

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение высшего образования
«Сибирский федеральный университет»

На правах рукописи



Яблоков Никита Олегович

**ОСОБЕННОСТИ НАКОПЛЕНИЯ МЕТАЛЛОВ И ЖИРНЫХ КИСЛОТ В
БЕЛОЙ И КРАСНОЙ МУСКУЛАТУРЕ ПРЭСНОВОДНЫХ РЫБ
СИБИРИ**

1.5.16 – Гидробиология (биологические науки)

Диссертация на соискание степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
член-корреспондент РАН,
доктор биологических наук, доцент
Сущик Надежда Николаевна

Красноярск 2024

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	12
1.1 Значение морфологии осевой мускулатуры костистых рыб	12
1.1.1 Топография и архитектура осевой мускулатуры рыб	13
1.1.2 Основные типы мышечных волокон рыб.....	15
1.2 Структурные и функциональные особенности основных типов скелетных мышечных волокон костистых рыб	19
1.2.1 Гистология и ультраструктура	19
1.2.2 Рост и развитие волокон скелетной мускулатуры.....	23
1.3 Химический состав мышечной ткани рыб	27
1.3.1 Вода	28
1.3.2 Белки.....	29
1.3.4 Углеводы.....	30
1.3.5 Липиды и жирные кислоты.....	33
1.3.6 Макро- и микроэлементы.....	42
1.4 Распределение рыб в водных объектах Сибири и особенности их локомоции.....	46
1.4.1 Общие сведения о локомоции рыб.....	46
1.4.2 Распределение рыб в водных объектах Сибири	53
1.5 Резюме	64
ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	66
2.1 Общая характеристика материала	66
2.2 Гистологические методы исследования	72
2.3 Анатомические методы исследования	74
2.4 Биохимические методы исследования	75
2.4.1 Определение содержания микро- и макроэлементов.....	75
2.4.2 Определение состава и содержания жирных кислот	76
2.5 Методы статистической обработки данных.....	77

ГЛАВА 3 РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДВУХ ТИПОВ ВОЛОКОН СКЕЛЕТНОЙ МУСКУЛАТУРЫ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ИХТИОФАУНЫ СИБИРИ.....	79
3.1 Размерный состав волокон мышечной ткани.....	79
3.2 Особенности распределения красной и белой мышечной ткани.....	88
ГЛАВА 4 СОДЕРЖАНИЕ МАКРО- И МИКРОЭЛЕМЕНТОВ МЕТАЛЛИЧЕСКОЙ ПРИРОДЫ В ДВУХ ТИПАХ СКЕЛЕТНОЙ МУСКУЛАТУРЫ РЫБ СИБИРИ.....	113
ГЛАВА 5 СОДЕРЖАНИЕ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В ДВУХ ТИПАХ МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ РЫБ ИЗ СИБИРСКИХ ВОДОЕМОВ И РЕКИ	124
ВЫВОДЫ	138
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ.....	140
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	141

ВВЕДЕНИЕ

Осевая мускулатура рыб является наиболее ценным продуктом рыбной и рыбоперерабатывающей промышленности (FAO, 2018). Характерной особенностью скелетной мускулатуры рыб является ее неоднородная структура, представленная обособленными пластами белой (быстрой) и красной (медленной) мышечной ткани (Moyle, Cech, 2004). Указанные типы тканей характеризуются широким спектром анатомических, гистологических, физиологических и биохимических различий (Bone, 1978; Johnston, 1981; Luther et al., 1995; Sanger, Stoiber, 2001).

Одним из основных функциональных отличий между двумя типами мышечной ткани являются особенности метаболизма. Работа красных мышц осуществляется за счет окислительного фосфорилирования, в то время как белые мышцы получают энергию за счет анаэробных процессов (Bernard, 1985). Как следствие, мышцы с аэробным питанием используются особями для продолжительного плавания, анаэробные – для кратковременных мощных ускорений (Sanger, Stoiber, 2001). В связи с этим, строение и интенсивность развития различных типов скелетной мускулатуры в значительной степени связаны с плавательной активностью рыб (Boddeke et al., 1959; Greer-Walker, Pull, 1975). Например, процентная доля красной мускулатуры у активно плавающих рыб, таких как африканская скумбрия *Scomber collias* (Gmelin, 1789) и европейская сардина *Sardina pilchardius* (Walbaum, 1792), составляет около 30% мышечной массы, в то время как доля красных мышц у малоактивных придонных рыб - менее 1% (Greer-Walker, Pull, 1975).

Специфика метаболических процессов красной и белой мускулатуры также обуславливает большую часть различий в химическом составе данных типов мышечной ткани (Матюхин, 1973; Лукьяненко, 1987).

Важнейшими показателями качества мышечной ткани рыб, как продукта питания является содержание белка, жирных кислот, макро- и микроэлементов (Tocher, 2015; Tacon, Metian, 2008). Среди указанных групп химических веществ,

различия между двумя типами скелетной мускулатуры в большей степени изучены для содержания в них белков (Thurston, MacMaster, 1960; Kiessling et al., 1990, 1991; Albrecht-Ruiz, Salas-Maldonado, 2015; Панов, 1997). Известно, что по количеству общего белка белая мускулатура значительно превосходит красную (Thurston, MacMaster, 1960; Kiessling et al., 1990). В то же время, состав жирных кислот и химических элементов в двух типах мышечной ткани характеризуется большой вариабельностью (Лисовская, 1973; Carpena et al., 1990; Karunarathna, Attygalle, 2009; Ashoka et al., 2011).

Известно, что красные мышцы содержат более высокие доли общих липидов и жирных кислот, чем белые мышцы (Shewfelt, 1981; Murase, Saito, 1996; Chaijan et al., 2010). Однако специфичность накопления различных жирных кислот в этих тканях в настоящее время не совсем ясна (Ackman, Eaton, 1971; Sohn et al., 2005).

Большинство исследований, посвященных сравнительному анализу жирнокислотного и элементарного состава красной и белой мускулатуры, выполнены на представителях ихтиофауны морей, составляющих основу мирового промысла (Ackman, Eaton, 1971; Лисовская, 1973; Karunarathna, Attygalle, 2009; Ashoka et al., 2011). Однако физиологические и экологические особенности рыб морских экосистем не позволяют в полной мере интерполировать данные на пресноводные экосистемы. Кроме того, пресноводные виды составляют значительную долю в объеме потребления рыбы и продукции рыбоперерабатывающей промышленности. В 2015 году потребление пресноводной рыбы на душу населения в мире достигло 7,8 кг, что составляло 38% от общего количества потребляемой рыбной продукции (FAO, 2018).

Актуальность исследований содержания жирных кислот, особенно длинноцепочечных n-3 полиненасыщенных (ПНЖК), в мускулатуре рыб также обусловлена тем фактом, что рыба является основным источником данной группы веществ для человека (Gladyshev et al., 2013). Наиболее важными n-3 ПНЖК являются эйкозапентаеновая (ЭПК; 20:5n-3) и докозагексаеновая (ДГК;

22:6n-3) кислоты, потребление которых с пищей играет важную роль в профилактике сердечно-сосудистых заболеваний, воспалений, неврологических заболеваний и расстройств (Kris-Etherton et al., 2002, Gladyshev et al., 2013).

Следует отметить, что традиционные методики количественной оценки состава жирных кислот основываются на анализе белой мышечной ткани (Ahlgren et al., 1994). Учитывая тот факт, что доля красной мускулатуры от общего количества мышечной ткани у некоторых пелагических видов рыб может достигать высоких значений (Greer-Walker, Pull, 1975), содержание ценных длинноцепочечных n-3 ПНЖК, ЭПК и ДГК, может недоучитываться при анализе пищевой ценности рыбной продукции.

Более тщательный подход необходим также при оценке содержания микро- и макроэлементов, имеющих металлическую природу, так как в зависимости от уровня концентрации металлы могут, как способствовать нормальному развитию и жизнедеятельности организма, так и оказывать токсический эффект (Голованова, 2008). Такие особенности красной мускулатуры рыб, как аэробный тип метаболизма, интенсивное развитие системы капилляров, высокое содержание миоглобина, очевидно, играют важную роль в специфичности накопления и утилизации металлов (Малькольм Лав, 1979).

В настоящее время к эссенциальным, или биологически важным, для рыб металлам, кроме макроэлементов (K, Na, Ca, Mg), относят микроэлементы – Fe, Cu, Zn, Mn, Ni, Co, Mo, Cr, V, Se, к неэссенциальным – Ag, Al, Hg, As, Sr, U, Pb и Cd (Wood et al., 2012a, Wood et al., 2012б). Роль остальных элементов, включая Li, Ti, до конца не определена (Peña-Icart et al., 2017). Однако существующие данные о накоплении металлов в красной и белой мускулатуре пресноводных видов рыб ограничены единичными сведениями о содержании Fe и Cu в тканях клариевого сома *Clarias microcephalus* Günther, 1864, а также Cu и Zn в мускулатуре карпа *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 (Gheorghe et al., 2017). Кроме того, имеются данные о распределении некоторых металлов для ряда

пресноводных видов рыб, выращиваемых в условиях аквакультуры (Carpene et al., 1990; Carpene et al., 1998).

Таким образом, сравнительные исследования содержания жирных кислот и металлов в красных и белых мышцах пресноводных рыб необходимы для более полного понимания процесса функционирования данных типов тканей, а также с целью повышения точности оценки пищевой ценности рыбной продукции.

В качестве района проведения работ были выбраны водные объекты Сибири, по экспертной оценке, в среднем обеспечивающие около 30% от годового объема пресноводной рыбы, добываемой на территории Российской Федерации (Мамонтов и др., 2003).

Целью работы было выявление факторов, влияющих на формирование красной и белой мускулатуры у основных представителей ихтиофауны Сибири, а также определение особенностей накопления жирных кислот и металлов в пресноводной рыбной продукции с учетом различий в мускулатуре.

Задачи работы:

1. Оценить размерный состав волокон красной и белой мускулатуры у наиболее распространенных рыб Сибири;
2. Определить доли красной и белой мускулатуры у основных представителей ихтиофауны Сибири, имеющих различные тип локомоции, таксономический, биотопический и трофический статусы;
3. Выявить особенности накопления металлов в скелетной мускулатуре двух типов на примере промысловых видов рыб Красноярского водохранилища;
4. Выявить особенности жирнокислотного состава и содержания ценных полиненасыщенных жирных кислот в скелетной мускулатуре двух типов у некоторых промысловых видов сибирских рыб.

Положения, выносимые на защиту:

1. Степень развития красной мускулатуры является важным критерием при определении биотопических предпочтений рыб, а также характеристик их плавательного и пищевого поведения.
2. В целях пищевой безопасности оценку содержания некоторых тяжелых металлов (Cu, Zn, Fe) в филе рыб необходимо проводить с учетом их содержания в красной мышечной ткани.
3. Жирнокислотный профиль мускулатуры рыб в большей степени зависит от трофического фактора, чем от типа мышечной ткани.
4. Красная мускулатура рыб является ценным пищевым источником длинноцепочечных n-3 полиненасыщенных жирных кислот.

Научная новизна

Впервые определена доля красных мышц в скелетной мускулатуре у широкого спектра промысловых видов сибирских рыб и выявлена ее зависимость от биотопических предпочтений, типа питания и типа локомоции, а также таксономической принадлежности. На этом основании впервые предложено использовать соотношение красных и белых мышц в качестве предиктора для выявления экологических особенностей малоизученных пресноводных видов рыб. Впервые полученные сведения о жирнокислотном составе красных мышц пресноводных рыб, на примере окуня, плотвы и щуки, подтвердили ведущую роль этого типа мускулатуры в высокоинтенсивных энергетических затратах при плавании. Впервые предложена гипотеза, объясняющая большее накопление незаменимых омега-3 ПНЖК в красных мышцах за счет меньших диаметров волокон этой ткани, по сравнению с характеристиками белых мышц.

Теоретическая и практическая значимость

Обнаружено, что в красных мышцах окуня, леща и щуки содержалось в несколько раз больше тяжелых металлов Cu, Fe, Zn, по сравнению с белыми мышцами, что также превышало нормативные уровни, установленные для

продовольственного сырья и пищевых продуктов в Российской Федерации. Свойства красной мышечной ткани, а именно способность к интенсивному накоплению тяжелых металлов, следует учитывать при оценке рисков потребления в пищу рыбной продукции, особенно видов с развитой красной мускулатурой (скумбрия, сельдь и др.), и рекомендовать использование для питания филе в целом.

Обнаруженная у всех изученных видов рыб способность накапливать в красной мускулатуре значительное количество незаменимых ЭПК и ДГК доказывает высокую пищевую ценность этой части рыбной продукции из пресных вод. Предложен оригинальный пересчетный способ, учитывающий вклад красной мускулатуры в общую массу потребляемого филе, для устранения заниженной оценки пищевого качества филе, возникающей при использовании данных о содержании n-3 ПНЖК только в белой мускулатуре.

Личный вклад автора

Все результаты работы были получены лично автором, либо при его непосредственном участии. Автор лично участвовал в сборе материала на всех водных объектах совместно с сотрудниками кафедры водных и наземных экосистем ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» и Красноярского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («НИИЭРВ»). В полном объеме выполнена первичная обработка ихтиологических проб, а также гистологическая и анатомическая обработка материала. Анализ и интерпретация результатов измерений содержания металлов и жирных кислот выполнены при непосредственном участии автора. Автору принадлежит также решающий вклад в подготовку публикаций.

Апробация работы

Результаты работы были представлены на V-й и VI-й научно-практических конференциях молодых ученых с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса» (Москва,

2017, 2018 гг.), конкурсе-конференции молодых ученых и аспирантов ИБФ СО РАН (Красноярск, 2018 г.), II-й научной конференции с международным участием «Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования» (Санкт-Петербург, 2018 г.), международной конференции «Пресноводные экосистемы – современные вызовы» (Иркутск, 2018), XII Съезде Гидробиологического общества при РАН (Петрозаводск, 2019). Материалы диссертации были представлены в рамках научного доклада на кафедре эволюционной биологии и экологии позвоночных животных Вроцлавского университета (Вроцлав, Польша, 2019).

Работа выполнена при поддержке проектов: грант РНФ № 16-14-10001 «Выявление генетических и экологических факторов, определяющих содержание в промысловых рыбах полиненасыщенных жирных кислот – протекторов сердечно-сосудистых заболеваний»; проект № 6.1089.2014/К «Продукция в пресноводных экосистемах полиненасыщенных жирных кислот – протекторов сердечно-сосудистых заболеваний», выполняемый в рамках Государственного задания Министерства образования и науки Российской Федерации на оказание услуг (выполнение работ) на 2014-2016 гг.; проект № 6.1504.2017/ПЧ «Водные и амфибионтные животные как вектор переноса полиненасыщенных жирных кислот в наземные экосистемы и к человеку», выполняемый в рамках Государственного задания Министерства образования и науки Российской Федерации на оказание услуг (выполнение работ) в 2017-2020 гг.

Публикации

Результаты работы представлены в 10 печатных работах, из которых 4 статьи в изданиях, рекомендованных ВАК (из них 3 индексированы в Scopus), 6 работ опубликованы в сборниках материалов научных конференций.

Структура и объем диссертации

Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка сокращений, списка литературы, включающего 479 наименований, 356 из которых на

иностранных языках. Работа изложена на 191 странице машинописного текста, содержит 15 таблиц, 9 рисунков.

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность доценту кафедры водных и наземных экосистем Института фундаментальной биологии и биотехнологии ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет», канд. биол. наук И.В. Зуеву, чьи идеи и методические рекомендации послужили основой для данной работы; чл.-корр. РАН, д-р биол. наук, доценту Н.Н. Сущик за общее руководство и ценные советы в процессе подготовки диссертации, д-ру биол. наук, проф. В.И. Колмакову за методические рекомендации в процессе подготовки работы; доценту кафедры водных и наземных экосистем, канд. биол. наук А.Е. Рудченко за помощь в освоении методик газовой хроматографии и интерпретации полученных результатов; с.н.с. ФИЦ КНЦ СО РАН, канд. биол. наук О.В. Анищенко (Барсуковой) за помощь в определении элементного состава тканей; м.н.с. МГУ им. М.В. Ломоносова (г. Москва), канд. биол. наук К.А. Жуковой за методическую помощь при подготовке гистологических препаратов; канд. биол. наук, доценту кафедры биофизики Сибирского федерального университета И.В. Свидерской за предоставленное для проведения гистологических исследований оборудование; ведущему специалисту лаборатории ихтиологии Красноярского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («НИИЭРВ») Ю.В. Будину за предоставленные пробы из р. Хатанга; ведущему специалисту лаборатории гидробиологии Красноярского филиала ФГБНУ «ВНИРО» К.В. Поляевой за помощь в корректуре и редактировании текста работы; сотрудникам Красноярского филиала «ВНИРО» и студентам кафедры водных и наземных экосистем, оказавшим помощь в сборе ихтиологического материала.

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Значение морфологии осевой мускулатуры костистых рыб

В настоящее время известно более 35000 видов рыб, каждый из которых характеризуется специфичной совокупностью адаптаций к существованию в водной среде (Froese, Pauly, 2024). Рыбы, как и другие гидробионты, приобрели ряд особенностей, позволяющих освоить широкий спектр экологических ниш в пределах гидросферы. Особую роль играют широкий диапазон их форм тела и способов локомоции. Как известно, гидродинамический режим водного объекта, совместно с другими абиотическими факторами водной среды оказывает влияние на формирование морфологических признаков рыб, в частности на форму и топографию плавников, головы и других частей тела (Алеев, 1963), тем самым определяя локомоторную стратегию вида.

Теоретические подходы, объясняющие многообразие двигательных адаптаций рыб, а также влияние формы тела и других морфологических характеристик различных таксономических групп на их плавательную способность стали основой для множества работ (Houssay, 1909; Breder, 1926; Bainbridge, 1961; Marshall, 1971; Webb, 1975; Lindsey, 1978). В настоящее время в зависимости от формы тела и расположения плавников выделяется до 10 основных моделей плавания рыб (Lindsey, 1978; Вронский, Николайчук, 1989). Общим постулатом при описании механизмов локомоции рыб, соответствующих той или иной модели плавания, является тот факт, что плавание осуществляется за счет сокращения миотомальной мускулатуры, а также работы комплекса парных и непарных плавников. Совместная работа этих органов обеспечивает сложные локомоторные реакции. При этом у большинства видов рыб осевая мускулатура обеспечивает основную движущую силу при плавании (Wardle, Videler, 1980).

Начиная с середины XIX века, накоплен значительный объем информации о морфологии и структурных характеристиках скелетной мускулатуры рыб

(Owen, 1886; Knauer, 1909; Greene, 1913; Greene, Greene, 1914; Prince, 1916; Breder, 1926; Grey, 1933 a, b, c; Bone, 1978; Videler, 1993). Такие исследования связаны с важностью изучения строения мускулатуры для определения поведенческих особенностей рыб. Кроме того, обилие исследований имеет практический аспект и обусловлено высокой пищевой ценностью мышечной ткани рыб, являющейся наиболее значимым сырьем мировой рыбной промышленности (FAO, 2018).

1.1.1 Топография и архитектура осевой мускулатуры рыб

Согласно современным представлениям, архитектура осевой мускулатуры и организация мышечных волокон костистых рыб тесно связаны с особенностями движения в жидкой среде (Videler, 1993). Доля осевой мускулатуры рыб в среднем составляет около 50–60% от массы тела, что значительно больше, чем процентное содержание мускулатуры наземных позвоночных, редко превышающее 40% от массы тела (Коржуев, Глазова, 1968; Коржуев и др., 1979). Это обусловлено, с одной стороны, необходимостью генерации достаточной мощности для противостояния более плотной водной среде. С другой стороны, рыбы, в отличие от наземных и воздушных форм позвоночных, не нуждаются в уменьшении массы тела под действием силы земного притяжения (Bone, 1978).

Скелетная мускулатура костистых рыб четко сегментирована. Количество мышечных сегментов (миомеров) соответствует числу позвонков и, в зависимости от видовой принадлежности, колеблется от 25 до 100 и более сегментов (Алеев, 1963; Аминева, Яржомбек, 1984). Кроме того, количество сегментов может значительно варьировать в зависимости от стадии онтогенеза, морфологии тела и стиля локомоции (Johnston et al., 2011). Наибольшим числом миомеров характеризуются рыбы вытянутой формы (сем. Угревые *Anguillidae*, Муреновые *Muraenidae* и др.), наименьшим – короткотелые (сем. Бычковые

Gobiidae, Рогатковые Cottidae, Спинороговые Balistridae). Для большинства видов рыб число мышечных сегментов близко к пятидесяти (Иванов, 2003).

Миомеры рыб имеют сложную геометрическую структуру и варьируют филогенетически от V-формы у бесчерепных до ярко выраженной W-формы у костистых рыб (Nursall, 1956; Alexander, 1969). Усложнение геометрии миомера, очевидно, обеспечивает преимущества в скорости и выносливости (Bone, 1978). Острые углы зигзагов миомеров, направленные к каудальной области тела, формируют так называемые мышечные конусы, в состав которых попадают мышечные волокна от 4 до 6 соседних миомеров. В пределах одного миомера мышечные волокна расположены в краниально-каудальном направлении таким образом, что одно волокно является продолжением другого (Иванов, 2003).

Два соседних миомера разделяет миосепта – соединительнотканый сегмент, закрепленный на осевом скелете рыбы. Миосепта охватывает несколько позвонков, ее толщина обычно изменяется в пределах миотома, будучи наиболее широкой в области прикрепления к коже (Videler, 1993). Горизонтальная септа в районе боковой линии делит мускулатуру на эпаксиальную (дорсальную) и гипаксиальную (вентральную). Миосепты у рыб выполняют функцию, аналогичную мышечным сухожилиям у высших позвоночных животных (Nursall, 1956). Следует отметить, что скелетная мускулатура рыб лишена проприорецепторов – мышечных веретен. Однако соединительнотканые элементы мышц, включая миосепты, имеют нервные окончания, играющие роль тензорецепторов. В единичный локомоторный акт вовлекается одновременно несколько соседних миомеров, что создает достаточное усилие для изгибания позвоночного столба. Чем больше миомеров возбуждается, тем больший изгиб совершает позвоночный столб и тем большее толчковое усилие создает хвостовой стебель (Wardle, Videler, 1980).

У некоторых видов рыб миосепты усилены межмышечными костями (Patterson, Johnson, 1995; Gemballa, Britz, 1998). Форма, расположение и количество этих костей различаются у разных видов рыб. Например, они в изобилии присутствуют в мускулатуре карповых рыб, в то время как у

представителей семейства Clariidae практически полностью отсутствуют (Рыбалова, 2012). Межмышечные кости разных форм лежат на миосептах, ограничивая направления, в которых они могут быть деформированы. Jarman (1961) указал, что данная группа костей, как правило, не препятствует сокращению миотомальных мышечных волокон.

Основная часть скелетной мускулатуры рыб состоит из быстрых, или белых мышц, волокна которых сложным образом расположены в миотомах (Luther et al., 1995; Moyle, Cech, 2004). Другой тип мускулатуры – медленная, или красная. Волокна красной мускулатуры расположены под кожей и обычно проходят параллельно продольной оси тела. Помимо этого, выделяются розовая (промежуточная) мускулатура, а также небольшое количество волокон, отличающихся от указанных типов по ряду физиологических и гистохимических особенностей, однако недостаточно изученных в настоящее время (Mascarello et al, 1986; Luther et al., 1995; Sanger, Stoiber, 2001).

1.1.2 Основные типы мышечных волокон рыб

Первая классификация волокон скелетной мускулатуры рыб была предложена Стефано Лоренцини еще в 1678 году (Lorenzini, 1678). В работе «Osservazioni intorno alle torpedini» на основании цвета мускулатуры у электрических скатов рода *Torpedo* были выделены красные и белые мышцы. У костистых рыб красная и белая мускулатура впервые описаны Arloing и Lavocat (1875). В дальнейшем при описании морфологической структуры мускулатуры рыб красные и белые группы мышц выделял Chevrel (1913).

Последующие исследования скелетной мускулатуры рыб на ультраструктурном уровне подтвердили существование у рыб двух типов волокон (Buttkus, 1963; Kilarski, 1967; Nishihara, 1967; Patterson, Goldspink, 1972; Nag, 1972). Критериями оценки в данной классификации служили различия в диаметре волокон, количестве митохондрий и содержанию липидных включений, васкуляризации клеток, а также толщине Z-линии и разнице в

объеме тубулярных систем (Kryvi, 1977; Johnston, Moon, 1980; Bone, 1978; Patterson, Goldspink, 1972; Nag, 1972; Johnston, 1982; Akster, 1985).

Varany (1967) продемонстрировал, что белые волокна имеют гораздо более высокую активность миофибриллярной АТФазы и скорость сокращения, чем красные волокна. Поэтому во многих случаях термины «медленный» и «быстрый» используются как синонимы «красный» и «белый» (Аmineва, Яржомбек, 1984; Гентен и др., 2016; Johnston, 1982; Sanger, 1993).

В настоящее время, в соответствии с гистохимическими, биохимическими, ультраструктурными и физиологическими свойствами, определяемое число типов мышечных волокон у рыб колеблется от двух до пяти, и их наличие и местоположение в организме зависит от таксономической группы (Bone, 1978; Johnston, 1981). Тем не менее, метод классификации типов волокон, основанный на морфологических особенностях тканей (прежде всего по цвету) сохранился до настоящего времени, как самый простой, хотя и значительно упрощающий функциональный аспект работы разных типов волокон скелетной мускулатуры рыб (Johnston, 1980). Проблемы классификации, которые возникают из-за присутствия как быстрых, так и медленных красных волокон, не так значимы у рыб, как у других позвоночных животных. Это связано с тем, что у других позвоночных двигательные мышцы содержат гетерогенную смесь различных типов волокон, в то время как у рыб различные типы волокон в основном занимают разные позиции в миотоме (Johnston, 1982). Структура и функции различных типов мышечных волокон рыб были неоднократно рассмотрены (Bone, 1978; Johnston, 1981, 1982, 1983; Luther et al., 1995; Videler, 1993; Kisia, 1996; Sanger, Stoiber, 2001).

Большинство мышечных волокон рыб принадлежат к одной из трех основных групп, классифицированных по цвету (красные, розовые и белые волокна) (Luther et al., 1995; Bone, 1978). Прочие группы мышечных волокон, как правило, включают лишь несколько слоев волокон и сложны в изучении. В целом стоит отметить, что, несмотря на значительные различия в морфологии

тела рыб, распределение типов волокон в мускулатуре тела остается схожим для большинства видов.

Красная (медленная, тоническая) мускулатура расположена непосредственно под кожей в поверхностном слое. Она может окружать все тело, как у кошачьей акулы *Scyliorhinus canicula* (Linnaeus, 1758), или образовывать клин под боковой линией, как у большинства костистых рыб (Bone, 1966; Bone, 1978). Кроме того, у видов, активно использующих при движении грудные плавники, красная мускулатура дополнительно может быть локализована в непосредственной близости от плавников и жаберных крышек (Иванов, 2003). У некоторых видов из семейства скумбриевые Scombridae внутренняя часть красных мышц отделена от поверхностного слоя мускулатуры (Rayner, Keenan, 1967). Эта часть физиологически отличается от поверхностной красной мускулатуры и связана с сосудистой противоточной системой теплообмена, используемой для поддержания повышенной температуры головного мозга и медленной мускулатуры (Sharp, Pirages, 1978).

Количество красных мышц в миотоме очевидно связано с плавательным поведением рыб (Greer-Walker, Pull, 1975; Drazen et al., 2013). Данная зависимость была продемонстрирована на примере большого количества морских (Greer-Walker, Pull, 1975) и некоторых пресноводных (Boddeke et al., 1959) видов рыб. Имеющиеся в настоящее время данные убедительно показывают, что рыбы с высокими крейсерскими скоростями имеют большее количество красных мышц, чем рыбы с более медленными скоростями плавания. У большинства рыб красные мышечные волокна составляют менее 10% от общей массы миотомальной мускулатуры, в то время как у видов, имеющих высокие крейсерские скорости, таких как *Sardinops melanostictus* (Temminck & Schlegel, 1846), они могут составлять до 48% массы тела (Fujikawa, Naganuma, 1936).

Пропорции красных мышц значительно различаются не только между видами, но и в зависимости от отдела тела. В частности, для большинства видов рыб отмечено увеличение доли красных волокон в поперечном сечении в хвостовом отделе тела (Greer-Walker, Pull, 1975). Данный факт связан с более

высокой интенсивностью движений каудального отдела (Nag, 1972). Доля красной мускулатуры также изменяется у рыб одного вида с увеличением размеров тела (Magnuson, 1973), либо в зависимости от занимаемого биотопа (Broughton et al., 1981). Кроме того, увеличение количества красных волокон может происходить при тренировках, при измерении условий среды обитания – скорости потока воды (Meyer-Rochow, Ingram, 1993; Hinterleitner et al., 1992), температуры (Guderley, Blier, 1988; Johnston, Lucking, 1978; Sidell, 1980).

Волокна **белой (быстрой) мускулатуры** лежат под красными и составляют основную часть мышечной массы. Белые волокна формируют глубокие скелетные мышцы в дорсальных (эпаксиальных) и вентральных (гипаксиальных) миомерах (Вронский, Николайчук, 1989). Пространственно волокна данного типа объединяются через последовательные миотомы, и составляют серию спиралей с осями, идущими параллельно оси тела (Alexander, 1969). Считается, что такое расположение волокон позволяет сохранять схожую степень укорочения саркомера при различных изгибах тела (Alexander, 1969; Bone, 1978), таким образом, максимизируя выходную мощность. Характер ориентации белых волокон варьирует от одной филогенетической группы к другой и даже в разных частях одной и той же рыбы (Bone, 1978). Например, ориентация волокон, обнаруженная в абдоминальной части тела костистых рыб, значительно отличается от расположения белых волокон в той же части тела у акул, однако в каудальной области характер распределения волокон у костистых рыб и акул аналогичен (Alexander, 1969).

Розовая мускулатура расположена между слоями красной и белой мускулатуры и представляет собой промежуточные по функциональным и морфологическим особенностям волокна (Аmineва, Яржомбек, 1984; Luther et al., 1995). Данный тип мускулатуры обычно используется при достижении скоростей плавания, слишком высоких для поддержания работы красной мускулатуры, но слишком слабых для эффективного использования белой (Johnston et al. 1977). Тем не менее, у некоторых видов рыб розовая мускулатура используется аналогично красной мышце на медленных скоростях; в то время

как у других розовые мышцы используются для плавания с довольно высокими скоростями (Davison, Goldspink, 1984). Розовый (или красный) цвет данного типа мускулатуры не следует путать с «розовым» или «красным» цветом, придаваемым белым мышцам каротиноидными пигментами, поступающими с пищей у ряда лососевых рыб (Moyle, Cech, 2004; Rajasingh et al, 2007).

1.2 Структурные и функциональные особенности основных типов скелетных мышечных волокон костистых рыб

1.2.1 Гистология и ультраструктура

Структурно скелетные мышечные волокна (рабдомиоциты) представляют собой многоядерный синцитий (Гентен и др., 2016). Мышечные волокна рыб, как правило, очень длинные (до нескольких сантиметров). На поперечном срезе рабдомиоциты имеют многогранную структуру. Концы волокон посредством сложного механизма переплетений связаны с соединительной тканью (Bone, 1978). Мышечные волокна покрыты оболочкой из фибриллярных белков (коллагена). Промежутки между отдельными волокнами заполнены рыхлой соединительной тканью, содержащей капилляры. Внутреннее пространство волокон представлено саркоплазмой и студнеобразными нитями – миофибриллами. Овальные ядра обычно находятся на периферии клетки под плазматической мембраной (сарколеммой). Внутри волокна, помимо миофибрилл, имеются две специализированные мембранные системы – система поперечных трубок (Т-система) и саркоплазматический ретикулум (SR-система). Т-трубками названы складки поверхностной мембраны, которые образуют разветвленную систему поперечных трубочек диаметром 0,04 мкм, в соответствии с повторяемостью саркомеров. Саркоплазматический ретикулум представляет собой систему сплюснутых вытянутых соединяющихся друг с другом пузырьков, которые охватывают каждый саркомер миофибриллы. Части саркоплазматического ретикулума, прилегающие к поперечным трубочкам

(терминальные цистерны), образуют контакты с окончаниями поперечных трубочек (Bone, 1978).

Гистологические особенности красной и белой мышечной ткани проявляются как на клеточном, так и на ультраструктурном уровнях организации мышечного волокна (Bone, 1978). Одной из наиболее простых характеристик, позволяющих отличить волокна красной и белой мускулатуры, является диаметр волокна. Однако стоит отметить, что данный подход применим исключительно для взрослых особей со сформировавшейся плавательной мускулатурой. Диаметр сформировавшихся белых мышечных волокон составляет в среднем 70 мкм с диапазоном 20–300 мкм (Sanger, Stoiber, 2001; Bone, 1978). Диаметр красных мышечных волокон меньше и варьирует в меньшей степени (в пределах 25–45 мкм). Возможно, такая малая вариативность связана с физическими ограничениями, накладываемыми на размер клетки, выше которых диффузионные процессы не способны обеспечить непрерывную аэробную активность (Greer-Walker, Pull, 1975). Имеются различия в диаметрах волокон скелетной мускулатуры в разных частях тела рыбы (Greer-Walker, 1970). Некоторые авторы (Bone, 1966; Панов, 1982, 1997) рассматривают размер мышечных волокон в качестве диагностического видоспецифичного признака рыб. Как медленные, так и быстрые волокна значительно увеличиваются в диаметре во время упражнений. В то же время, Greer-Walker и Pull (1975) указывают на отсутствие пропорциональной зависимости размера волокна от активности плавания.

Среди главных отличительных черт двух основных типов скелетной мускулатуры выделяют степень васкуляризации (развитии сети сосудов), количество митохондрий, содержание миоглобина и липидных включений в клетках, объем тубулярных систем, а также толщину Z-линии (Bone, 1978; Patterson, Goldspink, 1972; Nag, 1972; Akster, 1985).

Окислительный тип метаболизма красной мускулатуры во многом определяет ее гистологическую структуру. По данным Mosse (1978) степень васкуляризации красной мускулатуры более чем в 10 раз выше, чем белой. В

связи с этим, кровоток в красной мускулатуре более интенсивный. Так, в состоянии покоя интенсивность кровотока в красной мускулатуре в 3 раза выше, чем в белой, а в период возбуждения приток крови к красным мышечным волокнам увеличивается более чем на порядок (Иванов, 2003). Особенностью метаболизма красной мышечной ткани также является высокое содержание в ней железосодержащих белков – цитохромов и миоглобина (Bone, 1978; Spinelli, Dassow, 1982; Sikorski et al., 1990).

В числе метаболических включений мышечных тканей отдельно следует выделить внутриклеточные мицеллы запасных липидов и жировые клетки (Bone, 1978). Липидные включения в виде мицелл содержатся преимущественно в медленных волокнах, хотя у некоторых рыб (напр. руветты *Ruvettus pretiosus* Cocco, 1833) присутствуют и в быстрых (Bone, Roberts, 1969; Bone, 1972). Жировые клетки расположены зачастую среди мышечных волокон у «жирных» видов рыб, таких как сельдь или скумбрия (Bone, 1978).

Важным качественным признаком мышечных волокон является распределение митохондрий в поперечном сечении. В медленных волокнах митохондрии составляют около 15–35% от общей площади поперечного сечения волокна (Patterson, Goldspink, 1972; Best, Bone, 1973; Johnston, 1981, 1982; Moyes et al., 1992). Наибольшей объемной долей митохондрий в сечении медленных волокон, до 45% объема, обладают представители родов *Scomber* и *Engraulis* (Bone, 1978). В белых волокнах объем, занимаемый митохондриями, редко превышает 10% (Moyes et al., 1992; Johnston, 1981; Johnston, 1982).

Исследования, выполненные в 70-80-е годы прошлого столетия, показали, что SR и T-системы в медленных волокнах рыб развиваются в меньшей степени (Hidaka, Toida, 1969; Nag, 1972; Kryvi, 1977; Akster, 1985). Результаты согласуются с исследованиями, других таксонов позвоночных (Moble, Eisenberg, 1975; Eisenberg, Kuda, 1975; Eisenberg et al., 1974; Flitney, 1971). Однако Паттерсон и Голдспинк (1972) не обнаружили существенных различий между быстрыми и медленными волокнами сайды *Pollachius virens* (Linnaeus, 1758) в степени развития SR и T-систем. Вероятно, у таких рыб функции

медленных и быстрых волокон могут функционально перекрываться. Так, имеются косвенные доказательства активности быстрых волокон сайды на медленных скоростях (Greer-Walker, Pull, 1973).

С помощью методов липидного окрашивания и определения активности сукцинатдегидрогеназы (СДГ) был описан ряд промежуточных групп мышечных волокон. Varetz (1952) выделил так называемые, аберрантные волокна в мускулатуре американского сомика. Greer-Walker (1970) на основании результатов липидного окрашивания обнаружил у атлантической трески *Gadus morrhua* (Linnaeus, 1758) очевидное мозаичное расположение быстрых волокон, а также промежуточные волокна, лежащие между медленными и быстрыми. Brotchi (1968) описал промежуточные волокна у карася *Carassius carassius* Linnaeus, 1758 на основе активности сукцинатдегидрогеназы и миофибриллярной АТФазы. Также было дифференцировано несколько типов волокон у сельди (Bone et al., 1978), удильщиков (р. *Lophius*) и других видов рыб (Johnston, Tota, 1974; Mosse, Hudson, 1977). У указанных видов быстрые волокна большего диаметра окружены множеством волокон меньшего диаметра, имеющих высокую активность сукцинатдегидрогеназы (СДГ-позитивных), с большим количеством митохондрий и гликогена. Korneliussen et al. (1978) выделили не менее семи различных типов волокон в мускулатуре атлантической трески. Три из них обнаружены в глубокой «быстрой» мускулатуре. Остается открытым вопрос, отражает ли гистохимическое и морфологическое разнообразие волокон функциональное разнообразие или же сопутствует определенным стадиям миофибриллогенеза.

Проблема статуса промежуточных типов волокон, различающихся по морфологии и гистохимии, особенно очевидна для лососевых рыб. Хорошо известно, что у представителей данного семейства имеются красные волокна небольшого диаметра, разбросанные по более глубокой части миотома. Мозаичность глубокой части мускулатуры (Boddeke et al., 1959) была изначально интерпретирована как смесь быстрых волокон с медленными волокнами, которые были аналогичны красным волокнам в зоне боковой линии (Webb,

1971). Johnston et al. (1975) провели гистохимический анализ волокон радужной форели и пришли к выводу, что мозаичная часть миотома состоит из быстрых волокон большого диаметра и волокон малого диаметра, которые отличаются от аналогичных волокон в поверхностных областях миотома по активности сукцинатдегидрогеназы (СДГ) и миофибриллярной АТФазы.

Большое разнообразие мышечных волокон было также описано у удильщиков (Bone, 1978). Наряду с мозаичностью глубокой (белой) части миотома, удильщики примечательны наличием среди обычных медленных волокон в зоне боковой линии, пучков волокон малого и большого диаметра, бедных липидами. Их значение в настоящее время не понятно, поскольку, если мозаичное расположение в глубокой части миотома можно рассматривать как следствие модели продолжающегося роста, то интерпретировать расположение указанных волокон в поверхностной зоне таким способом невозможно (Bone, 1978). Очевидно, что необходимы дальнейшие исследования особенности гистологической структуры и физиологии промежуточных типов волокон.

1.2.2 Рост и развитие волокон скелетной мускулатуры

Вопросы гистогенеза и роста волокон белой и красной скелетной мускулатуры рыб в настоящее время достаточно подробно освещены в ряде зарубежных и отечественных работ (Waterman, 1969; Stickland, 1983; Akster, 1985; Kiessling et al., 1991; Alami-Durante et al., 1997; Johnston, 1999, 2001, 2011; Sanger, Stoiber, 2001; Santos et al., 2012; Казанская и др., 1986; Яржомбек, 2011; Панов и др., 2007).

В гистогенезе мышечных волокон рыб Rowlerson и Veggetti (2001) выделяют три основных фазы. Первая фаза – формирование миотома из параксиальной мезодермы эмбриона. Вторая – пролиферация мышечных волокон послойным добавлением новых быстрых и медленных клеток из зон роста, образованных на его поверхности (стратифицированный рост). Третья фаза миогенеза – «мозаичный рост», т.е. пополнение мышечного компонента

непосредственно внутри миотома путем образования новых волокон между уже существующими. У большинства видов рыб мозаичный рост начинается с момента вступления в личиночный период развития. На данном этапе происходит последовательное образование новых волокон, с последующим распространением в глубокие мышечные слои. В отличие от млекопитающих, количество мышечных волокон которых строго фиксировано (Stickland et al., 1988), увеличение количества мышечных волокон у костистых рыб продолжается до полового созревания, либо до достижения определенного размера тела (Boddeke et al., 1959; Weatherley et al., 1988; Kiessling, 1991; Johnston, 2000).

Миогенез и рост быстрых и медленных мышечных волокон сходны для большинства видов рыб и имеют ряд характерных черт (Sanger, Stoiber, 2001). Предшественники медленных (красных) волокон формируются из группы клеток, примыкающих к хорде (адаксиальные клетки). Подмножество этих клеток дифференцируется в районе будущей горизонтальной септы. Другие клетки-предшественники медленных волокон мигрируют латерально, образуя монослой волокон на поверхности миотома (Devoto et al., 1996; Stoiber et al., 1998), в то время как дорсальные и вентральные порции сомитных клеток развиваются в быстрые (белые) волокна. Скорость развития медленных волокон у большинства изученных костистых рыб (напр. данио-рерио, сельдь, радужная форель, атлантический лосось *Salmo salar* Linnaeus, 1758) сходна с таковой у волокон быстрой мускулатуры (Waterman, 1969; Nag, Nursall, 1972; Johnston, 1993; Usher et al., 1994). Однако имеются данные о более раннем созревании красных волокон у серебристого прохилода *Prochilodus argenteus* (Spix & Agassiz, 1829) (Brooks et al., 1995) и вырезуба *Rutilus frisii* Nordman, 1840 (Stoiber et al., 1998). К моменту вылупления уровень дифференциации волокон красной мускулатуры значительно варьирует между таксонами (El-Fiky et al., 1987; Scapolo et al., 1988; Calvo, Johnston, 1992; Vieira, Johnston, 1992, 1996; Stoiber et al., 1998).

Процесс миофибриллогенеза костистых рыб в настоящее время наиболее хорошо изучен на представителях семейства карповых (Akster, 1985; Talesara,

Urfi, 1987; Alami-Durante et al., 1997). У эмбрионов представителей данного семейства миофибриллогенез медленных волокон начинается в медиальной части клетки, когда ядра и цитоплазма с митохондриями занимают латеральные области. Впоследствии скопление миофибрилл расширяется, образуя гирляндоподобные цепочки, до момента перехода к свободному плаванию (Stoiber et al., 1998). В это же время происходит формирование SR-системы (Stoiber, 1991; Stoiber, Sanger, 1996; Luther et al., 1995). Подобные паттерны образования миофибрилл были обнаружены и у представителей других таксонов (например, лаврака (Veggetti et al., 1990), сельди (Johnston, 1993), серебристого прохилода (Brooks et al., 1995), радужной форели (Stoiber, Sanger, 1996). На поздних стадиях эмбриогенеза медленные волокна карповых рыб отличаются от быстрых большим количеством митохондрий и широкими Z-линиями в саркомерах (Stoiber, 1991). Сосудистая система в медленной мышце молодки карповых не имеет капилляров, однако к моменту перехода к активному плаванию развивает плотную капиллярную сеть (Stoiber, 1991).

Образование быстрых волокон, очевидно, зависит от последовательной активации отдельных популяций стволовых клеток (Scapolo et al., 1988; Koumans, Akster, 1995). Исходная масса быстрых волокон изначально содержит небольшое количество кластеров миофибрилл, которые первоначально расходятся в радиальном направлении, но в процессе роста постепенно сливаются. Более поздние быстрые волокна, развивающиеся из миосателлитных клеток, обычно содержат только одну группу миофибрилл. Однако, поскольку рост миофибрилл в значительной степени основан на периферическом добавлении новых филаментов (Patterson, Goldspink, 1976), их профили поперечного сечения (кроме тех, что расположены центре волокон) в процессе роста усложняются до лентовидных и древовидных (Stoiber, 1991, 1996).

Относительные объемы митохондрий в поперечном сечении быстрых волокон довольно высоки к окончанию эмбрионального периода развития, однако впоследствии их доля снижается (Sanger, Stoiber, 2001). Отмечено, что различия в количестве митохондрий в быстрых волокнах личинок рыб

коррелируют с характером плавательной активности. Например, для малоактивных личинок камбалы *Pleuronectes plutessu* Linnaeus, 1758 доля митохондрий в поперечном сечении волокна составляет 6–8%, в сравнении с 15–26% у активных личинок сельди (Brooks, Johnston, 1993; Johnston, 1994).

Постэмбриональное увеличение массы скелетной мускулатуры происходит посредством двух различных механизмов – гипертрофии и гиперплазии (Rowlerson et al., 1995; Johnston, 1999; Rowlerson, Veggetti, 2001). Гипертрофический рост происходит за счет увеличения диаметра мышечных волокон вследствие поглощения ядер дополнительных миобластов (Koumans, Akster, 1995; Watabe, 1999; Johnston, 2001). Гиперплазический рост представляет собой образование новых мышечных волокон. У рыб мышцы растут за счет утолщения существующих волокон (гипертрофии) в течение всей постэмбриональной жизни, пока не достигнут максимального диаметра. При этом красная мускулатура характеризуется более высокой скоростью роста по сравнению с таковой у белой (Funakoshi et al., 1985). Поскольку большинство мышечных волокон редко достигают диаметров более чем 50 мкм (медленные) и 240 мкм (быстрые), то рыба с большим размером тела определенное время рекрутирует новые быстрые мышечные волокна для достижения большего размера (Weatherley et al., 1988; Johnston, 2000). Постэмбриональный рост мышечных волокон подробно изучен на множестве видов костистых рыб (Stickland, 1983; Ennion et al., 1995; Fauconneau et al., 1995; Veggetti et al., 1990; Rowlerson et al., 1995; Johnston, 1999; Rowlerson, Veggetti, 2001; Silva et al., 2009; Rabah, Al-Qahtani, 2010; Смирнов, 1989; Панов и др., 2007, 2018; Яржомбек, 2011; Золотова и др., 2015).

У многих костистых рыб отмечается тенденция к преобладанию гипертрофии над гиперплазией с момента перехода к активному питанию (Silva et al., 2009; Панов и др., 2018). При этом гипертрофический процесс преобладает и у половозрелых особей, вплоть до конца жизни (Rowlerson et al., 1995; Rabah, 2005; Koumans, Akster, 1995; Rowlerson, Veggetti, 2001; Золотова и др., 2015; Панов и др., 2017, 2018). А.А. Яржомбек (2011) отмечает у карпа увеличение

числа волокон в 100 раз в размерном ряду от личинки до годовика, при снижении плотности волокон (числа волокон на единицу площади) в 10 раз. Уменьшение плотности волокон в процессе роста отмечается и у других видов (Valente et al., 1999; Золотова и др., 2015; Панов и др., 2017). Гипертрофический процесс, описанный в работе Смирнова (1989) при увеличении массы рыбы в 118 раз, проявлялся увеличением поперечных сечений белых волокон более чем в 3 раза, а объема в 45 раз. В работе Яржомбека и Шило (2017) у карпа при росте с 1 мг до 1,2 кг отмечалось десятикратное увеличение площади поперечного сечения белого волокна, при этом объем волокна увеличивался в 6,5 тыс. раз. Отмечается, что гиперплазия протекает более интенсивно в белых волокнах, чем в красных (Johnston, 1999). Основываясь на работах Higgins, Thorpe (1990) и Carpane, Veggetti (1981), следует отметить существование определенной сезонной цикличности в гиперплазическом росте некоторых видов рыб. Факт существования подобных сезонных циклов пополнения мышц может иметь большое значение для оптимизации производства рыбной продукции и минимизации затрат на кормление.

1.3 Химический состав мышечной ткани рыб

Основными химическими компонентами мышечной ткани рыб являются вода, белки и липиды, которые составляют около 98% от общей массы особи. Прочие компоненты, такие как углеводы, витамины и минеральные элементы, содержатся в незначительных количествах (Venugopal, Shahidi, 1996).

Химический состав мускулатуры рыб зависит от комплекса факторов, связанных с таксономической принадлежностью вида, размером, зрелостью, полом, суточной активностью, а также от условий окружающей среды (Dunajski, 1980). Наибольшие межвидовые различия определяются стадией полового развития и условиями питания (Venugopal, Shahidi, 1996).

Определение биохимического состава мускулатуры рыб важно как в аспекте изучения пищевой ценности мышечных тканей, так и для определения

физиологических особенностей различных типов мускулатуры. Первые данные о химическом составе мышечной ткани некоторых видов рыб представлены в работе Atwater (1881). В дальнейшем, химическому составу мускулатуры рыб как продукта питания было посвящено множество работ. К настоящему времени, по запросу «fish composition» база Web of Science выдает свыше 50 тыс. работ.

Большинство исследований пищевой направленности включают сведения о содержании крупных групп химических компонентов (обычно белков, жиров и витаминов) (Braekkan, 1956; Borgstrom, 1962; Bodwell, Anderson, 1986; Venugopal, Shahidi, 1996; Панов и др., 1991; Tilami, Sampels, 2018). В то же время большое число работ содержат сведения об отдельных группах веществ, например, аминокислот (Федоненко и др., 2008), минеральных элементов (Carpene et al., 1990; Albrecht-Ruiz et al., 2015; Karunarathna, Attygalle, 2009; Ashoka et al., 2011), углеводов (Wardle, 1978; Johnston, Goldspink, 1973; Силкина, 1991), жирных кислот (Kiessling, Kiessling, 1993; Aursand et al., 1994; Bae et al., 2010; Bae et al., 2011; Bae, Lim, 2012; Karlsdottir et al., 2014; Albrecht-Ruiz, Salas-Maldonado, 2015; Zhu et al., 2016) и др.

Как было отмечено в предыдущих разделах, мускулатура рыб является неоднородной, содержащей различные по структуре и физиологическим особенностям типы волокон. Рассмотрим особенности химического состава красной и белой мускулатуры более подробно:

1.3.1 Вода

Средний процент влажности скелетной мускулатуры рыб варьирует от 60% до 80% (Braekkan, 1959; Piggot, Tucker, 1990). Как правило, существует обратная зависимость между обводненностью и содержанием липидов в мускулатуре (Venugopal, Shahidi, 1996). У многих видов, особенно тех, которые содержат большое количество липидов, запасной жир, хранящийся в мышцах, при утилизации может заменяться водой (Nip, Moy, 1988; Kiessling et al., 1990). Также отмечается положительная корреляция между количеством общего белка

и количеством воды (Braekkan, 1959). У нежирных видов рыб (пикша *Melanogrammus aeglefinus* (Linnaeus, 1758), минтай *Theragra chalcogramma* (Pallas, 1814), линь *Tinca tinca* Linnaeus, 1758) эта зависимость выражена в меньшей степени (Kordyl, 1951).

O.R. Braekkan (1959) на примере шести видов костистых рыб, из различных семейств продемонстрировал более высокое содержание воды в белой мускулатуре, чем в красной. В последствии аналогичные результаты были получены для множества видов рыб, в т.ч. представителей сем. Карповые (Панов, 1982), Лососевые (Aursand et al., 1994), Скумбриевые (Mohan et al., 2008), Анчоусовые (Albrecht-Ruiz, Salas-Maldonado, 2015) и др. (Patterson et al., 1974). В целом степень обводненности белой мускулатуры на 10-20% выше, чем красной.

