

УДК 639.371.13:591.4

**КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ МЫШЦ И ПЕЧЕНИ  
И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИРОВЫХ ЗАПАСОВ  
У ДВУХ ФОРМ ФОРЕЛИ**

В.П. ПАНОВ, д.б.н., А.В. ЗОЛотова

(Кафедра анатомии, гистологии и эмбриологии животных)

**Приводятся данные об изменениях некоторых морфологических структур в организме двух форм форели (золотистой и обычной окраски) в связи с их ростом. Изучены вопросы, касающиеся соотносительного роста печени и отдельных частей мышц (эпаксиальных, гипаксиальных и красных), а также содержания и перераспределения в них жировых запасов в процессе выращивания. Установление биологических особенностей различных пород и форм рыб позволит наиболее полно и целенаправленно получать качественную продукцию в условиях аквакультуры.**

Соматические структуры и, прежде всего, скелетные мышцы во многом определяют функциональные особенности рыб, а также их продуктивные качества. Установление закономерностей роста и развития мышечной системы в целом и отдельных ее частей дает представление об обменных процессах, происходящих в организме рыб в различные периоды онтогенеза. Поскольку количество белка в мышцах относительно постоянно, то на первое место при изучении физиолого-биохимических показателей рыб выдвигается такой достаточно лабильный и энергоемкий, входящий в состав любых органов и тканей, липидный компонент. Изучение перераспределения липидов в органах и тканях различных видов рыб связано с выявлением интенсивности накопления и расходования жировых запасов в мышцах, внутренних органах и других частях рыб в связи с ростом [3, 12], режимом кормления [11, 13], составом корма [4, 9], смолтификацией, критическими периодами [13] и качеством конечного продукта [15].

По мере увеличения размеров тела мышцы становятся все более важным

местом аккумуляции липидов относительно других соматических структур рыб [13]. Данные о вариабельности жировых запасов дают надежную и достаточно детальную информацию об энергетическом статусе в различные периоды жизненного цикла рыб.

Введение в аквакультуру новых объектов и форм культивирования должно предполагать не только оценку их по морфометрическим и воспроизводительным показателям, но также способность их потомства давать качественную пищевую продукцию в конкретных условиях выращивания.

Целью настоящего исследования является установление особенностей роста различных морфологических структур и оценка способности к накоплению липидов у двух фенотипически различных форм: радужной (обычная окраска) и золотистой форели при интенсивном выращивании в аквакультуре.

**Материал и методы исследований**

Опыт проводили в производственных условиях на базе рыбоводного хозяйства, расположенного на водохра-

нилище Смоленской АЭС, с ноября 2006 г. по март 2007 г. в четырех садках, в двух из которых выращивали годовиков золотистой форели, а в двух других — радужной форели обычной окраски. Первые данные о росте были получены в октябре в период совместного выращивания молоди обеих форм форели в садках с речной водой при температуре 8–9°C.

Площадь каждого садка, установленного в водохранилище, составляла 10 м<sup>2</sup>, глубина — 1,5 м. Температура воды в период опыта колебалась от 11 до 15°C, а содержание кислорода было не менее 90% насыщения. Для кормления (весь период до марта) использовали корм крафт, в состав которого входят 48% белка и 14% жира. Контроль за ростом осуществляли 1 раз в 15 дней путем вылова и взвешивания части рыб. Для изучения биологических показателей три раза за период опыта исследовали не менее 6 особей из каждого варианта.

Морфометрические показатели определяли путем измерений различных структур тела рыб [5]. Проводили полную анатомическую разделку форели с определением соматических структур (мышцы) и некоторых внутренних органов и тканей — печени и внутриполостного жира [1, 6]. Мускулатура была разделена на эпаксиальную (дорсальную), гипаксиальную (вентральную) и красную. Аллометрическую зависимость между количественными показателями морфологических структур и массой рыб рассчитывали по уравнению, которое имеет вид  $y = ax^b$  [10].

Содержание жира в различных частях мышц и печени определяли в аппарате Сокслета по общепринятой методике [2]. На основании полученных данных рассчитывали абсолютное количество липидов и их соотношение в различных частях мышц.

Все экспериментальные данные были обработаны биометрически с использованием компьютерной программы «MS Excel» и «Статистика».

