

УДК 572.782:595.371(571.51)

## Соотношение красной и белой осевой мускулатуры у пяти пресноводных видов лососеобразных (Salmoniformes)

Яблоков Н. О.

Научно-исследовательский институт рыбохозяйственных водоемов  
Красноярск, Россия  
noyablokov@mail.ru

В работе приведена информация о распределении красной и белой скелетной мускулатуры у пяти представителей отряда Лососеобразные (Salmoniformes), обитающих в бассейне р. Енисей, среди которых: ленок *Brachymystax lenok*, хариус сибирский *Thymallus arcticus*, омуль арктический *Coregonus autumnalis*, сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian*, тугун *Coregonus tugin*. Изучение распределения мускулатуры проводилось путем учета процентного соотношения двух типов мышечной ткани в серии поперечных срезов тела рыб в трех отделах: головном, туловищном и хвостовом. Для всех изученных представителей отряда характерно увеличение доли красной мускулатуры в хвостовом отделе тела. Средние доли красной мускулатуры в поперечном срезе тела рыб изменялись от 4,5 до 9,0 % и увеличивались в ряду «сиг – хариус – ленок – тугун/омуль», при этом доля красной мускулатуры у сига имела наименьшие значения во всех исследованных отделах. Обсуждается зависимость распределения разных типов скелетной мускулатуры от локомоторной активности и биотопических предпочтений рыб.

*Ключевые слова:* осевая мускулатура рыб, белая мускулатура, красная мускулатура, лососеобразные, Агул, Енисей, Красноярский край.

### ВВЕДЕНИЕ

Скелетная мускулатура большинства видов рыб имеет неоднородную структуру и представлена двумя или тремя типами мышечной ткани (красной, белой и розовой), сгруппированными в обособленные пласты, различные в структурном и функциональном отношении (Luther et al., 1995).

Красные (медленные, тонические) мышцы обычно локализованы непосредственно под кожей, главным образом в районе боковой линии. Волокна красной мускулатуры однородны по размеру и характеризуются преобладанием аэробных процессов. Белые (быстрые, фазические) мышцы составляют основную часть скелетной мускулатуры, их волокна гетерогенны по размеру и функционируют преимущественно за счет анаэробных процессов. Красная мускулатура обеспечивает медленную, но продолжительную работу, белая, в свою очередь, поддерживает ритмичную работу красных мышц кратковременными интенсивными движениями. Розовая мускулатура расположена между пластами красной и белой мускулатуры и выполняет промежуточные функции (Аmineва, Яржомбек, 1984; Luther et al., 1995; Moyle, Cech, 2004).

Соотношение указанных типов мышечных тканей у разных видов рыб неодинаково и зависит от ряда факторов, важнейшим из которых является их двигательная активность (Sanger, Stoiber, 2001). Доля красной мускулатуры, как правило, высока у пелагических видов и активных хищников, принадлежащих к группе «стайеров» (Luther et al., 1995).

Сравнительные исследования различных аспектов морфологии и физиологии белой и красной мускулатуры рыб активно ведутся с конца 50-х годов (Ogata, 1958ab; Voddeke et al., 1959). Однако, несмотря на существенный прогресс в данной области, сведения о соотношении разных типов мышц (по объему) получены далеко не для всех систематических и экологических групп рыб. Относительно много данных опубликовано по

морским видам (Greek-Walker, Pull, 1975; Mosse, Hudson, 1977), в то время как пресноводные рыбы в этом отношении практически не исследованы (Панов, 1997).

Целью настоящей работы являлся анализ распределения красной и белой мускулатуры в осевом скелете представителей отряда лососеобразные, имеющих различные биотопические предпочтения.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проведено на пяти представителях отряда лососеобразные (Salmoniformes), принадлежащих к трем семействам: лососевые (Salmonidae) – ленок *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773); хариусовые (Thymallidae) – хариус сибирский *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776); сиговые (Coregonidae) – омуль арктический *Coregonus autumnalis* (Pallas, 1776), сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788), тугун *Coregonus tugun* (Pallas, 1814).