1.3.2 Белки

Содержание общего белка в мускулатуре большей части промысловых видов рыб находится в диапазоне от 16% до 23% (Вуков, 1983; Pigott, Tucker, 1990; Химический состав продуктов, 1977, 1987). По количеству общего белка белая мускулатура значительно превосходит красную, с разницей от 6,7 до 40,4% (Панов, 1997; Braekkan, 1959; Kiessling et al., 1990, 1991; Albrecht-Ruiz, Salas-Maldonado, 2015).

Venugopal и Shahidi (1996) в зависимости от растворимости в воде делят белки мускулатуры рыб на три основных класса – миофибриллярные, саркоплазматические и белки соединительных тканей.

По данным Chaijan et al. (2013) миофибриллярные белки составляют около 25-30% от общего количества мышечных белков. Миофибриллярные белки включают структурные, миозин и актин, и регуляторные компоненты, такие как тропомиозин, тропонин и актинин. При этом миозин составляет около 50-58% миофибриллярных белков (Venugopal, Shahidi, 1996). Миозин различных типов тканей скелетной мускулатуры имеет разные изоформы. Впервые, сравнительный анализ изоформ миозина красной и белой мускулатуры был

выполнен Syrovu et al. (1970) на примере золотой рыбки. В последствии различия между изоформами миозинов двух типов волокон были продемонстрированы у восьми видов рыб, принадлежащих к различным таксономическим группам (Rowlerson et al., 1985). Согласно полученным данным слой красных волокон содержал преимущественно миозин с двумя «медленными» легкими цепями и щелочно-лабильной АТФазной активностью, в то время как белая мускулатура содержала миозин с тремя «быстрыми» легкими цепями и обладала щелочно-стабильной АТФазной активностью.

Саркоплазматические белки, составляющие около 20-25% всех мышечных белков, обычно представлены низкомолекулярными соединениями, а именно альбуминами, миоглобином, гемоглобином, ферментами различных метаболических путей, а также протеазами. Кроме того, в саркоплазматической фракции в значительном количестве содержатся кальций-связывающие белки – парвальбумины и кальмодулины (Venugopal, Shahidi, 1996). У рыб миоглобин и гемоглобин сосредоточены преимущественно в красных мышцах (Brown, 1962; Sikorski et al., 1990; Dickson, 1996). Диапазон значений суммарного содержания миоглобина и гемоглобина в красных мышцах составляет 400-1000 мг/100 г сырой массы, в белых от 10 до 249 мг/100 г сырой массы (Dickson, 1996).

Белки соединительной ткани в основном состоят из эластина и коллагенов. Содержание коллагенов в мясе рыб варьируется в зависимости от вида, анатомического расположения, возраста, времени года и обеспеченности кормом (Lampila, 1990). Также показано, что содержание коллагена и характер его распределения в скелетной мускулатуре тесно связаны с режимами плавания рыб (Yoshinaka et al., 1988; Sato et al., 1986).

1.3.4 Углеводы

Общее количество углеводов, содержащихся в мускулатуре рыб, сравнительно невысоко и варьирует в диапазоне 0,5-10% от сырой массы мышечной ткани (Jabeen, Chaudhry, 2011, 2016). Основная доля углеводов

скелетной мускулатуры рыб приходится на гликоген и продукты его гидролиза: мальтозу, глюкозу, пируват и лактат. В небольших количествах в мускулатуре рыб также присутствуют моносахариды – рибоза и дезоксирибоза, а также комплексные полисахариды – мукополисахариды (преимущественно гексозамины) (Быкова, Белова, 1986).

Среди углеводов, входящих в состав мускулатуры рыб, следует отдельно рассмотреть лактат и гликоген, содержание которых является основным качественным показателем углеводного обмена (Силкина, 1991; Лукьяненко, 1987; Матюхин, 1973).

Гликоген накапливается в печени и мышечных волокнах и используется как красными, так и белыми волокнами в качестве источника энергии во время плавания (Johnston, Goldspink, 1973a, b). По мнению В.И. Лукьяненко (1987) гликоген необходим, прежде всего, для мгновенного запуска двигательной реакции, в то время как основным топливом при длительной работе мускулатуры являются липиды. Использование гликогена происходит, преимущественно аэробно в красной мускулатуре и, в меньшей степени, анаэробно в белой (Svendsen et al., 2015).

Лактат, образующийся в процессе анаэробного гликолиза, не является конечным продуктом метаболизма у рыб. Важной особенностью всех позвоночных животных является метаболическое использование накапливающегося в мускулатуре лактата (Лукьяненко, 1987).

Е.Н. Силкиной (1991) была оценена динамика содержания гликогена и лактата в двух типах скелетной мускулатуры у шести видов морских рыб, имеющих различную подвижность. Выявлено, что как у видов, имеющих высокую подвижность, так и у малоподвижных рыб, красные мышцы богаче гликогеном, но беднее лактатом, чем белые мышцы. В белых мышцах концентрация гликогена составляла 170-450 мг/100 г, в красных мышцах 480-3400 мг/100 г; лактата соответственно: 120-230 мг/100 г и 30-110 мг/100 г. По данным Patterson et al. (1974) красная мускулатура морской камбалы содержит в 4-8 раз больше гликогена, чем белая.

На многих видах рыб была продемонстрирована резкая убыль гликогена и увеличение концентрации молочной кислоты в различных типах мускулатуры в результате физической работы (Матюхин, 1973). Так при бросковом плавании радужной форели истощение мышечного гликогена на 50% происходит в течение 15 секунд, при этом он почти полностью переходит в лактат (Wardle, 1978). Период возвращения лактата к нормальным концентрациям составляет 30-60 минут в красных мышцах, но может занимать до 18 часов в белых мышцах (Black et al., 1961; Johnston, Goldspink, 1973a). В красных мышцах прослеживается четкая связь величины содержания углеводных субстратов с двигательной активностью. У видов рыб, обладающих специализацией в плавании: звездочета *Uranoscopus scaber* Linnaeus, 1758, скорпены *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 (бросковое плавание), ласкиря *Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758) (маневрирование) и ставриды *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868) (крейсирование) концентрация гликогена в красных мышцах в 3-7 раз выше, чем у неспециализированных видов: смариды *Spicara flexuosa* Rafinesque, 1810 и барабули *Mullus barbatus ponticus* Essipov, 1927 (Силкина, 1991).

В литературе представлены экспериментальные исследования углеводного обмена рыб в условиях голодания (Kießling et al., 1990; Johnston, Goldspink, 1973b; Patterson et al., 1974). В условиях недостаточной обеспеченности кормом снижение уровня гликогена наблюдалось как в белой, так и в красной мускулатуре. В эксперименте с *Pleuronectes platessa* в условиях голодания разной длительности количество гликогена в белой мускулатуре сократилось в 4 раза, в то время как в красной – в 2 раза (Johnston, Goldspink, 1973b; Patterson et al., 1974). У неполовозрелых особей форели наблюдали увеличение содержания гликогена в двух типах мускулатуры на начальных этапах голодания (до 2-х мес.), после чего на протяжении 60-90 суток отмечали снижение его количества (Kießling et al., 1990).

Высокий уровень анаэробного гликолиза в мышечной ткани и специфичные механизмы утилизации лактата в значительной степени

определяют устойчивость рыб к недостатку кислорода (Johnston, 1975, 1977; Bernard, 1985; Van den Thillart et al., 1976). При недостаточном обеспечении тканей кислородом гликоген служит первичным источником энергии (Hochachka, 1972). По данным Johnston (1977) запасы гликогена в мышечной ткани форели при 60 минутной гипоксии истощались на 70-85% как в красных, так и в белых мышцах. В то же время у золотых рыбок истощались лишь запасы гликогена красных мышц (Van den Thillart et al., 1980).

1.3.5 Липиды и жирные кислоты

Среди многообразия функций липидов в живых организмах, включая рыб, в числе основных выделяют структурную, энергетическую и регуляторную (Дятловицкая, Безуглов, 1998). При этом отдельные группы липидов в организме рыб, как правило, выполняют несколько функций, каждая из которых обусловлена особенностями метаболизма и факторами среды (Sargent et al., 2003).

Доля общих липидов в филе рыб колеблется от 0,5 до 45% сырой массы мышечной ткани (Shewfelt, 1981; Venugopal, Shahidi, 1993; Ackman, 1994; Kołakowska, 2015). Martin & Flick (1990) в зависимости от количества липидов в тканях делят рыб на три категории: нежирные, среднежирные и жирные. Мышцы нежирных видов содержат менее 5% липидов (например, представители сем. тресковых Gadidae, палтусовые Pleuronectidae, карповые Cyprinidae), рыб со средним или умеренным содержанием жира – 5-10% (сем. кефалевые Mugilidae, некоторые скумбриевые Scombridae), а жирных рыб – более 10% (большая часть скумбриевых, лососевые Salmonidae, сельдевые Clupeidae). Количество общих липидов в мускулатуре различных видов рыб в значительной степени зависит от комплекса биотических и абиотических факторов, в т.ч. сезона года, качественного и количественного состава пищи, температуры воды, pH, солености, пола рыбы, возраста рыбы и др. (Shewfelt, 1981; Moradi et al., 2011; Kołakowska, 2015).

Различия в количестве общих липидов красной и белой мускулатуры напрямую связаны с особенностями морфологии и метаболизма данных типов мышечной ткани. В красной мускулатуре содержание общих липидов значительно выше, чем в белой. Это обусловлено главным образом тем, что липиды являются основным источником энергии для волокон красной мускулатуры (Shewfelt, 1981). Показано, что большинство видов жирных рыб (сельди, макрель) имеют развитую красную мускулатуру, в то время как у нежирных видов красная мускулатура выражена в меньшей степени (Moradi et al., 2011).

В соответствии с химическим строением традиционно выделяют три группы липидов: простые, сложные липиды и оксипирины (Васьковский, 1997). Сложные липиды на основании функциональной организации подразделяются на структурные (полярные) и запасные (нейтральные) (Васьковский, 1997; Нельсон, Кокс, 2017). Полярные липиды представлены у рыб тремя основными группами: фосфолипидами (ФЛ), гликолипидами (ГЛ) и стеринами (Tocher, 2003). Среди запасных липидов, содержащихся в мускулатуре рыб, выделяют триацилглицерины (ТАГ) и, в меньшей степени, воска.

В целом соотношение полярных и нейтральных липидов в мускулатуре рыб в значительной степени коррелирует с содержанием общих липидов (Moradi et al., 2011). В частности, у жирных и среднежирных рыб большую часть липидной фракции составляют запасные липиды, в то время как у маложирных рыб преобладают структурные липиды. Соотношение двух групп липидов в мускулатуре также меняется под влиянием таких факторов как стадия репродуктивного цикла, пол, возраст, а также внешних - температура воды, состав корма и др. (Mourente et al., 2001; Pettersson, 2009; Moradi et al., 2011).

Фосфолипиды (ФЛ) – основные полярные липиды у рыб. Главная функция ФЛ – структурная, поскольку они являются основным компонентом мембран животных клеток (Васьковский, 1997; Нельсон, Кокс, 2017; Tocher et al., 2008). Основная масса ФЛ мышечной ткани рыб представлена фосфатидилхолином и фосфатидилэтаноламином. Прочие группы соединений, содержащиеся в

фосфолипидной фракции, включают сфингомиелин, фосфатидилинозитол, фосфатидилсерин, кардиолипин, фосфатидную кислоту и лизофосфатидилхолин (Henderson, Tocher, 1987; Shewfelt, 1981; Tocher et al., 2008). Содержание фосфолипидов в мышечной ткани рыб варьируется в пределах от 1 до 95% от количества общих липидов (Takama et al., 1994; Drazen, 2007; Moradi et al., 2011). На многих морских и пресноводных видах рыб было продемонстрировано обратное соотношение между содержанием общих липидов и долей ФЛ от общего количества липидов (Ackman, 1994; Drazen, 2007; Moradi et al., 2011).

Для ряда рыб были продемонстрированы значительные различия между содержанием ФЛ в красной и белой мускулатуре рыб (Clarke et al., 1984). Так, в процентном отношении доля ФЛ выше в красной мускулатуре атлантической трески, хамсы *Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1759, черноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868) и атлантической скумбрии *Scomber scombrus* (Linnaeus, 1758), в то время как у белого чукучана *Catostomus commersoni* (Lacepede, 1803), японской скумбрии *Scomber japonicus* (Houttuyn, 1782) и некоторых лососевых рыб содержание ФЛ выше в белой мускулатуре (Bligh, Scott, 1966; Ackman, Eaton, 1971; Lisovskaya, 1973; Mai, Kinsella, 1979; Clarke et al., 1984; Kozlova, 1998; Pettersson, 2009; Bae, Lim, 2012).

Причины различий в количестве фосфолипидов между двумя основными типами осевой мускулатуры в настоящее время неясны. Shewfelt (1981) предполагает, что более высокое содержание ФЛ в красной мускулатуре обусловлено большим числом митохондрий в составе данного типа тканей по сравнению с белой, однако, не учитывает варианты с преобладанием ФЛ в белой мускулатуре.

Имеются также сведения о различиях в качественном составе ФЛ в красной и белой мышечной ткани. Так у большинства видов рыб концентрация фосфатидилхолина в белой мускулатуре в полтора раза выше, чем в красной, тогда как сфингомиелин, фосфатидилсерин, фосфатидилинозитол, лизофосфатидилхолин и кардиолипин преобладают в составе красной

мускулатуры (Bligh, Scott, 1966; Mai, Kinsella, 1979; Shewfelt et al., 1981; Venugopal, Shahidi, 1993; Kozlova, 1998; Mourente et al., 2002).

В мускулатуре рыб гликолипиды (ГЛ) в среднем составляют 10-20% от общего количества липидов (Swapna, 2010) и лишь у некоторых представителей данная величина может превышать 30% (Narayan et al., 2012). Сведения о распределении ГЛ в основных типах скелетной мускулатуры крайне скудны. На примере японской скумбрии показано большее содержание данного класса липидов в красной мышечной ткани (Bae & Lim, 2012). Стерины, представляющие собой стероидные спирты, являются неотъемлемой составляющей клеточных мембран гидробионтов (Ackman, 1994). Кроме того, стерины служат предшественниками разнообразных продуктов, обладающих специфической биологической активностью (Нельсон, Кокс, 2017). В организме рыб стерины могут существовать в свободном либо в этерифицированном виде (Sargent, 2003; Tocher, 2003).

Наиболее распространенным липидом данной группы в мускулатуре рыб является холестерин и его эфиры (Kořakowska, 2015). Содержание холестерина в филе рыб находится в диапазоне 20-60 мг/100 г сырой массы (Venugopal, Shahidi, 1998; Aursand, 1994; Kořakowska, 2015). Доля прочих стеринов в мышечной ткани рыб, обитающих в естественной среде, как правило незначительна. Однако в связи с ростом аквакультуры гидробионтов, в последние годы также уделяется внимание содержанию в мышцах рыб стеринов растительного происхождения, поступающих в организм с искусственными кормами (Pettersson, 2009).

Имеющаяся информация о различиях содержания стеринов в двух типах осевой мускулатуры рыб противоречива. В частности, близкие значения содержания холестерина и его эфиров в красной и белой мускулатуре отмечены у семги (Aursand et al., 1994); преобладание в белой мускулатуре характерно для нототениевых (Clarke et al., 1984) и коттоидных рыб (Kozlova, 1998), а также белого чукучана (Mai, Kinsella, 1979) и радужной форели (Pettersson, 2009); в красной мускулатуре стерины преобладали у трески (Bligh, Scott, 1966) и пеляди (Storozhok, Storozhok, 1985). Учитывая тот факт, что значительное количество

стеринов содержится в сыворотке крови рыб (Henderson, Tocher, 1987), Clarke et al. (1984) высказывают мнение, что подобный разброс в количестве стеринов может быть связан с излишками крови в образцах мышечной ткани. Кроме того, Mourente et al. (2001) было отмечено, что распределение стеринов между красной и белой мускулатурой может варьировать в зависимости от стадии зрелости гонад.

Триацилглицерины являются основной формой запасания энергии в организме рыб (Tocher, 2003). В мускулатуре содержание ТАГ закономерно возрастает с увеличением жирности рыбы и может достигать 92% от общих липидов (Venugopal, Shahidi, 1996; Drazen, 2007).

Красная мускулатура рыб обычно содержит больше ТАГ, чем белая, что обусловлено энергетической функцией данного класса липидов в красных волокнах, в то время как для белых первичным источником энергии служит гликоген (Shewfelt, 1982). Различия в количестве ТАГ между красной и белой мускулатурой были представлены в многочисленных работах, посвященных липидному составу рыб различных таксономических групп (Ackman, Eaton, 1971; Lisovskaya, 1973; Mai, Kinsella, 1979; Haug et al., 1988; Aursand, 1994; Kozlova, 1998; Mourente et al., 2001; Pettersson, 2009). Однако следует отметить, что у некоторых холодноводных рыб (например, антарктический клыкач *Dissostichus mawsoni* Norman, 1937) наличие межмышечных липидов среди волокон белой мускулатуры может увеличивать относительное количество ТАГ до уровня, близкого к красным мышцам (Clarke et al., 1984).

В организмах гидробионтов воска, помимо источника метаболического топлива, также выступают в роли водоотталкивающих и изолирующих веществ (Смирнов, 2019). В наибольших количествах этот класс липидов содержится у некоторых представителей арктического зоопланктона, прежде всего у каланоидных веслоногих и эвфаузиид, которые в свою очередь являются ценными кормовыми объектами для ихтиофауны арктической и антарктической зон (Tocher, 2003). В связи с этим, эфиры восков были обнаружены в значительном количестве мышечной ткани некоторых морских видов рыб

(Sargent et al., 1979). Имеющиеся в настоящее время сведения показали отсутствие значимых различий в распределении эфиров восков в красной и белой мускулатуре (Mourente et al., 2002; Saito et al., 2005).

Важнейшим структурным компонентом сложных липидов, таких как ФЛ, ГЛ, ТАГ, воска, эфиры стеринов, являются жирные кислоты (Васьковский, 1997). В организме рыб ЖК могут присутствовать и в свободном виде. Однако большая часть ЖК, играющих важную роль в различных метаболических и физиологических процессах в организме гидробионтов, присутствует именно в составе сложных липидов (Tocher, 2003).

В гидробиологических исследованиях для обозначения ЖК используют номенклатурные названия и краткие цифровые обозначения, в которых указывается число атомов углерода, далее через двоеточие приводится число двойных связей. Затем, после буквы n или символа ω , указывается номер углеродного атома, при котором находится ближайшая к метильной группе двойная связь (n-9) (Нельсон, Кокс, 2017).

Длина углеродной цепи ЖК, присутствующих в организмах рыб, обычно варьируется от 12 до 24 атомов углерода. В зависимости от наличия и количества двойных связей в цепи выделяют насыщенные (НЖК), моноеновые или мононенасыщенные (МНЖК) и полиеновые или полиненасыщенные (ПНЖК) жирные кислоты. Большинство ПНЖК в соответствии с положением двойной связи от метильного конца молекулы относятся к типу n-6 или n-3 соединений (Нельсон, Кокс, 2017).

Изучению содержания жирных кислот (ЖК) мускулатуры рыб в настоящее время уделяется большое внимание (Glencross, 2009; Gladyshev et al., 2013; Tocher, 2015; Сущик, 2008; Гладышев, 2012). Известно, что мышечная ткань рыб – это важнейший источник длинноцепочечных полиненасыщенных n-3 жирных кислот в рационе человека и животных (Gladyshev et al., 2013). Многолетние эпидемиологические исследования и клинические испытания указывают на то, что наличие в диете достаточных уровней содержания эйкозапентаеновой (20:5n-3, ЭПК) и докозагексаеновой (22:6n-3, ДГК) кислоты значительно снижают риск

появления многих сердечно-сосудистых и неврологических заболеваний и метаболических нарушений (Plourde, Cunnane, 2007; Casula et al., 2013).

Количественный и качественный состав ЖК мышечной ткани рыб варьирует в значительной степени в зависимости от таксономической принадлежности вида, стадии онтогенеза и условий его обитания (Chuang et al., 2012; Vasconi et al., 2015; Gribble et al., 2016). Обычно основными кислотами в составе мышечной ткани рыб выступают пальмитиновая (16:0), олеиновая (18:1n-9), ЭПК и ДГК (Moradi et al., 2011). При этом содержание ЖК на единицу массы, в том числе и диетически ценных ЭПК и ДГК, у разных видов и популяций рыб могут отличаться более чем на два порядка (Gladyshev et al., 2013). Отмечается, что высокое содержание ЭПК и ДГК в мышцах рыб может являться метаболической адаптацией для быстрого непрерывного плавания (Gladyshev et al., 2018).

Значительные различия в составе ЖК существуют также между двумя основными типами скелетной мускулатуры рыб (Shewfelt, 1981). Среди характерных отличий в первую очередь следует отметить более высокое содержание ЖК в красной мускулатуре, поскольку основная часть энергии, необходимой для работы данного типа мышечной ткани, образуется в ходе β -окисления ЖК в митохондриях и пероксисомах (Kiessling, Kiessling, 1993; Fjermestad et al., 2000; Frøyland et al., 2000). Данная закономерность прослеживается у большинства исследованных в настоящее время видов рыб вне зависимости от жирности (Mai, Kinsella, 1979; Storozhok, Storozhok, 1985; Albrecht-Ruiz, Salas-Maldonado, 2015; Sohn et al., 2005). При этом различия в содержании ЖК между красными и белыми мышцами рыб могут достигать 1-2 порядков (например, Sohn et al., 2005).

Kiessling & Kiessling (1993) на основании скоростей окисления ЖК, используемых в производстве энергии, и предшественников незаменимых жирных кислот в красной мускулатуре радужной форели, делают вывод об избирательности утилизации ЖК данным типом мускулатуры. Ряд экспериментальных исследований демонстрирует, что красная мускулатура

является основным потребителем НЖК в ходе плавания, в то время как белая использует преимущественно МНЖК (Xie et al., 2001, Zhu et al., 2016).

Процентное содержание ПНЖК в красной и белой мускулатуре в значительной степени различается и, вероятно, напрямую не связано с метаболическими особенностями двух типов мышц (Bae et al., 2010; Bae et al., 2011; Bae, Lim, 2012; Karlsdottir et al., 2014). Так, общее содержание ПНЖК было выше в красных мышцах сайды *Pollachius virens* (Linnaeus, 1758), желтохвоста *Seriola quinqueradiata* Temminck & Schlegel, 1845, японской и австралийской скумбрий (Bae et al., 2010; Bae et al., 2011; Bae, Lim, 2012; Karlsdottir et al., 2014), в то время как у новозеландского макруронуса *Macruronus novozelandiae* (Hector, 1871) и белого чукучана – в белой (Karlsdottir et al., 2014; Mai, Kinsella, 1979).

Однако, многочисленные авторы указывают на различия в содержании в двух типах осевой мускулатуры диетологически ценных ПНЖК – ЭПК и ДГК (Albrecht-Ruiz, Salas-Maldonado, 2015; Zhu et al., 2016; Murase, Saito, 1996; Ackman, Eaton, 1971; Dulavik et al., 1998; Sohn et al., 2005; Pettersson, 2009; Bae et al., 2011; Bae, Lim, 2012). Так, процентное содержание ЭПК и ДГК от суммы ЖК в белой мышечной ткани обычно превышает значения данного показателя для красной мускулатуры, либо имеет близкие значения (Albrecht-Ruiz, Salas-Maldonado, 2015; Zhu et al., 2016; Murase, Saito, 1996; Ackman, Eaton, 1971; Dulavik et al., 1998; Pettersson, 2009). Однако в пересчете на абсолютное количество ЖК на единицу сырой массы мышечной ткани содержание ценных диетических жирных кислот в красной мускулатуре значительно выше (Aursand, 1994; Albrecht-Ruiz, Salas-Maldonado, 2015; Sohn et al., 2005; Bae et al., 2010; Bae et al., 2011; Bae, Lim, 2012).

Наряду с ЖК-составом общих липидов, имеются сведения и о ЖК-составе нейтральных и полярных липидов двух типов мышц (Mai, Kinsella, 1979; Haug et al., 1988; Ackman et al., 1991; Bae, Lim, 2012).

Жирнокислотный состав полярных липидов белых мышц в отличие от красных характеризовался преобладанием кислот 18:3n-3, 18:1n-9 и более низкими уровнями – 18:4n-3, 20:3 (Haug et al., 1988). В составе ЖК фосфолипидов

белых мышц присутствовало больше ненасыщенных жирных кислот, чем в фосфолипидах красных мышц (Shewfelt, 1981; Venugopal, Shahidi, 1996; Bae, Lim, 2012). В работе Shewfelt (1981) различия в степени насыщенности ЖК фосфолипидов были обусловлены, прежде всего, более высокими уровнями ДГК и более низкими уровнями олеиновой кислоты в ФЛ белой мускулатуры, по сравнению с красными мышцами. Кроме того, фосфолипиды белой мускулатуры характеризовались более высоким содержанием пальмитиновой кислоты, но более низкими 18:0, 20:1n-9 и 18:2n-6 (Mai, Kinsella, 1979; Bae, Lim, 2012).

Нейтральные липиды в целом демонстрируют более высокие процентные доли 16:0, 18:1n-9, 18:1n-7, общих МНЖК и более низкие доли 22:0, 24:0 и 22:6n-3 в белой мышечной ткани (Naug et al., 1988; Bae, Lim, 2012). В белых мышцах в составе гликолипидов отмечено большее содержание кислот 18:1n-9 и 20:1n-9 (Bae, Lim, 2012). Отмечается, что большинство видов рыб характеризуются сходным составом ЖК триацилглицеринов в белой и красной мускулатуре (Mai, Kinsella, 1979; Shewfelt, 1981; Venugopal, Shahidi, 1996; Saito et al., 2005; Bae, Lim, 2012). В то же время в литературе описан и ряд исключений: Smida et al. (2014) отметили большее количество ПНЖК в составе ТАГ красной мускулатуры рыбы-меч *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758; Ackman et al. (1991) выявили большее содержание ЭПК, но меньшее содержание ДГК в ТАГ красной мускулатуры атлантической скумбрии, в сравнении с белой мышечной тканью.

Таким образом, следует отметить, что определение и сравнительный анализ жирнокислотных профилей красной и белой мускулатуры различных видов рыб требует детального подхода, учитывающего поведенческие особенности рыбы, общую жирность, долю ЖК в составе различных липидных групп, а также метаболическую активность этих мышечных тканей.

Липидный и жирнокислотный состав рыб водных объектов Сибири в настоящее время изучен достаточно широко. Установлены жирнокислотные профили мускулатуры сибирского хариуса (Sushchik et al., 2007), сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* (Valenciennes, 1848), гольца-пучеглазки *Salvelinus alpinus complex*, сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788), чира

Coregonus nasus (Pallas, 1776), боганидской палии *Salvelinus boganidae* Berg, 1926 (Гладышев и др., 2017), щуки, окуня, сибирской плотвы, леща (Sushchik et al., 2017), карася (Rogozin et al., 2011) и др. (Gladyshev et al., 2017). На примере данных представителей ихтиофауны продемонстрирована зависимость состава жирных кислот мышечной ткани от температуры (Гладышев и др., 2017), полового состава и стадии репродуктивного цикла (Рудченко, Яблоков, 2018), трофических (Гладышев и др., 2017), сезонных (Sushchik et al., 2017) и других факторов (Gladyshev et al., 2018).

Тем не менее, оценка ЖК-состава мышечной ткани в приведенных работах основывается главным образом на составе белой мускулатуры. Сведения о липидном составе красной мускулатуры рыб, населяющих водные объекты Сибири, в настоящее время отсутствуют. Учитывая тот факт, что процентное содержание красной мускулатуры по отношению к общей массе у некоторых видов рыб может достигать значительной величины (Greer-Walker, Pull, 1975), часть ценных ЖК (прежде всего ЭПК и ДГК), содержащихся в филе рыб, при стандартном анализе может быть недооценена.

1.3.6 Макро- и микроэлементы

В органах и тканях рыб содержится небольшое количество минеральных элементов, но большинство из них являются важными питательными веществами, представляя собой компоненты ферментативных и метаболических систем, способствующих росту и нормальной жизнедеятельности особи (Watanabe et al., 1997; Lall, 2002).

В настоящее время к эссенциальным, или биологически важным для рыб, как и для других организмов, компонентам относят макроэлементы (P, S, K, Na, Ca, Mg) и микроэлементы (Fe, Cu, Zn, Mn, Ni, Co, Mo, Cr, V, Se) (Wood et al., 2012a; Wood et al., 2012b). Дефицит этих минеральных элементов вызывает множественные нарушения в функционировании органов и тканей рыб (Shulman, 1974; Mills, 1980; Watanabe et al., 1997; Lall, 2002; Lall, Lewis-McCrea, 2007). К

неэссенциальным элементам относятся Ag, Al, Hg, As, Sr, U, Pb и Cd (Wood et al., 2012a; Wood et al., 2012b). Роль остальных элементов, включая Li, Ti, до конца не определена (Peña-Icart et al., 2017).

Среди микроэлементов в отдельную группу стоит выделить тяжелые металлы, т.е. элементы, обладающие атомной массой свыше 50 атомных единиц: Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, Mo, Cd, Hg, Pb, и др. (Водяницкий, 2008). Важную роль в категорировании тяжелых металлов играют их высокая токсичность для живых организмов в относительно низких концентрациях, а также способность к биоаккумуляции и биомагнификации (Мур, Рамамурти, 1987).

Содержание макро- и микроэлементов в органах и тканях рыб зависит от физиологической роли, а также от их концентрации во внешней для организма среде (Bury, Grosell, 2003). Исследования динамики содержания макро- и микроэлементов в органах и тканях рыб демонстрируют наличие избирательности депонирования химических элементов (Перевозников, Богданова, 1999; Голованова, 2008). Наиболее высокие концентрации металлов, как правило, наблюдаются в органах, контактирующих с водой – кожа, чешуя, жабры, а также в некоторых внутренних органах и тканях (печень, почки), где они обусловлены биологической потребностью вида (Моисеенко, 2015). В этой связи, следует отметить, что элементный состав рыб является одним из направлений биологического мониторинга микроэлементов и оценки направленности круговорота вещества и энергии в водных экосистемах (Никаноров и др., 1991; Попов и др., 2002).

Начиная с первой половины XX века, накоплен значительный объем данных об аккумуляции, утилизации и биологической роли различных химических элементов в морских и пресноводных рыбах (Peterson, Elvehjem, 1928; Fujikawa, Naganuma, 1936; Thurston, MacMaster 1960; Goldberg, 1962; Виноградов, 2001; Попов и др., 2002). Актуальные данные представлены в обзорных работах (Venugopal, Shahidi, 1996; Bury, Grosell, 2003; Голованова, 2008; Bosch et al., 2016).

Содержание различных химических элементов (прежде всего тяжелых металлов) хорошо изучено и в рыбах, населяющих водные объекты Сибири (Allen-Gil et al., 2003; Попов и др., 2002; Леонова, 2004; Попов, Андросова, 2008; Анищенко и др. 2010; Красноярское водохранилище..., 2008). Однако в выполненных исследованиях мускулатура не дифференцировалась, либо рассматривалась исключительно на примере белой мышечной ткани (Чупров, Долгих, 1985; Гнедов, 2010; Попов и др., 2002; Красноярское водохранилище..., 2008).

Особенности различных типов скелетной мускулатуры отражаются в их минеральном составе. Впервые различия в химическом составе между красной и белой мускулатурой (на примере Fe) были отмечены в работе Peterson и Elvehjem (1928). Анализ элементного состава дифференцированных тканей скелетной мускулатуры был проведен в 30-е годы XX века А.П. Виноградовым (по Виноградов, 2001) и Fugikawa, Naganuma (1936). Подобные исследования были продолжены в 60-е гг. (Thurston, MacMaster, 1960, Лисовская, Петкевич, 1968, Goldberg, 1962). К настоящему времени получены данные о различиях в элементном составе красных и белых мышц для многих морских видов рыб, составляющих основу мирового промысла (например, Carpene et al., 1990; Albrecht-Ruiz et al., 2015; Karunarathna, Attygalle, 2009; Ashoka et al., 2011). Пресноводные и проходные рыбы в этом отношении изучены слабо. Так, имеются сведения о составе мускулатуры клариевого сома *Clarias macrocephalus* и черного конгрио *Genypterus blacodes* (Chaijan et al., 2013; Ashoka et al., 2011), ряда пресноводных видов рыб, выращенных в условиях аквакультуры (Carpene et al., 1990; Carpene et al., 1998). Сведения об элементном составе розовых и прочих малых групп мышечных волокон в настоящее время отсутствуют.

Данные о распределении макроэлементов (S, P, Na, K, Ca, Mg) в красных и белых мышцах известны только для морских рыб. Для большей части изученных рыб достоверные различия по этим элементам выявлены не были (Thurston, MacMaster, 1960; Joseph, 1967; Ashoka et al., 2011). Вместе с тем, для каждого из указанных элементов обнаруживались исключения, но преобладание того или

иногo элемента наблюдалось как в красной, так и в белой мускулатуре (Goldberg, 1962; Karunarathna, Attygalle, 2009; Albrecht-Ruiz et al., 2015).

В отношении распределения микроэлементов в двух типах скелетной мускулатуры рыб, основная масса работ сосредоточена на определении содержания Fe, Cu, Zn (Nicolaus et al., 2016; Лисовская, Петкевич, 1968; Goldberg, 1962; Ebrahimzadeh et al., 2011; Carpena et al., 1998), а также Hg, Sr, Pb (Ashoka et al., 2011; Nicolaus et al., 2016; Bosch et al., 2016; Khoshnamvand et al., 2013). Немногочисленные данные имеются и по Cd, Ni, Li и другим металлам (Ebrahimzadeh et al., 2011; Ashoka et al., 2011).

Основные наблюдаемые различия заключаются в преобладании в красной мускулатуре Fe, Cu и Zn. Повышенное содержание этих металлов объясняется, главным образом, особенностями функционирования красной мускулатуры рыб, а именно, преобладанием аэробных окислительных процессов, интенсивной васкуляризацией, высоким содержанием миоглобина (Undeland et al., 1998; Moyle, Cech, 2004; Ashoka et al., 2011; Chaijan et al., 2013).

Определенный интерес вызывает сравнительный анализ химического состава морских и пресноводных рыб. Очевидно, что закономерности распределения металлов по типам мышечных тканей, выявленные для морских рыб, невозможно полностью интерполировать на пресноводные виды в связи с различиями в осморегуляторных процессах, а также в содержании минеральных солей в окружающей среде (Bury, Grosell, 2003; Bury et al., 2006; Мур, Рамамурти, 1987). Ряд работ указывает на различия в содержании некоторых макро- (Ca, Na), а также микроэлементов (Fe, Zn, Cd, Hg и др.) в мускулатуре полупроходных и пресноводных видов рыб (Патин, Морозов, 1981; Марченко и др., 2010; Cheung et al., 2008).

Как было отмечено ранее, имеющиеся в литературе данные о различиях в содержании химических элементов в красной и белой мускулатуре рыб основываются преимущественно на морских представителях (Karunarathna, Attygalle, 2009; Carpena et al., 1990; Undeland et al., 1998; Goldberg, 1962; Лисовская, Петкевич, 1968). При этом существующие данные о различии в

химическом составе мускулатуры рыб пресных и соленых вод основываются, главным образом, на изучении белой мышечной ткани, либо на миотомальной мускулатуре в целом. В этой связи, сравнительные исследования содержания металлов в красных и белых мышцах пресноводных рыб могут послужить важным дополнением, необходимым понимания процесса функционирования мышечной системы в целом.

1.4 Распределение рыб в водных объектах Сибири и особенности их локомоции

1.4.1 Общие сведения о локомоции рыб

Перемещение рыб в водной среде, т.е. их локомоторная функция, представляет собой сложный динамический процесс, который зависит от формы тела, его сгибаемости, работы плавников (Алеев, 1963; Протасов, Старосельская, 1978; Sagnes, Statzner, 2009). Изучение особенностей перемещения рыб имеет большое значение для понимания закономерностей их индивидуального развития, филогении, а также адаптаций к условиям среды обитания.

Начало изучения механизма движения рыб относится к концу XIX – началу XX веков (Amans, 1888; Gregory, 1913, 1928; Houssay, 1909). В этот период проведены обширные исследования, посвященные воздействию потока воды на рыб с различной формой тела, определены наилучшие гидродинамические профили. В дальнейшем изучение движения рыб было продолжено (Gray, 1953, 1957; Gero, 1952; Алеев, 1963; Козлов, 1970; Комаров, 1971; Протасов, Старосельская, 1978; Greenway, 1965; Павлов, Сабуренков, 1974; Лупандин, Павлов, 1996; Drucker, Lauder, 2000; Павлов, Скоробогатов, 2014 и др.).

Локомоторную функцию рыб исследуют как с помощью наблюдений в естественной среде, так и с применением экспериментальных гидродинамических и оптомоторных установок (Матюхин и др., 1970). Наблюдения, включая фото- и видеосъемку, можно получить сведения о

двигательном поведении рыб в конкретном водном объекте (Яржомбек, 2016). Экспериментальные исследования, в свою очередь, позволяют изучить поведенческие и физиологические ответы на изменения скорости водного потока, а также ряда других абиотических и биотических факторов (освещенность, температура, прозрачность, наличие убежища, присутствие хищника, голодание, гипоксия и др.) (Beamish, 1966; Vainbridge, 1960; Павлов, 1970, 1979; Касумян и др., 2003).

Большое число исследований направлено на выявление зависимостей между формой тела рыбы и особенностями локомоции (Lindsey, 1978). Классификации типов плавания по форме тела и расположению плавников были предложены в работах (Breder, 1926, Vainbridge, 1961; Marshall, 1971; Webb, 1975; Lindsey, 1978; Sfakiotakis et al., 1999). В зависимости от формы тела и хвостового плавника выделены два крайних типа: ангиллоформный и острациформный (Breder, 1926; Vainbridge, 1961; Webb, 1975; Keenleyside, 2012) Также выделяют промежуточные типы: субкарангиформный, карангиформный и тунниформный (Lindsey, 1978; Keenleyside, 2012).

Ангиллоформный (*anguilliform*) тип. Представляет собой волнообразный способ плавания, при котором большая часть или вся длина тела участвуют в локомоторном акте. Амплитуда ундуляционной волны относительно велика по всему телу и увеличивается от головы к хвосту. Тело длинное, может быть почти цилиндрическим в передней части и немного сжатым с боков в хвостовом отделе. Хвостовой плавник часто небольшой или даже отсутствует. Данный тип локомоции характерен для представителей семейств *Anguillidae*, *Siluridae*, *Cepolidae*, *Regalecidae*, *Pleuronectidae*.

Субкарангиформный (*subcarangiform*) тип. Движения тела в целом аналогичны ангиллоформному типу, но амплитуда волнообразных движений из стороны в сторону незначительна в передней части тела и значительно увеличивается только в последней трети тела. Типичными представителями, использующими данный тип локомоции, являются представители семейств *Cyprinidae*, *Salmonidae*, *Esocidae* и *Gadidae*.

Карангиформный (carangiform) тип. Волнообразные движения ограничены последней третью длины тела, а тяга обеспечивается довольно жестким хвостом. Карангиформное плавание быстрее и, вероятно, эффективнее чем ангиллоформное, так как увеличивается амплитуда биения хвоста, при меньших затратах энергии на сопротивление турбулентным завихрениям (Lighthill, 1969). Данный тип характерен, прежде всего, для представителей семейства Carangidae.

Тунниформный (tunniform) тип. У тунниформных видов рыб локомоторная тяга создается за счет движения жесткого хвостового плавника на узком хвостовом стебле. Ундуляционная волна длинная, а ее амплитуда широкая. Тело в передней части почти круглое и хорошо обтекаемое. Массивное тело, узкий хвостовой стебель и широкий размах лопастей хвостового плавника минимизируют потери на движения, несмотря на интенсивные биения хвоста. Данный тип плавания характерен для большей части скумбриевых (рр. *Thunnus*, *Euthynnus*, *Acanthocybium*), являющихся наилучшими пловцами среди костистых рыб.

Острациформный (ostraciiform) тип. Тело рыб неспособно к изгибу в латеральном направлении. Движение при данном типе плавания осуществляется за счет маятникообразных колебаний хвоста. Движение создается почти одновременным сокращением всех миомеров, на каждой стороне поочередно. Форма тела варьирует у различных таксономических групп, но во всех случаях плохо обтекаема. Такой тип плавания характерен для рыб семейств Ostraciidae, Trichiuridae, не способных к развитию высоких скоростей.

Кроме того, описано еще несколько типов локомоции, основанных на положении и участии в локомоторном акте грудных и брюшных плавников, такие как амииформный (amiiform), гимнотиформный (gymnotiform), баллистиформный (balistiform), раджиформный (ragiform), диодонтиформный (diodontiform) и лабриформный (labriform) типы (Lindsey, 1978; Sfakiotakis et al., 1999).

Необходимо отметить, что у многих видов рыб тип локомоции может меняться в процессе онтогенеза (Алеев, 1963). Например, Webb (1975) отмечает, что личинки сельди *Clupea harengus* характеризуются ангиллоформным типом

плавания, в то время как для половозрелых особей характерен карангиформный тип. Различные типы плавания могут использоваться и в зависимости от экологических и поведенческих причин, например, при нерестовых миграциях, охоте, укрытии от хищника и др. (Павлов, 1979).

Важным фактором, определяющим скорость плавания рыбы, является обтекаемость тела. В.Р. Протасов и А.Г. Старосельская (1978) выделили два направления в формировании строения тела, благоприятствующих обтеканию. Для первого направления характерна форма тела, при которой участок с наибольшей высотой тела отнесен далеко назад. Подобное строение тела эффективно при совершении стремительных движений и присуще хищникам броскового типа (например, щуке). Второе направление связано с формированием большого каудального удлинения, способствующего сохранению безотрывного обтекания тела потоком. Такая форма тела характерна для представителей семейств *Acipenseridae*, *Gadidae*, а также большинства пелагических видов рыб.

Очевидно, что скорость плавания не является постоянной величиной (Сабуренков и др., 1967; Матюхин, 1973; Павлов, 1979). Д.С. Павлов (1979) предложил зависимость между скоростью и длительностью движения рыб, представляющую плавательную способность рыб как непрерывную кривую, звеньями которой являются бросковые, максимальные и крейсерские скорости. Необходимо указать, что скорость плавания рыб обычно выражается в длинах тела в секунду (L/сек), а не в см/сек, как для большинства позвоночных (Карамушко, 2007). Данная особенность обусловлена тем фактом, что скорости плавания, выраженные в L/сек, не изменяются с увеличением длины тела рыбы, однако достоверно увеличиваются ($r = 0,73$), если выражены в см/сек (Vjornsson, 1993).

В зависимости от продолжительности плавания рыб обычно выделяют следующие виды скоростей (Павлов, 1979).

Бросковая скорость развивается рыбами на непродолжительное время. Bainbridge (1958) была предложена длительность поддержания данной скорости

в течение 1 сек. Ряд исследователей использовали другие периоды, от доли секунды до 60 секунд (Gray, 1953; Yuen, 1966; Brawn, 1960). Рыбы развивают бросковую скорость при испуге, мобилизационно-панических реакциях, погоне за жертвой, при преодолении перекатов, водопадов (Павлов, 1979).

Максимальная скорость представляет собой промежуточное звено между бросковой и крейсерской скоростями. Данных скоростей рыбы придерживаются при совершении миграций, преодолении стремнин рек, охоте. У активных пловцов максимальные скорости плавания составляют около 10 длин тела в секунду (Павлов, 1979).

Крейсерская скорость развивается рыбами при совершении продолжительных миграций, удержании на течении или при стайном движении. Во многих исследованиях эта скорость определялась для временных промежутков от десятков минут до нескольких часов (Brett et al., 1958; Kutty, 1968). Для большинства видов рыб крейсерские скорости лежат в диапазоне от 1 до 4 L/сек (Радаков, Протасов, 1964; Blaxter, 1967).

Исследователи также выделяют максимально доступные, критические, оптимальные, предпочитаемые и другие виды скоростей движения рыб (Павлов, 1979; Vainbridge, 1958; Blaxter, 1967; Радаков, Протасов, 1964; Коротков, 1998; Яржомбек, 2013).

Работы, посвященные изучению скоростей костистых рыб, охватывают широкий перечень видов, принадлежащих к различным таксономическим и экологическим группам. В равной степени освещены скорости плавания как морских (Beamish, 1966; Blaxter, Dickson, 1959; Комаров, 1971; Коротков, 1998; He, 1993; Ware, 1975), так и пресноводных видов рыб (Blaxter, Dickson, 1959; Fricke et al., 1987; Jones et al., 1974; Mitchell, 1989; Tudorache et al., 2008). Выполнены оценки скоростей плавания рыб, обитающих в условиях зарегулированных рек (Павлов, 1979; Павлов и др., 1999; Павлов и др., 1988; Павлов, Скоробогатов, 2014). Известно, что скорости плавания значительно изменяются по мере роста рыб (Павлов, 1979), а также зависят от температуры воды (Brawn, 1960) и других факторов (Радаков, Протасов, 1964).

При продолжительности плавания от 1 до 30 секунд, наибольшие скорости (до 10 L/сек) способны развивать представители семейств лососевые и скумбриевые (Vlaxter, 1967). Значительно ниже соответствующие скорости у представителей семейств камбаловые и тресковые – от 4 до 6 L/сек. Более однородны значения крейсерских скоростей (Яржомбек, 2013). Так, большинство половозрелых рыб в течение часа способны поддерживать скорость плавания около 2-3 L/сек. Немного выше значения крейсерских скоростей у лососевых и сельдевых – 3-4 L/сек.

Именно локомоторная активность считается важнейшим фактором, определяющим степень развития тех или иных типов скелетных волокон (главным образом красной и белой мускулатуры). Известно, что виды рыб, характеризующиеся высокими бросковыми скоростями, имеют хорошо развитую белую мускулатуру, в то время как обладатели высоких крейсерских скоростей – красную (Greer-Walker, Pull, 1975; Moran et al., 2016).

На основании различий в количестве красной мускулатуры, плавательных возможностей и биотопических предпочтений Boddeke et al. (1959) выделили у пресноводных рыб четыре основных плавательных стратегии: «стайеры» (stayers), «спринтеры» (sprinters), «сникеры» (snickers) и «кроулеры» (crawlers). Согласно данной классификации к «спринтерам» относятся рыбы, имеющие высокие значения бросковых скоростей, но неспособные к продолжительному плаванию. Как правило, это засадные ихтиофаги или виды, добывающие кормовые объекты в ходе непродолжительного преследования (напр. щука *Esox lucius* Linnaeus, 1758, трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758). «Спринтеры» характеризуются крайне низкой интенсивностью развития красной мускулатуры, вплоть до ее отсутствия. Группа «сникеров» включает придонных рыб, имеющих преимущественно ангиллоформный тип плавания (напр. европейский угорь, *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758), налиим *Lota lota* (Linnaeus, 1758). По типу питания «сникеры» являются бентофагами или засадными ихтиофагами, не преследующими добычу. Красная мускулатура у рыб, использующих данную плавательную стратегию, развивается

незначительно. «Кроулеры» (плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), красноперка *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758)), имеют хорошо развитую красную мускулатуру. Преимущественно это мирные рыбы, большую часть времени передвигающиеся в поисках пищи на низких скоростях. Однако, при нападении хищника «кроулеры» не ищут укрытия, а перемещаются зигзагообразными движениями, либо уплывают в открытую воду, достигая при этом высоких крейсерских скоростей. «Стайеры» (напр. семга *Salmo salar* (Linnaeus, 1758), радужная форель *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792)) характеризуются наибольшей интенсивностью развития красной мускулатуры и включают в себя оксифильных рыб, имеющих высокие крейсерские скорости. По типу питания большинство «стайеров» являются ихтиофагами, активно преследующими добычу. Волокна красной мускулатуры у типичных «стайеров», как правило, локализованы не только в области боковой линии, но и в подкожном слое мускулатуры. Кроме того, красные волокна некоторых «стайеров» мозаично рассеяны среди волокон белой мышечной ткани (Boddeke et al., 1959). Впоследствии зависимость между плавательным поведением рыб и интенсивностью развития красной мускулатуры была подтверждена Greer-Walker и Pull (1975) на основании анализа мускулатуры 84 видов морских рыб.

Также у большинства видов рыб отмечается увеличение относительного объема красной мускулатуры от головы к хвосту (Luther et al., 1995), что закономерно связано с интенсивной работой хвостового отдела у видов рыб, использующих ангиллоформный, субкарангиформный, карангиформный и тунниформный типы локомоции. Красная мускулатура каудальной части тела, как правило, совершает больше работы, чем абдоминальной, в то время как объем мышечной массы резко уменьшается в хвостовой области из-за необходимой обтекаемой формы рыб (Braekkan, 1956).

Учитывая имеющиеся сведения о различиях в соотношении основных типов скелетной мускулатуры у рыб в зависимости от их локомоции, изучение распределения ключевых типов мышечной ткани рыб имеет большое значение для понимания механизмов биотопического распределения рыб.

1.4.2 Распределение рыб в водных объектах Сибири

В настоящей работе по аналогии с работой П.А. Попова (2007а) под топонимом «Сибирь» подразумевается российская часть Северной Азии от Уральского хребта на западе до хребтов Тихоокеанского водораздела (Яблоновый, Становой, Джугджур и др.) на востоке и от берегов Северного Ледовитого океана на севере до границы с Монгольской Народной Республикой и Республикой Казахстан на юге. Перечень пресных водных объектов Сибири охватывает бассейны рек Енисей, Пясины, Таймыра, Хатанга, Лена, Обь и др.

Пресноводная ихтиофауна района представлена более чем 80 видами рыб, принадлежащими к 15 семействам (таблица 1). Среди видов рыб, населяющих водные объекты Сибири, большая часть являются аборигенными и лишь 13 – интродуцированными. К сравнительно широко расселившимся и относительно многочисленным в водоемах Сибири видам относятся лещ (в бассейне рек Обь и Енисей) и судак (бассейн р. Обь) (Попов, 2007а). К распространенным промысловым рыбам, имеющим инвазивное происхождение, следует отнести также сазана, обитающего в водоемах юга Западной Сибири и в бассейне Байкала, амурского сома *Silurus asotus* (Linnaeus, 1758), встречающегося в бассейне Ангары, и амурского серебряного карася (озера степной и лесостепной зон Западной и Средней Сибири). Среди непромысловых представителей ихтиофауны следует отметить ротана-головешку и верховку. Кроме того, в рамках данной работы не обсуждается таксономический статус хариусов, населяющих реки Сибири, а также озерных форм гольцов. Указанные рыбы рассматриваются как *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) и *Salvelinus alpinus* sp. complex соответственно. Семейство одобунтовых Odontobutidae рассматривается в составе отряда Окунеобразные Perciformes (Богущкая, Насека, 2004).

