

МИОГИСТОГЕНЕЗ СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ ПОРОСЯТ В ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

В. В. Малашко¹, И. В. Кулеш¹, Я. Шенгаут², Д. В. Малашко³,
В. Т. Бозер⁴

¹ – УО «Гродненский государственный аграрный университет»,
г. Гродно, Республика Беларусь

² – ЗАО «Jakovo veterinarijos centras»,
г. Вильнюс (Литовская Республика)

³ – УО «Белорусская государственная сельскохозяйственная академия», г. Горки, Республика Беларусь

⁴ – РУК «Гродненский зоологический парк»,
г. Гродно, Республика Беларусь

(Поступила в редакцию 15.06.2015 г.)

Аннотация. В статье изложены особенности миогистогенеза скелетных мышц поросят в постнатальном онтогенезе. Сформулировано положение о том, что у поросят функционально-биохимическая дифференцировка соматической мускулатуры активно продолжается на протяжении 30-дневного возраста после рождения. Для мышц с разной функциональной специализацией характерны определенные морфологические, ультраструктурные и биохимические особенности, проявляющиеся в процессе миогистогенеза. Сравнительный анализ показал, что имеются некоторые отличия в изменении процентного соотношения красных и белых мышечных волокон. Для мышц-сгибателей характерно активное нарастание белых мышечных волокон. Для сложных мышц, таких как трехглавый мускул плеча и четырехглавый мускул бедра, преобладающее место занимают красные мышечные волокна. Относительно промежуточных мышечных волокон можно отметить, что их содержание во всех изученных мышцах колеблется от 8,2% у четырехглавого мускула бедра до 21,1% у поверхностного пальцевого сгибателя. Локомоторные мышцы представляют гетерогенную популяцию смешанных волокон. Преобладание красных мышечных волокон повышает устойчивость мышц к утомлению, особенно в ранний постнатальный период адаптации животных к окружающей среде.

Summary. The peculiarities of miogistogenesis of piggeries' skeletal muscle in the period of postnatal ontogenesis are described in the article. A statement that piggeries' functional-biochemical differentiation of somatic musculature lasts over a period of 30 day old after birth was declared. Morphological, ultrastructural and biochemical aspects which occur in the ontogenesis process are common for the muscles with different functional specialization. Comparative analysis revealed modification in percentage of red and white muscles fibers. Flexor-muscles are characterized by white muscles fibers growing. Compound muscles such as triceps of the arm and quadriceps of the thigh are characterized by red muscles fibers.

What concerns interfilaments muscle fibers, it may be noted that their content in the examined muscles ranges from 8.2% in quadriceps of the thigh to 21.1 % in superficial flexor of fingers. Locomotor muscles are heterogenetic population of mixed fibers. Overrepresentation of red muscle fibers enchains muscle stability to tiredness particularly in the early postnatal period of adaptation to the environment.

Введение. Значение мышечной системы в индивидуальном развитии организма трудно переоценить. На каждом этапе постнатального онтогенеза интенсивность энергетических затрат как на уровне целостного организма, так и на цитогистологическом уровне находится в прямой зависимости от особенностей функционирования соматической мускулатуры [1]. В последние годы большое внимание уделяется количественной оценке субмикроскопического строения мышечных волокон, как одному из наиболее важных критериев, характеризующих их функциональный профиль, изучению количественного соотношения различных мышечных волокон в скелетных мышцах. Одним из подходов в решении этой биологической проблемы может стать исследование структурно-функциональной и в том числе ультраструктурной характеристики скелетных мышц разных функциональных групп, приспособленных к решению разнообразных локомоторных задач [2]. Вместе с тем несомненный интерес представляет исследование структурных и физиологических основ скелетных мышц, связанных с образом жизни животного, постоянным воздействием на него различных факторов среды и клинического состояния животного [3, 4].

Исследование особенностей структурно-функциональной организации одних и тех же мышц у разных животных способствует более глубокому пониманию процессов приспособления мышечной системы к различным дестабилизирующим факторам (гиперкинезия, гипокинезия). Имеются данные, указывающие на прямое участие скелетной мускулатуры в формировании устойчивости организма к другим экстремальным и субэкстремальным факторам [6].

