

## Морфология скелетных мышц при динамической физической нагрузке и коррекции L-карнитином

И.А. Хуторская<sup>1,2</sup>, Г.Ф. Шаймарданова<sup>3</sup>, В.П. Балашов<sup>1</sup>, В.Н. Абрамов<sup>1</sup>,  
А.В. Балашов<sup>1</sup>, Е.В. Быстрова<sup>1</sup>, И.А. Евстифеева<sup>1</sup>

<sup>1</sup> ФГБОУ ВО Национальный исследовательский Мордовский государственный университет им. Н.П. Огарева, Саранск, Россия

<sup>2</sup> ФГБУН Институт биоорганической химии им. академиков М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова РАН, Москва, Россия

<sup>3</sup> Казанский институт биохимии и биофизики – обособленное структурное подразделение ФГБУН Федеральный исследовательский центр «Казанский научный центр РАН», Казань, Россия

**Резюме. Введение.** Работы, посвященные исследованию морфологических изменений в скелетной мышечной ткани при динамической физической нагрузке, остаются единичными. Данные о миопротекторных свойствах L-карнитина во многом противоречивы. Цель исследования – анализ ультраструктурных изменений миосимпластов камбаловидной и подошвенной мышц крыс в условиях интенсивной физической нагрузки и действия L-карнитина.

**Материалы и методы.** Животные (крысы) были разделены на три группы: 1) контрольную – без нагрузки; 2) группу сравнения – с физической нагрузкой; 3) экспериментальную – с физической нагрузкой и получением L-карнитина (100 мг/кг). Физическую нагрузку моделировали ежедневным (21 сутки) принудительным плаванием животных «до предела» с грузом, равным 10% от массы тела.

**Результаты.** Интенсивная физическая нагрузка приводит к появлению ряда деструктивных изменений в скелетной мышечной ткани обоих типов мышц: внутриклеточного и интерстициального отека, образованию инвагинаций и повреждений кардиолемы, миофибрилл и митохондрий. Профилактическое введение L-карнитина снижает степень выраженности и частоту появления деструкции миосимпластов.

**Заключение.** Результаты исследования подтверждают наличие протекторных свойств у L-карнитина в отношении скелетных мышечных волокон при интенсивной физической нагрузке.

**Ключевые слова:** миосимпласт, подошвенная мышца, камбаловидная мышца, динамическая физическая нагрузка, L-карнитин

**Для корреспонденции:** Ирина Александровна Хуторская. E-mail: alfa200890@yandex.ru

**Для цитирования:** Хуторская И.А., Шаймарданова Г.Ф., Балашов В.П., Абрамов В.Н., Балашов А.В., Быстрова Е.В., Евстифеева И.А. Морфология скелетных мышц при динамической физической нагрузке и коррекции L-карнитином. Клини. эксп. морфология. 2024;13(4):67–75. DOI: 10.31088/SEM2024.13.4.67-75.

**Финансирование.** Исследование выполнено в рамках государственного бюджетного финансирования.

Статья поступила 19.03.2024. Получена после рецензирования 19.04.2024. Принята в печать 24.06.2024.

## Morphology of skeletal muscles under dynamic exercise and correction with L-carnitine

I.A. Khutorskaya<sup>1,2</sup>, G.F. Shaymardanova<sup>3</sup>, V.P. Balashov<sup>1</sup>, V.N. Abramov<sup>1</sup>,  
A.V. Balashov<sup>1</sup>, E.V. Bystrova<sup>1</sup>, I.A. Evstifeeva<sup>1</sup>

<sup>1</sup> National Research Mordovia State University, Saransk, Russia

<sup>2</sup> Shemyakin-Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry, Moscow, Russia

<sup>3</sup> Kazan Institute of Biochemistry and Biophysics of the Federal Research Center “Kazan Scientific Center”, Kazan, Russia

**Abstract. Introduction.** There is paucity of information on morphological changes in skeletal muscle tissue under dynamic exercise. Data on myoprotective properties of L-carnitine are contradictory. The paper aimed to analyze ultrastructural changes in characteristic multinucleated structures of the soleus and plantaris muscles of rats under intense physical activity and the action of L-carnitine.

**Materials and methods.** The animals were divided into three groups: 1) the control group, in which the rats that did not have physical activity; 2) the comparison group, where the rats had intense physical activity;

and 3) the experimental group, where the rats received L-carnitine at a dose of 100 mg/kg and had intense physical activity. Dynamic exercise was for 21 days running and implied forced swimming “to the limit” with a load equal to 10% of body weight.

**Results.** An electron microscopic study showed intense dynamic physical activity to lead to a number of destructive changes in the skeletal muscle tissue of both types of muscles: the appearance of intracellular and interstitial edema, the formation of invaginations, and damage to the nuclear membrane, myofibrils, and mitochondria. Preventional injection of L-carnitine reduces the severity and frequency of damage to characteristic multinucleated structures.

**Conclusion.** The research results indicate that L-carnitine protects skeletal muscle fibers during intense physical activity.

**Keywords:** characteristic multinucleated structures, plantaris muscle, soleus muscle, dynamic physical activity, L-carnitine

**Corresponding author:** Irina A. Khutorskaya. E-mail: alfa200890@yandex.ru

**For citation:** Khutorskaya I.A., Shaymardanova G.F., Balashov V.P., Abramov V.N., Balashov A.V., Bystrova E.V., Evstifeeva I.A. Morphology of skeletal muscles under dynamic exercise and correction with L-carnitine. Clin. exp. morphology. 2024;13(4):67–75 (In Russ.). DOI: 10.31088/CEM2024.13.4.67-75.