Таблица 1 – Состав ихтиофауны крупнейших речных систем Сибири

Семейства и виды	Речной бассейн				
	Енисей	Обь	Пясины	Хатанга	Лена
Сем. осетровые – <i>Acipenseridae</i>					
Осетр сибирский – <i>Acipenser baerii</i> (Brandt, 1869)	+	+	+	+	+
Стерлядь – <i>Acipenser ruthenus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-	-
Сем. лососевые – <i>Salmonidae</i>					
Таймень обыкновенный – <i>Hucho taimen</i> (Pallas, 1773)	+	+	+	+	+
Ленок – <i>Brachymystax lenok</i> (Pallas, 1773)	+	+	+	+	+
Горбуша – <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Walbaum, 1792)	+	+	+	-	+
Кета – <i>Oncorhynchus keta</i> (Walbaum, 1792)	-	-	-	-	+
Арктический голец – <i>Salvelinus alpinus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Озерные формы гольцов – <i>Salvelinus alpinus</i> sp.complex	+	+	+	+	+
Радужная форель – <i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walbaum, 1792)	+	+	-	-	-
Нельма – <i>Stenodus leucichthys nelma</i> (Guldenstadt, 1772)	+	+	+	+	+
Муксун – <i>Coregonus muksun</i> (Pallas, 1814)	+	+	+	+	+
Чир – <i>Coregonus nasus</i> (Pallas, 1776)	+	+	+	+	+
Омуль арктический – <i>Coregonus autumnalis</i> (Pallas, 1776)	+	+	-	+	+
Омуль байкальский – <i>Coregonus migratorius</i> (Georgi, 1775)	+	+	-	-	-
Ряпушка сибирская – <i>Coregonus sardinella</i> (Valenciennes, 1848)	+	+	+	+	+
Ряпушка европейская – <i>Coregonus albula</i> (Linnaeus, 1758)	?	+	-	-	-
Сиг – <i>Coregonus lavaretus pidschian</i> (Gmelin, 1788)	+	+	+	+	+
Сиг-лудога – <i>Coregonus lavaretus ludoga</i> Poljakow, 1874	-	+	-	-	-
Обыкновенный валец – <i>Prosopium cylindraceum</i> (Pallas, 1784)	+	-	+	+	+
Тугун – <i>Coregonus tugun</i> (Pallas, 1814)	+	+	+	+	+
Пелядь – <i>Coregonus peled</i> (Gmelin, 1789)	+	+	+	+	+
Хариус сибирский – <i>Thymallus arcticus</i> (Pallas, 1776)	+	+	+	+	+

Семейства и виды	Речной бассейн				
	Енисей	Обь	Пяси́на	Хатанга	Лена
Сем. корюшковые – Osmeridae					
Азиатская зубатая корюшка – <i>Osmerus mordax</i> (Mitchill, 1815)	+	+	+	+	+
Сем. щуковые – Esocidae					
Щука – <i>Esox lucius</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Сем. карповые – Cyprinidae					
Плотва сибирская – <i>Rutilus rutilus lacustris</i> (Pallas, 1814)	+	+	+	+	+
Елец сибирский – <i>Leuciscus leuciscus baikalensis</i> (Dybowski, 1874)	+	+	+	+	+
Язь – <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Лещ – <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-	-
Уклейка – <i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	-	-	-
Карась золотой – <i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	+	+
Карась серебряный – <i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782)	+	+	-	-	+
Сазан, обыкновенный карп — <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	+	+	-	-	+
Линь – <i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-	-
Обыкновенная верховка — <i>Leucaspis delineatus</i> (Heckel, 1843)	+	+	-	-	-
Пескарь сибирский – <i>Gobio gobio cynocephalus</i> (Dybowski, 1869)	+	+	-	+	-
Пескарь Солдатова – <i>Gobio soldatovi</i> Berg, 1914	-	-	-	-	+
Гольян речной – <i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Гольян озерный – <i>Phoxinus percnulus</i> (Pallas, 1814)	+	+	+	+	+
Гольян Чекановского – <i>Phoxinus czekanowskii</i> Dybowski, 1869	+	+	+	+	+
Гольян Лаговского – <i>Phoxinus lagowskii</i> Dybowski, 1869	-	-	-	-	+
Амурский чебачок – <i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck, Schlegel, 1846)	-	+	-	-	-
Сем. вьюновые – Cobitidae					
Щиповка сибирская – <i>Cobitis melanoleuca</i> (Nichols, 1925)	+	+	-	+	+

Семейства и виды	Речной бассейн				
	Енисей	Обь	Пясины	Хатанга	Лена
Сем. балиторы – Balitoridae					
Голец сибирский – <i>Barbatula toni</i> (Dybowski, 1869)	+	+	+	+	+
Сем. сомовые – Siluridae					
Амурский сом – <i>Parasilurus asotus</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	-	-	-
Сем. налимовые – Lotidae					
Налим – <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Сем. окуневы – Percidae					
Окунь речной – <i>Perca fluviatilis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Ерш – <i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Обыкновенный судак – <i>Stizostedion lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	-	-	-
Сем. одобунтовые – Odontobutidae					
Головешка-ротан – <i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877	+	+	-	-	+
Сем. рогатковые – Cottidae					
Подкаменщик сибирский – <i>Cottus sibiricus</i> (Kessler, 1899)	+	+	+	+	+
Подкаменщик пестроногий – <i>Cottus poecilopus</i> (Heckel, 1836)	+	+	+	-	+
Каменная широколобка – <i>Paracottus knerii</i> (Dybowski, 1874)	+	-	-	-	-
Песчаная широколобка – <i>Leocottus kesslerii</i> (Dybowski, 1874)	+	-	-	-	-
Четырехрогий бычок – <i>Trigloporus quadricornis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	-
Сем. колюшковые – Gasterosteidae					
Девятииглая колюшка – <i>Pungitius pungitius</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+

Примечание: таблица составлена на основании следующих работ – Попов (2007а); Павлов, Мочек (2006); Вышегородцев, Заделенов (2013); Кириллов, Книжин (2014); Кириллов и др. (2014); Пресноводные рыбы... (2016) без учета ихтиофауны оз. Байкал и бессточных озер.

В аспекте изучения биотопического распределения рыб среди речных систем Сибири наиболее детально обследован Обь-Иртышский бассейн (Борисенко и др., 2013; Павлов и др., 2011; Ядренкина, 2011; Чемагин, 2015; Павлов, Мочек, 2006). Общие сведения о биотопических предпочтениях рыб, обитающих в водных объектах Сибири, представлены в монографии П.А. Попова (2007а). Информация, касающаяся общих принципов распределения рыб в водных объектах различных типов на примере сибирских видов рыб, приведена в работе Д.С. Павлова и А.Д. Мочека (2009). Кроме того, отдельные сведения имеются для водных объектов верхнего течения р. Лены (Потемкина, 2013; Кириллов, Книжин, 2014), бассейна р. Енисей (Подлесный, 1958; Вышегородцев, 2000; Вышегородцев, Заделенов, 2013), крупных водохранилищ Сибири (Купчинский, Купчинская, 2006; Попов, 2010; Вышегородцев и др., 2005; Красноярское водохранилище..., 2008), р. Хатанги (Лукьянчиков, 1967), р. Пясины (Ольшанская, 1965) и др. (Романов, 2005; Кириллов и др., 2014; Попов, 2015; Пресноводные рыбы ..., 2016).

По приуроченности к местам обитания пресноводные рыбы подразделяются на реофильные и лимнофильные виды (Тылик, 2015). К типичным реофилам относятся: осетр, стерлядь, таймень, ленок, омуль, муксун, валец, тугун, хариус, елец, пескарь, голянь речной, голец сибирский (Попов, 2007б). Нагул и нерест этих видов происходит в условиях проточной воды на галечных и каменистых грунтах. Виды, относящиеся к группе лимнофилов, предпочитают участки со слабопроточной или стоячей водой и откладывают икру, в основном, на растительный субстрат. К ним относятся карась, линь, сазан, голянь озерный, верховка, ротан-головешка. Прочие виды рыб, такие как щука, язь, плотва, окунь, налим, ерш, способны обитать в водах с разной степенью проточности (Павлов, Мочек, 2006; Попов, 2007б; Вышегородцев, Заделенов, 2013; Пресноводные рыбы..., 2016).

В крупных речных системах по принадлежности к различным по биотопам условно можно выделить сообщество рыб медиали, занимающее открытую срединно-русловую часть реки, сообщество прибрежно-слабопроточных

участков, преимущественно населяющее закосья, затоны и побережье, а также сообщество пойменных озер и стариц (Понкратов, 2014). Наиболее характерными представителями первого сообщества являются типичные реофилы: таймень, хариус, елец, пескарь, голец сибирский, подкаменщики. Структуру второго сообщества формируют гольян, плотва, окунь, ерш, щука, налим, лещ. Сообщество пойменных озер представляют преимущественно лимнофильные виды рыб – караси золотой и серебряный, линь, гольян озерный, верховка (Павлов, Мочек, 2006; Попов, 2007б; Вышегородцев, Заделенов, 2013; Пресноводные рыбы..., 2016).

Отдельной группой в сообществе ихтиофауны крупных магистральных рек выступают проходные (горбуша, кета) и полупроходные виды рыб (муксун, арктический омуль, ряпушка сибирская, корюшка азиатская зубатая), нагуливающиеся в прибрежных зонах и заливах Карского моря и моря Лаптевых и мигрирующие на нерестилища в магистральные реки (Пресноводные рыбы..., 2016; Кириллов, Книжин, 2014).

Биотопы озерных экосистем также неоднородны и характеризуются вертикальным разделением на литоральную, сублиторальную и профундальную зоны, а также горизонтальным на прибрежную зону и пелагическую (Семерной, 2008). Указанные зоны различны по комплексу абиотических и биотических факторов (гидрологический режим, освещенность, концентрации растворенных биогенных элементов, обеспеченность кормом и др.), что обуславливает различия в составе ихтиоценозов (Иванов, 1988). Значительный вклад в структуру и разнообразие рыбных сообществ вносит географическое положение водоема (Иванов, 1988; Попов, 2007а; Вышегородцев, Заделенов, 2013). Наиболее крупными озерами рассматриваемого района являются Чаны, Телецкое, Таймыр, Пясино и др. (Попов, 2007а).

В целом ихтиофауна лимнических экосистем Сибири складывается комплексом лимнофильных и озерно-речных видов рыб (Павлов, Мочек, 2006; Вышегородцев, Заделенов, 2013; Попов, 2007а). Большая часть рыбных сообществ озер степной, лесостепной и таежной зон Сибири представлена

окунем, плотвой, сазаном, лещом, язем, серебряным и золотым карасями, озерным гольяном, линем и др. Указанные выше представители ихтиофауны озер характеризуются приуроченностью преимущественно к литоральным биотопам (Ядренкина, 2011; Попов, 2007б; Вышегородцев, Заделенов, 2013). Более широким спектром биотопических предпочтений характеризуются окунь и лещ, крупные особи которых в период нагула и зимовки концентрируются в глубоководных участках озер. Кроме того, в районе устьев рек, либо в литоральной зоне озера могут встречаться некоторые реофильные представители (пескарь, елец, хариус) (Попов, 2007а).

В озерах зоны тундр и лесотундр в составе ихтиофауны преобладают сиговые виды рыб, занимающие преимущественно литоральные – сиг, валек и чир, а также пелагические биотопы – муксун, ряпушка сибирская, пелядь (Разнообразие рыб Таймыра... 1999; Павлов, Мочек, 2006; Попов, 2007б; Пресноводные рыбы..., 2016; Попов, 2018). Кроме того, в глубоководных олиготрофных озерах севера Сибири в ихтиофауне присутствуют озерные формы гольцов (*Salvelinus alpinus complex*), способные занимать в водоеме различные экологические ниши (Разнообразие рыб Таймыра... 1999). Среди прочих видов рыб также присутствуют хариус, налим, щука, язь, гольяны (озерный и Чекановского), окунь, ерш, колюшка девятииглая, бычок четырехрогий (Павлов, Мочек, 2006; Попов, 2007б; Вышегородцев, Заделенов, 2013; Пресноводные рыбы..., 2016).

Среди крупных лимнических систем отдельно следует выделить пространственной организации рыб в водохранилищах. Водоохранилища Сибири относятся к водохранилищам долинного, или руслового, типа. В верхней части долинного водохранилища затопление местности ограничивается поймой реки, а в нижней части водой покрываются и надпойменные террасы (Попов, 2010). Среди крупнейших водохранилищ Сибири – Новосибирское, Красноярское, Саяно-Шушенское, Братское, Богучанское, Усть-Илимское, Курейское, Хантайское, Иркутское, Вилюйское.

Видовой состав сообществ рыб водохранилищ зависят от состава ихтиофауны той реки, на которой водохранилище образовано, от условий, сложившихся в новом водоеме (Попов, 2010). При исследовании состава ихтиофауны также следует учесть глубинный режим водохранилищ. Большая часть сибирских водохранилищ – глубоководные, к мелководным относятся Новосибирское и Иркутское (там же). Важность мелководных зон в формировании ихтиоценозов водохранилищ обусловлена развитой высшей водной растительностью, где происходит нагул и нерест фитофильных видов рыб. Отрицательное влияние обусловлено колебаниями уровня режима, оказывающими губительное воздействие на икру и молодь рыб, а также их кормовые организмы. В глубоководной зоне сибирских водохранилищ ихтиоценозы в значительной степени обеднены, в связи с низкими температурами воды, малой численностью кормовых организмов (прежде всего зообентоса) (Вышегородцев и др., 2005, Попов, 2010).

В целом распределение ихтиофауны в водохранилищах Сибири выглядит следующим образом: типичные реофильные виды (осетр, таймень, ленок, хариус, речной голяк, сибирский голец, щиповка, подкаменщики) отмечаются исключительно в подпорах; прочие виды рыб распределяются по горизонтам водной толщи, в соответствии с предпочитаемыми биотопами (Попов, 2010). В частности, места обитания окуня и плотвы (доминирующих по численности видов рыб в большинстве сибирских водохранилищ) приурочены преимущественно к мелководным заливам (Павлов, Мочек, 2006; Красноярское водохранилище..., 2008). Данные виды также иногда формируют локальные группировки, приуроченные к различным биотопам: русловые, прибрежные и островные. В акватории водохранилищ широко распространен лещ. В период нереста основная масса популяции леща в водохранилищах концентрируется в заливах, отдавая предпочтения песчано-илистым и илисто-каменистым грунтам. В период нагула крупные половозрелые особи сосредоточены в глубоководной русловой зоне или пелагических горизонтах (Красноярское водохранилище, 2008). Щука занимает мелководные участки заливов, характеризующиеся

интенсивным развитием водной растительности, покидая их исключительно в штормовые и предштормовые периоды, а также при сработке уровня водохранилища (Попов, 2010). Налим, будучи холодноводным видом, предпочитает придонные горизонты русловых участков водохранилищ, но в нагульный период также отмечается на мелководье (там же).

Состав прочих видов рыб в различных водохранилищах варьирует. Например, в Курейском и Хантайском водохранилищах среди аборигенных видов присутствуют представители пелагического комплекса – сибирская ряпушка и пелядь, а также литорального – чир и сиг (Попов, 2010). Некоторые сиговые представлены в водохранилищах Сибири в качестве видов-акклиматизантов: в Красноярском, Иркутском, Братском и Усть-Илимском водохранилищах – пелядь и байкальский омуль; в иртышских водохранилищах – европейская ряпушка, в Вилюйском – сибирская ряпушка (Попов, 2010). Широко распространены в водохранилищах Сибири также ерш, пескарь, караси, однако не формируют массовых скоплений (там же).

В значительной степени распределение рыб в водоемах и водотоках определяет их тип питания (Мельников, 2010; Тылик, 2015). По характеру питания рыбы подразделяются на растительноядных, животнойядных и всеядных (Павловский, 1961). Растительноядные рыбы представлены видами, потребляющими высшую водную растительность (макрофитофаги), фитопланктон (фитопланктофаги), и органоминеральные частицы (детритофаги). Группа животнойядных рыб, в свою очередь, включает потребителей зоопланктона (зоопланктофагов), зообентоса (бентофагов) и других рыб (ихтиофагов). Стоит отметить, что указанная классификация условна, поскольку в зависимости от возраста и условий обитания рыбы способны менять пищевые предпочтения.

Типичные растительноядные виды среди аборигенных представителей ихтиофауны водных объектов Сибири отсутствуют. Во взрослом состоянии к данной группе относятся белый амур *Stenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844), а также белый *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) и пестрый

толстолобики *Hypophthalmichthys nobilis* (Richardson, 1846), интродуцированные в некоторые водоемы Сибири (Попов, 2007б). В зависимости от места обитания данные виды потребляют как водную растительность, так и детрит (Ниязов, Самусина, 1997).

Среди животоядных рыб большинство видов в водных объектах Сибири являются бентофагами (Пресноводные рыбы..., 2016). К ним относятся осетр, стерлядь, ленок, сиг, чир, валец, хариус, тугун, елец, пескарь, щиповка, сибирский голец, подкаменщики, ерш (Подлесный, 1958; Гундризер и др., 1984; Вышегородцев, 2000; Попов, 2007б; Пресноводные рыбы..., 2016). В летние месяцы важным компонентом в питании некоторых животоядных рыб (хариус, ленок, елец, тугун) являются воздушные насекомые (Попов, 2007б; Пресноводные рыбы..., 2016).

Зоопланктон играет важную роль в питании молоди всех видов рыб Сибири (Подлесный, 1958; Попов, 2007б). В пищевом рационе некоторых сиговых (песядь, омуль, тугун, ряпушка) доля зоопланктона значительна и во взрослом состоянии (Скрябин, 1979; Попов, 2007; Пресноводные рыбы..., 2016).

К ихтиофагам относятся таймень, горбуша, кета, нельма, судак, щука, арктический голец, налим, амурский сом, крупноразмерный окунь (Гундризер и др., 1984; Попов, 2007б; Пресноводные рыбы..., 2016). На основании различий в стратегии охоты, ихтиофаги подразделяются на активных, преследующих добычу (налим, таймень, нельма) и засадных, нападающих из укрытия (щука) (Тылик, 2015; Яржомбек, 2016).

Данная классификация условна, т.к. большинство рыб характеризуются высокой трофической пластичностью, в зависимости от возраста, физиологического состояния особи, места обитания, сезонностью и др. (Никольский, 1963; Анисимова, Лавровский, 1983). Пластичность при выборе пищевых компонентов, в той или иной степени, присуща всем представителям ихтиофауны Сибири (Попов, 2007б). К трофически пластичным видам относятся следующие виды рыб: плотва, лещ, карась, язь, гольяны, верховка, уклейка,

окунь, ротан-головешка, девятииглая колюшка (Подлесный, 1958; Гундризер и др., 1984; Пресноводные рыбы..., 2016).

Пространственное распределение рыб по биотопам в значительной степени определяется локализацией их основных кормовых объектов (Тылик, 2015). Однако следует отметить существование вертикальных и горизонтальных кормовых миграций, характерных как для лотических, так и для лимнических водных экосистем (Базаров, 2007; Павлов, Мочек, 2009; Борисенко и др., 2013).

Важнейшим признаком, определяющим специфику биотопического распределения рыб, являются особенности их перемещения в толще воды (Павлов, Скоробогатов, 2014; Яржомбек, 2016). В соответствии с классификацией типов плавания в зависимости от формы тела и положения плавников (Breder, 1926), большинство видов рыб, населяющих воды Сибири, обладают субкарангиформным типом локомоции. К данной группе относятся представители семейств лососевые, карповые, корюшковые, окуневые (Katorpodis, 1992; Winter, Van Densen, 2001). Также в незначительном количестве присутствуют представители диодонтиформного (сем. рогатковые) и ангиллоформного типов (налим, щиповка сибирская) (Winter, Van Densen, 2001). Ряд видов имеет промежуточные типы локомоции, т.е. в зависимости от условий среды (миграции, поиск пищи, нападение хищника) способны к смене паттернов плавания, главным образом за счет переключения активности между хвостовым плавником и комплексами парных плавников. К таким видам относятся щука, сочетающая субкарангиформный и лабриформный типы, девятииглая колюшка (острациформный и диодонтиформный) (Katorpodis, 1992).

Имеющиеся в литературе сведения об особенностях плавания сибирских видов рыб крайне ограничены. В частности, имеются данные о плавательной способности байкальского хариуса (Столбов, 1975) и байкальского омуля (Матюхин, 1973), речного голяна (Госькова, Смирнов, 1986). Помимо этого, для определения локомоторной активности представителей ихтиофауны Сибири применимы исследования из смежных районов. Данные о скоростях плавания имеются по таким широко распространенным в водных объектах Палеарктики

видам как речной окунь, щука, елец, плотва, налим, язь и др. (Радаков, Протасов, 1964; Павлов, 1979; Bainbridge, 1960; Zerrath, 1996; Jones et al., 1974). Однако, информация о скоростных режимах изученных рыб в большинстве случаев представлена сведениями о максимальных и бросковых скоростях. Сведения о крейсерских скоростях основных представителей ихтиофауны Сибири фрагментарны.

1.5 Резюме

Осевая мускулатура – важнейший структурный элемент опорно-двигательного аппарата рыб, обеспечивающий основную движущую силу при осуществлении локомоторного акта. Мускулатура большинства видов рыб представлена дифференцированными слоями мышечной ткани, среди которых основными являются красная (медленная) и белая (быстрая). В ходе сравнительных исследований красной и белой мускулатуры рыб выявлены многочисленные различия в их морфологии, физиологии и биохимии.

Функционирование красных мышц происходит за счет окислительного фосфорилирования, в то время как белые мышцы получают энергию за счет анаэробных процессов. Как следствие, мышцы с аэробным питанием используются рыбой для продолжительного плавания на постоянных скоростях, анаэробные – для кратковременных мощных ускорений. Подобные функциональные различия могут служить важным предиктором для определения локомоторной активности рыб, а также ряда их поведенческих особенностей. Имеющиеся сведения о неоднородном распределении различных химических компонентов (в т.ч. углеводов, белков, липидов, макро- и микроэлементов) в красных и белых мышцах также свидетельствуют о специфичном функционировании указанных типов ткани.

Важнейшими качественными показателями рыбной продукции, потребляемой человеком в пищу, являются содержание длинноцепочечных ПНЖК, а также микро- и макроэлементов. На примере множества морских видов

рыб продемонстрировано более высокое содержание общих липидов и жирных кислот, а также ряда химических элементов (Cu, Fe, Zn и др.) в красной мускулатуре. Учитывая тот факт, что доля красной мускулатуры от общего количества мышечной ткани у некоторых пелагических видов рыб, может достигать 20% и более, содержание данных веществ может недооцениваться, поскольку традиционные методики оценки химического состава филе рыб основываются преимущественно на анализе белой мышечной ткани. В настоящее время практически отсутствуют сведения, посвященные сравнительному анализу химического состава красной и белой мускулатуры пресноводных рыб, несмотря на существенные физиологические и экологические различия между рыбами морских и пресноводных экосистем.

Таким образом, сопряженные исследования химического состава и особенностей распределения двух типов осевой мускулатуры пресноводных видов рыб могут послужить важным дополнением, необходимым для точной оценки пищевой ценности рыбной продукции, а также более полного понимания процесса функционирования мышечной системы.

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Общая характеристика материала

Объектами исследования послужили 25 представителей ихтиофауны бассейнов рек Енисей, Обь, Пясины и Хатанга, принадлежащие к восьми отрядам: Лососеобразные (Salmoniformes) – ленок *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773), хариус сибирский *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776), омуль арктический *Coregonus autumnalis* (Pallas, 1776), сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788), тугун *Coregonus tugun* (Pallas, 1814), пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1789), ряпушка сибирская *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848; Карпообразные (Cypriniformes) – елец сибирский *Leuciscus leuciscus baicalensis* (Dybowski, 1874), плотва сибирская *Rutilus rutilus lacustris* (Pallas, 1814), лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), карась серебряный *Carassius gibelio* (Bloch, 1782), пескарь сибирский *Gobio gobio syncephalus* Dybowski, 1869, голянь речной *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758), голянь озерный *Rhynchocypris percipurus* (Pallas, 1814), голянь Чекановского *Rhynchocypris czekanowskii* (Dybowski, 1869), голец сибирский *Barbatula toni* (Dybowski, 1869), щиповка сибирская *Cobitis melanoleuca* Nichols, 1925; Окунеобразные (Perciformes) – ерш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758), окунь речной *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758, ротан *Perccottus glenii* Dybowski, 1877; Щукообразные (Esociformes) – щука *Esox lucius* Linnaeus, 1758; Трескообразные (Gadiformes) – налим *Lota lota* (Linnaeus, 1758); Корюшкообразные (Osmeriformes) – корюшка азиатская зубатая *Osmerus mordax dentex* Steindachner, 1870; Колюшкообразные (Gasterosteiformes) – колюшка девятииглая *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758); Скорпенообразные (Scorpaeniformes) – широколобка каменная *Paracottus knerii* (Dybowski, 1874).

Карта-схема района работ приведена на Рисунке 1. Отбор ихтиологического материала для анатомических и гистологических исследований производился в 2013-2018 гг. Материалы по ершу, хариусу, сигу и тугуну собраны в сентябре 2017 года в р. Енисей в районе д. Сумароково (1526-1527 км от устья), омулю, налиму и корюшке – в урочище Левинские пески (423-

424 км от устья) в окрестностях города Дудинка в 2017 году, окуню и ельцу в районе деревни Никулино (1735-1737 км от устья). Плотва, лещ, щука и пелядь собраны в июне 2018 г. в заливах Убей и Точильный Красноярского водохранилища, речной голянь и пескарь – в июле 2016 г. в р. Кача (левый приток первого порядка р. Енисей), голец сибирский, щиповка сибирская и каменная широколобка в июле 2018 г. в р. Базаихе (правый приток первого порядка р. Енисей), ротан и карась – в августе 2017 в малом водохранилище на р. Бугач (приток р. Кача). Леннок отловлен в верхней части реки Агул (правый приток второго порядка р. Енисей) в мае 2017 года. Озерный голянь представлен выборкой рыб из оз. Дурное (Абакшинское), отловленных осенью 2016 г.; голянь Чекановского выборками из оз. Позитивное – водоема искусственного происхождения, образованного запрудой р. Савина автомобильной трассой Красноярск–Енисейск и безымянного озера (система р. Пясины), расположенного в водосборе р. Щучья. Материалы колюшки отобраны в 2013 году в системе р. Пясины, в безымянном озере (окрестности г. Норильска). Отлов ряпушки производился в 2018 году в р. Хатанга (район пос. Хатанга).

Щуку, леща и плотву для анализа содержания металлов и макроэлементов отлавливали в июне 2016 г. в заливе Убей Красноярского водохранилища. Материалы для оценки жирнокислотного состава тканей плотвы, окуня и щуки отбирались летом 2016 г. в Берешском водохранилище (бассейн р. Обь). Кроме того, пробы для выявления внутривидовой изменчивости состава жирных кислот окуня были собраны в заливе Убей Красноярского водохранилища, оз. Большое (бассейн р. Обь) и р. Чулым (бассейн р. Обь).

При отборе материала по промысловым видам рыб использовались ставные жаберные сети с размером ячеи 25-70 мм, а также закидной невод с ячеей 14 мм. Материал по непромысловым видам рыб (пескарь, голянь, ротан, колюшка и др.) отбирали посредством гидробиологических сачков и ловушек различных конструкций. Основная часть материала была собрана в ходе мониторинговых исследований на р. Енисей и Красноярском водохранилище, проводимых в 2016-2018 гг. Красноярским филиалом ФГБНУ «ВНИРО» («НИИЭРВ»), а также в период выездных учебных практик студентов Института фундаментальной биологии и биотехнологии Сибирского федерального

университета (г. Красноярск) в 2016-2017 гг. Пробы колюшки девятииглой и голяна Чекановского из системы р. Пясина предоставлены доцентом Сибирского федерального университета, к.б.н. Зуевым И.В, ряпушки из р. Хатанга – ведущим специалистом лаборатории ихтиологии Красноярского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («НИИЭРВ») Будиным Ю.В.

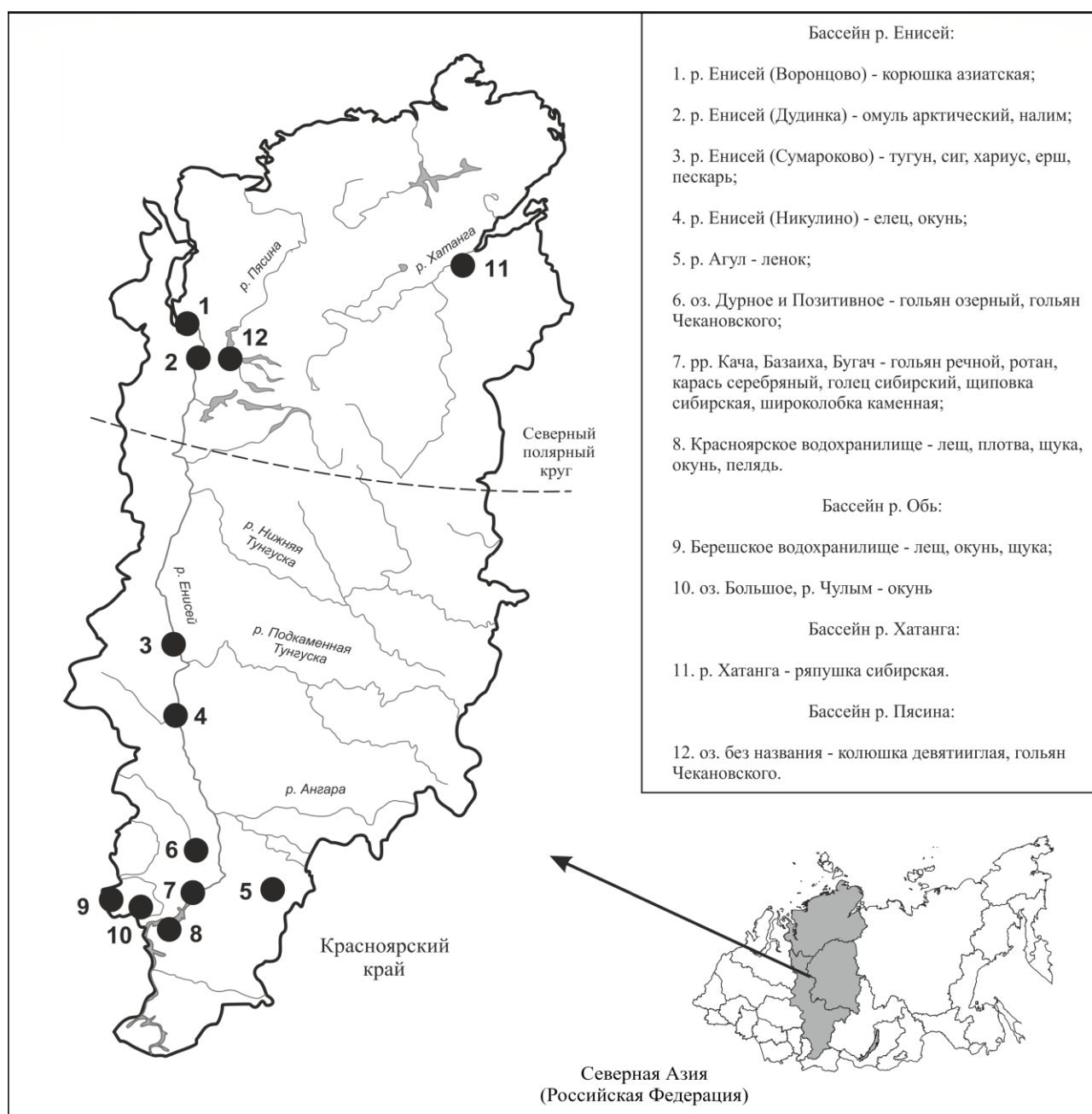


Рисунок 1 – Обзорная схема района работ

Краткое описание размерно-возрастных характеристик исследованных экземпляров рыб представлено в таблице 2.

Таблица 2 – Биологические параметры исследованных рыб

Отряд	Вид рыбы	Место сбора материала	TL, мм W, г (min–max)	Возраст, лет	Количество проб, N			
					Анатомический	Гистологический	Макро- и микроэлементы	Жирные кислоты
Лососеобразные	Омуль арктический	р. Енисей	$\frac{374-401}{492-556}$	6+, 7+	8	–	–	–
	Ленок	р. Агул (басс. р. Енисей)	$\frac{410-512}{638-1286}$	5+, 6+	3	–	–	–
	Тугун	р. Енисей	$\frac{95-110}{9-16}$	2+, 3+	10	3	–	–
	Хариус сибирский	р. Енисей	$\frac{110-280}{10-195}$	1-3+	10	3	–	–
	Сиг-пыжьян	р. Енисей	$\frac{120-162}{15-42}$	1+	10	–	–	–
	Пелядь	Красноярское водохранилище (басс. р. Енисей)	$\frac{280-300}{320-335}$	2+	3	–	–	–
	Ряпушка сибирская	р. Хатанга	$\frac{250-280}{111-150}$	6-7+	5	–	–	–
Карпообразные	Лещ	Красноярское водохранилище	$\frac{200-290}{190-263}$	4+	5	–	5	–
	Елец сибирский	р. Енисей	$\frac{132-141}{27-31}$	4+	5	3	–	–

Примечание к таблице: TL – абсолютная длина тела, W – масса тела, N – число особей в выборке

Продолжение таблицы 2

Отряд	Вид рыбы	Место сбора материала	TL, мм W, г (min-max)	Возраст, лет	Количество проб, N			
					Анатомический	Гистологический	Макро- и микроэлементы	Жирные кислоты
Карпообразные	Плотва сибирская	Красноярское водохранилище	$\frac{214-245}{130-145}$	4+	10	3	5	–
		Берешское водохранилище (басс. р. Обь)	$\frac{191-192}{65-75}$	3+	–	–	–	5
	Пескарь сибирский	р. Кача (басс. р. Енисей)	$\frac{106-174}{17-66}$	–	10	3	–	–
	Гольян речной	р. Кача (басс. р. Енисей)	$\frac{63-87}{2-7}$	–	10	3	–	–
	Гольян озерный	оз. Дурное (басс. р. Енисей)	$\frac{56-64}{2-4}$	–	10	3	–	–
	Гольян Чекановского	оз. Позитивное (басс. р. Енисей)	$\frac{62-85}{3-8}$	–	5	–	–	–
		оз. Без названия (басс. р. Пясины)	$\frac{74-108}{5-17}$	–	5	–	–	–
	Карась серебряный	р. Бугач (басс. р. Енисей)	$\frac{70-95}{7-11}$	1+	5	–	–	–
	Щиповка сибирская	р. Базаиха (басс. р. Енисей)	$\frac{40-100}{0,5-5,0}$	–	10	–	–	–
	Голец сибирский	р. Базаиха (басс. р. Енисей)	$\frac{43-131}{1-17}$	–	7	–	–	–
Щукообразные	Щука	Красноярское водохранилище	$\frac{420-560}{751-844}$	4+	5	–	5	–
		Берешское водохранилище	$\frac{402-412}{430-477}$	4+	–	–	–	5

Продолжение таблицы 2

Отряд	Вид рыбы	Место сбора материала	TL, мм W, г (min-max)	Возраст, лет	Количество проб, N			
					Анатомический	Гистологический	Макро- и микроэлементы	Жирные кислоты
Окунеобразные	Ерш	р. Енисей	$\frac{84-121}{7-22}$	2-3+	10	3	–	–
	Окунь речной	р. Енисей	$\frac{127-170}{24-55}$	2-3+	10	3	–	–
		Красноярское водохранилище	$\frac{239-321}{97-128}$	3-4+	–	–	5	5
		Берешское водохранилище	$\frac{198-213}{77-94}$	3+	–	–	–	10
		р. Чулым (басс. р. Обь)	$\frac{180-190}{100-110}$	3-4+	–	–	–	5
		оз. Большое (басс. р. Обь)	$\frac{150-160}{60-80}$	3-4+	–	–	–	5
	Ротан	р. Бугач (басс. р. Енисей)	$\frac{47-108}{2-15}$	1+-3+	10	3	–	–
Корюшкообразные	Корюшка азиатская	р. Енисей	$\frac{171-196}{25-42}$	4-5+	5	–	–	–
Колюшкообразные	Колюшка девятииглая	оз. Без названия (басс. р. Пясины)	$\frac{43-48}{0,5-1,0}$	–	3	–	–	–
Трескообразные	Налим	р. Енисей	$\frac{541-580}{1280-1300}$	10+	3	–	–	–
Скорпенообразные	Широколобка каменная	р. Базаиха (басс. р. Енисей)	$\frac{90-93}{10-12}$	–	3	–	–	–

Примечание к таблице: TL – абсолютная длина тела, W – масса тела, N – число особей в выборке

Для каждой исследуемой особи измерены абсолютная длина (TL) и масса тела (W). Биологический анализ рыб и определение возраста выполнялись по общепринятым методикам (Правдин, 1966). У большинства изученных представителей, за исключением мелких непромысловых видов рыб (щиповка, голец, пескарь, гольяны, колюшка, широколобка) определялся возраст. В качестве структур, регистрирующих возраст, в зависимости от вида рыбы были использованы чешуя, кости жаберной крышки, либо отолиты.

2.2 Гистологические методы исследования

Для отбора мышечной ткани на гистологический анализ использовались тушки свежепойманных рыб, предварительно умерщвленных в водном растворе гвоздичного масла. Образцы мышечной ткани отбирались в области головного (район грудных плавников) и хвостового (район анального плавника) участков тела рыб (рисунок 2). Перечень видов рыб, подвергнутых гистологическому анализу, представлен в таблице 2. Размер образца мышечной ткани составлял 5x5 мм и включал участки красной и белой мускулатуры. С каждой особи было взято по одной пробе с двух участков тела, всего исследовано по три экземпляра для каждого вида рыб. Полученные образцы фиксировали 4% раствором формальдегида до последующей заливки в парафин.

Для ксилольно-спиртовой проводки использовалась автоматическая станция MicromSTP 120 (MICROM International GmbH, Германия), заливка в парафин проводилась на установке Microm EC 350-1 (MICROM International GmbH, Германия). Срезы толщиной 10 мкм были выполнены на микротоме HM 440E и HM 450 (MICROM International GmbH, Германия) с последующей окраской гематоксилином по Эрлиху и докраской эозином (Микодина и др., 2009). Изучение и фотографирование срезов проводилось на световом микроскопе Leica DMLC с фотокамерой Leica DC 100 (Leica Microsystems GmbH, Германия) посредством программы DC Viewer (Version 3.2.0.0; Leica Microsystems GmbH, Германия).

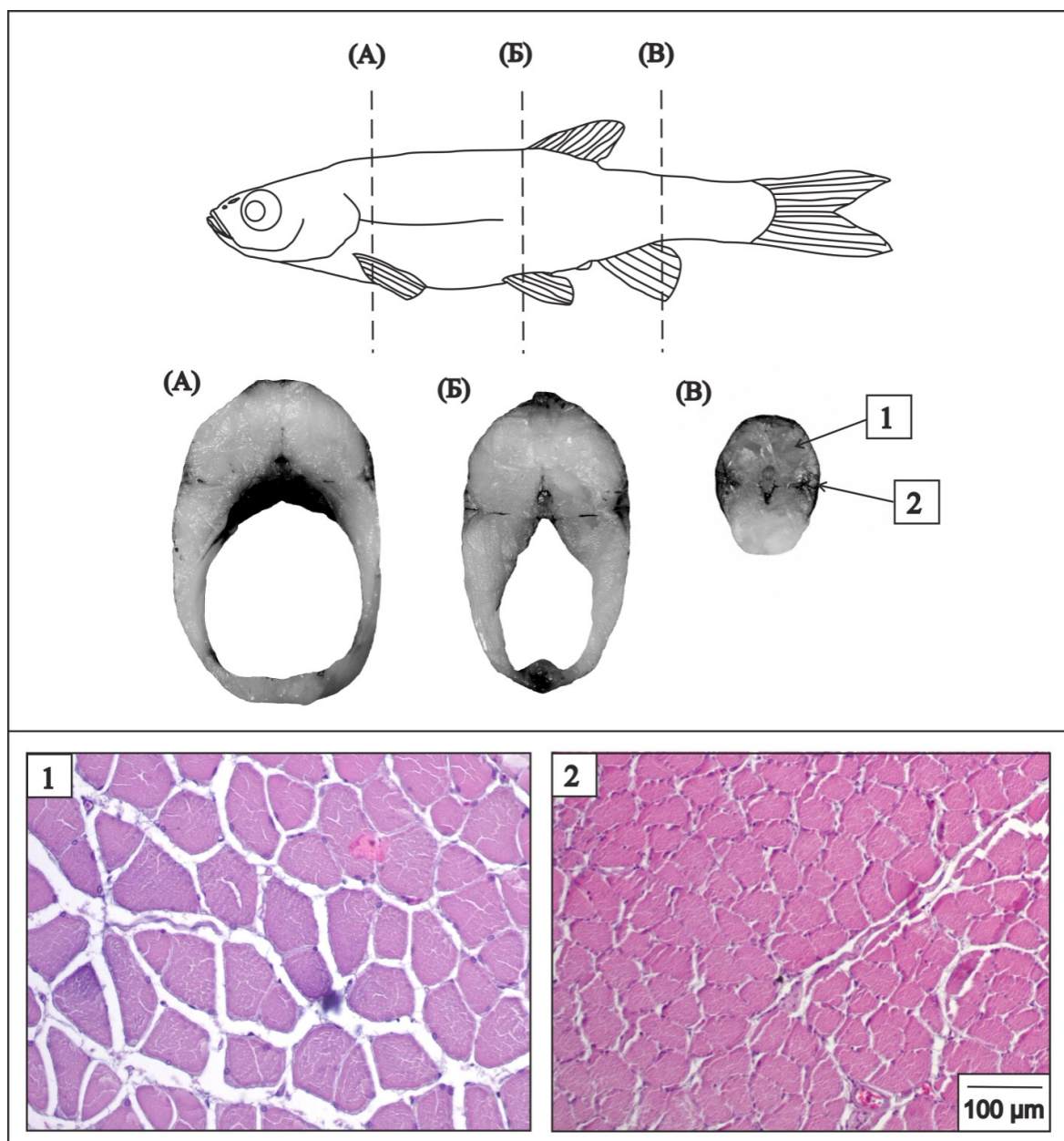


Рисунок 2 – Места отбора образцов мышечной ткани и распределение белой (1) и красной (2) мускулатуры в трех поперечных срезах (на примере речного голяна): А – головной участок (область грудного плавника), Б – туловищный участок, В – хвостовой участок (область анального плавника).

Диаметр волокна в работе принят как длина наименьшей стороны поперечного среза волокна, измеренная перпендикулярно наибольшей стороне в ее средней точке. Измерения производились по цифровым фотографиям гистологических препаратов с использованием программы ImageJ. На каждом препарате измерено не менее 100 волокон. Всего было получено и

проанализировано более 500 срезов. Вставка в иллюстрации шкалы измерений и сокращений производилась при помощи программы GNU Image Manipulation Program GIMP 2.6.7 (Free Software Foundation, США). Гистологические исследования выполнялись на базе лаборатории морских рыб Дальнего Востока России ФГБНУ «ВНИРО» (г. Москва), а также лаборатории петрографических срезов Сибирского федерального университета (г. Красноярск).

При изучении размерного состава волокон полученные диаметры волокон были разбиты на размерные классы с диапазоном 10 мкм, рассчитан процентный вклад каждого размерного класса волокон в их общую сумму для каждого вида рыб.

2.3 Анатомические методы исследования

Для оценки соотношения красной и белой осевой мускулатуры, выполняли поперечные срезы тушек рыб, предварительно зафиксированных 4% раствором формальдегида, в трех отделах: головном (в районе грудных плавников), туловищном (центр туши) и хвостовом (в районе последнего луча анального плавника). Полученные срезы фотографировали камерой TourCam 5.1 (TourTek, КНР) под бинокулярным микроскопом МикромедМС2 Zoom 2CR. Для срезов, превышающих поле обзора микроскопа, выполнялась серия из четырех фотографий, включающих пласты эпаксиальной и гипаксиальной мускулатуры правой и левой части среза соответственно.

Красную мускулатуру учитывали как треугольные участки темного цвета, расположенные латерально между пластами эпаксиальной и гипаксиальной белой мышечной ткани (см. рисунок 2). Измерение площади, занимаемой красной и белой мускулатурой, проводили на полученных фотографиях в графическом редакторе ImageJ 1.51r (НИН, США).

2.4 Биохимические методы исследования

2.4.1 Определение содержания микро- и макроэлементов

Образцы мускулатуры собирали у свежепойманных рыб. С помощью пластикового ножа отбирали пробы мышечной ткани двух типов: белую мускулатуру – из эпаксиальных миомеров в районе спинного плавника; красную мускулатуру – между эпаксиальными и гипоксиальными миомерами вдоль всего тела. Сырая масса образцов мускулатуры варьировала в пределах 3-5 г. Пробы помещали в герметичные пластиковые контейнеры и замораживали. С каждой рыбы были взяты по одной пробе красной и белой мускулатуры, всего исследовано по пять экземпляров каждого вида рыб.

Анализ элементного состава мышечной ткани рыб проведен в Аналитической лаборатории ИБФ СО РАН (г. Красноярск). Пробы высушивали до постоянного веса при температуре 105 °С, затем измельчали до однородной консистенции в агатовой ступке. Навеску 0,2 г сухих мышц озоляли в смеси азотной и хлорной кислот ($\text{HNO}_3 : \text{HClO}_4$, 1:1) нагреванием и упариванием до влажных солей. Полученный осадок переносили в полипропиленовые пробирки и доводили до 14 мл деионизированной водой (18 МОм). Определение содержания элементов проводили с помощью эмиссионного спектрометра с индуктивно-связанной плазмой (ИСП) iCAP 6300 Duo (ThermoScientific, Великобритания). В качестве внутреннего стандарта использовали раствор скандия с концентрацией 5 мг/л (Fluka, Швейцария). Калибровочные растворы готовили разведением мультиэлементных стандартов «ICP multi-elements solutions» IV и XVI (Merck, Германия). Анализ включал измерение холостых проб, полученных выпариванием реагентов и разведением в том же объеме воды, что и анализируемые пробы. Подробное описание условий измерения приведено в работе (Anishchenko et al., 2017). Для контроля качества анализа проводили измерения стандартного образца состава мышечной ткани байкальского окуня (Бок-2, ГСО № 9055-2008, Институт геохимии им. Виноградова, Иркутск). Всего были определены содержание 20 элементов – Na, K, Ca, Mg, Al, Bi, Cd, Co, Cr, Cu, Fe, Ga, Li, Mn, Mo, Ni, Pb, Sr, Ti, Zn.

2.4.2 Определение состава и содержания жирных кислот

Для определения содержания и состава жирных кислот (ЖК) у особей рыб отбирали навески тканей белой (со спинной стороны, на 1-2 см ниже спинного плавника) и красной (в районе боковой линии) мускулатуры. Одну часть навески (0,5-1 г) использовали для анализа ЖК, вторую (1-2 г) – для измерения влажности тканей. Ткани на анализ ЖК помещали в смесь хлороформ:метанол (2:1 по объему) и хранили при температуре ≈ -20 °С до дальнейшего анализа. Вторую часть навесок взвешивали для определения сырой массы тканей. Для измерений сухой массы навески высушивали до постоянного веса. Влажность тканей определяли по полученным значениям сырой и сухой массы.

Пробы тканей рыб гомогенизировали с проведением одновременной экстракции общих липидов по модифицированному методу Фолча (Gladyshev et al., 2015). Для количественных измерений ЖК на единицу массы ткани, непосредственно перед обработкой в пробы были добавлены аликвоты раствора внутреннего стандарта (нонадекановая кислота, 19:0) в хлороформе. Концентрация внутреннего стандарта составляла 1 мг/мл, соотношение массы добавляемого стандарта и массы пробы $\sim 1:1000$. Пробы трижды гомогенизировали в ступке с использованием стеклянных бус в 3-5 мл смеси хлороформ:метанол (2:1 по объему). Полученный липидный экстракт осушали пропусканием через слой безводного Na_2SO_4 и производили реакцию образования метиловых эфиров ЖК в смеси метанол: H_2SO_4 (85:1 по объему) в течение 2 часов при 85°С.

Определение состава и содержания метиловых эфиров ЖК проводили на газовом хроматографе, оснащенном масс-спектрометрическим детектором (модель 6890/5975С, "Agilent Technologies", США). Анализ осуществлялся при следующих условиях: несущий газ гелий, ввод с делением потока, капиллярная колонка HP-FFAP длиной 30 м и внутренним диаметром 0,25 мм. В ходе анализа применялся температурный градиент: подъем от 100 до 190°С со скоростью 3°С/мин, затем 5 мин изотермально, второй подъем температуры от 190 до 230°С со скоростью 10°С/мин и 20 мин изотермально. Температура инжектора

составляла 250°C, интерфейса – 280°C; энергия ионизации детектора – 70 эВ, сканирование осуществлялось в диапазоне 45-450 атомных единиц. Пики метиловых эфиров ЖК на хроматограммах идентифицировали путем сравнения полученных масс-спектров со спектрами, имеющимися в базе данных NIST-2005 (Agilent Technologies, США), а также сравнением времен удерживания с таковыми у стандартов (Supelco, США). Количественное содержание индивидуальных ЖК (C_i , мг г⁻¹ сырой массы) определяли по формуле 1:

$$C_i = S_i \times C_{st} \times W_{st} / W_p \times S_{st} \quad (1),$$

где C_{st} – концентрация внутреннего стандарта (мг мл⁻¹), S_i – площадь пика ЖК (условные единицы), S_{st} – площадь пика внутреннего стандарта (условные единицы), W_p – масса пробы (г), W_{st} – объем добавленного внутреннего стандарта (мл).

2.5 Методы статистической обработки данных

Статистическая обработка результатов выполнена с использованием стандартных статистических методов (Лакин, 1990), при помощи программных пакетов MS Excel 2007, PAST 3.17 (Hammer et al., 2001), STATISTICA, версия 9 (Stat Soft Inc., США).

Результаты анализа соотношений двух типов скелетной мускулатуры в поперечном срезе тела рыб представлялись в виде процентных долей красной мышечной ткани (среднее (m) ± стандартная ошибка среднего (SE)) от общей площади поперечного среза в трех отделах тела. Данные тестировались на нормальность посредством критерия хи-квадрат Пирсона. Оценка влияния на интенсивность развития красной мускулатуры некоторых экологических факторов (биотопическое предпочтение, характер питания, тип локомоции), а также таксономической принадлежности рыбы была выполнена посредством однофакторного дисперсионного анализа. Взаимосвязь между крейсерской

скоростью плавания и интенсивностью развития красной мускулатуры оценивалась посредством корреляционного анализа.

Средний диаметр волокон ($m \pm SE$) рассчитывали для каждого типа мускулатуры в двух отделах тела. Достоверность межвидовых различий средневыборочных значений диаметров волокон в каждом из отделов тела оценивалась при помощи однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA, $p < 0,05$). Парный анализ значимости различий средних для каждого вида произведен на основании теста Тьюки. Размерный состав мышечных волокон в головном и хвостовом отделах тела сравнивали при помощи t-критерия Стьюдента ($p < 0,05$).

Поскольку тип распределения содержания металлов (мкг/г сухой массы) во многих случаях отличался от нормального (по критерию Шапиро-Уилка), сравнение средних значений содержания металлов в красной и белой мускулатуре для каждого вида проводилось с помощью U-критерия Манна-Уитни.

При оценке состава жирных кислот применены одно- и двухфакторный дисперсионный анализ и мультивариантный анализ методом главных компонент. Перед дисперсионным анализом данные проверялись на соответствие нормальному распределению по критерию Колмогорова – Смирнова (Лакин, 1990). При отсутствии нормального распределения значений, параметр исключался из дисперсионного анализа или анализировался с использованием теста Крускала-Уоллиса. При наличии достоверных показателей ANOVA ($p < 0,05$) для какого-либо параметра, оценивали достоверность различий между средними значениями с помощью LSD post hoc теста Фишера.

ГЛАВА 3 РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДВУХ ТИПОВ ВОЛОКОН СКЕЛЕТНОЙ МУСКУЛАТУРЫ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ИХТИОФАУНЫ СИБИРИ

3.1 Размерный состав волокон мышечной ткани

Размер мышечных волокон рыб характеризуется значительной пластичностью и зависит от множества факторов, таких как таксономическая принадлежность рыбы, стадия онтогенеза, интенсивность плавания, питание, а также ряда абиотических факторов (Weatherley et al., 1979; Stickland, 1983; Akster et al., 1995; Kiessling et al., 1991; Johnston, 1993; Rowlerson et al., 1995).

Исследования структурных особенностей мускулатуры рыб имеют большое значение в установлении особенностей роста рыбы и специфики функционирования различных типов мышечной ткани. Кроме того, следует отметить важность изучения размерного состава мышечных волокон не только с фундаментальной, но и с рыбохозяйственной точки зрения. Практическая важность обусловлена тем фактом, что количество и размерное распределение мышечных волокон, а также связанные с этими параметрами свойства соединительнотканного матрикса и химический состав тканей, являются главными технологическими характеристиками, определяющими качество мяса промысловых видов рыб (Панов и др., 2018).