## Результаты исследований

Результаты выращивания форели в садках свидетельствуют о несколько лучшем росте (средние данные по двум садкам) золотистой формы форели по сравнению с рыбами обычной окраски (рис. 1).

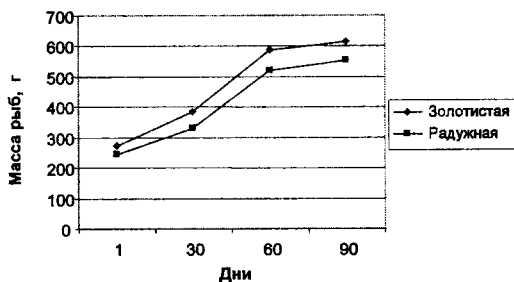


Рис. 1. Рост двух форм форели

Рост рыб обусловлен изменением не только абсолютных значений различных морфологических структур, но и их соотношением, а следовательно, и относительными показателями. В связи с этим установлено, что индекс печени в период с октября по март увеличивается у разных форм форели на 18,5–37,6% ( $P < 0,05$ ), что особенно заметно в конце выращивания. При этом его величина не выходит за пределы физиологической нормы. В начальный период откорма (октябрь — декабрь) происходит интенсивное накопление внутриполостного жира (золотистая форма — в 3 раза, радужная форма — в 3,4 раза). Однако в последний период величина коэффициента жирности несколько снижается.

Относительное количество мышечной ткани у рыб достаточно постоянно, в отдельные периоды выращивания имеются определенные особенности в изменении величины этого показателя, что связано с принадлежностью объектов исследования к тому или иному фенотипическому типу. В период с октября по декабрь наблюдается

снижение доли мышц у золотистой форели с 61,31 до 56,79%. В последующем отмечен интенсивный рост мышц у золотистой форели. Изменений подобного рода у форели с обычной окраской не выявлено. Особенности динамики относительной массы всех скелетных мышц связаны с соотношением эпаксиальной и гипаксиальной мускулатуры. При этом доля поверхностных боковых (красных) мышц у обеих форм радужной форели снижается (у золотистой форели на 33,6%,  $P < 0,05$ , а у радужной форели — на 21,3%).

Независимо от формы форели масса эпаксиальных мышц выше, чем гипаксиальной составляющей осевой мускулатуры. У золотистой форели это превышение составляет в различные периоды выращивания 10,8–18,3%, а у радужной — 6,3–19,0% (табл.1). Следовательно, по степени развития эпаксиальной и гипаксиальной частей скелетных мышц у исследованных групп рыб получены сходные данные.

Необходимо отметить, что степень развития мускулатуры у форели с обычной окраской несколько выше, чем

Т а б л и ц а 1

**Морфофизиологические показатели двух форм форели (% к массе рыбы)**

Органы и ткани	Золотистая форель	Радужная форель
	<i>Октябрь (n=6)</i>	
Печень	1,32±0,05	1,25±0,08
Внутренний жир	1,60±0,28	1,49±0,23
Мышцы всего, в т.ч.:	61,31±0,72	61,46±0,65
эпаксиальные	33,23±0,93	33,40±0,99
гипаксиальные	28,08±0,52	28,06±1,04
Белая мускулатура	59,97±0,80	59,91±0,70
Красная мускулатура	1,34±0,16	1,55±0,10
	<i>Ноябрь (n=16)</i>	
Печень	1,46±0,05	1,45±0,02
Внутренний жир	2,47±0,26	2,09±0,21
Мышцы всего, в т.ч.:	61,55±0,43	63,72±0,43*
эпаксиальные	32,50±0,33	33,41±0,51
гипаксиальные	29,05±0,23	30,31±0,31*
Белая мускулатура	59,87±0,48	61,96±0,47*
Красная мускулатура	1,68±0,10	1,76±0,12
	<i>Декабрь (n=6)</i>	
Печень	1,30±0,07	1,33±0,04
Внутренний жир	4,75±0,27	4,28±0,59
Мышцы всего, в т.ч.:	56,79±1,24	63,60±0,73*
эпаксиальные	29,85±0,74	32,76±0,54*
гипаксиальные	26,94±0,88	30,83±0,64*
Белая мускулатура	55,30±1,38	62,22±0,73*
Красная мускулатура	1,48±0,15	1,38±0,13
	<i>Март (n=6)</i>	
Печень	1,54±0,06	1,72±0,10
Внутренний жир	3,40±0,40	3,93±0,70
Мышцы всего, в т.ч.:	61,99±1,73	62,26±1,19
эпаксиальная	33,35±1,10	33,11±0,87
гипаксиальная	28,64±0,86	29,15±0,71
Белая мускулатура	61,10±1,77	61,04±1,37
Красная мускулатура	0,89±0,13	1,22±0,22

