

## ОБЗОРЫ

### РАЗВИТИЕ МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Р.В.Тамбовцева<sup>1</sup>

Институт возрастной физиологии РАО, г.Москва

*Периодический характер роста и развития скелетной мускулатуры определяется последовательностью дифференцировок, в ходе которых изменяется структура, сократительные свойства и энергетика мышечных волокон. Порядок прохождения онтогенетических этапов развития скелетных мышц – единый для всех млекопитающих, но тесно связан с их биологией. Мышечные волокна всех типов на разных этапах постнатального онтогенеза характеризуются высокой лабильностью энергетического метаболизма.*

**Ключевые слова:** мышечное волокно, постнатальный онтогенез, рост и развитие, дифференцировка, индивидуальное развитие, нейробласты, мотонейроны, анаэробно-гликолитическое энергообеспечение, лабильность, митохондриальное окисление.

**The development of muscle tissue in ontogeny.** Periodic growth and development of skeletal muscles is determined by the sequence of differentiations during which the structure, contractile and power muscle characteristics change. The sequence of ontogenetic development of skeletal muscles, common for all mammals, is closely connected with their biological nature. Muscular fibers of all types manifest high lability of power metabolism at different stages of postnatal development.

**Key words:** muscular fibre, postnatal ontogeny, growth and development, tissue differentiation, individual development, neuroblasts, motoneurons, anaerobic-glycolytic power supply, lability, mitochondrial oxidation.

Индивидуальное развитие организма как в фазе становления, так и в старости сопряжено с возрастными изменениями скелетных мышц [11,29,31,37,40,48].

Рост и развитие мышечной ткани в постнатальном онтогенезе идут в форме последовательного ряда дифференцировок [32], в ходе которых происходят изменения морфофункциональной и метаболической организации мышечных волокон. Как известно [6,16,24,46,50], основой процессов дифференцировок является активация нового синтетического аппарата, связанного с вовлечением и усиленным размножением ядер клеток-сателлитов, появлением новой РНК, в то время как рост мышечных клеток опирается на имеющиеся возможности клеточного синтеза в зонах эргастоплазмы на уже подготовленных матрицах. Сигнал о необходимости очередной передифференцировки может поступить как нейрогенно, с синаптических окончаний, так и гуморально [3,4,16,18,46,50]. Нейрогенные влияния проходят сверху вниз, и их последовательность устанавливается по мере созревания вышерасположенных структур головного мозга в процессе онтогенетического развития. Ни

Контакты: <sup>1</sup> Тамбовцева Р.В.-E-mail:ritta7@mail.ru

у одного из исследованных нами объектов процесс дифференциации мышечных волокон в период первичного становления локомоций в возрасте 1–2 лет у человека или в возрасте 20–22 дней у крысят, не является окончательным, определяющим дефинитивное развитие периферического двигательного аппарата у взрослых [12,13,14,25,26,27,28,29]. Дифференцировка скелетных мышц – это сложный многоэтапный процесс, в котором уровень дефинитивной организации мышечных структур достигается только к завершению полового созревания [25,29].

Организация управления движениями очень сложна, и ее становление занимает у млекопитающих длительный отрезок постнатального онтогенеза. В это же время происходит созревание мышечной ткани. Эти два процесса (развитие мышечной и нервной ткани) в значительной степени сопряжены. При этом следует обратить внимание на то, что организация управления движениями разделена на уровни, определенным образом взаимодействующими между собой, но четко проявляющими свою самостоятельность как в филогенезе системы построения движения, так и в процессе индивидуального развития. В онтогенезе происходит «...анатомическое дозревание центрально-нервных субстратов двигательных функций, опоздавших к моменту рождения и заканчивающих (по крайней мере в отношении миелинизации) к  $2 - 2\frac{1}{2}$  – летнему возрасту. Это дозревание сопровождается функциональным столь же поочередным вступлением в строй мозговых эффекторных систем» [2,3,16,32].

Сопоставляя возрастную динамику композиции мышечных волокон разного типа, можно выделить общие закономерности, свойственные всем исследованным объектам. Несомненная общность характеризует очередность развития волокон разного типа, изменение темпов роста, взаимосвязь с процессами полового созревания, половой диморфизм.

Исследуя возрастную динамику развития мышечных волокон, мы прежде всего имеем дело с закономерностями развития всего периферического звена двигательной системы, включающего в себя определенные мотонейроны и связанные с ними группы мышечных волокон. Таким образом, в процессе онтогенеза развиваются не отдельные мышечные волокна, а суперструктуры, обычно обозначаемые как двигательные единицы (ДЕ), в которых изменения состояния мышечных волокон связано, в первую очередь, с развитием соответствующих мотонейронов. К такому выводу можно прийти на основании многочисленных данных, накопленных в литературе после классических опытов с перекрестной иннервацией Дж.Экклса [39]. Большинство таких работ напрямую не связано с возрастными исследованиями, но все они однозначно доказывают зависимость состояния мышечных волокон от трофических и импульсных влияний со стороны мотонейронов, контролирующих их двигательную активность [16,18].

