуны (имеется в виду время пробегания марафона = 159 мин.) не включали силовую тренировку нижних конечностей в их ежедневную тренировку. Широкая латеральная мышца бедра была выбрана для этого исследования из-за ее доступности, распределения типов волокон, и участие как в тренировке тяжелоатлетов (приседания, жимы ногами, и т.д.), так и у бегунов (бег на возвышенность). Некоторые из этих данных были ранее опубликованы (Dudley et al., 1983; Staron et al., 1983). Антропометрические и соответствующие метаболические данные приведены в таблице 1.

Таблица 1.

Физические данные и соответствующие метаболические измерения

Группы	Возраст, лет	Рост, см	Вес, кг	%BF*	МПК мл/кг мин
Контрольная группа					
1	20	178,0	82,9	18,1	46,1
2	38	185,4	109,8	21,0	-
3	36	176,5	72,5	20,3	31,6
4	19	175,7	65,0	9,0	47,3
5	32	184,0	86,5	25,7	40,6
Среднее	29	179,9	83,3	18,8	41,4
Тяжелотлеты					
1	20	181,5	84,1	11,7	45,7
2	21	169,0	72,6	11,7	46,9
3	21	182,0	94,6	13,3	51,1
4	31	170,0	86,5	10,9	44,5
5	21	168,0	102,0	25,5	39,3
6	26	169,0	57,5	13,3	-
7	28	176,5	92,5	21,9	34,9
Среднее	24	173,7	85,7	15,5	43,7
Бегуны					
1	25	175,0	62,0	10,9	65,0
2	26	170,5	61,3	11,3	63,1
3	27	180,5	69,7	10,5	-
4	22	165,5	58,5	5,5	61,2
5	27	173,5	70,6	6,2	59,5
6	37	186,7	67,6	10,1	55,4
7	26	177,8	65,5	9,0	56,9
8	31	163,0	60,9	11,3	56,2
Среднее	28	174,0	164,5 ++	9,4 +	59,6 ++

Примечание: + – значительно отличается ($p < 0,05$). ++ – значительно отличается ($p < 0,01$).

% BF – Процент жира

Физические и метаболические данные

Формула Brozek et al., (1963) была использована для вычисления процента жира из расчета удельного веса (через гидростатическое взвешивание) и остаточной емкости легких (Wilmore et al., 1980). Каждый испытуемый выполнял тест на возрастающую нагрузку максимального потребления кислорода (МПК) на велосипедном эргометре фирмы Monark (см. Dud-

ley et al., 1983). Скорость вращения педалей была 60 об/мин при нагрузке 30 Вт на первую минуту. Рабочая нагрузка впоследствии снижалась на 30 Вт в минуту до момента, пока не нарушался ритм. Поглощение кислорода за минуту было определялось полуавтоматической системой (Wilmore и Costill, 1974). МПК определялся как максимальный уровень потребления кислорода с увеличением рабочей нагрузки.

Подготовка образцов

Образцы мышцы были взяты посредством биопсии из поверхностной части латеральной широкой мышцы бедра у 20 исследуемых, используя технику биопсийной иглы Bergstrom (1962) с изменениями, внесенными Evans et al. (1982). Данные о распределении типов волокон в широкой латеральной мышце различаются (Lexell др, 1983; Nygaard и Sanchez, 1982; Edgerton и др., 1975; Johnson и др., 1973); однако были приняты меры, чтобы наиболее точно определить идентичную локацию для биопсии у всех испытуемых. Повторные биопсии (по крайней мере, одна на группу) показали бессистемные и незначительные изменения в распределении типов волокон. Кроме того, биопсия из икроножной мышцы трех бегунов содержала аналогичное распределение типов волокон, как и в латеральной широкой мышце (Green и др., 1981).

Образцы мышц были помещены в трагакант, и охлаждены в изопентане до -160°C жидким азотом. Серийные срезы (10- μm толщиной) были вырезаны на криостате (American Optical Buffalo, NY) при -20°C и помещены на стекла для гистохимического анализа. Этот анализ состоял из пробирного анализа для оценки активности миофибриллярной АТФазы при рН 4,3, 4,6, и 10,4 (Brooke и Kaiser, 1970; Staron et al., 1983). Типы мышечных волокон были разделены на четыре группы (типы I, IIA, IIB, IIC) на основании устойчивости или лабильности их АТФазы в преинкубационной среде (Рисунок 1). Тип I (медленно-сокращающиеся) волокна были стабильны в кислотных диапазонах, но лабильны при рН=10,4. МВ IIA типа показали обратную картину. Все волокна, которые были стабильными при рН 10,4 и 4,6, но нестабильны при 4,3 рН были классифицированы как тип IIB. Типы волокна IIAВ (см. Staron et al., 1983) были сгруппированы в зависимости от типа IIB волокон. Остальные волокна были классифицированы как IIC, стабильные во всем диапазоне рН (хотя были волокна с различными уровнями интенсивности окрашивания). Значения площади поперечного сечения по меньшей мере 25 волокон на каждый тип волокна мышечного образца определяли используя Keuffel и Essen (Morristown, NJ) компенсационный полярный планиметр, направленный при 200-кратном увеличении. Данные поперечного сечения не были зарегистрированы, если не набиралось 25 волокон каждого типа волокна в образце.

