

MILAN ČABRIĆ

Filozofski fakultet, Zadar
Studij tjelesnog odgoja, Split

N. T. JAMES

Department of Human Biology and Anatomy
University of Sheffield England

Primljeno 25. 1. 1982.

MORFOMETRIJSKA I STEREOLOŠKA ANALIZA STRUKTURNIH I ULTRASTRUKTURNIH PROMENA NA MIOKAPILARIMA I MIOFIBRILIMA SKELETNIH MIŠIĆA TRENIRANIH ŽIVOTINJA

SAŽETAK

Eksperimentalni trenažni režim bio je uspješan u izazivanju adaptivnih promjena funkcionalnih pokazatelja kod treniranih životinja.

1. UVOD

Za potpunije razumevanje adaptivne reakcije skeletnih mišića na fizički napor od velikog značaja su ispitivanja mišićnih kapilara. Opšte je poznato da metabolički procesi u skeletnim mišićima—toliko važni kako za njihovu strukturu tako i funkciju—u velikoj meri zavise od stepena opskrbljenosti mišića krvlju, odnosno od protočnosti i razgranatosti kapilarne mreže u njima. Anatomaska građa kapilara u skeletnim mišićima bila je detaljno istraživana još krajem prošlog veka—Ranvier (32), Spalteholz (prema 16)—dok se početkom ovog veka Krogh (25, 26) pozabavio istraživanjem odnosa građe kapilara i funkcije skeletnih mišića. Zatim sledi čitav niz radova u kojima se bavilo kvantitativnim istraživanjima gustine kapilara kod različitih mišića sisara. U ovim istraživanjima je, treba napomenuti, gustina kapilarne mreže bila određivana kao broj kapilara na jedinicu površine poprečnog preseka mišićnog tkiva. Tek je u jednom nedavnom radu, koristeći se teoretskim modelom koji je definisao Underwood (35), James (23) predložio metod za određivanje zapreminske gustine kapilara (L_v), izražene ukupnom dužinom kapilarne mreže na jedinicu volumena mišićnog tkiva.

Što se tiče miofibrila situacija je unekoliko bolja. Od relativno malog broja autora, koji su se bavili ovom problematikom, najviše njih se interesovalo za pitanje hipertrofije mišićnih fibrila. Pri tome treba naglasiti da i u ovim istraživanjima ima značajnih razlika u načinu izazivanja hipertrofije. Naime, dok se jedan broj istraživača, slično nama, interesovao problemom radne hipertrofije, drugi se bavio hirurški potstaknutom, takozvanom kompenzatornom hipertrofijom. Međutim, ima i onih kao što su, recimo, Bigland i Jehring (6), Massey (28), Nowakowska (29) i dr., koje je interesovala mišićna hipertrofija izazvana drugim agensima (hormonima, elektrostimulacijom i sl.). Sem toga, neki autori su uzimali u obzir, a drugi nisu, morfološke, funkcionalne, biohemijske ili ne-

ke druge razlike između pojedinih tipova mišićnih vlakana. Naime, poznato je da je klasifikacija miofibrila izvršena na osnovu različitih kriterijuma. Tako su Dubowitz i Pearse (13) klasifikovali fibrile prema njihovim oksidativnim sposobnostima (na fibrile tipa I, koji poseduju visoku oksidativnu sposobnost i fibrile tipa II, koji su prvenstveno anaerobni), Engel (14), Stein i Padykula (34) i Romanul (33) na osnovu njihove ATP-azne aktivnosti (crvene, bele i međuvlakna), Goldspink (15) prema dimenzijama (large phase i small phase), Gauthier (17) prema strukturi, Barnard et al. (5) prema brzini kontrakcije, itd.

Jedan od ciljeva eksperimenta, koji smo mi sproveli, bilo je, između ostalog, da se kvantitativno definišu adaptivne morfološke promene na mišićnim kapilarama i fibrilima u toku prilagođavanja na intenzivno fizičko naprezanje, koje je kontrolisano standardnim fiziološkim kriterijumima treniranosti (srčanom frekvencijom u stanju mirovanja ($f_{h,0}$) i u toku napora ($f_{h,15}$), kao i u sposobnosti da se savlada trenažno opterećenje (W)). Eksperiment je trebalo, naime, da pruži odgovor na sledeća pitanja:

1) U kojem obimu, i da li uopšte, primenjeni eksperimentalni trenažni režim izaziva promenu dimenzija i gustine mišićnih kapilara;

2) Da li, i u kojoj meri, eksperimentalni režim dovodi do pojave radne hipertrofije, odnosno do povećanja površine poprečnog preseka fibrila angažovane skeletne muskulature.