Перенос акцента при анализе механизмов развития скелетно-мышечной ткани с мышечных волокон на соответствующие мотонейроны, заставляет изменить сложившиеся представления. Так, при рассмотрении возрастных преобразований мышечной ткани в период полового созревания исследователи исходят только из прямого действия гормонов на мышечную ткань [38,43]. В то же время очевидно, что необходимо учитывать и изменения двигательных центров спинного мозга.

Хорошо известно, что в период полового созревания мотонейроны спинного мозга, особенно в пояснично-крестцовой области, претерпевают существенные изменения [30]. В цитированной выше работе показано, что наиболее значимые биохимические изменения в мышце тазовой области (m.levator ani) наблюдаются в период полового созревания.

На основании полученных нами данных складываются новые представления о развитии скелетных мышц в постнатальном онтогенезе, несколько отличающиеся от сложившихся представлений.

В наших исследованиях постнатального развития мышечных волокон различных мышц мелких лабораторных животных доказано наличие перестроек молекулярной организации АТФазы миозина, наступающих у крыс с 7–8 дня постнатального развития [26,27,28]. Причем сроки наступления этого процесса в различных мышцах имеют отчетливый кранио-каудальный градиент и, по-видимому, связаны с созреванием мотонейронов спинного мозга (4). Процесс этот завершается, как уже указывалось выше, к 20 дню жизни, то есть ко времени выхода крысят из гнезда и началу самостоятельного передвижения. Однако в наших исследованиях было показано, что процесс постнатальной дифференциации мышечных волокон у крыс проходит в два этапа. Первый – в возрасте от 7 до 16 дней определяется выделением структур с «медленным» миозином в мышечных волокнах I типа, а второй период с 16 по 20 день с дифференциацией волокон II типа с «быстрым» и «промежуточным» миозином, что связано с разделением фазных волокон II типа на подтипы MBIIA и MBIIВ.

Первые два этапа молекулярной дифференциации сократительного аппарата сопряжены с изменением тканевой энергетики. Специализация волокон по энергообеспечению начинает отчетливо проявляться у крыс после выхода из гнезда (20–22 день жизни). Еще одна волна передифференцировок связана с периодом полового созревания и, по-видимому, касается только волокон II типа. У крысят в 45-дневном возрасте резко увеличивается относительное число волокон типа IIА и лишь затем, к 60-дневному возрасту, происходит перераспределение волокон и увеличивается относительное число MBIIВ. На пубертатный период приходится и интенсивный рост поперечника волокон II типа. Как уже говорилось выше, интенсивный рост волокон II типа и развитие механизмов анаэробно-гликолитического энергообеспечения связаны с влиянием стероидных гормонов – в первую очередь тестостерона [17,20,38,43]. В наших экспериментах показано, что при дефиците мужских половых гормонов, достигаемом кастрацией, у крысят сохраняется большое количество промежуточных волокон типа IIА, в то время как дополнительное введение тестостерона активирует переход промежуточных структур в волокна типа IIВ и значительно увеличивает активность ферментов анаэробного гликолиза, а также интенсивность ростовых процессов [17].

Полученные нами данные согласуются с исследованиями А.С.Платзер [51]. Электронно-микроскопическое изучение мышц мыши и крысы позволило автору прийти к выводу о стадийности в развитии скелетных мышц. Анализ спектра изоферментов ЛДГ на разных сроках развития свидетельствует о том, что в ходе онтогенеза происходит изменение активности отдельных изоферментов, что

позволяет судить об изменении метаболизма мышц. На ранних стадиях постнатального онтогенеза в мышцах отмечается преобладание активности ЛДГ1 и ЛДГ2, что говорит о функционировании органа в условиях окислительного метаболизма. На более поздних этапах постнатального онтогенеза в мышцах усиливается активность изоферментов ЛДГ4 и ЛДГ5, характеризующих преобладание в мышцах анаэробного метаболизма.

Волокна II типа достаточно изменчивы, и в ходе индивидуального развития мы не раз видим во время дифференцировок довольно значительные изменения их числа. Эти изменения связаны либо с усилением, либо с ослаблением окислительного потенциала клетки. При этом очень часто можно заметить, что число исчезнувших волокон типа IIА соответствует количеству появившихся волокон типа IIВ, что может быть истолковано как результат прямого перехода структур друг в друга. Видимо, поэтому многие исследователи придерживаются точки зрения, что не существует разнообразия мышечных волокон, как отдельных структур, а имеется большой волоконный симпласт, в котором происходит постоянное изменение энергетического профиля в зависимости от эндо-и экзогенных факторов [21,22,23]. Согласно нашим исследованиям, существует несколько мало меняющихся волокон, например: тип I, тип I – «гигантские» (до сих пор исследователи не могут определить: какова же функция данных структур [20], и небольшой процент волокон типа IIВ, сохраняющихся до старости как у млекопитающих, так и у человека. Весь остальной объем занимает большое количество волокон типа IIА, постоянно меняющих свой энергетический профиль. Сюда же мы отнесли и волокна типа I – вторично окислительные (камбаловидная мышца).