В настоящей работе размерный состав волокон красной и белой мускулатуры оценен у 10 представителей ихтиофауны Сибири. Исследованные рыбы принадлежали к трем отрядам, характеризующимся в водных объектах Сибири наибольшим видовым разнообразием: – Лососеобразные (тугун, хариус сибирский), Окунеобразные (окунь, ерш) и Карпообразные (елец сибирский, плотва сибирская, пескарь сибирский, голянь речной, голянь озерный, голянь Чекановского). Для каждого вида рассчитаны средние диаметры волокон в головном и хвостовом отделах тела, оценена значимость различий диаметров волокон между двумя отделами (таблицы 3-4).

Таблица 3 – Средние диаметры (мкм) волокон красной и белой мускулатуры некоторых представителей ихтиофауны Сибири

Тип ткани	Отдел тела	Вид рыбы										F	p
		Лососеобразные		Окунеобразные		Карпообразные							
		Хар. с. (n = 3)	Туг. (n = 3)	Ок. р. (n = 3)	Ер. (n = 3)	Ел. с. (n = 3)	Пл. с. (n = 3)	Песк. с. (n = 3)	Г. реч. (n = 3)	Г. озер. (n = 3)	Г. Чек. (n = 3)		
БМ	Голов.	$\frac{54,7 \pm 1,6^A}{47,0-61,6}$	$\frac{56,6 \pm 0,5^A}{55,7-57,4}$	$\frac{65,5 \pm 2,4^B}{64,6-66,5}$	$\frac{61,4 \pm 2,6^{AB}}{58,4-66,9}$	$\frac{55,8 \pm 3,0^A}{52,8-58,9}$	$\frac{59,6 \pm 0,7^{AB}}{57,5-62,2}$	$\frac{60,2 \pm 2,6^{AB}}{55,7-64,5}$	$\frac{69,0 \pm 1,8^{BC}}{66,0-72,0}$	$\frac{60,7 \pm 1,8^{AB}}{56,2-64,8}$	$\frac{73,9 \pm 2,5^D}{54,9-85,9}$	11,1	0,00
	Хвост.	$\frac{54,1 \pm 1,5^A}{52,4-56,6}$	$\frac{61,4 \pm 1,5^{AB}}{58,6-62,8}$	$\frac{62,8 \pm 1,6^{BC}}{58,6-67,4}$	$\frac{55,2 \pm 1,2^{AB}}{56,1-58,3}$	$\frac{65,5 \pm 0,4^{BC}}{65,1-66,3}$	$\frac{53,4 \pm 2,3^A}{51,4-58,6}$	$\frac{59,1 \pm 2,4^{AB}}{57,8-60,4}$	$\frac{69,3 \pm 2,8^C}{63,3-82,1}$	$\frac{63,9 \pm 2,1^{BC}}{52,8-73,5}$	$\frac{60,4 \pm 1,8^{AB}}{56,3-68,2}$	5,9	0,00
	Средн.	$\frac{54,4 \pm 1,1^A}{47,0-61,6}$	$\frac{58,9 \pm 1,3^{AB}}{55,7-62,8}$	$\frac{63,9 \pm 1,3^{BC}}{58,6-67,4}$	$\frac{60,4 \pm 2,5^{AB}}{56,1-66,9}$	$\frac{61,6 \pm 2,6^B}{52,8-66,3}$	$\frac{56,2 \pm 1,6^{AB}}{51,4-62,2}$	$\frac{59,7 \pm 2,5^{AB}}{55,7-64,5}$	$\frac{69,1 \pm 1,5^D}{63,3-82,1}$	$\frac{63,3 \pm 1,4^{BC}}{52,8-73,5}$	$\frac{66,7 \pm 1,6^{CD}}{54,9-85,9}$	10,8	0,00
КМ	Голов.	$\frac{36,0 \pm 0,5^C}{32,5-40,1}$	$\frac{30,7 \pm 0,9^{AB}}{28,3-33,7}$	$\frac{37,2 \pm 1,0^{CD}}{36,9-37,5}$	$\frac{40,7 \pm 1,4^{DE}}{38,2-43,0}$	$\frac{38,2 \pm 1,9^{CD}}{34,4-40,8}$	$\frac{29,9 \pm 0,7^A}{29,2-30,6}$	$\frac{31,0 \pm 2,2^{AB}}{28,6-32,7}$	$\frac{33,3 \pm 0,9^{BC}}{28,9-37,5}$	$\frac{43,3 \pm 1,3^E}{41,3-45,5}$	$\frac{31,6 \pm 1,0^{AB}}{27,1-36,0}$	21,4	0,00
	Хвост.	$\frac{36,7 \pm 2,7^C}{33,4-39,9}$	$\frac{31,9 \pm 1,3^B}{29,8-31,4}$	$\frac{36,3 \pm 0,7^C}{31,9-40,6}$	$\frac{41,2 \pm 1,7^D}{39,3-42,7}$	$\frac{39,1 \pm 4,4^{CD}}{30,7-45,7}$	$\frac{32,2 \pm 2,5^B}{29,8-34,6}$	$\frac{36,5 \pm 2,1^C}{33,2-38,6}$	$\frac{33,5 \pm 0,7^{BC}}{33,2-33,7}$	$\frac{26,4 \pm 2,1^A}{25,1-27,6}$	$\frac{31,8 \pm 0,6^B}{31,1-32,9}$	25,4	0,00
	Средн.	$\frac{36,3 \pm 0,6^C}{32,5-40,1}$	$\frac{31,5 \pm 1,1^{AB}}{28,3-33,7}$	$\frac{36,7 \pm 0,6^C}{31,9-40,6}$	$\frac{40,9 \pm 0,9^D}{38,2-43,0}$	$\frac{38,6 \pm 2,2^{CD}}{30,7-45,7}$	$\frac{31,2 \pm 1,3^A}{29,2-34,6}$	$\frac{34,5 \pm 2,0^C}{28,6-38,6}$	$\frac{33,4 \pm 0,5^{BC}}{28,9-37,5}$	$\frac{34,5 \pm 0,9^C}{25,1-45,5}$	$\frac{31,7 \pm 0,5^{AB}}{27,1-36,0}$	24,1	0,00

Примечание: \pm ошибка среднего (SE), под чертой – минимальные и максимальные значения. F – критерий Фишера и его значения, p – уровень значимости (значимые величины выделены полужирным шрифтом; значения, помеченные одной и той же буквой, не имеют достоверных отличий при $p < 0,05$ (ANOVA, Тьюки тест). БМ – белая мускулатура, КМ – красная мускулатура, Хар. с. – хариус сибирский, Туг. – тугун, Ок. р. – окунь речной, Ер. – ерш, Ел. с. – елец сибирский, Пл. с. – плотва сибирская, Песк. с. – пескарь сибирский, Г. реч. – голянь речной, Г. озер. – голянь озерный, Г. Чек. – голянь Чекановского.

Таблица 4 – Значения $T_{\text{крит}}$ Стьюдента при сравнении размерного состава мышечных волокон в головном и хвостовом отделах тела.

Отряд	Вид рыбы	Тип мускулатуры	
		Белая	Красная
Лососеобразные	Хариус сибирский	0,3	0,6
	Тугун	1,8	0,9
Окунеобразные	Окунь речной	1,0	0,7
	Ерш	1,4	0,3
Карпообразные	Елец сибирский	4,6	1,0
	Плотва сибирская	2,0	1,8
	Пескарь сибирский	0,5	5,0
	Озерный гольян	1,2	0,9
	Речной гольян	0,1	2,0
	Гольян Чекановского	4,4	0,8

Примечание: полужирным шрифтом отмечены статистически значимые отличия при $p < 0,05$.

Для каждого из исследованных видов рыб определен размерный состав волокон в красной и белой мускулатуре, как процент размерных групп с шагом в 10 мкм от общей суммы волокон. Распределение волокон по размерным группам представлено как в среднем по телу, так и для головного и хвостового отделов тела отдельно.

Для всех трех изученных отрядов рыб отмечены более низкие значения диаметров волокон красной мускулатуры, нежели белой, при разбросе значений от 11 до 73 мкм и от 16 до 168 мкм, соответственно. Средние диаметры белой мускулатуры составляли 50-70 мкм, красной – 30-40 мкм (таблица 3). Размерный состав мышечных волокон каждой из трех изученных таксономических групп описан ниже.

Различия между диаметрами волокон красной и белой мускулатуры были достоверны для всех изученных видов рыб, как в среднем по телу (рисунок 3), так и для головного и хвостового отделов тела отдельно (рисунки 4-5).

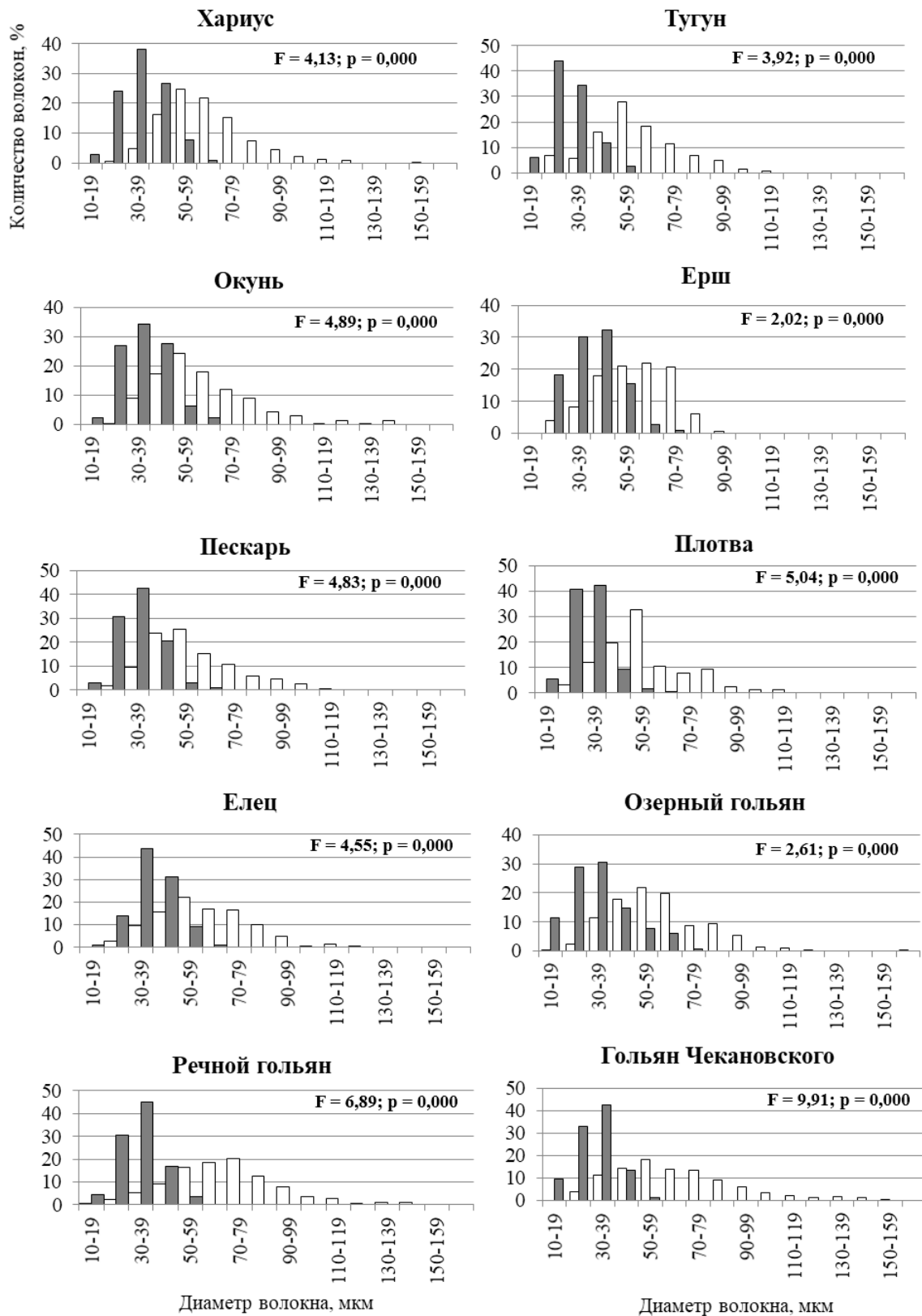


Рисунок 3 – Размерный состав волокон красной (темные столбцы) и белой мускулатуры (светлые столбцы), усредненный для двух отделов тела, у некоторых рыб Сибири (F – критерий Фишера и его значения для средних диаметров волокон, p – уровень значимости).

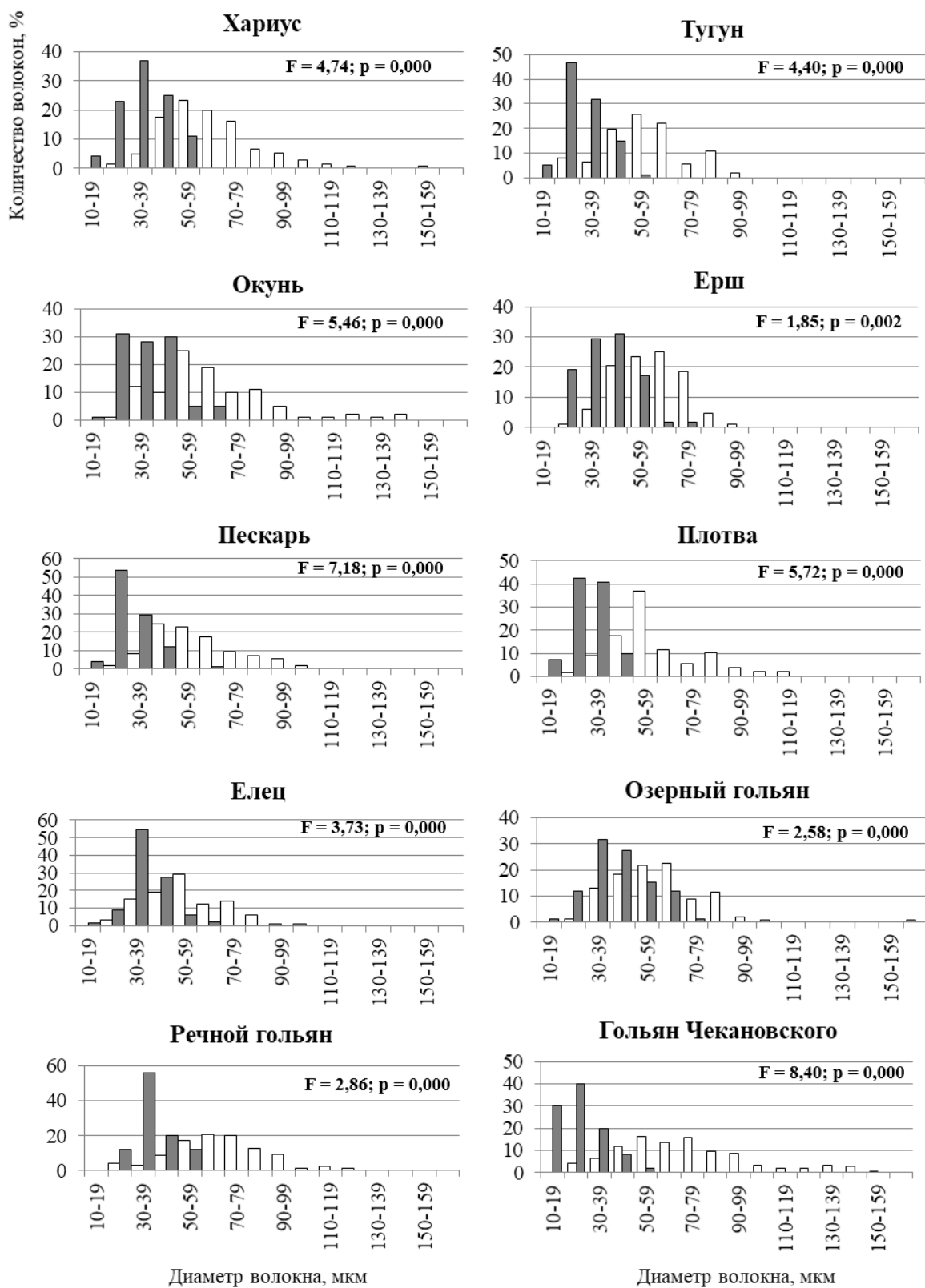


Рисунок 4 – Размерный состав волокон красной (темные столбцы) и белой мускулатуры (светлые столбцы) в головном отделе тела у некоторых рыб Сибири (F – критерий Фишера и его значения для средних диаметров волокон, p – уровень значимости).

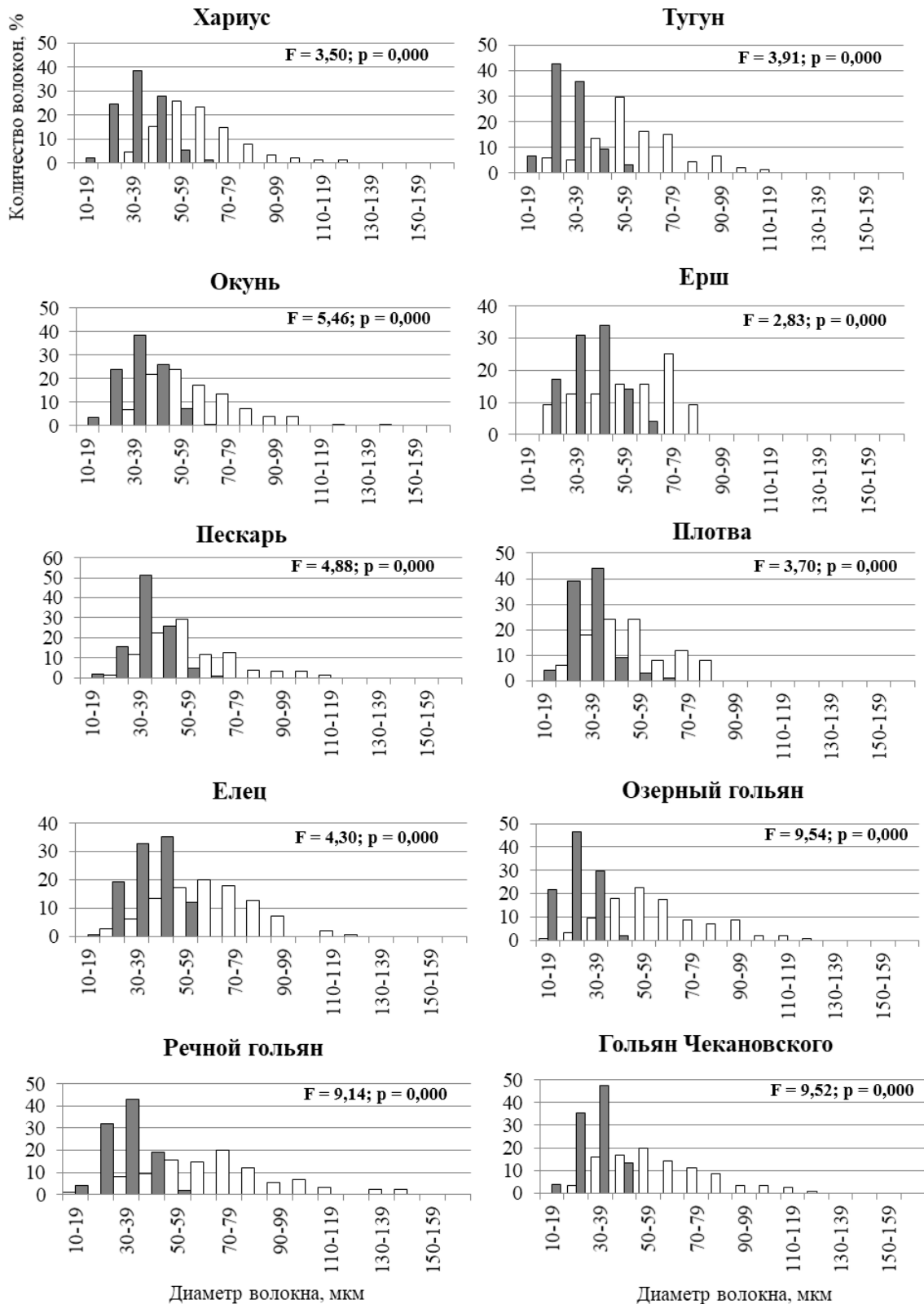


Рисунок 5 – Размерный состав волокон красной (темные столбцы) и белой мускулатуры (светлые столбцы) в хвостовом отделе тела у некоторых рыб Сибири (F – критерий Фишера и его значения для средних диаметров волокон, p – уровень значимости).

Отряд Лососеобразные. Диаметр белых волокон у изученных представителей данного отряда находился в диапазоне 18-149 мкм, при средних значениях 54,4 мкм у хариуса, 58,9 мкм у тугуна. Диаметр красных волокон был значительно меньше и варьировал в пределах от 13 до 72 мкм. Средние значения составили 36,3 мкм у хариуса, 31,5 мкм у тугуна (см. таблицу 3). Процентное распределение волокон по размерным группам было близко для тугуна и хариуса (рисунок 5). Около 70% белых волокон составляли размерные группы 40-70 мкм. Среди красных волокон, 90% приходилось на размерные группы 30-50 мкм.

Хариус характеризовался достоверно большим средним диаметром красных волокон, по сравнению с тугуном (таблица 3). Различия прослеживались как в области грудных плавников, так и в области хвостового стебля. Достоверные внутривидовые различия в размере волокон (t-тест, $p < 0,05$) между головным и туловищным отделами тела у исследованных видов Лососеобразных не обнаружены ни для красной, ни для белой мускулатуры (таблица 4).

Отряд Лососеобразные является одной из наиболее изученных таксономических групп в отношении размерного состава волокон красной и белой мускулатуры. В настоящее время имеются сведения о размерном составе мышечных волокон форели (Weatherley et al., 1980; Valente et al., 1999; Панов и др., 2009), американского гольца *Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814) (Панов и др., 2018), семги *Salmo salar* Linnaeus, 1758 (Johnston et al., 2006), кумжи *Salmo trutta* Linnaeus, 1758 (Davison, Goldspink, 1977), кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792) (Rabah, 2005). Диапазон средних значений диаметров мышечных волокон для данных видов составляет 50-100 мкм для белой, и 20-50 мкм для красной мускулатуры, чему соответствуют и полученные нами значения.

Отряд Окунеобразные. Средние диаметры белых мышечных волокон окуня и ерша достоверно не различались и составляли около 60 мкм (таблица 3). Диапазон значений диаметров волокон белой мускулатуры окуня был

значительно выше, чем у ерша (28-146 мкм и 24-99 мкм, соответственно). В то же время 70% от общего количества измеренных волокон белой мускулатуры, как окуня, так и ерша, были представлены размерными группами 40-70 мкм (рисунок 3).

Средний диаметр волокон красной мускулатуры для двух видов различался и составлял для окуня – 36,7 мкм, для ерша – 40,9 мкм (таблица 3). Различия между абдоминальным и каудальным отделами тела не были выявлены (таблица 4). Красная мускулатура окуня была представлена волокнами в диапазоне от 16 до 63 мкм у окуня и 20 – 72 мкм у ерша. Оба вида характеризовались преобладанием волокон, принадлежащих к размерным группам 20-50 мкм, которые составляли более 80% от общего количества измеренных волокон (рисунок 3).

Подобные исследования были проведены ранее на примере следующих представителей отряда Окунеобразные: ротана (Панов, 1996), тилапии (Dal Pai-Silva et al., 2003; Золотова и др., 2013), рыб семейств белоокровковые (Chaenichthyidae) и нототениевые (Nototheniidae) (Kilarski et al., 1982; Dunn et al., 1989). Согласно литературным данным, большинство представителей отряда Окунеобразные характеризуются средними диаметрами волокон 30-90 мкм для белой и 10-70 мкм для красной мускулатуры (Greer-Walker, Pull, 1975; Панов, 1996; Dal Pai-Silva et al., 2003; Золотова и др., 2013). Полученные данные о размерном составе волокон красной и белой мускулатуры окуня и ерша, соответствуют диапазонам значений, установленным для представителей отряда Окунеобразные.

Отряд Карпообразные. Средние диаметры мышечных волокон для шести изученных представителей данного отряда находились в диапазоне 56-77 мкм для белой мускулатуры и 32-39 мкм для красной (таблица 3). Значения диаметров волокон белой мускулатуры исследованных рыб находились в диапазоне 16-168 мкм, красной – 11-73 мкм. При этом для белых волокон наибольший разброс значений был отмечен у представителей родов *Rhynchocypris* и *Phoxinus*. Волокна красной мускулатуры характеризовались

близким размерным диапазоном для всех исследованных представителей отряда Карпообразные.

Процентное распределение отдельных размерных групп волокон для шести рассматриваемых видов в целом было близко: в белой мускулатуре около 60% волокон приходилось на размерные классы 40-70 мкм; в красной мускулатуре 70% волокон составляли волокна диаметром от 20 до 39 мкм (рисунки 3-5). В то же время оценка значимости различий для средних значений диаметров волокон показала наличие достоверных межвидовых различий (таблица 3). В частности, белая мускулатура речного гольяна и гольяна Чекановского в среднем характеризовалась большим диаметром волокон, чем у прочих изученных Карпообразных. При этом, в головном отделе наибольший средний диаметр белых волокон был отмечен для гольяна Чекановского, наименьший – для ельца, в хвостовом отделе наибольшим размером волокон характеризовался речной гольян, наименьшим – плотва. В красной мускулатуре наибольший средний диаметр волокон был зафиксирован у ельца, наименьший – у плотвы. В головном отделе тела больший средний диаметр красных волокон был характерен для озерного гольяна, наименьший диаметр – для плотвы. Красная мускулатура в хвостовом отделе тела озерного гольяна имела наиболее низкое значение среднего диаметра волокон, нежели у прочих представителей Карпообразных.

У ельца размер волокон белой мускулатуры в области грудных плавников был достоверно ниже, чем в области хвостового стебля. У гольяна Чекановского для данного типа мышечной ткани наблюдалась обратная зависимость (таблицы 3-4). У пескаря в красной мускулатуре отмечено увеличение среднего диаметра волокон в направлении от головы к хвосту. Для прочих изученных представителей отряда Карпообразных достоверные различия в размерном составе мышечных волокон в различных отделах тела не обнаружены ни для красной, ни для белой мускулатуры.

Размерный состав волокон пресноводных видов Карпообразных изучен в работах Talesara, Urfi (1983), Weatherley et al. (1988), Koumans et al. (1993),

Панова (1980, 1982), Шило (2017). Средние величины диаметров волокон леща, плотвы, чехони и жереха по данным Панова (1980) варьировали в пределах 56-86 мкм для белой мускулатуры и 21-28 мкм для красной. При этом волокна красной мускулатуры имели наименьший диаметр у наиболее активных видов рыб – чехони *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758) и жереха *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758). Среди исследованных нами представителей данного отряда отмечены близкие значения средних размеров волокон. Однако следует отметить, что плотва из Красноярского водохранилища имела меньший средний диаметр волокон белой мускулатуры, чем плотва из Саратовского водохранилища, исследованная В.П. Пановым (1980). При этом стоит отметить, что в указанной работе возраст плотвы составлял 5-7 лет, в нашем случае не превышал 4 лет. Очевидно, данный факт связан с увеличением роли гипертрофических процессов при росте мышечных волокон по мере роста рыбы, как это было продемонстрировано на примере многих видов рыб, принадлежащих к разным отрядам (Weatherley et al., 1988, Панов и др., 2009; Золотова и др., 2013, Панов и др., 2018).

Таким образом, на основании полученных данных, а также открытых литературных источников показано, что средний диаметр волокон красной мускулатуры большинства пресноводных видов рыб в полтора-два раза меньше диаметра волокон белой мускулатуры. Данные особенности, по всей видимости, связаны с особенностями роста мышечных волокон и могут играть значимую роль при определении содержания различных химических компонентов в филе рыб.

3.2 Особенности распределения красной и белой мышечной ткани

Как отмечалось в Главе 1, скелетная мускулатура большинства видов рыб включает в себя несколько типов тканей, представленных, главным образом, слоями красных и белых мышц (Bone, 1978; Sanger, Stoiber, 2001; Moyle, Cech, 2004). Данные типы мышечной ткани имеют между собой целый

ряд анатомических, биохимических и физиологических отличий (Mosse, Hudson, 1977; Luther et al., 1995; Sanger, Stoiber, 2001).

Неоднородность в составе осевой мускулатуры рыб может обуславливать недооценку реальных значений содержания тех или иных пищевых компонентов в филе рыб (Панов, 1997; Chaijan et al., 2004; Albrecht-Ruiz et al., 2015). В настоящее время известно о различиях в содержании общего белка, гликогена, липидов, некоторых жирных кислот, микро- и макроэлементов между белыми и красными мышцами рыб (Малькольм Лав, 1970; Лисовская, 1973; Силкина, 1991; Kiessling et al., 1990; Sikorski et al., 1990; Dickson, 1996; Karunarathna, Attygalle, 2009; Chaijan et al., 2010; Ashoka et al., 2011; Albrecht-Ruiz et al., 2015). Учитывая различия в содержании целого ряда химических компонентов в двух типах мышечной ткани рыб, очевидно, что соотношение различных типов мышц влияет на пищевую ценность филе рыб в целом. Вклад красных мышечных волокон может быть высоким, до 30% у некоторых представителей морской ихтиофауны (Greer-Walker, Pull, 1975; Mosse, Hudson, 1977; Drazen et al., 2013). В то же время соотношение типов мускулатуры у пресноводных видов остается практически неизученным (Hulbert, Moon, 1978).

Важным фактором, определяющим соотношение волокон красной и белой мышечной ткани в осевой мускулатуре рыб, является приуроченность данных типов тканей к различным уровням плавательной активности. Как известно, красные мышцы используются рыбой преимущественно для продолжительного плавания, белые – для осуществления кратковременных мощных ускорений (Bone, 1978; Sanger, Stoiber, 2001). Подобная функциональная зависимость в значительной степени определяет выбор биотопов, особенности локомоции, стратегии поиска корма (Boddeke et al., 1959; Langerhans, 2008). Влияние этих и ряда других факторов на интенсивность развития красных мышечных волокон было продемонстрировано на множестве морских видов рыб (Boddeke et al., 1959; Greer-Walker, Pull, 1975; Mosse, Hudson, 1977; Broughton et al., 1981; Gill et al.,

1982; Meyer-Rochow, Ingram, 1993; Drazen et al., 2013), а также некоторых пресноводных (Панов, 1997; Boddeke et al., 1959; Gatz, 1979; Панов, 1982; Kilarskii et al., 1992).

Таким образом, предполагается, что соотношение красной и белой мускулатуры может служить важным предиктором для определения поведенческих и экологических особенностей различных видов рыб.

Для проверки выдвинутого предположения выполнен анализ распределения красной и белой мышечной ткани у 25 представителей пресноводной ихтиофауны Сибири (таблица 5). Определены средние значения процентных долей площади, занимаемой красной мышечной тканью, от общей площади поперечного сечения тела в трех отделах – головном, туловищном и хвостовом.

У всех исследованных видов рыб основную долю от площади поперечного сечения аксиальной мускулатуры во всех отделах тела составляли белые мышцы. Доля красной мышечной ткани не превышала 22%. Средние значения относительного количества красной мускулатуры варьировали в пределах от 0,6 до 9,0% (таблица 5). Наибольшие значения долей красной мускулатуры были отмечены у тугуна и арктического омуля; наименьшие для щуки, каменной широколобки и девятииглой колюшки.

У большинства изученных представителей ихтиофауны Сибири доля красной мускулатуры наиболее высока в хвостовом отделе тела, последовательно увеличиваясь от головы к хвосту (исключение составили девятииглая колюшка, серебряный карась и каменная широколобка). Однако у некоторых видов, ленка, сига, речного и озерного гольянов и сибирского гольца, доля красной мускулатуры в головном отделе была выше, чем в туловищном. Наибольшая разница между относительным количеством красной мускулатуры в головном и хвостовом отделах была отмечена для полупроходных видов рыб (корюшка, омуль) (таблица 5).

Таблица 5 – Доля (% ± стандартная ошибка) красной мускулатуры в скелетных мышцах из различных отделов тела и ее соотношение в головном и хвостовом отделах у некоторых представителей ихтиофауны Сибири.

Вид	Головн.	Тулов.	Хвост.	Среднее	Головн.: хвост.
Отряд Лососеобразные					
Омуль арктический	$\frac{3,8 \pm 0,2}{3,0-5,0}$	$\frac{4,5 \pm 0,4}{2,9-6,4}$	$\frac{18,8 \pm 1,1}{12,3-21,9}$	$\frac{9,0 \pm 0,5}{6,2-10,2}$	1:4,9
Тугун	$\frac{4,8 \pm 0,5}{3,3-7,9}$	$\frac{5,6 \pm 0,4}{3,9-7,6}$	$\frac{16,5 \pm 0,8}{12,4-20,5}$	$\frac{9,0 \pm 0,3}{7,8-10,5}$	1:3,4
Пелядь	$\frac{5,2 \pm 0,3}{4,8-5,8}$	$\frac{6,8 \pm 0,9}{5,0-8,0}$	$\frac{14,7 \pm 1,7}{12,8-18,3}$	$\frac{8,9 \pm 0,9}{7,6-10,8}$	1:2,8
Ленок	$\frac{5,0 \pm 0,6}{3,8-6,0}$	$\frac{3,7 \pm 0,8}{2,4-5,1}$	$\frac{13,6 \pm 0,3}{13,0-13,9}$	$\frac{7,4 \pm 0,5}{6,6-8,0}$	1:2,7
Хариус	$\frac{3,5 \pm 0,3}{2,2-5,6}$	$\frac{4,0 \pm 0,4}{2,2-5,9}$	$\frac{10,9 \pm 0,9}{7,0-14,4}$	$\frac{6,2 \pm 0,4}{4,4-7,9}$	1:2,8
Ряпушка сибирская	$\frac{2,2 \pm 0,4}{0,6-3,1}$	$\frac{2,3 \pm 0,2}{1,7-2,7}$	$\frac{9,6 \pm 1,0}{5,7-12,3}$	$\frac{4,7 \pm 0,5}{3,3-6,0}$	1:4,4
Сиг-пыжьян	$\frac{3,1 \pm 0,2}{2,4-4,4}$	$\frac{2,6 \pm 0,1}{2,0-3,3}$	$\frac{7,8 \pm 0,6}{4,4-9,9}$	$\frac{4,5 \pm 0,3}{3,4-5,8}$	1:2,5
Отряд Карпообразные					
Пескарь сибирский	$\frac{5,3 \pm 1,4}{3,9-8,0}$	$\frac{5,8 \pm 0,8}{4,3-8,7}$	$\frac{11,8 \pm 0,9}{10,7-13,6}$	$\frac{7,7 \pm 1,2}{6,3-8,3}$	1:2,4
Елец сибирский	$\frac{5,7 \pm 1,0}{4,2-7,5}$	$\frac{6,3 \pm 0,9}{5,8-8,0}$	$\frac{10,8 \pm 1,4}{8,7-13,5}$	$\frac{7,6 \pm 1,0}{6,1-8,5}$	1:1,9
Плотва сибирская	$\frac{4,1 \pm 0,3}{3,3-4,6}$	$\frac{4,2 \pm 0,4}{3,4-5,2}$	$\frac{11,8 \pm 0,9}{9,1-13,2}$	$\frac{6,7 \pm 0,4}{5,5-7,6}$	1:2,9
Гольян речной	$\frac{4,8 \pm 0,4}{2,9-7,1}$	$\frac{4,1 \pm 0,2}{2,5-5,2}$	$\frac{9,1 \pm 0,6}{6,1-12,9}$	$\frac{6,0 \pm 0,2}{4,7-7,3}$	1:1,9
Голец сибирский	$\frac{4,7 \pm 0,4}{3,2-6,6}$	$\frac{2,8 \pm 0,4}{1,5-5,3}$	$\frac{8,7 \pm 0,5}{6,4-11,3}$	$\frac{5,4 \pm 0,2}{4,4-6,8}$	1:2,7
Лещ	$\frac{3,0 \pm 0,1}{2,9-3,2}$	$\frac{4,7 \pm 0,3}{4,4-5,0}$	$\frac{8,0 \pm 0,1}{7,9-8,2}$	$\frac{5,3 \pm 0,2}{5,1-5,5}$	1:2,7
Гольян озерный	$\frac{3,2 \pm 0,2}{2,0-4,0}$	$\frac{2,5 \pm 0,2}{1,5-3,7}$	$\frac{4,3 \pm 0,4}{2,5-5,8}$	$\frac{3,3 \pm 0,1}{2,9-3,9}$	1:1,3
Гольян Чекановского	$\frac{2,0 \pm 0,2}{1,6-2,7}$	$\frac{2,3 \pm 0,3}{1,5-3,3}$	$\frac{3,8 \pm 0,3}{3,2-4,2}$	$\frac{2,7 \pm 0,1}{2,3-3,1}$	1:1,6
Карась серебряный	$\frac{1,8 \pm 1,1}{0,7-3,0}$	$\frac{3,9 \pm 1,4}{2,5-5,2}$	$\frac{3,0 \pm 0,3}{3,6-3,3}$	$\frac{2,9 \pm 0,7}{2,2-3,6}$	1:1,7
Щиповка сибирская	$\frac{1,6 \pm 0,1}{1,0-2,3}$	$\frac{2,4 \pm 0,1}{1,8-3,1}$	$\frac{4,4 \pm 0,4}{1,8-6,5}$	$\frac{2,8 \pm 0,2}{1,7-3,9}$	1:1,3

Продолжение таблицы 5

Вид	Головн.	Тулов.	Хвост.	Среднее	Головн.: Хвост.
Отряд Окунеобразные					
Ерш	$\frac{2,5 \pm 0,2}{1,6-3,4}$	$\frac{2,3 \pm 0,3}{1,1-3,4}$	$\frac{5,9 \pm 0,3}{4,2-7,5}$	$\frac{3,6 \pm 0,3}{2,2-4,5}$	1:2,4
Окунь речной	$\frac{1,5 \pm 0,1}{1,1-2,4}$	$\frac{1,8 \pm 0,2}{0,7-2,8}$	$\frac{4,0 \pm 0,4}{1,8-5,7}$	$\frac{2,4 \pm 0,2}{1,7-3,6}$	1:2,7
Ротан	$\frac{1,4 \pm 0,1}{1,0-1,9}$	$\frac{1,3 \pm 0,1}{0,7-2,0}$	$\frac{2,3 \pm 0,3}{1,3-3,1}$	$\frac{1,7 \pm 0,1}{0,8-2,2}$	1:1,6
Отряд Корюшкообразные					
Корюшка азиатская	$\frac{2,8 \pm 0,3}{1,6-3,3}$	$\frac{5,7 \pm 0,4}{4,2-6,6}$	$\frac{13,6 \pm 0,9}{11,3-16,6}$	$\frac{7,4 \pm 0,5}{5,7-8,8}$	1:4,9
Отряд Трескообразные					
Налим	$\frac{1,2 \pm 0,1}{1,0-1,3}$	$\frac{1,3 \pm 0,2}{1,1-1,6}$	$\frac{5,2 \pm 0,4}{4,8-5,6}$	$\frac{2,6 \pm 0,3}{2,3-2,8}$	1:4,3
Отряд Колюшкообразные					
Колюшка девятииглая	$\frac{0,7 \pm 0,2}{0,4-0,9}$	$\frac{0,7 \pm 0,1}{0,6-0,8}$	$\frac{0,7 \pm 0,1}{0,6-1,0}$	$\frac{0,7 \pm 0,1}{0,6-0,9}$	1:1
Отряд Щукообразные					
Щука	$\frac{0,4 \pm 0,1}{0,3-0,6}$	$\frac{0,5 \pm 0,1}{0,4-0,6}$	$\frac{0,8 \pm 0,1}{0,7-1,0}$	$\frac{0,6 \pm 0,0}{0,5-0,7}$	1:2
Отряд Скорпенообразные					
Широколобка каменная	$\frac{1,3 \pm 0,0}{1,2-1,3}$	$\frac{0,6 \pm 0,0}{0,5-0,7}$	-	$\frac{0,6 \pm 0,0}{0,6-0,7}$	-

Относительное количество красной мускулатуры у исследованных видов рыб, принадлежащих к одному и тому же отряду, значительно варьировало. Так для представителей отряда Лососеобразные средние значения колебались от 3,3 до 10,8%, у Карпообразных – от 1,7 до 8,5%. Наблюдаемая межвидовая изменчивость процентного соотношения двух типов ткани осевой мускулатуры у исследованных представителей ихтиофауны Сибири может быть обусловлена рядом факторов.

Таблица 6 – Факторы дисперсионного анализа и их категории у исследованных видов рыб

Вид	Тип локомоции	Характер питания	Биотоп. предпочтение
Отряд Лососеобразные			
Омуль арктический	субкар.	пл., бн.	рео.
Тугун	субкар.	пл., бн.	рео.
Пелядь	субкар.	пл.	озер.-реч.
Ленок	субкар.	ихт., бн.	рео.
Хариус	субкар.	бн., ихт.	рео.
Ряпушка сибирская	субкар.	пл., бн.	озер.-реч.,
Сиг-пыжьян	субкар.	бн.	озер.-реч.
Отряд Карпообразные			
Пескарь сибирский	субкар.	бн.	рео.
Елец сибирский	субкар.	бн.	рео.
Плотва сибирская	субкар.	бн., пл.	озер-реч.
Гольян речной	субкар.	бн.	рео.
Голец сибирский	субкар.	бн.	рео.
Лещ	субкар.	бн.	озер-реч
Гольян озерный	субкар.	бн.	лимн.
Гольян Чекановского	субкар.	бн.	озер.-реч.
Карась серебряный	субкар.	бн.	лимн.
Щиповка сибирская	ангилл.	бн.	рео.

Продолжение таблицы 6

Вид	Тип локомоции	Характер питания	Биотоп. предпочтение
Отряд Окунеобразные			
Ерш	субкар.	ихт., бн.	рео.
Окунь речной	субкар.	ихт., бн.	озер.-реч.
Ротан	субкар.	ихт., бн.	лимн.
Отряд Корюшкообразные			
Корюшка азиатская	субкар.	ихт., бн.	рео.,
Отряд Трескообразные			
Налим	ангилл.	ихт.	озер-реч.
Отряд Колюшкообразные			
Колюшка девятиглая	диодонт., острац.	бн., ихт.	лимн.
Отряд Щукообразные			
Щука	субкар., лабри.	ихт.	озер. реч.
Отряд Скорпенообразные			
Широколобка каменная	диодонт.	бн.	рео.

Примечание: использованы сокращения: при указании типа локомоции – субкар. – субкарангиформный, ангилл. – ангиллоформный, диодонт. – диодонтиформный, острац. – острациформный, лабри. – лабриформный; при указании характера питания – ихт. – ихтиофаг, пл. – планктофаг, бн. – бентофаг; при указании биотопического предпочтения – рео. – реофильный, озер.-реч. – озерно-речной, лимн. – лимнофильный. Тип локомоции рыб указан в соответствии с работой Katorpodis (1992), характер питания и биотопические предпочтения по Подлесный (1958) и Пресноводные рыбы ... (2016).

В соответствии с работами Boddeke et al. (1959), Greer-Walker, Pull (1975), Broughton et al. (1981) и McLaughlin, Kramer (1991) к факторам, потенциально влияющим на различия в процентном составе типов мышечной ткани, относят: биотопическое предпочтение (лимнофил, озерно-речной вид, реофил), тип локомоции, скорости плавания, характер питания и таксономическое положение (принадлежность к конкретному отряду). Для оценки влияния каждого из предложенных факторов посредством однофакторного дисперсионного анализа, исследованные виды были категоризованы по четырем признакам: таксономический статус, биотопическое предпочтение, характер питания, тип локомоции (таблица 6). Влияние скорости плавания не учитывалось в связи с отсутствием необходимых сведений для большинства исследуемых видов рыб.

В результате анализа была обнаружена связь каждого из четырех факторов со степенью развития красной мускулатуры, выраженной % от общего количества мышц (таблица 7, рисунок 6). При этом, аналогичные зависимости наблюдались как в хвостовом отделе тела, так и средних значений для трех отделов.

Таблица 7 – Результаты дисперсионного анализа влияния отдельных факторов на долю красной мускулатуры (% от общего количества) у некоторых рыб Сибири (F – критерий Фишера, статистически достоверные величины p отмечены *)

Фактор	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (DF)	Средние квадраты (MS)	F	p
Хвостовой отдел					
Отряд	129,854	4	32,463	3,377	0,011*
Биотоп. предпочтение	478,823	2	239,411	24,905	0,000*
Тип локомоции	258,932	1	258,933	26,936	0,000*
Тип питания	136,448	3	45,483	4,731	0,003*
Среднее для трех отделов					
Отряд	19,632	4	4,908	3,763	0,006*
Биотоп. предпочтение	194,122	2	97,061	74,418	0,000*
Тип локомоции	118,424	1	118,424	90,798	0,000*
Тип питания	98,147	3	32,716	25,083	0,000*

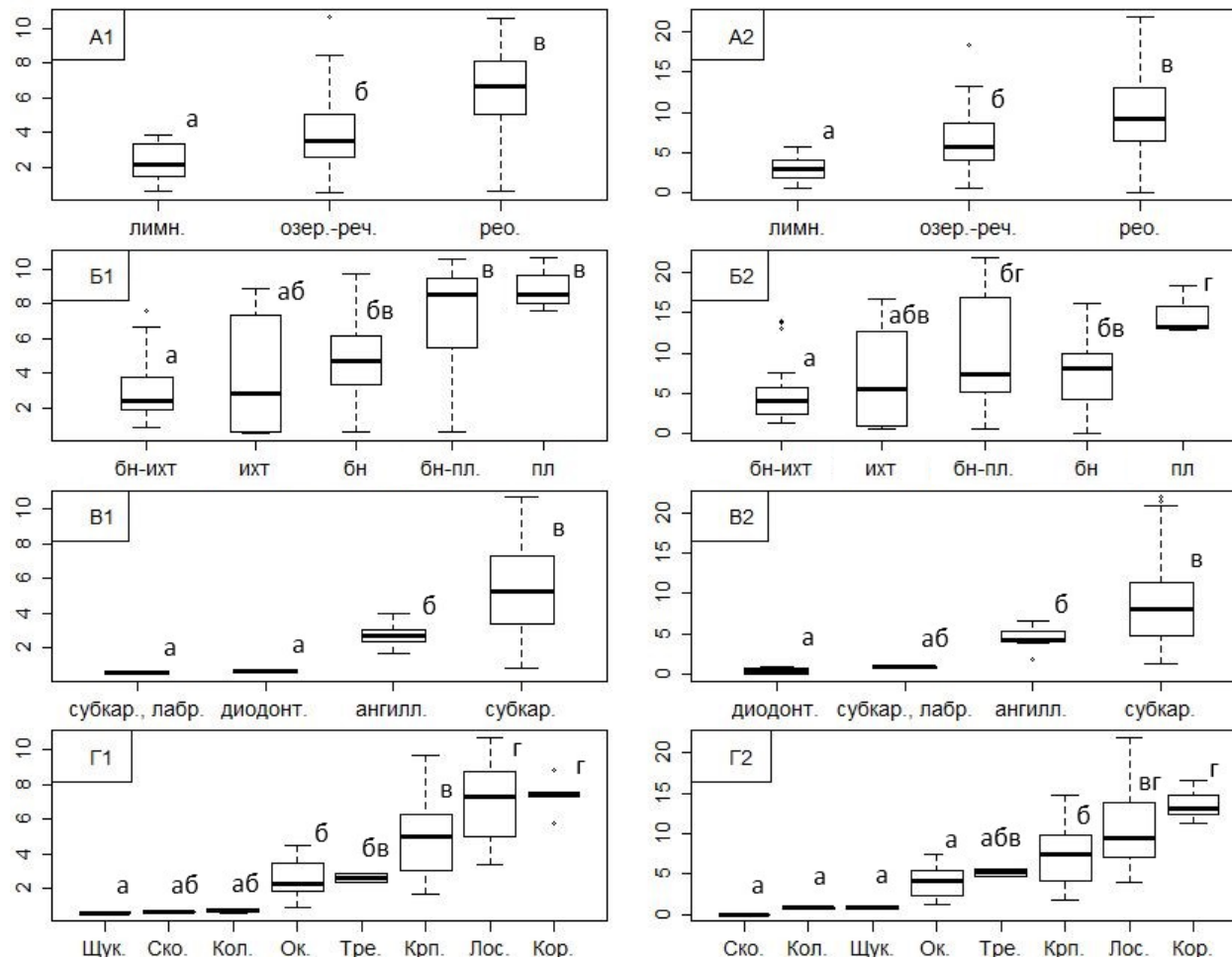


Рисунок 6 – Доля (%) красной мускулатуры от общего количества осевой мускулатуры в среднем по телу (левый столбец) и в поперечном сечении хвостового отдела тела (правый столбец) в зависимости от биотопического предпочтения (А), типа питания (Б), типа локомоции (В), отряда (Г). Сокращения приведены по аналогии с таблицей 4. Значения, отмеченные одной и той же буквой (а-г), не имеют достоверных отличий при $p < 0,05$ (ANOVA, Тьюки тест).

Среди исследованных факторов наиболее значимое влияние на развитие красной мускулатуры оказывало биотопическое предпочтение. Доля красных мышц возрастала в ряду лимнофильные – озерно-речные – реофильные рыбы (рисунок 6).

Вторым по значимости фактором выступил тип локомоции. Наибольшее количество красной мускулатуры имели рыбы с субкарангиформным типом плавания (рисунок 6). Поскольку щука при движении способна использовать как субкарангиформный, так и лабриформный типы, для этого вида рыб типы локомоции на рисунке 6 указаны через запятую. В меньшей степени красная мускулатура представлена у видов рыб, имеющих лабриформный (щука) и диодонтиформный (колюшка, широколобка) типы локомоции. Виды с ангиллоформным типом локомоции (налим, щиповка) характеризовались промежуточными значениями долей красной мускулатуры, при этом достоверно отличались от крайних групп.

В зависимости от типа питания наибольшей интенсивностью развития красной мускулатуры характеризовались виды рыб, имеющие преимущественно планктонное (песядь) и смешанное зоопланктонно-зообентосное питание (тугун, омуль, ряпушка) (рисунок 6). Наименьшее количество красных мышц отмечено у ихтиофагов (щука, налим). Наибольший разброс значений отмечен у бентосоядных представителей ихтиофауны Сибири. Среди них наибольшая интенсивность развития красной мускулатуры была характерна для видов, имеющих в питании значительную долю воздушных насекомых (елец, хариус, ленок), а наименьшая для маломобильных придонных рыб (щиповка, широколобка и др.).

В меньшей степени на интенсивность развития красной мускулатуры оказало влияние таксономическое положение рыб. Следует указать, что только три отряда были представлены несколькими видами рыб – Карпообразные, Лососеобразные и Окунеобразные, тогда как остальные – только одиночными представителями. Среди исследованных рыб наибольшими значениями красной

мускулатуры характеризовались виды, принадлежащие к отрядам Корюшкообразные, Лососеобразные и Карпообразные; наименьшими – представители отрядов Щукообразные, Скорпенообразные и Колюшкообразные.

Рассмотрим каждый из факторов, более подробно:

Биотопические предпочтения. Среди рассмотренных факторов, биотопические предпочтения рыб являются наиболее изученным фактором, влияющим на интенсивность развития красной мускулатуры (Broughton et al., 1981; Greer-Walker, Pull, 1975; Johnston, Moon, 1981; McLaughlin, Kramer, 1991; Drazen et al., 2013).

Различия в количестве красной мускулатуры у видов рыб напрямую связаны со скоростью потока воды. Очевидно, что постоянное сопротивление потоку водных масс в значительной степени инициирует развитие красной мускулатуры. Согласно нашим данным, наибольшими процентными значениями красных мышц в поперечном сечении тела характеризовались типичные реофильные виды, традиционные места обитания которых приурочены к зонам медиали и стрежени рек (омуль, ленок, хариус и др.). Значительно ниже процентная доля красной мускулатуры у лимнофильных видов (карась, голянь озерный, ротан), а также реофилов, характеризующихся приуроченностью к участкам рек с замедленным течением – рукавам, закосьям (сиг, окунь, щука и др.).