**Funding.** The study was carried out within the framework of state budget funding.

**Received** 19.03.2024. **Received in revised form** 19.04.2024. **Accepted** 24.06.2024.

## Введение

Тренировочный и соревновательный режим активности профессиональных спортсменов имеют тенденцию к увеличению их интенсивности и нередко осуществляются на уровне предельных возможностей организма. Это может приводить к значительным негативным изменениям в разных функциональных системах и травматизации [1–5]. Для физического перенапряжения типичны изменения метаболизма, отражающие рост специфических маркеров повреждения мышечных волокон, интенсификацию свободнорадикальных процессов с одновременным снижением активности антиоксидантных систем. Данный комплекс нарушений не только является маркером травматизации, но и оказывает негативный эффект на клеточном, тканевом и органном уровнях [6–10]. Препараты метаболического типа действия – структурные аналоги природных биологически активных веществ. Для них характерны низкие показатели токсичности и высокая эффективность в профилактике повреждений органов и тканей в условиях стрессорного и ишемического воздействий. Одним из наиболее перспективных препаратов данной группы является L-карнитин. Он применяется в качестве корректора мышечных нарушений, оказывает антиоксидантное и антигипоксическое действие и обладает широким спектром биологических эффектов [11]. При этом данные о миопротекторных свойствах L-карнитина противоречивы, а механизм его действия по улучшению результатов физических нагрузок не вполне ясен [12]. Несмотря на актуальность представленной проблемы, работы, посвященные изучению ультраструктурных изменений в миосимпласте при динамической физической нагрузке и профилактическом применении препаратов метаболического типа действия, остаются единичными. В отношении L-карнитина методами гистохимического окрашивания было показано, что

препарат уменьшает выраженность гипертрофии мышечных волокон как медленного, так и быстрого фенотипа при динамической физической нагрузке в течение 20 суток [13]. Изучение ультраструктурных изменений могло бы дать больше информации о механизме миопротекторного действия L-карнитина.

Цель исследования – анализ ультраструктурных изменений миосимпластов камбаловидной и подошвенной мышц крыс при моделировании интенсивной физической нагрузки и применении L-карнитина.

## Материалы и методы

Объектами исследования являлись половозрелые крысы обоего пола с массой тела 250–300 граммов. Исследование проводилось на мышцах двух противоположных фенотипов. Камбаловидная мышца млекопитающих образована преимущественно медленными мышечными волокнами [14–16]. Подошвенная мышца содержит главным образом мышечные волокна быстрого типа [17, 18].

Животные случайным образом были разделены на три группы (по шесть крыс): 1) контрольная – крысы со стандартной двигательной активностью для типичных условий вивария; 2) группа сравнения – крысы, подвергшиеся интенсивной физической нагрузке и получившие физиологический раствор в качестве плацебо; 3) экспериментальная – крысы, подвергшиеся интенсивной физической нагрузке и получавшие фармакологическую коррекцию L-карнитином. Внутривенные инъекции L-карнитина (элькар – раствор для парентерального введения 100,0 мг/мл в ампулах по 5,0 мл; «ПИК-ФАРМА», Россия) проводили стерильными шприцами ежедневно однократно за 15–20 минут до начала эксперимента в дозе 100,0 мг/кг, в объеме, не превышающем 1,0 мл.

Динамическую физическую нагрузку моделировали по модифицированной методике В.Х. Василенко,

С.Б. Фельдмана (1989) в виде ежедневного принудительного плавания животных «до предела» в бассейне с грузом, равным 10% от массы тела [19, 20]. Груз прикрепляли к основанию хвоста животного. Продолжительность эксперимента составляла 21 сутки. Температура воды в бассейне поддерживалась на уровне  $30 \pm 2^\circ\text{C}$  [1]. Признаком невозможности продолжения плавания являлось отсутствие активных движений у животных с последующим утоплением не менее 10 секунд [21].

По окончании эксперимента у животных под наркозом (тиопентал натрия, 40,0 мг/кг) извлекали камбаловидную (*m. soleus*) и подошвенную (*m. plantaris*) мышцы. Участки мышц для электронномикроскопического исследования фиксировали в 4% нейтральном забуференном параформальдегиде, затем дофиксировали в 2,5% растворе глутарового альдегида и в 1% растворе  $\text{OsO}_4$  на фосфатном буфере с добавлением сахарозы и заливали в Epon 812 (Fluka, Германия). Ультратонкие срезы изготавливали на ультрамикротоме LKB-III (LKB, Швеция) и контрастировали уранил-ацетатом и цитратом свинца. Образцы изучали с помощью трансмиссионного микроскопа HT 7700 Exalens (Hitachi, Япония).

Животных содержали в соответствии с требованиями ГОСТ 33216-2014 «Руководство по содержанию и уходу за лабораторными животными. Правила содержания и ухода за лабораторными грызунами и кроликами» в виварии. Работа выполнена с соблюдением всех необходимых требований по гуманному обращению с животными в соответствии с решением локального этического комитета Медицинского института Мордовского государственного университета им. Н.П. Огарева (протокол № 44 от 18.11.2016).

## Результаты

У животных контрольной группы ультраструктура миосимпластов исследуемых мышц является типичной. При исследовании *m. soleus* и *m. plantaris* наблюдали типичное строение компонентов мышечных волокон с незначительными зонами цитоплазматического и интерстициального отека.

Динамическая физическая нагрузка у животных группы сравнения приводила к появлению ряда морфологических изменений в скелетной мышечной ткани. Характер выявленных изменений был однотипен для миосимпластов быстрой и медленной мышц. Изменения были мозаичны, то есть наряду с участками мышечных волокон, которые имеют нормальное строение, наблюдались зоны с нарушениями ультраструктуры. В этих зонах кариолема части ядер образовывала многочисленные инвагинации разной глубины (рис. 1 А). Иногда встречались участки повреждения ядерной оболочки (рис. 1 А). При сравнении с ядрами миосимпластов у животных контрольной группы отмечали меньшую электронную плотность и иногда уменьшение доли пристеночно-

го гетерохроматина, что может свидетельствовать об усилении транскрипционной активности. Отмеченные изменения могут быть также обусловлены развитием внутриядерного отека.