Сравнение с данными, полученными на зрелорождающихся морских свинках, показывает, что основные фазы развития мышечных волокон полностью сохраняются, однако начало дифференциации тонических волокон I типа смещено к более раннему возрасту и происходит еще пренатально, а начало дифференциации волокон II типа наступает уже в возрасте 6 дней.

Гистохимические исследования проведенные на крысах-самках показали, что динамика развития мышечных волокон у самок и самцов совпадает, но основные различия определяются сроками созревания и относительным содержанием различных мышечных структур. У самок крыс и морских свинок дифференцировки фазных волокон начинаются на 5 дней раньше, чем у самцов. К концу пубертатного периода устанавливается окончательное количество различных типов мышечных волокон, при этом выделяется полный набор МВІ, МВІІА, МВІІВ. Однако количество МВІ и МВІІА у самок на 20–30% больше, чем у самцов.

Нестандартной мышцей в плане развития является камбаловидная мышца. Эта мышца у взрослых состоит, преимущественно, из волокон одного типа. Обычно считается, что это медленные окислительные волокна I типа. В то же время, знакомство с особенностями возрастного развития волокон этой мышцы заставляет усомниться в правильности этих утверждений. Действительно, в отличие от смешанных мышц, здесь отсутствует первая волна перестроек, в результате которой образуются волокна I типа. На основании наших данных можно предположить, что в камбаловидной мышце дифференциация соответствующих структур начинается с формирования

волокон II типа. При этом образуются структуры с «промежуточным», а затем с «быстрым» миозином. В дальнейшем происходит постепенное увеличение популяции окислительных волокон с «медленным» миозином. Такие структуры, в отличие от медленных волокон I типа смешанной мышцы, сохраняют высокие темпы роста. Развитие этих структур также находится под гормональным контролем, но это гормоны щитовидной железы. В работе Н.П.Резвякова [20] показано, что после тиреоидэктомии у крыс в камбаловидной мышце уменьшается содержание медленных волокон. К тому же известно, что содержание в крови растущих крыс тироксина и трийодтиронина с 6 по 9 неделю жизни значительно увеличится [20]. Волокна такого же типа имеются и в смешанных мышцах крыс, а также в глубоких слоях крупных мышц человека. Во всех случаях это крупные окислительные волокна с «медленным» миозином, они отчетливо выявляются уже после полового созревания и были обозначены нами как вторичные окислительные волокна (Is). Считаем, что появление всех этих структур связано с адаптацией к определенному роду нагрузок. У взрослых крыс изменение уровня того или иного типа нагрузок приводит к нарушению в этой мышце организации волокон типа Is и переходу их в один из подтипов промежуточных волокон IIA и далее в IIB, с появлением молекулярных фрагментов «быстрого» миозина. Такие изменения происходят также после длительного устранения гравитации при полете на биоспутниках [19], при гиподинамии и при адаптации к холоду [20]. Имеющиеся данные позволяют полагать, что и в ходе индивидуального развития появление структур типа Is связано с ростом организма и увеличением нагрузок на соответствующие мышцы. Вполне возможно, что подобные превращения происходят под влиянием гормонов щитовидной железы, контролирующей развитие механизмов окислительной энергетики.

Сопоставление с данными, полученными на человеке, показывает, что основные принципы развития скелетной мускулатуры в процессе индивидуального развития человека полностью соответствуют таковым, изученным на животных. У человека первый этап дифференциации тонических волокон с «медленным» миозином, сохраняющим высокую АТФазную активность после преинкубации в кислой среде, обнаруживается у плода на 5–6 месяце внутриутробной жизни [29]. Сопоставление этих результатов с данными исследований, проведенных на экспериментальных животных, позволяет признать, что у человека развитие скелетной мускулатуры идет по типу зрелорождающихся. Очень ограниченный набор двигательных возможностей новорожденного ребенка, казалось бы, противоречит этому выводу. Можно полагать, что у человека сохраняется общий тип развития, свойственный приматам, характеризующийся высокими возможностями тонической мускулатуры конечностей у новорожденных. Особенность человека связана с более длительным развитием высших уровней регуляции движений [1,3]. В первые месяцы постнатальной жизни во многих областях мозга еще преобладают незрелые нервные элементы и даже нейробласты [5]. В то же время, к моменту рождения оказывается довольно хорошо сформированным спинальный уровень регуляции. Функциональные возможности этого уровня не идут дальше реализации простых форм движения типа сгибательного рефлекса и его вариантов. Однако уровень развития мотонейронов, по-видимому, достаточен для инициации

первой волны мышечных дифференцировок. При этом необходимо отметить большое число волокон, начинающих дифференциацию по I типу – в разных смешанных мышцах их число составляет не менее 50–60%. В то время, как относительное количество волокон I типа в смешанных мышцах конечностей мелких лабораторных животных не превышает 10–15%. Можно полагать, что число волокон I типа определяется появлением гравитационных нагрузок. На мускулатуру человека они действуют в значительно большей степени, что связано с большей массой тела по сравнению с мелкими лабораторными животными [12,13,14,29].

