

## Промысловые виды и их биология

УДК: 597.552.51:591.86

**Рост и развитие мышц американского гольца  
в различные периоды онтогенеза**В.П. Панов<sup>1</sup>, С.С. Фалий<sup>1</sup>, Ю.И. Есавкин<sup>1</sup>, А.В. Жигин<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Российский государственный аграрный университет МСХА имени К.А. Тимирязева (ФГБОУ ВО «РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева»), Москва

<sup>2</sup> Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), г. Москва

E-mail: panovval@gmail.com

В работе приведены результаты исследования мускулатуры американского гольца на разных стадиях постнатального онтогенеза. Особое внимание уделено предличиночной и личиночной стадиям развития. Приводится специфика гистоструктуры мышечной ткани молоди в зависимости от поведенческих особенностей. Дается сравнительная характеристика строения мускулатуры в период раннего постнатального онтогенеза и после года жизни. На ранних этапах развития плотность мускулатуры не высокая, в этот период образуются новые волокна. В возрасте 60 суток плотность мышечной ткани достигает высоких значений, что связано с переходом к активному плаванию и экзогенному питанию. По мере роста молоди процесс гипертрофии начинает преобладать над процессом гиперплазии, в результате чего происходит увеличение волокон в диаметре. В годовалом возрасте все системы организма сформированы, однако продолжается активный соматический рост за счёт мускулатуры. Полученные данные могут быть использованы для регулирования соматического роста рыб в аквакультуре с управляемыми условиями выращивания.

**Ключевые слова:** американский голец *Salvelinus fontinalis*, миогенез, гиперплазия, гипертрофия.

**ВВЕДЕНИЕ**

Онтогенез животных, в частности рыб, включает в себя несколько основных периодов. Личиночный период костистых рыб, продолжающийся до полной резорбции желточного мешка, делится на несколько этапов, сопровождающихся морфофизиологическими преобразованиями в организме. Внешние проявления локомоторной активности молоди

связаны с изменениями в структуре мышечной ткани, с процессами гипертрофии и гиперплазии. Гистологической структуре соматической мускулатуры различных видов рыб уделяется достаточно большое внимание [Золотова и др., 2013, 2015; Панов и др., 2009]. В то же время миогенез, определяющий рост молоди рыб, изучен недостаточно. Как модельный объект для изучения развития морфологических структур,

в т. ч. мышц, может быть использован американский гольц, обладающий продолжительным ранним постнатальным онтогенезом и относительно медленным ростом. В этот период рыбы проходят важные этапы развития мускулатуры, связанные с их поведенческими особенностями, благодаря чему они начинают плавать и активно питаться. Работ, посвящённых миогенезу в период раннего онтогенеза американского гольца, нами не обнаружено. В то же время имеется работа, которая отмечает связь гистоструктуры белой мускулатуры со скоростью роста ювенильных особей американских гольцов (начальная масса рыб 134–150 г) [Rasmussen, Ostefeld, 2000].

Содержание молоди в искусственных условиях делает возможной регуляцию длительности каждого из этапов миогенеза путём воздействия различных факторов (температура воды, содержание в ней кислорода и др.). Выявление этапов наиболее интенсивного мышечного роста важно для эффективной адаптации и обеспечения благополучия молоди рыб, как в естественных, так и в искусственных условиях.

Целью исследования является изучение роста и особенностей миогенеза у американского гольца в различные периоды постнатального онтогенеза.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования служила молодь в возрасте до 65 суток, а также годовики американского гольца (*Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814)). Рыб выращивали на базе межкафедрального учебно-научного Центра биологии и животноводства РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева. Температура воды составляла 4–5 °С, содержание растворённого в воде кислорода — 11 мг/л. Образцы фиксировали в 10%-ном формалине. Измерения предличинок и личинок производили при помощи бинокулярной лупы, годовиков — линейкой. Массу гольцов определяли на электронных весах. Для гистологических исследований рыб заливали в желатин. Тотальные поперечные срезы тела рыб толщиной 8–10 мкм получали с помощью замораживающего микротомы. Окрашивали срезы суданом III и гематоксилином. Изучение гистоструктуры у молоди рыб осуществлялось в дорсальной

и латеральной зонах поперечного среза миотома. Полученный экспериментальный материал обработан статистически с помощью программы Microsoft Office Excel.

С интервалом 5–10 суток отбирались по 15 предличинок и личинок для определения морфометрических показателей. Количество годовиков составляли 7 особей. Серийные срезы мускулатуры получали от трёх особей каждой группы.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ РАБОТЫ

Линейный рост молоди американского гольца в течение периода наблюдений происходил равномерно. К моменту достижения рыбами возраста 65 суток их масса увеличилась в 2 раза, а длина — в 1,6 раза (табл. 1). Длина головы увеличилась в 2,3 раза, а диаметр глаз — в 1,7 раза. Желточный мешок при выклевке свободных эмбрионов имел шарообразную форму, однако в период с 15 по 36 сутки он вытягивался в каудальном направлении и сужался по бокам. Затем его резорбция интенсифицировалась в связи с подготовкой к началу экзогенного питания; полное втягивание желточного мешка в тело личинки произошло на 65–70 сутки.