На примере представителей ихтиофауны морских экосистем, ряд авторов указывает на связь развития красной мускулатуры и вертикального распределения рыб в водной толще (Blaxter et al., 1971; Drazen et al., 2013). Неоднократно были описаны различия в распределении красной мышечной ткани между морскими рыбами, населяющими различные горизонты водной толщи (Blaxter et al., 1971; Greer-Walker, Pull, 1975; Johnston, Moon, 1981; McLaughlin, Kramer, 1991; Drazen et al., 2013). Однако, связь вертикального распределения с развитием красной мускулатуры пресноводных рыб не прослеживается даже для крупных лимнических экосистем, например, у двух

пелагических (большая голомянка *Comephorus baikalensis* (Pallas, 1776), малая голомянка *Comephorus dybowski* (Korotneff, 1904)) и двух бентопелагических видов (длиннокрылка *Cottocomephorus inermis* (Yakovlev, 1890) и желтокрылка *Cottocomephorus grewingkii* (Dybowski, 1874)) из оз. Байкал (Сиделева, Козлова, 2010). Для двух бентопелагических видов и пелагической *C. dybowski* относительная масса красной мускулатуры составляла около 7%, в то время как у другого пелагического вида – *C. baikalensis* величина данного параметра не превышала 2,4%. Данный факт очевидно связан с высокой экологической пластичностью большинства пресноводных видов рыб по отношению к занимаемым биотопам, в отличие от морских экосистем, где дифференциация рыб по глубинам водной толщи выражена в большей степени.

В ряде публикаций показано интенсивное развитие красной мускулатуры у рыб, совершающих протяженные нерестовые и нагульные миграции (Bilinski, 1974; Hulbert, Moon, 1978; Meyer-Rochow, Ingram, 1993; Cediél et al., 2008). При этом различия в относительном количестве красной мускулатуры прослеживаются также у жилых и мигрирующих популяций одного вида (Meyer-Rochow, Ingram, 1993). Cediél et al. (2008), анализируя три вида gobiоидных рыб (сем. Gobioidae), в ходе миграции поднимающихся по водопадам, отмечает крайне высокие значения долей красной мышечной ткани (до 20% от общего количества осевой мускулатуры), значительно превышающие таковые для большинства пресноводных рыб. По нашим данным у трех полупроходных видов рыб (корюшка, омуль, ряпушка сибирская), средние значения относительного количества красной мускулатуры в поперечном сечении тела находились в диапазоне от 5 до 9%. Наиболее показательным отличием от большинства немигрирующих видов рыб послужила разница между содержанием красной мускулатуры в головном и хвостовом отделах тела. У мигрирующих представителей соотношение составило 1:4-1:5, в то время как у немигрирующих редко превышало 1:3 (см. таблицу 5).

Тип локомоции. Обнаруженное нами увеличение доли красной мускулатуры в ряду: диодонтиформные – лабриформные – ангилиформные – суббрангиформные рыбы согласуется с имеющимися данными о распределении двух типов мышечной ткани у костистых рыб, использующих различные типы локомоции (Greer-Walker, 1970; Greer Walker, Pull, 1975; Mosse, Hudson, 1977; Graham et al., 1983; Davison, 1988; El-Fiky, Wieser, 1988; Johnston, 1989). На примере некоторых представителей морской ихтиофауны, отмечено, что наибольшим развитием красной мускулатуры характеризуются рыбы, использующие преимущественно тунниформный, карангиформный и субкарангиформный типы плавания (Greer-Walker, 1970; Greer Walker, Pull, 1977; Mosse, Hudson, 1977; Graham et al., 1983). У рыб, использующих данные типы локомоции, отмечена наибольшая разница в соотношении красных мышц в головном и хвостовом отделах, что закономерно связано с интенсивной работой мускулатуры их хвостового стебля (Luther et al., 1995; Sanger, Stoiber, 2001).

Виды, обладающие ангилиформным типом локомоции, характеризуются сравнительно небольшим количеством красных мышечных волокон (Boddeke et al., 1959; Greer-Walker, Pull, 1975). Исключение демонстрирует лишь американский речной угорь *Anguilla rostrata* (Lesueur, 1821), доля красной мускулатуры которого составляет около 16% от общего количества осевой мускулатуры (Hulbert, Moon, 1978). При этом следует отметить, что у большинства исследованных в настоящее время костистых рыб, использующих данный тип локомоции, процентное соотношение красной и белой мускулатуры практически не изменяется, и лишь на участке от анального отверстия в направлении к хвосту может незначительно увеличиваться (Hulbert, Moon, 1978). Согласно имеющимся в литературе сведениям, разница в относительном количестве красных и белых волокон в туловищном и хвостовом отделах тела у рыб, использующих ангилиформный тип локомоции, не превышает 1:2 (Hulbert,

Moon, 1978). Однако, по нашим данным у налима разница между двумя отделами тела значительно превышала эту величину и составляла 1:4.

Снижение относительного количества красной мускулатуры в зависимости от сокращения ундуляционной волны наглядно можно проследить на трех придонных видах карповых, населяющих водные объекты Сибири и имеющих сходные биотопы и спектры питания – сибирской щиповке, сибирском голяце и сибирском пескаре (Попов, 2007а). Щиповка сибирская – вид с наименьшим количеством красной мускулатуры в поперечном сечении тела (в среднем 2,8%), при движении использует тип плавания близкий к ангиллиформному (Winter, Van Densen, 2001). Далее по мере сокращения длины ундуляционной волны, следуют сибирский голец, использующий при плавании около половины длины тела и пескарь, являющийся типичным субкарангиформным видом (Videler, 1993; Winter, Van Densen, 2001). По нашим данным средняя доля красной мускулатуры у перечисленных видов рыб также увеличивается с 5,4 до 7,7% соответственно.

У видов, по типу локомоции относящихся к лабриформным и диодонтиформным рыбам, отмечается крайне низкое развитие красных мышц в скелетной мускулатуре, вплоть их до полного отсутствия (Mosse, Hudson, 1977; Gatz, 1979). Основным движителем у рыб, принадлежащих к данным группам, служат рывковые движения грудных плавников, при этом мускулатура плавников задействуется практически на всех скоростях вплоть до максимальной устойчивой, в то время как миотомальная мускулатура используется исключительно для непродолжительных «бросков» (Davison, 1988). Таким образом, необходимость в использовании аэробной мускулатуры у лабриформных и диодонтиформных видов сводится к минимуму. Есть мнение, что красная мускулатура у лабриформных видов рыб используется исключительно для инициирования изгибов хвоста и туловища, предназначенных для смены направления движения (Archer, Johnston, 1989). Заметным исключением из данного правила, являются три вида рыб сем.

гобиоидные, совершающие миграции вверх водопадам – *Sicyopterus stimpsoni* (T.N. Gill, 1860), *Lentipes concolor* (T.N. Gill, 1860) и *Awaous guamensis* (Valenciennes, 1837). Как отмечалось ранее, красная мускулатура данных видов может составлять до 20% от общего количества осевой мускулатуры (Cediel et al., 2008). Однако, исследования Schoenfuss и Blob (2003) показали, в ходе миграции эти рыбы используют иные механизмы локомоции: *L. concolor* и *A. guamensis* – поднимаются за счет активной работы хвостовой мускулатуры, а *S. stimpsoni* за счет попеременного прикрепления к субстрату ротовой и брюшной присосок. На примере некоторых арктических видов рыб отмечено, что интенсивность развития красных мышечных волокон у видов, чередующих лабриформный и карангиформный типы плавания, значительно выше, чем у облигатных лабриформных видов (Johnston, 1989).

Среди исследованных нами представителей ихтиофауны Сибири, лабриформным типом плавания обладал всего один вид – каменная широколобка. Также, как и большинство изученных в настоящее время представителей данной группы (Mosse, Hudson, 1977; Gatz, 1979; Johnston, 1989), широколобка характеризовалась минимальными значениями относительного количества красных мышечных волокон в осевой мускулатуре, при этом основная масса красных мышц была сосредоточена в районе грудных плавников.

Пищевые взаимоотношения. Для большинства видов рыб осевая мускулатура, как один из основных движителей в процессе локомоции, играет неотъемлемую роль в поиске и потреблении пищи, а также уходе от нападения хищников (Webb, 1984; Rice, Hale, 2010). Учитывая функциональные различия между двумя основными типами осевой мускулатуры, мы предположили, что соотношение двух типов мышечной ткани в значительной степени связано с пищевым поведением исследованных видов рыб.

Мы выявили достоверные различия в соотношении красных и белых мышечных волокон в осевой мускулатуре некоторых представителей ихтиофауны Сибири в зависимости от типа питания (таблица 7, рисунок 6). В

частности, наибольшее количество красной мускулатуры отмечено у рыб, имеющих планктонное и смешанное планктонно-бентосное питание. Придонные бентосоядные рыбы и облигатные ихтиофаги (щука, налим) имели минимальные значения. В ходе анализа не производилась дифференцировка видов-ихтиофагов на засадных и активных хищников, тем не менее средние доли красной мускулатуры засадных ихтиофагов (например, щука, ротан) значительно ниже чем активных (ленок, корюшка). Помимо этого, интенсивное развитие красных мышечных волокон было отмечено также у рыб с высокой долей в рационе воздушного корма (хариус, тугун, ленок, елец). Наибольший разброс в относительном количестве красной мускулатуры в поперечном сечении тела был отмечен у бентосоядных видов рыб.

Ранее особенности поиска пищи и их связь с интенсивностью развития красной мышечной ткани были затронуты в работе *Voddeke et al. (1959)*. По мнению авторов, наименьшее развитие красной мускулатуры характерно для засадных хищников и видов, добывающих кормовые объекты в ходе непродолжительного преследования; наибольшее – для ихтиофагов, активно преследующих добычу. Большая часть мирных рыб характеризуется промежуточными значениями данного параметра. Позднее ряд исследователей отмечали также крайне высокие значения относительного количества красных мышечных волокон в осевой мускулатуре морских планктоноядных видов рыб (*Greer-Walker, Pull, 1975; Mosse, Hudson, 1977*). Подобные соотношения двух типов мышечной ткани в осевой мускулатуре обнаружены у многих планктоноядных морских и пресноводных видов (*Gill et al., 1989; Hoyle et al., 1986; Johnston, 1989*).

Ряд исследований демонстрируют, что особенности поиска пищи и локомоторная активность рыб тесно связаны (*Keenleyside, 1979; Webb, 1982, 1988; Juanes et al., 2002; Rice, Hale, 2010*). Подобная связь наиболее хорошо изучена на примере засадных и активных ихтиофагов, характеризующихся карангиформным и субкарангиформным типами плавания (*Keenleyside, 1979;*

Webb, 1984, 1988; Videler, 1993; Pavlov, Kasumyan, 2002; Juanes et al., 2002). Так, типичные засадные ихтиофаги, такие как обыкновенная щука и большая барракуда *Sphyræna barracuda* (Edwards, 1771), при добыче пищи большую часть времени остаются неподвижными, либо совершают медленные непродолжительные перемещения, пока потенциальная жертва не окажется в пределах досягаемости, после чего производят мощное ускорение (бросок) (Videler, 1993). Бросок у данных видов инициируется ударами хвоста, площадь которого увеличена за счет смещенных к хвостовому отделу спинного и анального плавников. Ихтиофаги-преследователи, (обыкновенный тунец *Thunnus thunnus* (Linnaeus, 1758), судак *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), жерех *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758), большинство представителей рода *Salmo*), обладают наилучшей плавательной способностью и способны поддерживать высокие скорости плавания в течении продолжительного времени, необходимые для обследования больших областей в поисках пищи, а также преследования и последующих атак потенциальной добычи (Webb, 1984; Pavlov, Kasumyan, 2002). При плавании представители данной группы характеризуются большей амплитудой изгиба хвостового отдела, но меньшей частотой биений хвоста, чем засадные ихтиофаги (Webb, 1988).

Различия в плавательном поведении при добыче пищи обнаружены и у мирных рыб (Keenleyside, 1979; James, Findlay, 1989; Law, Blake, 1996). Известно, что пелагические планктоноядные виды рыб характеризуются сравнительно высокими значениями как крейсерских, так и максимальных скоростей (Радаков, Протасов, 1964), что обусловлено спецификой поиска и добычи пищевых компонентов (Rice, Hale, 2010). В настоящее время выделяет две основных стратегии питания рыб-планктонофагов: фильтрация через жаберные тычинки, в процессе плавания через скопления зоопланктонных организмов и последовательный отлов одиночных особей или небольших групп организмов (Keenleyside, 1979). Используемая стратегия зависит от размера рыбы и ее добычи, а также обеспеченности кормом (O'Connell, 1972; Janssen, 1976). Малый

размер объектов питания обуславливает значительные энергетические затраты на перемещения, направленные на поиск корма, что характерно для обоих вариантов пищевых стратегий. Еще одним фактором, определяющим высокую плавательную способность данной группы рыб, и как следствие интенсивное развитие красной мускулатуры, являются регулярные вертикальные миграции, совершаемые планктоноядными видами вслед за скоплениями зоопланктонных организмов (Salvanes, Kristofferson, 2001). Рыбы-планктофаги способны менять скоростной режим плавания в зависимости от пищевой ценности кормовых объектов и обеспеченности пищей (James, Findlay, 1989; Law, Blake, 1996). Например, при потреблении организмов фитопланктона, южноафриканский анчоус *Engraulis capensis* Gilchrist, 1913 передвигается на скорости 0,7-1,9 L/сек, в то время как при потреблении зоопланктона его скорость плавания увеличивается до 2,1-2,4 L/сек (James, Findlay, 1989). Очевидно, что подобное поведение направлено на увеличение количества добываемой пищи и минимизацию энергетических затрат.

Крайне разнообразны стратегии добычи пищи у бентосоядных видов рыб. Keenleyside (1979) выделяет четыре пищевых стратегии у бентофагов: сбор мелких организмов, вспугивание добычи с последующей поимкой, сбор субстрата с последующей сортировкой добычи и захват крупных организмов. Каждая из данных стратегий характеризуется уникальным комплексом адаптивных особенностей, включающих и особенности передвижения и маневрирования в толще воды. В то же время автор отмечает, что бентосоядные виды рыб специализируются главным образом на обнаружении и сортировке добычи различными способами, а не на ее отлове. В связи с этим многие виды-бентофаги являются малоподвижными и совершают лишь незначительные передвижения с целью смены места кормежки (Keenleyside, 1979). Одной из ключевых локомоторных функций в поведении бентофагов являются механизмы ухода от атаки хищника. Подобные механизмы легли в основу классификации Boddeke et al. (1959), выделяющей среди мирных рыб группы «спринтеров» и

«кроулеров». Так, при нападении хищника мирные «спринтеры» плывут к ближайшему укрытию, в то время как «кроулеры» уходят от хищника по зигзагообразной траектории, либо уплывают в открытую воду. Показано значительно меньшее количество красных мышечных волокон у «спринтеров» в сравнении с «кроулерами» (Boddeke et al., 1959; Gill et al., 1982, 1989).

В отдельную группу выделяют виды рыб с воздушным питанием, обладающие способностью ловить добычу, пролетающую над поверхностью воды (Keenleyside, 1979). Кинематика захвата воздушной пищи наиболее подробно изучена на примере брызгуна *Toxotes microlepis* (Gunther, 1860) и араваны *Osteoglossum bicirrhosum* (Cuvier, 1829) (Lowry et al., 2005; Shih, Tschet, 2010), и некоторых других видов – четырехглазки *Anableps anableps* (Linnaeus, 1758), ривулуса *Rivulus hartii* (Boulenger, 1890), некоторых Лососеобразных (Kalleberg, 1958; Zahl et al., 1977). Локомоторный акт при воздушном питании обеспечивается прежде всего за счет интенсивных колебаний хвостового отдела тела. Непосредственно в момент приближения к жертве, рыба совершает бросок с S-образного изгиба тела (Keenleyside, 1979; Lowry et al., 2005; Shih, Tschet, 2010). Аналогичная модель используется некоторыми видами рыб также для ухода и дезориентации хищника (Keenleyside, 1979). Очевидно, что активная работа хвостового отдела при воздушном питании предполагает интенсивное развитие мускулатуры хвостового отдела, в том числе и красной мышечной ткани, например, у радужной форели (Nag, 1972), а также некоторых представителей сибирской ихтиофауны (хариус, елец, ленок, тугун), представленных в нашей работе.

Таким образом, анализ полученных сведений о соотношении красных и белых мышечных волокон в осевой мускулатуре рыб Сибири и доступной информации о стратегиях добычи пищевых объектов свидетельствует о связи способов добычи пищи и пищевых предпочтений с распределением двух типов мышечной ткани.

Плавательная способность. По мнению большинства авторов, именно локомоторная активность рыб является ключевым фактором, определяющим интенсивность развития красной мускулатуры у различных видов рыб (Boddeke et al. 1959; Greer-Walker, Pull 1975; Mosse, Hudson 1977; Johnston, 1983; Moyle, Cech, 2004; Kilarskii et al., 1992; Kisia, Hughes, 1994; Панов, 1982).

В настоящей работе нами была предпринята попытка выявления связи относительного количества красных мышц и плавательного поведения рыб на основании литературных сведений о скоростях их плавания. Однако существующая информация о представителях ихтиофауны Сибири крайне фрагментарна и, как правило, относится к одной из скоростей плавания – крейсерской, максимальной, бросковой и др. (Радаков, Протасов, 1964; Матюхин, 1973; Столбов, 1975). Также существенной проблемой является отсутствие четкого временного градиента при определении каждой из указанных скоростей (Павлов, 1979).

Очевидно, что важнейшим фактором, определяющим степень развития красных мышечных волокон, является способность к поддержанию устойчивых скоростей плавания в течении продолжительного времени. В таком случае наиболее подходящим критерием, необходимым для анализа связи доли красной мускулатуры с плавательной способностью рыб, является крейсерская скорость.

Для проверки наличия связи между крейсерской скоростью плавания и развитием красной мускулатуры, нами был проведен корреляционный анализ, включающий литературные сведения для десяти пресноводных видов рыб, обитающих в умеренных широтах, и результаты собственных измерений относительных долей красной мускулатуры (таблица 8).

Таблица 8 – Значения долей красной мускулатуры и крейсерские скорости некоторых пресноводных видов рыб

Вид рыбы	Доля красной мускулатуры, % от площади поперечного сечения	Источник	Крейсерская скорость, L/сек	Источник
Омуль арктический	9,0	Наши данные	2,5	Bell, 1986
Форель радужная	6,6	Nag, 1972	4,0	Bell, 1986
Ряпушка сибирская	4,7	Наши данные	2,0	Bell, 1986
Хариус	6,2	Наши данные	3,0	Bell, 1986
Сиг	4,5	Наши данные	1,0	Bell, 1986
Окунь	2,5	Наши данные	0,5	Bergman, 1987
Ерш	3,6	Наши данные	0,5	Bergman, 1987
Желтый окунь	8,0	Gill et al., 1989	2,0-4,0	Arrhenius et al., 2000
Сазан	6,0	Moran et al., 2016	2,0	Rome et al., 1990
Плотва	6,0	Broughton et al., 1981	1,6	Hammer et al., 1994

Полученная величина коэффициента R , равная 0,75 (при $p < 0,05$), убедительно демонстрирует наличие положительной связи между данными показателями (рисунок 7).

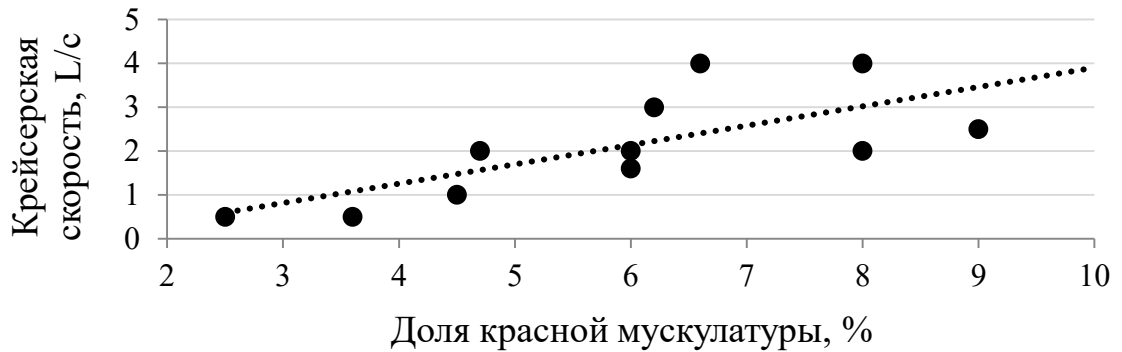


Рисунок 7 – Зависимость интенсивности развития красной мускулатуры некоторых пресноводных рыб от величин крейсерских скоростей ($R = 0,75$; $p < 0,05$). Исходные данные приведены в таблице 8.

Литературные данные также указывают на прямую зависимость между крейсерскими скоростями плавания и относительном количестве красных мышц. Наиболее наглядно данная закономерность прослеживается на примере представителей отряда Лососеобразных. Многие авторы отмечают, что мигрирующие виды лососевых, характеризующиеся наиболее интенсивным развитием красных мышц, обладают наилучшей плавательной способностью среди пресноводных видов рыб (Beamish, 1980; Bell, 1986; Hammer, 1995). Крейсерские скорости таких представителей, как нерка *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792), кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792), семга составляют 100 и более см/сек (или от 2,0 до 5,0 L/сек) (Радаков, Протасов, 1964; Hammer, 1995; Bell, 1986). Сравнительно высокими крейсерскими скоростями (около 2,5 L/сек) обладают и сибирские представители данного отряда – байкальский омуль и байкальский хариус (Матюхин, 1973; Столбов, 1975). В справочнике Бэлла (Bell, 1986) приведены абсолютные крейсерские скорости для основных видов Лососеобразных рыб реки Маккензи. При этом для мигрирующих видов (чавыча

Oncorhynchus tshawytscha (Walbaum, 1792), нерка, кижуч и др.) данная величина составляет 100-150 см/сек, для хариуса – 90 см/сек, для сига – 30 см/сек. Несмотря на отсутствие исходных данных о размерном составе представленных в работе видов рыб, при пересчете на средние длины тела данных представителей, в бассейне р. Маккензи относительные скорости составили 4-5 L/сек для проходных лососевых, 3 L/сек для хариуса, 1 L/сек – для сига.

Прочие факторы. Среди прочих факторов, влияющих на степень развития красной мускулатуры, ряд авторов указывают содержание кислорода в воде и устойчивость к его дефициту (Cech et al., 1990; Панов, 1997). Как известно, одной из ключевых адаптивных реакций рыб к выживанию при дефиците кислорода является сильная метаболическая депрессия (Bickler, Buck, 2007). В состоянии покоя анаэробная белая мускулатура, наряду с печенью, становится основным источником метаболического гликогена при незначительном уровне потребления кислорода, в то время как функционирование аэробной красной мускулатуры обуславливает необходимость поддержания интенсивного кислородного обмена в организме (Bickler, Buck, 2007). В связи с этим виды, которые полагаются на аэробный метаболизм в процессе плавания (например, лососи, тунец), более чувствительны к аноксии, нежели малоактивные рыбы. Так согласно исследованиям В.П. Панова (1997), среди широкого перечня рыб с различным уровнем кислородного обмена, наименьшим развитием красной мускулатуры характеризовались представители рода *Tilapia* и рыбы семейства элеотрисовых – малоактивные и способные обитать в условиях дефицита кислорода в воде. У средне- и высокоактивных рыб семейства карповых и радужной форели, чувствительных к дефициту кислорода, индекс красных мышц имел промежуточные значения. Наиболее интенсивное развитие красной мускулатуры было отмечено у хелостомы *Helostoma temminckii* Cuvier, 1829, способной использовать в обменных процессах кислород из атмосферного воздуха.

Кроме того, увеличение доли красных мышц у некоторых Карпообразных рыб рассматривается как один из способов термической акклиматизации

(Guderley, Blier, 1988). Предполагается, что более интенсивное развитие красных мышц позволяет поддерживать стабильную локомоторную активность в условиях низких температур (Guderley, Blier, 1988; Cech et al., 1990). Согласно материалам В.П. Панова (1997) процентное содержание красной мышечной ткани от массы тела у большинства карповых рыб умеренных широт выше (в среднем 2,1%), нежели у тропических (1,5%). При этом на примере сазана и белого толстолобика отмечена также внутривидовая изменчивость в значениях данного показателя – в умеренных широтах количество красной мускулатуры в среднем на 0,5% выше, чем в тропических водных объектах.

В нашем исследовании также обнаружены более высокие значения относительного количества красных мышечных волокон у типичных оксифильных представителей ихтиофауны Сибири (хариус сибирский, ленок, омуль арктический), нежели у видов, характеризующиеся снижением метаболической активности в холодные месяцы и имеющих высокий уровень толерантности к гипоксии (карась, ротан) (см. таблицу 7).

Таким образом, характер распределения двух типов скелетной мускулатуры в целом может быть использован в качестве одного из предикторов для определения либо подтверждения некоторых экологических и физиологических характеристик пресноводных видов рыб, а именно биотопических предпочтений, типа питания, типа локомоции, плавательной способности. Наиболее явно интенсивность развития красной мышечной ткани была связана с биотопическими предпочтениями рыб и возрастала в ряду «лимнофильный вид – озерно-речной вид – реофильный вид». При этом, среди представителей реофильной ихтиофауны Сибири закономерно наблюдались меньшие значения относительного количества красной мускулатуры у обитателей слабопроточных участков рек (окунь, щука), по сравнению с обитателями медиали и стрезени реки (хариус, ленок и др.).

При анализе связи предпочитаемого типа локомоции рыбы с интенсивностью развития красных мышц отмечено, что относительное количество красной мускулатуры в поперечном сечении тела уменьшается в

зависимости от типа плавания в ряду субкарангиформный – ангиллиформный – лабриформный – диодонтиформный. Выявлена положительная корреляция между средней крейсерской скоростью и интенсивностью развития красной мускулатуры у изученных пресноводных рыб.

Наибольшее относительное количество красной мускулатуры было характерно для видов рыб, имеющих преимущественно смешанное зоопланктонно-зообентосное питание (тугун, омуль), активных хищников (ленок, корюшка), а также видов рыб с высокой долей воздушных насекомых в питании (хариус, елец). Минимальными значениями характеризовались засадные хищники, такие как щука и ротан.

ГЛАВА 4 СОДЕРЖАНИЕ МАКРО- И МИКРОЭЛЕМЕНТОВ МЕТАЛЛИЧЕСКОЙ ПРИРОДЫ В ДВУХ ТИПАХ СКЕЛЕТНОЙ МУСКУЛАТУРЫ РЫБ СИБИРИ

Распределение различных химических элементов, в том числе металлов, в красной и белой мускулатуре рыб в значительной степени отражает специфику функционирования указанных типов ткани (Moyle, Cech, 2004; Ashoka et al., 2011; Chaijan et al., 2013). К настоящему времени получены данные о различиях в накоплении металлов красными и белыми мышцами для большого количества морских видов рыб, составляющих основу мирового промысла (Carpene et al., 1990; Karunaratna, Attygalle, 2009; Ashoka et al., 2011; Albrecht-Ruiz et al., 2015). В то же время, пресноводные рыбы в этом отношении изучены слабо (Carpene et al., 1990; Chaijan et al., 2013; Gheorghe et al., 2017). Очевидно, что закономерности распределения металлов в разных типах мышечных тканей, выявленные для морских рыб, невозможно в чистом виде интерполировать на пресноводные виды, вследствие физиологических различий морских и пресноводных гидробионтов (Bury, Grosell, 2003; Bury et al., 2006; Патин, Морозов, 1981; Мур, Рамамурти, 1987; Cheung et al., 2008; Марченко и др., 2006). Исследования содержания различных химических элементов в красных и белых мышцах пресноводных рыб важно для более полного понимания особенностей функционирования данных типов мышечной ткани. Помимо этого, количественный анализ мышечной ткани на содержание макро- и микроэлементов, в том числе опасных токсикантов, таких как Pb, Cd, Hg, имеет большое значение при оценке качества рыбной продукции (Попов, Андросова, 2014; Bosch et al., 2016).

Мы исследовали состав и содержание макро- и микроэлементов металлической природы в двух типах скелетной мускулатуры трех представителей ихтиофауны Красноярского водохранилища (плотва, лещ, щука). Исследуемый участок водохранилища (залив Убей) располагался вдали

от крупных населенных пунктов и промышленных объектов. Точечные источники загрязнения в районе проведения работ не были отмечены.

В целом в мышечной ткани исследованных видов рыб преобладали металлы-макроэлементы, среди которых во всех случаях доминировал К, превышая концентрации других элементов на порядок и более. Относительные доли прочих макроэлементов – Са, Na и Mg варьировали в зависимости от вида рыбы и типа тканей. Среди металлов-микроэлементов наибольшие концентрации отмечены для Fe, Zn и Al. Далее, в том или ином порядке следовали Cu, Ti, Mn и Sr. Наименьшие концентрации в сухой массе мышц были у Li и Cd. Исключение составили ткани белой мускулатуры леща, в которых минимальные концентрации были характерны для Pb и Co. В целом, распределение металлов, в порядке убывания их концентраций в мышечных тканях рыб выглядело следующим образом:

Плотва, белые мышцы

К Са Na Mg Zn Fe Al Sr Ti Mn Cu Cr Pb Ni Ga Mo Co Li Cd Bi*

Плотва, красные мышцы

К Na Mg Ca Fe Zn Al Cu Ti Mn Sr Cr Ni Pb Ga Co Cd Mo Bi Li

Лещ, белые мышцы

К Са Na Mg Fe Zn Al Sr Ti Mn Cu Cr Bi Mo Ni Li Pb Co Ga* Cd*

Лещ, красные мышцы

К Na Ca Mg Fe Zn Al Cu Ti Mn Sr Cr Mo Ni Co Pb Bi Ga Li Cd

Щука, белые мышцы

К Na Mg Ca Fe Zn Al Ti Cu Mn Sr Cr Pb Mo Ni Bi Ga Co Li Cd

Щука, красные мышцы

К Na Ca Mg Fe Zn Al Ti Cu Mn Sr Ni Pb Cr Bi Ga Co Mo Li Cd

* - ниже предела обнаружения

Статистические значимые различия ($p < 0,05$; U-критерий Манна-Уитни) между двумя типами мускулатуры трех видов были выявлены для 11 из 20 исследованных металлов (таблица 9). Содержание К, Mg и Са было выше в белой

мускулатуре, за исключением щуки; Na в большей степени присутствовал в красной мускулатуре (исключение составила плотва). Превышение содержания Zn, Fe и Cu в красных мышцах, по сравнению с белыми, было 2- 3-5- и 5-7 кратным, соответственно (таблица 9). Тенденция к повышенному содержанию кобальта и лития в красной мускулатуре присутствовала у всех рыб, но различия были достоверны только у одного из изученных видов. Тенденция большего накопления Al, Cd, Mn, Ni, Ti в красной мускулатуре, по сравнению с белой, была выявлена для всех трех рыб. Различия в содержании свинца и стронция являлись видоспецифичными, т.е. данные металлы накапливались в большей степени в красных либо белых мышцах.

Полученные данные свидетельствуют о принципиальных различиях в накоплении металлов Na, K, Ca, Mg, Cu, Fe, Zn разными типами мышечной ткани пресноводных рыб. Распределение этих химических элементов, вероятно, отражает и физиологические различия красной и белой мускулатуры, поскольку все они относятся к группе эссенциальных элементов (Wood et al., 2012a; Wood et al., 2012b).

Сведения о распределении металлов-макроэлементов (Na, K, Ca, Mg) в красных и белых мышцах в настоящее время имеются только для морских рыб (таблица 10). В большей части работ авторами не были выявлены достоверные различия по исследованным элементам (Thurston, MacMaster, 1960; Joseph, 1967; Ashoka et al., 2011). В некоторых видах обнаруживалось почти двукратное преобладание какого-либо из перечисленных элементов как в красной, так и в белой мускулатуре (Goldberg, 1962; Karunarathna, Attygalle, 2009; Albrecht-Ruiz et al., 2015).

Таблица 9 – Содержание металлов (среднее значение ± ошибка среднего) в белой и красной мускулатуре рыб Красноярского водохранилища, мкг/г сухой массы

Элемент	Плотва				Лещ				Щука			
	БМ	КМ	U	p	БМ	КМ	U	p	БМ	КМ	U	p
Na	2430,2±976,6	2569,8±232,5	6	0,21	1860,2±125,9	2417,6±150,6	2	0,03	1538,2±279,1	3330,2±513,5	2	0,03
K	21042,7±664,0	13123,8±896,1	0	0,01	21568,4±374,7	13116,6±646,1	0	0,01	18556,2±2668,4	17437,0±951,7	8	0,40
Ca	2588,3±81,7	638,1±155,4	0	0,01	2598,3±425,1	1272,9±550,8	3	0,06	1001,2±252,3	1233,1±279,6	9	0,53
Mg	1498,2±26,0	780,8±22,9	0	0,01	1421,4±28,0	822,3±32,1	0	0,01	1364,4±201,6	1157,7±48,4	5	0,14
Al	15,23±4,07	27,15±14,03	10	0,68	18,27±8,00	47,59±35,22	11	0,83	16,01±4,22	67,19±36,66	6	0,21
Bi	н.о.	0,05±0,03	-	-	0,35±0,09	0,05±0,03	0	0,01	0,24±0,11	0,29±0,07	12	1,0
Cd	0,007±0,005	0,082±0,046	2	0,03	н.о.	0,003±0,003	-	-	0,008±0,005	0,02±0,01	10	0,65
Co	0,04±0,01	0,16±0,10	8	0,40	0,01±0,00	0,10±0,01	0	0,01	0,10±0,02	0,20±0,04	4	0,09
Cr	0,73±0,04	0,72±0,06	12	1,00	0,66±0,07	0,75±0,16	12	1,00	0,55±0,15	0,56±0,13	11	0,83
Cu	1,47±0,09	10,27±0,43	0	0,01	1,14±0,12	8,36±0,27	0	0,01	1,78±0,32	8,76±0,63	0	0,01
Fe	20,50±2,81	159,48±15,92	0	0,01	59,78±11,09	177,76±44,06	0	0,01	32,77±7,44	164,22±46,04	0	0,01
Ga	0,17±0,01	0,16±0,02	12	1	н.о.	0,03±0,02	-	-	0,19±0,05	0,20±0,06	10	0,67
Li	0,01±0,00	0,04±0,01	2	0,03	0,02±0,02	0,03±0,03	11	0,79	0,06±0,03	0,09±0,06	12	1,0
Mn	1,70±0,26	2,53±0,36	6	0,21	1,64±0,25	3,74±1,20	8	0,40	1,06±0,23	3,75±1,85	3	0,06
Mo	0,10±0,05	0,07±0,01	10	0,67	0,18±0,05	0,27±0,02	5	0,14	0,36±0,13	0,15±0,05	8	0,46
Ni	0,57±0,17	0,64±0,15	12	1	0,16±0,13	0,20±0,10	11	0,82	0,31±0,08	0,77±0,26	4	0,09
Pb	0,61±0,12	0,19±0,15	3	0,06	0,01±0,01	0,09±0,05	8	0,43	0,41±0,13	0,67±0,11	5	0,14
Sr	5,17±0,20	1,22±0,23	0	0,01	4,7±1,06	2,67±1,25	5	0,14	0,99±0,25	1,98±0,41	5	0,14
Ti	2,36±0,55	2,78±1,21	11	0,83	2,00±0,67	4,62±3,12	10	0,75	5,95±0,94	10,91±3,00	6	0,21
Zn	47,36±11,55	79,02±6,83	6	0,21	26,68±3,20	69,36±5,66	0	0,01	30,47±6,02	74,38±3,63	0	0,01

Примечание: БМ – белая мускулатура, КМ – красная мускулатура, U – значение критерия Манна-Уитни, p – уровень значимости, «н.о.» - ниже предела обнаружения. Масса макроэлементов (Na, K, Ca, Mg) приведена с точностью до десятых миллиграмма, прочих элементов – до сотых.

Таблица 10 – Соотношение содержания некоторых металлов в белой и красной мускулатуре рыб

Семейство	Вид	Металл								Источник
		Na	K	Mg	Ca	Fe	Cu	Zn	Sr	
Морские рыбы										
Engraulidae	<i>Engraulis ringens</i>	1:1,2	1,7:1	1,4:1	2,8:1	1:27	1:13	-	-	Albrecht-Ruiz et al., 2015
		1:1,2	1,7:1	1,4:1	2,9:1	1:22	1:10	-	-	
	<i>Engraulis encrasicolus</i>	-	-	-	-	1:5	1:3	1:3	-	Лисовская, Петкевич, 1968
Scombridae	<i>Auxis thazard</i>	1:1	1:1,6	1,9:1	1:1,4	1:4	1:1,5	1:1,4	-	Karunarathna, Attygalle, 2009
		-	-	-	-	1:4	1:4	-	-	Chaijan et al., 2013*
	<i>Auxis rochei</i>	1:1,4	1:1	1:1	1:2	1:5	1,8:1	1:1,3	-	Karunarathna, Attygalle, 2009
	<i>Katsuwonus pelamis</i>	1:1	1:1	1,2:1	1:2	1:4	-	1:1,1	-	
	<i>Thunnus albacares</i>	1:1,1	1:1,8	1:1	1,6:1	1:5	1:6	1:1,5	-	Goldberg, 1962
		2:1	1:1	1,1:1	1,5:1	1:4	1:2	1,4:1	1:1,1	
	<i>Sarda sarda</i>	-	-	-	-	-	1:11	1:1,5	-	Capelli et al, 1987
	<i>Euthynnus affinis</i>	1:1	1,7:1	1:1	1:1,4	1:2	1:80	1:1,7	-	Karunarathna, Attygalle, 2009
	1,1:1	1:1,6	-	1:1,3	1:2	-	-	-	Mukundan et al., 1979	
Clupeidae	<i>Sardinops sagax</i>	-	-	-	-	1:2	-	-	-	Fugikawa, Naganuma, 1936*
	<i>Clupea harengus</i>	-	-	-	-	1:8	1:6	-	-	Undeland et al., 1998*
	<i>Alosa immaculata</i>	-	-	-	-	1:2	1:2	1:3	-	Лисовская, Петкевич, 1968
	<i>Sardina pilchardus</i>	-	-	-	-	-	1:6	1:3,8	-	Carpene et al., 1990*
	<i>Tenualosa ilisha</i>	1,1:1	1,2:1	-	1,3:1	1:7	-	-	-	Joseph, 1967*
	<i>Tenualosa toli</i>	1,1:1	1,2:1	-	1,3:1	1:5	-	-	-	
Mugilidae	<i>Liza saliens</i>	-	-	-	-	1:1,1	1:18	1,6:1	-	Ebrahimzadeh et al., 2011*
Sparidae	<i>Sparus aurata</i>	-	-	-	-	1:10	1:1,3	1:2	-	Carpene et al., 1998*
		-	-	-	-	1:15	1:1,5	1:2	-	
Ophidiidae	<i>Genypterus blacodes</i>	1:1	1,2:1	1:1,1	1:1,4	1:3	1:3	1:2	1:1,7	Ashoka et al., 2011
Pleuronectidae	<i>Hypoglossus sp.</i>	1:1	1:1	-	-	-	-	-	-	Thurston, MacMaster, 1960*
Пресноводные рыбы										
Clariidae	<i>Clarias macrocephalus</i>	-	-	-	-	1:2	3:1	-	-	Chaijan et al., 2013*
Salmonidae	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	-	-	-	-	-	1:3	1:2,6	-	Carpene et al., 1990*
Cyprinidae	<i>Carassius auratus</i>	-	-	-	-	-	1:5	1:6	-	
	<i>Cyprinus carpio</i>	-	-	-	-	-	1:3	1:2	-	Gheorghe et al., 2017
	<i>Rutilus rutilus</i>	1:1	1,6:1	2:1	4:1	1:6	1:6	1:1,6	3:1	Наши данные
	<i>Abramis brama</i>	1:1,3	1,6:1	1,7:1	2:1	1:3	1:7	1:1:3	2:1	
Esocidae	<i>Esox lucius</i>	1:2,2	1:1	1,2:1	1:1,2	1:5	1:5	1:2,5	1:2	

Примечание: соотношения металлов в тканях приведены в расчете на сухую массу, за исключением данных, отмеченных *

Показательным примером противоречивости представлений о распределении макроэлементов в красной и белой мускулатуре являются результаты исследований малого восточного тунца *Euthynnus affinis* (Cantor, 1849). Так, Mukundan et al. (1979) характеризуют химический состав данного вида преобладанием К в красной мускулатуре, в то время как Karunarithna и Attygalle (2009) отмечают преобладание указанного металла в белой мускулатуре. У исследованных нами видов пресноводных рыб из Красноярского водохранилища К преобладал в белой мускулатуре, тогда как Na – в красной (таблица 9). Содержание Mg, как правило, одинаково для двух типов мускулатуры, либо незначительно выше в белой мускулатуре (не более чем в два раза) (Goldberg, 1962; Ashoka et al., 2011; Karunarithna, Attygalle, 2009; Albrecht-Ruiz et al., 2015). Так же, как и у морских видов, у изученных пресноводных видов рыб более высокое содержание магния наблюдалось в белой мускулатуре (таблицы 9-10).

Содержание Fe в красной мускулатуре рыб Красноярского водохранилища в 3-5 раз превышало таковое в белой мускулатуре, что полностью соответствует соотношениям в большинстве иных видов морской и пресноводной ихтиофауны (таблица 10). Данный факт связан, прежде всего, с высоким содержанием железосодержащих белков – миоглобина и гемоглобина в красных мышцах (Moyle, Cech, 2004; Ashoka et al., 2011). При этом, соотношение Fe в красной и белой мускулатуре в значительной степени варьирует и составляет у пресноводных видов 2:1-6:1, у морских – 2:1-8:1 (таблица 10). Исключением являлся перуанский анчоус *Engraulis ringens* Jenyns, 1842, содержание Fe в красной мускулатуре которого более чем в 20 раз превышает содержание в белой (Albrecht-Ruiz et al., 2015).

В мускулатуре видов ихтиофауны Красноярского водохранилища значения содержания Cu в красных мышцах были в 5-7 раз выше, чем таковые в белой, что соответствует литературным сведениям о других видах рыб. Известно, что соотношение содержания Cu в красной и белой мускулатуре варьирует от 2:1 до 18:1 как у морских, так и у пресноводных видов (таблица 10).

Исключение составлял пресноводный клариевый сом *Clarias macrocephalus* Gunter, 1864 (Chaijan et al., 2013).

Содержание Zn, как правило, также выше в красной мускулатуре. Соотношение уровней данного элемента в двух типах мышечной ткани не превышает 6:1 как у морских, так и пресноводных видов рыб (таблица 10). Исключение демонстрируют морские виды *Thunnus albacares* (Bonnaterre, 1788) и *Liza saliens* (Risso, 1810), белая мускулатура которых содержит в 1,5 раза больше цинка, чем красная (таблица 10).

Различия в содержании Cu и Zn в красной и белой мускулатуре связывают со специфичным составом белков, предполагая важное биологическое значение этих металлов в красной мускулатуре (Carpene et al, 1990, 1998). Повышенное содержание указанных элементов в красной мускулатуре может быть обусловлено интенсивным развитием сети капилляров в этой ткани (Moyle, Cech, 2004). Как правило, эритроциты и плазма крови рыб характеризуются высоким содержанием медь- и цинксодержащих ферментов, таких как церрулоплазмин, карбоангидраза, оксидоредуктаза (Мур, Рамамурти, 1987; Bury et al., 2003; Esbaugh et al., 2004; Янович, Янович, 2014).

Распределение Sr в двух типах мускулатуры изучено в меньшей степени, данные имеются лишь для морских видов (Ashoka et al., 2011; Goldberg, 1962), у которых количество Sr в красной мускулатуре в полтора раза превышало его содержание в белой (таблица 10). В нашей работе у плотвы отмечено достоверно более высокое содержание Sr в белой мускулатуре, чем в красной. По мнению ряда исследователей, хищные рыбы обычно характеризуются более низким уровнем содержания Sr (Kryshev, 2006; Outola et al., 2009; Wood et al., 2012b). В нашем случае белая мускулатура щуки действительно содержала в пять раз меньше стронция, нежели в той же ткани мирных видов (лещ и плотва). В красной мускулатуре подобная зависимость не прослеживалась.

Высокое содержание Co в красной мускулатуре леща и щуки из Красноярского водохранилища (таблица 9), по-видимому, объясняется

повышенным содержанием витамина В₁₂ в данном типе мышечной ткани (Braekkan, 1956).

Принимая во внимание свойство красных мышц к интенсивному накоплению некоторых тяжелых металлов, возникает закономерный вопрос о безопасности потребления красной мускулатуры и ее вкладе в общее содержание тяжелых металлов в филе рыб в целом.

С целью оценки пищевой безопасности рыб Красноярского водохранилища, данные о содержании в мышечной ткани шести металлов, пороговые концентрации которых регламентированы российским и зарубежными стандартами (Cd, Cr, Cu, Fe, Pb, Zn), пересчитали на влажный вес. Для этого использованы сведения о влажности мышечной ткани трех исследованных видов рыб Красноярского водохранилища (Sushchik et al., 2017). Полученные значения сравнивались с предельно допустимыми концентрациями, установленными для рыбопродуктов нормативными документами (таблица 11).

В красной мускулатуре всех изученных рыб Красноярского водохранилища выявлено превышение порогового содержания Fe, установленного для продовольственного сырья и пищевых продуктов в Российской Федерации (СанПиН 2.3.21078 – 01). В среднем предельная допустимая концентрация (ПДК) по данному металлу превышена в полтора раза. У отдельных экземпляров щуки и леща этот показатель превышал значения ПДК более чем в 3 раза. Содержание прочих исследованных металлов в красных мышцах находилось в пределах установленных пороговых концентраций. В белой мышечной ткани не выявлено превышений допустимых значений ни по одному из исследованных показателей.

Таблица 11 – Содержание металлов (среднее значение ± ошибка) в белой и красной мускулатуре рыб из Красноярского водохранилища, мкг/г сырой массы.

Показатель	Белая мускулатура			Красная мускулатура			Референтное пороговое значение					
	Плотва	Лещ	Щука	Плотва	Лещ	Щука	СанПиН РФ ¹	СанПиН СССР ²	CNS ³	MIS ⁴	FAO ⁵	MAFF ⁶
Cd	$\frac{0,01 \pm 0,00}{0,00-0,01}$	н.о.	$\frac{0,01 \pm 0,00}{0,00-0,01}$	$\frac{0,02 \pm 0,14}{0,00-0,08}$	$\frac{0,01 \pm 0,00}{0,00-0,01}$	$\frac{0,01 \pm 0,00}{0,00-0,02}$	0,20	0,2	0,10	0,30	0,50	0,20
Cr	$\frac{0,22 \pm 0,01}{0,19-0,25}$	$\frac{0,19 \pm 0,02}{0,14-0,25}$	$\frac{0,15 \pm 0,04}{0,03+0,30}$	$\frac{0,21 \pm 0,02}{0,16-0,26}$	$\frac{0,24 \pm 0,05}{0,13-0,39}$	$\frac{0,16 \pm 0,04}{0,08-0,30}$	-	-	2,00	-	-	-
Cu	$\frac{0,44 \pm 0,03}{0,34-0,48}$	$\frac{0,32 \pm 0,03}{0,23-0,44}$	$\frac{0,50 \pm 0,09}{0,23-0,72}$	$\frac{3,06 \pm 0,13}{2,71-3,50}$	$\frac{2,38 \pm 0,08}{2,16-2,56}$	$\frac{2,45 \pm 0,18}{1,79+2,83}$	-	10,0	50,00	20,00	10,00	20,00
Fe	$\frac{6,11 \pm 0,84}{4,76-8,70}$	$\frac{16,98 \pm 3,15}{10,69-29,04}$	$\frac{9,18 \pm 2,08}{2,43-15,47}$	$\frac{47,53 \pm 4,74}{31,05-56,19}$	$\frac{50,48 \pm 12,51}{32,31-99,80}$	$\frac{45,98 \pm 12,89}{25,99-96,51}$	30,00*	-	-	-	-	-
Pb	$\frac{0,18 \pm 0,04}{0,08-0,28}$	$\frac{0,01 \pm 0,00}{0,01-0,02}$	$\frac{0,11 \pm 0,04}{0,05-0,26}$	$\frac{0,07 \pm 0,05}{0,01-0,23}$	$\frac{0,03 \pm 0,02}{0,00-0,08}$	$\frac{0,19 \pm 0,03}{0,12-0,30}$	1,00	1,0	0,50	2,00	0,50	2,00
Zn	$\frac{14,11 \pm 3,44}{5,71-23,12}$	$\frac{7,58 \pm 0,91}{6,08-11,13}$	$\frac{8,53 \pm 1,67}{2,78-12,50}$	$\frac{23,55 \pm 2,03}{19,07-29,78}$	$\frac{19,70 \pm 1,61}{14,30-24,30}$	$\frac{20,83 \pm 1,02}{17,52-23,31}$	-	40,0	-	45,00	30,00	50,00

Примечание: * – пороговое значение указано для консервированной рыбы. ¹ – Гигиенические требования (СанПиН, 2001), ² – Гигиенические требования (СанПиН, 1986), ³ – China National Standards (Cheung et al., 2008), ⁴ – Median international standards (Liang et al., 1999), ⁵ – Food and Agriculture Organisation (Ikem et al., 2003), ⁶ – Fishery and food. Aquatic environment monitoring report of Ministry of Agriculture, Directorate of Fisheries Research (Моисеенко и др., 2006). Данные по влажности тканей приняты равными для плотвы – 70,2%, для леща – 71,6%, для щуки – 72,0% (Sushchik et al., 2017).

Для характеристики общего содержания металлов ($C_{общ}$) в филе рыб Красноярского водохранилища полученные данные о содержании тяжелых металлов в красной и белой мускулатуре пересчитали на общую массу филе с учетом относительного вклада разных типов мышц (формула 2):

$$C_{общ} = (C_{бел} \times P_{бел}) + (C_{красн} \times P_{красн}) \quad (2),$$

где $P_{бел}$ и $P_{красн}$ – это доли белой и красной мускулатуры, $C_{бел}$ и $C_{красн}$ – содержание отдельного металла (мкг/г сырой массы) в них же.

Результаты вычислений $C_{общ}$ также сравнили с максимально допустимыми величинами содержания металлов, установленными для рыбопродуктов российским и зарубежными стандартами (таблица 12). Содержание тяжелых металлов в филе рыб Красноярского водохранилища не превышало допустимых значений, установленных каждым из рассмотренных стандартов. Вклад сверхнормативного содержания Fe в среднем нивелирован, в связи с невысокими долями красной мускулатуры в составе филе изученных видов рыб. Однако у одной из исследованных особей леща было отмечено незначительное превышение ПДК по данному показателю (таблица 12).

Таблица 12 – Содержание металлов (среднее значение ± стандартная ошибка над чертой, под чертой – минимальное и максимальное значения) в общей массе филе рыб из Красноярского водохранилища, мкг/г сырой массы. Данные по влажности тканей приведены согласно Sushchik et al. (2017).