Общая возрастная тенденция проявляется в снижении относительного количества волокон I типа. Наиболее выражены эти изменения в четырехглавой мышце бедра.

Другой четко проявляющейся закономерностью является неуклонное возрастание количества волокон с гликолитическим типом энергообеспечения. Наиболее выражены эти изменения в трехглавой мышце плеча и в четырехглавой мышце бедра. При этом, если иметь в виду, что волокна I типа обладают преимущественно окислительными механизмами энергообеспечения, а волокна типа ПВ – анаэробно-гликолитическими, то можно представить, что описанная в ряде работ [15,26,27,28] возрастная тенденция, связанная с увеличением роли анаэробно-гликолитического энергообеспечения, находит свое подтверждение и в особенностях перераспределения спектра мышечных волокон.

Таким образом, выявляются две волны перестройки энергетики скелетных мышц в период полового созревания – на первой стадии некоторое увеличение аэробной энергетики, а затем, к последней стадии пубертатного периода, резкое увеличение активности анаэробно-гликолитических энергетических источников. Это во многом определяется перестройкой спектра волокон в скелетных мышцах человека. Общая тенденция (за исключением 14-летнего возраста) постепенного увеличения с возрастом доли быстрых волокон с анаэробно-гликолитическим энергообеспечением в еще большей степени выявляется при анализе размеров мышечных волокон. Полученные нами результаты показывают еще более выраженную динамику снижения общей площади, занимаемой волокнами I типа от 7 к 17 годам и значительное возрастание представительства волокон типа ПВ. Это в значительной степени связано с различиями в темпах роста поперечника мышечных волокон I и II типов. Если в 7–8-летнем возрасте МВІ характеризуются большей величиной суммарной площади поперечного сечения, то в пубертатный период отмечается резкое увеличение темпов роста поперечника волокон II типа, особенно МВІІВ, что является одной из причин значительной перестройки энергетического профиля исследованных мышц. В четырехглавой мышце бедра наряду с увеличением площади мы видим и одновременное увеличение числа МВІІВ. Можно полагать, что изменение соотношения количества МВ идет только за счет интенсивной передифференцировки волокон в возрасте 14–16 лет. Как было сказано выше, все эти процессы в значительной степени контролируются мужскими половыми гормонами [13,17,25,40].

Роль пубертатного периода в перестройке энергетики мышечных волокон в еще большей степени проявилась при исследовании возрастных изменений

активности СДГ. Как указывалось выше, активность этого фермента, как маркера, характеризующего митохондриальное окисление, широко используется в практике гистохимических исследований мышечной ткани. Проведенные нами исследования показали, что СДГ-активность в различных мышечных волокнах исследованных мышц претерпевает в возрастном диапазоне от 7 до 17 лет неоднозначные изменения. Основная тенденция – снижение с возрастом окислительной активности мышечного волокна, и этот процесс больше всего выражен в четырехглавой мышце бедра.

По мнению некоторых исследователей [33,41], соотношение числа мышечных волокон различного типа представляется достаточно постоянной величиной, характеризующей особенности организации периферического двигательного звена. В свое время положение об устойчивости волоконного состава смешанных мышц было сформулировано P.D.Gollnik [41], и с тех пор считается прочно установившимся в физиологии спорта. В то же время, различия волоконного состава мышц, установленные с использованием биопсии у спортсменов разной специализации (особенно при сопоставлениях бегунов на короткие и длинные дистанции), еще не дают возможности утверждать, что эти различия были исходными – не исключена возможность, что они возникли в ходе адаптации к соответствующим нагрузкам. Об этом свидетельствует огромный экспериментальный материал, показывающий большую лабильность различных типов мышечных волокон в результате воздействия как эндогенных, так и экзогенных факторов [7,17,24,23,36,40,42,44,48]. Такие эксперименты, как перекрестная иннервация «быстрой» и «медленной» мышц реципрокными нервами, электрическая стимуляция нерва, идущего в быстрой мышце с частотой импульсов, характерных для нерва к медленной мышце (10Гц) и наоборот, приводят к перепрограммированию фенотипов скелетных мышц по признаку скорости сокращения [36,38,39,47], что связано со сменой синтезируемых миофибриллярных белков. Согласно некоторым литературным данным, имеет место и обратное влияние – от мышечного волокна на дифференциацию мотонейрона [20,38]. Смена фенотипических признаков скелетной мышцы наблюдается и при действии других факторов, введение различных гормонов, изменение характера питания, воздействие различных физических нагрузок [36,37,40,42,43,47,48,49].