Периодически выполнялись срезы толщиной 40-50 μm и подготавливались для электронного микроскопа (Lngjer, 1977; Eisenberg и Kuda, 1977). Эти толстые замороженные срезы сразу помещали в охлажденный ($2-4^{\circ}\text{C}$) реактив Карновского в (2% формальдегид и 2,5% глутарового альдегида в 0,1 М фосфатного буфера, 7,1 рН) и фиксировали в течение 2 часов. Затем промывали в фосфатно-буферной сахарозе, фиксировали в OsO_4 на час при 4°C в обезвоженном этаноле, и передавались для заключения Epon и Analdite. Тонкие образцы были нарезаны ультрамикротом Reichert OM U2, закрепленным на медную решетку с прорезями, с поддержкой съемки, противопоставлены уранилацетату и цитрату свинца и исследованы в электронном микроскопе Zeiss EM 109.

Морфометрический анализ

Волокна, выявленные гистохимическим анализом, были исследованы с помощью электронно-микроскопических методов (Weibel et al., 1966; Eisenberg and Kuda, 1975). Три-четыре микрофотографии на каждое волокно были сделаны при увеличении в 8000 раз. Анализ пяти волокон на определение типа волокна одного физического лица, состоял в общей сложности почти из 300 проанализированных волокон. Микрофотографии были закодированы, чтобы со-

хранить анонимность, процентный объем из митохондрии и капель триглицерида были определены в сечениях в сердцевине волокна (исключая субсарколемные скопления).

Статистический анализ

Двусторонний дисперсионный анализ (ANOVA) был задействован для всех данных. Угловое преобразование было сделано от процентного содержания в объеме митохондрий и капель триглицерида перед выполнением анализа ANOVA этих параметров. Значительные различия между значениями всех переменных были определены с использованием апостериорного теста Student-Newman-Keuls.