Мышца является органом, хорошо приспособленным как для длительного поддержания небольших напряжений, так и для кратковременных, быстрых движений. В скелетных мышцах объективно существуют определенные, наиболее часто встречающиеся закономерности в сочетании морфологических, гистохимических, физиологических и др. признаков. Разные их количественные сочетания приводят к соответствующим функциональным возможностям [7].

С помощью гистохимических исследований ферментативной активности мышечных волокон было выявлено три основных типа. В обзоре R. L. Close [8] проанализированы и сопоставлены результаты нескольких гистохимических исследований. Согласно этим данным, в

скелетных мышцах позвоночных животных выделяют белые, красные и промежуточные волокна, соответствующие типам А, В, С. Белые волокна (А, или I тип) имеют высокую гликолитическую активность, низкую окислительную и высокую активность миофибриллярной АТФазы; красные волокна (В, или II тип) – среднюю гликолитическую активность, высокую активность окислительных ферментов и миофибриллярной АТФазы; для промежуточных волокон (С или III тип) характерна низкая гликолитическая активность, средняя окислительная и низкая активность миофибриллярной АТФазы.

I. В. Peter et al. [9] предприняли попытку объединить в классификационную систему данные гистохимических и физиологических исследований, предложив следующие термины: быстрые гликолитические (FG), быстрые окислительно-гликолитические (FOG) и медленные окислительные (SO). Уровень активности миофибриллярной АТФазы отражает скоростные характеристики мышцы, и поэтому была предложена классификация скелетных мышечных волокон на основе определения активности этого фермента в зависимости от pH преинкубационной среды [10]. Считается, что этот гистохимический метод более стабилен, чем те, что основаны на выявлении метаболических ферментов.

Для более полной характеристики современных представлений об организации скелетных мышц необходимо учитывать данные об ультраструктурных особенностях, присущих разным типам мышечных волокон. Один из основных признаков, определяющих тип волокон – количество и характер распределения митохондрий. В красных волокнах значения относительного объема митохондриального аппарата значительно выше, чем в белых волокнах [11]. Характер распределения митохондрий различный в красных и белых волокнах. В красных волокнах, например, диафрагмы или полусухожильной мышцы скопления митохондрий наблюдаются под сарколеммой и в центральных отделах волокон, в белых волокнах скопления митохондрий крайне редки [12].

В большинстве проанализированных работ описывается наличие существенных различий в степени развития митохондриального аппарата в крайних типах волокон (белых и красных), что же касается промежуточных волокон, то данные по этому вопросу противоречивы. В. R. Eisenberg et al. [13] описывают широкий ряд значений объема митохондрий среди трех типов волокон, с существенным перекрытием между промежуточными и красными волокнами. Одним из специфических ультраструктурных параметров для типизации волокон является структура Z-полосы саркомера, хотя мнения по этому вопросу противоречивы. Так, медленные окислительные волокна (SO) описывают-

ся, как имеющие наиболее широкую Z-полосу. Ряд авторов описывают широкую Z-линию в FOG-волокнах [14].

Существуют работы, в которых показана обратная зависимость степеней развития митохондриального аппарата и саркоплазматической сети. Так, в красных волокнах относительный объем митохондрий выше, а в саркоплазматической сети ниже, хотя мышечные волокна *m. soleus* и *m. extensordigitorumlongus* различаются и по количеству митохондрий. Однако, как отмечает S. Schiaffino et. al. [15], саркоплазматическая сеть хорошо развита в обеих мышцах.

Цель работы: выявление взаимосвязи между особенностями структурной и ультраструктурной организацией скелетных мышц и их функциональной специализацией у поросят.