Различный уровень физической нагрузки на мышцу вызывает изменение гистохимических характеристик и структуры скелетной мышцы [33,34,43,45] и приводит к развитию неоднозначных изменений в скелетных мышцах. При этом разные типы мышечных волокон неодинаково реагируют на физическую нагрузку, что особенно показательно для белых гликолитических мышечных волокон [33]. О широких возможностях взаимного перехода между различными типами мышечных волокон свидетельствуют эксперименты с бета-гуанидинпропионовой кислотой. Систематическое введение этого вещества блокирует синтез креатина и способствует вымыванию его из организма. Известно, что креатин играет очень большую роль в энергетике мышечных волокон. Однако этим не исчерпывается его значение для мышечной ткани. На определенной стадии эмбрионального развития креатин прямым воздействием на геном мышечных ядер активизирует

синтез молекул миозина, креатинкиназы и ферментов анаэробного гликолиза [18,20]. Оказалось, что влияние креатина на синтетические процессы в мышечном волокне поддерживается и во взрослом состоянии. Вызванный действием бета-гуанидинпропионовой кислоты дефицит креатина в мышечной ткани приводит у взрослых животных к снижению относительного количества волокон IIВ и к увеличению числа волокон I типа [20]. Это свидетельствует о способности креатина индуцировать переход волокон IIВ в тип I.

Размах фенотипического выражения отдельных признаков, характеризующих различные типы мышечных волокон, при воздействии различных экзогенных и эндогенных факторов, хорошо объясняется в терминах адаптивных вариантов признака и связано с рабочими (эргонтическими) корреляциями по И.И.Шмальгаузену [32], при наличии которых происходит согласованная перестройка функционально связанных частей. Рабочие корреляции касаются тонких структур, обеспечивающих функционирование органов и систем, «значительно повышают пластичность организма и позволяют ему с гораздо большей скоростью перестраиваться в целом соответственно требованиям изменяющейся среды. Изменение относительного содержания различных типов мышечных волокон разных типов подтверждается данными об отсутствии отличий в транскриптатах белков мышечных волокон. Допускается, что реализация изменений в содержании мышечных волокон различных типов происходит через посредство нервных элементов нервно-мышечной системы, и, таким образом, эти изменения следует рассматривать в рамках вопроса о нейротрофическом контроле скелетной мышцы [7,18,38,42,47].

Как показано в экспериментах Н.П.Резвякова [20] с использованием различных физических нагрузок, с дефицитом белка в поедаемом корме, с аппликацией колхицина на двигательный нерв, дефинитивное мышечное волокно не окончательно детерминировано быть быстрым или медленным, и эта серия факторов может приводить к серьезным изменениям характеристик фазных волокон. Это свойство и выражает пластичность мышечных волокон. По мнению многих авторов [20,24,], полиморфизм мышечных волокон и их способность к адаптивным пластическим перестройкам объясняется не только полиморфизмом миозинов и других kontraktilных белков, синтезируемых в одном мышечном волокне [20], но и лабильностью энергетического метаболизма. Признание факта сосуществования в одном мышечном волокне различных миозинов и разрешенность их транскрипции позволяет объяснить трансформации мышечных волокон, и это свидетельствует о динамичности фенотипа мышечных волокон, его постоянном подстраивании к меняющимся условиям функционирования скелетной мышцы [43,48].

Наш экспериментальный материал еще раз доказывает возможности перехода между волокнами различных по функциональной специализации типов. Это свидетельствует, что дифференцировки в скелетных мышцах отличаются от сходных процессов в других тканях достаточно легкой обратимостью, и соответственно лучшей способностью приспособления к меняющимся условиям функционирования. Основные процессы перестройки мышечных волокон проходят в период полового созревания. При этом появление дефинитивных форм организации

энергетики мышечных волокон связано лишь с последней стадией пубертатного процесса и, по-видимому, эти изменения определяют окончательное становление периферического эффекторного аппарата двигательной системы.

Ряд последовательных передифференцировок, очень схожих по своим проявлениям у всех исследованных нами объектов, свидетельствует о наличии общих закономерностей развития скелетных мышц в постнатальном онтогенезе. Внутренний механизм, обуславливающий их периодические проявления, остается пока неясным. Очевидно, что немалую роль в этом играют возрастные изменения мотонейронов спинного мозга, осуществляющих трофические влияния на соответствующие ДЕ. Можно представить, что по ходу онтогенеза центральные и периферические нейро-гуморальные влияния перестраивают мотонейроны, которые в свою очередь вызывают своими трофическими воздействиями изменения в мышечных волокнах.