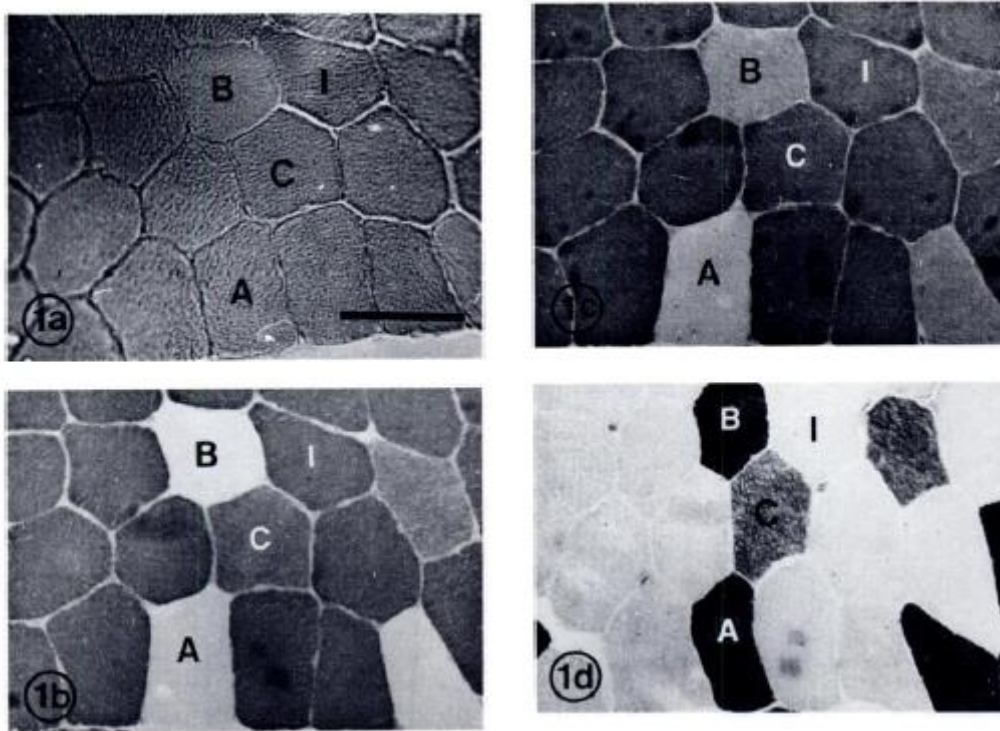


Рис. 1. (a-d) Поперечные сечения скелетных мышечных человека. (a) Толстые разрезы (40-50 мкм) срезанные на криостате, зафиксированные, обезвоженные, и вложенные в Epon-Araldite. (b-d) Тонкие срезы (10 мкм) анализированные для оценки активности миофибрилярной АТФазы при различных значениях pH предварительной инкубации: (b) = 4,3, (c) = 4,6 (d) = 10,4. Буквы А, В, С, и I представляют типы волокон ПА, ПВ, Пс, и I, соответственно. Толщина линии 100 мкм

РЕЗУЛЬТАТЫ

Согласно различным значениям, бегуны были уникальной группой (низкий вес тела и процент жира в организме, и высокий уровень МПК), Таблица 1. Распределение типов волокон показало более высокий процент МВ I типа и ПС типа у выносливых тренируемых испытуемых по сравнению с тяжелоатлетами и нетренированными лицами (Таблица 2). Четверо человек (трое нетренирующихся и один тяжелоатлет) имели нестандартное распределение типов волокон. Тип ПВ волокна составил 64,5% из всех образцов биопсии. Эти данные были получены в предыдущей работе (Staron et al., 1983).

Поперечные сечения трех типов волокон (I, ПА и ПВ) были одинаковы для бегунов и нетренирующихся (Таблица 3). Однако волокна ПА типа в мышцах тяжелоатлетов были значительно крупнее, чем у любого нетренирующегося и у бегунов. Они были также крупнее, чем МВ I типа и ПВ типа.

Гистохимически выявленные типы волокон были исследованы ультраструктурно с помощью стереологического метода. С препаративной техникой, которую мы использовали, целостность клетки хорошо сохраняется для ультраструктурного исследования (рис. 2). Митохондрии и липидные капли оказались нормальными. Объемная плотность (%) митохондрий значительно отличается между типами I, IIA, и IIB (I>IIA>IIB) волокон для всех трех групп испытуемых (Таблица 4). Волокна данного типа у бегунов и тяжелоатлетов содержали значительно более высокое количество митохондрий, чем волокна группы контроля. У тяжелоатлетов и бегунов имелось похожее процентное содержание митохондрий в мышечных волокнах IA типа и IIB типа.

Таблица 2

Распределение МВ различных типов, %

	I	IIA	IIB	IIC	n
Контроль					
1	34,7	49,6	15,7	0,0	427
2	13,4	21,8	64,8	0,0	627
3	15,0	8,2	76,8	0,0	607
4	23,3	76,2	0,5	0,0	206
5	28,8	12,8	58,4	0,0	541
Среднее	23,1(9,0)	33,7 (28,7)	43,2 (33,2)	0,0 (0,0)	482
Тяжелоатлеты					
1	31,5	42,1	25,6	0,8	387
2	45,6	43,5	10,4	0,5	643
3	37,9	36,0	26,1	0,0	261
4	59,3	40,5	0,0	0,2	830
5	20,7	21,4	57,7	0,2	646
6	30,2	54,9	14,7	0,2	572
7	42,1	39,4	18,3	0,2	837
Средние	38,2 * (12,5)	39,7 (10,0)	21,8 (18,2)	0,3 (0,3)	597
Бегуны					
1	70,5	20,8	5,3	3,4	379
2	76,7	15,6	0,0	7,7	506
3	59,5	21,6	11,4	7,5	914
4	58,0	31,4	3,0	7,6	761
5	59,2	28,6	2,1	10,1	898
6	77,1	22,4	0,2	0,3	1048
7	71,7	25,2	0,0	3,1	1000
8	72,7	21,3	5,7	0,2	877
Среднее	68,2+ + (8,0)	23,4 (4,9)	3,4 ** (1,9)	5,0 + + (3,7)	798

Примечание n – количество волокон. В скобках () указано стандартное отклонение. Значительные отличия от группы контроля: * – $p < 0,05$, ** – $p = 0,01$. Значительно отличается от тяжелоатлетов и группы контроля: + + – $P < 0,01$.