У части мышечных волокон крыс группы сравнения систематически наблюдали локальные зоны отека миосимпласта, которые варьировали по размерам. Такие зоны отека обычно располагались перинуклеарно, а также среди скоплений митохондрий между соседними миофибриллами (рис. 1 А). Сами миофибриллы сохраняли типичное строение. Однако в ряде мышечных волокон отмечались разрывы и разволокнение миофибрилл, вокруг которых, как правило, формировались зоны отека (рис. 1 В). Правильное чередование изотропных и анизотропных дисков также частично утрачивалось, что проявлялось нарушением параллельности соседних миофибрилл (рис. 1 С). Были типичными миофибриллы в состоянии контрактуры.

Энергетический аппарат мышечных волокон тоже подвергался изменениям. Наряду с типичными митохондриями иногда наблюдались органеллы изогнутой или неправильной формы, а также набухшие митохондрии (рис. 1 В). В участках отека они либо были электронноплотными, либо имели электронносветлый матрикс. Митохондрии с электронноплотным матриксом характеризовались плотноупакованными и правильно ориентированными кристами. Наблюдал и набухшие митохондрии с элементами нарушения целостности мембран, для которых был характерен электронносветлый матрикс, что может свидетельствовать об их повышенной функциональной нагрузке [22]. Степень повреждения при этом изменялась от появления небольших участков просветления матрикса до его полной гомогенизации вследствие деструкции крист. Такие органеллы имели вид вакуолей, ограниченных двойной мембраной с остатками крист.

Наряду с описанными изменениями ультраструктуры компонентов цитоплазмы можно отметить появление триад с варьирующим размером Т- и L-трубочек (рис. 1 D). Интенсивная физическая нагрузка не оказывала существенного влияния на скопления между миофибриллами гранул гликогена, рибосом и полисом.

У животных экспериментальной группы, получавших L-карнитин в дозе 100,0 мг/кг перед сеансами принудительного плавания, морфология мышечных волокон преимущественно соответствовала их строению, описанному для животных контрольной группы. Можно отметить, что, как и у животных группы сравнения, наблюдался мозаичный характер изменений ультраструктуры скелетной мышечной ткани в обоих типах мышц. Следует отметить, что зоны миосимпласта с подобными изменениями были значительно меньшими и степень таких изменений была ниже.

Строение большинства ядер миосимпластов соответствовало типичному, но встречались единичные ядра с измененной структурой – наличием инвагинаций

