

УДК 597–147.3:597.554.3

DOI: 10.36038/2307-3497-2021-185-45-56

О взаимосвязи гипертрофии и гиперплазии мышечных волокон в постнатальном миогенезе у рыб сем. Карповых

Е.И. Шило

Белгородский государственный аграрный университет (ФГБОУ ВО Белгородский ГАУ), г. Белгород

E-mail: shi-e@yandex.ru

Представление о росте мышечной ткани, как цепи последовательных взаимообусловленных событий, позволяет выработать систему регулирующих факторов, влияющую на питание и рост рыб, их здоровье и продуктивные качества. У костных рыб первичное и вторичное поколение мышечных волокон возникает, соответственно, на эмбриональной и постэмбриональной стадиях развития. В отличие от млекопитающих и птиц постнатальное развитие рыб сопровождается гипертрофией и гиперплазией мышечных волокон в течение всей жизни, что определяет специфику роста их мышечной ткани и влияет на качество филе рыбы. При увеличении площади волокна свыше 3500 мкм² с одновременным увеличением плотности миофибрилл до 4,901 на 1 мкм² у сеголеток и у двухлеток карповых рыб (карпа, белого амура и белого толстолобика) наблюдали продольное расщепление волокон. Показано, что формирование мышечной ткани сопровождается незатухающими колебательными процессами напряжения и восстановления в рамках единого гиперцикла процессов роста на различных уровнях: на уровне миофибрилл и мышечных волокон, таким образом, гиперплазия и гипертрофия мышечных волокон не отделены во времени и в пространстве, а закономерно сменяют друг друга, обеспечивая общую миогенную задачу – рост рыбы и её мышечной ткани. Вопрос об их взаимосвязи требует дополнительных исследований в будущем.

Ключевые слова: Мышечные волокна, миофибриллы, гипертрофия, гиперплазия, рекрутные волокна, упругий гистерезис, рост рыбы.

ВВЕДЕНИЕ

Структура и развитие скелетной мускулатуры, как наиболее распространённой ткани позвоночных, используемой человеком в качестве продукта питания, является в настоящее время объектом пристального внимания. Необходимость получения качественной рыбной продукции определяет изучение механизмов роста её мышечной ткани как вектора научных исследований. Рост рыб, как и рост домашних животных, характеризуется неравномерностью, которая проявляется в чередовании фаз усиленного и замедленного роста, его волнообразном характере и величине ростовых волн разной длины и высоты, влияющих друг на друга и на результат роста в целом. Причиной волнообразного роста является дифференциация клеток после усиленного их деления, что, в свою очередь, свидетельствует о наличии генетически обусловленной программы роста [Кабанов, 1973]. Индивидуальное развитие совершается стадийно, развитие гистологических и органотипических структур находится в прямой зависимости от специфики взаимосвязанных ядерных и цитоплазматических структур. В постнатальном развитии мышечной ткани наблюдается

периодическое колебание диаметров мышечных волокон, миофибрилл, соотношение ядер и цитоплазмы в мышечном волокне.

Закономерности роста и развития мышечной ткани рыб освещены в ряде зарубежных и отечественных работ. Согласно А. Rowleron [Rowleron, Veggetti, 2001], образование мышечных волокон происходит в три фазы. Первая фаза – это формирование миотома из параксиальной мезодермы эмбриона.

Формирование скелетной мышечной ткани зародыша (эмбриональный миогенез) происходит из полустволовых клеток мезодермы – промиобластов, часть которых превращаются в инициальные миобласты. При тесном контакте, распознавании и объединении миобласты выстраиваются в параллельные цепи и образуют мышечные трубочки (миотубы), в которых происходит синтез сократительных белков, сборка миофибрилл, формируются многоядерные мышечные волокна. Вокруг каждого первичного мышечного волокна из миотубов образуются вторичные мышечные волокна [Weatherley, Gill, 1988].

Вторая стадия – пролиферация мышечных волокон послойным добавлением новых быстрых и мед-

ленных волокон из зон роста (стратифицированный рост). Рост мышечных волокон животных в постнатальном онтогенезе обеспечивает система клеток – миосателлитов, локализованных между базальной пластинкой и сарколеммой мышечного волокна, сохраняющих способность к миогенной дифференцировке в течение всей жизни (клетки-сателлиты → миобласты → миотубы → мышечные волокна) [Koumans, Akster, 1995]. Стратифицированная гиперплазия достигается мультипликацией волокон малого диаметра.

Третья фаза миогенеза – «мозаичный рост» мышечной ткани за счёт образования новых мелких волокон между уже существующими, более крупными. Время возникновения мозаичной гиперплазии носит видовой характер: у форели, лосося и карповых рыб она встречается уже у мальков, тогда как у камбалы и морского леща – в ювенильном периоде [Alami-Durante, 1990; 2003; Alami-Durante et al., 1997; Rossi et al., 2014]. Большинство исследователей полагают, что мозаичная гиперплазия мышечной ткани также происходит при участии клеток-сателлитов.

Вклад гиперплазии в рост мышечной ткани важен в коммерческом отношении, так как она коррелирует с выходом рыбного филе [Шило, 2016; Яржомбек, Шило, 2017; Панов и др., 2018; Slesarenko et al., 2018]. Гиперплазия мышечной ткани мелких рыб, таких, как данио или гуппи прекращается на начальном этапе постнатального онтогенеза, у карповых она сопровождает рост в течение всей жизни. У выращиваемых в аквакультуре видов, которые достигают больших размеров, происходит рекрутинг новых мышечных волокон [Alami-Durante, 2003].

Koumans утверждает, у взрослых рыб появление мелких волокон также может происходить в результате расщепления клеток, когда части крупных волокон разрываются с образованием новых волокон. «Таким образом, – пишет он, – хотя происхождение из миосателлитных клеток, вероятно, является нормой, образование новых волокон путём расщепления мышечных волокон не может быть исключено для некоторых костистых» (Thus, although origination from myosatellite cells is probably the norm, origination of new fibres by muscle fibre splitting cannot be excluded for some teleosts) [Koumans, Akster, 1995, с. 10].

Формообразовательные и биохимические процессы в организме рыб в определённых пределах могут быть ускорены или замедлены под влиянием внешних факторов – питания и содержания. Влияние температуры и диеты на структуру мышц (распределение белых волокон по размеру) было продемонстрировано при развитии различных видов: зародышей лосося, личинок карпа, молоди форели

[Fauconneau, Alami-Durante, 1995; Stickland et al., 2000; Alami-Durante, Cluzeaud, 2019].

Несмотря на значительный прогресс в изучении миогенеза рыб, современные исследования демонстрируют сложность установления общей его модели, отражающей закономерности и механизмы роста скелетных мышц, сопровождающихся хроно-морфологическими перестройками мышечной ткани, что затрудняет разработку механизмов направленного воздействия на рост мышц рыбы, используемой в аквакультуре, и оставляет место для дискуссии.