Значительно более важным представляется анализ факторов, определяющих возможность осуществления всех этих изменений периферического двигательного аппарата, включающего в себя ДЕ, формирующие ту или иную мышцу, и соответствующие двигательные ядра спинного мозга. Происходящие при этом возрастные изменения мышечной ткани можно подразделить на постепенные (градуальные), которые можно видеть на примере роста мышечных волокон, и быстрые (дискретные), в виде волн последовательных передифференцировок, резко меняющих организацию мышечных волокон. Первые связаны с функционированием синтетического аппарата (эргастоплазмы) мышечных волокон на уже подготовленных матрицах, вторые – определяются активацией ядерного аппарата, появлением новой РНК и изменением вида синтезируемых молекул. Сигнал о необходимости очередной перестройки двигательных единиц можно получить нейрогенно, как при трофических влияниях с синаптических окончаний нервного волокна, так и гуморально, с более широким гормональным воздействием. Нейрогенные влияния приходят, очевидно, сверху и их очередность связана с созреванием нервных центров, определяющих возрастные особенности и координацию двигательной деятельности. Известно, что организация управления движениями очень сложна и занимает у млекопитающих длительный отрезок постнатального онтогенеза, включающий и половое созревание (и даже некоторое время и после него). Примерно такое же время приходится и на созревание мышечной ткани. Можно представить, что эти два процесса в какой-то степени сопряжены. При этом следует обратить внимание на то, что система управления движениями разделена на дискретные уровни, определенным образом взаимодействующие между собой, но четко проявляющиеся в филогенезе двигательной активности у позвоночных, при нервной патологии и в процессах онтогенеза. В своей работе Н.А.Бернштейн [3] выделяет несколько уровней управления двигательной деятельностью.

Самый нижний уровень «А», рубро-спинальный, у высших позвоночных активность этого уровня проявляется только при распределении мышечного тонуса, с ним связано появление тремора и других типов мышечной дрожи. Интересно, что у незрелорождающихся крысят способность к проявлению терморегу-

ляционного мышечного тонуса и дрожи наблюдается только с 11–12-дневного возраста [8,9,10], что дает возможность полагать, что только к этому сроку у крысят складывается функционирование уровня «А». Необходимо напомнить, что именно в эти сроки начинается формирование в смешанных мышцах (пока на стадии промежуточного волокна) тонических волокон I типа. Можно полагать, что это начало первой волны мышечных дифференцировок, связанной с прорастанием (миелинизацией) рубро-спинального пути и появлением нижнего уровня регуляции.

Следующий уровень «В» – таламо-паллидарный. Уровень синергий, ритмических движений и штампов. В чистом виде функционирует у рыб, определяя плавательные, синхронные движения мускулатуры всего тела. У незрелорождающихся крысят этот уровень начинает функционировать почти одновременно с уровнем «А». Зрелорождающаяся морская свинка уже с момента рождения проявляет все признаки функционирования уровня «В». У ребенка первые признаки активности этого уровня также проявляются с первого дня после рождения и полностью формируются к 5–6-месячному возрасту. Эфферентные влияния с *globus pallidus* так же, как и при функционировании рубро-спинального уровня, осуществляются через красное ядро, поэтому активация этого уровня не ведет к существенным переменам характера нисходящих влияний на мотонейроны спинного мозга. По всей вероятности, поэтому функционирование уровня «В» не связано со значительными перестройками периферических ДЕ.

Уровень «С», пирамидно-стриальный, или уровень пространственного поля, включает полосатое тело – *striatum* и двигательную кору, эффлекторные клетки которой образуют кортико-спинальный (пирамидный) путь, заканчивающийся на мотонейронах спинного мозга. С появлением новых нисходящих влияний связана вторая волна мышечных дифференцировок и образование на втором году жизни волокон II типа, необходимых для осуществления сложных локомоций, определяющих возможность удержания позы стояния и элементарной ходьбы. У крысят эти изменения наступают к 16 дню жизни.

Дальнейшее развитие кортикальных уровней регуляции связано с привлечением других зон коры – премоторной, ассоциативно-теменной, а в лобных долях полей 10, 11 и чисто человеческих лобных полей 44 и 47. Все они являются морфологическим субстратом для новых, все более совершенных уровней регуляции движений и осуществления психических функций. Н.А.Бернштейн [3] отмечает, что в пубертатном периоде происходит даже некоторое «выпячивание» пирамидно-коркового аппарата в ущерб экстрапирамидным фоновым уровням, отсюда наблюдаемая угловатость, неловкость глобальных движений у подростков, неустойчивость тонуса. Отсюда деавтоматизация движений и большая утомляемость. В то же время, именно на этот возрастной период приходится коренная перестройка периферического двигательного аппарата, формирование дефинитивной организации периферических двигательных единиц и морфофункционального состояния мышечных волокон. С течением времени эти диспропорции выравниваются и устанавливается индивидуальный психомоторный профиль взрослого человека.

Таким образом, поуровневое дискретное созревание центральных нервных регуляционных механизмов приводит к последовательному (поэтапному) развитию моторной функции, проявляющейся и в дискретных этапах развития мышечной ткани.