П р и м е ч а н и е. \* Разность между показателями золотистой и радужной формой форели достоверна при  $P < 0,05$ .

у золотистой формы, что особенно выражено в декабрьских пробах рыб, взятых на исследование. Длительное выращивание в теплой воде приводит к более интенсивному снижению доли красных мышц у золотистой формы по сравнению с рыбами обычной окраски.

На основании полученных данных были рассчитаны аллометрические коэффициенты, свидетельствующие о различной скорости роста органов и тканей у изученных форм радужной форели (табл. 2). Значения степенного коэффициента «в» свидетельствуют о

Т а б л и ц а 2

Соотносительный рост органов и тканей двух форм форели (масса рыб 60–900 г)

Показатель	Золотистая форма	Радужная форма
Печень	$y = 0,010x^{1,05}$	$y = 0,019x^{0,94}$
Внутриполостной жир	$y = 0,001x^{1,51}$	$y = 0,0005x^{1,67}$
Тушка	$y = 0,67x^{1,02}$	$y = 0,70x^{1,02}$
Мышцы, в т.ч.:	$y = 0,67x^{0,98}$	$y = 0,49x^{1,05}$
эпаксиальные	$y = 0,37x^{0,97}$	$y = 0,28x^{1,03}$
гипаксиальные	$y = 0,29x^{0,99}$	$y = 0,20x^{1,07}$
Красные мышцы	$y = 0,013x^{1,02}$	$y = 0,008x^{1,13}$

том, что соотносительный рост печени у золотистой формы форели выше, чем у радужной. Во время экспериментального выращивания наблюдается достаточно высокая интенсивность накопления внутриполостного жира, которая несколько ниже у золотистой формы форели. Скорость наращивания массы мускулатуры у исследованных объектов аквакультуры имеет разную интенсивность. У золотистой формы форели скорость роста мышц отстает от таковой у рыб с естественной окраской и характеризуется изометрией. У радужной формы форели, напротив, по соотносительному росту мышц наблюдается положительная аллометрия. Это происходит на фоне изменений, связанных с ростом тушки, для которой у обеих форм рыб отмечена положительная аллометрия (см. табл. 2).

Печень у радужной форели, перешедшей на активное питание, в отличие от некоторых других видов рыб, не является местом депонирования энергетических ресурсов [7]. Жировые запасы интенсивно накапливаются как в полости тела, так и в мышцах рыб.

Содержание энергетических веществ и, прежде всего, жира у раз-

ных форм радужной форели изменяется неодинаково. В печени золотистой форели минимальное содержание жира отмечено при посадке в экспериментальные садки. В дальнейшем его количество остается достаточно постоянным. У форели с обычной окраской наименьшее относительное количество жира наблюдается в декабре, а максимальное — в конце опыта в марте ( $P < 0,05$ ). При этом как в первом, так и во втором случаях наиболее интенсивное накопление энергетических веществ в печени происходит у старших возрастных групп рыб (табл. 3).

Аналогичная картина в накоплении жира в печени наблюдается при распределении его в эпаксиальных мышцах. У золотистой форели по мере роста эта группа мышц имеет тенденцию к аккумуляции жировых запасов. В конце экспериментального периода по сравнению с его началом количество жира в спинных мышцах у золотистой и радужной форм форели увеличивается соответственно на 23,4 и 39,7%.