Показатель	Вид рыбы			Референтное пороговое значение					
				Плотва	Лещ	Щука	Гигиен. требования РФ (СанПиН, 2001)	Гигиен. требования СССР (СанПиН, 1986)	China National Standards (Cheung et al., 2008)
	7	5	1						
% красной мускулатуры	7	5	1						
влажность, %	70,2	71,6	72,0						
Cd	$\frac{0,003 \pm 0,002}{0,000-0,009}$	н.о.	$\frac{0,002 \pm 0,001}{0,000-0,005}$	0,2	0,2	0,1	0,3	0,5	0,2
Cr	$\frac{0,216 \pm 0,010}{0,194-0,247}$	$\frac{0,189 \pm 0,020}{0,146-0,260}$	$\frac{0,155 \pm 0,042}{0,034-0,297}$	-	-	2,0	1,0	-	-
Cu	$\frac{0,621 \pm 0,019}{0,559-0,658}$	$\frac{0,426 \pm 0,030}{0,341-0,528}$	$\frac{0,518 \pm 0,088}{0,261-0,738}$	-	10,0	-	20,0	30,0	20
Fe	$\frac{9,009 \pm 0,804}{7,450-12,027}$	$\frac{18,654 \pm 3,577}{12,245-32,580}$	$\frac{9,544 \pm 2,167}{2,707-16,284}$	30,0*	-	-	-	-	-
Pb	$\frac{0,174 \pm 0,030}{0,078-0,259}$	$\frac{0,005 \pm 0,003}{0,000-0,017}$	$\frac{0,115 \pm 0,037}{0,048-0,254}$	1,0	1,0	0,5	2,0	0,5	2,0
Zn	$\frac{14,773 \pm 3,220}{6,641-22,984}$	$\frac{8,184 \pm 0,916}{6,759-11,791}$	$\frac{8,654 \pm 1,679}{2,931-12,560}$	-	40,0	50,0	45,0	30,0	50

Примечание: * – пороговое значение указано для консервированной рыбы.

ГЛАВА 5 СОДЕРЖАНИЕ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В ДВУХ ТИПАХ МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ РЫБ ИЗ СИБИРСКИХ ВОДОЕМОВ И РЕКИ

Функциональные особенности двух типов мускулатуры оказывают влияние и на их липидный состав (Mai, Kinsella, 1979; Storozhok, Storozhok, 1985; Albrecht-Ruiz, Salas-Maldonado, 2015; Sohn et al., 2005). Если в белой мускулатуре β -окисление жирных кислот используется лишь в дополнение к гликолитическим реакциям, то красные мышцы являются основными потребителями липидов для производства энергии (Kiessling, Kiessling, 1993). Учитывая тот факт, что процентное соотношение красной и белой мускулатуры в филе рыб в значительной степени варьирует в зависимости от различных факторов, это может оказать существенное влияние на биохимическое качество рыбы.

С точки зрения пищевой ценности мускулатуры рыб одной из наиболее ценных составляющих являются длинноцепочечные n-3 ПНЖК, такие как ЭПК и ДГК. Хорошо известно физиологическое значение ЭПК и ДГК в профилактике и лечении сердечно-сосудистых заболеваний, воспалений, нервных заболеваний и расстройств (Kris-Etherton et al., 2002, Saldanha et al., 2009, Morin et al, 2014).

В недавнем исследовании было показано, что виды рыб, способные поддерживать высокие скорости плавания в течение длительного времени, отличаются повышенным содержанием ЭПК и ДГК в белой мускулатуре, что связано с активным участием этих ЖК в функционировании клеточных мембран (Gladyshev et al., 2018). Значение ЭПК и ДГК для функционирования мембран клеток красной мускулатуры, и их накопление в этом типе мышц остается неизвестным, хотя именно красная мускулатура определяет некоторые типы плавания рыб.

Особенности распределения жирных кислот в двух типах осевой мускулатуры (красной и белой) были изучены на примере трех видов рыб Берешского водохранилища (бассейн р. Обь) – окуня, плотвы сибирской и щуки. Кроме того, были рассмотрены внутривидовые различия состава и содержания

жирных кислот двух типов мышечной ткани окуня из четырех водных объектов – Берешского и Красноярского водохранилищ, озера Большое (бассейн р. Обь) и р. Чулым.

В белой мускулатуре плотвы из Берешского водохранилища было обнаружено наиболее высокое процентное содержание кислот C15-17 РЖК, 17:0, 18:1n-9, 18:1n-7, 18:2n-6, 18:3n-3, 20:3n-3, 20:4n-3, а также наименьший процент 20:4n-6, 22:4n-6, 22:6n-3 и $\Sigma 24:1$ по сравнению с белыми мышцами щуки и окуня (таблица 13). Значительно более высокие проценты кислот 22:4n-6, 22:5n-6 и 22:6n-3 были характерны для белых мышц щуки, тогда как процентное содержание 14:0, 16:0, 16:1n-7 было значительно ниже, чем у окуня и плотвы. Кроме того, в белой мускулатуре щуки отмечен наибольший процент ПНЖК, а наибольший процент мононенасыщенных жирных кислот (МНЖК) среди трех изученных представителей ихтиофауны Берешского водохранилища был обнаружен у плотвы.

Сравнение ЖК состава двух типов мышечной ткани выявило схожие тенденции у всех трех изученных видов рыб Берешского водохранилища (таблица 13). Процентное содержание 18:1n-9, 18:1n-7, 18:2n-6, 18:3n-3 в красной мускулатуре было достоверно выше, чем в белой. Кроме того, красные мышцы всех видов характеризовались повышенным содержанием МНЖК. В свою очередь, в белых мышцах всех трех видов были выше процентные уровни 16:0, а у плотвы и щуки также и содержание 22:6n-3. В целом, распределение ЖК, несмотря на значительные межвидовые различия, очевидно, отражало более интенсивное накопление запасных липидов в красной мускулатуре всех изученных видов рыб.

Таблица 13 – Среднее содержание жирных кислот (% от суммы ЖК, ± стандартная ошибка) в мышцах трех представителей ихтиофауны Берешского водохранилища.

ЖК	Окунь						Щука						Плотва						F	p
	БМ			КМ			БМ			КМ			БМ			КМ				
	m	±	SE	m	±	SE	m	±	SE	m	±	SE	m	±	SE	m	±	SE		
14:0	0,9	±	0,1 ^A	0,8	±	0,1 ^A	0,4	±	0,0 ^B	0,6	±	0,0 ^{AB}	0,9	±	0,1 ^A	1,5	±	0,1 ^C	15,9	0,0000
16:0	25,3	±	3,0 ^A	19,2	±	0,6 ^B	19,5	±	1,5 ^B	18,2	±	0,8 ^B	22,4	±	0,5 ^{AB}	15,0	±	0,7 ^C	7,3	0,0003
16:1n-7	3,4	±	0,8 ^A	2,8	±	0,1 ^A	1,3	±	0,1 ^B	2,5	±	0,1 ^A	3,7	±	0,2 ^{AC}	8,0	±	0,6 ^D	24,2	0,0000
C15-17 PЖК	1,3	±	0,0 ^A	1,3	±	0,1 ^A	0,8	±	0,2 ^B	1,0	±	0,1 ^B	1,5	±	0,1 ^C	2,1	±	0,1 ^C	17,5	0,0000
17:0	0,7	±	0,1 ^A	1,0	±	0,1 ^B	0,5	±	0,1 ^A	0,5	±	0,0 ^A	0,8	±	0,0 ^B	0,6	±	0,0 ^A	8,0	0,0001
18:0	7,0	±	0,6 ^A	9,0	±	0,6 ^B	5,7	±	0,4 ^C	5,2	±	0,8 ^C	7,1	±	0,2 ^A	4,9	±	0,2 ^C	11,2	0,0000
18:1n-9	8,1	±	0,9 ^A	10,0	±	0,3 ^B	7,8	±	0,4 ^A	10,2	±	0,5 ^B	13,1	±	0,7 ^C	16,6	±	1,2 ^D	13,7	0,0000
18:1n-7	2,6	±	0,3 ^A	3,3	±	0,1 ^B	2,0	±	0,2 ^C	2,5	±	0,3 ^A	3,4	±	0,1 ^B	4,5	±	0,1 ^D	20,3	0,0000
18:2n-6	2,2	±	0,2 ^A	3,1	±	0,1 ^B	1,9	±	0,1 ^{AC}	2,6	±	0,0 ^A	3,5	±	0,2 ^B	4,3	±	0,3 ^D	15,6	0,0000
18:3n-3	1,9	±	0,2 ^A	2,4	±	0,1 ^B	1,7	±	0,1 ^A	2,8	±	0,4 ^B	3,2	±	0,2 ^{BC}	6,5	±	0,3 ^D	46,4	0,0000
20:1n-9	0,3	±	0,1 ^{AB}	0,3	±	0,0 ^A	0,2	±	0,1 ^A	0,2	±	0,0 ^A	0,4	±	0,0 ^B	0,4	±	0,1 ^B	2,9	0,0331
20:2n-6	0,2	±	0,0 ^A	0,2	±	0,0 ^A	0,4	±	0,0 ^B	0,3	±	0,0 ^{AB}	0,5	±	0,0 ^B	0,6	±	0,0 ^C	21,9	0,0000
20:4n-6	5,4	±	0,7 ^A	5,5	±	0,1 ^A	5,5	±	1,3 ^A	5,9	±	0,7 ^A	4,2	±	0,1 ^B	3,3	±	0,2 ^C	4,2	0,0063
20:3n-3	0,3	±	0,0 ^A	0,3	±	0,0 ^A	0,4	±	0,1 ^{AB}	0,5	±	0,1 ^B	0,9	±	0,0 ^C	1,1	±	0,0 ^C	73,7	0,0000
20:4n-3	0,4	±	0,1 ^A	0,4	±	0,0 ^A	0,5	±	0,1 ^A	0,7	±	0,1 ^B	0,7	±	0,1 ^B	1,6	±	0,2 ^C	11,5	0,0000
20:5n-3	7,0	±	1,0	6,3	±	0,5	7,4	±	0,1	7,5	±	0,9	7,9	±	0,4	8,0	±	0,4	1,1	0,3784
22:4n-6	0,3	±	0,0 ^A	0,4	±	0,1 ^A	0,7	±	0,2 ^B	0,5	±	0,1 ^{AB}	0,2	±	0,0 ^C	0,1	±	0,0 ^C	10,0	0,0000
22:5n-6	1,0	±	0,1 ^A	1,2	±	0,1 ^A	1,6	±	0,2 ^B	1,3	±	0,2 ^{AB}	0,5	±	0,0 ^C	0,3	±	0,0 ^C	22,8	0,0000
22:5n-3	2,0	±	0,3	2,5	±	0,1	2,9	±	0,2	3,0	±	0,4	2,4	±	0,2	2,5	±	0,3	1,6	0,1996
22:6n-3	20,4	±	3,0 ^A	20,7	±	0,5 ^A	28,8	±	0,0 ^B	26,3	±	1,7 ^B	13,5	±	0,9 ^C	8,5	±	0,8 ^D	21,5	0,0000
∑24:1	1,8	±	0,3 ^A	1,9	±	0,2 ^A	1,7	±	0,5 ^A	0,9	±	0,3 ^B	0,9	±	0,2 ^B	0,6	±	0,1 ^C	7,0	0,0012
НЖК	36,3	±	3,5 ^A	32,6	±	1,4 ^A	27,7	±	1,7 ^B	26,2	±	0,2 ^B	33,6	±	0,7 ^A	25,0	±	0,8 ^B	11,3	0,0002
МНЖК	21,1	±	2,4 ^A	22,8	±	0,8 ^A	19,3	±	1,5 ^B	20,6	±	1,1 ^{AB}	26,7	±	1,1 ^C	34,9	±	1,8 ^D	14,2	0,0000
ПНЖК	42,7	±	5,8 ^A	44,6	±	1,1 ^A	53,0	±	1,4 ^B	53,2	±	0,9 ^B	39,7	±	1,5 ^A	40,2	±	1,8 ^A	15,5	0,0000

Примечание: средние (m), обозначенные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по критерию Тьюки для post hoc теста в однофакторном дисперсионном анализе. При недостоверных различиях ($p > 0,05$), post hoc тест не проводился.

Жирнокислотный состав белой и красной мускулатуры окуня из разных водных объектов представлен в таблице 14. Белая мускулатура окуня из озера Большое отличалась значительно более высокими процентными уровнями 18:0, 20:2n-6, 20:4n-6, 22:4n-6, 22:5n-6 и низкими уровнями 14:0, 16:0, 16:1n-7 и 18:4n-3, по сравнению с таковой у окуней из реки Чулым, Берешского и Красноярского водохранилищ. Проценты ЖК 14:0, 16:1n-7, 18:1n-7, 18:3n-3, 20:5n-3 и 22:5n-3 в белых мышцах окуня из реки Чулым были значительно выше, по сравнению с показателями окуня из озера и водохранилищ. В то же время белые мышцы окуня из р. Чулым содержали достоверно меньший процент 20:4n-6, 22:6n-3 и Σ 24:1. Белая мышечная ткань окуня из Берешского водохранилища отличалась достоверно более высоким уровнем 16:0, С15-17 РЖК, 18:1n-9 и более низким уровнем 18:1n-7, по сравнению с окунем из других водоемов. В белых мышцах окуня из Красноярского водохранилища был обнаружен наименьший уровень С15-17 РЖК и 18:2n-6.

ЖК состав красной мускулатуры окуня из озера Большое отличался от такового окуня из других водоемов значительно большими процентами С15-17 РЖК и 18:1n-9 (таблица 14). В красной мышце окуня из реки Чулым был обнаружен достоверно больший процент 18:1n-7, 20:5n-3, 22:5n-3 и МНЖК, а также наименьший уровень 20:4n-6, 22:5n-6, 22:6n-3 и Σ 24:1. Процентное содержание 17:0 было достоверно выше в красных мышцах окуня из Берешского водохранилища. Уровень 22:6n-3 и Σ 24:1 в красных мышцах окуня из Красноярского водохранилища был значительно выше, чем у окуня из прочих местообитаний.

Таблица 14 – Среднее содержание жирных кислот (% от суммы ЖК, ± стандартная ошибка) в мышцах окуня из различных водных объектов Сибири.

ЖК	оз. Большое						р. Чулым						Берешское водохранилище						Красноярское водохранилище						F	p
	БМ			КМ			БМ			КМ			БМ			КМ			БМ			КМ				
14:0	0,5	±	0,0 ^A	1,6	±	0,3 ^B	1,2	±	0,1 ^C	1,4	±	0,2 ^{BC}	0,9	±	0,1 ^D	0,8	±	0,1 ^D	0,8	±	0,0 ^D	0,8	±	0,2 ^D	6,0	0,0003
16:0	18,5	±	0,8 ^A	17,2	±	0,4 ^A	21,3	±	0,4 ^B	20,1	±	0,3 ^B	25,3	±	3,0 ^C	19,2	±	0,6 ^A	21,8	±	0,4 ^B	22,2	±	1,4 ^{BC}	3,9	0,0056
16:1n-7	1,4	±	0,0 ^A	6,2	±	1,0 ^B	9,5	±	0,8 ^C	11,4	±	1,4 ^D	3,4	±	0,8 ^E	2,8	±	0,1 ^G	2,7	±	0,4 ^G	2,4	±	0,4 ^G	32,8	0,0000
C15-17	0,9	±	0,1 ^A	1,6	±	0,3 ^B	0,9	±	0,1 ^A	0,8	±	0,1 ^{AD}	1,3	±	0,0 ^C	1,3	±	0,1 ^C	0,7	±	0,1 ^D	0,7	±	0,1 ^D	4,8	0,0021
17:0	0,7	±	0,1 ^A	0,6	±	0,0 ^{AB}	0,5	±	0,0 ^B	0,5	±	0,0 ^B	0,7	±	0,1 ^A	1,0	±	0,1 ^C	0,5	±	0,0 ^B	0,6	±	0,1 ^{AB}	4,5	0,0042
18:0	9,8	±	0,6 ^A	5,9	±	0,4 ^B	6,7	±	0,2 ^C	6,1	±	0,5 ^{BC}	7,0	±	0,6 ^C	9,0	±	0,6 ^A	6,5	±	0,2 ^C	6,5	±	0,2 ^C	10,4	0,0001
18:1n-9	6,9	±	0,1 ^A	12,6	±	1,5 ^B	7,3	±	0,6 ^{AD}	9,2	±	0,5 ^C	8,1	±	0,9 ^D	10,0	±	0,3 ^C	6,7	±	0,5 ^A	7,8	±	0,4 ^{AD}	10,5	0,0000
18:1n-7	3,6	±	0,1 ^A	4,5	±	0,2 ^B	5,8	±	0,2 ^C	6,9	±	0,1 ^D	2,6	±	0,3 ^E	3,3	±	0,1 ^A	3,1	±	0,1 ^A	4,0	±	0,1 ^{AB}	87,3	0,0000
18:2n-6	2,2	±	0,1 ^A	4,6	±	0,4 ^B	2,5	±	0,1 ^A	3,2	±	0,2 ^C	2,2	±	0,2 ^A	3,1	±	0,1 ^C	1,6	±	0,2 ^D	1,6	±	0,1 ^D	30,1	0,0000
18:3n-3	0,7	±	0,1 ^A	2,3	±	0,5 ^B	2,5	±	0,2 ^B	3,2	±	0,2 ^C	1,9	±	0,2 ^D	2,4	±	0,1 ^B	1,3	±	0,1 ^{AD}	1,1	±	0,2 ^{AD}	18,7	0,0000
18:4n-3	0,2	±	0,0 ^A	1,0	±	0,3 ^B	0,8	±	0,0 ^{BC}	0,8	±	0,1 ^{BC}	0,5	±	0,1 ^C	0,6	±	0,1 ^C	0,6	±	0,1 ^C	0,4	±	0,1 ^C	11,0	0,0000
20:1n-9	0,7	±	0,1 ^A	0,7	±	0,1 ^A	0,4	±	0,0 ^B	0,4	±	0,0 ^B	0,3	±	0,1 ^B	0,3	±	0,0 ^B	0,7	±	0,0 ^A	0,7	±	0,0 ^A	16,1	0,0000
20:2n-6	0,5	±	0,0 ^A	0,5	±	0,0 ^A	0,2	±	0,0 ^B	0,1	±	0,0 ^B	0,2	±	0,0 ^B	0,2	±	0,0 ^B	0,2	±	0,0 ^B	0,2	±	0,0 ^B	18,3	0,0000
20:4n-6	9,4	±	0,3 ^A	5,1	±	1,5 ^B	3,5	±	0,3 ^C	2,8	±	0,3 ^D	5,4	±	0,7 ^B	5,5	±	0,1 ^B	6,8	±	0,2 ^E	5,4	±	0,3 ^B	8,9	0,0015
20:5n-3	7,6	±	0,4 ^A	5,5	±	0,4 ^B	13,0	±	0,5 ^C	10,9	±	0,5 ^D	7,0	±	1,0 ^A	6,3	±	0,5 ^{AB}	7,8	±	0,6 ^A	5,8	±	0,5 ^B	10,5	0,0002
22:4n-6	0,6	±	0,1 ^A	0,6	±	0,1 ^A	0,3	±	0,1 ^B	0,2	±	0,1 ^B	0,3	±	0,0 ^B	0,4	±	0,1 ^{AB}	0,3	±	0,0 ^B	0,8	±	0,3 ^A	21,4	0,0000
22:5n-6	2,9	±	0,1 ^A	2,1	±	0,4 ^B	0,6	±	0,1 ^C	0,5	±	0,1 ^C	1,0	±	0,1 ^D	1,2	±	0,1 ^D	1,9	±	0,2 ^B	2,0	±	0,3 ^B	7,6	0,0016
22:5n-3	2,2	±	0,1 ^A	2,1	±	0,4 ^A	3,7	±	0,2 ^B	4,0	±	0,6 ^B	2,0	±	0,3 ^A	2,5	±	0,1 ^A	2,5	±	0,2 ^A	2,2	±	0,3 ^A	8,9	0,0002
22:6n-3	23,3	±	1,1 ^{AD}	17,8	±	2,1 ^B	12,0	±	0,7 ^C	10,9	±	0,8 ^C	20,4	±	3,0 ^A	20,7	±	0,5 ^A	24,9	±	0,9 ^{AD}	26,7	±	1,9 ^D	17,3	0,0000
Σ24:1	2,3	±	0,5 ^{AD}	0,6	±	0,2 ^B	0,5	±	0,1 ^B	0,2	±	0,0 ^C	1,8	±	0,3 ^A	1,9	±	0,2 ^A	2,1	±	0,3 ^A	2,7	±	0,4 ^D	20,4	0,0000
НЖК	31,7	±	0,6	28,4	±	0,8	31,5	±	0,4	30,1	±	0,6	36,3	±	3,5	32,6	±	1,4	31,6	±	0,5	32,1	±	1,9	1,5	0,1524
МНЖК	17,0	±	0,4 ^A	27,9	±	3,1 ^{BC}	25,7	±	1,1 ^B	30,1	±	1,8 ^C	21,1	±	2,4 ^A	22,8	±	0,8 ^{BD}	17,9	±	0,8 ^A	20,0	±	0,7 ^D	24,1	0,0000
ПНЖК	50,8	±	0,9 ^A	43,5	±	3,0 ^B	42,3	±	1,1 ^B	39,5	±	1,3 ^B	42,7	±	5,8 ^{BC}	44,6	±	1,1 ^C	49,9	±	0,6 ^A	47,4	±	1,7 ^C	17,1	0,0000

Примечание: средние, обозначенные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по критерию Тьюки для post hoc теста в однофакторном дисперсионном анализе. При недостоверных различиях ($p > 0,05$), post hoc тест не проводился.

Процент таких ЖК, как 18:1n-9, 18:1n-7, 18:2n-6, 18:3n-3, а также МНЖК был достоверно выше в красных мышцах окуня из всех исследуемых экосистем, по сравнению с таковым в белых мышцах (таблица 14). Напротив, уровни длинноцепочечных ПНЖК 20:4n-6 и 20:5n-3 были достоверно выше в белой мускулатуре окуня из озера Большое, реки Чулым и Красноярского водохранилища, но не в мышцах окуня из Берешского водохранилища.

Сравнение профилей ЖК в белой и красной мускулатуре трех видов рыб из всех местообитаний проведено с помощью мультивариантного анализа методом главных компонент (рисунок 8). Фактор первой главной компоненты, объясняющий основную долю всей вариации, выявил различия в ЖК составе белой и красной мышечной ткани рыб. Наибольшие отличия были отмечены для красной и белой мускулатуры плотвы из Берешского водохранилища, и окуня из озера Большое, за счет повышенного содержания 18:1n-9, 18:2n-6, 18:3n-3 в их красной мускулатуре и 22:6n-3 и 20:4n-6 в белых мышцах. Фактор второй компоненты выявил отличия жирнокислотного состава окуня из реки Чулым, от рыб из озера и водохранилищ, за счет высокого уровня 16:1n-7, 18:1n-7 и 20:5n-3.

На формирование жирнокислотных профилей белых мышц исследованных рыб, очевидно, оказывали влияние кормовая база и тип питания рыб. В белых мышцах плотвы из Берешского водохранилища были отмечены высокие проценты C15-17 РЖК и 18:1n-7, являющихся биомаркерами бактериопланктона (Napolitano, 1999), а также 18:2n-6 и 18:3n-3 – биомаркеры цианобактерий и зеленых водорослей (Sushchik et al., 2004). Эти компоненты вероятно присутствуют в цепи питания и отражают планктоядный характер питания плотвы в Берешском водохранилище. Белая мускулатура щуки из Берешского водохранилища отличалась наиболее высоким уровнем ДГК, среди исследованных видов рыб. Это может быть связано с тем, что щука является ихтиофагом и охотится за добычей (Zambrano et al., 2006). Значение ДГК для функционирования нервной системы хищных видов рыб отмечено в ряде исследований (Sargent et al., 1999, Trushenski et al., 2012, Rombenso et al., 2015). Кроме того, на примере различных организмов показано, что ДГК имеет свойство селективно накапливаться в биомассе гидробионтов высших трофических уровней, в том числе рыб (Vasconi et al., 2015; Sushchik et al., 2017).

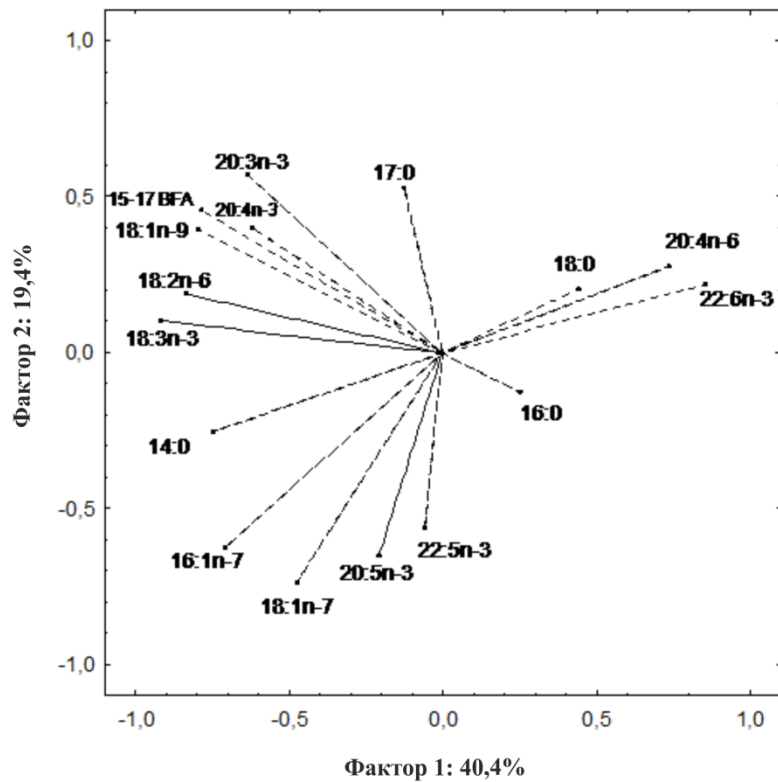
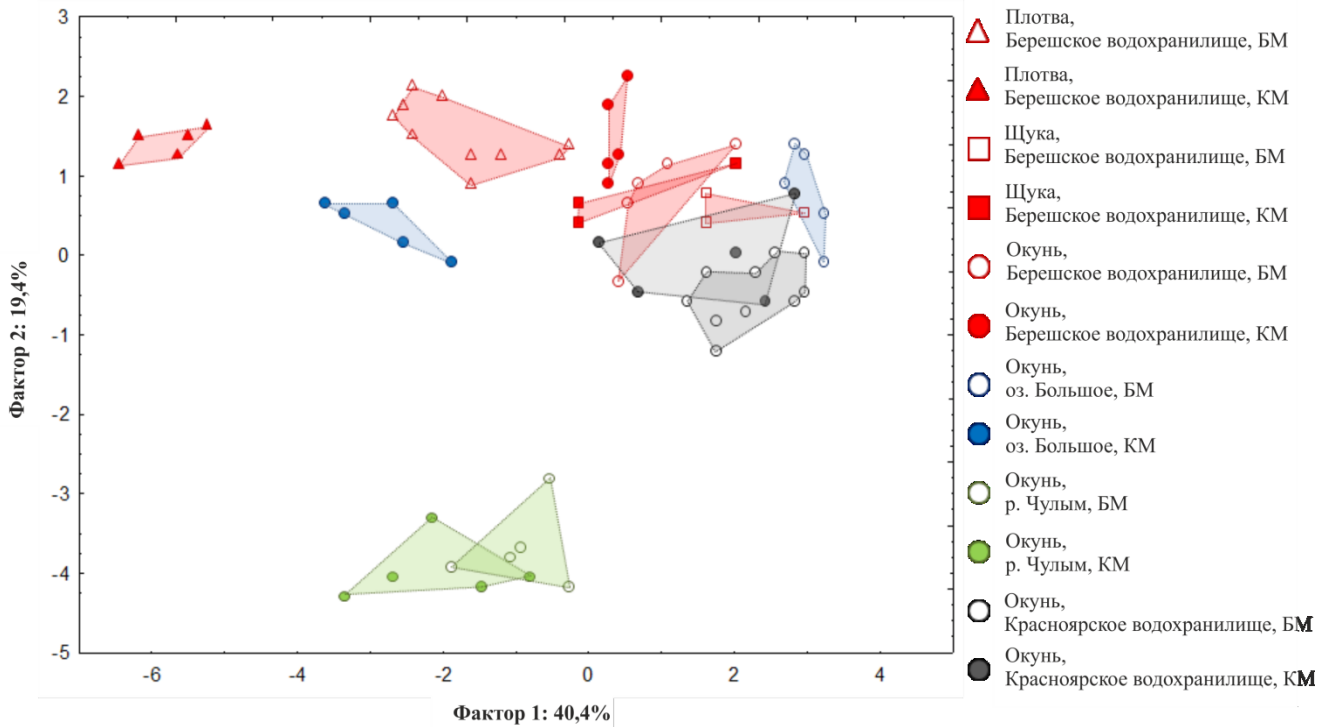


Рисунок 8 – Мультивариантный анализ методом главных компонент состава жирных кислот (% от суммы ЖК) в разных типах мышечной ткани трех видов рыб из сибирских водоемов и реки: индивидуальные переменные – пробы рыб (вверху); факторные коэффициенты жирных кислот (внизу).

Высокое содержание 20:1n-9 в белых мышцах окуня из озера Большое свидетельствовало о присутствии зоопланктонных рачков (копепод) в пищевой сети окуня (Graeve et al., 2005). В этом озере в июле копеподы имеют высокую численность и биомассу, и, скорее всего, потребляются окунем в этот период (Волкова и др., 2006). В белой мускулатуре окуня из реки Чулым, по сравнению с другими водными объектами, содержалось в 2-7 раз больше ЖК 16:1n-7 и 20:5n-3, которые являются маркерами диатомовых водорослей (Sushchik et al., 2003). Процент ЖК маркеров цианобактерий и зеленых водорослей, 18:3n-3 (Sushchik et al., 2004), был также выше в окуне из реки Чулым, по сравнению с исследуемыми водоемами, тогда как содержание 22:6n-3 – достоверно ниже. Это можно объяснить тем, что в реофильных альгоценозах реки Чулым преобладают диатомовые и зеленые водоросли, а также цианобактерии, тогда как динофитовые водоросли (основной источник ДГК в пресноводных экосистемах) малочисленны (Кириллова, 2010). Низкий процент этой ПНЖК у окуня из реки Чулым возможно связан с потреблением пресноводных бентосных организмов, у которых ее содержание относительно невелико (Eloranta et al., 2013; Makhutova et al., 2016). Процент 18:1n-7, являющейся биомаркером бактерий (Napolitano, 1999), в белых мышцах окуня из реки Чулым был в 1,5-2 раза выше, чем в рыбе из лимнических водных объектов. Этот биомаркер, наряду с водорослевыми маркерами, отражали потребление окунем реки Чулым бентосных пищевых источников, что значительно отличало его от популяций окуня в прочих местообитаниях (рисунок 8).

ЖК состав красных мышц исследованных видов рыб из Берешского водохранилища был близок к белой мускулатуре и также испытывал влияние диеты. Основные отличия между двумя типами мышечной ткани заключались в более высоких уровнях 18:1n-9, 18:2n-6 и 18:3n-3 в красной мускулатуре плотвы, щуки и окуня. Известно, что красная мускулатура содержит большее количество липидов, особенно запасных триацилглицеринов (ТАГ) (Lisovskaya, 1973; Baе et al., 2010; Chaijan et al., 2010; Baе, Lim, 2012). Отмеченные выше ЖК, в первую очередь 18:1n-9, являются основными составляющими молекул ТАГ (Ackman,

Eaton, 1971; Bae, Lim, 2012) и их высокое содержание в ТАГ-фракции красной мускулатуры было показано у разных видов рыб (Pettersson et al., 2009; Karlsdottir et al., 2014).

Наибольшие отличия ЖК профилей красных и белых мышц наблюдались у плотвы. В отличие от щуки и окуня, процентное содержание НЖК в красной мышце плотвы было значительно ниже, чем в белой, а содержание МНЖК достоверно выше (таблица 13). Подобное распределение НЖК и МНЖК в разных типах мышц было отмечено для многих видов рыб (Zhu et al., 2016; Dulavik et al., 1998; Chaijan et al., 2010; Karlsdottir et al., 2014). Известно, что активность ферментов, обеспечивающих окисление жирных кислот, выше в красных мышцах рыб (Anttila et al. 2010; Zhu et al., 2016), и для окисления используются в первую очередь НЖК (Xie et al. 2001). Снижение уровня НЖК в красных мышцах плотвы вероятно, связано с их более интенсивным окислением для обеспечения энергетических затрат красной мускулатуры в процессе продолжительного монотонного плавания. Специфика поиска кормовых объектов плотвы в Берешском водохранилище предполагает постоянное перемещение в толще воды в поисках пищи. ЖК состав красных и белых мышц окуня из разных водоемов был близок. Основные отличия также заключались в более высоком содержании 18:1n-9 в красной мускулатуре.

Уровень ДГК, играющей важную роль в функционировании клеточных мембран, в белой и красной мышечной ткани у большинства исследованных рыб достоверно не отличался. Такая же тенденция была показана для радужной форели (Pettersson et al., 2009) и семги (Aursand et al., 1994). Однако процент 22:6n-3 в красных мышцах окуня из озера Большое и плотвы из Берешского водохранилища был значительно ниже, чем таковой в белых мышцах. Снижение процента 22:6n-3 в красных мышцах отмечалось у перуанского анчоуса (Albrecht-Ruiz, Salas-Maldonado, 2015), питающегося планктоном, а также у постоянно мигрирующих в поисках пищи хищных видов – новозеландского макруруса *Macruronus novaezelandiae* (Karlsdottir et al., 2014) и длинноперого тунца *Thunnus alalunga* (Murase, Saito, 1996). Считается, что 22:6n-3 находится

преимущественно в составе фосфолипидов клеточных мембран, а в составе запасных липидов отсутствует, либо содержится на заметно более низком уровне. Интенсивное накопление запасных липидов, ТАГ, в красных мышцах вышеперечисленных рыб могло приводить к уменьшению доли фосфолипидов в общей сумме липидов и соответствующему снижению уровня ДГК (Mairesse et al., 2006).

Пищевую ценность красной и белой мускулатуры исследованных рыб оценивали как абсолютное содержание (мг/г сырой массы) ЭПК и ДГК (рисунок 9). Содержание ЭПК+ДГК в белых мышцах щуки, плотвы и окуня из Берешского водохранилища составило $0,7 \pm 0,1$, $0,8 \pm 0,2$ и $1,1 \pm 0,1$ мг/г сырой массы, соответственно. При этом, содержание ЭПК+ДГК в сырой массе красной мышечной ткани данных видов было значительно выше и составляло $1,7 \pm 0,2$, $3,8 \pm 0,1$ и $1,7 \pm 0,1$ мг/г сырой массы, соответственно. Различия в содержании ЭПК+ДГК в разных типах мышц у щуки ($U=0,00$, $p=0,08$), плотвы ($U=0,00$, $p=0,003$) и окуня ($U=0,00$, $p=0,012$) были статистически достоверны по критерию Манна-Уитни.

У окуня из разных водных объектов содержание ЭПК+ДГК варьировало от 1,0 до 1,4 мг/г в белых мышцах, и от 1,7 до 5,0 мг/г в красных мышцах (рисунок 9). Различия белых и красных мышц для всех популяций окуня также были статистически достоверны по критерию Манна-Уитни: для р. Чулым ($U=0,00$, $p=0,011$), для Красноярского водохранилища ($U=0,00$, $p=0,0002$), для оз. Большое ($U=0,00$, $p=0,012$), для Берешского водохранилища указаны выше.

Стоит отметить, что полученные данные о содержании ЭПК и ДГК (мг/г сырой массы) в белой мускулатуре окуня Красноярского водохранилища соответствовали ранее установленным значениям (Sushchik et al., 2017). Содержание ЭПК+ДГК в белых мышцах щуки, плотвы и окуня из Берешского водохранилища, в сравнении с содержанием этих ЖК в мышцах аналогичных представителей ихтиофауны Красноярского водохранилища, представленных в указанной работе ($2,3 \pm 0,1$, $1,5 \pm 0,1$ и $1,5 \pm 0,1$ мг/г сырой массы соответственно),

оказалось значительно ниже. Такое различие, по всей видимости, связано с эвтрофным статусом Берешского водохранилища (Рудченко, 2018).

Таким образом, содержание ЭПК и ДГК на единицу массы в красных мышцах изученных видов рыб в среднем было в 2-5 раз выше, чем в белых. Наибольшие различия наблюдали у плотвы из Берешского водохранилища и окуня из реки Чулым (рисунок 9).

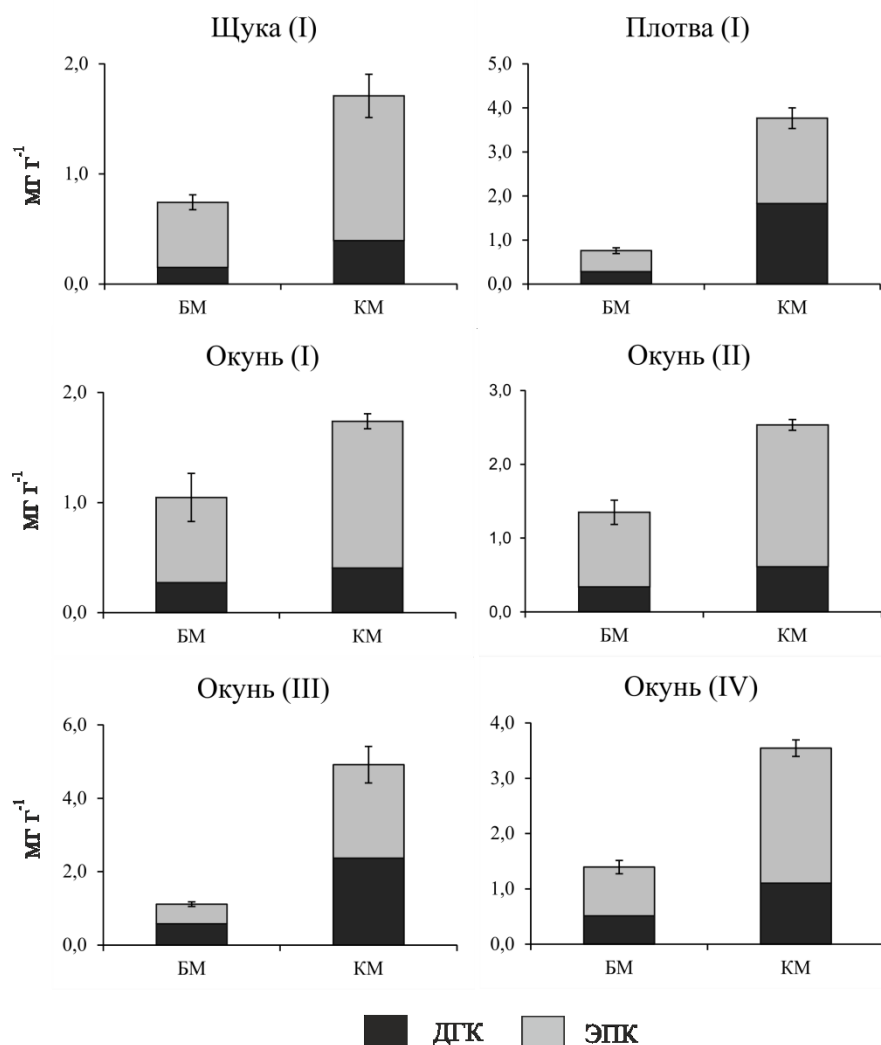


Рисунок 9 – Содержание ЭПК и ДГК в белой (БМ) и красной (КМ) мускулатуре трех видов рыб из нескольких водных объектов Сибири: (I) – Берешское водохранилище, (II) – оз. Большое; (III) – р. Чулым; (IV) – Красноярское водохранилище (значения ошибки среднего приведены для средних значений суммы ЭПК и ДГК в пробе)

Повышенное содержание ЭПК и ДГК на единицу массы в красной мускулатуре рыб, в сравнении с белой, может быть связано с большим количеством в ней липидов, включая запасные, поскольку именно эта группа липидов играет ведущую роль в высокоинтенсивных энергетических затратах при продолжительном плавании. Несмотря на то, что длинноцепочечные ПНЖК традиционно рассматриваются в литературе в качестве основных структурных компонентов клеточных мембран (Gladyshev et al., 2018), недавние исследования демонстрируют высокое содержание ЭПК+ДГК на единицу массы и в запасных липидах красной мускулатуры перуанского анчоуса и европейской сардины (Mathieu-Resuge et al., 2023).

С другой стороны, большее накопление незаменимых омега-3 ПНЖК в красных мышцах может быть связано не только с количеством липидов, но и с меньшим диаметром волокон этой ткани, по сравнению с белыми мышцами (см. Главу 3.1). Меньший диаметр волокон красной мускулатуры в сравнении с белой обуславливает наличие большего числа клеток на единицу объема мышечной ткани, что требует большего удельного количества клеточных мембран, для построения которых необходимо большее количество ЭПК и ДГК, входящих в состав структурных полярных липидов (Артамонова и др., 2020).

Полученные результаты можно использовать при расчете пищевой ценности филе промысловых видов рыб. Так, согласно общепринятым методикам (Ahlgren et al., 1994), для определения пищевой ценности рыбы, а именно измерений содержания ПНЖК, используется белая мышечная ткань, которая преобладает в скелетной мускулатуре. В то же время, пищевое филе рыб, как правило, включает оба типа мышечной ткани и потребляется как цельный продукт. Поскольку красная мускулатура содержит по нашим данным в 2-5 раз больше ЭПК+ДГК, пищевая ценность филе рыб, имеющих высокий процент красной мускулатуры, может оказаться значительно больше, по сравнению с известными оценками, выполненными только на белых мышцах. В этой связи, мы предложили способ пересчета пищевой ценности филе рыб, с учетом доли красной мускулатуры в филе и содержания ЭПК+ДГК в белых мышцах, и

применением условного коэффициента превышения в красных мышцах ПНЖК. В качестве примера такой расчет выполнили для исследованных видов рыб (таблица 15). Расчеты производили по формуле 3:

$$W_s = W_w \cdot P_w + W_w \cdot P_r \cdot a \quad (3),$$

где W_s – содержание ЭПК+ДГК в общем филе рыбы (мг/г); W_w – содержание ЭПК+ДГК на единицу массы белых мышц (мг/г сырой массы); P_w – доля белых мышц в филе; P_r – доля красных мышц в филе; a – условный коэффициент, т.е. соотношение содержания ЭПК+ДГК в красных мышцах по отношению к таковому в белых, для данного вида рыбы (например, $a = 2$ для щуки и окуня и $a = 5$ для плотвы).

Таблица 15 – Доля (% от всех мышц) красной мускулатуры в филе, содержание ЭПК+ДГК на единицу массы белых мышцы и всего филе трех видов рыб, а – условный коэффициент превышения содержания ЭПК+ДГК в красных мышцах относительно такового в белых.

Вид рыбы	% красной мускулатуры	a	Белые мышцы	Общее филе
			ЭПК+ДГК, мг/г	ЭПК+ДГК, мг/г
Щука	1	2	0,7	0,7
Плотва	7	5	0,8	1,3
Окунь	3	2	1,2	1,3

Учет содержания ЭПК+ДГК в красных мышцах увеличивает пищевую ценность общего филе рыб, обычно потребляемого в пищу. Несмотря на то, что в случае с исследованными видами рыб различия в содержании ЭПК+ДГК в белой мускулатуре и во всем филе оказались невелики, предлагаемый подход может быть существенен при уточнении пищевой ценности пелагических рыб, богатых длинноцепочечными омега-3 ПНЖК (Gladyshev et al., 2018). В частности, расчеты по формуле, предложенной выше, с коэффициентом $a = 5$, показывают, что содержание ЭПК+ДГК в общем филе перуанской сардины

Sardinops sagax, мускулатура которой содержит около 19% красной мышечной ткани (Moose, 1977), увеличится с 25 до 44 мг/г ЭПК+ДГК (Huynh, Kitts, 2009).

Таким образом, при расчете пищевой ценности филе промысловых видов необходимо учитывать содержание ЭПК и ДГК в красной мускулатуре рыб, измеряя их содержание напрямую, либо методом пересчета с использованием коэффициентов. Вместе с тем, еще предстоит определить факторы, оказывающие влияние на величину коэффициента, т.е., соотношения содержания ПНЖК в красной и белой мускулатуре. Согласно полученным данным, в среднем такой коэффициент может быть равным 2, однако у рыб-планктофагов и реофилов имеется тенденция к гораздо большему соотношению содержания ПНЖК в красных и белых мышцах, что следует учитывать в расчетах.

ВЫВОДЫ

1. Анализ размерного состава волокон двух типов скелетной мускулатуры у 10 массовых видов рыб Сибири показал, что средний диаметр волокон красной мускулатуры был в полтора-два раза меньше диаметра волокон белой мускулатуры. Данные особенности, по всей видимости, связаны с особенностями роста мышечных волокон.

2. Скелетная мускулатура 25 исследованных видов рыб, обитающих в водных объектах Сибири, состоит в основном из белых мышц, с долей красных мышц, не превышающей 10%. Наибольшие значения доли красной мускулатуры обнаружены у тугуна и арктического омуля; наименьшие (менее 1%) – у щуки, каменной широколобки и девятииглой колюшки.

3. Обнаружена связь между долей красных мышц в скелетной мускулатуре разных отделов тела и биотопическими предпочтениями сибирских рыб, их типом локомоции и типом питания, что свидетельствует о возможности применения соотношения красных и белых мышц для выявления экологических особенностей пресноводных видов рыб.

4. Содержание 11 из 20 исследованных металлов достоверно различалось в красных и белых мышцах плотвы, леща и щуки, с кратным превышением содержания Cu, Fe, Zn в красных мышцах у всех изученных видов. Накопление тяжелых металлов в красной мускулатуре может влиять на их общее содержание в филе, что следует учитывать при оценке рисков потребления в пищу рыбной продукции, особенно видов с развитой красной мускулатурой.

5. У всех изученных видов рыб (окуня, плотвы и щуки), в красной мускулатуре отмечено более высокое процентное содержание жирных кислот 18:1n-9, 18:1n-7, 18:2n-6, 18:3n-3, по сравнению с белой мускулатурой, что связано с использованием этих кислот для обеспечения интенсивных энергетических затрат красных мышц при плавании.

6. У исследованных рыб обнаружено двух-пятикратное превышение содержания суммы незаменимых эйкозапентаеновой и докозагексаеновой

кислот на единицу массы красных мышц, относительно их содержания в белых мышцах, обычно используются для определения пищевой ценности филе. Оценка пищевой ценности филе промысловых видов должна основываться на определении ЭПК и ДГК в обоих типах мышечной ткани, с помощью прямых измерений, либо пересчетным способом с учетом вклада красной мускулатуры в общую массу филе.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

БМ – белая мускулатура;

ДГК – докозагексаеновая кислота;

ГХ – газовая хроматография;

ЖК – жирные кислоты;

КМ – красная мускулатура;

МНЖК – мононенасыщенные жирные кислоты;

НЖК – насыщенные жирные кислоты;

ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты;

РЖК – разветвленные жирные кислоты;

СДГ – сукцинатдегидрогеназа;

ТАГ – триацилглицерины;

ФАО – Продовольственная и сельскохозяйственная организация ООН;

ФЛ – фосфолипиды;

ЭПК – эйкозапентаеновая кислота

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алеев, Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы / Ю.Г. Алеев. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 247 с.
2. Аминова, В.А. Физиология рыб / В.А. Аминова, А.А. Яржомбек. – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. – 200 с.
3. Анисимова, И.М. Ихтиология: учеб. пособие для с-х вузов / И.М. Анисимова, В.В. Лавровский – М.: Высшая школа, 1983. 255 с.
4. Анищенко, О.В. Оценка антропогенного загрязнения р. Енисей по содержанию металлов в основных компонентах экосистемы на участках, расположенных выше и ниже г. Красноярска / О.В. Анищенко, М.И. Гладышев, Е.С. Кравчук, Г.С. Калачева, И.В. Грибовская // Журнал Сибирского федерального университета. Биология – 2010. – Т.3. – № 1. – С. 82-98
5. Артамонова, В.С. Связь содержания полиненасыщенных жирных кислот в мышечной ткани с длительностью эмбриогенеза лососевидных рыб (*Salmonoidei*) / В.С. Артамонова, А.А. Махров, Н.Н. Сущик, М.И. Гладышев, Ю.Ю. Дгебуадзе // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. – 2020. – Т. 491. – №. 1. – С. 113-116.
6. Богуцкая, Н.Г. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями / Н.К. Богуцкая, А.М. Насека. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 389 с.
7. Борисенко, Э.С. Распределение рыб в речной системе Нижнего Иртыша / Э.С. Борисенко, А.Д. Мочек, Д.С. Павлов, А.А. Чемагин // Вопросы ихтиологии. – 2013. – Т. 53. – №. 1. – С. 31-31.
8. Быкова, В.М. Справочник по холодильной обработке рыбы / В.М. Быкова, З.И. Белова. – М.: Агропромиздат, 1986. – 208 с.
9. Васьковский, В.Е. Липиды / В.Е. Васьковский // Соросовский научный журнал. – 1997. – №. 3. – С. 32-37.
10. Виноградов, А.П. Химический элементарный состав организмов моря: монография / А.П. Виноградов – М.: Наука, 2001. – 620 с.

11. Водяницкий, Ю.Н. Тяжелые металлы и металлоиды в почвах / Ю.Н. Водяницкий. – М.: ГНУ Почвенный институт им. В.В. Докучаева РАСХН. 2008. – 85 с.
12. Волкова, Н.И. Современное состояние экосистемы озера Большое (Красноярский край) / Н.И. Волкова, А.В. Андрианова, Л.А. Щур, Т. Ануфриева // Вестник Красноярского гос. ун-та. – 2006. – № 5. С. 85-93.
13. Вронский, А.А. Функциональная морфология осевой локомоторной мускулатуры костистых рыб / А.А. Вронский, Л.А. Николайчук // Киев: Наук. думка, 1989. – 182 с.
14. Вышегородцев, А.А. Рыбы Енисея: справочник / А.А. Вышегородцев. – Новосибирск: Наука, 2000. – 188 с.
15. Вышегородцев, А.А. Промысловые рыбы Енисея / А.А. Вышегородцев, В.А. Заделенов. – Красноярск: Сиб. федер. ун-т, 2013. – 303 с.
16. Вышегородцев, А.А. Красноярское водохранилище / А.А. Вышегородцев, Т.Н. Ануфриева, О.А. Кузнецова. – Новосибирск: Наука, 2005. – 212 с.
17. Гентен, Ф. Атлас гистологии рыб / Ф. Гентен, Э. Тервинге, А. Данги. [пер. с англ. и науч. ред. В.А. Шутов]. – СПб.: Проспект Науки, 2016. – 216 с.
18. Гладышев, М.И. Незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты и их пищевые источники для человека / М.И. Гладышев // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2012. – Т.4. – 352-286.
19. Гладышев, М.И. Состав жирных кислот рыб с различными спектрами питания в арктическом озере / М.И. Гладышев, Н.Н. Сушик, Л.А. Глущенко, В.А. Заделенов, А.Е. Рудченко, Ю.Ю. Дгебуадзе // Доклады Академии наук. – 2017. – Т. 474. – №. 4. – С. 513-516.
20. Гнедов, А.А. Биохимический состав мяса северных рыб как фактор, формирующий их качество / А.А. Гнедов // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2010. – №. 11. – С. 184-189

21. Голованова, И.Л. Влияние тяжелых металлов на физиолого-биохимический статус рыб и водных беспозвоночных / И.Л. Голованова // Биология внутренних вод. – 2008. – №. 1. – С. 99-108.
22. Госькова, О.С. О нерестовых миграциях речного гольяна / О.С. Госькова, Ю.Г. Смирнов // Водные экосистемы Урала, их охрана и рациональное использование (информационные материалы). – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986 – С.40-41
23. Золотова, А.В. Рост соматических структур и морфометрическая характеристика скелетной мускулатуры нильской тилляпии (*Oreochromis niloticus* L.) / А.В. Золотова, В.П. Панов, Ю.И. Есавкин // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2013. – №. 2. – С. 76-86.
24. Золотова, А.В. Рост и анатомо-гистологическая характеристика осевой мускулатуры африканского сома *Clarias gariepinus* (Burchell) / А.В. Золотова В.П. Панов, Ю.Е. Есавкин, Е.А. Просекова // Известия ТСХА. – 2015. – Вып. 5. – С. 81-92.
25. Иванов, А.П. Рыбоводство в естественных водоемах. / А.П. Иванов. – М.: Агропромиздат, 1988. – 367 с.
26. Иванов, А.А. Физиология рыб / А.А. Иванов. – М.: Лань, 2011. – 288 с.
27. Казанская, О.В. Развитие скелетной мускулатуры у карповых рыб / О.В. Казанская, Л.Р. Пальмбах, Н.Д. Озернюк // Журн. общ. биологии. – 1986. – Т. 47. – №. 5. – С. 656-666.
28. Карамушко, Л.И. Биоэнергетика рыб северных морей / Л.И. Карамушко. – М.: Наука, 2007. – 256 с.
29. Касумян, А.О. Стайное поведение рыб / А.О. Касумян, Д.С. Павлов, М.А. Скоробогатов. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2003 – 274 с.
30. Кириллов, А.Ф. Современный состав и история формирования ихтиофауны реки Лена (бассейн моря Лаптевых) / А.Ф. Кириллов, И.Б. Книжин // Вопросы ихтиологии. – 2014. – Т. 54. – №. 4. – С. 413-413.
31. Кириллов, А.Ф. Обзор рыбообразных и рыб пресных вод бассейнов морей Лаптевых и Восточно-Сибирского / А.Ф. Кириллов, И.Б. Книжин, В.И.