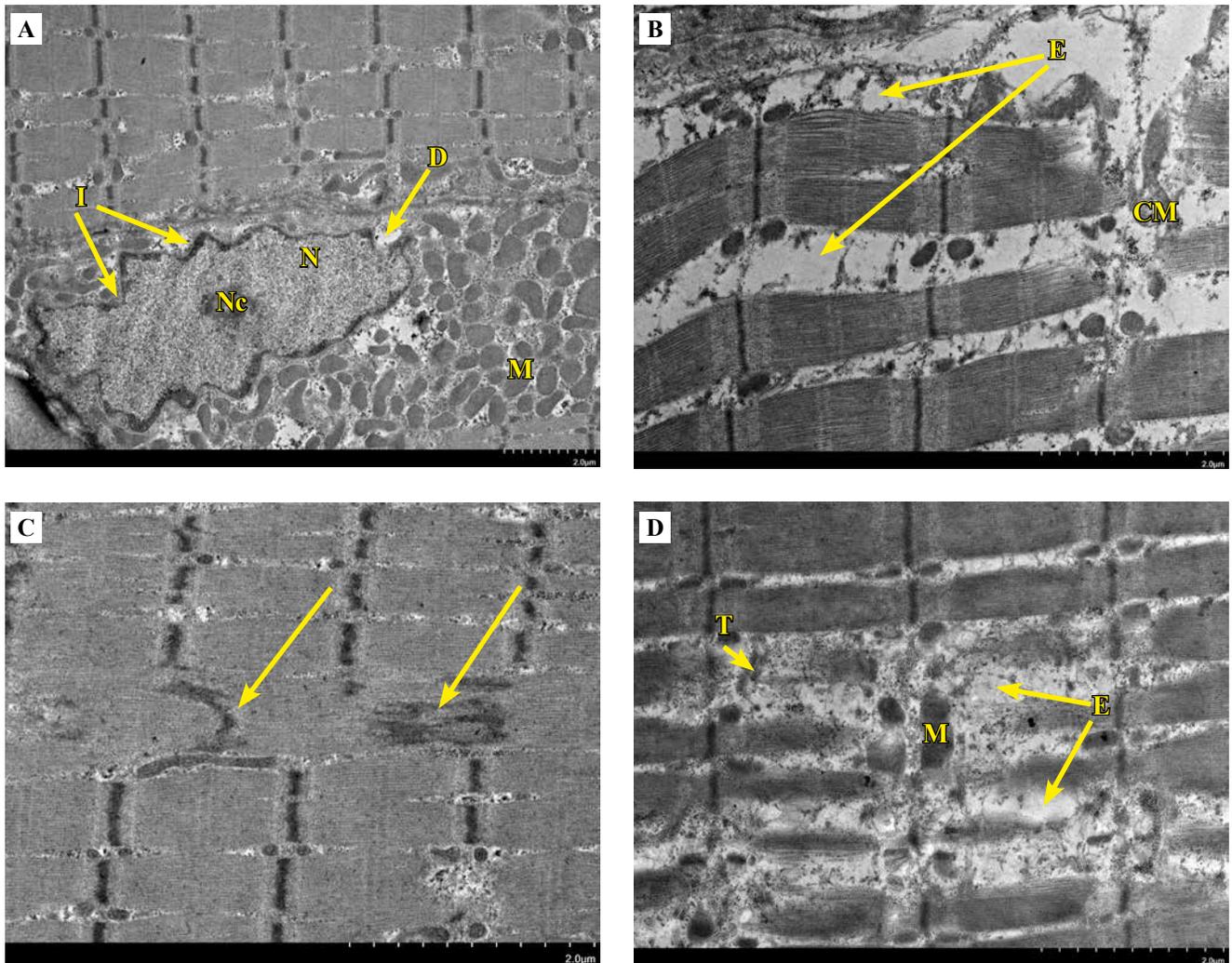


Рис. 1. Ультраструктура камбаловидной (А, С) и подошвенной (В, D) мышц животных группы сравнения. Стрелки (С) – участки с нарушением чередования изотропных и анизотропных дисков. D – участок с разрушением кариолеммы CM – набухшие митохондрии, E – отек, I – инвагинации кариолеммы, M – митохондрии, N – ядро, Nc – ядрышко, T – триада  
 Fig. 1. Ultrastructure of the soleus (A, C) and plantaris (B, D) muscles of the animals from the comparison group: areas with disrupted alternation of isotropic and anisotropic discs (arrows on C). D – area with destructed nuclear membrane CM – collapsed mitochondria, E – edema, I – invaginations of the nuclear membrane, M – mitochondria, N – nucleus, Nc – nucleolus, T – triad

и меньшей электронной плотностью. Однако по сравнению с животными группы сравнения выраженность инвагинаций меньше. Участки повреждения кариолеммы отсутствовали (рис. 2 А).

Деструкцию миофибрилл наблюдали редко. В этом случае были видны участки смещения саркомеров или повреждение миофиламентов (рис. 2 В). В сопоставлении с группой сравнения зоны межмиофибриллярного, околядерного и интерстициального отека встречались реже и были значительно меньшими по площади (рис. 2 А–D). Изменения структуры триад и каналцев саркоплазматической сети отмечали реже, чем у животных группы сравнения. Большинство митохондрий имело электронноплотный матрикс с типичной ориентацией крист (рис. 2 А, В). Только единичные органеллы обладали нитевидными кристами и меньшей электронной плотностью (рис. 2 D).

Результаты количественного анализа поврежденных митохондрий представлены на рисунке 3. Как отмечалось ранее, доля митохондрий с элементами деструкции в группе контроля была невелика и не зависела от фенотипа мышечных волокон. Она составила  $2,3 \pm 0,55\%$  в камбаловидной мышце и  $2,1 \pm 1,22\%$  в подошвенной мышце. У животных группы сравнения интенсивная физическая нагрузка сопровождалась статистически достоверным увеличением доли поврежденных митохондрий до  $6,9 \pm 3,00\%$  ( $p=0,0016$ ) и  $21,5 \pm 6,93\%$  ( $p=0,0001$ ) в составе камбаловидной мышцы и подошвенной мышцы. Следовательно, под влиянием L-карнитина проявляется заметная тенденция к снижению доли поврежденных митохондрий в составе мышечных волокон камбаловидной мышцы. Для подошвенной мышцы данный показатель статистически достоверно снижается до  $5,8 \pm 1,59\%$  ( $p=0,0001$ ).