Отлов рыб производился в 2016–2017 годах на трех участках бассейна реки Енисей (рис. 1). Пробы хариуса, сига и тугуна собраны в сентябре 2017 года в Енисее в районе д. Сумароково (1526–1527 км от устья), омуля – в урочище Левинские пески (423–424 км от устья) в окрестностях города Дудинка в сентябре 2016 года. Леннок отловлен в верхней части реки Агул (правый приток второго порядка р. Енисей) в мае 2017 года.

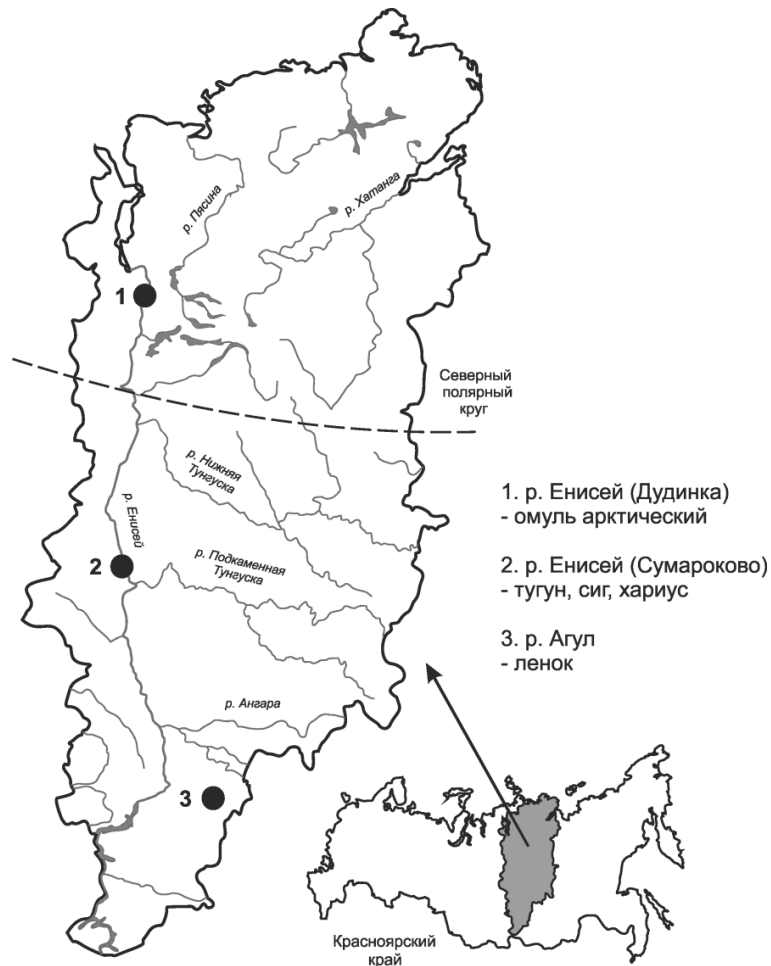


Рис. 1. Участки отлова рыб в бассейне реки Енисей (2016–2017 гг.)

У отловленных рыб измеряли линейные размеры (мм) и массу тела (г), после чего рыба замораживалась. Для определения возраста использовали чешую и отолиты (Мина, 1976).

Выборка сига и хариуса была представлена неполовозрелыми двухлетними особями, ленок, омуль и тугун – половозрелыми рыбами возрастом от 2 до 7+ лет (табл. 1).

Таблица 1

Биологические параметры исследованных рыб

Вид	TL±m, мм	SL±m, мм	W±m, г	Возраст, лет	N, экз.
Ленок	456±30	396±25	878±205	5–6+	3
Хариус сибирский	138±8	116±7	21±3	1+	10
Омуль арктический	387±4	338±3	523±9	6–7+	8
Сиг	136±4	11±3	25±2	1+	10
Тугун	104±2	90±1	11±1	2–3+	10

Примечание к таблице: TL – абсолютная длина тела; SL – промысловая длина тела; W – масса общая; N – число особей в выборке; m – стандартная ошибка среднего.