Содержание липидов было выше ($P < 0,01$) во всех трех типах волокон у бегунов, чем в группе контроля и у тяжелоатлетов, за исключением МВ IIB типа в группе контроля (Таблица 4). Количество липидов значительно отличалось ($p < 0,05$) между тремя различными типами волокон в группе бегунов (I>IIA> IIB), а также между медленно сокращающимися (МВ I типа) и быстро-сокращающимися (МВ IIA и IIB типов) у тяжелоатлетов. Процентный объем липидов в волокнах IIA типа у тяжелоатлетов и в группе контроля также был различным ($p < 0,05$). Независимо от типа волокна, три группы значительно отличались процентным объе-

мом содержания митохондрий (бегуны > тяжелоатлеты> контроль) и процентным объемом липидов (бегуны > контроль > тяжелоатлеты) (таблица 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Для классификации типов мышечных волокон в скелетных мышцах человека были использованы два способа. Первый основан оценке содержания окислительных ферментов, второй – по активности миофибриллярной АТФ-азы (см Saltin et al., 1977). Из-за наложения окислительных ферментативных компонентов между типами волокон, классификации двух систем не совместимы (Sjogaard et al., 1978; Reichmann и Pette, 1982). Тем не менее, в нашем исследовании была установлена тесная взаимосвязь между активностью АТФазы и окислительной способностью, если волокна рассматривать как группы (I>IIA>IIB) (таблица 4). Это было продемонстрировано биохимически (Essen et al., 1975.); по семиквантитативному определению содержания митохондрий (Ingjer, 1979a, b); косвенно с помощью структуры М-полосы (Sjostrom и др., 1982b; Angquist и Sjostrom, 1980); и стереологическим способом по гистохимически определенным волокнам (Staron и соавт., 1983). Тем не менее, способ классификации МВ по активности АТФазы, также может быть упрощением пластичности скелетных мышц млекопитающих. Изменение среды рН предварительной инкубации дает множество подтипов волокон: IС, IАС, IА, IАВ, и IВ. Пожалуй, нецелесообразно использовать такое большое количество типов волокон но, они могут отражать превращения, происходящие в результате количества и вида их вовлечения в мышце.

Группа бегунов в нашем исследовании имела значительный процент содержания МВ I типа (среднее значение = 68,2%), по сравнению с другими двумя группами. Это было хорошо задокументировано для бегунов на длинные дистанции (Prince et al., 1976; Costill et al., 1976; Gollnick et al., 1972). Является ли преобладание МВ I типа у этих выносливых спортсменов индуцируемым посредством тренировок или генетически предопределено – требует дополнительных исследований. В то время как большинство данных поддерживают утверждение не конвертируемости между типами I и II МВ у людей (см. Gollnick, 1982), несколько исследований показали, преобразование между этими двумя типами волокон (см. Howald, 1982).

Таблица 3
Средние значения площади поперечного сечения (стандартная погрешность)

	I	IIA	IIB	IC
Контроль	4730 (927)	6860 (1754)+	6184 (2327)	-
Тяжелоатлеты	5290 (647) ++	9111 (2137)	6743 (611) +	-
Бегуны	4943 (1116)	4555 (1331) ++	4378 (1785)	4868 (1055)

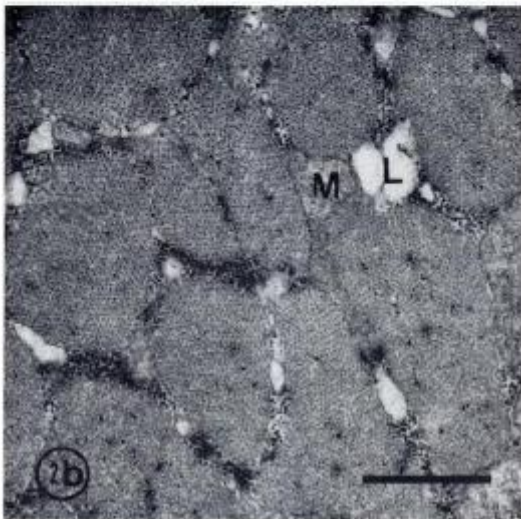
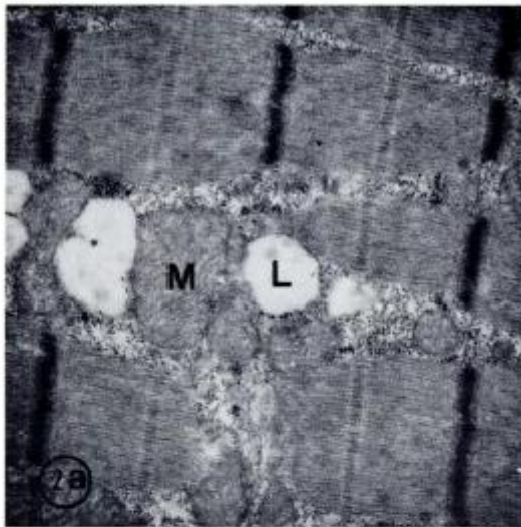
Примечание: Площадь измеряется мкм². Значительно меньше, чем у тяжелоатлетов МВ IIA типа: + p <0,05, ++ p <0,01.