Наличие закономерно сменяющих друг друга этапов возрастного развития должно определить наличие определенных возрастных закономерностей развития энергетики скелетных мышц.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аршавский И.А. Роль энергетических факторов в качестве ведущих закономерностей онтогенеза. // Киев: Наукова Думка, 1972. – С.43–72.
2. Безобразова В.Н., Догадкина С.Б. Особенности центрального и периферического кровообращения юношей 16–17 лет с разными типами мануальной асимметрии. // Физиология школьника юношеского возраста. – 1987. – С. 145–153.
3. Бернштейн Н.А. Очерки по физиологии движений и физиологии активности. // М.: Медицина, 1965. 349 с.
4. Буйкис И.М. Гистохимия дегидрогеназ развивающегося спинного мозга. // Рига, 1975. 230 с.
5. Глезер И.И. Количественный анализ роста и развития пирамидных клеток коры лобной доли в постнатальном онтогенезе. // Автореф.дис...канд.биол.наук. – М. – 1959. – 22 с.
6. Данилов Р.К. Дивергентная дифференцировка в эмбриональном гистогенезе скелетной мышечной ткани. // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1985. – №10. – С.77–82.
7. Итина Н.А. Влияние мотонейронов на функциональные характеристики скелетных мышц позвоночных. Эффекты денервации и перекрестной реинервации. // Успехи современной биологии. – 1973. – Т.75. – №3. – С.419–440.
8. Корниенко И.А., Маслова Г.М., Гохблит И.И. О роли бурого жира в химической терморегуляции на различных стадиях онтогенеза крыс. // Эволюционная биохимия и физиология. – 1971. – Т.7. – №4. – С.285–391.
9. Корниенко И.А. Возрастные изменения энергетического обмена и терморегуляции. // М.: 1979. 157 с.
10. Корниенко И.А. Возрастные изменения энергетического обмена. // Автореф.дис...д-ра биол.наук. – М. – 1980. – 54 с.
11. Корниенко И.А., Сонькин В.Д. «Биологическая надежность», онтогенез и возрастная динамика мышечной работоспособности // Физиология человека. – 1999. – Т.25. – №1. – С.98.
12. Корниенко И.А., Сонькин В.Д., Тамбовцева Р.В. Возрастное развитие скелетных мышц и физической работоспособности. // Физиология развития ребенка: теоретические и прикладные аспекты. М., 2000. С.209.
13. Корниенко И.А., Сонькин В.Д., Тамбовцева Р.В. Возрастная периодизация развития скелетных мышц в онтогенезе человека. // Новые исследования. Альманах. – 2001. – №1. – С.44.

14. Корниенко И.А., Сонькин В.Д., Тамбовцева Р.В. Возрастное развитие энергетики мышечной деятельности: Итоги 30-летнего исследования. Сообщение 1. Структурно-функциональные перестройки. // Физиология человека. – 2005. – Т.31. – №4. – С.402–406.
15. Корниенко И.А., Сонькин В.Д., Тамбовцева Р.В. Возрастное развитие энергетики мышечной деятельности: Итоги 30-летнего исследования. Сообщение 3. Эндогенные и экзогенные факторы, влияющие на развитие энергетики скелетных мышц. // Физиология человека. – 2007. – Т.33. – №6. – С.94–99.
16. Механизмы контроля мышечной деятельности. // Под ред. Ушакова В.Б., Л.: 1985, 255с.
17. Мусаева З.Т., Тамбовцева Р.В. Влияние половых гормонов на развитие биоэнергетики скелетных мышц. // V Всес.конф.по биохимии мышц. Телави. – 1985. – С.156.
18. Наследов Г.А. Некоторые вопросы нейротрофической регуляции свойств скелетной мышцы // В кн.: Механизмы контроля мышечной деятельности. Л.: Наука, 1985. – С.209.
19. Онтогенез млекопитающих в невесомости. // Под ред. О.Г.Газенко. М.: Наука, 1988. 178 с.
20. Резвяков Н.П. Общие закономерности дифференцировки и пластичности скелетных мышц. // Автореф.дис....д-ра мед.наук. – Казань. – 1982. – 33с.
21. Рехачева И.П. Возрастные особенности активности некоторых ферментов в развивающихся мышечных волокнах. // Архив, анатомии, гистологии, эмбриологии. – 1981. – Т.81. – №10. – С.77– 88.
22. Рехачева И.П., Сапроненкова И.Н., Суфарина С.В. и др. Возрастные изменения активности сукцинатдегидрогеназы в функционально различных мышцах у молодых крыс // Архив анатомии, гистохимии, эмбриологии. – 1984. – Т.87. – №2. – С.79–82.
23. Рехачева И.П., Катинас Г.С., Сапроненкова И.П. Изменение активности сукцинатдегидрогеназы в мышечных волокнах функционально различных мышц у крыс после снижения силовой нагрузки – гиподинамии. // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1985. – Т.59. – №9. – С.49–55.
24. Румянцев П.П., Ерохина И.Л. Морфологические аспекты дифференцировки и пролиферации в гистогенезе скелетных, сердечной и гладких мышц позвоночных. // В кн.: Проблемы миогенеза. – Л.: Наука, 1981, С.22–50.
25. Сонькин В.Д. Энергетическое обеспечение мышечной деятельности школьников. // Автореф.дис....д-ра биол.наук. – М. – 1990. – 50с.
26. Тамбовцева Р.В., Корниенко И.А. Развитие различных мышечных волокон четырехглавой мышцы бедра и камбаловидной мышцы в онтогенезе человека. // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1986. – Т.91. – №9. – С.96.
27. Тамбовцева Р.В., Корниенко И.А. Развитие различных типов мышечных волокон камбаловидной мышцы в постнатальном онтогенезе крысы. // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1986. – Т.93. – №7. – С.77.
28. Тамбовцева Р.В., Корниенко И.А. Развитие мышечных волокон разного типа в постнатальном онтогенезе морской свинки. // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1987. – Т.93. – №7. – С.55.