Романов // Байкальский зоологический журнал. – 2014. – Т. 14. – №. 1. – С. 31-38.

32. Кириллова, Т.В. Соотношение хлорофилла и биомассы в фитопланктоне водотоков и водоемов бассейна верхнего Чулыма / Т.В. Кириллова, В.В. Кириллов // Мир науки, культуры и образования. – 2010. – №. 4. – С. 280-285.

33. Козлов, Л.В. О биологическом коэффициенте полезного действия некоторых морских рыб / Л.В. Козлов // Бионика. – 1970. – №. 4. – С. 44-46

34. Комаров, В.Т. Скорости движения рыб / В.Т. Комаров // Вестник зоологии. – 1971. – №. 4. – С. 67-71

35. Коржуев, Н.А. О биохимических аспектах обмена веществ у рыб / Н.А. Коржуев // Современные вопросы экологической физиологии рыб. – М.: Наука, 1979. – С. 11-19.

36. Коржуев, Н.А. Сравнительно-физиологическая характеристика крови и кроветворных органов рыб и водных млекопитающих / Н.А. Коржуев, Т.Н. Глазова // Биология моря. Вып. 15. – Киев: Наукова думка, 1968 – С. 131-145.

37. Коротков, В.К. Реакция рыб на трал, технология их лова. / В.К. Коротков. – Калининград: 1998. – 397 с.

38. Красноярское водохранилище: мониторинг, биота, качество вод: монография / под ред. А.Ф. Алимова, М.Б. Ивановой – Красноярск: Изд-во Сибирского федерального университета, 2008. – 537 с.

39. Купчинский, А.Б. Состояние ихтиофауны водохранилищ Ангары / А.Б. Купчинский, Е.С. Купчинская // Acta Biomedica Scientifica. – 2006. – Т. 48. – №. 2. – С. 56-61.

40. Лакин, Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.

41. Леонова, Г.А. Биогеохимическая индикация природных и техногенных концентраций химических элементов в компонентах водных

экосистем (на примере водоемов Сибири) / Г.А. Леонова // Исследовано в России. – 2004. – Т. 7. – С. 1-15

42. Лисовская, В.И. К изучению состава липидов красных и белых мышц мелкой ставриды и хамсы северо-западной части Черного моря / В.И. Лисовская // Матер. Всес. симп. изучения Черного и Средиземного морей. – 1973. – Т. 2. – С. 142-145.

43. Лисовская, В.И. Биохимический состав мышц некоторых черноморских рыб / В.И. Лисовская, Т.А. Петкевич // Рыбное хозяйство. – 1968. – №. 9. – С. 65-66

44. Лукьяненко, В.И. Экологические аспекты ихтиотоксикологии / В.И. Лукьяненко. – М.: Агропромиздат, 1987. – 240 с.

45. Лукьянчиков, Ф.В. Рыбы системы реки Хатанги / Ф.В. Лукьянчиков // Тр. Красноярск. отд. СибНИИРХ. Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири. – 1967. – Т. 9. – С. 11-93.

46. Лупандин, А.И. Влияние голодания на отношение рыб к потокам с различной интенсивностью турбулентности / А.И. Лупандин, Д.С. Павлов // Вопр. ихтиологии. – 1996. – Т. 36. – №. 3. – С. 416-419.

47. Малькольм Лав, Р. Химическая биология рыб / Р. Лав Малькольм. – М.: Пищевая промышленность, 1976. – 349 с.

48. Мамонтов, Ю.П. Рыбное хозяйство внутренних пресноводных водоемов России. (Белая книга) / Ю.П. Мамонтов, А.И. Литвиненко, В.Я. Складов. – Тюмень: Госрыбцентр, 2003. – 66 с.

49. Марченко, А.Л. Содержание тяжелых металлов в мышцах красноперок южного Приморья / А.Л. Марченко, Н.К. Христофорова, Е.Н. Чернова // Известия ТИНРО. – 2006. – Т. 146. – С. 276-282

50. Матюхин, В.А. Биоэнергетика и физиология плавания рыб / В.А. Матюхин. – Новосибирск: Наука, 1973. – 154 с.

51. Матюхин, В.А. Установка для комплексного изучения энергетики и физиологии плавания рыб / В.А. Матюхин, В.В. Хаскин, А.Я. Столбов // Вопросы ихтиологии. – 1970. – Т. 10. – №. 5. – С. 925-928.

52. Мельников, В.Н. Общие математические модели производительности лова ставными неводами и мелкими ловушками / В.Н. Мельников // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. – 2010. – №. 2. – С. 25-33

а. Микодина, Е.В. Гистология для ихтиологов / Е.В. Микодина, М.А. Седова, А.А. Чмилевский, А.Е. Микулин, С.В. Пьянова, О.Г. Полуэктова. – М.: ВНИРО, 2009. – 112 с.

53. Моисеенко, Т.И. Влияние геохимических факторов водной среды на биоаккумуляцию металлов в организме рыб / Т.И. Моисеенко // Геохимия. – 2015. – №. 3. – С. 222-233.

54. Моисеенко, Т.И., Рассеянные элементы в поверхностных водах суши: Технофильность, биоаккумуляция и экотоксикология / Т.И.Моисеенко, Л.П. Кудрявцева, Н.А. Гашкина. – М.: Наука, 2006. – 261 с.

55. Мур, Д.В. Тяжелые металлы в природных водах / Д.В. Мур, С. Рамамурти. – М.: Мир, 1987. – 287с.

56. Нельсон, Д. Основы биохимии Ленинджера: в 3 т. Т. 1: Основы биохимии, строение и катализ / Д. Нельсон, М. Кокс. – М.: Лаборатория знаний, 2017. – 694 с.

57. Никаноров, А.М. Биомониторинг металлов в пресноводных экосистемах / А.М. Никаноров, А.В. Жулидов, А.Д. Покаржевский. – Л.: Гидрометеиздат, 1991. – 312 с.

58. Никольский, Г.В. Экология рыб / Г.В. Никольский. – М.: Высшая школа, 1963. – 368 с.

59. Ниязов, Н.С. Результаты выращивания растительноядных рыб в озерах Тюменской области / Н.С. Ниязов, В.В. Самусина // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск. – 1997. – С. 245-246.

60. Ольшанская, О.Л. Обзор ихтиофауны р. Пясины / О.Л. Ольшанская // Вопросы ихтиологии. – 1965. – Т. 5. – В. 2. – №. 35. – С. 262-278.

61. Павлов, Д.С. Оптомоторная реакция и особенности ориентации рыб в потоке воды / Д.С. Павлов. – М.: Наука, 1970. – 148 с.
62. Павлов, Д.С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды / Д.С. Павлов. – М.: Наука, 1979. – 319 с.
63. Павлов, Д.С. Скорости и особенности движения рыб / Д.С. Павлов, Е.Н. Сабуренков // Основные особенности поведения и ориентации рыб. М.: Наука, 1974. – С. 155–187.
64. Павлов, Д.С. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна / Д.С. Павлов, А.Д. Мочек. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. – 596 с.
65. Павлов, Д.С. Питание, распределение и миграция молоди рыб из водохранилища «Александр Стамболийски» (НРБ) / Д.С. Павлов, В.Н. Михеев, М.В. Василев, Л.З. Пехливанов. – М.: Наука, 1988. – 120 с.
66. Павлов, Д.С. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС / Д.С. Павлов, А.И. Лупандин, В.В. Костин. – М.: Наука, 1999. – 255 с.
67. Павлов, Д.С. Распределение рыб в пойменно-русловом комплексе нижнего участка р. Иртыш / Д.С. Павлов, А.Д. Мочек, Э.С. Борисенко, А.И. Дегтев, Е.А. Дегтев / Биология внутренних вод. – 2011. – №. 2. – С. 71-79.
68. Павлов, Д.С. Миграции рыб в зарегулированных реках / Д.С. Павлов, М.А. Скоробогатов. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 413 с.
69. Павловский, Е.Н. Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях / Е.Н. Павловский. – М.: АН СССР, 1961. – 244 с.
70. Панов, В.П. Зависимость химического состава белой и красной мускулатуры рыб семейства карповых от плавательной активности / В.П. Панов // Доклады Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 1979. – №. 245. – С. 65-69.
71. Панов, В.П. Гистологическая структура мышц рыб семейства карповых / В.П. Панов // Доклады Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 1980. – №. 260. – С. 128-131.

72. Панов, В.П. Анатомо-гистологическая характеристика линя (*Tinca tinca* L.) / В.П. Панов, Ю.И. Есавкин, С.А. Грикшас, А.В. Золотова // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2017. – В. 5. – С. 89-100.

73. Панов, В.П. Морфобиохимическая характеристика туловищной мускулатуры некоторых рыб семейства карповых: автореф. дисс... канд. с-х. наук / В.П. Панов. – М., 1982. – 22 с.

74. Панов, В.П. Морфологические и эколого-физиологические особенности мускулатуры некоторых пресноводных видов рыб: автореф. дисс... доктора. биол. наук / В.П. Панов. – М., 1997. – 37 с.

75. Панов, В.П. Гистологическое строение осевой мускулатуры ротана (*Perccottus glehni* Dyb.) / В.П. Панов, А.Н. Смирнов // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 1996. – №. 3. – С. 191-201.

76. Панов, В.П. Химический состав мышечной ткани и пищевая ценность радужной форели при разных сроках реализации / В.П. Панов, В.В. Лавровский, Ю.А. Есавкин // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 1991. – №. 5 – С. 167-174.

77. Панов, В.П. Гистоструктура мускулатуры двух форм форели, выращенных в условиях тепловодного хозяйства / В.П. Панов, Ю.И. Есавкин, А.В. Золотова // Рыбпром: технологии и оборудование для переработки водных биоресурсов. – 2009. – №. 4. – С. 40-44.

78. Панов, В.П. Морфологические, физиолого–биохимические и рыбохозяйственные особенности двух форм радужной форели / В.П. Панов, Ю.И. Есавкин, А.В. Золотова // Рациональное использование пресноводных экосистем – перспективное направление реализации национального проекта «Развитие АПК»: материалы Международной научно-практической конференции, г. Москва, 17–19 декабря 2007 г. – М., 2007. – С. 195-203.

79. Панов, В.П. Рост и развитие мышц американского гольца в различные периоды онтогенеза / В.П. Панов, С.С. Фалий, Ю.И. Есавкин, А.В. Жигин // Труды ВНИРО. – 2018. – Т. 171. – С. 106-115

80. Патин, С.А. Микроэлементы в морских организмах и экосистемах / С.А. Патин, Н.П. Морозов – Легкая и пищевая промышленность, 1981. – 205 с.
81. Перевозников, М.А. Тяжелые металлы в пресноводных экосистемах / М.А. Перевозников, Е.А. Богданова. – СПб.: ГосНИОРХ, 1999. – 228 с.
82. Подлесный, А.В. Рыбы Енисея, условия их обитания и использование / А.В. Подлесный // Известия ВНИОРХ. – 1958. – Т. 44. – С. 97-178.
83. Понкратов, С.Ф. Перспективы рыбохозяйственного использования Богучанского водохранилища / С.Ф. Понкратов // Вестник рыбохозяйственной науки. – 2014. – Т. 1. – №. 3. – С. 29-40
84. Попов, П.А. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов / П.А. Попов. – Новосибирск: Новосибирский государственный университет, 2007а. – 526 с.
85. Попов, П.А. Классификация рыб Сибири по некоторым параметрам их экологии / П.А. Попов // Исследовано в России: электронный научный журнал. – 2007б. – С. 1131-1160.
86. Попов, П.А. Формирование ихтиоценозов и экология промысловых рыб водохранилищ Сибири / П.А. Попов. – Новосибирск: ГЕО, 2010. – 216 с.
87. Попов, П.А. Пресноводные рыбы арктического побережья Сибири / П.А. Попов // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2015. – Т. 32. – №. 4. – С. 107-126
88. Попов, П.А. Индикация экологического состояния водных объектов Сибири по содержанию тяжелых металлов в рыбах / П.А. Попов, Н.В. Андросова // География и природные ресурсы. – 2008. – Т. 3. – С. 36-41.
89. Попов, П.А. Накопление и распределение тяжелых и переходных металлов в рыбах Новосибирского водохранилища / П.А. Попов, Н.В. Андросова, Г.Н. Аношин // Вопросы ихтиологии. – 2002. – Т. 42. – №. 2. – С. 264-270.

90. Потемкина, Т.В. Эколого-биологическая характеристика рыб верхнего течения реки Лена: автореф. дисс... канд. биол. наук. / Т.В. Потемкина. – Иркутск: ИркутГУ, 2013. – 36 с.
91. Правдин, И.Ф. Руководство по изучению рыб / И.Ф. Правдин. – М.: Пищевая промышленность, 1966. – 376 с.
92. Пресноводные рыбы Средней Сибири: монография / Н.А. Богданов, Г.И. Богданова, А.Н. Гадинов, В.А. Заделенов, В.В. Матасов, Ю.В. Михалев, Е.Н. Шадрин. – Норильск: АПЕКС, 2016. – 200 с.
93. Протасов, В.Р. Гидродинамические особенности рыб. Атлас / В.Р. Протасов, А.Г. Старосельская – М.: Наука, 1978 – 104 с.
94. Радаков, Д.В. Скорости движения и некоторые особенности зрения рыб: Справочник / Д.В. Радаков, В.Р. Протасов. – М.: Наука, 1964. – 50 с.
95. Разнообразие рыб Таймыра / Д.С. Павлов, К.А. Савваитова, М.А. Груздева, С.В. Максимов, Б.М. Медников, М.Ю. Пичугин, С.П. Савоскул, Ю.В. Чеботарева. – М.: Наука, 1999. – 207 с.
96. Романов, В.И. Фауна, систематика и биология рыб в условиях озерно-речных гидросистем Южного Таймыра: автореф. дисс... доктора. биол. наук. / В.И. Романов. – Томск: ТГУ, 2005. – 44 с.
97. Рудченко, А.Е. Состав и содержание жирных кислот в тканях самцов и самок окуня речного *Perca fluviatilis* на последних стадиях репродуктивного цикла / А.Е. Рудченко, Н.О. Яблоков // Сибирский экологический журнал. – 2018. – Т. 25. – №. 3. – С. 340-352.
98. Рудченко, А.Е. Роль трофических факторов в формировании жирнокислотного состава рыб, обитающих в водоемах Красноярского края: автореф. дисс... канд. биол. наук. / А.Е. Рудченко. – Красноярск: СФУ, 2018. – 24 с.
99. Рыбалова, Н.Б. Морфобиологические и товарные качества клариевого сома (*Clarias gariepinus*) / Н.Б. Рыбалова // Известия Международной академии аграрного образования. – 2012. – Т. 2. – №. 14. – С. 399-404.

100. Сабуренков, Е.Н. О скоростях движения рыб / Е.Н. Сабуренков, Ю.Н. Сбикин, Д.С. Павлов // Поведение рыб в зоне гидротехнических сооружений. М.: 1967. – С. 124-136.
101. СанПиН 42-123-4089-86 Предельно допустимые концентрации тяжелых металлов и мышьяка в продовольственном сырье и пищевых продуктах. М.: 1986.
102. СанПиН 2.3.2.1078-01. Гигиенические требования безопасности и пищевой ценности пищевых продуктов. М.: 2001. – 269 с.
103. Семерной, В.П. Общая гидробиология / В.П. Семерной. – Ярославль: ЯрГУ., 2008. – 184 с.
104. Сиделева, В.Г. Сравнительное изучение эндемичных коттоидных рыб (Cottidae, Compheroridae) в связи с их приспособлением к обитанию в пелагиали озера Байкал / В.Г. Сиделева, Т.А. Козлова // Труды Зоологического института РАН. – 2010. – Т. 314. – №. 4. – С. 433-447.
105. Силкина, Е.Н. Особенности углеводного обмена в скелетных мышцах и печени рыб различной естественной подвижности: автореф. дисс.... канд. биол. наук. / Е.Н. Силкина. – Л., 1991. – 24 с.
106. Скрябин, А.Г. Сиговые рыбы юга Сибири / А.Г. Скрябин. – Новосибирск: Наука, Сиб. отделение, 1979. – 230 с.
107. Смирнов, А.А. Экология гидробионтов: учеб. пособие / А.А. Смирнов. – Магадан: СВГУ, 2019. – 199 с.
108. Смирнов, А.Н. Рост мышц и мышечных волокон у канального сома (*Ictalurus punctatus*) / А.Н. Смирнов // Интенсивная технология в рыбоводстве. – М., 1989. – С. 98-107.
109. Столбов, А.Я. Влияние дозированных мышечных нагрузок на интенсивность обмена байкальского хариуса *Thymallus arcticus baicalensis* Dyb. / А.Я. Столбов // Вопросы ихтиологии. – 1975. – Т. 15. – №. 2 (91). – С. 332-337.
110. Сущик, Н.Н. Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах (обзор) / Н.Н. Сущик // Журнал общей биологии. – 2008. – Т. 69. – №. 4. – С. 299-316.

111. Тылик, К.В. Общая ихтиология: учебник / К.В. Тылик – Калининград: ООО «Аксиос», 2015. – 394 с.
112. Федоненко, Е.В. Содержание свободных аминокислот в мышцах промысловых рыб верхнего участка Запорожского водохранилища / Е.В. Федоненко, Т.С. Шарамок, И.Е. Мельник // Рибогосподарська наука України. – 2008. – №. 1. – С. 59-62.
113. Химический состав продуктов. Справочные таблицы содержания основных пищевых веществ и энергетической ценности пищевых продуктов. – М.: Пищевая промышленность, 1977. – 227 с.
114. Химический состав продуктов. Справочные таблицы содержания основных пищевых веществ и энергетической ценности пищевых продуктов. – М.: Агропромиздат, 1987. – 224 с.
115. Чемагин, А.А. Рыбное население и его биотопическое распределение в бассейне Нижнего Иртыша / А.А. Чемагин // Современные проблемы науки и образования. – 2015. – №. 2. – С. 580-580.
116. Чупров, С.М. Морфофизиологические исследования некоторых видов рыб Красноярского водохранилища / С.М. Чупров, П.М. Долгих // Комплексные исследования экосистем бассейна реки Енисей. – Красноярск: Изд-во Краснояр. ун-та., 1985. – С. 163-171.
117. Шило, Е.И. К обоснованию применения морфометрических показателей скелетных мышц карпа (*Cyprinus carpio* L., 1758) для оценки пищевой ценности мяса рыб при двух-и трехлетней технологии выращивания / Е.И. Шило // Проблемы и решения современной аграрной экономики: материалы XXI Международной научно-производственной конференции (п. Майский, 23–24 мая 2017 г.): п. Майский: Издательство ФГБОУ ВО Белгородский ГАУ, 2017. – Т. 1. – С. 278-279.
118. Ядренкина, Е.Н. Структурно-функциональная организация рыбного населения в заморных озерах Западной Сибири: автореферат дис. ... доктора биологических наук / Е.Н. Ядренкина. – Томск, 2011. – 41 с.

119. Янович, Н.Е. Роль микроэлементов в жизнедеятельности прудовых рыб / Н.Е. Янович, Д.О. Янович // Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького. – 2014. – Том 16. – № 2. – Ч.2. – С. 345-372.
120. Яржомбек, А.А. Закономерности роста промысловых рыб / А.А. Яржомбек. – М.: ВНИРО, 2011. – 182 с.
121. Яржомбек, А.А. Поведение лососевых рыб (Salmoninae) / А.А. Яржомбек // Вопросы рыболовства. – 2013. – Т. 14. – №. 3. – С. 387-405.
122. Яржомбек, А.А. Образ жизни и поведение промысловых рыб / А.А. Яржомбек. – М.: Изд-во ВНИРО, 2016. – 200 с.
123. Яржомбек А.А. Клеточный рост мускулатуры карпа (краткое сообщение) / А.А. Яржомбек, Е.И. Шило // Труды ВНИРО. – 2017. – Т. 166. – С. 81-84
124. Ackman, R.G. Seafood lipids / R.G. Ackman // Seafoods: Chemistry, processing technology and quality. – Springer, Boston, MA, 1994. – P. 34-48.
125. Ackman, R.G. Mackerel lipids and fatty acids / R.G. Ackman, C.A. Eaton // Canadian Institute of food Technology Journal. – 1971. – Vol. 4. – №. 4. – P. 169-174.
126. Ackman, R.G. Aspects of positional distribution of fatty acids in triacylglycerols of skin, white and dark muscle of mackerel *Scomber scombrus* in relation to hypertension / R.G. Ackman, V.R. Orozco, W.M.N. Ratnayake // Lipid/Fett. – 1991. – Vol. 93. – №. 12. – P. 447-450.
127. Ahlgren, G. Fatty acid content of the dorsal muscle—an indicator of fat quality in freshwater fish / G. Ahlgren, P. Blomqvist, M. Boberg, I.B. Gustafsson // Journal of Fish Biology. – 1994. – Vol. 45. – №. 1. – P. 131-157.
128. Akster, H.A. Morphometry of muscle fibre types in the carp (*Cyprinus carpio* L.) / H.A. Akster // Cell and tissue research. – 1985. – Vol. 241. – №. 1. – P. 193-201.

129. Akster, H.A. Muscle growth and swimming in larvae of *Clarias gariepinus* (Burchell) / H.A. Akster, J.A.J. Verreth, I.L.Y. Spierts, T. Berbner, M. Schmidbauer, J.W.M. Osse // ICES Mar. Sci. Symp. – 1995. – №. 201. – P. 45–50.
130. Alami-Durante, H. Growth and multiplication of white skeletal muscle fibres in carp larvae in relation to somatic growth rate / H. Alami-Durante, B. Fauconneau, M. Rouel, A.M. Escaffre, P. Bergot // Journal of Fish Biology. – 1997. – Vol. 50. – №. 6. – P. 1285-1302.
131. Albrecht-Ruiz, M. Chemical composition of light and dark muscle of Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) and its seasonal variation / M. Albrecht-Ruiz, A. Salas-Maldonado // Journal of Aquatic Food Product Technology. – 2015. – Vol. 24. – №. 2. – P. 191-196.
132. Alexander, R.M.N. The orientation of muscle fibres in the myomeres of fishes / R.M.N. Alexander // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 1969. – Vol. 49. – №. 2. – P. 263-290.
133. Allen-Gil, S.M. Heavy metal contamination in the Taimyr Peninsula, Siberian Arctic / S.M. Allen-Gil, J. Ford, B.K. Lasorsa, M. Monetti, T. Vlasova, D.H. Landers // Science of the Total Environment. – 2003. – Vol. 301. – №. 1-3. – P. 119-138.
134. Amans, L. Comparaisons des organes de la locomotion aquatique / L. Amans // Ann. Sci. Nat.: Zool. – 1888. – Vol. 6. – P. 1-164.
135. Anishchenko, O.V. Benefit-risk ratio of canned pacific saury (*Cololabis saira*) intake: Essential fatty acids vs. heavy metals / O.V. Anishchenko, N.N. Sushchik, O.N. Makhutova, G.S. Kalachova, I.V. Gribovskaya, V.N. Morgun, M.I. Gladyshev // Food and chemical toxicology. – 2017. – Vol. 101. – P. 8-14.
136. Anttila, K. Effects of training on lipid metabolism in swimming muscles of sea trout (*Salmo trutta*) / K. Anttila, M. Jantti, S. Manttari // J. Comp. Physiol. B. – 2010. – №. 180. – P. 707–714
137. Archer, S.D. Kinematics of labriform and subcarangiform swimming in the Antarctic fish *Notothenia neglecta* / S.D. Archer, I.A. Johnston // Journal of Experimental Biology. – 1989. – Vol. 143. – №. 1. – P. 195-210.

138. Arloing, S. Recherches sur l'anatomie et la physiologie des muscles striés pales etfoncés / S. Arloing, A. Lavocat // Mem. Acad. Sci. Inscriptions Belles-Lett. Toulouse. – 1875. – Vol. 7. – P. 177-197.

139. Arrhenius, F. Can stationary bottom split-beam hydroacoustics be used to measure fish swimming speed in situ? / F. Arrhenius, B.J. Benneheij, L.G. Rudstam, D. Boisclair // Fisheries Research. – 2000. – Vol. 45. – №. 1. – P. 31-41.

140. Ashoka, S. Distribution of trace metals in a ling (*Genypterus blacodes*) fish fillet / S. Ashoka, B.M. Peake, G. Bremner, K.J. Hageman // Food chemistry. – 2011. – Vol. 125. – №. 2. – P. 402-409.

141. Atwater, W.O. The Chemical Composition and Nutritive Value of Fish / W.O. Atwater // Transactions of the American Fisheries Society. – 1881. – Vol. 10. – №. 1. – P. 124-131.

142. Aursand, M. Lipid distribution and composition of commercially farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) / M. Aursand, B. Bleivik, J.R. Rainuzzo, J. Leif, V. Mohr // Journal of the Science of Food and Agriculture. – 1994. – Vol. 64. – №. 2. – P. 239-248.

143. Bae, J.H. Chemical composition, antiproliferative and antioxidant properties of lipid classes in ordinary and dark muscles from chub mackerel (*Scomber japonicus*) / J.H. Bae, S.Y. Lim // Food and Chemical Toxicology. – 2012. – Vol. 50. – №. 3-4. – P. 823-828.

144. Bae, J.Y. Effects of dietary arachidonic acid (20: 4n-6) levels on growth performance and fatty acid composition of juvenile eel, *Anguilla japonica* / J.Y. Bae, D.J. Kim, K.Y. Yoo, S.G. Kim, J.Y. Lee, S.C. Bai // Asian-Australasian Journal of Animal Sciences. – 2010. – Vol. 23. – №. 4. – P. 508-514.

145. Bae, J.H. Comparison between ordinary and dark muscle extracts of yellowtail (*Serila quinqueradiata*) on chemical characteristics, antiproliferative and antioxidant properties / J.H. Bae, S.Y. Hwang, S.H. Yoon, I. Noh, S.Y. Lim // J. Food Tech. – 2011. – Vol. 9. – №. 3. – P. 99-105.

146. Bainbridge, R. The locomotion of fish / R. Bainbridge // New Scient. – 1958. – Vol. 24. – P. 476-478.

147. Bainbridge, R. Speed and stamina in three fish / R. Bainbridge // J. Exp. Biol. – 1960. – Vol. 37. – P. 129-153.
148. Bainbridge, R. Problems of fish locomotion / R. Bainbridge // Symp. Zool. Soc. London. – 1961. – Vol. 5. – P. 13-32.
149. Barany, M. ATPase activity of myosin correlated with speed of muscle shortening / M. Barany // The Journal of general physiology. – 1967. – Vol. 50. – №. 6. – P. 197-218.
150. Baretz, P.A. Differences dans le mode d'innervation des diverse portions du muscle lateral et leurs rapports avec la structure musculaire chez le Poisson-chat (*Ameiurus nebulosus* Les.) / P.A. Baretz // Arch. Anat. Microsc. Fxptl. – 1952. – №. 41. – P. 305-331.
151. Beamish, F.W.H. Swimming endurance of some northwest Atlantic fishes / F.W.H. Beamish // J. Fish. Res. Board. Can. – 1966. – Vol. 23. – №. 1. – P. 109-139
152. Beamish, F.W.H. Swimming performance and oxygen consumption of the charrs / F.W.H. Beamish // Charrs, salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. – 1980. – P. 739-748
153. Bell, M.C. Fisheries Handbook of Engineering Requirements and Biological Criteria / M.C. Bell. – US Department of Commerce, Springfield, VA, 1986. – 282 p.
154. Bernard, L.M. The effect of hypoxia acclimation on the skeletal muscle of three freshwater fishes / L.M. Bernard. – Department of physiology, University of St. Andrews, Scotland, UK. – 1985. – 208 p.
155. Best, A.C.G. The terminal neuromuscular junctions of lower chordates / A.C.G. Best, Q. Bone // Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie. – 1973. – Vol. 143. – №. 4. – P. 495-504.
156. Bickler, P.E. Hypoxia tolerance in reptiles, amphibians, and fishes: life with variable oxygen availability / P.E. Bickler, L.T. Buck // Annu. Rev. Physiol. – 2007. – Vol. 69. – P. 145-170.

157. Bilinski, E. Biochemical aspects of fish swimming / E. Bilinski // Biochemical and biophysical perspectives in marine biology. – Academic Press New York, 1974. – Vol. 1. – P. 239-288.

158. Bjornsson, B. Swimming speed and swimming metabolism of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to available food: a laboratory study / B. Bjornsson // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1993. – Vol. 50. – №. 12. – P. 2542-2551.

159. Black, E.C. Some aspects of carbohydrate metabolism in fish / E.C. Black, A.C. Robertson, R.T. Parker // Comparative physiology of carbohydrate metabolism in heterothermic animals. – 1961. – P. 89-124.

160. Blaxter, J.H.S. Aspects of the circulatory physiology and muscle systems of deep-sea fish / J.H.S. Blaxter, C.S. Wardle, B.L. Roberts // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 1971. – Vol. 51. – №. 4. – P. 991-1006.

161. Blaxter, J.H.S. Swimming speeds of fish / J.H.S. Blaxter // FAO Fish. Repts. – 1967. – Vol. 2. – P. 69-100.

162. Blaxter, J.H.S. Observations on the swimming speeds of fish / J.H.S. Blaxter, W. Dickson // ICES Journal of Marine Science. – 1959. – Vol. 24. – №. 3. – P. 472-479.

163. Bligh, E.G. Lipids of cod muscle and the effect of frozen storage / E.G. Bligh, M.A. Scott // Journal of the Fisheries Board of Canada. – 1966. – Vol. 23. – №. 7. – P. 1025-1036.

164. Boddeke, R. Histological characteristics of the body musculature of fishes in connection with their mode of life / R. Boddeke, E.J. Slijper, van der A. Stelt // Proc. K. Ned. Akad. Wet. Ser. C Biol. Med. Sci. – 1959. – Vol. 62. – P. 576–588.

165. Bodwell, C.E. Nutritional composition and value of meat and meat products / C.E. Bodwell, B.A. Anderson // Muscle as Food. – 1986. – P. 321-369.

166. Bone, Q. On the function of the two types of myotomal muscle fibre in elasmobranch fish / Q. Bone // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 1966. – Vol. 46. – №. 2. – P. 321-349.

167. Bone, Q. The dogfish neuromuscular junction: Dual innervation of vertebrate striated muscle fibres? / Q. Bone // *Journal of cell science*. – 1972. – Vol. 10. – №. 3. – P. 657-665.
168. Bone, Q. Locomotor Muscle. In: Hoar, W.A., Randall, D.J. (Eds.) / Q. Bone // *Fish Physiology*, V. VII. – Academic Press, New York, San Francisco, London. – 1978. – P. 361-424.
169. Bone, Q. The density of elasmobranchs / Q. Bone, B.L. Roberts // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. – 1969. – Vol. 49. – №. 4. – P. 913-937.
170. Bone, Q. On the role of the different fibre types in fish myotomes at intermediate speeds / Q. Bone, J. Kicenuik, D.R. Jones, // *Fish Bull.* – 1978. – Vol. 76. – P. 691-699.
171. Borgstrom, G. Fish in world nutrition / G. Borgstrom // *Fish as Food*. – Academic Press, 1962. – P. 267-360.
172. Bosch, A.C. Heavy metals in marine fish meat and consumer health: a review / A.C. Bosch, B. O'Neill, G.O. Sigge, S.E. Kerwath, L.C. Hoffman // *J. Sci. Food. Agric.* – 2016. – Vol. 96. – P. 32-48
173. Braekkan, O.R. Function of the red muscle in fish / Braekkan O.R. // *Nature*. – 1956. – Vol. 178. – №. 4536. – P. 747-748.
174. Braekkan, O.R. A comparative study of vitamins in the trunk muscles of fishes / O.R Braekkan // *Reports on Technological Research concerning Norwegian Fish Industry*. – 1959. – Vol. III. – №. 8. – 49 p.
175. Brawn, V.M. Seasonal and diurnal vertical distribution of herring (*Clupea harengus* L.) in Passamaquoddy Bay, NB / V.M. Brawn // *Journal of the Fisheries Board of Canada*. – 1960. – Vol. 17. – №. 5. – P. 699-711.
176. Breder, C.M. The locomotion of fishes / C.M. Breder // *Zoologica*. – 1926. – Vol. 4. – P.159-291.
177. Brett, J.R. The effect of temperature on the cruising speed of young sockeye and coho salmon / J.R. Brett, M. Hollands, D.F. Alderdice // *J. Fish. Res. Board. Can.* – 1958. – Vol. 15. – №. 4. – P. 587-605.

178. Brooks, S. Influence of development and rearing temperature on the distribution, ultrastructure and myosin sub-unit composition of myotomal muscle-fibre types in the plaice *Pleuronectes platessa* / S. Brooks, I.A. Johnston // Marine Biology. – 1993. – Vol. 117. – №. 3. – P. 501-513.

179. Brooks, S. Muscle development in larvae of a fast growing tropical freshwater fish, the curimatã-pacú / S. Brooks, V.L.A. Vieira, I.A. Johnston, P. Macheru // Journal of fish biology. – 1995. – Vol. 47. – №. 6. – P. 1026-1037.

180. Brotchi, J. Identification histoenzymologique des fibres lentes et rapides dans les muscles squelettiques des vertebres / J. Brotchi // Archives Internationales de Physiologie et de Biochimie. – 1968. – Vol. 76. – №. 2. – P. 299-310.

181. Broughton, N.M. Histological differences in the lateral musculature of O-group roach, *Rutilus rutilus* (L.) from different habitats / N.M. Broughton, G. Goldspink, N.V. Jones // Journal of Fish Biology. – 1981. – Vol. 18. – №. 2. – P. 117-122.

182. Brown, W.D. The concentration of myoglobin and hemoglobin in tuna flesh / W.D. Brown, // J. Food Sci. – 1962. – Vol. 27. – P. 26-28.

183. Bury, N. Iron acquisition by teleost fish / N. Bury, M. Grosell // Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology. – 2003. – Vol. 135. – №. 2. – P. 97-105.

184. Bury, N.R. Nutritive metal uptake in teleost fish / N.R. Bury, P.A. Walker, C.N. Glover // Journal of experimental biology. – 2003. – Vol. 206. – №. 1. – P. 11-23.

185. Buttkus, H. Red and white muscle of fish in relation to rigor mortis / H. Buttkus // Journal of the Fisheries Board of Canada. – 1963. – Vol. 20. – №. 1. – P. 45-58.

186. Bykov, V.P. Marine fishes: chemical composition and processing properties / V.P. Bykov. – New Delhi: Amerind Publishing, 1983. – 322 p.

187. Calvo, J. Influence of rearing temperature on the distribution of muscle fibre types in the turbot *Scophthalmus maximus* at metamorphosis / J. Calvo, I.A.

Johnston // Journal of experimental marine biology and ecology. – 1992. – Vol. 161. – №. 1. – P. 45-55.

188. Capelli, R. Total mercury, organic mercury, copper, manganese, selenium, and zinc in *Sarda sarda* from the gulf of Genoa / R. Capelli, V. Minganti, M. Bernhard // Science of the total environment. – 1987. – Vol. 63. – P. 83-99.

189. Carpene, E. Increase in muscle fibres in the lateralis muscle (white portion) of Mugilidae (Pisces, Teleostei) / E. Carpenè, A. Veggetti // Cellular and Molecular Life Sciences. – 1981. – Vol. 37. – №. 2. – P. 191-193.

190. Carpene, E. Zinc and copper in fish from natural waters and rearing ponds in Northern Italy / E. Carpene, O. Cattani, G.P. Serrazanetti, G. Fedrizzi, P. Cortesi // Journal of fish biology. – 1990. – Vol. 37. – №. 2. – P. 293-299.

191. Carpene, E. Biochemical differences in lateral muscle of wild and farmed gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) / E. Carpene, B. Martin, L. Dalla Libera // Fish Physiology and Biochemistry. – 1998. – Vol. 19. – №. 3. – P. 229-238.

192. Casula, M. Long-term effect of high dose omega-3 fatty acid supplementation for secondary prevention of cardiovascular outcomes: a meta-analysis of randomized, double blind, placebo controlled trials / M. Casula, D. Soranna, A.L. Catapano, G. Corrao // Atherosclerosis Supplements. – 2013. – Vol. 14. – №. 2. – P. 243-251.

193. Cech, J.J. Distribution of California stream fishes: influence of environmental temperature and hypoxia / J.J. Cech, S.J. Mitchell, D.T Castleberry, M. McEnroe // Environmental biology of Fishes. – 1990. – Vol. 29. – №. 2. – P. 95-105

194. Cediël, R.A. Muscle fiber type distribution in climbing Hawaiian gobioid fishes: ontogeny and correlations with locomotor performance / R.A. Cediël, R.W. Blob, G.D. Schrank, R.C. Plourde, H.L. Schoenfuss // Zoology. – 2008. – Vol. 111. – №. 2. – P. 114-122.

195. Chaijan, M. Characteristics and gel properties of muscles from sardine (*Sardinella gibbosa*) and mackerel (*Rastrelliger kanagurta*) caught in Thailand / M. Chaijan, S. Benjakul, W. Visessanguan, C. Faustman // Food Research International. – 2004. – №. 37. – P. 1021-1030.

196. Chaijan, M. Chemical compositions and characteristics of farm raised giant catfish (*Pangasianodon gigas*) muscle / M. Chaijan, A. Jongjareonrak, S. Phatcharat, S. Benjakul, S. Rawdkuen // LWT-Food Science and Technology. – 2010. – Vol. 43. – №. 3. – P. 452-457.
197. Chaijan, M. Characterisation of muscles from Frigate mackerel (*Auxis thazard*) and catfish (*Clarias macrocephalus*) / M. Chaijan, S. Klomklao, S. Benjakul // Food chemistry. – 2013. – Vol. 139. – P. 414-419.
198. Cheung, K.C. Metal concentrations of common freshwater and marine fish from the Pearl River Delta, South China / K.C. Cheung, H.M. Leung, M.H. Wong // Archives of environmental contamination and toxicology. – 2008. – Vol. 54. – №. 4. – P. 705-715
199. Chevrel, R. Essaisur la morphologieet la physiologie du muscle latéral chez les poissonsosseux / R. Chevrel // Arch. Zool. exp. gen. – 1913. – Vol. 52. – P. 473-607.
200. Chuang, L.T. Fatty acid composition of 12 fish species from the Black Sea / L.T. Chuang, U. Bulbul, P. Wen, R.H. Glew, F.A. Ayaz // Journal of Food Science. – 2012. – Vol. 77. – P. 512-518.
201. Clarke, A. Lipid content and composition of three species of Antarctic fish in relation to buoyancy / A. Clarke, N. Doherty, A.L. DeVries, J.T. Eastman // Polar Biology. – 1984. – Vol. 3. – №. 2. – P. 77-83.
202. Dal Pai-Silva, M. Muscle growth in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*): histochemical, ultrastructural and morphometric study / M. Dal Pai-Silva, R.F. Carvalho, C.H. Pellizzon, V. Dal Pai // Tissue and Cell. – 2003. – Vol. 35. – №. 3. – P. 179-187.
203. Davison, W. The myotomal muscle of labriform swimming fish is not designed for high speed sustained swimming / W. Davison // New Zealand Nat. Sci. – 1988. – Vol. 15. – P. 37-42.
204. Davison, W. The effect of prolonged exercise on the lateral musculature of the brown trout (*Salmo trutta*) / W. Davison, G. Goldspink // Journal of Experimental Biology. – 1977. – Vol. 70. – №. 1. – P. 1-12.

205. Davison, W. The cost of swimming for two teleost fish / W. Davison, G. Goldspink // *New Zealand Journal of Zoology*. – 1984. – Vol. 11. – №. 2. – P. 225-231.
206. Devoto, S.H. Identification of separate slow and fast muscle precursor cells in vivo, prior to somite formation / S.H. Devoto, E. Melançon, J.S. Eisen, M. Westerfield // *Development*. – 1996. – Vol. 122. – №. 11. – P.3371-3380.
207. Dickson, K.A. Locomotor muscle of high-performance fishes: what do comparisons of tunas with ectothermic sister taxa reveal? / K.A. Dickson // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. – 1996. – Vol. 113. – №. 1. – P. 39-49.
208. Drazen, J.C. Depth related trends in proximate composition of demersal fishes in the eastern North Pacific / J.C. Drazen // *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. – 2007. – Vol. 54. – №. 2. – P. 203-219.
209. Drazen, J.C. Red muscle proportions and enzyme activities in deep-sea demersal fishes / J.C. Drazen, B. Dugan, J.R. Friedman // *Journal of fish biology*. – 2013. – Vol. 83. – №. 6. – P. 1592-1612.
210. Drucker, E.G. A hydrodynamic analysis of fish swimming speed: wake structure and locomotor force in slow and fast labriform swimmers / E.G. Drucker, G.V. Lauder // *Journal of Experimental Biology*. – 2000. – Vol. 203. – №. 16. – P. 2379-2393.
211. Dulavik, B. Oxidative ability of frozen light and dark muscles of saithe (*Pollachius virens* L.) / B. Dulavik, K.R. Sørensen, H. Barstad, O. Horvli, R.L. Olsen // *Journal of Food Lipids*. – 1998. – №. 5. – P. 233-245.
212. Dunajski, E. Texture of fish muscle / E. Dunajski // *Journal of Texture Studies*. – 1980. – Vol. 10. – №. 4. – P. 301-318.
213. Dunn, J.F. Muscle fibre types and metabolism in post-larval and adult stages of notothenioid fish / J.F. Dunn, S.D. Archer, I.A. Johnston // *Polar Biology*. – 1989. – Vol. 9. – №. 4. – P. 213-223.
214. Ebrahimzadeh, M.A. Determination of trace element level in different tissues of the leaping mullet (*Liza saliens*, Mugilidae) collected from Caspian Sea /

M.A. Ebrahimzadeh, S. Eslami, S.F. Nabavi, S.M. Nabavi // Biological trace element research. – 2011. – Vol. 144. – P. 804-811.

215. Eisenberg, B.R. Stereological analysis of mammalian skeletal muscle: I. Soleus muscle of the adult guinea pig / B.R. Eisenberg, A.M. Kuda, J.B. Peter // The Journal of cell biology. – 1974. – Vol. 60. – №. 3. – P. 732-754.

216. Eisenberg, B.R. Stereological analysis of mammalian skeletal muscle: II. White vastus muscle of the adult guinea pig / B.R. Eisenberg, A.M. Kuda // Journal of ultrastructure research. – 1975. – Vol. 51. – №. 2. – P. 176-187.

217. El-Fiky, N. Differentiation of swimming muscles and gills, and development of anaerobic power in the larvae of cyprinid fish (Pisces, Teleostei) / N. El-Fiky, S. Hinterleitner, W. Wieser // Zoomorphology. – 1987. – Vol. 107. – №. 2. – P. 126-132.

218. El-Fiky, N. Life styles and patterns of development of gills and muscles in larval cyprinids (Cyprinidae; Teleostei) / N. El-Fiky, W. Wieser // Journal of fish biology. – 1988. – Vol. 33. – №. 1. – P. 135-145.

219. Eloranta, A.P. Niche segregation of coexisting Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta*) constrains food web coupling in subarctic lakes / A.P. Eloranta, R. Knudsen, P. Amundsen // Freshwater Biology. – 2013. – Vol. 58. – №. 1. – P. 207-221.

220. Ennion, S. Small-diameter white myotomal muscle fibres associated with growth hyperplasia in the carp (*Cyprinus carpio*) express a distinct myosin heavy chain gene / S. Ennion, L. Gauvry, P. Butterworth, G. Goldspink // Journal of experimental biology. – 1995. – Vol. 198. – №. 7. – P. 1603-1611.

221. Esbaugh, A.J. Comparative physiology and molecular analysis of carbonic anhydrase from the red blood cells of Teleost fish / A.J. Esbaugh, S.G. Lund, B.L. Tufts // Journal of Comparative Physiology B. – 2004. – Vol. 174. – №. 5. – P. 429-438.

222. FAO. The State of World Fisheries and Aquaculture 2018 - Meeting the sustainable development goals, Rome. – 2018. – 227 p.

223. Fauconneau, B. Growth and meat quality relations in carp / B. Fauconneau, H. Alami-Durante, M. Laroche, J. Marcel, D. Vallot // *Aquaculture*. – 1995. – Vol. 129. – №. 1-4. – P. 265-297.
224. Fjermestad, A. Effects of different dietary fat levels in cage-fed Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) / A. Fjermestad, G.I. Hemre, J.C. Holm, G.K. Totland, L. Frøyland // *European Journal of Lipid Science and Technology*. – 2000. – Vol. 102. – №. 4. – P. 282-286.
225. Flitney, F.W. The volume of the T-system and its association with the sarcoplasmic reticulum in slow muscle fibres of the frog / F.W. Flitney // *The Journal of physiology*. – 1971. – Vol. 217. – №. 1. – P. 243-257.
226. Fricke, R. The compatible critical swimming speed: a new measure for the specific swimming performance of fishes / R. Fricke, H. Handermann, S. Stahlberg, P. Peckmann // *Zool. Jb. Physiol.* – 1987. – Vol. 91. – P. 101-111.
227. Froese, R. FishBase, version 10/2023 / R. Froese, D. Pauly. – World Wide Web electronic publication <http://www.fishbase.org>. – 2014.
228. Frøyland, L. Mitochondrial and peroxisomal β -oxidation capacities in various tissues from Atlantic salmon *Salmo salar* / L. Frøyland, Ø. Lie, R.K. Berge // *Aquaculture Nutrition*. – 2000. – Vol. 6. – №. 2. – P. 85-89.
229. Fujikawa, K. Chemical composition of sardine, *Sardinia melanosticta* (C and V) from Tyosen, 1. Comparative study on dark muscle and white muscle / K. Fujikawa, H. Naganuma // *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*. – 1936. – Vol. 5. – P. 95-97.
230. Funakoshi, S. Development of the rete mirabile with growth and muscle temperature in the young bluefin tuna / S. Funakoshi, K. Wada, T. Suzuki // *Nippon Suisan Gakkaishi*. – 1985. – Vol. 51. – P. 1971-1975.
231. Gatz, J.A. Ecological morphology of freshwater stream fishes / J.A. Gatz // *Tulane studies in zoology and botany*. – 1979. – Vol. 21. – №. 2. – P. 91-124.
232. Gemballa, S. Homology of intermuscular bones in acanthomorph fishes / S. Gemballa, R. Britz – New York: American Museum Novitates, №. 3241, 1998. – 25 p.

233. Gero, D.R. The hydrodynamic aspects of fish propulsion / D.R. Gero // American Museum Novitates. – 1952. – Vol. 1601. – P. 1-32.
234. Gheorghe, S. Metallic Elements (Cu, Zn, Ni and Mn) Toxicity Effects Determination on a Fresh Water Fish *Cyprinus carpio* (Common Carp) Laboratory Acclimatized / S. Gheorghe, G. Vasile, C. Gligor, I.E. Lucaciu, M. Nita-Lazar // Rev. Chim. – 2017. – Vol. 68. – №. 8. – P. 1711-1715
235. Gill, H.S. Histochemical characterization of myotomal muscle in the bluntnose minnow, *Pimephales notatus* Rafinesque / H.S. Gill, A.H. Weatherley, T. Bhesania // Journal of Fish Biology. – 1982. – Vol. 21. – №. 2. – P. 205-214.
236. Gill, H.S. Histochemical characterization of myotomal muscle of five teleost species / H.S. Gill, A.H. Weatherley, R. Lee, D. Legere // Journal of fish biology. – 1989. – Vol. 34. – №. 3. – P. 375-386.
237. Gladyshev, M.I. Fatty acid composition and contents of seven commercial fish species of genus *Coregonus* from Russian subarctic water bodies / M.I. Gladyshev, N.N. Sushchik, O.N. Makhutova, L.A. Glushchenko, A.E. Rudchenko, A.A. Makhrov, Y.Y. Dgebuadze // Lipids. – 2017. – Vol. 52. – №. 12. – P. 1033-1044.
238. Gladyshev, M.I. Production of EPA and DHA in aquatic ecosystems and their transfer to the land. / M.I. Gladyshev, N.N. Sushchik, O.N. Makhutova // Prostaglandins and Other Lipid Mediators. – 2013. – Vol. 107. – P.117-126.
239. Gladyshev, M.I. Fatty acid composition of Cladocera and Copepoda from lakes of contrasting temperature / M.I. Gladyshev, N.N. Sushchik, O.P. Dubovskaya, Z.F. Buseva, O.N. Makhutova, E.B. Fefilova, I.Y. Feniova, V.P. Semenchenko, A.A. Kolmakova, Kalachova G.S. // Freshwater Biology. – 2015. – Vol. 60. – №. 2. – P. 373-386.
240. Gladyshev, M.I. Meta-analysis of factors associated with omega-3 fatty acid contents of wild fish / M.I. Gladyshev, N.N. Sushchik, A.P. Tolomeev, Y.Y. Dgebuadze // Reviews in Fish Biology and Fisheries. – 2018. – Vol. 28. – P. 277-299.
241. Glencross, B.D. Exploring the nutritional demand for essential fatty acids by aquaculture species / B.D. Glencross // Reviews in Aquaculture. – 2009. – Vol. 1. – №. 2. – P. 71-124.

242. Goldberg, E.D. Elemental composition of some pelagic fishes / E.D. Goldberg // *Limnology and Oceanography*. – 1962. – Vol. 7. – P. 72-75.

243. Graeve, M. Assimilation and biosynthesis of lipids in Arctic *Calanus* species based on feeding experiments with a ¹³C labelled diatom / M. Graeve, C. Albers, G. Kattner // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 2005. – Vol. 317. – P. 109-125.

244. Graham, J.B. Distribution and relative proportions of red muscle in scombrid fishes: consequences of body size and relationships to locomotion and endothermy / J.B. Graham, F.J. Koehn, K.A. Dickson // *Canadian journal of zoology*. – 1983. – Vol. 61. – №. 9. – P. 2087-2096.

245. Gray, J. How animal move / J. Gray. – Cambridge, 1953. – 114 p.

246. Gray, J. How fishes swim? / J. Gray // *Sci. Amer.* – 1957. – Vol. 197. – №. 2. – P. 48-54.

247. Greene, C.W. An undescribed longitudinal differentiation of the great lateral muscle of the king salmon / C.W. Greene // *The Anatomical Record*. – 1913. – Vol. 7. – №. 3. – P. 99-101.

248. Greene, C.W. The Skeletal Musculature of the King Salmon / C.W. Greene, C.H. Greene. – Washington, DC: US Government Printing Office, 1914. – 42 p.

249. Greenway, P. Body form and behavioral types in fish / P. Greenway // *Cellular and Molecular Life Sciences*. – 1965. – Vol. 21. – №. 9. – P. 489-498.

250. Greer-Walker, M. Effect of starvation and exercise on the skeletal muscle fibres of the cod (*Gadus morhua* L.) and the coalfish (*Gadus virens* L.) respectively / M. Greer-Walker // *ICES Journal of Marine Science*. – 1971. – Vol. 33. – №. 3. – P. 421-427.