Хотя это не наша инициатива на основе данного исследования поперечного сечения делать выводы о возможном преобразовании между медленными и быстрыми сокращающимися волокнами, но интересно отметить, что у бегунов в исследовании, увеличивался процент МВ IC типа (5,0%). Обычно, МВ IC типа составляет 0-2% от общего количества волокон в мышцах человека (Dubowitz and Brooke, 1973). Эти волокна были названы IC-IIA (Ingjer, 1979a, б), недифференцированные или неклассифицированные (Saltin et al., 1977; Dubowitz и Brooke, 1973), или промежуточные (Schantz et al., 1982) волокна. Было предположено, что в здоровой мышце выносливых спортсменов, они играют роль во взаимопревращении между типами I и волокон II (Jansson et al., 1978; Schantz et al., 1982).

Существует суждение, что трансформация происходит в быстросокращающихся МВ скелетных мышцах человека, как с интенсивной тренировкой на выносливость (IIB→IIA) (Jansson и Kaijser, 1977; Anderson и Henriksson, 1977; Greenet и др., 1979) и иммобилизации

(IIA→IIB) (Haggmark, 1979). Это, казалось бы, объясняет низкий процент IIB волокон у выносливых спортсменов и высокий процент IIB волокон у малоподвижных лиц. Costill et al., (1976) показали, положительное отношение между МПК и процентным содержанием MB I типа. Точно так же, наше исследование показывает отрицательную корреляцию между процентом MB II типа и МПК ($r = -0,728, P < 0,01$).

Объемная плотность митохондрий (%) в мышечных волокнах IIB типа у бегунов и тяжелоатлетов была одинаковой, но значительно выше, чем в контрольной группе. Похоже, что MB IIB типа могут быть в первую очередь гликолитическими, и после тренировки могут развивать высокую окислительную способность, не нарушая общую иерархию метаболического потенциала ($I > IIA > IIB$). Тем не менее, должна быть некоторая точка, в которой происходит изменение молекулы миозина в быстро сокращающихся MB.



Эксперименты на истощение гликогена у людей показали, что рекрутирование MB IIB типа зависит от интенсивности и продолжительности упражнений (Essen, 1978; Green, 1978; Thomson et al., 1979). Мышцы тяжелоатлетов подвергаются высокой интенсивности, почти максимальным сокращениям, и у этой группы спортсменов можно было бы ожидать значительный процент MB IIB типа. Тем не менее, тяжелоатлеты в нашем исследовании не имеют значительно более высокий процент MB IIB типа, чем контроль. Кроме того, у пауэрлифтеров, как оказалось, преобладают MB IIA типа (на 32,8% крупнее, чем те же волокна у группы контроля). Аналогичным образом, Costill и соавт. (1979) обнаружили увеличение площади IIA/I и IIA/IIB типов MB после силовой тренировки. Вполне может быть, что кумулятивный эффект от силовых упражнений, включает большее вовлечение MB IIA типа, чем I или IIB типа.

В долгосрочном исследовании, MacDougall et al., (1979) обнаружили корреляцию между снижением процента объемной плотности митохондрий и увеличением площади быстро сокращающихся волокон в тяжелых силовых тренировках.

Рисунок 2 (а, б). Электронные микрофотографии гистохимически определенных медленных мышечных волокон человека (полученные, как описано в Методах), демонстрирующие измерение окислительных компонентов. (а) Прямо-продольный разрез. (б) Поперечное сечение. М = митохондрия, L = липиды. Полоса = 1 мкм.