По нашему убеждению, рост рыбы обусловлен последовательностью равновесных периодических процессов гиперплазии и гипертрофии мышечной ткани и их взаимообусловленностью. Цель настоящей работы – предложение общей модели взаимосвязи гиперплазии и гипертрофии – процессов, лежащих в основе роста мышечной ткани рыбы.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования выполнены в 2016–2020 гг. на кафедре морфологии и физиологии животных ФГБОУ ВО «Белгородский государственный аграрный университет имени В.Я. Горина» Объекты исследования: три вида рыб: карп (*Cyprinus carpio* L., 1758), белый амур (*Ctenopharyngodon idella* (Val., 1844)), белый толстолобик (*Hypophthalmichthys molitrix* (Val., 1844)), относящиеся к сем. Карповые (Cyprinidae). Для оценки морфологических характеристик были получены поперечные гистологические срезы образцов большой боковой мышцы (m. lateralis magnus) от 60 экземпляров рыб – сеголетки, двухлетки, трёхлетки (табл. 1). С дорсолатеральной поверхности за жаберной крышкой на прямоугольном участке кожи была удалена чешуя, вырезаны небольшие прямоугольные кусочки. Для гистологического исследования образцы фиксировали в течение суток в 10%-ном растворе нейтрального формалина и затем хранили в его 5%-ном растворе. После фиксации и парафиновой проводки на санном микротоме выполняли срезы толщиной 5–10 мкм, которые окрашивали гематоксилином и эозином [Микодина, 2009]. Изучение структурной организации мышечной ткани производили с использованием растрового электронного микроскопа Quanta 200 3D «Центра коллективного пользования научным оборудованием БелГУ «Диагностика, структура и свойства наноматериалов», а также при помощи светового микроскопа Axiostar PLUS от Carl Zeiss, оснащённого цифровой камерой и программным обеспечением AxioVision (версия 4.8.2.) от Carl Zeiss Для анализа изображений использовали программу Panoramic Viewer для Windows.

Таблица 1. Материал и методы исследования

Возраст, сутки	Количество исследованных рыб, шт.				
	Определение линейных и весовых показателей	Анатомическое препарирование	Морфометрия мышц	Гистологические исследования (световая микроскопия)	Гистологические исследования (электронная микроскопия)
Сеголетки					
20–40 ±3	20	20	20	20	20
80–135±3	20	20	20	20	20
Двухлетки					
420–500±3	20	20	20	20	20

Площади поперечного сечения белых мышечных волокон и их периметр определяли количественно с помощью программного обеспечения ImageJ. Для количественной оценки гипертрофии и гиперплазии мышечных волокон измеряли 100 волокон в каждом исследуемом образце. Так как на поперечном сечении волокна имели различную форму (от округлой до многоугольной), то для сравнительного анализа роста волокон определяли их индивидуальный эквивалентный диаметр, согласно методике Н. Alami-Durante [Alami-Durante, Cluzeaud, 2019]. Для этого с помощью программы Image J определяли площади и периметры мышечных волокон, по их периметру определяли радиус и диаметр круга, в дальнейшем называемый «диаметр волокна». Средний фактический диаметр миофибрилл определяли методом измерений, с учётом их, в подавляющем большинстве, округлой формы. Общее количество миофибрилл в мышечном волокне оценивали по средней площади поперечного сечения мышечного волокна и средней площади поперечного сечения измеренных миофибрилл.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Программное обеспечение Image J было использовано для определения площади и радиуса мышечных волокон и миофибрилл в популяции волокон *m.*

lateralis dorsalis, показатели которых были использованы для оценки моделей гипертрофического и гиперпластического роста белых мышц карповых рыб. Предыдущие исследования морфологии мышечной ткани карповых рыб показали вариабельность её волокон по диаметру (от 1 до 70 мкм [Шило, 2016]). В соответствии со схемой классификации А. Вегетти мышечные волокна были разделены на мелкие, средние и крупные согласно их диаметрам (до <20 мкм, 20–50 мкм и > 50 мкм) [Veggetti et al., 1990]. У карповых рыб периодическое формирование мелких (10–20 мкм) и крупных (50–100 мкм) волокон было обнаружено нами в течение всего наблюдаемого периода (15–860 суток).

Морфометрический анализ мышечной ткани карпа показал: у сеголеток карпа массой 5–20 г средний диаметр мышечных волокон и плотность миофибрилл варьировали в пределах 22–29 мкм² и 1,615–2,205, соответственно (табл. 2).

Диаметр расщепляющихся миофибрилл примерно в два раза больше, чем нерасщепляющихся. У двухлеток карпа массой 130–200 г при увеличении радиусов волокон от 14 до 20 мкм наблюдали уменьшение радиуса миофибрилл и увеличение их плотности до 2,583. Полученные данные говорят о том, что у карпа увеличение радиуса мышечных волокон (их гипертрофия) сопровождается миофибриллярной гиперплазией

Таблица 2. Показатели морфологических структур рыб и их мышечных волокон II типа в (белых, гликолитических) при их гипертрофическом росте в *m. lateralis dorsalis* у сеголеток и двухлеток карпа

Возраст, сутки	Масса рыб, г	Длина туловища, см	Площадь волокна, мкм ²	Радиус волокна	Радиус миофибрилл	Площадь миофибрилл в мкм ²	Плотность миофибрилл (количество миофибрилл в 1 мкм ²)
20–40	5–20	5,30–8,11±0,35	494,794 ±19,79	12,553 ± 0,48	0,444 ±0,03	0,619 ±0,02	1,615 ±0,06
80–135	80–120	13,5–15,5 ±0,41	617,111 ± 22	14,019 ±0,54	0,394 ±0,01	0,487 ±0,01	2,205 ±0,01
420–500	130–200	16,4–17,3 ±0,64	1191,537 ± 42	19,480 ±0,74	0,351 ± 0,01	0,387 ±0,01	2,583 ±0,01

ей – увеличением количества миофибрилл в $1 \mu\text{m}^2$ (рис. 1).

По мнению Goldspink [Goldspink et al., 2001], высокая плотность миофибрилл приводит к разрыву соединительной ткани в Z-дисках миофибрилл и появ-

лению двух или более «дочерних» миофибрилл такой же длины. Поперечные полосы новых миофибрилл при этом имеют такой же размер и расположение саркомеров. Продольное расщепление миофибрилл (рекрутинг) наблюдается как у карповых разного воз-

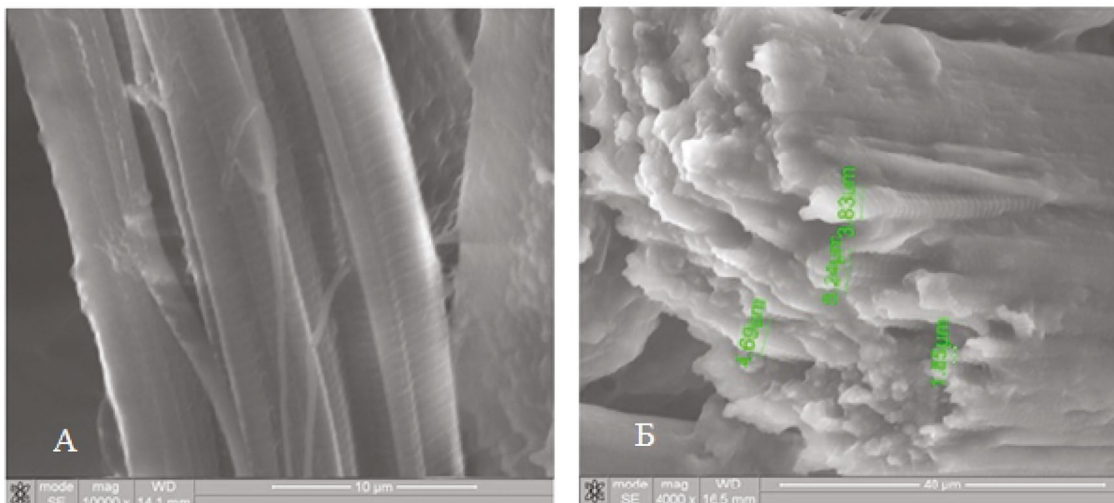


Рис. 1. Структурная организация мышечной ткани карповых рыб. Продольное расщепление миофибрилл: А – белого толстолобика (m=587 г), Б – карпа (m=1300 г)

раста и разной массы и закономерно приводит к росту диаметров мышечных волокон.