Материал и методика исследований. Объектом исследований служили поросята 1-30-дневного возраста (помеси генотипа: БКБ х Л х Д). После обескровливания животных отбор проб мышц проходил не позднее 10-15 мин, а для биохимических исследований в течение 1-3 мин после эвтаназии. Для проведения морфофизиологических, гистохимических, биохимических и электронно-микроскопических исследований использовано 36 поросят 1-30-дневного возраста. При заборе материала стремились к максимальной стандартизации препаративных процедур при фиксации, проводке и заливке, приготовлении криостатных, парафиновых, целлоидиновых срезов. Материал фиксировался в 10-12%-м нейтральном формалине при $t+4^{\circ}\text{C}$, в жидкости Карнуа, 70° спирте, фиксаторе ФСУ Бродского.

Материалом исследований служили следующие скелетные мышцы: длиннейшая мышца спины (*m. longissimus dorsi*), где различают: длиннейшую мышцу спины и поясницы – *m. longissimus dorsi et lumborum*, длиннейшую мышцу груди – *m. longissimus thoracis*; средняя ягодичная мышца – *m. gluteusmedius*; трехглавая мышца плеча – *m. triceps brachii*, для исследования использовали длинную головку – *caput longum*; лучевой разгибатель запястья – *m. extensorcarpiradialis*; четырехглавая мышца бедра – *m. quadriceps femoris*, для исследований использовали прямую головку – *rectus femoris*; поверхностный сгибатель пальцев – *m. flexor digitorum pedis superficialis* (задняя конечность). Эти мышцы выбраны не только по их значению в общей массе мышц, но и как мышцы с противоположными функциями, а также как основные анатомические части организма. Пробы для гистологических, электронно-микроскопических и биохимических исследований относительно длиннейшей мышцы брались между 9 и 10 грудными позвонками из правой и левой мышцы. В каждой мышце для 150 мышечных волокон, случайно выбранных и равномерно распределенных по

срезу, определяли соответствующие показатели, определенные методикой. Концентрацию свободных аминокислот и их дериватов (производных) в мышцах определяли методом катионно-обменной хроматографии по реакции с нингидрином на автоаминоанализаторе аминокислот «Т-339». Для дифференциации мышц использовали гистохимическое определение активности сукцинатдегидрогеназы (СДГ). Определение активности СДГ проводили по методу М. М. Нахласа. В качестве донатора водорода использовали нитросиний тетразолий (нитро-СТ). Время инкубации для СДГ составляло 1,5 часа.

Для светооптического исследования фрагменты мышц фиксировали в 10%-м нейтральном формалине, обрабатывали по стандартной методике и заключали в парафин или целлоидин, учитывая ориентацию мышечных волокон. Срезы окрашивали гематоксилин-эозином в сочетании с реакцией Перлса, по ван Гизону с докраской эластических волокон резорцин-фуксином Вейгерта.

Для электронно-микроскопического исследования брали кусочки мышц размером 1,5 x 1,5 мм и фиксировали в 2%-м растворе глутарового альдегида. В последующем ткани помещали в 5%-й раствор глутарового альдегида на 2 часа. Глутаровый альдегид готовился на 0,1 М фосфатном буфере pH 7,2-7,4 и фиксировали при t+4°C. После 3-кратной промывки в 0,1М фосфатном буфере, материал обрабатывали 2%-м раствором четырехокси осмия, дегидрировали в спиртах возрастающей концентрации, контрастировали уранил ацетатом и заключали в аралдит. Срезы готовили на ультрамикротоме ЛКБ (Швеция), контрастировали цитратом свинца и просматривали под микроскопами JEM-100B и JEM-100CX (Япония).

На стереотипно отобранных срезах мышечной ткани определяли следующие показатели: диаметр мышечных волокон, количество мышечных волокон в пучках I порядка, типы мышечных волокон (красные, белые, промежуточные), количество миофибрилл в мышечном волокне, длину саркомеров, количество гранул гликогена на единицу площади среза.

Результаты исследований и их обсуждение. В единой мышечной системе, подчиненной одной задаче – обеспечению функции движения, выделяются два типа мышечных волокон с так называемыми реципрокными взаимоотношениями. В мышцах существуют мионы, функциональные и морфологические свойства которых могут быть противопоставлены. Дополнительно к двум отмеченным типам относят промежуточный тип. По современным представлениям выделяют волокна I типа (А) – белые волокна, красные волокна II типа (В) и промежуточные волокна III типа (С). С точки зрения физиологических

показателей, белые волокна считаются быстрыми, тетаническими или фазными, ответственными за локомоторные процессы. Красные волокна обычно характеризуются как медленные, тонические, обеспечивающие поструральную или тоническую функции – поддержание тела в пространстве и промежуточные мышечные волокна – медленные, весьма устойчивые к утомлению.