Установлена тесная связь между характером миогенеза и поведенческими особенностями молоди на различных этапах раннего онтогенеза (табл. 2). При этом пока является проблематичным установление ведущей роли в формировании соматической мышечной системы поведенческих факторов или процессов миогенеза. По-видимому, развитие мускулатуры обусловлено взаимодействием этих факторов, представляющих собой некую последовательность событий, что в итоге приводит к гармоничному формированию всех структур организма рыбы.

В первые 10 суток диаметр, а соответственно и площадь поперечного сечения мышечных волокон свободных эмбрионов слишком малы, что не позволяет молоди совершать активных движений, поскольку силу мускулатуры во многом определяет количество расположенных внутри волокон миофибрилл. За счёт гипертрофии увеличиваются площадь мышечного волокна и плотность мускулатуры, однако утолщение волокон играет роль также

Таблица 1. Морфологические показатели американского гольца

| Показатели                       | Возраст рыб, сутки        |                           |                           |                           |                           |                           |                           |                            | Годовики**               |
|----------------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|----------------------------|--------------------------|
|                                  | 0                         | 5                         | 15                        | 25                        | 35                        | 45                        | 55                        | 65                         |                          |
| Масса рыб, мг*                   | $59,9 \pm 4,16$<br>36–75  | $67,3 \pm 2,42$<br>56–81  | $79,3 \pm 3,31$<br>62–98  | $84,2 \pm 4,49$<br>69–120 | $93,7 \pm 5,50$<br>72–122 | $98,7 \pm 3,90$<br>78–120 | $95,6 \pm 1,52$<br>89–104 | $120,7 \pm 7,26$<br>83–161 | $73,4 \pm 5,83$<br>54–95 |
|                                  | мм                        |                           |                           |                           |                           |                           |                           |                            |                          |
| Большая длина                    | $13,2 \pm 0,26$<br>12–15  | $14,6 \pm 0,15$<br>14–15  | $15,9 \pm 0,14$<br>15–17  | $16,5 \pm 0,22$<br>15–18  | $18,4 \pm 0,23$<br>18–20  | $19,4 \pm 0,24$<br>18–21  | $20,5 \pm 0,28$<br>19–22  | $21,4 \pm 0,17$<br>21–22   | $17,1 \pm 0,45$<br>15–19 |
| Малая длина                      | $12,3 \pm 0,18$<br>12–13  | $13,3 \pm 0,15$<br>12–14  | $14,2 \pm 0,12$<br>13–15  | $15,3 \pm 0,20$<br>14–17  | $16,7 \pm 0,24$<br>15–18  | $17,3 \pm 0,15$<br>17–18  | $18,5 \pm 0,24$<br>17–20  | $19,7 \pm 0,11$<br>19–20   | –                        |
| Наибольшая высота тела           | $4,1 \pm 0,20$<br>2,9–4,8 | $4,1 \pm 0,06$<br>3,7–4,3 | $4,1 \pm 0,06$<br>3,7–4,3 | $4,0 \pm 0,13$<br>3,0–4,4 | $4,0 \pm 0,06$<br>3,7–4,3 | $3,8 \pm 0,07$<br>3,5–4,2 | $3,7 \pm 0,07$<br>3,3–4,1 | $3,6 \pm 0,11$<br>3,2–4,2  | $3,6 \pm 0,08$<br>3–4    |
| Высота хвостового стебля         | $0,9 \pm 0,06$<br>0,6–1,2 | $1,0 \pm 0,04$<br>0,8–1,2 | $1,2 \pm 0,03$<br>1,0–1,3 | $1,2 \pm 0,05$<br>1,1–1,7 | $1,5 \pm 0,04$<br>1,2–1,7 | $1,6 \pm 0,04$<br>1,4–1,7 | $1,8 \pm 0,03$<br>1,6–1,9 | $2,0 \pm 0,05$<br>1,7–2,2  | –                        |
| Длина головы                     | $2,1 \pm 0,04$<br>1,9–2,3 | $2,7 \pm 0,04$<br>2,4–2,9 | $3,1 \pm 0,05$<br>2,8–3,3 | $3,5 \pm 0,08$<br>3,1–3,8 | $3,9 \pm 0,04$<br>3,7–4,1 | $4,3 \pm 0,07$<br>3,9–4,5 | $4,3 \pm 0,08$<br>3,8–4,7 | $4,8 \pm 0,08$<br>4,3–5,2  | $3,8 \pm 0,27$<br>3–5    |
| Диаметр глаза                    | $1,2 \pm 0,02$<br>1,0–1,3 | $1,3 \pm 0,03$<br>1,2–1,5 | $1,4 \pm 0,04$<br>1,2–1,6 | $1,4 \pm 0,02$<br>1,3–1,5 | $1,6 \pm 0,03$<br>1,5–1,7 | $1,8 \pm 0,03$<br>1,7–1,9 | $1,8 \pm 0,04$<br>1,6–2,0 | $2,0 \pm 0,04$<br>1,7–2,2  | –                        |
| Большой диаметр желточного мешка | $5,1 \pm 0,17$<br>4,5–6,3 | $5,8 \pm 0,11$<br>5,2–6,3 | $6,2 \pm 0,08$<br>5,6–6,4 | $6,1 \pm 0,07$<br>5,8–6,4 | $6,0 \pm 0,09$<br>5,4–6,4 | $5,5 \pm 0,12$<br>5,0–6,3 | $5,0 \pm 0,14$<br>4,4–5,7 | $4,3 \pm 0,23$<br>2,6–5,1  | –                        |
| Малый диаметр желточного мешка   | $3,4 \pm 0,17$<br>2,7–4,3 | $3,2 \pm 0,08$<br>2,8–3,7 | $3,1 \pm 0,05$<br>2,8–3,3 | $3,1 \pm 0,02$<br>3,0–3,2 | $3,0 \pm 0,11$<br>2,2–3,5 | $2,1 \pm 0,17$<br>1,4–3,2 | $1,6 \pm 0,11$<br>1,0–2,2 | $1,1 \pm 0,08$<br>0,7–1,6  | –                        |
| Объем желточного мешка, мм       | $32,2 \pm 3,41$<br>17–47  | $31,2 \pm 1,86$<br>21–41  | $31,1 \pm 0,86$<br>26–35  | $30,9 \pm 0,45$<br>29–33  | $27,6 \pm 2,02$<br>13–37  | $14,3 \pm 2,61$<br>5–33   | $7,2 \pm 1,14$<br>3–14    | $2,9 \pm 0,50$<br>1–7      | –                        |