В одном случае гипертрофия волокон сопровождается не только увеличением количества миофибрилл, но и объединением их в пучки, пространство между которыми заполняется впоследствии эндомизием. Это явление получило название саркоплазматической гипертрофии мышечного волокна (рис. 2). Молодое волокно некоторое время рекрутирует новые миофибриллы, растёт в диаметре, но при определённом критическом соотношении числа миофибрилл и площади мышечного волокна оно начинает формировать миофибриллярные поля (поля Конгейма), впервые описанные Юлиусом Конгеймом [Cohnheim, 1865]. Такие группы обычно окружаются соединительной тканью и имеют общее кровоснабжение.

В другом случае может наблюдаться миофибриллярная гипертрофия волокна, сопровождаемая увеличением плотности миофибрилл. Если при этом, по нашему мнению, скорость роста волокон опережает скорость роста животного, то волокна заполняют весь объём мышечного пучка, сдавливая друг друга, и на поперечном сечении приобретают форму многоугольников (рис. 3).

Какая сила заставляет миофибриллы распадаться? Согласно Goldspink [Goldspink et al., 2001], результирующая сила, действующая на один Z-диск со стороны тонких нитей, двух смежных половинных саркомеров

может быть достаточно, чтобы разделить миофибриллярную массу в продольном направлении. Можно ожидать, что такая сила будет увеличиваться по мере того, как общая площадь поперечного сечения миофибрилл увеличивается, что действительно происходит, когда новые сократительные белки синтезируются, и филаменты собираются и включаются в расту-

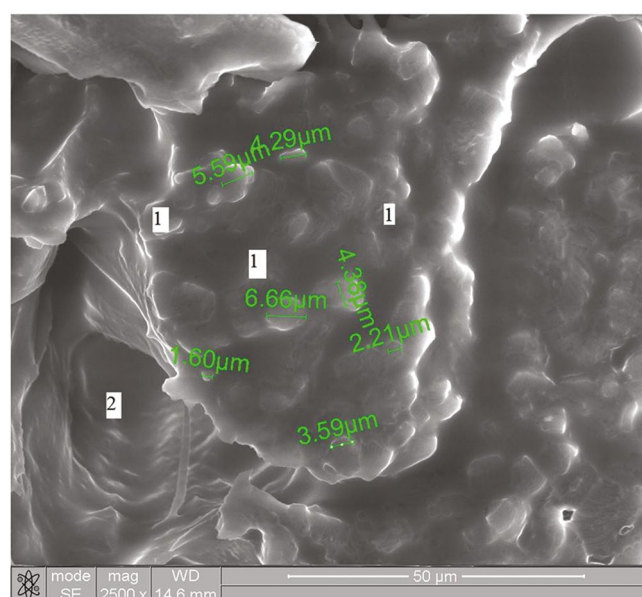


Рис. 2. Миофибриллярные поля в мышечном волокне карпа (m=14 г): 1 – пучки миофибрилл; 2 – капилляр

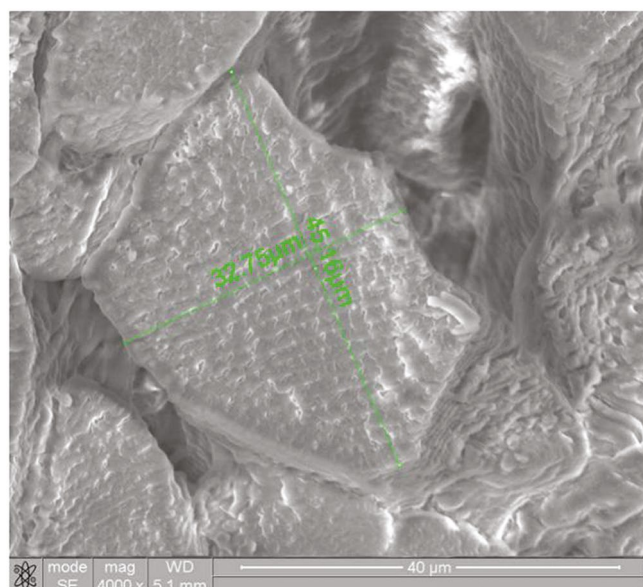


Рис. 3. Миофибрилярная гипертрофия мышечного волокна карпа ($m=260$ г). Миофибриллы расположены параллельными рядами

ший саркомер. Возникновение саркотубулярного комплекса внутри разорванной миофибриллярной массы предполагает, что распространение этих мембранных элементов позволяет полностью разделить растущую миофибриллу [Goldspink et al., 2001].

По-видимому, для роста мышечной ткани применим принцип наиболее полного заполнения пространства, которое обеспечивается или плотной упаковкой мышечных волокон миофибриллами, при одинаковом радиусе волокон или идеальной упаковке искажённых тетраэдров или октаэдров. Округлая фор-

ма волокон наблюдается при их свободном расположении в мышце и небольшой плотности (рис. 4).

Гиперплазия мышечных волокон

Как было сказано выше, большинство современных исследователей миогенеза рыб придерживаются той точки зрения, что гиперплазия мышечных волокон у взрослых рыб создаёт мозаичный вид мышечной ткани по типу эмбрионального миогенеза, при котором молодые волокна образуются из формирующихся миотрубок. Alami-Durante, ссылаясь на других авторов, пишет: «Клеточными предшественниками, которые участвуют в новообразовании мышечных волокон, являются сателлитные клетки, расположенные между сарколеммой и базальной мембраной ранее сформированных волокон, а также другие миогенные клетки, расположенные за пределами базальной пластинки. По мере того, как эти клетки рассредотачиваются, мышечные волокна формируются по всему миотому, придавая ему характерный мозаичный вид, где недавно сформированные мелкие волокна соседствуют с более крупными, происхождение которых можно проследить до эмбрионального миогенеза» [Alami-Durante, Rescan, 2003, с. 153]. Тем не менее, доказательная визуальная база (электронные микрофотографии, световая микроскопия), подтверждающая данный тезис в постнатальном миогенезе рыб, немногочисленна и, на наш взгляд, не очень убедительна. В частности, в доступной нам информационной базе мы не встретили ни одной электронномикроскопической фотографии, подтверждающей данный тезис. Анализ более 500 электронномикроскопических фотографий позво-