В тонических (или «медленных») красных мышечных волокнах капилляры густо распределены, что обусловлено их потребностью в аэробном энергообеспечении. Тонические мышцы (волокна) практически неустоляемы. В тетанических (или «фазных», «физических», «быстрых») мышечных волокнах густота распределения капилляров меньшая, что связано с гликолитическим энергообеспечением. Это определяет высокую утомляемость и возможность функционирования только в физическом режиме. Анализируя полученные данные можно констатировать, что у новорожденных поросят преобладают оксидативные (красные) мышечные волокна, количество которых достигает 74%.

К 30-дневному возрасту поросят их количество снижается до 58,3%. Содержание белых мышечных волокон с 1 до 30-дневного возраста увеличивается с 23,2% до 69,4%. С учетом этих данных прослежена динамика изменения пропорциональности красных, белых и промежуточных мышечных волокон у поросят (таблица 1).

Таблица 1 – Содержание различных типов мышечных волокон в скелетных мышцах поросят

Название мышцы	Возраст, дни	Типы мышечных волокон, %		
		красные	белые	промежуточные
1	2	3	4	5
Длиннейший мускул спины	1	58,2	27,6	14,2
	5	46,7	34,8	18,3
	20	42,4	38,9	18,7
	30	46,6	42,7	10,7
Средний ягодичный мускул	1	74,4	7,2	18,4
	5	68,8	11,7	19,5
	20	63,3	19,6	17,1
	30	50,2	39,9	9,9
Трехглавый мускул плеча (длинная головка)	1	80,4	6,2	13,4
	5	77,8	12,4	9,8
	20	70,9	17,8	11,3
	30	52,4	36,7	10,9
Лучевой разгибатель запястья	1	62,3	19,8	17,9
	5	60,7	23,3	16,0
	20	51,9	37,7	10,4
	30	50,4	41,2	8,4

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5
Четырехглавый мускул бедра (прямая головка)	1	87,7	4,1	8,2
	5	83,3	9,7	7,0
	20	77,6	18,9	3,5
	30	56,8	38,3	4,9
Поверхностный пальцевый сгибатель (тазовая конечность)	1	58,8	20,1	21,1
	5	53,4	29,7	16,9
	20	47,7	39,2	13,1
	30	45,3	41,8	12,9

Динамика изменения типов мышечных волокон имеет некоторые особенности в зависимости от функционального назначения мышцы. Для длиннейшей мышцы спины свойственно активное увеличение белых мышечных волокон с 27,6% у 1-дневных поросят до 42,7% у 30-дневных животных.

Одновременно происходит постепенное снижение количества красных мышечных волокон с 58,2% до 46,6%. Содержание промежуточных мышечных волокон не подвержено столь существенным колебаниям. Содержание красных мышечных волокон у среднего ягодичного мускула уменьшается за 30-дневный период наблюдений с 74,4% до 50,2%, при соответствующем нарастании числа белых мышечных с 7,2% до 39,9%. Подобная динамика также характерна для мышечных волокон трехглавого мускула плеча, где число красных мышечных волокон снижается с 80,4% до 52,4%, а содержание белых мышечных волокон достигает 36,7% в 30-дневном возрасте.

У поросят 30-дневного возраста в лучевом разгибателе запястья красных мышечных волокон содержалось 50,4% и белых мышечных волокон 41,2%, на промежуточные мышечные волокна приходилось 8,4%. Заметная убыль красных мышечных волокон характерна для четырехглавого мускула бедра, где этот показатель снизился с 87,7% до 56,8%, а число белых мышечных волокон увеличилось до 38,3%. Данный мускул содержал малое количество промежуточных мышечных волокон, всего лишь 3,5%.