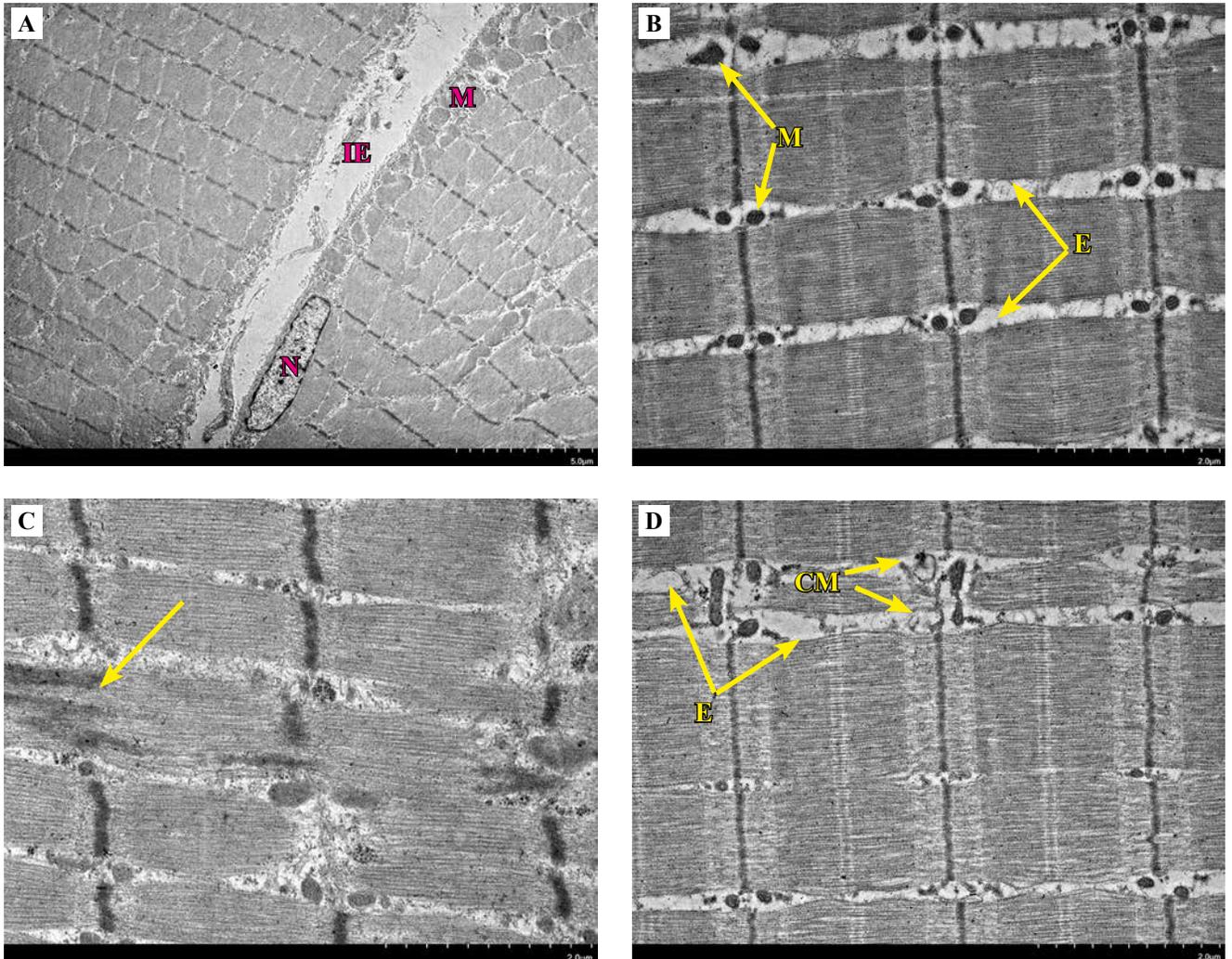


Рис. 2. Ультраструктура камбаловидной (А, С) и подошвенной (В, D) мышц животных экспериментальной группы.

Стрелка (С) – зона с нарушением чередования изотропных и анизотропных дисков

CM – набухшие митохондрии, E – отек, IE – интерстициальный отек, M – митохондрии, N – ядро

Fig. 2. Ultrastructure of the soleus (A, C) and plantaris (B, D) muscles of the animals from the experimental group: zone with disrupted alternation of isotropic and anisotropic discs (arrow on C)

CM – collapsed mitochondria, E – edema, IE – interstitial edema, M – mitochondria, N – nucleus

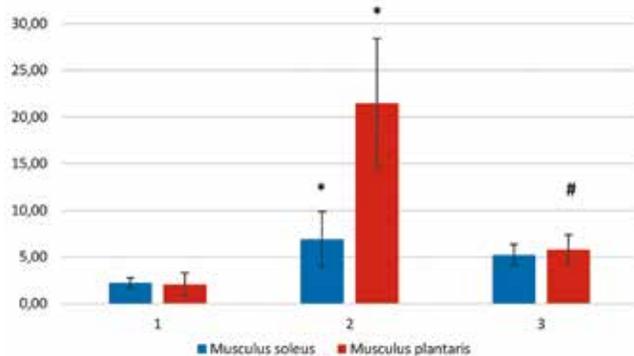


Рис. 3. Доля (в %) поврежденных митохондрий в разных группах: 1 – контрольная; 2 – сравнения; 3 – экспериментальная. Представлены средние значения (M) и среднее квадратическое отклонение (SD) \* – различия статистически значимы по отношению к показателю группы контроля, при  $p < 0,01667$ ; # – различия статистически значимы по отношению к показателю группы сравнения, при  $p < 0,01667$

Fig. 3. The percentage of damaged mitochondria in all groups: 1 – the control group, 2 – the comparison group, 3 – the experimental group. Mean values (M) and standard deviations (SD) are presented

\* – differences are statistically significant in relation to the control group,  $p < 0.01667$ ; # – differences are statistically significant in relation to the comparison group,  $p < 0.01667$

## Обсуждение

Результаты нашей работы показали негативное влияние длительной интенсивной динамической физической нагрузки на ультраструктуру скелетных мышечных волокон. Следует отметить, что ее повреждающее воздействие наблюдалось как в быстрых, так и в медленных мышцах и имело сходный характер и степень выраженности. В то же время значительная часть отмечаемых нами изменений ультраструктуры миосимпластов мозаична, обратима и, соответственно, некритична для дальнейшего функционирования мышц.

Можно предположить, что описанные изменения ультраструктуры мышечных волокон во многом обусловлены значительным увеличением содержания лактата в саркоплазме на фоне интенсивной физической нагрузки. Наиболее значимым следствием лактацемии является развитие интрасимпластического отека. Кроме того, лактат вызывает ацидоз, который, в свою очередь, интенсифицирует свободнорадикальное окисление липидов [23, 24]. Известно, что свободнорадикальное окисление липидов повреждает мембранные структуры. Этот каскад внутриклеточных процессов, по-видимому, вызывает наблюдавшиеся в нашей работе изменения ультраструктуры мышечных волокон.

Способность L-карнитина уменьшать степень повреждения миосимпластов быстрых и медленных мышц позволяет предположить его компенсаторное влияние на описанные выше процессы. По данным литературы, L-карнитин принимает участие в обеспечении транспорта жирных кислот в митохондриальный матрикс, где реализуется их  $\beta$ -окисление [25]. Он также оказывает антиоксидантное и антигипоксическое действие. L-карнитин ограничивает накопление ацетил-КоА и лактата в крови и мышечной ткани и способствует сохранению целостности мембран [12, 25–27]. Препарат уменьшает окислительный стресс, увеличивая активность антиоксидантных ферментов, а также может предотвратить индукцию апоптоза [28, 29]. Основываясь на данных литературы и полученных нами результатах, можно предположить, что одним из звеньев, обеспечивающих миопротекцию при интенсивных динамических физических нагрузках, является протекторный эффект L-карнитина в отношении структуры и функции митохондрий [25, 26, 30]. Проведенный нами количественный анализ доли поврежденных митохондрий в составе мышечных волокон как быстрой, так и медленной мышц в целом подтверждает предположения о механизме протекторного действия L-карнитина, хотя следует подчеркнуть, что при количественном анализе статистически значимый эффект был нами доказан только для подошвенной мышцы.

## Заключение

Интенсивная динамическая физическая нагрузка вызывает ряд негативных изменений ультраструктуры миосимпластов как в быстрых, так и в медленных ске-

летных мышцах. Профилактическое внутрибрюшинное введение L-карнитина крысам в дозе 100,0 мг/кг существенно уменьшает частоту встречаемости и степень выраженности изменений в изученных скелетных мышцах.

## Вклад авторов

Концепция и дизайн исследования – И.А. Хуторская, В.П. Балашов.

Сбор и обработка материала – И.А. Хуторская, Г.Ф. Шаймарданова, В.Н. Абрамов, Е.В. Быстрова, И.А. Евстифеева.