Для оценки соотношения красной и белой осевой мускулатуры выполняли поперечные срезы тушек замороженных рыб в трех отделах: головном (в районе грудных плавников), туловищном (в районе последнего луча спинного плавника) и хвостовом (в районе последнего луча анального плавника) (рис. 2). Полученные срезы фотографировали камерой TourCam 5.1 (TourTek, China) под бинокулярным микроскопом Микромед MC2 Zoom 2CR. Для срезов, превышающих поле обзора микроскопа, выполнялась серия из четырех фотографий, включающих пласти эпаксиальной и гипоксиальной мускулатуры правой и левой части среза соответственно. Красную мускулатуру учитывали как треугольные участки темного цвета, расположенные латерально между пласти эпаксиальной и гипоксиальной белой мышечной ткани (рис. 2). Измерение площади, занимаемой красной и белой мускулатурой, проводили на полученных фотографиях в графическом редакторе ImageJ 1.51r (NIH, USA).

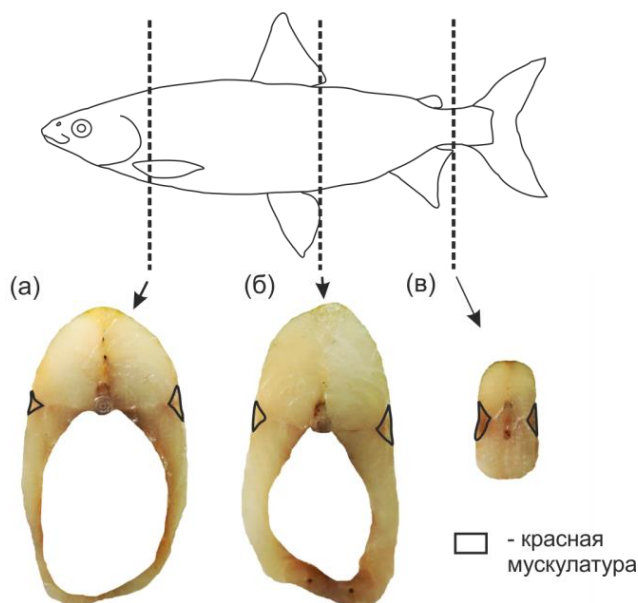


Рис. 2. Расположение участков поперечных срезов тела рыб (а – головной, б – туловищный, в – хвостовой)

Результаты измерений представлены процентными долями красной мышечной ткани (среднее ± стандартная ошибка среднего) в трех частях тела. Проверка нулевой гипотезы о равенстве относительной площади, занимаемой красными мышцами у разных видов рыб,

проведена с использованием однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в программе PAST 3.17 (Hammer et al., 2001). При отклонении нулевой гипотезы выполняли тест Тьюки по всем парам сравниваемых видов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

У всех исследованных видов рыб основную долю в площади поперечного сечения составляла белая мускулатура, суммарная доля красной не превышала 10 % (табл. 2). Средние значения доли красной мускулатуры увеличивались с 4,5 до 9,0 % в ряду «сиг – хариус – ленок – тугун/омуль». Для всех изученных видов наибольшая доля красной мускулатуры отмечена в хвостовом отделе. При анализе относительной доли волокон в туловищном отделе отмечены достоверные ( $p < 0,05$ ) различия между тугуном, омулем и хариусом и сигом. В головном отделе отмечены достоверные отличия в доле красных волокон между ленком и тугуном и сигом. В хвостовом отделе количество красных мышечных волокон сига также было ниже, чем у других представителей.

Таблица 2

Доля (%) красной мускулатуры в поперечных срезах тела у пяти видов лососеобразных