Для поверхностного пальцевого сгибателя в 30-дневном возрасте характерно практически одинаковое содержание красных и белых мышечных волокон – 45,3% и 41,8% соответственно, на долю промежуточных волокон приходится 12,9%. Таким образом, сравнительный анализ показал, что имеются некоторые отличия в изменении процентного соотношения красных и белых мышечных волокон. Для мышц-сгибателей характерно активное нарастание белых мышечных воло-

кон. Для сложных мышц, таких как трехглавый мускул плеча и четырехглавый мускул бедра, преобладающее место занимают красные мышечные волокна. Относительно промежуточных мышечных волокон можно отметить, что их содержание во всех изученных мышцах колеблется от 8,2% у четырехглавого мускула бедра до 21,1% у поверхностного пальцевого сгибателя.

Очевидным является то, что локомоторные мышцы представляют гетерогенную популяцию смешанных волокон. Преобладание красных мышечных волокон повышает устойчивость мышц к утомлению, особенно в ранний постнатальный период адаптации к окружающей среде. При анализе электронограмм внешний вид миофибрилл состоит из

A-полос и Z-дисков (или Z-линий, Z-полос). Наиболее активно происходит увеличение количества миофибрилл в длиннейшей мышце спины поросят между 20 и 30 днями постнатального развития. За этот промежуток времени их количество возрастает на 26,4% ($P < 0,05$).

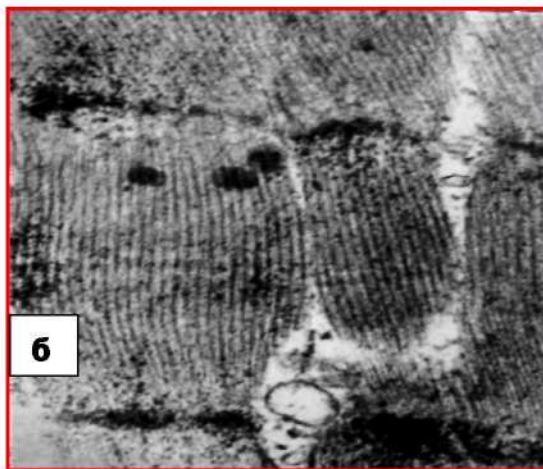
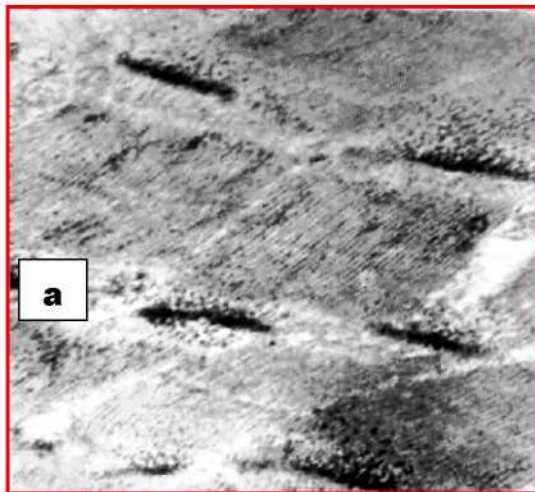
На электронограмме показано содержание миофибрилл в длиннейшей мышце спины и трехглавой мышце плеча (рисунок).

В трехглавой мышце плеча максимальный прирост количества миофибрилл у поросят констатирован с 5 до 20-дневного возраста. Увеличение этого показателя составило 41,0%.

В последующие десять дней наблюдений число миофибрилл на мышечное волокно увеличилось всего на 7,2%. Стереологический анализ количества миофибрилл в лучевом разгибателе запястья у поросят достоверно начал увеличиваться с 5-дневного возраста, и к 30-дневному возрасту это различие составило 44,6% ($P < 0,05$).

Длина саркомеров длиннейшей мышцы спины с 1 до 30-дневного возраста у поросят увеличивается на 42,3%. среднего ягодичного мускула – на 95,3%, трехглавого мускула плеча – на 22,4%. лучевого сгибателя запястья – на 27,2%, четырехглавого мускула бедра – на 33,0% и поверхностного пальцевого сгибателя тазовой конечности – на 32,5%.