Процент объемной плотности митохондрий в нашем исследовании был значительно больше у тяжелоатлетов, чем в контрольной группе (сравнивались как конкретные типы волокон, так и все волокна вместе). Это несоответствие может быть связано с использованием косвенного метода (MacDougall et al., 1979) в отличие от прямого (настоящее исследование) морфометрического анализа, или, возможно, с низким уровнем активности группы контроля в нашем исследовании. Тем не менее, МПК в двух группах было одинаково. Как и ожидалось,

силовые тренировки были связаны с увеличением активности анаэробных АТФ-генерирующих систем мышцы (Thorstensson et al., 1976; Costill et al., 1979). Силовые тренировки также могут увеличить аэробную производительность АТФ (Costill et al., 1979) и увеличить краткосрочную выносливость без соответственного увеличения МПК (Hickson et al., 1980). Таким образом, может быть, бездействие способствует низкой объемной плотности митохондрий и высокому проценту МВ ПВ типа, что наблюдалось у контрольной группы.

Таблица 4

Средние значения морфометрических данных

	I	IIA	IIIB	IC
Контроль				
Объем митохондрий%	3,04 (0,94) ^{++**}	2,25 (0,75) ^{++ **}	1,62 (0,55) ^{++**}	
Объем липидов%	0,29 (0,23)	0,22 (0,23) [*]	0,13 (0,16)	
n	25	25	20	
Тяжелоатлеты				
Объем митохондрий%	4,11 (1,13) ⁺⁺	3,01 (0,87) ^{**}	2,21 (0,72) ⁺⁺	3,43 (1,80) ^{**}
Объем липидов%	0,24 (0,30) ^{++**}	0,13 (0,19) ^{**}	0,05 (0,09) ^{**}	0,10 (0,12) [*]
n	35	35	30	4
Бегуны				
Объем митохондрий%	4,43 (0,94) ⁺	3,94 (1,31)	2,37 (1,19) ⁺⁺	4,64 (0,96) ⁺
Объем липидов%	0,82 (0,64) ⁺	0,53 (0,39)	0,26 (0,36) ⁺	0,53 (0,51)
n	40	39	16	28

Примечание: * – значимые отличия от типа волокна A + = p < 0,05. ++ = P < 0,01. Значимые отличия от того же типа волокна в нижних группах: * – (p < 0,05), ** – (p < 0,01). n – количество волокон. В скобках () – стандартное отклонение

Это не удивительно, что объемная плотность липидов (%) у бегунов была значительно больше, чем у тяжелоатлетов и в группе контроля. Запасы триглицерида – это важный внутримышечный субстрат для тренировок на выносливость (Essen et al., 1977; Lithell et al., 1979). Трудно интерпретировать различия в объемной плотности липидов (%) между тяжелоатлетами и группой контроля. Это может быть просто погрешность выборки, так как распределение липидов в волокне обычно варьируется, и многие из волокон у пауэрлифтеров содержали 0% липидов (как определено в соответствии с нашими морфометрическими методами).

В заключение хотим сказать, что эти данные демонстрируют важную ультраструктурную взаимосвязь между окислительной способностью (содержание митохондрий и липидов) и типом мышечного волокна человека (I > IIA > IIIB), что сохраняется с различными схемами тренировок. Процентное содержание митохондрии внутри МВ типов I, IIA, и IIIB было значительно больше у тяжелоатлетов и бегунов, по сравнению с нетренированными людьми. Таким образом, силовые упражнения (которые в значительной степени могут опираться на МВ IIA типа) могут способствовать увеличению окислительной способности мышечных волокон без существенного влияния на МПК. В отличие от этого, в волокнах мышц контрольной группы было отмечено низкое процентное содержание митохондрий во всех трех типах волокон и высокий процент МВ IIIB типа, вероятно, в результате низкого уровня активности этой группы.

Групповые итоги для морфометрических данных *

Показатель	Контроль	Тяжелоатлеты	Бегуны
Объем митохондрий%	2,35 (0,96)	3,16 (1,22)	4,06 (1,30)
Объем липидов%	0,22 (0,22)	0,14 (0,23)	0,59 (0,54)
n	70	104	123

*Все данные значимо отличаются друг от друга ($P < 0,01$).

n = количество волокон. () = Стандартное отклонение.

Благодарности

Авторы благодарят Mike Wigal за техническую помощь в сборе физических и метаболических данных, и доктора Jon'a Wairo и Joseph'a Steinmetz за их помощь в статистических анализах. Особая благодарность тем людям, которые были волонтерами для этого исследования.