Отдел	Вид рыбы					F	p
	Ленок	Хариус	Омуль	Сиг	Тугун		
Головной	$5,0 \pm 0,6^B$ 3,8–6,0	$3,6 \pm 0,3^{AB}$ 2,2–5,6	$3,8 \pm 0,2^{AB}$ 3,0–5,0	$3,1 \pm 0,2^A$ 2,4–4,4	$4,8 \pm 0,5^B$ 3,3–7,9	4,31	0,006
Туловищный	$3,7 \pm 0,8^{AB}$ 2,4–5,1	$4,3 \pm 0,4^{BC}$ 2,3–5,9	$4,5 \pm 0,4^{BC}$ 2,9–6,4	$2,6 \pm 0,1^A$ 2,0–3,3	$5,6 \pm 0,4^C$ 3,9–7,6	10,60	0,000
Хвостовой	$13,6 \pm 0,3^{BC}$ 13,0–13,9	$10,2 \pm 0,9^{AB}$ 7,0–14,4	$18,8 \pm 1,1^D$ 12,3–21,9	$7,8 \pm 0,6^A$ 4,4–9,9	$16,5 \pm 0,8^{CD}$ 12,4–20,5	27,76	0,000
Среднее	$7,4 \pm 0,5^{BC}$ 6,6–8,0	$6,0 \pm 0,4^{AB}$ 4,4–7,9	$9,0 \pm 0,5^D$ 6,2–10,2	$4,5 \pm 0,3^A$ 3,4–5,8	$9,0 \pm 0,3^{CD}$ 7,8–10,5	29,09	0,000

Примечание к таблице. Над чертой – среднее  $\pm$  стандартная ошибка среднего, под чертой – пределы. Значения, отмеченные одинаковыми буквенными индексами, не имеют достоверных различий при  $p < 0,05$  (ANOVA, Тьюки тест).

Анализируя различия в соотношении красной и белой мускулатуры у исследованных видов, стоит отметить, что наибольшее количество красных волокон отмечалось у видов, имеющих смешанное планктонно-бентосное питание, – проходного арктического омуля и жилого тугуна. Далее в ряду следовал ленок – активный хищник со значительной долей зообентоса в питании. Наименьшее количество красной мускулатуры обнаружено у видов-бентофагов – хариуса и сига. При этом доля красной мускулатуры у хариуса была в полтора раза выше, чем у сига, что, судя по всему, обусловлено биотопическими предпочтениями видов. Хариус является обитателем открытой срединно-русловой части реки, сиг, в свою очередь, предпочитает закосы, затоны и слабопроточное побережье реки (Попов, 2007). Полученные данные полностью соответствуют материалам, представленным в обзоре Лютера с соавторами, демонстрирующим, что наиболее высокие доли красной мускулатуры характерны для пелагических видов рыб и активных хищников, принадлежащих к так называемой группе «стайеров» (Luther et al., 1995).

В целом, для исследованных представителей характерно увеличение доли красной мускулатуры в направлении от головного отдела к хвостовому. Аналогичная зависимость отмечена у многих видов пресноводных и морских рыб и, вероятно, связана с более высокой интенсивностью движений каудального отдела в процессе локомоции (Nag, 1972). Ранее МакЛоглином и Крамером (1991) на основании литературных данных была выявлена

корреляционная связь между долей красных мышечных волокон в хвостовом отделе тела и плавательной активностью для некоторых морских и пресноводных видов рыб. При этом четких различий между таксономическими группами обнаружено не было (McLaughlin, Kramer, 1991).

Анализ литературных данных о распределении разных типов мускулатуры показал, что для представителей отряда лососеобразные как для средне- и высокоактивных оксифильных рыб в целом характерно более высокое количество красных волокон, чем у большинства пресноводных видов рыб (табл. 3). Среди других представителей лососеобразных, по имеющимся литературным данным, у сельдевидного сига *Coregonus clupeaformis* (Mitchill, 1818) доля красной мускулатуры увеличивается от 2,5 до 11,0 % от головы к хвосту при среднем значении 5,8 % (Gill et al., 1989), у радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) – от 1,1 до 13,0 % при среднем значении 6,6 % (Nag, 1972). Ранее нами проводилась оценка распределения волокон красной и белой мускулатуры у хариуса, отловленного в районе д. Никулино (1735–1737 км от устья реки Енисей). Значения доли красной мускулатуры составили 4,3, 5,2 и 10,7 % для головного, туловищного и хвостового отделов соответственно при среднем значении 7,6 % (Яблоков, Жукова, 2017).