Таким образом, ультраструктурный и стереологический анализы показали, что постнатальный миогенез характеризуется неравномерностью, что, возможно, зависит от функционального назначения каждой мышцы.



а – мышечные волокна длиннейшей мышцы спины, б – мышечные волокна трехглавой мышцы плеча. Рыхлое расположение миофибрилл. Небольшие скопления гликогена вблизи Z – зоны. Среди миофибрилл локализуются единичные гранулы гликогена и липидные включения

Рисунок – Ультраструктура мышечных волокон 1-дневных поросят.
Электронграмма. Ув.: а, б – 10 000

С учетом важности аминокислот в функциональной деятельности мышечной системы поросят проведен биохимический анализ их содержания в длиннейшей мышце 5 и 30-дневных поросят. В таблице 2 изложена концентрация аминокислот в длиннейшей мышце спины.

Таблица 2 – Концентрация свободных аминокислот в длиннейшей мышце спины 5 и 30-дневных поросят (нмоль/г ткани)

Аминокислоты	Длиннейшая мышца спины	
	возраст, дни	
	5	30
Валин (Val)	273,91±18,51	531,81±16,72
Гистидин (His)	125,57±18,06	127,47±16,91
Лизин (Lys)	84,98±5,98	108,82±4,61 ^x
Лейцин (Leu)	237,94±19,76	373,54±21,34 ^{xy}
Изолейцин (Ile)	86,08±16,11	117,57±10,82
Метионин (Met)	52,84±4,92	87,59±4,18
Треонин (Thr)	482,63±27,36	576,84±22,16
Фенилаланин (Phe)	119,78±12,43	121,29±9,42
Пролин (Pro)	735,28±46,10	754,20±32,19
Орнитин (Orn)	117,72±10,04	129,08±11,12

Примечание: В скобках международные символы аминокислот. ^xP<0,05; ^yP<0,01

Анализ содержания аминокислот в длиннейшей мышце спины, как видно из таблицы 2, свидетельствует о том, что существуют различия по концентрации различных аминокислот.

Тенденцию к увеличению в этот период валина в 1,9 раза мы объясняем тем, что увеличение концентрации данной аминокислоты является адаптационно-компенсаторным процессом на повышение выработки энергии. Содержание гистидина не претерпело существенных изменений. Концентрация лизина увеличилась на 28,05% (P<0,05), лейцина – на 57,0% (P<0,01).

Существенные изменения отмечены в концентрации изолейцина, где этот показатель к 30-дневному возрасту поросят увеличился в 1,4 раза. Аналогичная тенденция характерна также для аминокислоты метионина, содержание которой возросло к 30-дневному возрасту животных в 1,7 раза. Относительно таких аминокислот, как треонин, фенилаланин, пролин и орнитин отмечается тенденция к увеличению их концентрации в длиннейшей мышце спины, однако эти данные не достоверны.

Таким образом, результаты проведенных исследований позволили сформулировать положение о том, что у поросят функционально-биохимическая дифференцировка соматической мускулатуры продол-

жается, однако с разной адаптационно-компенсаторной способностью к факторам внешней среды.

Это обстоятельство необходимо учитывать в связи с тем, что у млекопитающих до 20-дневного возраста скелетная мускулатура не преобразует свою деятельность на фазнотоническую активность. В этот период физиологически стрессовым раздражителем, определяющим темпы роста, является та или иная степень динамической нагрузки на скелетную мускулатуру.

Изложенные данные позволяют сделать заключение о ведущем значении степени развития скелетной мускулатуры и уровня двигательной активности для нормальных темпов роста поросят на этапах индивидуального развития организма.

Заключение. Многие возрастные физиологические особенности поросят, особенно в условиях интенсивной технологии выращивания, полностью не раскрыты. В частности, это касается возникновения приобретенных иммунодефицитов, процессов становления постнатальной терморегуляции, дефинитивного пищеварения, критериев оценки жизнеспособности поросят. Важным вопросом современной морфологии и физиологии является познание закономерностей постнатального миогенеза, реакции скелетных мышц на экзо- и эндогенные факторы. Литературные данные свидетельствуют о том, что соматическая мускулатура достаточно динамичная структура, которая в определенной степени отражает физиологическое состояние организма. Актуальным является анализ наращивания мышечной массы у свиней в зависимости от возраста, направления продуктивности, содержания и кормления, т. к. известно, что интенсивность роста различных групп мышц обусловлена их функциональной значимостью.