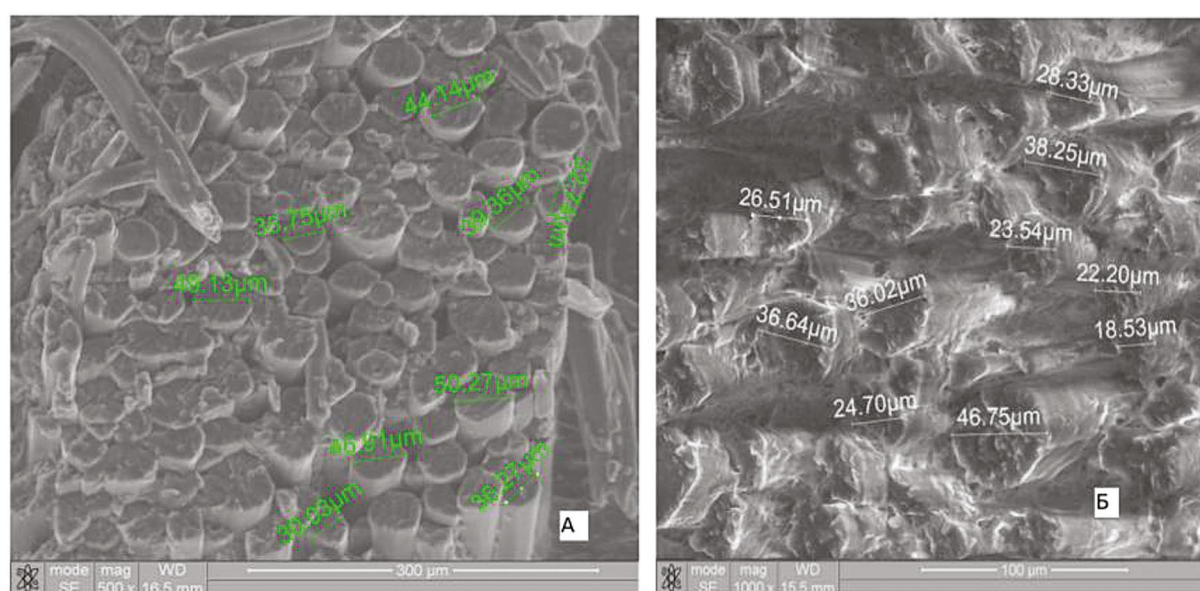


Рис. 4. Мышечные волокна белого амура ($m=10$ г) и карпа ($m=94$ г) Плотность мышечных волокон 0,001–0,004 волокна на 1 мкм^2

лил нам найти доказательства того, что продольное расщепление волокон является одним из механизмов гиперплазии мышечной ткани рыб на различных этапах постнатального онтогенеза (табл. 3).

При увеличении площади волокна свыше 3500 мкм² с одновременным увеличением плотности миофибрилл до 4,901 на 1 мкм² у сеголеток, так и у двухлеток карповых рыб (карпа, белого амура

Таблица 3. Показатели морфологических структур мышечных волокон II типа (белых, гликолитических) при их гиперплазии у карпа

Возраст рыб	Масса рыб, г	Длина туловища, см	Площадь материнского волокна, мкм ²	Площадь дочернего волокна	Радиус дочернего волокна	Радиус миофибрилл	Площадь миофибрилл в мкм ²	Плотность миофибрилл в 1 мкм ²
80–135	80–120	13,5–15,5 ±0,42	4345,119± 173,87	581,280± 23,24	13,606 ± 0,52	0,255 ± 0,013	0,204 ± 0,01	4,901 ± 0,15
500	1000–1200	30,7–35,0±1,41	9544,682 ± 350,77	2172,230 ± 86,88	26,302 ± 1,04	0,275 ± 0,011	0,237 ± 0,01	4,219 ± 0,16

и белого толстолобика) наблюдали продольное расщепление волокон. В некоторых плотно упакованных миофибриллами волокнах округлой формы наблюдали линии напряжения в виде отдельных сегментов.

Процесс распада материнского волокна сопровождается «прорастанием» соединительной ткани (эндомизия) между отделяющимися волокнами. Относительное содержание соединительной ткани в распадающихся волокнах составило, по нашим данным, от 28 до 40%. Присутствие соединительной ткани между «дочерними» (рекрутными) волокнами является хорошим доказательством того, что расщепление волокон не является артефактом или результатом механиче-

ского повреждения волокон во время их фиксации (рис. 7).

При быстром росте волокон кровоснабжение (капилляризация) волокон может несколько отставать от оптимума, вследствие чего разделение крупного волокна на более мелкие группы волокон, окруженные новой сетью капилляров, оказывается физиологически оправданным. После разделения волокна некоторое время кластеры новых волокон всё ещё сохраняют форму материнского волокна и общее капиллярное русло (рис. 8). Молодые волокна определенное время увеличивают свой объём за счёт саркоплазмы, что позволяет им принять округлую форму. В дальней-

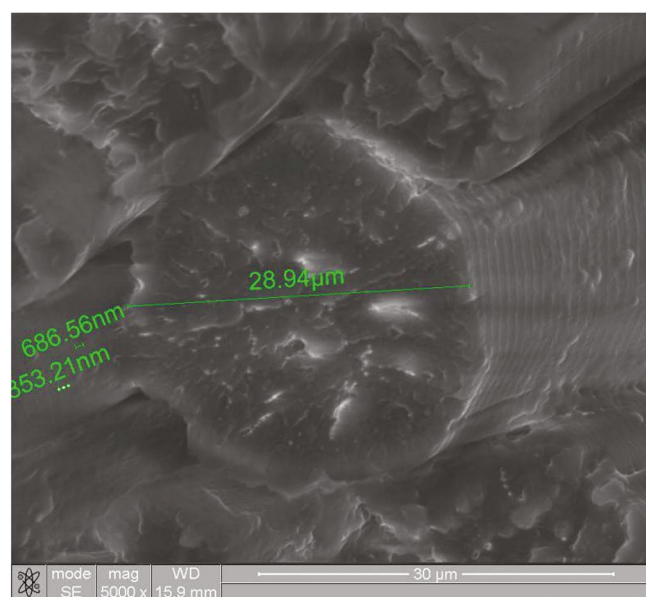


Рис. 5. Мышечное волокно зеркального карпа (m=5 г). Площадь мышечного волокна 657,456 ± 26 мкм², плотность миофибрилл – 3,222 ± 0,13 на 1 мкм². На поверхности волокна и в его толще видны отдельные продольные сегменты