\* Над чертой — средние значения и ошибка, под чертой — пределы варьирования.

\*\* Масса годовиков — в граммах, промеры — в сантиметрах.

Таблица 2. Этапы развития белой мускулатуры в связи с особенностями поведения рыб

| Возраст рыб, сут. | Характеристика белой мускулатуры  | Максимальный диаметр волокон, мкм |                  | Этологическая характеристика (поведенческие особенности)  |
|-------------------|---|-----------------------------------|------------------|---|
|                   |   | Дорсальная зона                   | Латеральная зона |   |
| 0                 | Волокна имеют округлую форму, их диаметры в дорсальной и латеральной зонах сходны. Между сформированными волокнами находится большое количество развивающихся, т. е. наблюдается гиперплазия мышечной ткани                     | 9,2                               | 9,4              | Свободные зародыши практически неподвижно лежат на дне инкубационного лотка. Заметны редкие медленные движения хвостом. На механическое раздражение реагируют червеобразными кратковременными сокращениями хвоста |
| 5                 | Проявляется преобладание толщины волокон латеральной зоны над толщиной дорсальных   | 11,5                              | 12,0             | Движения хвостом участились, однако предличинки всё ещё не совершают локомотий  |
| 15                | Происходит заметное уменьшение количества волокон малых диаметров. В латеральной зоне их намного меньше, чем в дорсальной. Темпы гиперплазии увеличиваются, число зрелых волокон становится приблизительно равным числу молодых | 12,3                              | 12,5             | Заметны редкие перемещения предличинки по дну лотка. Это прямолинейные быстрые передвижения на небольшие расстояния, напоминающие рывки   |

| Возраст рыб, сут. | Характеристика белой мускулатуры  | Максимальный диаметр волокон, мкм |                  | Этологическая характеристика (поведенческие особенности)   |
|-------------------|---|-----------------------------------|------------------|--|
|                   |   | Дорсальная зона                   | Латеральная зона |  |
| 25                | Резкое снижение пролиферативной активности. В дорсальной зоне мускулатуры увеличивается содержание волокон более крупного диаметра, что способствует росту рыбы в высоту                            | 13,5                              | 15,0             | Переход предличинки на стадию роения, они располагаются большими скоплениями. На раздражение реагируют быстрым перемещением вперед и попыткой спрянуться под другими, лежащими вплотную друг к другу, особями          |
| 35                | Распределение диаметров волокон сходно с предыдущей стадией. Однако резко возрастает количество новообразованных волокон, особенно в дорсальной зоне  | 12,0                              | 14,0             | Предличинки были выпущены из лотков в аквариум. Стадия роения продолжается   |
| 45                | Латеральная зона мускулатуры приобретает однородность по размерам волокон. Также отмечено, что в этой зоне число молодых волокон на 30% превышает число сформировавшихся                            | 12,5                              | 16,0             | Наблюдаются скачкообразные движения рыб — «свечки»   |
| 55                | Наблюдается активная гипертрофия волокон латеральной зоны. При этом интенсивность гиперплазии также довольно высока — на каждое зрелое волокно приходится по одному новообразованному               | 14,0                              | 20,0             | Переход на смешанное питание. Рыбы передвигаются в толще воды возле дна. В качестве корма используется свежемороженый циклоп   |
| 65                | В латеральной зоне преобладают мышечные волокна большого диаметра. Они расположены плотно и занимают значительную площадь. В этот период наблюдается постепенное снижение интенсивности гиперплазии | 17,0                              | 21,0             | Желточный мешок личинок практически полностью резорбирован. Произошло поднятие на плав, молодь активно передвигается по аквариуму, демонстрируя хищническое поведение и конкуренцию. Кормление свежемороженой артемией |