2. METODIKA ISPITIVANJA

2. 1. Eksperimentalne životinje

Ispitivani uzorak bio je sasatavljen od devet pasa—mešanaca, muškog pola, starosti od 1—4 godine, odabranih po principu slučajnog uzorka.

2. 2. Trenažni postupak i kontrola funkcionalnih efekata treniranosti

Psi su trenirani trčanjem na pokretnoj traci kontrolisanog nagiba i brzine kretanja. Eksperimentalni period, u kojem su psi bili svakodnevno podvrgnuti trčanju, trajao je šest nedelja. U toku ovog perioda svaka eksperimentalna životinja podvrgavana je svakodnevnom trenažnom opterećenju od 60 minuta. Početna brzina trčanja, regulisana brzinom kretanja trake pokretnog soga, iznosila je $1,2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$, pri nagibu od 12° . Svakih 6-7 dana povećavana je brzina trčanja za $0,2-0,3 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$, imajući pri tome u vidu individualnu sposobnost svake životinje da podnese dato opterećenje (sem subjektivnih kriterijuma u oceni podnošljivosti opterećenja, svakih sedam dana merena je svim životinjama srčana frekvencija elektrokardiografskim postupkom. Srčana frekvencija je merena kako u stanju mirovanja tako i nakon 15-minutnog trčanja konstantnom brzinom i pod istim nagibom), a poslednje tri nedelje povećan je i nagib trake na 15° .

2. 3. Biopsija i priprema tkiva

Pre početka i 24 časa po završetku 6-nedeljnog eksperimentalnog trenažnog perioda svakoj životinji je longitudinalnom incizijom, uz prethodnu lokalnu anesteziju (Novocain), uzet iz središnjeg dela m. vastus lateralis istog ekstremiteta komadić mišićnog tkiva približne težine 20 mg.

Tkivo je odmah nakon izvršene biopsije fiksirano u 3% glutaraldehydu, postfiksirano u 2% osmium tetroksidu (OsO_4) i ukalupljeno u EPON[®]. Tkivo je, za potrebe svetlosne mikroskopije, bojeno po metodi koju je preporučio Pearse (30), a za elektronsku mikroskopiju kontrastirano 3% uranil acetatom i olovo citratom.

2. 4. Morfometrijske i stereološke metode

Morfometrijske dimenzije određivane su na uzdužnom i poprečnom preseku mišića uz pomoć »Wild M20 Research Microscope« sa projekcionim cilindrom i mernog analizatora »MOP — Amo 3« sa digitalizovanom tablom i svetlosnim kursom.

Stereološki parametri su određivani primenom specijalnih stereoloških matrica i formula koje su predložili Underwood (35), Weibel (37) i dr.

3. REZULTATI ISPITIVANJA

3. 1. Funkcionalni efekti prilagođavanja na trenažni napor

Trenažni režim, koji se sastojao od 6-nedeljnog perioda svakodnevnog trčanja na treadmill-u, uz progresivno povećavanje intenziteta opterećenja (od $7,84 \pm 0,49$ do $25,84 \pm 0,70 \text{ J} \times 10^6 \text{ h}^{-1}$) povećavanjem brzine kretanja trake od $1,2$ do $2,4 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ i nagiba od 12° do 15° , bio je efikasan sa gledišta prilagođavanja eksperimentalnih životinja na trenažni napor. Sve životinje su bile u stanju da savladaju rastući intenzitet opterećenja. Kao merilo funkcionalnog prilagođavanja srčano-sudovnog sistema eksperimentalnih životinja na nametnuti napor praćena je srčana frekvencija u stanju mirovanja i nakon 15-minutnog trčanja na pokretnoj traci. Na tabeli 1 i slici 3 pri-

kazane su brojačno i grafički ove vrednosti. Kao što se može videti, broj srčanih udara u stanju mirovanja ($f_{\text{m.o.}}$) smanjio se u toku trenažnog perioda sa $151,9 \pm 1,1$ na $130,6 \pm 6,8$ udara u minuti ($p < 0,1$), a na kraju 15-minutnog trčanja (brzinom od $1,2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ i nagibom trake od 12°) smanjio se sa, u proseku, $215,2 \pm 2,7$ na $183,8 \pm 3,5$ udara u minuti ($p < 0,1$ — Weleh test).

3. 2. Morfometrijski i stereološki pokazatelji adaptivnih promena

U toku eksperimentalnog perioda nije došlo do značajnijih oscilacija telesne težine tretiranih životinja (tabela 1).