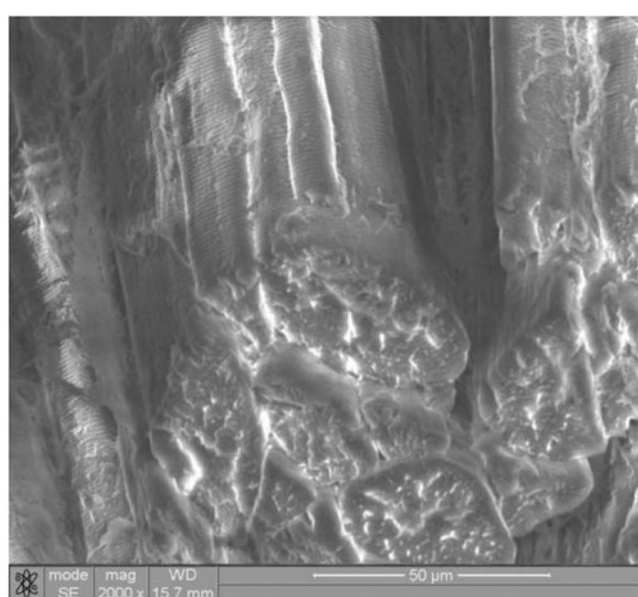


Рис. 6. Начальная стадия распада материнского мышечного волокна на дочерние волокна у карпа (m=82 г). Заметна неоднородность структуры мышечных волокон в центре и по периферии

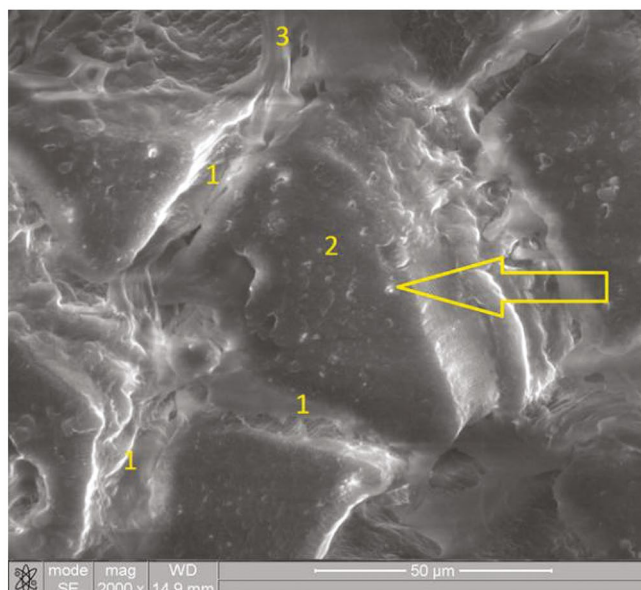


Рис. 7. «Материнское» мышечное волокно у карпа-трёхлетки ($m=1200$ г): 1 — линии «разлома» волокна; 2 — «дочерние» волокна; 3 — нейрон. Стрелкой показана отдельная миофибрилла

шем каждое из них увеличивает свой диаметр за счёт гиперплазии миофибрилл и процесс повторяется.

Физиологическое разрушение мышечного волокна (разделение на более мелкие волокна) происходит, по нашему мнению, в результате упругого гистерезиса. Применительно к развитию и росту мышечной ткани явление гистерезиса можно рассматривать как специфическую неравновесную систему, в основе которой лежат, с одной стороны, процессы синтеза белка в мышечном волокне, увеличение числа миофибрилл и их рост, а с другой — формирование структурного оформления мышечной ткани в виде мышечных волокон и пучков. Наличие общего капиллярного рус-

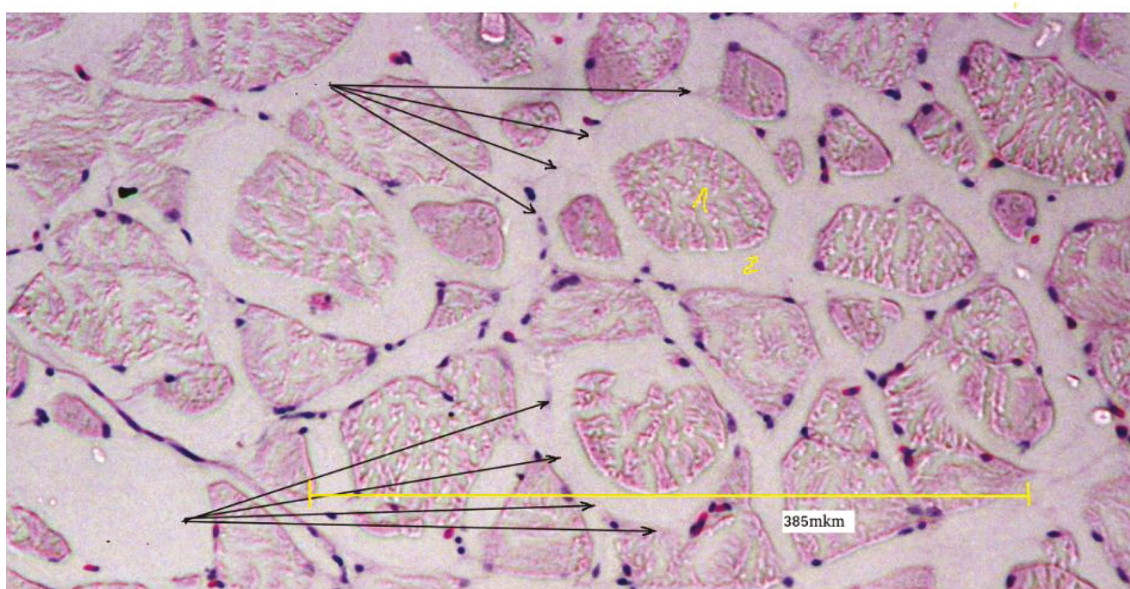
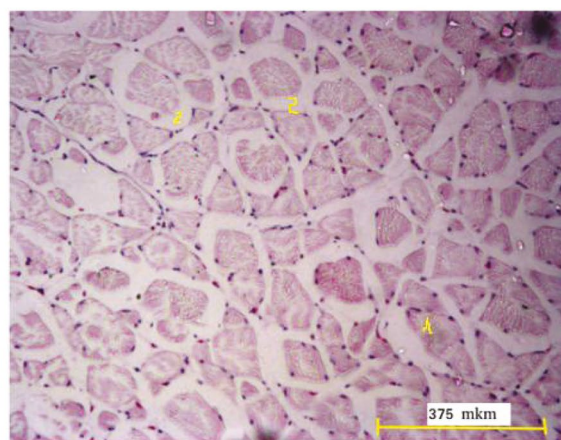
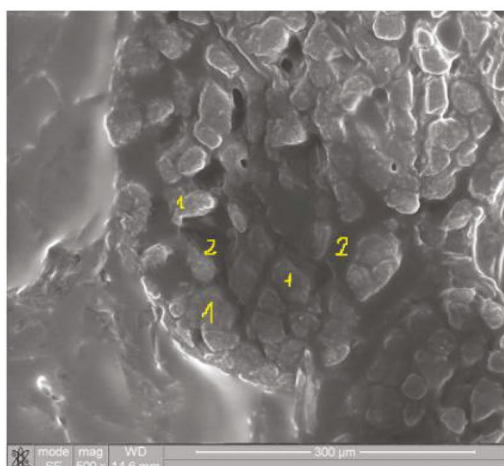


Рис. 8. Мышечное волокно карпа ($m=1200$ г): 1 — мышечные волокна; 2 — эндомизий; стрелки указывают капиллярное русло вокруг новых дочерних волокон

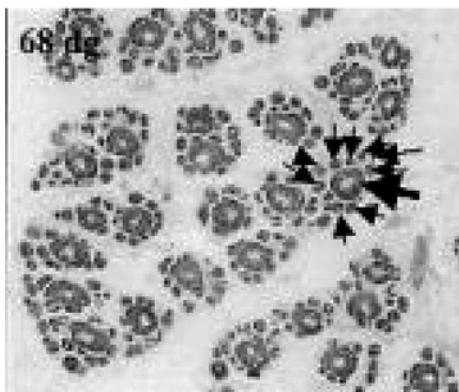


Рис. 9. Миогенез в красной полусухожильной мышце свиньи, Lefaucheur et al. Чёрные стрелки указывают вторичное поколение мышечных волокон [Picard, 2002]

ла вокруг группы нескольких дочерних сопряжённых волокон служит ещё одним доказательством расщепления мышечных волокон. В любом случае, у рыб нам не встречалась такая схема расположения вторичных и третичных мышечных волокон как у птиц и млекопитающих, где общее количество волокон, как полагают, фиксируется до вылупления или рождения [Picard, 2002].