Таблица 3

Средние значения доли (%) красной мускулатуры (в поперечном срезе) у пресноводных видов рыб из разных отрядов

Отряд	Вид	Отдел				Источник
		Головной	Туловищный	Хвостовой	Среднее	
Лососеобразные	Ленок	5,0	3,7	13,6	7,4	Наши данные
	Хариус сибирский	3,6	4,3	10,2	6,0	Наши данные
		4,3	5,2	10,7	7,6	Яблоков, Жукова, 2017
	Омуль арктический	3,8	4,5	18,8	9,0	Наши данные
	Сиг-пыжьян	3,1	2,6	7,8	4,5	Наши данные
	Тугун	4,8	5,6	16,5	9,0	Наши данные
	Сиг сельдевидный	2,5	4,0	11,0	5,8	Gill et al., 1989
Форель радужная	1,1	4,4	13,0	6,6	Nag, 1972	
Карпообразные	Елец сибирский	5,7	6,3	10,8	7,6	Яблоков, Жукова, 2017
	Плотва обыкновенная	3,9	5,4	10,3	6,5	Broughton et al., 1981
	Толстоголов тупоносый	1,2	1,7	3,6	2,2	Gill et al., 1982
Щукообразные	Щука американская	1,3	1,7	5,2	2,7	Hoyle et al., 1986
	Щука-маскинонг	1,1	1,7	4,1	2,3	Hoyle et al., 1986
Окунеобразные	Окунь речной	1,5	1,9	2,7	2,0	Яблоков, Жукова, 2017

Таким образом, характер распределения красной и белой мускулатуры у изученных представителей отряда лососеобразные связан, прежде всего, с локомоторной активностью и биотопическими предпочтениями. Однако небольшой спектр изученных видов, представленных преимущественно особями одной размерной группы, не позволяет в

настоящей работе рассмотреть особенности распределения двух типов мышечных волокон в зависимости от роста рыб и предполагает дальнейшее изучение.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе работы нами была произведена оценка распределения красной и белой скелетной мускулатуры у пяти представителей отряда лососеобразные, обитающих в реке Енисей. Средние доли красной мускулатуры в поперечном срезе тела рыб изменялись от 4,5 до 9,0 % и увеличивались в ряду «сиг – хариус – ленок – тугун/омуль». Для всех изученных представителей отряда характерно увеличение доли красной мускулатуры в хвостовом отделе тела. Наибольшее содержание красной мускулатуры отмечено для видов, характеризующихся планктонно-бентосным питанием (тугун, омуль), а также активного хищника (ленок). Наименьшее – у видов-бентофагов – хариуса и сига. При этом красная мускулатура сига, населяющего слабопроточное побережье реки, развита в меньшей степени, чем у хариуса, обитателя открытой срединно-русловой части реки. Анализ распределения красной мускулатуры у исследованных представителей, а также мускулатуры некоторых видов лососеобразных, известных по литературным данным, позволяет заключить, что количество красной мускулатуры в поперечном сечении тела рыб, по-видимому, связано с особенностями локомоции, а также биотопическими предпочтениями рыб.