в изменении формы тела рыбы. При выклеве тело на поперечном разрезе имеет округлую форму. В процессе роста оно вытягивается в дорсо-вентральном направлении и к моменту достижения личиночной стадии становится уплощённым с боков. Эти изменения обусловлены в основном интенсивным развитием мускулатуры. За 65 суток диаметр волокон в дорсальной зоне увеличился на 55%, а в латеральной — на 45% (табл. 3). При этом активная гипертрофия у рыб в латеральной зоне начинается в возрасте 15 суток (крупные волокна составляют 65% от всего количества), а в дорсальной — только в возрасте 25 суток (рис. 1). Пятнадцатисуточные предличинки полноценных локомоций совершать не спо-

собны вследствие быстрой утомляемости мускулатуры, форма их тела близка к округлой. Затем средний диаметр волокон и количество крупных волокон начинают увеличиваться и в дорсальной зоне мускулатуры. Кроме того, в этой зоне на протяжении всего периода наблюдалась более интенсивная гиперплазия, чем в латеральной. Благодаря этим факторам происходит рост рыбы в высоту. К полноценному плаванию способны только особи, имеющие уплощённую по бокам форму тела.

На ранних этапах постнатального онтогенеза молодь американского гольца характеризовалась невысокой плотностью мускулатуры (табл. 3). В этот период активно образуются новые волокна. Несмотря на то, что их диа-

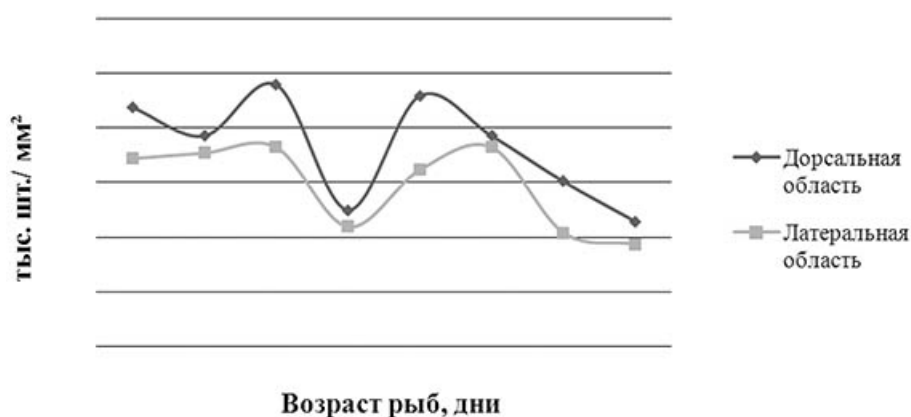


Рис. 1. Возрастная динамика пролиферативной активности белых волокон

метр на всех стадиях был небольшим (около 3,5 мкм), за счёт своего большого количества они занимают определённую часть площади поперечного среза мускулатуры. И, поскольку они, как и зрелые волокна, окружены эндомизием, общее содержание соединительнотканной прослойки в мышечной ткани увеличивается. Лишь в возрасте 65 суток плотность мышечной ткани достигает высоких значений, что связано с активным плаванием и эндогенным питанием.

В годовалом возрасте все системы организма рыбы полностью сформированы, однако рост тела продолжается. Для наблюдения изменений, происходящих в структуре мускулатуры с возрастом, была исследована группа годовиков, имеющих массу до 100 г (табл. 1).

Мускулатура годовалых рыб по своей структуре значительно отличается от предличинки и личинки. В первую очередь, это касается белых мышц, волокна которых (быстрые) достигают диаметра 92 мкм. Волокна белой мускулатуры в поперечном сечении обладают чётко выраженными углами: форму трёх- или четырёхугольника (мелкие) и пяти- и шестиугольника (крупные) (рис. 2). Группа мелких волокон имеет диаметр 8–20 мкм, однако их намного меньше, чем более крупных. В отличие от ранних стадий, белая мускулатура годовалых рыб развита равномерно как в дорсальной, так и в латеральной зоне, поэтому в дальнейшем деление мускулатуры на соответствующие зоны не производится.