Это можно объяснить следующим образом: потребность в электронной микроскопии для подтверждения идентичности вторичных и третичных мышечных волокон, так же, как и спутниковых клеток, долгое время была ограничением и постепенно заменялась молекулярными маркерами, позволяющими идентифицировать их с применением световой микроскопии. Открытие миогенного семейства регуляторных факторов (Myf5, MyoD, myogenin и MRF4) в конце 1980-х гг. также внесло свой вклад в понимание специфики миогенного происхождения и контроля развития мышц. Сейчас электронная микроскопия стала доступнее, и она позволяет визуализировать не только морфологию мышечных клеток и их субклеточных структур, но и хронологию событий при миогенезе.

Исследование цифровых изображений отсканированных микропрепаратов скелетной мышечной ткани трёхлеток белого толстолобика, карпа и белого амура массой 700–1800 г позволяет восстановить следующую цепь событий: эмбриональное формирование вторичных и третичных мышечных волокон и их последующий гипертрофический рост; 2) периодическое увеличение площади мышечного волокна за счёт увеличения числа миофибрилл (их продольного расщепления, гиперплазии) в постнатальном онтогенезе рыб; 3) мышечные волокна, площадью более 4000 мкм² и плотностью миофибрилл не ниже 4 экз. на 1 мкм² распадаются на дочерние (рекрутные) волокна; 4) в дальнейшем миофибриллы в них снова растут в диаметре, расщепляются вдоль, их число в волокне возрастает (гиперплазия миофибрилл повторяется), и волокно снова увеличивается в диаметре. Таким образом, гиперплазия и гипертрофия не отделены во времени и в пространстве, а закономерно сменяют друг друга, обеспечивая постнатальный рост мышечной ткани (рис. 11).

Гипертрофия мышечных волокон происходит при участии миосателлитов, экспрессирующих специфические факторы транскрипции и запускающих синтез белков мышечной ткани.

Мышечное волокно, по нашему мнению, можно сравнить с упругой стержневой конструкцией. При продольном расщеплении волокон в нем действуют биомеханические силы. В таком случае повторение в ростовых процессах явлений гиперплазии и гипертрофии связано с периодической необратимой разрывной деформацией мышечного волокна, в связи с чем оно при снятии деформирующих сил (распада на более мелкие волокна) возвращается к первоначальной форме. В дальнейшем рост мышечных волокон продолжается гипертрофически. При этом соединительные ткани окружают дочерние волокна, формируя специфический узор мышечной ткани.

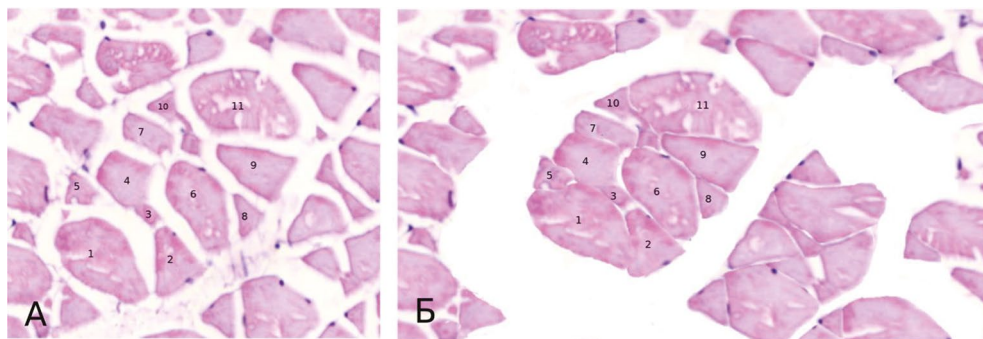


Рис. 10. А – реконструкция материнского волокна белого толстолобика (m= 1800 г); Б – его оригинальная микрофотография. Цифрами обозначены дочерние волокна

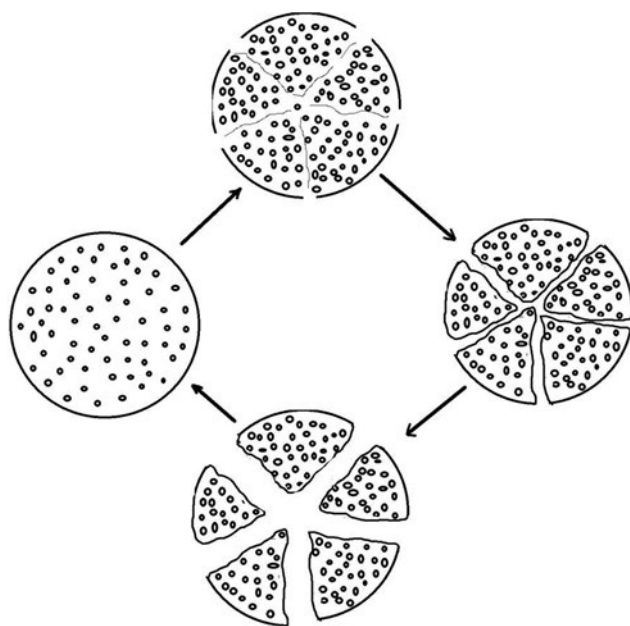


Рис. 11. Гипертрофия мышечного волокна, сопровождаемая увеличением числа миофибрилл с последующим формированием дочерних мышечных волокон: 1, 2 – материнское мышечное волокно; 3, 4 – разделение волокна на дочерние волокна

Такой подход даёт возможность представить структуру мышечной ткани как продукт не только внутренних (генетических), но и внешних воздействий, позволяя, вместе с тем, прогнозировать её структуру при этих воздействиях.

ВЫВОДЫ

1. Формирование мышечной ткани сопровождается незатухающими колебательными процессами: напряжения и восстановления в рамках единого гиперцикла процессов роста на различных уровнях: на уровне миофибрилл, на уровне мышечных волокон и их пучков. При увеличении площади волокна свыше 3500 мкм^2 с одновременным увеличением плотности миофибрилл до 4,901 на 1 мкм^2 у сеголеток и у двухлеток карповых рыб (карпа, белого амура и белого толстолобика) наблюдали продольное расщепление волокон.