Na tabelama 2, 3 i 4, kao i na slici 4 vidi se da je 6-nedeljni trenažni režim izazvao statistički značajne promene na kapilarima angažovane muskulature. Zabeleženo je povećanje broja kapilara na jedinicu poprečnog preseka skeletnog mišića (P_A), od $1141,8 \pm 114,7$, pre početka trenažnog perioda, do $1469,3 \pm 116,6$ kapilara po mm^2 , nakon završetka 6-nedeljnog treninga. Ovo povećanje iznosi, u proseku $28,6\%$ ($p < 0,01$). Istovremeno je povećan i broj miokapilara na jedinicu uzdužnog preseka mišićnog tkiva (P_L) sa $590,5 \pm 33,0$ na $811,6 \pm 86,3$ kapilara po mm^2 . Povećanje iznosi, u proseku, $37,4\%$ ($p < 0,01$).

Znatno je povećana ukupna dužina kapilara na jedinicu zapremine mišićnog tkiva (L_V). Povećanje iznosi, u proseku, $27,4\%$ ($p < 0,01$). Izraženo u apsolutnim brojevima »gustina kapilarne mreže« povećana je sa $1727,9 \pm 138,3$ na $2202,6 \pm 232,0$ po $\text{mm} \cdot \text{mm}^{-3}$. Takođe je povećana i »površinska gustina kapilara« (S_V) za $46,1\%$ (od $21,28 \pm 3,18$ na $31,10 \pm 4,13 \text{ mm}^2 \cdot \text{mm}^{-3}$). Pri tome, treba reći, došlo je i do statistički manje značajnih promena orijentacije kapilara ($Q_{i,3}$) unutar mišićnog tkiva.

Značajno je povećana i srednja veličina poprečnog preseka kapilara (K) — od $12,05 \pm 0,27 \mu\text{m}^2$ na $15,86 \pm 0,28 \mu\text{m}^2$, što predstavlja povećanje od $31,6\%$. U funkciji navedenog povećanja došlo je i do odgovarajućih povećanja maksimalnog dijametra kapilara sa $3,51 \pm 0,13$ na $4,16 \pm 0,10 \mu\text{m}$ ($p < 0,01$).

Na tabeli 4 prikazan je odnos između broja miokapilara i miofibrila (K/F) na jedinicu površine poprečnog preseka mišića pre i posle eksperimentalnog perioda (od $2,40$ na $3,47$, $p < 0,05$).

Na tabeli 4 se može zapaziti da je, u odnosu na incizionalno stanje, površina poprečnog preseka miofibrila povećana sa, u proseku, $836,7 \pm 19,2$ na $1004,4 \pm 28,1 \mu\text{m}^2$. Detektovana radna hipertrofija iznosila je $\approx 20\%$ ($p < 0,01$).

4. DISKUSIJA

4. 1. Miokapilari

Rezultati naših istraživanja, brojačno izraženi u prethodnom poglavlju, pokazuju da pojavu radne hipertrofije skeletnih mišića prati pojava kako povećanja površine poprečnog preseka i maksimalnog dijametra kapilara, tako i povećanje gustine kapilarne mreže na jedinicu površine i zapremine mišićnog tkiva.

Tabela 1

TELESNA TEŽINA (TT), SRČANA FREKVENCIJA U STANU MIROVANJA ($f_{h,0}$) I NAKON NAPORA ($f_{h,15}$); TRENAŽNO OPTEREĆENJE (W) PRE I POSLE EKSPERIMENTALNOG TRENAŽNOG PERIODA

No	TT (kg) n=9		$f_{h,0}$ udar/min n=9		$f_{h,15}$ udar/min n=9		W ($\times 10^6 h^{-1}$) n=9	
	pre	posle	pre	posle	pre	posle	pre	posle
1	29,8	29,6	150	141	221	209	9,07	27,42
2	22,5	22,7	150	141	200	187	6,85	27,04
3	22,6	22,4	148	109	210	178	6,88	22,82
4	22,1	22,3	151	111	221	180	6,72	22,32
5	25,3	25,8	151	146	213	186	7,70	25,55
6	21,9	21,3	150	109	211	173	6,66	26,34
7	21,7	22,1	149	108	212	176	6,60	26,08
8	34,8	34,2	158	153	225	184	10,59	29,04
9	31,1	29,9	156	151	224	181	9,46	25,95
X	25,7	25,5	151,9	130,6	215,2	183,8	7,84	25,84
Sx	1,6	0,4	1,1	6,8	2,7	3,5	0,49	0,70

Tabela 2

BROJ KAPILARA NA JEDINICU POVRŠINE POPREČNOG ($P_{A,1}$), GUSTINA KAPILARNE MREŽE (L_v) I STEPEN ORIJENTACIJE KAPILARA ($Q_{i,3}$) PRE I POSLE EKSPERIMENTALNOG TRENAŽNOG PERIODA