В брюшных мышцах наблюдается несколько иная картина. Максимальное содержание жира отмечено в декабре и к концу опыта величина этого

**Таблица 3**  
**Содержание липидов в печени**  
**и мышцах рыб (% на сырое вещество)**

Органы и ткани	Форма форели	
	золотистая	радужная
<i>Ноябрь</i>		
Печень	2,60±1,45	3,20±0,84
Эпаксиальная часть мышц	4,06±0,42	4,02±0,42
Гипаксиальная часть мышц	7,72±0,95	6,74±1,01
Красные мышцы	21,87±2,31	19,41±2,34
<i>Декабрь</i>		
Печень	2,43±0,45	1,54±0,40
Эпаксиальная часть мышц	5,63±0,12	6,03±0,96
Гипаксиальная часть мышц	11,88±0,39	10,10±0,10
Красные мышцы	23,61±1,59	22,66±2,60
<i>Март</i>		
Печень	3,16±0,26	4,22±0,38
Эпаксиальная часть мышц	5,30±0,86	6,67±1,42
Гипаксиальная часть мышц	9,43±1,55	8,95±1,04
Красные мышцы	20,95±2,84	24,89±1,71

показателя имела тенденцию к снижению у золотистой формы на 20,1%, у радужной — на 11,4%). Это, по-видимому, обусловлено определенными изменениями в физиологическом состоянии обеих групп рыб с началом генеративных процессов.

Красные мышцы содержат наиболее высокое постоянное количество энергетических веществ по сравнению с другими органами и тканями. Особенностью изменения содержания липидов в красных мышцах является некоторое его уменьшение к концу выращивания у золотистой и увеличение — у радужной форм форели (см. табл. 3).

Основная масса жира у форели локализуется на внутренних органах и в мышцах. Запас внутривисцерального жира является весьма мобильным и в первую очередь используется в различных физиологических процессах. В то же время в целях покрытия энергетических трат, интенсификации гене-

ративного обмена величина жировых запасов в различных частях скелетных мышц подвергается изменению. Поскольку белая мускулатура по массе составляет наибольшую часть мышц, в ней содержится более 90% всех запасов жира. Несмотря на высокое относительное содержание энергетических веществ в красных мышцах, общие жировые запасы их невелики (табл. 4).

Основные запасы жира сосредоточены в брюшных мышцах форели, которые в 1,2–1,9 раза выше, чем в спинной мускулатуре. Количество отложенного жира в гипаксиальной мускулатуре в среднем у исследованных групп рыб относительно постоянно, с небольшим уменьшением в конце опытного периода (на 2,7%). В спинных мышцах, напротив, наблюдается увеличение жиросодержания, в связи с чем его общие запасы повысились на 14,4%. Наибольшее снижение доли жира в суммарном балансе (на 41,6%) наблюдается в красных мышцах (рис. 2).

Рассматривая полученные данные отдельно по каждому объекту исследования, можно выявить некоторые особенности жирового обмена в опыт-

**Таблица 4**  
**Распределение запасов жира**  
**в мышцах рыб (% к общему количеству**  
**жира мускулатуре)**

Мускулатура	Форма форели	
	золотистая	радужная
<i>Ноябрь</i>		
Вся мускулатура, в т.ч.:	100,0	100,0
гипаксиальная	57,5	54,2
эпаксиальная	33,7	37,4
красная	8,9	8,4
<i>Декабрь</i>		
Вся мускулатура, в т.ч.:	100,0	100,0
гипаксиальная	60,9	58,0
эпаксиальная	32,1	36,9
красная	7,0	5,0
<i>Март</i>		
Вся мускулатура, в т.ч.:	100,0	100,0
гипаксиальная	58,0	50,7
эпаксиальная	38,0	43,2
красная	4,0	6,1

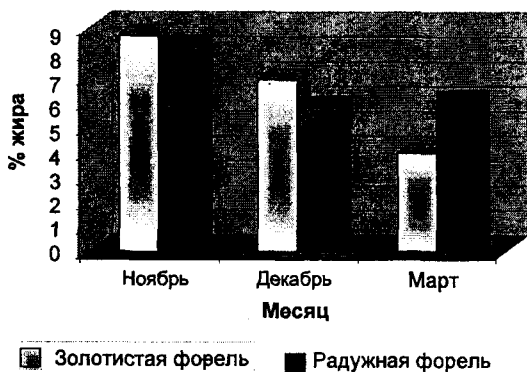


Рис. 2. Динамика жировых запасов в красных мышцах

ный период. У золотистой формы форели наблюдается относительно постоянный уровень депонирования жира в эпаксиальной мускулатуре. При этом доля жировых запасов в красных мышцах существенно уменьшается (в 2,2 раза).