2. Графическая реконструкция изображений микроструктуры мышечной ткани рыб даёт основание предположить, что гиперплазия и гипертрофия мышечных волокон не отделены во времени и в пространстве, а закономерно сменяют друг друга, обеспечивая общую миогенную задачу – рост рыбы и её мышечной ткани. Вопрос об их взаимосвязи требует дополнительных исследований в будущем.

3. Представление о росте мышечной ткани, как цепи последовательных взаимообусловленных собы-

тий, позволяет выработать систему регулирующих факторов, влияющую на их питание и рост рыб, их здоровье и продуктивные качества.

ЛИТЕРАТУРА

- Кабанов В.Д. 1973. Биологические основы повышения скорости роста и улучшения мясных качеств в свиней. Дисс. ... док. с./х. наук. Елгава: Латвийская АСХН. 352 с.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский А.А. 2009. Гистология для ихтиологов. М.: ВНИРО. 112 с.
- Панов В.П., Фалий С.С., Есавкин Ю.И., Жигин А.В. 2018. Рост и развитие мышц американского гольца в различные периоды онтогенеза // Труды ВНИРО. Т. 171. С. 106–115.
- Шило Е.И. 2016. Рост и развитие скелетной мускулатуры карповых рыб в постнатальном онтогенезе. Дисс. ... канд. биол. наук. М.: МГАВМБ им. Скрыбина. 121с.
- Яржомбек А.А., Шило Е.И. 2017. Клеточный рост мускулатуры карпа (краткое сообщение) // Труды ВНИРО. Т. 166. С. 81–83.
- Alami-Durante H. 1990. Growth of organs and tissues in carp (*Cyprinus carpio* L.) larvae // Growth Development and Aging. Vol. 54. P. 109–116.
- Alami-Durante H., Fauconneau B., Rouel M., Escaffre A.M., Bergot P. 1997. Growth and multiplication of white skeletal muscle fibres in carp larvae in relation to somatic growth rate // Fish. Biol. Vol. 50. P. 1285–1302.
- Alami-Durante H., Rescan P.Y. 2003. Typologie et ontogenèse des fibres musculaires chez les poissons // Productions Animales. Vol. 16(2). P. 145–155.
- Alami-Durante H., Cluzeaud M. 2019. Muscle growth mechanisms in response to isoenergetic changes in dietary non-protein energy source at low and high protein levels in juvenile rainbow trout // Comparative Biochemistry and Physiology. P. A: Molecular & Integrative Physiology. V. 230. P. 91–99.
- Cohnheim J.F. 1865. Über den feineren Bau der quergestreiften Muskelfaser // Virchows Archiv. № 34. P. 606–622.
- Fauconneau B., Alami-Durante H. 1995. Growth and meat quality relations in carp // Aquaculture. Vol. 129. P. 265–297.
- Goldspink G., Wilkes D., Ennion S. 2001. Myosin expression during ontogeny, post-hatching growth, and adaptation // Muscle Development and Growth / ed. Johnston I.A. San Diego, CA: Academic Press. P. 43–72.
- Johnston I.A. 2006. Environment and plasticity of myogenesis in teleost fish // J. Exp. Biol. № 209. P. 2249–2264.
- Koumans J.T.M., Akster H.A. 1995. Myogenic cells in development and growth of fish // Comp. Biochem. Physiol. Vol. 110 A. P. 3–20.
- Listrat A., Lebret B., Louveau I. 2015. Comment la structure et la composition du muscle déterminent la qualité des viandes ou chairs? // Productions Animales. Numéro spécial: Le muscle et la viande. Vol. 28. No 2. P. 125–136.

- Picard B., Lefaucheur L., Berri C., Duclos M.J.* 2002 Muscle fibre ontogenesis in farm animal species // *Reproduction Nutrition Development*, EDP Sciences. № 42 (5). P. 415–431.
- Rossi G., Messina G.* 2014. Comparative myogenesis in teleosts and mammals // *Cellular and Molecular Life Sciences*. № 71. P. 3081–3099
- Rowlerson A., Veggetti A.* 2001. Cellular mechanisms of post-embryonic muscle growth // *Muscle Development and Growth* / ed. Johnston I.A., ed. San Diego, CA: Academic Press. P. 103–140.
- Slesarenko N., Shilo E., Abramov P.* 2018. Morphological Indicators of Skeletal Muscles in Carp in Case of the Use of Quickened Growth Technology // *Research J. of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences*. № 9 (2). P. 937–943.
- Stickland N.C., Demirtas B., Clelland K., Ashton C.* 2000. Genetic and nutritional influence on muscle growth in farm animals // *Comp. Biochem. Physiol.* № 126. P. 141.
- Veggetti A., Mascarello F., Scapolo P.A., Rowlerson A.* 1990. Hyperplastic and hypertrophic growth of lateral muscle in *Dicentrarchus labrax* (L.). An ultrastructural and morphometric study // *J. Anatomy and Embryology (Berl)* № 82(1). P.1–10. doi: 0.1007/BF00187522
- Weatherley A.H., Gill H.S., Lobo A.F.* 1988. Recruitment and maximal diameter of axial muscle fibres in teleosts and their relationship to somatic growth and ultimate size // *J. Fish Biol.* № 33. P. 851–859.

Поступила в редакцию 14.05.2021 г.
Принята после рецензии 21.07.2021 г.

On the relationship between hypertrophy and hyperplasia of muscle fibers in postnatal myogenesis in fish of the Cyprinid family

E.I. Shilo

Belgorod State Agrarian University («Belgorod SAU»), Belgorod, Russia

The concept of muscle tissue growth as a chain of successive interdependent events makes it possible to develop a system of regulatory factors influencing the nutrition and growth of fish, their health and productive qualities. In bony fish, the primary and secondary generation of muscle fibers occurs at the embryonic and postembryonic stages of development, respectively. Unlike mammals and birds, the postnatal development of fish is accompanied by hypertrophy and hyperplasia of muscle tissues throughout their life, which determines the specificity of the growth of their muscle tissue and affects the quality of fish fillets. With an increase in the fiber area over 3500 μm^2 with a simultaneous increase in the density of myofibrils up to 4.901 per 1 μm^2 in underyearlings and in two-year-old carp fishes (carp, grass carp and silver carp), longitudinal splitting of fibers was observed. It has been shown that the formation of muscle tissue is accompanied by sustained oscillatory processes: tension and recovery within a single hypercycle of growth processes at different levels: at the level of myofibrils and muscle fibers, thus hyperplasia and hypertrophy of muscle fibers are not separated in time and space, but naturally replace each other, providing a common myogenic task – the growth of fish and its muscle tissue. The question of their relationship requires additional research in the future.

Keywords: Muscle fibers, myofibrils, hypertrophy, hyperplasia, recruit fibers, elastic hysteresis, fish growth.