Написание текста – И.А. Хуторская, Г.Ф. Шаймарданова, В.П. Балашов, В.Н. Абрамов, А.В. Балашов.

Редактирование – И.А. Хуторская, Г.Ф. Шаймарданова, В.П. Балашов, Е.В. Быстрова, И.А. Евстифеева.

## Author contributions

Conceived the study and designed the experiment – I.A. Khutorskaya, V.P. Balashov.

Collected the data and performed the analysis – I.A. Khutorskaya, G.F. Shaymardanova, V.N. Abramov, E.V. Bystrova, I.A. Evstifeeva.

Wrote the paper – I.A. Khutorskaya, G.F. Shaymardanova, V.P. Balashov, V.N. Abramov, A.V. Balashov.

Edited the manuscript – I.A. Khutorskaya, G.F. Shaymardanova, V.P. Balashov, E.V. Bystrova, I.A. Evstifeeva.

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Disclosure.** The authors declare no conflict of interest.

## Литература/References

1. *Мирошников С.В., Нотова С.В., Тимашева А.Б., Маньшина Л.Е.* Показатели адаптивности к физической нагрузке лабораторных животных в условиях экспериментального изменения тиреоидного статуса. *Фундаментальные исследования.* 2012;10:73–77. Доступно по адресу: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18754540> (получено 12.03.2024).  
*Miroshnikov SV, Notova SV, Timasheva AB, Manshina LE.* Indicators of adaptively to physical stress of laboratory animals in experimental changes of thyroid status. *Fundamental Research.* 2012;10:73–77 (In Russ.). Available from: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18754540> (accessed 12.03.2024).
2. *Воронков А.В., Слиецанс А.А., Муравьева Н.А.* Изучение влияния Антистакса на скорость восстановления работоспособности животных после интенсивной физической нагрузки. *Фармация и фармакология.* 2013;1(1):49–51. DOI: 10.19163/2307-9266-2013-1-1-49-51.  
*Voronkov AV, Slietsans AA, Muraveva NA.* The influence on speed antistax restore functionality animals after intense exercise. *Farmatsiya i farmakologiya = Pharmacy & Pharmacology.* 2013;1(1):49–51 (In Russ.). DOI: 10.19163/2307-9266-2013-1-1-49-51.
3. *Санькова М.В., Николенко В.Н., Вовкогон А.Д., Оганесян М.В., Гридин Л.А.* Дифференцированный подход к профилактике травматизма при занятиях физической культурой и спортом в разные возрастные периоды. *Человек. Спорт. Медицина.* 2021;21(4):185–193. DOI: 10.14529/hsm210421.  
*Sankova MV, Nikolenko VN, Vovkogon AD, Oganesyans MV, Gridin LA.* Differentiated approach to sports injury prevention at