У радужной формы форели уровень жировых запасов в спинных мышцах изменяется подобно динамике этого показателя, отмеченной для золотистой форели. В то же время у рыб с обычной окраской наблюдается несколько иное перераспределение жира в красных и особенно в брюшных мышцах. В гипаксиальной мускулатуре у радужной формы форели жировые запасы в марте снижаются на 6,5%, а в красных мышцах только на 27,4%, что значительно меньше, чем в это же время у золотистой формы форели.

### Обсуждение результатов

Рост организма в целом определяется его отдельными составляющими. Причем в различные периоды постнатального онтогенеза наблюдается выраженная в той или иной степени неравномерность роста различных частей и органов животных, в т.ч. и рыб, которая обусловлена многими факторами как абиотического, так и биотического характера. Выведение новых пород и форм рыб должно предпола-

гать определенные изменения в продуктивности и, прежде всего, в их мясных качествах.

В период выращивания у обеих форм форели выявлено однонаправленное изменение индекса печени, свидетельствующее об одинаковом адаптивном ответе организма рыб на изменение их физиологического состояния, по-видимому, в связи с началом полового созревания. Увеличение относительной массы печени в начальный период вителлогенеза отмечено у различных видов рыб [8]. Об этом свидетельствует и уменьшение количества внутривисцерального жира, что особенно выражено у золотистой формы форели ( $P < 0,05$ ).

Относительная масса соматической мускулатуры и отдельные ее части, их динамика в полной мере характеризует мясную продуктивность рыб. Степень развития той или иной части мышц, их состав свидетельствуют о качестве получаемой продукции. У исследованных форм форели наиболее хорошо развита дорсальная часть соматической мускулатуры, отвечающая в большей степени за локомоцию гидробионтов. Доля гипаксиальных мышц на 10,6–19,0% меньше, чем эпаксиальной, что связано с более пассивной ее ролью при движении рыб. Аналогичные данные были получены ранее на радужной форели, выращиваемой при обычных условиях в форелевом хозяйстве «Сходня» [3]. Помимо всего, функция этой части мышц определяется степенью защиты внутренних органов от механических повреждений в критических ситуациях и поведенческих особенностях при постройке гнезда, характерной для лососевых рыб, обитающих в естественных условиях. Особенности строения осевой мускулатуры достались по наследству культивируемым в искусственных условиях рыбам. Таким образом, мясную продуктивность рыб определяют две составляющие: эпаксиальная и гипаксиальная части белой соматической мускулату-

ры. Судя по нашим данным, радужная форма форели обладает несколько более высокой скоростью накопления мышечной массы, особенно в отдельные периоды выращивания. Однако в конце опыта различий по выходу мышц между двумя формами рыб не установлено. О различной скорости формирования мускулатуры рыб свидетельствуют данные, основанные на использовании аллометрических уравнений. Для соотносительного роста мышц у золотистой форели характерна изометрия, а для радужной формы — положительная аллометрия.

Третья составляющая, которая участвует в формировании мясной продуктивности и является физиологически специфической, особенно у некоторых видов рыб (например, тунцы), — красная мускулатура. По мере выращивания у обеих форм форели доля красных мышц уменьшается (в 1,3–1,5 раза), что особенно хорошо видно на примере золотистой формы форели. Имеются сведения, что при содержании рыб при повышенной температуре воды площадь поперечного сечения красных мышц в теле рыб существенно сокращается [14]. При выращивании форели в теплых водах это заключение может быть правомерно и для данных, полученных в наших исследованиях. У золотистой форели длительное выращивание на теплых водах приводит к более существенным количественным изменениям в красных мышцах. Это может свидетельствовать о различных адаптационных возможностях в условиях теплых вод у исследованных форм рыб.