Таблица 3. Морфометрическая характеристика белых мышечных волокон молоди американского гольца

| Возраст рыб, сутки | Показатели           |                  |                                   |                  |
|--------------------|----------------------|------------------|-----------------------------------|------------------|
|                    | Диаметр волокон, мкм |                  | Площадь*, занимаемая волокнами, % |                  |
|                    | дорсальная зона      | латеральная зона | дорсальная зона                   | латеральная зона |
| 0                  | 6,5±0,17             | 7,6±0,10         | 61,4                              | 64,8             |
| 5                  | 8,1±0,19             | 9,4±0,13         | 71,3                              | 64,5             |
| 15                 | 9,3±0,14             | 10,6±0,15        | 63,9                              | 66,3             |
| 25                 | 10,5±0,17            | 11,3±0,20        | 75,2                              | 68,6             |
| 35                 | 10,0±0,11            | 10,8±0,15        | 73,5                              | 63,2             |
| 45                 | 10,5±0,13            | 12,1±0,20        | 65,0                              | 64,9             |
| 55                 | 11,8±0,15            | 14,8±0,26        | 67,7                              | 75,2             |
| 65                 | 11,8±0,34            | 17,0±0,31        | 75,7                              | 84,9             |

\* При расчёте учитывались только сформировавшиеся волокна.

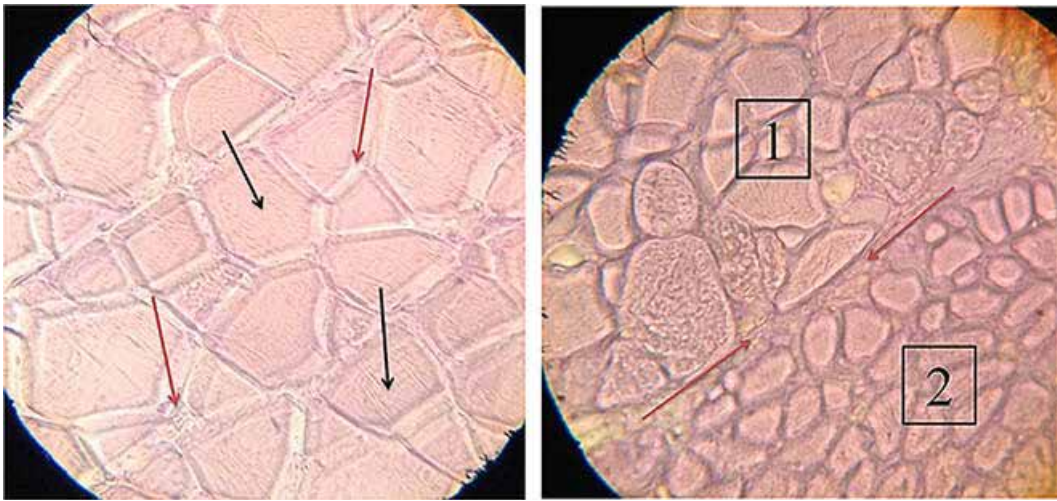


Рис. 2. Эпаксиальная мускулатура:

1 — белая мускулатура; 2 — красные мышечные волокна под кожей. Чёрными стрелками показаны белые мышечные волокна, красными — эндомизий

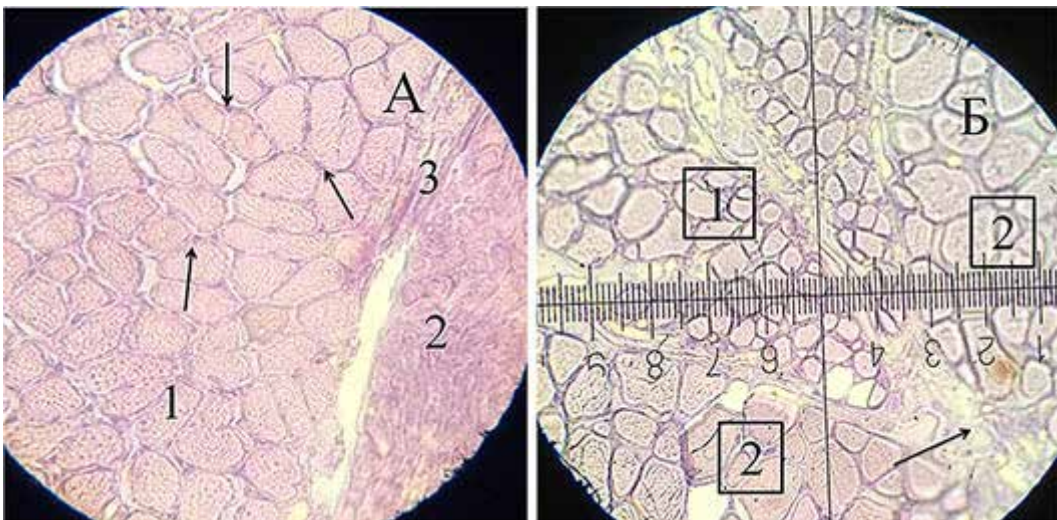


Рис. 3. Красные мышечные волокна в составе боковой поверхностной мышцы.