ЛИТЕРАТУРА

1. Anderson P, Henniksson J (1977): Training-induced changes in the sub groups of human type II skeletal muscle fibres. *Acta Physiol Scand* 99: 123
2. Angquist K-A, Sjostrom (1980): Intermittent claudication and muscle fiber fine structure: morphometric data on mitochondrial volumes. *Ultrastruct Pathol* 1:461
3. Bergstrom J (1962): Muscle electrolytes in man. *Scand J Clin Lab Invest* 14(Suppl)68: 1
4. Brooke MH, Kaiser KK (1970): Three "myosin ATPase" systems: the nature of their pH lability and sulfydry dependence. *J Histochem Cytochem* 18:670
5. Brozek J., Grande F., Anderson J., Keys A. (1963): Densitometric analysis of body composition: revision of some quantitative assumptions. *Ann NY Acad Sci* 10: 1-13
6. Costill DL, Coyle EF, Fink WF, Lesmes GR, Witzmann FA (1979): Adaptations in skeletal muscle following strength training. *J Appl Physiol* 46:96
7. Costill DL, Fink WJ, Pollock ML (1976): Muscle fiber composition and enzyme activities of elite distance runners. *Med Sci Sports* 8:96
8. Dubowitz V. Brooke MH (1973): *Muscle Biopsy: A Modern Approach*. WB Saunders LTD. London, p 51
9. Dudley GA, Staron RS, Murray TF, Hagerman FC, Luginbuhl A (1983): Muscle fiber composition and blood ammonia levels after intense exercise in humans. *J Appl Physiol*, 54:582
10. Edgerton VR, Smith JL, Simpson DR (1975): Muscle fiber type populations of human leg muscles. *Histochem J* 7:259
11. Eisenberg BR, Kuda AM (1975): Stereological analysis of mammalian skeletal muscle. II. White vastus lateralis muscle of the adult guinea pig. *J Ultrastruct Res* 54:176
12. Eisenberg BR, Kuda AM (1977): Retrieval of cryostat sections for comparison of histochemical and quantitative electron microscopy in a muscle fiber. *J Histochem Cytochem* 25:1169
13. Essen B (1978): Glycogen depletion of different fibre types in human skeletal muscle during intermittent and continuous exercise. *Acta Physiol Scand* 103:446
14. Essen B, Hagenfeldt L, Kaijsen L (1977): Utilization of blood-borne and intramuscular substrates during continuous and intermittent exercise in man. *J Physiol* 265:489
15. Essen B, Jansson E, Henriksson J, Taylor AW, Saltin B (1975): Metabolic characteristics of fibre types in human skeletal muscle. *Acta Physiol Scand* 95:153
16. Evans WJ, Pinney SD, Young VR (1982): Suction applied to a muscle biopsy maximizes sample size. *Med Sci Sports* 14:101
17. Gollnick PD (1982): Relationship of strength and endurance with muscle structure and metabolic potential. *Int J Sports Med* 3:26
18. Gollnick PD, Armstrong RB, Saubert CW IV, Piehl K, Saltin B (1972): Enzyme activity and fiber composition in skeletal muscle of untrained and trained men. *J Appl Physiol* 33:3-12