### Список литературы

- Аmineva B. A., Yrzhombek A. A. Физиология рыб. – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. – 200 с.
- Мина М. В. О методике определения возраста рыб при проведении популяционных исследований // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. – Вильнюс: МОКСЛАС, 1976. – Ч. 2. – С. 31–37.
- Панов В. П. Морфологические и эколого-физиологические особенности мускулатуры некоторых пресноводных видов рыб: автореф. дис. доктора биол. наук. – М.: Московская сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева, 1997. – 37 с.
- Попов П. А. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов. – Новосибирск: Новосиб. гос. ун-т., 2007. – 526 с.
- Яблоков Н. О., Жукова К. А. Морфологические особенности красной и белой мускулатуры некоторых представителей ихтиофауны Среднего Енисея // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса: материалы V научно-практической конференции молодых ученых с международным участием. – М.: Изд-во ВНИРО, 2017. – С. 305–309.
- Boddeke R., Slijper E. J. Histological characteristics of the body musculature of fishes in connection with their mode of life // K. Ned. Ak. Wetensch. Pro. Ser. C. – 1959. – Vol. 62. – P. 576–588.
- Broughton N. M., Goldspink G., Jones N. V. Histological differences in the lateral musculature of O-group roach, *Rutilus rutilus* (L.) from different habitats // Journal of Fish Biology. – 1981. – Vol. 18, N 2. – P. 117–122.
- Gill H. S., Weatherley A. H., Bhesania T. Histochemical characterization of myotomal muscle in the bluntnose minnow, *Pimephales notatus* Rafinesque // Journal of Fish Biology. – 1982. – Vol. 21, N 2. – P. 205–214.
- Gill H. S., Weatherley A. H., Lee R., Legere D. Histochemical characterization of myotomal muscle of five teleost species // Journal of fish biology. – 1989. – Vol. 34, N 3. – P. 375–386.
- Greek-Walker M., Pull G. A. A survey of red and white muscle in marine fish // Journal of Fish Biology. – 1975. – Vol. 7, N 3. – P. 295–300.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. – 2001. – N 4 (1). – 9 p.
- Режим доступа: [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm).
- Hoyle J., Gill H. S., Weatherley A. H. Histochemical characterization of myotomal muscle in the grass pickerel, *Esox americanus vermiculatus* (LeSeuer), and the muskellunge, *E. masquinongy* (Mitchell) // Journal of fish biology. – 1986. – Vol. 28, N 4. – P. 393–401.
- Luther P. K., Munro P. M. G., Squire J. M. Muscle ultrastructure in the teleost fish // Micron. – 1995. – 26, N 5. – P. 431–459.
- McLaughlin R. L., Kramer D. L. The association between amount of red muscle and mobility of fishes: a statistical evaluation // Environmental Biology of Fishes. – 1991. – N 30. – P. 369–378.
- Mosse P. R. L., Hudson R. C. L. The functional roles of different muscle fibre types identified in the myotomes of marine teleosts: a behavioural, anatomical and histochemical study // Journal of Fish Biology. – 1977. – Vol. 11, N 5. – P. 417–430.
- Moyle P. B., Cech J. J. Fishes: an Introduction to Ichthyology. – Prentice-Hall: Upper Saddle River, 2004. – 590 p.
- Nag A. C. Ultrastructure and adenosine triphosphatase activity of red and white muscle fibers of the caudal region of a fish, *Salmo gairdneri* // The Journal of cell biology. – 1972. – Vol. 55, N 1. – P. 42–57.
- Ogata T. (a) A histochemical study of the red and white muscle fibres. Part I: Activity of the succinoxidase system in muscle fibres // Acta Med. Okayama. – 1958. – Vol. 12. – P. 216–227.

Ogata T. (b) A histochemical study of the red and white muscle fibres. Part III: Activity of the cytochrome oxidase in muscle fibres // Acta Med. Okayama. – 1958. – Vol. 12. – P. 228–232.

Sanger A. M., Stoiber W. Muscle fiber diversity and plasticity // Fish physiology. – 2001. – Vol. 18. – P. 187–250.

**Yablokov N. O. The ratio of red and white axial musculature in five freshwater Salmoniformes species // Ekosistemy. 2018. Iss. 14 (44). P. 103–109.**

The work provides information about the distribution of red and white skeletal muscles in five species of the order Salmoniformes, living in the Yenisei river system, such as: lenok *Brachymystax lenok*, siberian grayling *Thymallus arcticus*, arctic cisco *Coregonus autumnalis*, common whitefish *Coregonus lavaretus pidschian*, tugun *Coregonus tugun*. The study of the distribution of muscles was carried out by accounting of a percentage ratio of two types of muscular tissue in a series of transverse sections of fish body in three parts – head, trunk and tail. For all species an increase in the proportion of red musculature in the caudal part of the body is characteristic. The mean portions of the red musculature in the transverse section of the body of the fish varied from 4,5 to 9,0 % and increased in the row of the whitefish – grayling – lenok – tugun/cisco, while the proportion of red musculature in the whitefish had the lowest values in all the studied sections. The dependence of the distribution of different types of skeletal musculature on locomotor activity and biotopic preferences of fish is discussed.

*Key words:* axial musculature, white musculature, red musculature, Salmoniformes, Agul River, Yenisei River, Krasnoyarsk region.

*Поступила в редакцию 12.01.18*