	$P_{A,1}$ (mm^{-2}) n=408 n=572		$P_{A,2}$ (mm^{-2}) n=211 n=290		L_v ($mm\ mm^{-3}$) n=27 n=27		$Q_{i,3}$ (mm^{-2}) n=9 n=9	
	pre	posle	pre	posle	pre	posle	pre	posle
1	1461	1511	554	1008	2015	2518	0,45	0,20
2	1713	2317	705	1335	2418	3652	0,42	0,27
3	1159	1360	705	806	1864	2166	0,24	0,26
4	680	1335	554	605	1234	1184	0,10	0,38
5	907	1622	529	831	1436	2494	0,26	0,32
6	1159	1234	504	529	1622	1763	0,39	0,40
7	856	1159	453	529	1310	1688	0,31	0,37
8	882	1234	579	730	1461	1965	0,21	0,27
9	1461	1461	730	932	2191	2393	0,33	0,22
X	1141,8	1469,3	590,5	811,6	1726,9	2202,6	0,29	0,69
Sx	114,7	116,5	33,0	86,3	138,3	232,0	0,04	0,05

Tabela 3

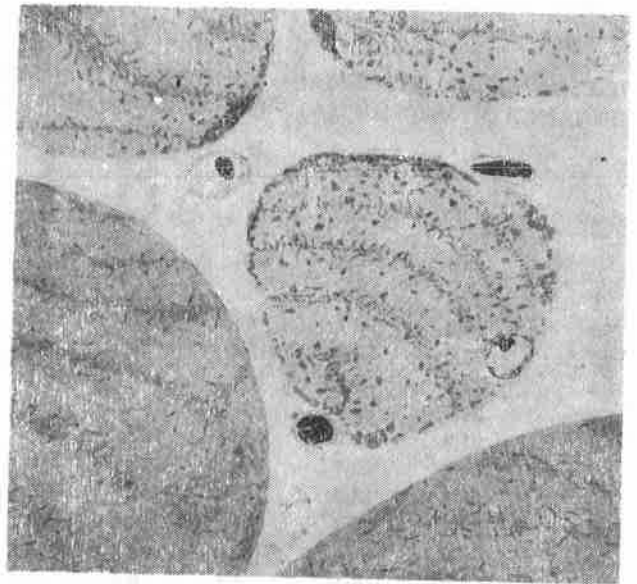
POVRŠINA POPREČNOG PRESEKA (K), MAKSIMALNI DIJAMETAR (DK) I »POVRŠINSKA GUSTINA« KAPILARA (S_v)

	K (μm^2) n=450 n=450		DK (μm) n=450 n=450		S_v ($mm^2\ mm^{-3}$) n=27 n=27	
	pre	posle	pre	posle	pre	posle
1	15,02	15,38	3,58	4,19	27,68	34,98
2	14,80	15,41	3,39	3,92	32,97	50,72
3	9,51	16,33	3,11	4,51	20,38	31,03
4	9,63	16,32	3,20	4,06	13,57	16,96
5	9,57	15,72	3,80	4,06	15,70	35,11
6	9,32	16,30	3,51	4,15	17,53	25,26
7	14,63	16,14	3,59	4,09	17,78	24,08
8	9,62	16,36	3,47	4,27	16,07	28,15
9	14,18	16,58	3,65	4,09	29,19	34,59
X	12,05	15,86	3,51	4,16	21,28	31,10
Sx	0,27	0,28	0,13	0,10	3,18	4,13