А: 1 — красные волокна, 2 — блуждающий нерв, 3 — эндомизий (стрелками показаны формирующиеся волокна);  
Б: 1 — красные волокна, 2 — белые волокна (стрелкой показан эндомизий)

Средняя площадь красных волокон (медленных) в три раза меньше, чем белых. При этом они более округлые и по своему внешнему виду напоминают белую мускулатуру предличинок и личинок (рис. 3). Красная мускулатура содержит больше жировых включений и соединительной ткани, чем белая. Низкое количество медленных волокон на единицу площади связано с высокой долей соединительнотканых прослоек в этих мышцах (табл. 4, рис. 3).

В связи со значительным увеличением диаметра мышечных волокон их количество на

единицу площади уменьшается в 6,5 раз по сравнению с личинками в возрасте 65 суток, а количество новообразованных симпластов снижается в 32,5 раза. Несмотря на невысокую пролиферативную активность мускулатуры, в её структуре присутствует достаточное количество миосателлитоцитов, необходимых не только для роста, но и для регенерации ткани. При содержании рыбы в искусственных условиях нередко возникает необходимость в повышенной плотности посадки. Такие меры могут приводить к травмам рыб, и в этом слу-

**Таблица 4.** Характеристика мускулатуры годовиков американского гольца

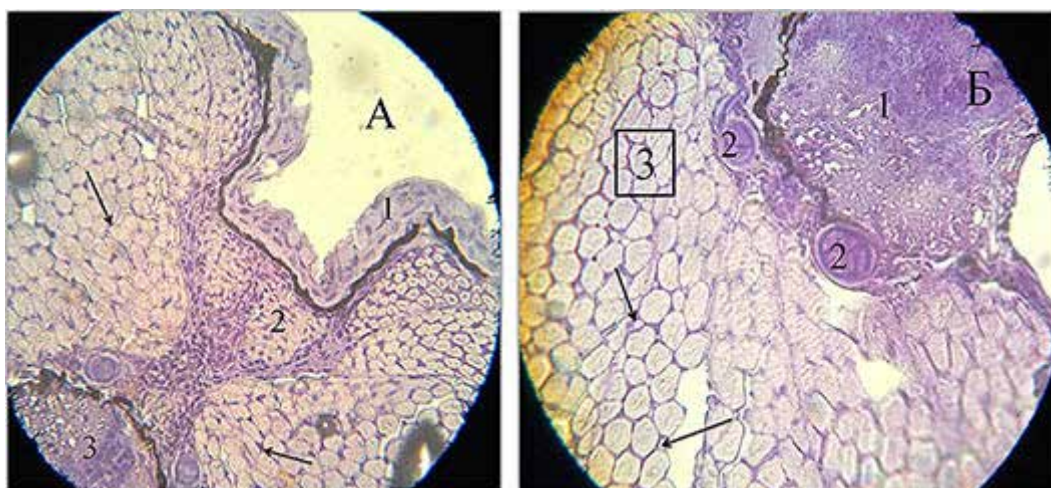
| Показатель  | Туловищная мускулатура рыбы |            |
|---|-----------------------------|------------|
|   | Белая                       | Красная    |
| Диаметр волокон, мкм  | 46,4±1,88                   | 25,9±0,96  |
| Средняя площадь отдельного волокна, мкм <sup>2</sup>              | 1691,9                      | 526,1      |
| Площадь, занимаемая мышечными волокнами, в % от 1 мм <sup>2</sup> | 98,9                        | 50,9       |
| Количество сформировавшихся волокон в 1 мм <sup>2</sup> , шт.     | 584,6±29,2                  | 2028±146,3 |
| Количество формирующихся симпластов в 1 мм <sup>2</sup> , шт.     | 117±29,2                    | 967,2±52,2 |

чае их выживаемость во многом зависит от регенерирующей способности тканей [Евгеньева, 2004].

Развитие мышечной ткани представляет собой сложный процесс последовательного превращения популяций клеток одного типа в клетки иного типа, их взаимодействия друг с другом и с локальной средой. Закладка мышечных клеток-предшественников происходит в сомитах в эмбриогенезе [Stellabotte, Devoto, 2007]. Эти клетки мигрируют к местам формирования мышц, происходит детерминация и образуются G<sub>1</sub>-миобласты — недифференцированные одноядерные клетки, способные к митотическому делению. При дифференцировке G<sub>1</sub>-миобластов часть из них становится миосателлитоцитами, а другая часть переходит в форму G<sub>0</sub> — миобластов, которые выстраиваются в цепочку, сливаются и образуют симпласт (миотубу) — многоядерную структуру

с центрально расположенными ядрами. Интенсивное формирование миофибрилл в симпласте приводит к перемещению его ядер к периферии и образованию мышечного волокна (рис. 4).