REFERENCES

- Kabanov V.D.* 1973. Biologicheskie osnovy povysheniya skorosti rosta i uluchsheniya myasnykh kachestv v svinej [Biological basis for increasing growth rate and improving meat quality in pigs.]. Diss. ... dok. Sel'skokhoz. nauk. Elgava: Latvijas ASKHN. 352 s.
- Mikodina E.V., Sedova M.A., Chmilevskij A.A.* 2009. Gistologiya dlya ikhtiologov [Histology for Ichthyologists]. M.: VNIRO. 112 s.
- Panov V.P., Falij S.S., Esavkin Yu.I., Zhigin A.V.* 2018. Rost i razvitie myshts amerikanskogo gol'tsa v razlichnye periody ontogeneza [Muscle growth and development of american char in different periods of ontogenesis] // Trudy VNIRO. T.171. S. 106–115
- Shilo E.I.* 2016. Rost i razvitie skeletnoj muskulatury karpovykh ryb v postnatal'nom ontogeneze [Growth and development of skeletal muscles of cyprinids in postnatal ontogenesis]. Diss. ... kand. biol. nauk. M.: MGAVMB im. Skryabina. 121s.
- Yarzhombek A.A., Shilo E.I.* 2017. Kletochnyj rost muskulatury karpa (kratkoe soobshchenie) [Cellular growth of carp musculature] // Trudy VNIRO. T. 166. S. 81–83.
- Alami-Durante H.* 1990. Growth of organs and tissues in carp (*Cyprinus carpio* L.) larvae // Growth Development and Aging. Vol. 54. P. 109–116.
- Alami-Durante H., Fauconneau B., Rouel M., Escaffre A.M., Bergot P.* 1997. Growth and multiplication of white skeletal muscle fibres in carp larvae in relation to somatic growth rate // Fish. Biol. Vol.50. P. 1285–1302.
- Alami-Durante H., Rescan P.Y.* 2003. Typologie et ontogenèse des fibres musculaires chez les poissons // Productions Animales. Vol. 16(2). P. 145–155.
- Alami-Durante H., Cluzeaud M.* 2019. Muscle growth mechanisms in response to isoenergetic changes in dietary non-protein energy source at low and high protein levels in juvenile rainbow trout // Comparative Biochemistry and Physiology. P. A: Molecular & Integrative Physiology. V. 230. P. 91–99.
- Cohnheim J.F.* 1865. Über den feineren Bau der quergestreiften Muskelfaser // Virchows Archiv. № 34. P. 606–622.
- Fauconneau B., Alami-Durante H.* 1995. Growth and meat quality relations in carp // Aquaculture. Vol. 129. P. 265–297.
- Goldspink G., Wilkes D., Ennion S.* 2001. Myosin expression during ontogeny, post-hatching growth, and adaptation // Muscle Development and Growth / ed. Johnston I.A. San Diego, CA: Academic Press. P. 43–72.
- Johnston I.A.* 2006. Environment and plasticity of myogenesis in teleost fish // J. Exp. Biol. № 209. P. 2249–2264.

- Koumans J.T.M., Akster H.A.* 1995. Myogenic cells in development and growth of fish // *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 110 A. P. 3–20.
- Listrat A., Lebret B., Louveau I.* 2015. Comment la structure et la composition du muscle déterminent la qualité des viandes ou chairs? // *Productions Animales*. Numéro spécial: Le muscle et la viande. Vol. 28. No 2. P. 125–136.
- Picard B., Lefaucheur L., Berri C., Duclos M.J.* 2002 Muscle fibre ontogenesis in farm animal species // *Reproduction Nutrition Development*, EDP Sciences. N° 42 (5). P. 415–431.
- Rossi G., Messina G.* 2014. Comparative myogenesis in teleosts and mammals // *Cellular and Molecular Life Sciences*. N° 71. P. 3081–3099.
- Rowlerson A., Veggetti A.* 2001. Cellular mechanisms of post-embryonic muscle growth // *Muscle Development and Growth* / ed. Johnston I.A., ed. San Diego, CA: Academic Press. P. 103–140.
- Slesarenko N., Shilo E., Abramov P.* 2018. Morphological Indicators of Skeletal Muscles in Carp in Case of the Use of Quickened Growth Technology // *Research J. of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences*. N° 9 (2). P. 937–943.
- Stickland N.C., Demirtas B., Clelland K., Ashton C.* 2000. Genetic and nutritional influence on muscle growth in farm animals // *Comp. Biochem. Physiol.* N° 126. P. 141.
- Veggetti A., Mascarello F., Scapolo P.A., Rowlerson A.* 1990. Hyperplastic and hypertrophic growth of lateral muscle in *Dicentrarchus labrax* (L.). An ultrastructural and morphometric study // *J. Anatomy and Embryology (Berl)* N° 82(1). P.1–10. doi: 0.1007/BF00187522.
- Weatherley A.H., Gill H.S., Lobo A.F.* 1988. Recruitment and maximal diameter of axial muscle fibres in teleosts and their relationship to somatic growth and ultimate size // *J. Fish Biol.* N° 33. P. 851–859.

TABLE CAPTIONS

Table 1. Material and research methods.

Table 2. Indicators of the morphological structures of fish and their muscle fibers of type II in (white, glycolytic) with their hypertrophic growth in m. lateralis dorsalis in underyearlings and two-year-old carp.

Table 3. Indicators of morphological structures of type II muscle fibers (white, glycolytic) with their hyperplasia in carp.

FIGURE CAPTIONS

Fig. 1. Structural organization of muscle tissue of cyprinids. Longitudinal splitting of myofibrils: A – silver carp (m = 587 g), B – carp (m = 1300 g).

Fig. 2. Myofibrillar fields in muscle fiber carp (m = 14 g.): 1-bundles of myofibrils, 2- capillary.

Fig. 3. Myofibrillar hypertrophy of carp muscle fiber (m = 260 g) Myofibrils are arranged in parallel rows.

Fig. 4. Muscle fibers of grass carp (m = 10g.) and carp (m = 94g.) Density of muscle fibers 0.001–0.004 fibers per 1 μm^2 .

Fig. 5. Muscle fiber of mirror carp (m = 5g). The area of the muscle fiber is $657.456 \pm 26 \mu\text{m}^2$, the density of myofibrils is 3.222 ± 0.13 per 1 μm^2 . Separate longitudinal segments are visible on the surface of the fiber and in its thickness.

Fig. 6. The initial stage of the decay of the maternal muscle fiber into daughter fibers in carp (m = 82g). There is noticeable heterogeneity of the structure of muscle fibers in the center and around the periphery.

Fig. 7. «Maternal» muscle fiber in carp (m = 1200 g): 1- fiber «break» lines; 2 – «daughter» fibers; 3-neuron. The arrow shows an individual myofibril.

Fig. 8. Muscle fiber of carp (m = 1200g): 1 – muscle fibers, 2 – endomysium, arrows indicate the capillary bed around new daughter fibers.

Fig. 9. Myogenesis in the red semitendinosus muscle of the pig, Lefaucheur et al. Black arrows indicate the secondary generation of muscle fibers [Picard, 2002].

Fig. 10. A – reconstruction of the maternal fiber of silver carp (m = 1800 g) and its original micrograph – B. The numbers indicate the daughter fibers.

Fig. 11. Hypertrophy of muscle fiber, accompanied by an increase in the number of myofibrils, followed by the formation of daughter muscle fibers: 1, 2 – maternal muscle fiber, 3,4- division of the fiber into daughter fibers.