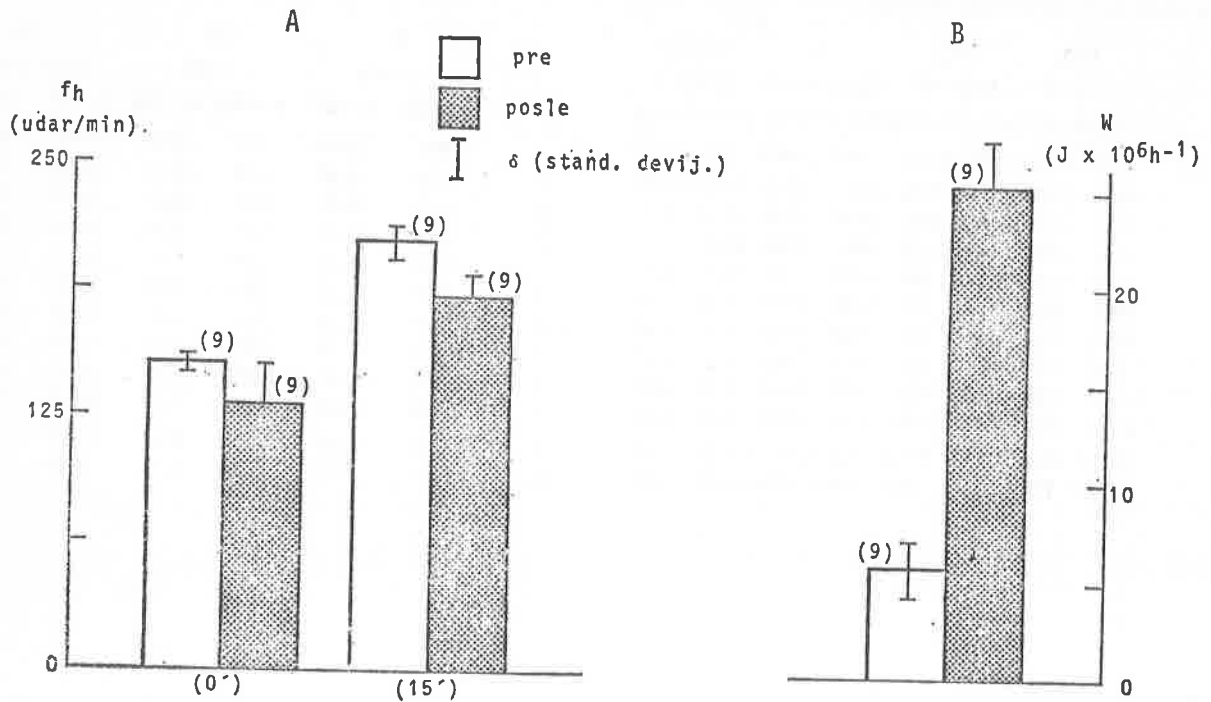
Tabela 4

SREDNJE VREDNOSTI POVRŠINE POPREČNOG PRESEKA MIŠIĆNIH FIBRILA (F), BROJA FIBRILA I KAPILARA, KAO I NJIHOVOG ODNOSA (K/F), NA JEDINICU POVRŠINE POPREČNOG PRESEKA MIŠIĆNOG TKIVA

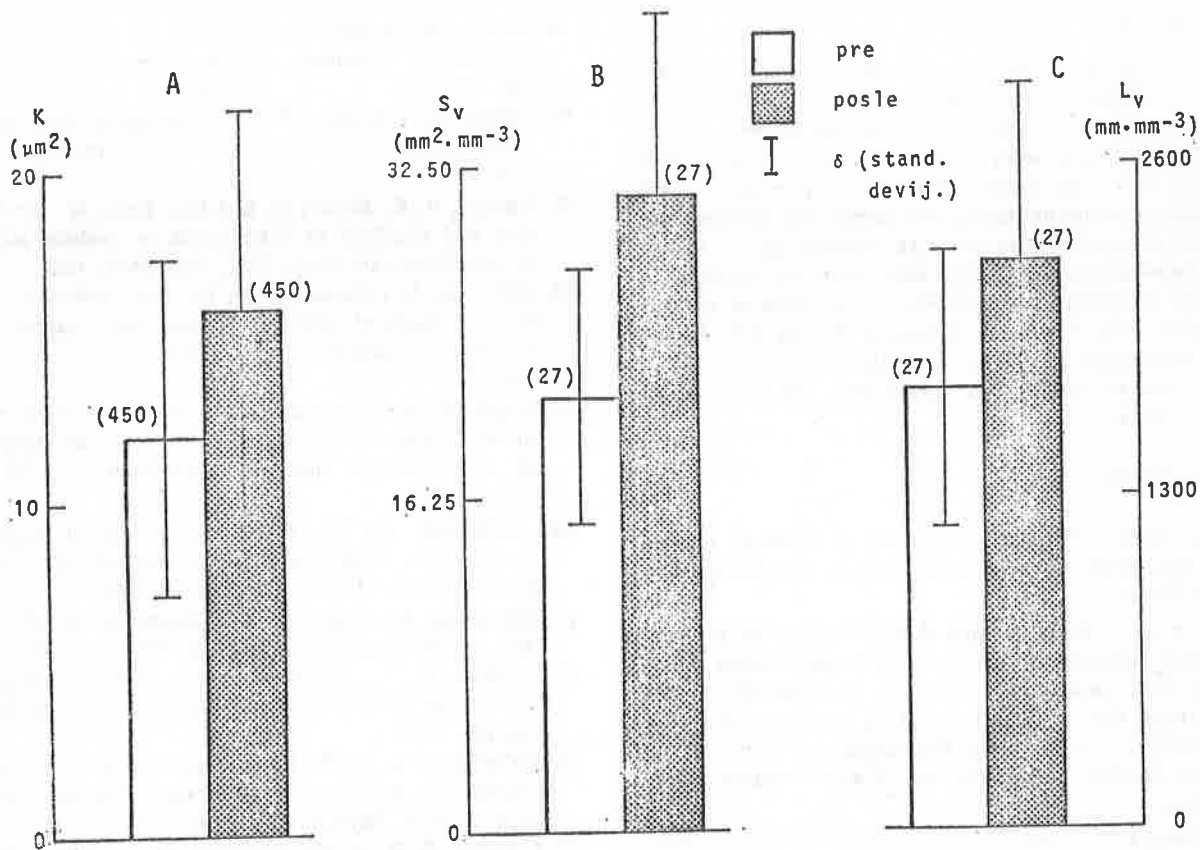
No	F (μm^2)		Br. fibrila (mm^{-2})		Br. kapilara (mm^{-2})		K/F (%)	
	pre	posle	pre	posle	pre	posle	pre	posle
1	1051	1669	645	1174	1,82	416	1360	3,27
2	850	873	680	1461	2,15	668	1524	2,28
3	798	1044	310	655	2,11	285	1343	4,71
4	888	1172	378	922	2,44	466	1662	3,57
5	700	865	756	1718	2,27	990	2324	2,35
6	1065	1144	385	1159	3,01	292	1242	4,25
7	705	1081	416	1436	3,11	202	1460	7,23
8	795	913	335	872	2,60	332	1176	3,54
9	808	908	345	894	2,59	232	1252	5,40
X	836,7	1004,4	476	1144	2,40	419	1456	3,47
Sx	19,2	28,1	32,6	66,3	—	50,2	93,4	—