Миосателлиты, находящиеся в стадии покоя, располагаются между базальной мембраной и сарколеммой мышечного волокна [Koumans, Akster, 1995]. Интенсивные физические нагрузки, а также повреждение мышечной ткани вызывают активацию сателлитов, которая происходит за счёт воздействия на них факторов роста, выделяемых зрелыми волокнами [Tatsumi et al., 2006]. Кроме того, факторы роста принимают участие во всех этапах миогенеза и контролируют развитие мышечной ткани на протяжении всей жизни организма [Копанцева, Белявский, 2016]. Активированные миосателлитоциты, проходя стадии миобластов и миотуб, могут увеличить

**Рис. 4.** Гиперплазия белой мускулатуры.

А — в дорсальной зоне (возраст личинки 55 суток): 1 — эпителий, 2 — красные мышечные волокна, 3 — спинной мозг; Б — в латеральной зоне (возраст личинки 65 суток): 1 — спинной мозг, хондроциты дорсальной дуги позвонка, 3 — белые мышечные волокна. Стрелками показаны ядра формирующихся волокон

зрелое волокно в длину либо сформировать новую мышечную клетку [Koumans et al., 1990].

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведённых исследований выявлены периоды пролиферативной активности белой мускулатуры американского гольца. Наибольшая интенсивность гиперплазии у рыб наблюдается в возрасте 15 суток и интервале между 35 и 45 сутками при температуре опыта (4–5 °С). Существенное её снижение у рыб в возрасте 25 суток связано с отсутствием у них активных движений. Помимо увеличения количества мышечных волокон, жизненно важным для молоди является и их гипертрофия. Не обладая достаточной площадью поперечного сечения, волокна не способны обеспечить рыбе полноценную двигательную активность.

Интенсивность гиперплазии у годовиков американского гольца значительно ниже, чем у личинок. У годовиков после завершения формирования структур организма в росте мускулатуры заметную роль начинает играть гипертрофия, на что указывает появление в составе белых мышц волокон с диаметром более 40 мкм. Количество новообразованных мышечных волокон на единицу площади у них снижается в 33 раза по сравнению с личинками. Кроме того, у годовалых рыб хорошо заметны различия между красными и белыми волокнами, в то время как на ранних стадиях граница между ними плохо различима.

Полученные данные свидетельствуют о непосредственной связи развития мускулатуры в различных её зонах с функциональной активностью молоди рыб.

### ЛИТЕРАТУРА

- Евгеньева Т.П. 2004. Гистофизиология мышечной ткани рыб. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова, 157 с.
- Золотова А.В., Панов В.П., Есавкин Ю.И. 2013. Рост соматических структур и морфометрическая характеристика скелетной мускулатуры нильской тилапии // Известия ТСХА. Вып. 2. С. 76–87.
- Золотова А.В., Панов В.П., Есавкин Ю.И., Просекова Е.А. 2015. Рост и анатомо-гистологическая характеристика осевой мускулатуры клариевого сома (*Clarias gariepinus*, Burchell) // Известия ТСХА. Вып. 5. С. 81–93.
- Копанцева Е.Е., Белявский А.В. 2016. Регуляторы скелетно-мышечного миогенеза // Молекулярная биология. Т. 50. № 2. С. 195–222.
- Панов В.П., Золотова А.В., Есавкин Ю.И. 2009. Гистоструктура мускулатуры двух форм радужной форели, выращенной в условиях тепловодного хозяйства // Рыбпром: технология и оборудование для переработки водных биоресурсов. № 4. С. 40–44.
- Koumans J.T.M., Akster H.A. 1995. Myogenic cells in development and growth of fish // Comp. Biochem. Physiol., V. 110 A. P. 3–20.
- Koumans J.T.M., Akster H.A., Dulos G.J., Osse J.W.M. 1990. Myosatellite cells of *Cyprinus carpio* (Teleostei) in vitro: isolation, recognition and differentiation // Cell Tissue Rec., V. 3, P. 173–81.
- Rasmussen R.S., Ostefeld T.H. 2000. Effect of growth rate on quality traits and feed utilization of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) // Aquaculture, V. 184. P. 327–337.
- Stellabotte F., Devoto S.H. 2007. The teleost dermomyotome // Developmental dynamics, V. 236 (9). P. 2432–2443.
- Tatsumi R., Liu X., Pulido A., Morales M., Sakata T., Dial S., Hattori A., Ikeuchi Y., Allen R.E. 2006. Satellite cell activation in stretched skeletal muscle and the role of nitric oxide and hepatocyte growth // Am.J. Physiol. V. 290 (6). P. 1487–1494.

Поступила в редакцию 19.09.2018 г.  
Принята после рецензии 30.10.2018 г.