- different age periods. *Human. Sport. Medicine*. 2021;21(4):185–193 (In Russ.). DOI: 10.14529/hsm210421.
4. *Николенко В.Н., Санькова М.В., Хегай А.Д., Оганесян М.В., Ризаева Н.А., Саньков А.В. и др.* Профилактика разрыва ахиллова сухожилия при занятиях физической культурой и спортом: факторы предрасположенности. *Спортивная медицина: наука и практика*. 2023;13(2):30–38. DOI: 10.47529/2223-2524.2023.2.9.  
*Nikolenko VN, Sankova MV, Khagai AD, Oganesyanyan MV, Rizaeva NA, Sankov AV et al.* Achilles tendon rupture prevention in physical activity and sports: predisposition factors. *Sportivnaya meditsina: nauka i praktika = Sports medicine: research and practice*. 2023;13(2):30–38 (In Russ.) DOI: 10.47529/2223-2524.2023.2.9.
  5. *Булякова Н.В., Азарова В.С.* Аллопластика области травмы в скелетной мышце крысы мышечной тканью от погибшей крысы-донора, предварительно облученной He-Ne лазером. *Клиническая и экспериментальная морфология*. 2018;3(27):53–62. DOI: 10.31088/2226-5988-2018-27-3-53-62.  
*Bulyakova NV, Azarova VS.* Muscle allotransplantation in injured rat skeletal muscle with the tissue from dead rat donor pre-irradiated with He-Ne laser. *Clinical and experimental morphology*. 2018;3(27):53–62 (In Russ.). DOI: 10.31088/2226-5988-2018-27-3-53-62.
  6. *Санькова М.В., Николенко В.Н.* Маркеры риска и профилактика рецидивов травматизации опорно-двигательного аппарата у лиц молодого возраста во время физкультурно-оздоровительных занятий. В сб.: И.Г. Дядикова, В.А. Дударева (отв. ред.). *Современные подходы к продвижению принципов здорового образа жизни*. Ростов-на-Дону: Издательство Ростовского государственного медицинского университета, 2022. С. 14–16. Доступно по адресу: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=49555913> (получено 12.03.2024).  
*Sankova MV, Nikolenko VN.* Risk markers and prevention of recurrence of musculoskeletal injuries in young people during physical education and recreational activities. V sb.: IG Dyadikova, VA Dudareva (exec. eds.). *Sovremennye podhody k prodvizheniyu principov zdorovogo obraza zhizni*. Rostov-on-Don: Rostov State Medical University Publ., 2022. P. 14–16 (In Russ.). Available from: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=49555913> (accessed 12.03.2024).
  7. *Платонов В.Н.* Теория адаптации и резервы совершенствования системы подготовки спортсменов (часть 2). *Вестник спортивной науки*. 2010;3:3–9. Доступно по адресу: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17096400> (получено 12.03.2024).  
*Platonov VN.* Adaptation theory and reserves for improvement of athletic training system (part 2). *Sports science bulletin*. 2010;3:3–9 (In Russ.). Available from: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17096400> (accessed 12.03.2024).
  8. *Brancaccio P, Lippi G, Maffulli N.* Biochemical markers of muscular damage. *Clin Chem Lab Med*. 2010;48(6):757–67. DOI: 10.1515/CCLM.2010.179.
  9. *Pal S, Chaki B, Chattopadhyay S, Bandyopadhyay A.* High-intensity exercise induced oxidative stress and skeletal muscle damage in postpubertal boys and girls: a comparative study. *J Strength Cond Res*. 2018;32(4):1045–52. DOI: 10.1519/JSC.0000000000002167.
  10. *Balashov V, Balykova L, Khutorskaya I, Bystrova E, Shaymardanova G, Ivyanskiy S et al.* Potential for L-carnitine application in sports practice. *Procedia Comput Sci*. 2020;169:821–8. DOI: 10.1016/j.procs.2020.02.157.
  11. *Верткин А.Л.* L-карнитин в медицинской практике: доказанные эффекты. *Неврология и ревматология. Приложение к журналу Consilium Medicum*. 2012;1:83–86. Доступно по адресу: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=21369790> (получено 12.03.2024).  
*Vertkin AL.* L-carnitine in medical practice: proven effects. *Neurology and rheumatology. Supplement to the journal Consilium Medicum*. 2012;1:83–86 (In Russ.). Available from: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=21369790> (accessed 12.03.2024).
  12. *Karlic H, Lohninger A.* Supplementation of L-carnitine in athletes: does it make sense? *Nutrition*. 2004;20(7-8):709–15. DOI: 10.1016/j.nut.2004.04.003.
  13. *Хуторская И.А., Балаиов В.П., Балькова Л.А., Шаймарданова Г.Ф., Васильева А.Р., Гущина С.В. и др.* Musculus soleus крыс при физической нагрузке и действии L-карнитина и креатинфосфата. *Вестник Мордовского университета*. 2017;27(3):440–451. DOI: 10.15507/0236-2910.027.201703.440-451.  
*Khutorskaya IA, Balashov VP, Balykova LA, Shaymardanova GF, Vasilyeva AR, Gushchina SV et al.* Musculus soleus of rats at physical activity and L-carnitine and creatine phosphate effect. *Vestnik Mordovskogo universiteta = Mordovia University Bulletin*. 2017;27(3):440–451 (In Russ.). DOI: 10.15507/0236-2910.027.201703.440-451.
  14. *Pereyra AS, Lin CT, Sanchez DM, Laskin J, Spangenburg EE, Neuffer PD et al.* Skeletal muscle undergoes fiber type metabolic switch without myosin heavy chain switch in response to defective fatty acid oxidation. *Mol Metab*. 2022;59:101456. DOI: 10.1016/j.molmet.2022.101456.
  15. *Chemello F, Bean C, Cancellara P, Laveder P, Reggiani C, Lanfranchi G.* Microgenomic analysis in skeletal muscle: expression signatures of individual fast and slow myofibers. *PLoS One*. 2011;6(2):e16807. DOI: 10.1371/journal.pone.0016807.
  16. *Зырянова Т.Ю., Марков А.Г.* Сравнение характеристик мышечных волокон скелетных мышц мышей линии C57BL/6J и нокаутных по гену CD97. *Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. Медицина*. 2013;2:201–210. Доступно по адресу: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=19410163> (получено 12.03.2024).  
*Zyryanova TYu, Markov AG.* Comparison of the skeletal muscle fiber characteristics of different skeletal muscles in C57BL/6J and CD97-knockout mice. *Vestnik of Saint Petersburg university. Medicine*. 2013;2:201–210 (In Russ.). Available from: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=19410163> (accessed 12.03.2024).
  17. *Vlaic J, Josipovic M, Bohacek I, Jelic M.* The plantaris muscle: too important to be forgotten. A review of evolution, anatomy, clinical implications and biomechanical properties. *J Sports Med Phys Fitness*. 2019;59(5):839–45. DOI: 10.23736/S0022-4707.18.08816-3.
  18. *Roberts MD, Mobley CB, Vann CG, Haun CT, Schoenfeld BJ, Young KC et al.* Synergist ablation-induced hypertrophy occurs more rapidly in the plantaris than soleus muscle in rats due to different molecular mechanisms. *Am J Physiol Regul*