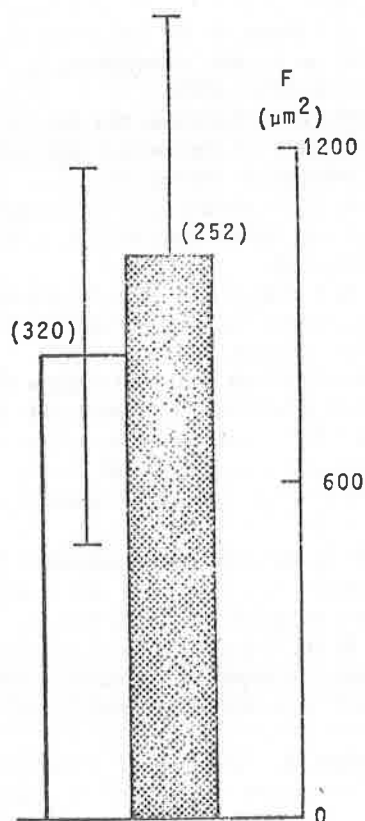
Slika 1. Poprečni presek nekoliko miofibrila sa pripadajućim kapilarima



Slika 2. A Prosečne vrednosti srčane frekvencije u toku mirovanja (f_{h0}) i nakon 15-minutnog trčanja na treadmillu (f_{h15}) pre i posle 6-nedeljnog trenažnog perioda ($p < 0,1$)
 B Prosečne vrednosti izvršenog rada u toku 60 min. trčanja (W) pre i posle 6-nedeljnog trenažnog perioda ($p < 0,05$)



Slika 3. A Prosečne vrednosti poprečnih preseka mišičnih kapilara (K) pre i posle trenažnog perioda ($p < 0,01$)
 B Prosečne vrednosti »površinske gustine« kapilara (S_v) pre i posle trenažnog perioda ($p < 0,01$)
 C Prosečne vrednosti gustine kapilarne mreže (L_v) pre i posle trenažnog perioda ($p < 0,01$)



Slika 4. Prosečna vrednost površine poprečnog preseka miofibrila (F) pre i posle trenažnog perioda ($p < 0,01$)

U nizu ranijih radova — Petrén et al. (31), Carrow et al. (12), Mai et al. (27), Andersen (1), Brodal et al. (7) — bilo je pokazano da opterećenje tipa izdržljivosti do vodi do povećanja gustine kapilarne mreže u skeletnim mišićima miševa, zamoraca i ljudi. Ovi radovi bazirani su na determinaciji »kapilarne gustine« određivanjem broja kapilara na transverzalnom preseku mišićnog tkiva. Pri tome je bilo pokušaja — Andersen i Henriksson (2) — da se detektuju promene »površinske gustine kapilara« (S_v) na treniranom humanom uzorku (zabeleženo povećanje gustine od 20%). Međutim, tek su nedavno — James (23), Čabrić i James (8,9 i 11), Čabrić et al. (10), Atherton et al. (4) — učinjeni prvi pokušaji određivanja gustine kapilara u odnosu na volumen mišićnog tkiva.

Kvantitativne razlike koje postoje između našeg i radova drugih autora logična su posledica različitosti primenjene eksperimentalne procedure, morfometrijske i stereološke tehnike i ispitivanog uzorka. Tako se također može objasniti širok dijapazon konstatovanih promena drugih autora u broju mišičnih kapilara na jedinicu površine mišićnog tkiva: od jedva značajnih — Hermansen i Wachtlova (22) — do onih kod kojih je detektovano povećanje od preko dva puta — Jansson i Kaijser (24).