19. Green HJ (1978): Glycogen depletion patterns during continuous and intermittent ice skating. *Med Sci Sports* 10:183
20. Green HJ, Daub B, Houston ME, Thomson JA, Fraser I, Ranney D (1981): Human vastus lateralis and gastrocnemius muscles. A comparative histochemical and biochemical analysis. *J Neurol Sci* 52:20 1
21. Green HJ, Thomson JA, Daub WD, Houston ME, Ranney DA (1979): Fiber composition, fiber size and enzyme activities in vastus lateralis of elite athletes involved in high intensity exercise. *Eur J Appl Physiol* 41:109
22. Haggmark T (1979): Hypotrophy of the soleus muscle in man after achilles tendon rupture. Discussion of findings obtained by computed tomography and morphologic studies. *Am J Sports Med* 7:12 1
23. Hickson RC, Rosenkoetten MA, Brown MM (1980): Strength training effects on aerobic power and short-term endurance. *Med Sci Sports* 12:336
24. Howald H (1982): Training-induced morphological and functional changes in skeletal muscle. *Int J Sports Med* 3:1
25. Ingjer F (1977): A method for correlating ultrastructural and histochemical data from individual muscle fibers. *Histochemistry* 54:169
26. Ingjer F (1979a): Effects of endurance training on muscle fiber ATPase activity, capillary supply and mitochondrial content in man. *J Physiol* 294:419
27. Ingjer F (1979b): Capillary supply and mitochondrial content of different skeletal muscle fiber types in untrained and endurance-trained men. A histochemical and ultrastructural study. *Eur J Appl Physiol* 40: 197
28. Jansson E, Kaijser L (1977): Muscle adaptation to extreme endurance training. *Acta Physiol Scand* 100:315
29. Jansson E, Sjodin B, Tesch P (1978): Changes in muscle fiber type distribution in man after physical training. A sign of fiber transformation *Acta Physiol Scand* 104:235
30. Johnson MA, Polgar J, Weightman D, Appleton D (1973): Data on the distribution of fiber types in thirty-six human muscles. An autopsy study. *J Neurol Sci* 18:111
31. Kiessling K-H, Pilstrom L, Bylund A-Ch, Saltin B, Piehl K (1975):
32. Morphometry and enzyme activities in skeletal muscle from middle-aged men after training and from alcoholics. In *Metabolic Adaptation to Prolonged Physical Exercise*. Edited by H Howald, JR Poortmans. Birkhausen Verlag, Basal, p 384
33. Lexell J, Hanriksson-Larsen K, Sjostrom M (1983): Distribution of different fiber types in human skeletal muscles. 2. A study of cross-sections of whole m. vastus lateralis. *Acta Physiol Scand* 117 : 1 15
34. Lithell H, Orlanden J, Schele R, Sjodin B, Karlsson J (1979): Changes in lipoprotein-lipase activity and lipid stones in human skeletal muscle with prolonged heavy exercise. *Acta Physiol Scand* 107:257
35. MacDougall JD, Sale DG, Moroz JR, Elder GCB, Sutton JR, Howald H (1979): Mitochondrial volume density in human skeletal muscle following heavy resistance training. *Med Sci Sports* 11:164
36. Nygaard E, Sanchez J (1982): Intramuscular variation of fiber types in the brachial biceps and the lateral vastus muscles of elderly men: how representative is a small biopsy sample? *Anat Rec* 203:451
37. Orlanden J, Kiessling K-H, Karlsson J, Ekblom B (1977): Low intensity training, inactivity and resumed training in sedentary men. *Acta Physiol Scand* 101:35 1
38. Prince FP, Hikida RS, Hagerman FC (1976): Human muscle fiber types in power lifters, distance runners and untrained subjects. *Pfluegers Arch* 363:19
39. Prince FP, Hikida RS, Hagerman FC, Stanon RS, Allen WH (1981): A morphometric analysis of human muscle fibers with relation to fiber types and adaptations to exercise. *J Neurol Sci* 49:165

40. Reichmann H, Pette D (1982): A comparative microphotometric study of succinate dehydrogenase activity levels in type I, IIA, and IIB fibers of mammalian and human muscles. *Histochemistry* 74:27
41. Saltin B, Henniksson J, Nygaard E, Anderson P (1977): Fiber types and metabolic potentials of skeletal muscles in sedentary man and endurance runners. *Ann NY Acad Sci* 301:3
42. Schantz P, Billeter R, Henriksson J, Jansson E (1982): Training induced increase in myofibrillar ATPase intermediate fibers in human skeletal muscle. *Muscle Nerve* 5:628
43. Sjogaard G, Houston ME, Nygaard E, Saltin B (1978): Subgrouping
44. Of fast-twitch fibres in skeletal muscles of man. *Histochemistry* 58:79
45. Sjostrom M, Angquist K-A, Bylund A-C, Fniden J, Gustavsson L, Schersten T (1982b): Morphometric analyses of human muscle fiber types. *Muscle Nerve* 5:538
46. Sjostrom M, Kidman S, Henriksson-Larsen K, Angquist K-A (1982a): Z- and M-band appearance in different histochemically defined types of human skeletal muscle fibers. *J Histochem Cytochem* 30:1
47. Stanon RS, Hikida RS, Hagerman FC (1983): Reevaluation of human skeletal muscle fast-twitch subtypes: evidence for a continuum. *Histochemistry* 78:33
48. Thomson JA, Green HJ, Houston ME (1979): Muscle glycogen depletion patterns in fast-twitch fibre subgroups of man during submaximal and supramaximal exercise. *Pfluegers Arch* 379:105
49. Thorstensson A, Hulten B, Dobein W, Kanlsson J (1976): Effect of strength training on enzyme and fiber characteristics in human skeletal muscle. *Acta Physiol Scand* 96:392
50. Weibel E, Kistler G, Scherle W (1966): Practical stereological methods for morphometric cytology. *J Cell Biol* 30:23
51. Wilmone JH, Costill DL (1974): Semi-automated systems approach to the assessment of oxygen uptake during exercise. *J Appl Physiol* 36:618
52. Wilmore JH, Vodak PA, Parr RB, Girandola RN, Billing JE (1980): Further simplification of a method for determination of residual lung volume. *Med Sci Sports* 12:216

Перевод А.А. Крестининой и А.В. Самсоновой