## Commercial species and their biology

**Growth and development of the muscles of the brook char in different periods of ontogenesis**V.P. Panov<sup>1</sup>, S.S. Falij<sup>1</sup>, Y.I. Yesavkin<sup>1</sup>, A.V. Zhigin<sup>2</sup><sup>1</sup>Russian State Agrarian University — Timiryazev Agricultural Academy (FSBEI HE «RSAU Timiryazev AA»), Moscow<sup>2</sup>Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI «VNIRO»), Moscow

In this article are shown results of research brook char musculature in different postnatal period stages. Special attention is given to early stages of fish growth, such as prelarval and larval stages. Authors are describes specificity of histostructure of muscular tissue of youth brook char, depending on behavior feature during different postnatal period stages. Article gives comparative characteristics of musculature structure in yearly postnatal ontogenesis and 1-year-old individuals. On the early ontogenesis stages density of fish musculature is quite low and new fibers are formed. Later, in 60 days age, muscular density reaches high values. This related to transition to external feeding. When the juveniles grow, the hypertrophy process begins to prevail over the hyperplasia process, in result diameter of the fibers increase. In one year old age all organism systems are formed, but somatic growth activity is still positive due to musculature. The findings can be used to regulate somatic growth of fish in aquaculture with controlled environment.

**Keywords:** brook char *Salvelinus fontinalis*, myogenesis, hyperplasia, hypertrophy.

## REFERENCES

- Evgen'eva T.P. 2004. Gistofiziologiya myshechnoj tkani ryb [Histophysiology of fish muscle tissue. M.: IPEHEH im. A.N. Severtsova. 157 s.
- Zolotova A.V., Panov V.P., Esavkin Yu.I. 2013. Rost somaticheskikh struktur i morfometricheskaya harakteristika skeletnoj muskulatury nil'skoj tilyapii [Growth of somatic structures and morphometric characteristics of skeletal muscles of Nile tilapia] // Izvestiya TSKHA. Vyp. 2. S. 76–87.
- Zolotova A.V., Panov V.P., Esavkin Yu.I., Prosekova E.A. 2015. Rost i anatomogistologicheskaya harakteristika osevoj muskulatury klarievogo soma (*Clarias gariepinus*, Burchell) [Growth and anatomical and histological characteristics of axial musculature of clary catfish] // Izvestiya TSKHA. Vyp. 5. S. 81–93.
- Kopantseva E.E., Belyavskij A.V. 2016. Regulatory skeletno-myshechnogo miogeneza [Regulators of skeletal muscle myogenesis] // Molekulyarnaya biologiya. T. 50. № 2. S. 195–222.
- Panov V.P., Zolotova A.V., Esavkin Yu.I. 2009. Gistostruktura muskulatury dvuh form raduzhnoj foreli, vyrashchennoj v usloviyah teplovodnogo hozyajstva [Histostructure of muscles of two forms of rainbow trout grown in the conditions of heat-water economy] // Rybprom: tekhnologiya i oborudovanie dlya pererabotki vodnyh bioresursov, № 4. S. 40–44.
- Koumans J.T.M., Akster H.A. 1995. Myogenic cells in development and growth of fish // Comp. Biochem. Physiol., V. 110 A. P. 3–20.
- Koumans J.T.M., Akster H.A., Dulos G.J., Osse J.W.M. 1990. Myosatellite cells of *Cyprinus carpio* (Teleostei) in vitro: isolation, recognition and differentiation // Cell Tissue Rec., V. 3, P. 173–81.
- Rasmussen R.S., Ostfeld T.H. 2000. Effect of growth rate on quality traits and feed utilization of rainbow trout

- (*Oncorhynchus mykiss*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) // *Aquaculture*, V. 184. P. 327–337.
- Stellabotte F., Devoto S.H.* 2007. The teleost dermomyotome // *Developmental dynamics*, V. 236(9). P. 2432–2443.
- Tatsumi R., Liu X., Pulido A., Morales M., Sakata T., Dial S., Hattori A., Ikeuchi Y., Allen R.E.* 2006. Satellite cell activation in stretched skeletal muscle and the role of nitric oxide and hepatocyte growth // *Am.J. Physiol.* V. 290(6). P 1487–1494.

#### TABLE CAPTIONS

**Table 1.** Morphological parameters of the brook char

**Table 2.** Development of white muscles in connection with the behavior of fish

**Table 3.** Morphometric characteristics of white muscle fibers of brook char juveniles

**Table 4.** Muscle characteristic of brook char yearlings

#### FIGURE CAPTIONS

**Fig. 1.** Age dynamics of proliferative activity of white fibers

**Fig. 2.** Epaxial muscles.

1 — white muscles; 2 — red muscle fibers under the skin. The black arrow shows the white muscle fibers, red arrow — endomysium

**Fig. 3.** Red fibers includes superficial muscle.

A: 1 — red muscle fibers, 2 — vagus nerve, 3 — endomysium, the arrow show the forming fibers; B: 1 — red muscle fibers, 2 — white muscle fibers, the arrow show endomysium

**Fig. 4.** White muscle hyperplasia.

A — in the dorsal area (the age of the larvae — 55 days): 1 — epithelium, 2 — red muscle fibers, 3 — spinal cord; B — in the lateral area (the age of the larvae — 65 days): 1 — spinal cord, 2 — chondrocytes of dorsal arch of vertebra, 3 — white muscle fibers. The arrows show the nuclei of the forming fibers