4. 2. Miofibrili

Naša istraživanja, kao što je već spomenuto, ukazala su na značajnu pojavu radne hipertrofije miofibrila kao posledicu trenažnog opterećenja. Još su Siebert (prema Goldspink-u, 16), a zatim Walker (36), Gollnick et al. (18, 19 i 20), kao i niz drugih, ustanovili da je stepen radne hipertrofije miofibrila srazmeran intenzitetu opterećenja. Polazeći od ove premise može se objasniti razlika u stepenu detektovane hipertrofije koju smo mi zabeležili i one koju su dobili drugi istraživači — Gollnick et al. (18), Goldspink (15), Howells i Goldspink (prema 16), Andersen i Henriksson (3), Guy i Snow (21) i dr., jer se radilo o različitim obimima i tpu opterećenja kod eksperimentalnog uzorka.

5. ZAKLJUČAK

Eksperimentalni trenažni režim bio je uspešan u izazivanju adaptivnih promena funkcionalnih pokazatelja treniranih životinja.

Znatno je povećana ukupna dužina kapilara na jedinicu volumena mišićnog tkiva, a također i »površinska gustina kapilara«. Istovremeno, došlo je do povećanja dimenzija kapilara (od 31,6%), odnosno do povećanja površine poprečnog preseka kapilara. Promenjen je i odnos između broja kapilara i miofibrila na jedinicu površine mišićnog tkiva.

Zabeležena je i značajna pojava radne hipertrofije miofibrila od $\approx 20\%$ ($p < 0,01$).

6. LITERATURA

1. Andersen, P.: Capillary density in skeletal muscle of man. *Acta physiol. scand.*, 95: 203-205, 1976.
2. Andersen, P. i Henriksson, J.: Capillary supply of the quadriceps femoris muscle of men. *J. Physiol.*, 270: 677-690, 1977.
3. Andersen, P. i Henriksson, J.: Training induced changes in the sub-groups of human type II skeletal muscle fibres. *Acta physiol. scand.*, 99: 123-125, 1977.
4. Atherton, G. W., Čabrić, M. i James, N. T.: Quantitative studies on skeletal muscle of dystrophic mice. *Roy. Anat. Soc. Meet.*, Sheffield, 1981.
5. Barnard, R. J., Edgerton, V. R., Furukawa, T. i Peter, J. B.: Histochemical, biochemical and contractile properties of red, white and intermediate fibres. *Amer. J. Physiol.*, 220: 410-418, 1970.
6. Bigland, B. I. Jehring, B.: Muscle performance in rats normal and treated with growth hormone. *J. Physiol.*, 117: 129-136, 1951.
7. Brodal, P., Ingjer, F. i Hermansen, L.: Capillary supply of skeletal muscle fibres in untrained and endurably of skeletal muscle fibres in untrained and endurance trained men. *Acta physiol. scand., Suppl.*, 440, 178, 1976.
8. Čabrić, M. i James, N. T.: Quantitative studies on the muscle of exercise trained dogs. *J. Anat.*, 1981.
9. Čabrić, M. i James, N. T.: Morphometric analysis on the muscles of exercise trained and untrained dogs. *Amer. J. Anatomy*. 1981. (u štampi).
10. Čabrić, M., James, N. T. i Wild, M. J.: Quantitative Studies on Japanese Waltzing mice. *J. Anat.*, 133: 150-151, 1981.
11. Čabrić, M. i James, N. T.: Stereological analyses of hypertrophic muscle. *Stereol. Jugosl., Suppl.*, 1: 649-654, 1981.
12. Carrow, R. E., Brown, R. E. i Van Hass, W. D.: Fibre size and capillary to fibre ratios in skeletal muscle of exercised rats *Anat. Rec.*, 159: 33-40, 1967.
13. Dubowitz, V. i Pearse, A. G. E.: A comparative histochemical study of oxidative enzyme and phosphorylase activity in skeletal muscle. *Histochem.*, 2: 105-117, 1960.
14. Engel, W. K.: The essentiality of histo- and cytochemical studies of skeletal muscle in the investigation of neuromuscular diseases. *Neurology*, 12: 778-794, 1962.
15. Goldspink, G.: The Combined Effects of Exercise and Reduce Food intake on Skeletal Muscle Fibers. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 63: 209-216, 1964.
16. Goldspink, G.: Postembryonic Development of Striated Muscle Academic Press, N. York, 215-221, 1972.
17. Gauthier, G. F.: The Biochemistry and Physiology of Muscle as a Food. Univ. Of Wisconsin, Press, Madison, 103-130, 1970.
18. Gollnick, P. D. et al.: Enzyme activity and fibre composition in skeletal muscle of untrained and trained men. *J. Appl. Physiol.*, 33: 615-618, 1972.
19. Gollnick, P. D. et al.: Glycogen depletion patterns in human skeletal muscle fibres during prolonged work. *Pflug. Arch.*, 344: 1-12, 1973.
20. Gollnick, P. D. et al. U: Metabolic Adaptation to Prolonged Physical Exercise. Birkhauser Verl., Basel, 416-421, 1975.
21. Guy, P. S. i Snow, D. H.: The effect of training and detraining on muscle composition in the horse. *J. Physiol.*, 269: 33-51, 1977.
22. Hermansen, L. i Wachtlova, M.: Capillary density of skeletal muscle in well-trained and untrained men. *J. Appl. Physiol.* 6: 860-863, 1971.
23. James, N. T.: A stereological analysis of capillaries in normal and hypertrophic muscle, *J. Morphol.*, 167: 1981, (u štampi).
24. Janson, E. i Kaijser, L.: Muscle Adaptation to Extreme Endurance Training in Man. *Acta physiol. scand.*, 100: 315-324, 1977.
25. Krogh, A.: Supply of oxygen to tissues and regulation of capillary circulation. *J. Physiol.*, 52: 457-479, 1919.
26. Krogh, A.: The number and distribution of capillaries in muscle with calculations of oxygen pressure hld necessary for supplying the tissues. *J. Physiol.*, 52: 409-415, 1919.
27. Mai, J. V. et al.: Capillary of red, white and intermediate muscle fibre in trained and untrained guinea pigs. *Experientia*. 26: 1222-1223, 1970.
28. Massey, B. H.: The effect of involuntary training with high frequency electrical stimulation upon strength and muscle size. 11th Meet. Amer. Coll. Sport Med. 1964.
29. Nowakowska, A.: Influence of experimental training by electric current stimulation of skeletal muscle.