- Integr Comp Physiol. 2020;318(2):R360–8. DOI: 10.1152/ajpregu.00304.2019.
19. *Василенко В.Х., Фельдман С.Б., Хитров Н.К.* Миокардиодистрофия. Москва: Медицина, 1989. 272 с.  
*Vasilenko VH, Feldman SB, Khitrov NK.* Myocardial dystrophy. Moscow: Meditsina, 1989. 272 p. (In Russ.).
  20. *Компанцев В.А., Биляч Я.И., Компанцев Д.В., Щербакоев Л.И., Оганова М.А.* Изучение фармакологической активности лекарственного средства «Энергодарин». Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2010;12(1-8): 2055–2057. Доступно по адресу: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=15625555> (получено 12.02.2024).  
*Kompantsev VA, Bilyach YaI, Kompantsev DV, Shcherbakova LI, Oganova MA.* Studying of pharmacological activity of medical product “Energodarin”. Izvestiya of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 2010;12(1-8):2055–2057 (In Russ.). Available from: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=15625555> (accessed 12.03.2024).
  21. *Багметова В.В., Кривицкая А.Н., Тюренков И.Н., Берестовицкая В.М., Васильева О.С.* Влияние фенибута и его соли с янтарной кислотой на устойчивость животных к форсированным динамическим и статическим физическим нагрузкам. Фундаментальные исследования. 2012;4-2: 243–246. Доступно по адресу: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17867978> (получено 12.03.2024).  
*Bagmetova VV, Krivitskaya AN, Tyurenkov IN, Berestovitskaya VM, Vasilyeva OS.* The influence of fenibut and its salt with succinic acid on animals’ resistance to forced dynamic and static physical loads. Fundamental Research. 2012;4-2:243–246 (In Russ.). Available from: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17867978> (accessed 12.03.2024).
  22. *Яглова Н.В., Оберникхин С.С., Яглов В.В., Тимохина Е.П., Назимова С.В., Цомартова Д.А.* Возрастные изменения структуры митохондрий – регулятор активности стероидогенеза в кортикостероцитах надпочечников крыс. Клиническая и экспериментальная морфология. 2020;9(1):64–70. DOI: 10.31088/CEM2020.9.1.64-70.  
*Yaglova NV, Obornikhin SS, Yaglov VV, Timokhina EP, Nazimova SV, Tsomartova DA.* Age-dependent changes of mitochondrial structure regulate steroidogenic activity of rat adrenal cortical cells. Clinical and experimental morphology. 2020;9(1):64–70 (In Russ.). DOI: 10.31088/CEM2020.9.1.64-70.
  23. *Steinbacher P, Eckl P.* Impact of oxidative stress on exercising skeletal muscle. Biomolecules. 2015;5(2):356–77. DOI: 10.3390/biom5020356.
  24. *Powers SK, Deminice R, Ozdemir M, Yoshihara T, Bomkamp MP, Hyatt H.* Exercise-induced oxidative stress: friend or foe? J Sport Health Sci. 2020;9(5):415–25. DOI: 10.1016/j.jshs.2020.04.001.
  25. *Gnoni A, Longo S, Gnoni GV, Giudetti AM.* Carnitine in human muscle bioenergetics: can carnitine supplementation improve physical exercise? Molecules. 2020;25(1):182. DOI: 10.3390/molecules25010182.
  26. *Jang J, Park J, Chang H, Lim K.* L-carnitine supplement reduces skeletal muscle atrophy induced by prolonged hindlimb suspension in rats. Appl Physiol Nutr Metab. 2016;41(12):1240–7. DOI: 10.1139/apnm-2016-0094.
  27. *Fielding R, Riede L, Lugo JP, Bellamine A.* L-carnitine supplementation in recovery after exercise. Nutrients. 2018; 10(3):349. DOI: 10.3390/nu10030349.
  28. *Ravikumar S, Prabhu S, Vani R.* Effects of L-carnitine on the erythrocytes of stored human blood. Transfus Med. 2020;30(3): 215–5. DOI: 10.1111/tme.12645.
  29. *Naderi Noreini S, Malmir M, Ghafarizadeh A, Faraji T, Bayat R.* Protective effect of L-carnitine on apoptosis, DNA fragmentation, membrane integrity and Lipid peroxidation of spermatozoa in the asthenoteratospermic men. Andrologia. 2021;53(2):e13932. DOI: 10.1111/and.13932.
  30. *Раджабкәдиев Р.М., Коростелева М.М., Евстратова В.С., Никитюк Д.Б., Ханферьян Р.А.* L-карнитин: свойства и перспективы применения в спортивной практике. Вопросы питания. 2015;84(3):4–12. Доступно по адресу: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23816223> (получено 12.02.2024).  
*Radzhabkadiyev RM, Korosteleva MM, Evstratova VS, Nikityuk DB, Khanferyan RA.* L-carnitine: properties and perspectives for use in sports practice. Problems of Nutrition. 2015;84(3):4–12 (In Russ.). Available from: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23816223> (accessed 12.03.2024).

### Информация об авторах

Ирина Александровна Хурская – кандидат биологических наук, инженер лаборатории фармакокинетики и таргетной фармакотерапии, старший преподаватель кафедры цитологии, гистологии и эмбриологии МГУ им. Н.П. Огарева, младший научный сотрудник лаборатории онконанотерапии ИБХ РАН.

Гульнара Фердинандовна Шаймарданова – доктор биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории молекулярных основ патогенеза Казанского института биохимии и биофизики КазНЦ РАН.

Владимир Павлович Балашов – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой цитологии, гистологии и эмбриологии МГУ им. Н.П. Огарева.

Виталий Николаевич Абрамов – кандидат биологических наук, доцент кафедры цитологии, гистологии и эмбриологии МГУ им. Н.П. Огарева.

Алексей Владимирович Балашов – кандидат медицинских наук, доцент кафедры цитологии, гистологии и эмбриологии МГУ им. Н.П. Огарева.

Екатерина Вячеславовна Быстрова – кандидат биологических наук, доцент кафедры цитологии, гистологии и эмбриологии МГУ им. Н.П. Огарева.

Инна Александровна Евстифеева – кандидат биологических наук, доцент кафедры цитологии, гистологии и эмбриологии МГУ им. Н.П. Огарева.

**Author information**

Irina A. Khutorskaya – Cand. Sci. (Biol.), Engineer, Laboratory of Pharmacokinetics and Targeted Pharmacotherapy, Senior Lecturer, Department of Cytology, Histology and Embryology, National Research Mordovia State University; Junior Researcher, Laboratory of Nanotheranostics in Oncology, Shemyakin-Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry.  
<http://orcid.org/0000-0001-5553-0525>

Gulnara F. Shaymardanova – Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Molecular Origins of Pathogenesis, Kazan Institute of Biochemistry and Biophysics of the Federal Research Center “Kazan Scientific Center”.  
<https://orcid.org/0000-0003-4472-6674>

Vladimir P. Balashov – Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of the Department of Cytology, Histology and Embryology, National Research Mordovia State University.  
<https://orcid.org/0000-0002-9419-1498>

Vitaly N. Abramov – Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor, Department of Cytology, Histology and Embryology, National Research Mordovia State University.  
<https://orcid.org/0009-0000-5830-7425>

Aleksey V. Balashov – Cand. Sci. (Med.), Associate Professor, Department of Cytology, Histology and Embryology, National Research Mordovia State University.  
<https://orcid.org/0000-0002-3976-4388>

Ekaterina V. Bystrova – Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor, Department of Cytology, Histology and Embryology, National Research Mordovia State University.  
<https://orcid.org/0009-0002-4495-0182>

Inna A. Evstifeeva – Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor, Department of Cytology, Histology and Embryology, National Research Mordovia State University.  
<https://orcid.org/0009-0000-7719-0584>