Работа выполнена при поддержке БРФФИ №Б15МС - 020.

ЛИТЕРАТУРА

1. Самойлов, Н. Г. Структура скелетных мышц в условиях сочетания денервации, физической нагрузки и лазеропунктуры / Н. Г. Самойлов // *Арх. анатомии*. - 1991. - Т. 100, № 4. - С. 81-85.
2. Ярыгин, В. Н. Восстановление кровяной мышцы мышцей МДХ разного возраста после травмы и при имплантации ксеногенной мышечной ткани / В. Н. Ярыгин, М. А. Стенина, Н. В. Булякова // *Бюл. эксперим. биол. и мед.* -2006. - Т. 142, № 8. - С. 216-220.
3. Румянцев, П. П. Проблемы миогенеза / П. П. Румянцев, И. Л. Ерохина. - Л., 1981. - С. 22-50.
4. Машанский, В. Ф. Изменения ультраструктуры организации митохондрий при мышечной деятельности и гипотермии / В. Ф. Машанский, В. А. Rogozkin // *Электронная и флуоресцентная микроскопия клетки: сб. науч. тр.* - М. - Л., 2011. - С. 61-67.
5. Черток, В. М. Роль оксида азота в реакции артериальных сосудов на лазерное облучение / В. М. Черток, А. Е. Кошоба, Е. В. Беспалова // *Бюл. эксперим. биол. и мед.* -2008. - Т. 145, № 6. - С. 699-703.

6. Манухина, А. И. Влияние кленбутерола на морфофункциональное состояние эндокринных желез, скелетных мышц и жировых депо бычков / А. И. Манухина // Докл. РАСХН. - 2000. - № 2. - С. 40-43.
7. Морозов, В. И. Морфологические и биохимические аспекты повреждения и регенерации скелетных мышц при физических нагрузках и гиподинамии / В. И. Морозов, Г. А. Сакута, М. И. Каменский // Морфология. - 2006. - Т. 129, № 3. - С. 88-96.
8. Close, R. L. Dynamic properties of mammalian skeletal muscle / R. L. Close // *Physiol. Rev.* - 2002. - Vol. 52, №1. - P. 129.
9. Peter, I. B. Metabolic profiles of three fibre types of skeletal muscle in guinea pigs and rabbits / I. B. Peter, R. Y. Barbarof, V. R. Edgerton // *Biochemistry.* - 2012. - Vol. 11. - P. 2627-2633.
10. Braund, K. G. Histochemical identification of the fiber types in canine skeletal muscle / K. G. Braund, E. Y. Hoff, K. E. Richardson // *Amer. J. Vet. Res.* - 2008. - Vol. 39, № 4. - P. 561-565.
11. Coster, W. The use of semiautomatic morphometry in the study of normal rat gastrocnemius muscle fibres / W. Coster, T. Reuck, H. Eecken // *Acta Neurophatol.* - 1984. - Vol. 64, № 2. - P. 108-113.
12. Gauthier, G.F. Cytological studies of fiber types in skeletal muscle / G. F. Gauthier, H. A. Padykula // *Idid.* - 1996. - Vol. 28, № 2. - P. 333-354.
13. Eisenberg, B. R. Adaptability of ultrastructure in the mammalian muscle / B. R. Eisenberg // *J. Exp. Biol.* - 2005. - Vol. 115. - P. 55-68.
14. Romanul, F. C. Enzymes in muscle. A histochemical studies of enzymes in individual muscle fibres / F. C. Romanul // *Arch. Neurol.* - 2004. - Vol. 11. - P. 355-368.
15. Schiaffino, S. Relations between structure and function in the skeletal muscle fibres / S. Schiaffino, V. Hanzlikova // *J. Cell. Biol.* - 2007. - Vol. 47. - P. 107-119.