- Acta Physiol. Polonica. 12: 32-38, 1961.
30. **Pearse, D. C.:** Histological techniques for electron microscopy. Academic Press, 1964.
 31. **Petrán, T. et al.:** Der einfluss des trainings auf die Hanfigkeit der Capillaren in Herz-und Skelettmuskulatur. Arbeitsphysiologie, 9: 376-386, 1937.
 32. **Ranvier, L.:** Leçons d'anatomie general sur le systeme musculaire. Delahaye, Paris, 1880.
 33. **Romanul, F. C. A.:** Enzymes in muscle. Arch. Neurol., 11: 355-368, 1964
 34. **Stein, J. J. i Padykula, H.:** Histochemical classification of individual skeletal muscle fibres of the rat. Amer. J. Anat., 110: 103-115, 1962.
 35. **Underwood, E. E.:** Quantitative Stereology. Addison—Wesley Publ., 1970.
 36. **Walker, M. G.:** The effect of exercise on skeletal muscle fibres. Comp. Biochem. and Physiol., 197: 791-797, 1966.
 37. **Weibel, E. R.:** Coherent test systems for stereological analysis by point counting. Univ. of Bern, 1974.

A MORPHOMETRIC AND STEREOLOGIC ANALYSIS OF THE STRUCTURAL AND ULTRASTRUCTURAL CHANGES ON THE MIOCAPILLARIES AND MIOFIBERS OF THE SKELETAL MUSCLES IN TRAINED ANIMALS

The experimental training regime was successful in inducing adaptive changes of functional indicators in trained animals

The total capillary length was significantly increased in relation to the unit of volume of the muscular tissue, as was the »surface capillary density«. At the same time dimensions of capillaries increased (by 31.6%), i.e. the surface of the cross-section of the capillaries had increased. The relation between the number of capillaries and miofibers to the unit of area of the muscular tissue was also changed.

Милош Чабрич, Н. Т. Джемс

МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ И СТЕРЕОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗЫ СТРУКТУРНЫХ И УЛЬТРАСТРУКТУРНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ НА МИОКАПИЛЛЯРАХ МЫШЕЦ СКЕЛЕТА ТРЕНИРОВАННЫХ ЖИВОТНЫХ

Экспериментальный режим тренировок вызвал приспособительные изменения функциональных характеристик у исследованных животных.

Значительно увеличилась общая длина капилляров в единице объема мышечной ткани, а также »густота капилляров на единицу площади«. В то же время увеличился размер капилляров (на 31,6%), т.е. площадь поперечного разреза капилляра. Также изменилось взаимоотношение между числом капилляров и миофибрилл на единицу площади мышечной ткани.

Выявлено также повышение рабочей гипертрофии миофибрилл на ~ 20% ($p < 0.01$).