Общей закономерностью у форели является увеличение содержания жира в органах и тканях в порядке возрастания: печень, спинные, брюшные и красные мышцы. Независимо от этого, основной депонирующей жир структурой являются гипаксиальные мышцы, значительно меньше его накапливается в красных мышцах, что обусловлено их невысокой массой. Перераспре-

деление и уменьшение жировых запасов в поверхностных боковых мышцах в конце производственного выращивания может быть связано с подготовительными этапами к половому созреванию, что особенно заметно у золотистой формы форели. У этой формы коэффициент зрелости гонад за период опыта увеличился почти в 3 раза.

Анализируя перераспределение жировых запасов в мышцах обеих форм форели необходимо отметить одинаковую без резких колебаний направленность. Это относится и к другим органам и тканям, где в той или иной форме накапливаются липиды. При этом масштабы жиронакопления в брюшных мышцах у золотистой формы форели выше, чем у рыб обычной окраски, а в спинных мышцах наблюдается противоположенная картина. По-видимому, на начальных этапах созревания расходование энергетических веществ из осевых, прежде всего, белых мышц, на построение гонад при данных условиях выращивания достаточно эффективно покрывается за счет липидов экзогенного происхождения.

В заключение необходимо отметить, что всестороннее изучение биологических особенностей различных коммерческих пород и форм рыб позволит более целенаправленно воздействовать на хозяйственно полезные признаки и качество конечного продукта аквакультуры. Это тем более необходимо, поскольку производство ценных видов рыб будет неуклонно увеличиваться, что неизбежно поставит вопрос о конкурентной способности того или иного объекта разведения.

#### Библиографический список

1. Кублицкас А.К. Методика изучения жировых запасов, мясистой и весовых соотношений частей тела рыб // Типовые методики исследования продуктивности видов в пределах их ареалов. Вильнюс: Мокслас, 1976. Ч. II. С. 104–109.
2. Лебедев П.Т., Усович А.Т. Методы ис-

следований кормов, органов и тканей животных. М.: Россельхозиздат, 1976. — 3. *Панов В.П.* Особенности роста соматической мускулатуры радужной форели и содержание в ней жира // Сб. научн. тр. Совершенствование технологии и племенной работы в рыбоводстве. М., 1986. С. 119–125. — 4. *Панов В.П., Есавкин Ю.И., Лавровский В.В., Смирнов В.В.* Влияние липидных добавок в корм на морфобиохимические показатели двухлеток форели // Изв. ТСХА, 1994. Вып. 3. — С. 203–213. — 5. *Правдин И.Ф.* Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1966. — 6. *Смирнов В.С., Божко А.М., Рыжков Л.П., Добринская Л.А.* Применение метода морфофизиологических индикаторов в экологии рыб // Тр. СевНИОРХ. Петрозаводск: Карелия, 1972. Т. 7. — 7. *Факторович К.А.* Об особенностях жирового обмена в печени не-

которых видов рода *Salmo* в связи с различиями их биологии // Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука, 1967. С. 112–117. — 8. *Шатуновский М.И.* Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980. — 9. *De Francesco M., Parisi G., Peter-Sanchez J. et al.* // *Aqua. Nutrit.*, 2007. V. 13, N 5. P. 361–372. — 10. *Huxley J.S.* // London: Methuen, 1932. — 11. *Jobling M., Johansen S.J.S.* // *Aquacult. Res.*, 2003. V. 34. N 4. P. 311–316. — 12. *Jobling M., Andreassen B., Larsen A.V., Olsen R.L.* // *Aquacult. Res.*, 2002a. V.33. №10. P. 739–745. — 13. *Jobling M., Andreassen B., Larsen A.V. et al.* // *Aquacult. Res.*, 2002b. P. 875–889. — 14. *Jonas L.P., Sidell D.B.* // *J.Exp.Zool.*, 1982. V. 219. N2. P. 163–171. — 15. *Turchini G.M., Mentasti T., Crocco C. et al.* // *Aquacult. Res.*, 2004. V. 35, N 4. P. 378–384.

Рецензент — д. б. н. Ю.Н. Шамберев

#### SUMMARY

Data on some morphological structure changes in organisms of two trout breeds (light golden and usual in colour) according to their growth are cited in the article. Problems of relative growth of liver and some separate parts of their muscles, fat content and its redistribution in the muscles in the process of their breeding have been studied. Determination of biological characteristics in various fish breeds and forms will allow to more fully get high-quality fish products under conditions of aquaculture.