29. Тамбовцева Р.В. Возрастные и типологические особенности энергетики мышечной деятельности. // Автореф.дис....д-ра биол.наук. – М. – 2002. – 48с.
30. Фарбер Д.А., Корниенко И.А., Сонькин В.Д. Физиология школьника. // М.: Педагогика, 1990, 64с.
31. Харрисон Дж., Уайнер Дж, Таннер Дж. Биология человека. // М.: Мир, 1968, 422с.
32. Шмальгаузен И.И. Рост и дифференцировка. // Избранные труды в 2х томах. Киев, 1984, С.176–186.
33. Язвиков В.В. Состав скелетно-мышечных волокон мышц конечностей человека и способность к выполнению различных видов физической работы. // Автореф.дис....д-ра мед.наук. – М. – 1991. – 48с.
34. Яковлев Н.Н., Макарова Т.Н. Функциональная и метаболическая дифференциация волокон скелетной мышцы. // Физиологический журнал СССР. – 1980. – Т.66. – №8. – С.1129–1144.
35. Bell R.D., MacDougall J.D., Billeter R.et al. Muscle fiber types and morphometric analysis of skeletal muscle in six-year-old children.// Med. Sci. Sports Exerc. – 1980. – V.12. – P.28.
36. Cullen M.J., Harris J.B., Marshall W.M. An electrophysiological and morphological study of normal and denervated chicken latissimus dorsi muscles. // J.Physiol. – 1975. – P.371–385.
37. Colling-Saltin A-S. Skeletal muscle development in the human fetus and during childhood. / Children and exercise / Eds. Berg K., Eriksson B.O. Baltimore (MD). // University Park Press, 1980. – P. 193.
38. Dux L., Dux E. A non-neurol regulatory effect of the metabolic differentiation of the skeletal muscles effect of castration and testosterone administration the skeletal muscle of the rat. // Comp. Biochem. And Physiol. – 1970. – V.64. – N1. – P.177–183.
39. Eccles J.C., Eccles R.M., Lundbog A. The action potentialis of the alpha motoneurons Supplying fast and slow muscle. // J.Physiol. – 1958. – V.142. – P.275–291.
40. Elder G.C.B., Kakulas B.A. Histochemical and contractile property changes during human development. // Muscle Nerv. – 1993. – V.16. – P1246.
41. Gollnick P.D., Hodgson D.R. The identification of fiber types in skeletal muscle: acontinual dilemma. // Med.Sci in Sport. – 1986. – V.14. – P.81–108.
42. Guth L., Samaha F.J., Albers R.W. The neurol regulation of some phenotypic differences between the fiber types of mammalian skeletal muscle. // Exptl.neurol. – 1970. – V.26. – N1. – H.126–135.
43. Gutman E., Hanzlikova-La Dar V. Effect of androgens on histochemical fibre type. // Histochemie. – 1970. – V.24. – P.287–291.
44. Hinriksson L.K. Distribution, number and size of different types of fibres in uhole cross Sections of femore m.tibiales anterior. An enzyme histochemical stady. // Acta physiol Scand. – 1985. – V.123. – N3. – P.229–235.
45. Hinriksson L.K., Friden J. Distribution of fibre sizes in human skeletal muscle. An enzyme Histochemical study in m.tibial anterior. // Acta Physiol Scand. – 1985. – V.123. – N2. – P.171–177.

46. Jeffrey P.L., Austin L. Axoplasmic transport. // Progr.Neurobiol. – 1973. – N2. – P.107–255.
47. Landon D.N. Skeletal muscle-normal morphology: development and innervation. // In: Skeletal muscle pathology. London. – 1982. – P.8–121.
48. Larsson L., Sjodin B., Karlsson J. Histochemical and biochemical changes in human skeletal muscle with age in sedentary males age 22–65 years. // Acta Physiol. Scand. Scand. – 1978. – V.103. – N1. – P.31–39/
49. Lexell J., Sjostrom M., Nordlund A.-S. Growth and development of human muscle: a quantitative morphological study of whole vastus lateralis from childhood to adult age. // Muscle Nerve. – 1992. – V. 15. – P. 404.
50. Paulson J.C., McClure W.O. Microtubules and axoplasmic transport. // Brain Rec. – 1974. – V. 73. – N2. – P.333–337.
51. Platzer A.C. The ultrastructure of normal myogenesis in the limb of the mouse. // Anat.Rec. – 1978. – V.190. – N3. – P.639–657.