251. Greer-Walker, M. Growth and development of the skeletal muscle fibres of the cod (*Gadus morhua* L.) / M. Greer-Walker // *ICES Journal of Marine Science*. – 1970. – Vol. 33. – №. 2. – P. 228-244.

252. Greer-Walker, M., Skeletal muscle function and sustained swimming speeds in the coalfish *Gadus virens* L. / M. Greer-Walker, G. Pull // *Comparative*

Biochemistry and Physiology Part A: Physiology. – 1973. – Vol. 44. – №. 2. – P. 495-501.

253. Greer-Walker, M. A survey of red and white muscle in marine fish / M. Greer-Walker, G.A. Pull // Journal of Fish Biology. – 1975. – Vol. 7. – №. 3. – P. 295-300.

254. Gregory, W.K. Locomotive adaptations in fishes illustrating “habitus” and “heritage” / W.K. Gregory // Ann. NY Acad. Sci. – 1913. – Vol. 1913. – P. 267-268.

255. Gregory, W.K. Studies of the body forms of fishes / W.K. Gregory // Zoologica. – 1928. – Vol. 8. – P. 325-421.

256. Grey, J. Studies in animal locomotion. I. The movements of fish with special reference to the cell / J. Grey // J. Exp. Biol. – 1933a. – Vol. 10. – №. 1. – P. 88-104.

257. Grey, J. Studies in animal locomotion. I. The relationship between waves of muscular contraction and the propulsive mechanism of cell / J. Grey // J. Exp. Biol. – 1933b. – Vol. 10. – №. 4. – P. 386-390.

258. Grey, J. The muscular movements of fish / J. Grey // Proc. Roy. Inst. Great. Brit. – 1933c. – Vol. 27. – №. 3. – P. 825-828.

259. Gribble, M.O. Mercury, selenium and fish oils in marine food webs and implications for human health / M.O. Gribble, R. Karimi, B.J. Feingold, J.F. Nyland, T.M. O’Hara, M.I. Gladyshev, C.Y. Chen // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 2016. – Vol. 96. – P. 43-59.

260. Guderley, H. Thermal acclimation in fish: conservative and labile properties of swimming muscle / H. Guderley, P. Blier // Canadian Journal of Zoology. – 1988. – Vol. 66. – №. 5. – P. 1105-1115.

261. Hammer, C. Fatigue and exercise tests with fish / C. Hammer // Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology. – 1995. – Vol. 112. – №. 1. – P. 1-20.

262. Hammer, C. Diurnal variations in swimming activity of *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) in a group under tank conditions / C. Hammer, A. Temming, H.J.

Schubert // Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. – 1994. – Vol. 79. – №. 3. – P. 385-396.

263. Hammer, Ø. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis / Ø. Hammer, D.A.T. Harper, P.D. Ryan // Palaeontologia Electronica. – 2001. – Vol. 4. – №. 1. – P. 4.

264. Haug, T. Total lipid and fatty acid composition of polar and neutral lipids in different tissues of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (L.) / T. Haug, E. Ringø, G.W. Pettersen // Sarsia. – 1988. – Vol. 73. – №. 2. – P. 163-168.

265. He, P. Swimming speeds of marine fish in relation to fishing gears / P. He // ICES Mar. Sci. Symp. – 1993. – Vol. 196. – P. 183-189.

266. Henderson, R.J. The lipid composition and biochemistry of freshwater fish / R.J. Henderson, D.R. Tocher // Progress in lipid research. – 1987. – Vol. 26. – №. 4. – P. 281-347.

267. Hidaka, T. Biophysical and mechanical properties of red and white muscle fibres in fish / T. Hidaka, N. Toida // The Journal of physiology. – 1969. – Vol. 201. – №. 1. – P. 49-59.

268. Higgins, P.J. Hyperplasia and hypertrophy in the growth of skeletal muscle in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. / P.J. Higgins, J.E. Thorpe // Journal of Fish Biology. – 1990. – Vol. 37. – №. 4. – P. 505-519.

269. Hinterleitner, S. Systemic and enzymatic responses to endurance training in two cyprinid species with different life styles (Teleostei: Cyprinidae) / S. Hinterleitner, M. Huber, R. Lackner, W. Wieser // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1992. – Vol. 49. – №. 1. – P. 110-115.

270. Hochachka, P.W. The adaptation of enzymes to pressure in abyssal and midwater fishes / P.W. Hochachka, T.W. Moon, T. Mustafa // Symp. Soc. Exper. Biol.; U.S.A.; Da. – 1972. – Vol. 26. – P. 175-195.

271. Houssay, F. Sur les conditions hydrodynamique de la forme chez les poissons / F. Houssay // Compt. Rend. Acad. Sci. Paris. – 1909. – Vol. 148. – P. 1076-1078.

272. Hoyle, J. Histochemical characterization of myotomal muscle in the grass pickerel, *Esox americanus vermiculatus* (LeSeuer), and the muskellunge, *E. masquinongy* (Mitchell) / J. Hoyle, H.S. Gill, A.H. Weatherley // Journal of fish biology. – 1986. – Vol. 28. – №. 4. – P. 393-401.

273. Hulbert, W.C. histochemical, light and electron microscopic examination of eel, *Anguilla rostrata* red and white muscle / W.C. Hulbert, T.W. Moon // Journal of Fish Biology. – 1978. – Vol. 13. – №. 5. – P. 527-533.

274. Huynh, M.D. Evaluating nutritional quality of pacific fish species from fatty acid signatures / M.D. Huynh, D.D. Kitts // Food Chemistry. – 2009. – Vol. 114. – P. 912-918.

275. Ikem, A. Trace elements in water, fish and sediment from Tuskegee lake, southeastern USA / A. Ikem, N.O. Egiebor, K. Nyavor // Water, Air and Soil Pollution. – 2003. – Vol. 149. – P. 51-75.

276. Jabeen, F. Chemical compositions and fatty acid profiles of three freshwater fish species / F. Jabeen, A.S. Chaudhry // Food chemistry. – 2011. – Vol. 125. – №. 3. – P. 991-996.

277. Jabeen, F. Nutritional composition of seven commercially important freshwater fish species and the use of cluster analysis as a tool for their classification / F. Jabeen, A.S. Chaudhry // J. Anim. Plant Sci. – 2016. – Vol. 26. – №. 1. – P. 282-290.

278. James, A.G. Effect of particle size and concentration on feeding behaviour, selectivity and rates of food ingestion by the Cape anchovy *Engraulis capensis* / A.G. James, K.P. Findlay // Marine Ecology Progress Series. – 1989. – Vol. 275-294.

279. Janssen, J. Feeding modes and prey size selection in the alewife (*Alosa pseudoharengus*) / J. Janssen // Journal of the Fisheries Board of Canada. – 1976. – Vol. 33. – №. 9. – P. 1972-1975.

280. Jarman, G.M. A note on the shape of fish myotomes / G.M. Jarman // Symp. Zool. Soc. London. – 1961. – Vol. 5. – P. 33-35.

281. Johnston, I.A. Anaerobic metabolism in the carp (*Carassius carassius* L.) / I.A. Johnston // Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry. – 1975. – Vol. 51. – №. 2. – P. 235-241.
282. Johnston, I.A. A comparative study of glycolysis in red and white muscles of the trout (*Salmo gairdneri*) and mirror carp (*Cyprinus carpio*) / I.A. Johnston // Journal of Fish Biology. – 1977. – Vol. 11. – №. 6. – P. 575-588.
283. Johnston, I.A. Specializations of fish muscle. In: Goldspink, D.F. (Ed.) / I.A. Johnston // Development & Specializations of Muscle. Society Exp. Biol. Seminar Series Symp. Vol. 7. – Cambridge University Press. – 1980 – P. 123-148.
284. Johnston, I.A. Quantitative analysis of muscle breakdown during starvation in the marine flatfish *Pleuronectes platessa* / I.A. Johnston // Cell and tissue research. – 1981. – Vol. 214. – №. 2. – P. 369-386.
285. Johnston, I.A. Quantitative analyses of ultrastructure and vascularization of the slow muscle fibres of the anchovy / I.A. Johnston // Tissue and Cell. – 1982. – Vol. 14. – №. 2. – P. 319-328.
286. Johnston, I.A. On the design of fish myotomal muscles / I.A. Johnston // Marine & Freshwater Behaviour & Phy. – 1983. – Vol. 9. – №. 2. – P. 83-98.
287. Johnston, I.A. Temperature influences muscle differentiation and the relative timing of organogenesis in herring *Clupea harengus* larvae / I.A. Johnston // Mar. Biol. – 1993. – Vol. 116. – P. 363-379.
288. Johnston, I.A. Developmental aspects of temperature adaptation in fish muscle / I.A. Johnston // Bas. Appl. Myol. – 1994. – № 4. – P. 353-368.
289. Johnston, I.A. Muscle development and growth: potential implications for flesh quality in fish / I.A. Johnston // Aquaculture. – 1999. – Vol. 177. – №. 1-4. – P. 99-115.
290. Johnston, I.A. Fish Physiology: Muscle Development and Growth: Muscle Development and Growth / I.A. Johnston. - San Diego: Academic Press, 2000. – 318 p.

291. Johnston, I.A. Genetic and environmental determinants of muscle growth patterns. In: Johnston, I.A. (Ed.) / I. A. Johnston // Fish physiology. Vol. 18.: Muscle development and growth. – 2001. – P. 141-186.
292. Johnston, I.A. Environment and plasticity of myogenesis in teleost fish / I.A. Johnston // Journal of Experimental Biology. – 2006. – Vol. 209. – №. 12. – P. 2249-2264.
293. Johnston, I.A. Quantitative studies of muscle glycogen utilization during sustained swimming in crucian carp (*Carassius carassius* L.) / I.A. Johnston, G. Goldspink // Journal of Experimental Biology. – 1973a. – Vol. 59. – №. 3. – P. 607-615.
294. Johnston, I.A. Some effects of prolonged starvation on the metabolism of the red and white myotomal muscles of the plaice *Pleuronectes platessa* / I.A. Johnston, G. Goldspink // Marine Biology. – 1973b. – Vol. 19. – №. 4. – P. 348-353.
295. Johnston, I.A. Temperature induced variation in the distribution of different types of muscle fibre in the goldfish (*Carassius auratus*) / I.A. Johnston, M. Lucking // Journal of comparative physiology. – 1978. – Vol. 124. – №. 2. – P. 111-116.
296. Johnston, I.A. Endurance exercise training in the fast and slow muscles of a teleost fish (*Pollachius virens*) / I.A. Johnston, T.W. Moon // Journal of comparative physiology. – 1980. – Vol. 135. – №. 2. – P. 147-156.
297. Johnston, I.A. Myofibrillar ATPase in the various red and white trunk muscles of the tunny (*Thunnus thynnus* L.) and the tub gurnard (*Trigla lucerna* L.) / I.A. Johnston, B. Tota // Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry. – 1974. – Vol. 49. – №. 2. – P. 367-373.
298. Johnston, I.A. Fine structure and metabolism of multiply innervated fast muscle fibres in teleost fish / I.A. Johnston, T.W. Moon // Cell and tissue research. – 1981. – Vol. 219. – №. 1. – P. 93-109.
299. Johnston, I.A. Studies on the swimming musculature of the rainbow trout I. Fibre types / I.A. Johnston, P.S. Ward, G. Goldspink // Journal of fish biology. – 1975. – Vol. 7. – №. 4. – P. 451-458.

300. Johnston, I.A. Energy metabolism of carp swimming muscles / I.A. Johnston, W. Davison, G. Goldspink // *J. Comp. Physiol.* – 1977. – Vol. 114. – P. 203-216.
301. Johnston, I.A. Growth and the regulation of myotomal muscle mass in teleost fish / I.A. Johnston, N.I. Bower, D.J. Macqueen // *Journal of Experimental Biology.* – 2011. – Vol. 214. – №. 10. – P. 1617-1628.
302. Jones, D.R. Evaluation of the swimming performance of several fish species from the Mackenzie River / D.R. Jones, J.W. Kiceniuk, O.S. Bamford // *Journal of the Fisheries Board of Canada.* – 1974. – Vol. 31. – № 10. – P. 1641-1647.
303. Joseph, M.M. A histophysiological study of the red and white muscles of a migratory *Hilsa ilisha* and a non-migratory *Hilsa toli* fish. PhD thesis / M.M. Joseph. – India, Baroda, University of Baroda, 1967. – 197 p.
304. Juanes, F. Feeding Ecology of Piscivorous Fishes / F. Juanes, J.A. Buckel, F.S. Scharf // *The handbook of fish biology and fisheries, Fish biology.* Blackwell Scientific Publications, London. – 2002. – Vol. 1. – P. 267-283.
305. Kalleberg, H. Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout / H. Kalleberg // *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm.* – 1958. – Vol. 39. – P. 55-98.
306. Karlsdottir, M.G. Effects of temperature during frozen storage on lipid deterioration of saithe (*Pollachius virens*) and hoki (*Macruronus novaezelandiae*) muscles / M.G. Karlsdottir, K. Sveinsdottir, H.G. Kristinsson, D. Villot, B.D. Craft, S. Arason // *Food chemistry.* – 2014. – Vol. 156. – P. 234-242.
307. Karunarathna, K. Mineral spectrum in different body parts of five species of tuna consumed in Sri Lanka / K. Karunarathna, M.V.E. Attygalle // *Vidyodaya Journal of Science.* – 2009. – Vol. 14. – №. 2. – P. 103-111.
308. Katopodis, C. Introduction to fishway design / C. Katopodis. – Winnipeg, Manitoba, Canada: Freshwater Institute, Central and Arctic Region, Department of Fisheries and Oceans, 1992. – 70 p.
309. Keenleyside, M.H.A. Diversity and adaptation in fish behavior / M.H.A. Keenleyside – Springer Science & Business Media, 2012. – Vol. 11. – 210 p.

310. Khoshnamvand, M. A comparative study of accumulated total mercury among white muscle, red muscle and liver tissues of common carp and silver carp from the Sanandaj Gheshlagh Reservoir in Iran / M. Khoshnamvand, S. Kaboodvandpour, F. Ghiasi // *Chemosphere*. – 2013. – Vol. 90. – №. 3. – P. 1236-1241.

311. Kiessling, A. Effects of starvation on rainbow trout muscle: I. Histochemistry, metabolism and composition of white and red muscle in mature and immature fish / A. Kiessling, L. Johansson, K.H. Kiessling // *Acta Agriculturae Scandinavica*. – 1990. – Vol. 40. – №. 3. – P. 309-324.

312. Kiessling, A. Changes in the structure and function of the epaxial muscle of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in relation to ration and age: I. Growth dynamics / A. Kiessling, T. Storebakken, T. Åsgård, K.H. Kiessling // *Aquaculture*. – 1991. – Vol. 93. – №. 4. – P. 335-356.

313. Kiessling, K.H. Selective utilization of fatty acids in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum) red muscle mitochondria / K.H. Kiessling, A. Kiessling // *Canadian Journal of Zoology*. – 1993. – Vol. 71. – P. 248-251.

314. Kilariski, W. Histological analysis of fibres in myotomes of antarctic fish. II. Morphometry of muscle fibres and capillaries / W. Kilariski, E. Smiałowska, A. Friedhuber // *Zeitschrift Fur Mikroskopisch-Anatomische Forschung*. – 1982. – Vol. 96. – №. 5. – P. 791-801.

315. Kilariski, W. The fine structure of striated muscles in teleosts / W. Kilariski // *Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie*. – 1967. – Vol. 79. – №. 4. – P. 562-580.

316. Kilariski, W.M. The ultrastructure of myotomal muscles of the golomianka, *Cormephorus baikalensis* Pallas / W.M. Kilariski, M. Kozłowska, M.G. Martynova // *Journal of fish biology*. – 1992. – Vol. 40. – №. 4. – P. 489-495.

317. Kisia, S.M. Structure of fish locomotory muscle. In: Dutta H.M., Datta-Mushi J.S. (Eds.). / S.M. Kisia // *Fish Morphology. Horizon of new research*. – CRC Press. – 1996. – P. 169-178.

318. Kisia, S.M. Morphometry of some structural parameters affecting oxygen diffusion in body trunk red muscle at different sizes of a tilapia, *Oreochromis niloticus*

/ S.M.Kisia, G.M. Hughes // Journal of fish biology. – 1994. – Vol. 44. – №. 2. – P. 233-239.

319. Knauer, K. Die Bauchmuskulatur der Fische / K. Knauer // Arb. Zool. Inst. Univ. Wien. – 1909. – Vol. 18. – №. 3. – P. 207-226.

320. Kołakowska, A. Fish lipids / A. Kołakowska // Chemical and Functional Properties of Food Components Series. – 2015. – P. 273-312.

321. Kordyl, E. Chemical composition of Baltic cod and herring in relation to the degree of sexual maturity / E. Kordyl // Pr. morsk. Inst. ryb. Gdyni. – 1951. – Vol. 6. – P. 145-148.

322. Korneliussen, H. Histochemical definition of muscle fibre types in the trunk musculature of a teleost fish (cod, *Gadus morhua*, L.) / H. Korneliussen, H.A. Dahl, J.E. Paulsen // Histochemistry. – 1978. – Vol. 55. – №. 1. – P. 1-16.

323. Koumans, J.T.M. Growth of carp (*Cyprinus carpio*) white axial muscle; hyperplasia and hypertrophy in relation to the myonucleus/sarcoplasm ratio and the occurrence of different subclasses of myogenic cells / J.T.M. Koumans, H.A. Akster, G.H.R. Booms, J.W.M. Osse, // Journal of Fish Biology. – 1993. – Vol. 43. – №. 1. – P. 69-80.

324. Koumans, J.T.M. Myogenic cells in development and growth of fish / J.T.M. Koumans, H.A. Akster // Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology. – 1995. – Vol. 110. – №. 1. – P. 3-20.

325. Kozlova, T.A. Lipid class composition of benthic-pelagic fishes (Cottomephorus, Cottoidei) from Lake Baikal / T.A. Kozlova // Fish Physiology and Biochemistry. – 1998. – Vol. 19. – №. 3. – P. 211-216.

326. Kris-Etherton, P.M. Fish consumption, fish oil, omega-3 fatty acids, and cardiovascular disease / P.M. Kris-Etherton, W.S. Harris, L.J. Appel // Circulation. – 2002. – Vol. 106. – №. 21. – P. 2747-2757.

327. Kryshev, A.I. ⁹⁰Sr in fish: a review of data and possible model approach / A.I. Kryshev // Science of the total environment. – 2006. – Vol. 370. – №. 1. – P. 182-189.

328. Kryvi, H. Ultrastructure of the different fibre types in axial muscles of the sharks *Etmopterus spinax* and *Galeus melastomus* / H. Kryvi // Cell and tissue research. – 1977. – Vol. 184. – №. 3. – P. 287-300.

329. Kutty, M.N. Influence of ambient oxygen on the swimming performance of goldfish and rainbow trout / Kutty M.N. // Canadian Journal of Zoology. – 1968. – Vol. 46. – №. 4. – P. 647-653.

330. Lall, S.P. The minerals In: Halver J.E., Hardy R.W. (Eds.). / S.P. Lall // Fish Nutrition. – Elsevier Science. – 2002. – P. 259-308.

331. Lall, S.P. Role of nutrients in skeletal metabolism and pathology in fish – an overview / S.P. Lall, L.M. Lewis-McCrea // Aquaculture. – 2007. – Vol. 267. – №. 1-4. – P. 3-19.

332. Lampila, L.E. Comparative microstructure of red meat, poultry and fish muscle / L.E. Lampila // Journal of Muscle Foods. – 1990. – Vol. 1. – №. 4. – P. 247-267.

333. Langerhans, R.B. Predictability of phenotypic differentiation across flow regimes in fishes / R.B. Langerhans // Integrative and Comparative Biology. – 2008. – Vol. 48. – №. 6. – P. 750-768.

334. Law, T. Comparison of the fast-start performances of closely related, morphologically distinct threespine sticklebacks (*Gasterosteus spp.*) / T. Law, R. Blake // Journal of Experimental Biology. – 1996. – Vol. 199. – №. 12. – P. 2595-2604.

335. Liang, Y. Reclamation of wastewater for polyculture of freshwater fish: bioaccumulation of trace metals in fish / Y. Liang, R.Y.H. Cheung, M.H. Wong // Water Res. – 1999. – Vol. 33. – №. 11. – P. 2690-2700.

336. Lighthill, M.J. Hydromechanics of aquatic animal propulsion / M.J. Lighthill // Annual review of fluid mechanics. – 1969. – Vol. 1. – №. 1. – P. 413-446.

337. Lindsey, C.C. Form, function and locomotory habits in fish. In: Hoar, W.S., Randall, D.J. (Eds.) / C.C. Lindsey // Fish physiology, V. VII: locomotion. – Elsevier Science & Technology. – 1978. – P. 1-100.

338. Lisovskaya, V.I. The composition of lipids in the red and white muscles of mackerel (*Trachurus mediterraneus ponticus*) and anchovy (*Engraulis*

encrasicholus ponticus) in the northwestern part of the Black Sea / V.I. Lisovskaya // Mater. Vses. Simp. Izuch. Chern. Sredizennogo Morei. – 1973. – P. 142-145

339. Lorenzini, S. Osservazioni intorno alle Torpedini / S. Lorenzini. – Onofri, Florence, 1678. – 169 p.

340. Lowry, D. Aerial and aquatic feeding in the silver arowana, *Osteoglossum bicirrhosum* / D. Lowry, A.P. Wintzer, M.P. Matott, L.B. Whitenack, D.R. Huber, M. Dean, P.J. Motta // Environmental Biology of Fishes. – 2005. – Vol. 73. – №. 4. – P. 453-462.

341. Luther, P.K. Muscle ultrastructure in the teleost fish / P.K. Luther, P.M.G. Munro, J.M. Squire // Micron. – 1995. – Vol. 26. – №. 5. – P. 431-459.

342. Magnuson, J.J. Comparative study of adaptations for continuous swimming and hydrostatic equilibrium of scombroid and xiphoid fishes / J.J. Magnuson // Fish. Bull. – 1973. – Vol. 71. – P. 337-356

343. Mai, J. Changes in lipid composition of cooked minced carp (*Cyprinus carpio*) during frozen storage / J. Mai, J.E. Kinsella // Journal of Food Science. – 1979. – Vol. 44. – №. 6. – P. 1619-1624.

344. Mairesse, G. Effects of geographic source rearing system, and season on the nutritional quality of wild and farmed *Perca fluviatilis* / G. Mairesse, M. Thomas, J.-N. Gardeur, J. Brun-Bellut // Lipids. – 2006. – Vol. 41. – P. 221-229.

345. Makhutova, O.N. Content of polyunsaturated fatty acids essential for fish nutrition in zoobenthos species / O.N. Makhutova, S.P. Shulepina, T.A. Sharapova, O.P. Dubovskaya, N.N. Sushchik, M.A. Baturina, E.G. Pryanichnikova, G.S. Kalachova, M.I. Gladyshev // Freshwater Science. – 2016. – Vol. 35. – P. 1222-1234.

346. Marshall, N.B. Explorations in the life of fishes / N.B. Marshall. – Cambridge, MA: Harvard Univ. Press, 1971. – 204 p.

347. Mascarello, E. Histochemical and immunohistochemical profile of pink muscle fibres in some teleosts / E. Mascarello, M.G. Romanello, P.A. Scapolo // Histochemistry. – 1986. – Vol. 84. – №. 3. – P. 251-255.

348. Mathieu-Resuge, M. Red muscle of small pelagic fishes' fillets are high-quality sources of essential fatty acids / M. Mathieu-Resuge, F. Le Grand, P. Brosset,

C. Lebigre, P. Soudant, M. Vagner, L. Pecquerie, F. Sardenne, // Journal of Food Composition and Analysis. – 2023. – Vol. 120. – P. 105304.

349. McLaughlin, R.L. The association between amount of red muscle and mobility in fishes: a statistical evaluation / R.L. McLaughlin, D.L. Kramer // Environmental biology of fishes. – 1991. – Vol. 30. – №. 4. – P. 369-378.

350. Meyer-Rochow, V.B. Red-white muscle distribution and fibre growth dynamics: a comparison between lacustrine and riverine populations of the Southern smelt *Retropinna retropinna* Richardson / V.B. Meyer-Rochow, J.R. Ingram // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. – 1993. – Vol. 252. – №. 1334. – P. 85-92.

351. Mills, C.F. The Mineral Nutrition of Livestock / C.F. Mills. – Commonwealth Agricultural Bureaux. – 1980. – P. 1-9.

352. Mitchell, C.P. Swimming performances of some native freshwater fishes / Mitchell C.P. // New Zealand journal of marine and freshwater research. – 1989. – Vol. 23. – №. 2. – P. 181-187.

353. Mobley, B.A. Sizes of components in frog skeletal muscle measured by methods of stereology / B.A. Mobley, B.R. Eisenberg // The Journal of general physiology. – 1975. – Vol. 66. – №. 1. – P. 31-45.

354. Mohan, M. Physicochemical characterization of muscle proteins from different regions of mackerel (*Rastrelliger kanagurta*) / M. Mohan, D. Ramachandran, T.V. Sankar, R. Anandan // Food chemistry. – 2008. – Vol. 106. – №. 2. – P. 451-457.

355. Moradi, Y. A review on fish lipid: composition and changes during cooking methods / Y. Moradi, J. Bakar, A.A. Motalebi, S.H. Syed Muhamad, Y. Che Man // Journal of Aquatic Food Product Technology. – 2011. – Vol. 20. – №. 4. – P. 379-390.

356. Moran, C.J. Why does *Gila elegans* have a bony tail? A study of swimming morphology convergence / C.J. Moran, L.A. Ferry, A.C. Gibb // Zoology. – 2016. – Vol. 119. – №. 3. – P. 175-181.

357. Morin, C. Docosapentaenoic acid monoacylglyceride reduces inflammation and vascular remodeling in experimental pulmonary hypertension / C.

Morin, R. Hiram, E. Rousseau, P.U. Blier, S. Fortin // American Journal of Physiology-Heart and Circulatory Physiology. – 2014. – Vol. 307. – №. 4. – P. 574-586.

358. Mosse, P.R.L. The distribution of capillaries in the somatic musculature of two vertebrate types with particular reference to teleost fish / P.R.L. Mosse // CellTiss. Res. – 1978. – №. 187. – P. 281-303.

359. Mosse, P.R.L. Capillary distribution and metabolic histochemistry of the lateral propulsive musculature of pelagic teleost fish / P.R.L. Mosse // Cell and tissue research. – 1979. – Vol. 203. – №. 1. – P. 141-160.

360. Mosse, P.R.L. The functional roles of different muscle fibre types identified in the myotomes of marine teleosts: a behavioural, anatomical and histochemical study / P.R.L. Mosse, R.C.L. Hudson // Journal of Fish Biology. – 1977. – Vol. 11. – №. 5. – P. 417-430.

361. Mourente, G. Lipids in female northern bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus* L.) during sexual maturation / G. Mourente, C. Megina, E. Díaz-Salvago // Fish Physiology and Biochemistry. – 2001. – Vol. 24. – №. 4. – P. 351-363.

362. Moyes, C.D. Mitochondrial metabolism of cardiac and skeletal muscles from a fast (*Katsuwonus pelamis*) and a slow (*Cyprinus carpio*) fish / C.D. Moyes, O.A. Mathieu-Costello, R.W. Brill, P.W. Hochachka // Canadian Journal of Zoology. – 1992. – Vol. 70. – №. 6. – P. 1246-1253.

363. Moyle, P.B. Fishes: an introduction to ichthyology / P.B. Moyle, J.J. Cech. – Upper Saddle River, NJ: Pearson Prentice Hall, 2004. – 752 p.

364. Mukundan, M.K. Red and white meat of tuna (*Euthynnus affinis*) their biochemical role and nutritional quality / M.K. Mukundan, M. Arul James, A.G. Radhakrishnan, P.D. Antony // Fishing Technology. – 1979. – №. 16. – P. 77-82

365. Murase, T. The docosahexaenoic acid content in the lipid of albacore *Thunnus alalunga* caught in two separate localities / T. Murase, H. Saito // Fisheries science. – 1996. – Vol. 62. – №. 4. – P. 634-638.

366. Nag, A.C. Ultrastructure and adenosine triphosphatase activity of red and white muscle fibers of the caudal region of a fish, *Salmo gairdneri* / A.C. Nag // The Journal of cell biology. – 1972. – Vol. 55. – №. 1. – P. 42-57.

367. Nag, A.C. Histogenesis of white and red muscle fibers of trunk muscles of a fish *Salmo gairdneri* / A.C. Nag, J.R. Nursall // *Cytobios.* – 1972. – Vol. 6. – №. 24. – P. 227-246.

368. Napolitano, G.E. Fatty acids as trophic and chemical markers in freshwater ecosystems / G.E. Napolitano // *Lipids in freshwater ecosystems.* – Springer, New York, NY. – 1999. – P. 21-44.

369. Narayan, B. Lipid class and fatty acid composition of meat and nonmeat components of selected seafoods / B. Narayan, S.C. Hathwar, D. Hemavathi // *Indian J. Fish.* – 2012. – Vol. 59. – №. 1. – P. 133-139.

370. Nicolaus, E.M. Concentrations of mercury and other trace elements in porbeagle shark *Lamna nasus* / E.M. Nicolaus, V.A. Bendall, T.P. Bolam, T. Maes, J.R. Ellis // *Marine pollution bulletin.* – 2016. – Vol. 112. – P. 406-410.

371. Nip, W.K. Microstructural changes of ice-chilled and cooked freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* / W.K. Nip, J.H. Moy // *Journal of Food Science.* – 1988. – Vol. 53. – №. 2. – P. 319-322.

372. Nishihara, H. Studies on the fine structure of red and white fin muscles of the fish (*Carassius auratus*) / H. Nishihara // *Arch. Histol. Jpn. (Niigata, Jpn.).* – 1967. – Vol. 28. – P. 425-447.

373. Nursall, J.R. The lateral musculature and the swimming of fish / J.R. Nursall // *Proceedings of the Zoological Society of London.* – 1956. – Vol. 126. – №. 1. – P. 127-144.

374. O'Connell, C.P. The interrelation of biting and filtering in the feeding activity of the northern anchovy (*Engraulis mordax*) / C.P. O'Connell // *Journal of the Fisheries Board of Canada.* – 1972. – Vol. 29. – №. 3. – P. 285-293.

375. Outola, I. Transfer of ⁹⁰Sr into fish in Finnish lakes / I. Outola, R. L. Saxén, S. Heinävaara // *Journal of environmental radioactivity.* – 2009. – Vol. 100. – №. 8. – P. 657-664.

376. Owen, R. *Anatomy of Vertebrates: Fishes and reptiles* / R. Owen. – Longmans, Green and Company, 1886. – Vol. 1. – 698 p.

377. Patterson, S. The fine structure of red and white myotomal muscle fibres of the coalfish (*Gadus virens*) / S. Patterson, G. Goldspink // Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie. – 1972. – Vol. 133. – №. 4. – P. 463-474.

378. Patterson, S. The intermuscular bones and ligaments of teleostean fishes / S. Patterson, G.D. Johnson. – Washington, D.C.: Smithsonian Contributions to Zoology, 1995. – Vol. 558. – 72 p.

379. Patterson, S. Mechanism of myofibril growth and proliferation in fish muscle / S. Patterson, G. Goldspink // Journal of Cell Science. – 1976. – Vol. 22. – №. 3. – P. 607-616.

380. Patterson, S. The effect of starvation on the chemical composition of red and white muscles in the plaice (*Pleuronectes platessa*) / S. Patterson, I.A. Johnston, G. Goldspink // Experientia. – 1974. – Vol. 30. – №. 8. – P. 892-894.

381. Patterson, S. A histochemical study of the lateral muscles of five teleost species / S. Patterson, I.A. Johnston, G. Goldspink / S. Patterson, I.A. Johnston, G. Goldspink // J. Fish Biol. – 1975. – №. 7. – P. 159-166.

382. Pavlov, D.S. Feeding diversity in fishes: trophic classification of fish / D.S. Pavlov, A.O. Kasumyan // Journal of Ichthyology. – 2002. – Vol. 42. – №. 2. – P. 137-159.

383. Peña-Icart, M. Study of macro and microelements in fish from the Cienfuegos Bay. Relationship with its content in sediments / M. Peña-Icart, E. Rodrigues Pereira-Filho, L. Lopes Fialho, J.A. Nóbrega, C. Alonso-Hernández, Y. Bolaños-Alvarez, A. Muñoz-Caravaca, M.S. Pomares-Alfonso // Environ. Monit. Assess. – 2017. – Vol. 189. – P. 1-15.

384. Peterson, W.H. The Iron Content of Plant and Animal Foods / W.H. Peterson, C.A. Elvehjem // Journal of Biological Chemistry. – 1928. – Vol. 78. – P. 215-223.

385. Pettersson, A. Effects of rapeseed oil replacement in fish feed on lipid composition and self-selection by rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) / A.

Petterson, L. Johnsson, E. Brännäs, J. Pickova // Aquaculture nutrition. – 2009. – Vol. 15. – №. 6. – P. 577-586.

386. Piggot, G.M. Components of seafood / G.M. Piggot, B.W. Tucker // Seafood Effects of Technology on Nutrition. – 1990. – P. 32-65.

387. Plourde, M. Extremely limited synthesis of long chain polyunsaturates in adults: implications for their dietary essentiality and use as supplements / M. Plourde, S. Cunnane // Applied physiology, nutrition, and metabolism. – 2007. – Vol. 32. – №. 4. – P. 619-634.

388. Prince, E.E. On the Red Color of the Flesh in the Salmons and Trouts / E.E. Prince // Transactions of the American Fisheries Society. – 1916. – Vol. 46. – №. 1. – P. 50-61.

389. Rabah, S.O. Light microscope study of *Oncorhynchus kisutch* muscle development / S.O. Rabah // Egyptian Journal of Aquatic Research. – 2005. – Vol. 31. – №. 1. – P. 303-313.

390. Rabah, S.O. Histological and ultrastructural studies of Asian seabass (lates calcarifer) muscles / S.O. Rabah, M. Al-Qahtani // The Egyptian Journal of Experimental Biology (Zoology). – 2010. – Vol. 6. – №. 1. – P. 9-22.

391. Rajasingh, H. Why are salmonids pink? / H. Rajasingh, D.I. Våge, S.A. Pavey, S.W. Omholt // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2007. – Vol. 64. – №. 11. – P. 1614-1627

392. Rayner, M.D. Role of red and white muscles in the swimming of the skipjack tuna / M.D. Rayner, M.J. Keenan // Nature. – 1967. – Vol. 214. – №. 5086. – P. 392-393.

393. Rice, A.N. Roles of locomotion in feeding / A.N. Rice, M.E. Hale // Fish locomotion: an eco-ethological perspective. – 2010. – P. 171-199.

394. Rogozin, D.Y. Growth, diet and fatty acid composition of Gibel carp *Carassius gibelio* in Lake Shira, a brackish water body in Southern Siberia / D.Y. Rogozin, M.V. Pulyayevskaya, I.V. Zuev, O.N. Makhutova, A.G. Degermendzhi // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. – 2011. – Т. 4. – №. 1. – С. 86-103.

395. Rombenso, A.N. Successful fish oils paring in White Sea bass feeds using saturated fatty acid-rich soybean oil and 22:6n-3 (DHA) supplementation / A.N. Rombenso, J.T. Trushenski, D. Jirsa, M. Drawbridge // *Aquaculture*. – 2015. – Vol. 448. – P. 176-185.
396. Rowleron, A. Cellular mechanisms of post-embryonic muscle growth in aquaculture species / A. Rowleron, A. Veggetti // *Fish physiology*. – 2001. – Vol. 18. – P. 103-140.
397. Rowleron, A. Comparative study of myosins present in the lateral muscle of some fish: species variations in myosin isoforms and their distribution in red, pink and white muscle / A. Rowleron, P.A. Scapolo, F. Mascarello, E. Carpene, A. Veggetti // *Journal of Muscle Research & Cell Motility*. – 1985. – Vol. 6. – №. 5. – P. 601-640.
398. Rowleron, A. Differentiation and growth of muscle in the fish *Sparus aurata* (L): II. Hyperplastic and hypertrophic growth of lateral muscle from hatching to adult / A. Rowleron, F. Mascarello, G. Radaelli, A. Veggetti // *Journal of Muscle Research & Cell Motility*. – 1995. – Vol. 16. – №. 3. – P. 223-236.
399. Sagnes, P. Hydrodynamic abilities of riverine fish: a functional link between morphology and velocity use / P. Sagnes, B. Statzner // *Aquatic Living Resources*. – 2009. – Vol. 22. – №. 1. – P. 79-91.
400. Saito, H. High docosahexaenoic acid levels in both neutral and polar lipids of a highly migratory fish: *Thunnus tonggol* (Bleeker) / H. Saito, Y. Seike, H. Ioka, K. Osako, M. Tanaka, A. Takashima, J.C.R. Souza // *Lipids*. – 2005. – Vol. 40. – №. 9. – P. 941.
401. Saldanha, L.G. Workshop on DHA as a required nutrient: Overview / L.G. Saldanha Jr.N. Salem, J.T. Brenna // *Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids*. – 2009. – Vol. 81. – №. 2-3. – P. 233-236.
402. Salvanes, A.G.V. Mesopelagic fishes. / A.G.V. Salvanes, J.B. Kristoffersen – Academic Press, 2001. – P. 1711-1717.
403. Sanger, A.M. Limits to the acclimation of fish muscle / A.M. Sanger // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. – 1993. – Vol. 3. – №. 1. – P. 1-15.

404. Sanger, A.M. Muscle fiber diversity and plasticity. In: Johnston, I.A. (Ed.) / A.M. Sanger, W. Stoiber // Fish physiology. Vol. 18: Muscle development and growth. – 2001. – P. 187-250.
405. Santos, V.B. Muscle growth of two Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) strains / V.B. Santos, E. Yoshirara, E. A. Mareco, R.T.F. da Freitas // Journal of Agricultural Science and Technology. B 2. – 2012. – №. 11B. – P. 1195-1202.
406. Sargent, J.R. Assimilation of the wax esters of marine zooplankton by herring (*Clupea harengus*) and rainbow trout (*Salmo gairdnerii*) / J.R. Sargent, R. McIntosh, A. Bauermeister, J.H.S. Blaxter // Marine Biology. – 1979. – Vol. 51. – №. 3. – P. 203-207.
407. Sargent, J.R. The lipids / J.R. Sargent, D.R. Tocher, J.G. Bell // Fish nutrition. – Academic Press, 2003. – P. 181-257.
408. Sargent, J. Recent developments in the essential fatty acid nutrition of fish / J. Sargent, G. Bell, L. McEvoy, D. Tocher, A. Estevez // Aquaculture. – 1999. – Vol. 177. – P. 191-199.
409. Sato, M. Comparison of nutritive components in meat of wild and cultured bastard halibut *Paralichthys olivaceus* / M. Sato, R. Yoshinaka, Y. Nishinaka, H. Morimoto, A. Kojima, Y. Yamamoto, S. Ikeda // Nippon Suisan Gakkaishi. – 1986. – №. 52. – P. 1043-1047
410. Scapolo, P.A. Developmental transitions of myosin isoforms and organisation of the lateral muscle in the teleost *Dicentrarchus labrax* (L.) / P.A. Scapolo, A. Veggetti, F. Mascarello, M.G. Romanello // Anatomy and embryology. – 1988. – Vol. 178. – №. 4. – P. 287-295.
411. Schoenfuss, H.L. Kinematics of waterfall climbing in Hawaiian freshwater fishes (Gobiidae): vertical propulsion at the aquatic–terrestrial interface / H.L. Schoenfuss, R.W. Blob // Journal of Zoology. – 2003. – Vol. 261. – №. 2. – P. 191-205.
412. Sfakiotakis, M. Review of fish swimming modes for aquatic locomotion / M. Sfakiotakis, D.M. Lane, J.B.C. Davies // IEEE Journal of oceanic engineering. – 1999. – Vol. 24. – №. 2. – P. 237-252.

413. Sharp, G.D. The distribution of red and white swimming muscles, their biochemistry, and the biochemical phylogeny of selected scombrid fishes. In: Sharp, G.D., Dizon, A.E. (Eds.) / G.D. Sharp, S. Pirages // *The physiological ecology of tunas*. Academic Press, New York. – 1978. – P. 41-78.

414. Shewfelt, R.L. Fish muscle lipolysis—a review / R.L. Shewfelt // *Journal of Food Biochemistry*. – 1981. – Vol. 5. – №. 2. – P. 79-100.

415. Shih, A.M. Characterization of the jumping behavior of archerfish, *Toxotes microlepis* / A.M. Shih, A.H. Techet // *6th World Congress of Biomechanics (WCB 2010)*. August 1-6, 2010 Singapore. – Springer, Berlin, Heidelberg, 2010. – P. 48-51.

416. Shulman, G.E. *Life Cycle of Fish: Physiology and Biochemistry* / G.E. Shulman. – Halsted Press, A division of John Wiley and sons Inc., N.Y., 1974. – p. 101-104.

417. Sidell, B.D. Responses of goldfish (*Carassius auratus*, L.) muscle to acclimation temperature: alterations in biochemistry and proportions of different fiber types / B.D. Sidell // *Physiological Zoology*. – 1980. – Vol. 53. – №. 1. – P. 98-107.

418. Sikorski, Z.E. Postharvest biochemical and microbial changes / Z.E. Sikorski, A. Kolakowska, J.R. Burt // *Seafood: Resources, nutritional composition and preservation*. – 1990. – Vol. 25. – P. 55-76.

419. Silva, P. Dietary protein content influences both growth and size distribution of anterior and posterior muscle fibres in juveniles of *Pagellus bogaraveo* (Brunnich) / P. Silva, L.M.P. Valente, M.H. Galante, C.A.P. Andrade, R.A.F. Monteiro, E. Rocha // *Journal of muscle research and cell motility*. – 2009. – Vol. 30. – №. 1-2. – P. 29-39.

420. Smida, M.A.B. Effects of Drying on the Biochemical Composition of *Atherina boyeri* from the Tunisian Coast / M.A.B. Smida, A. Bolje, A. Ouerhani, M. Barhoumi, H. Mejri, R. Fehri-Bedoui // *Food and Nutrition Sciences*. – 2014. – Vol. 5. – №. 14. – P. 1399-1407.

421. Sohn, J.H. Lipid oxidations in ordinary and dark muscles of fish: Influences on rancid off-odor development and color darkening of yellowtail flesh

during ice storage / J.H. Sohn, Y. Taki, H. Ushio, T. Kohata, I. Shioya, T. Ohshima, // Journal of Food Science. – 2005. – Vol. 70. – №. 7. – P. 490-496.

422. Spinelli, J. Fish proteins: their modification and potential uses in the food industry. In: Martin, R.E., Flick, G.J., Ward, D.R. (Eds.) / J. Spinelli J.A. Dassow // Chemistry and biochemistry of marine food products. Westport, Conn.: AVI Publishing Company. – 1982. – P. 13-25.

423. Stickland, N.C. Growth and development of muscle fibres in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*) / N.C. Stickland // Journal of anatomy. – 1983. – Vol. 137. – №. 2. – P. 323-333.

424. Stickland, N.C. The effect of temperature on myogenesis in embryonic development of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) / N.C. Stickland, R.N. White, P.E. Mescall, A.R. Crook, J.E. Thorpe // Anatomy and embryology. – 1988. – Vol. 178. – №. 3. – P. 253-257.

425. Stoiber, W. Differenzierung der Rumpfmuskulatur larvaler Cypriniden: Feinstruktur und Morphometrie / W. Stoiber. – Diplomarbeit Salzburg, 1991. – 239 p.

426. Stoiber, W. An electron microscopic investigation into the possible source of new muscle fibres in teleost fish / W. Stoiber, A.M. Sanger // Anatomy and embryology. – 1996. – Vol. 194. – №. 6. – P. 569-579.

427. Stoiber, W. Patterns of superficial fibre formation in the European pearlfish (*Rutilus frisii meidingeri*) provide a general template for slow muscle development in teleost fish / W. Stoiber, J.R. Haslett, A. Goldschmid, A.M. Sanger // Anatomy and embryology. – 1998. – Vol. 197. – №. 6. – P. 485-496.

428. Storozhok, N.M. Compositions of the lipids of the whitefish *Coregonus peled* from different parts of the body / N.M. Storozhok, S.A. Storozhok // Chemistry of Natural Compounds. – 1985. – Vol. 21. – №. 1. – P. 22-25.

429. Sushchik, N.N. Particulate fatty acids in two small Siberian reservoirs dominated by different groups of phytoplankton / N.N. Sushchik, M.I. Gladyshev, G.S. Kalachova, E.S. Kravchuk, O.P. Dubovskaya, E.A. Ivanova // Freshwater Biology. – 2003. – Vol. 48. – P. 394-403.

430. Sushchik, N.N. Associating particulate essential fatty acids of the $\omega 3$ family with phytoplankton species composition in a Siberian reservoir. / N.N. Sushchik, M.I. Gladyshev, O.N. Makhutova, G.S. Kalachova, E.S. Kravchuk, E.A. Ivanova // *Freshwater Biology*. – 2004. – Vol. 49. – P. 1206-1219.

431. Sushchik, N.N. Seasonal dynamics of fatty acid content of a common food fish from the Yenisei river, Siberian grayling, *Thymallus arcticus* / N.N. Sushchik, M.I. Gladyshev, G.S. Kalachova // *Food Chemistry*. – 2007. – Vol. 104. – P. 1353-1358.

432. Sushchik, N.N. Effect of season and trophic level on fatty acid composition and content of four commercial fish species from Krasnoyarsk Reservoir (Siberia, Russia) / N.N. Sushchik, A.E. Rudchenko, M.I. Gladyshev // *Fisheries research*. – 2017. – Vol. 187. – P. 178-187.

433. Svendsen, J.C. Intraspecific variation in aerobic and anaerobic locomotion: gilthead sea bream (*Sparus aurata*) and Trinidadian guppy (*Poecilia reticulata*) do not exhibit a trade-off between maximum sustained swimming speed and minimum cost of transport / J.C. Svendsen, B. Tirsgaard, G.A Cordero., J.F. Steffensen // *Frontiers in physiology*. – 2015. – Vol. 43. – №. 6. – P. 1-12

434. Syrový, I. Comparative study of the myosins from red and white muscles of the carp / I. Syrový, A. Gaspar-Godfroid, G. Hamoir // *Archives internationales de physiologie et de biochimie*. – 1970. – Vol. 78. – №. 5. – P. 919-934.

435. Tacon, A.G.J. Global overview on the use of fishmeal and fish oil in industrially compounded aquafeeds: Trends and future prospects / A.G.J. Tacon, M. Metian // *Aquaculture*. – 2008. – Vol. 285. – №. 1-4. – P. 146-158.

436. Takama, K. Lipid content and fatty acid composition of phospholipids in white-flesh fish species / K. Takama, T. Suzuki, K. Yoshida, H. Arai, H. Anma // *Fisheries science*. – 1994. – Vol. 60. – №. 2. – P. 177-184.

437. Talesara, C.L. A histophysiological study of muscle differentiation and growth in the common carp, *Cyprinus carpio* Var. communis / C.L. Talesara, A.J. Urfi // *Journal of fish biology*. – 1987. – Vol. 31. – №. 1. – P. 45-54.

438. Thurston, C.E. Variations in chemical composition of different parts of halibut flesh / C.E. Thurston, P.P. MacMaster // Food Research. – 1960. – Vol. 25. – P. 229-236.
439. Tilami, S. Nutritional value of fish: lipids, proteins, vitamins, and minerals / S. Tilami, S. Sampels // Reviews in Fisheries Science & Aquaculture. – 2018. – Vol. 26. – №. 2. – P. 243-253.
440. Tocher, D.R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish / D.R. Tocher // Reviews in fisheries science. – 2003. – Vol. 11. – №. 2. – P. 107-184.
441. Tocher, D.R. The role of phospholipids in nutrition and metabolism of teleost fish / D.R. Tocher, E.Å. Bendiksen, P.J. Campbell, J.G. Bell // Aquaculture. – 2008. – Vol. 280. – №. 1-4. – P. 21-34.
442. Tocher, D.R. Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids and aquaculture in perspective / D.R. Tocher // Aquaculture. – 2015. – Vol. 449. – P. 94-107.
443. Trushenski, J. DHA is essential, EPA appears largely expendable, in meeting the n-3 long-chain polyunsaturated fatty acid requirements of juvenile coho *Rachycentron canadum* / J. Trushenski, M. Schwarz, A. Bergman, A. Rombenso, B. Delbos // Aquaculture. – 2012. – Vol. 326-329. – P. 81-89.
444. Tudorache, C. A comparison of swimming capacity and energy use in seven European freshwater fish species / C. Tudorache, P. Viaene, R. Blust, H. Vereecken, G.A. De Boeck // Ecology of Freshwater Fish. – 2008. – Vol. 17. – №. 2. – P. 284-291.
445. Undeland, I. Lipid oxidation in herring (*Clupea harengus*) light muscle, dark muscle, and skin, stored separately or as intact fillets / I. Undeland, B. Ekstrand, H. Lingnert // Journal of the American Oil Chemists' Society. – 1998. – Vol. 75. – №. 5. – P. 581-590.
446. Usher, M.L. Muscle development in Atlantic salmon (*Salmo salar*) embryos and the effect of temperature on muscle cellularity / M.L. Usher, N.C.

Stickland, J.E. Thorpe // *Journal of fish biology*. – 1994. – Vol. 44. – №. 6. – P. 953-964.

447. Valente, L.M. Growth dynamics of white and red muscle fibres in fast- and slow-growing strains of rainbow trout. / L.M. Valente, E. Rocha, E.F. Gomes // *Journal of Fish Biology*. – 1999. – №. 55. – P. 675-691

448. Van den Thillart, G. Influence of anoxia on the energy metabolism of goldfish *Carassius auratus* (L.) / G. Van den Thillart, F. Kesbeke, A. Van Waarde // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. – 1976. – Vol. 55. – №. 4. – P. 329-336.

449. Van den Thillart, G. Anaerobic energy-metabolism of goldfish, *Carassius auratus* (L.) / G. Van den Thillart, F. Kesbeke, A. Van Waarde // *Journal of comparative physiology*. – 1980. – Vol. 136. – №. 1. – P. 45-52.

450. Vasconi, M. Fatty acid composition of freshwater wild fish in subalpine lakes: a comparative study / M. Vasconi, F. Caprino, F. Bellagamba, M.L. Busetto, C. Bernardi, C. Puzzi, V.M. Moretti // *Lipids*. – 2015. – Vol. 50. – P. 283-302.

451. Veggetti, A. Hyperplastic and hypertrophic growth of lateral muscle in *Dicentrarchus labrax* (L.) / A. Veggetti, F. Mascarello, P.A. Scapolo, A. Rowlerson // *Anatomy and embryology*. – 1990. – Vol. 182. – №. 1. – P. 1-10.

452. Venugopal, V. Structure and composition of fish muscle / V. Venugopal, F. Shahidi // *Food Reviews International*. – 1996. – Vol. 12. – №. 2. – P. 175-197.

453. Videler, J.J. *Fish Swimming* / J.J. Videler. – London: Chapman & Hall, 1993. – 260 p.

454. Vieira, V.L.A. Influence of temperature on muscle-fibre development in larvae of the herring *Clupea harengus* / V.L.A. Vieira, I.A. Johnston // *Marine Biology*. – 1992. – Vol. 112. – №. 2. – P. 333-341.

455. Vieira, V.L.A. Muscle development in the tambaqui, an important Amazonian food fish / V.L.A. Vieira, I.A. Johnston // *Journal of fish Biology*. – 1996. – Vol. 49. – №. 5. – P. 842-853.

456. Wardle, C.S. Effects of temperature on the maximum swimming speed of fishes / C.S. Wardle // Environmental physiology of fishes. – Springer, Boston, MA, 1980. – P. 519-531.
457. Wardle, C.S. Fish swimming. In: Elder, H.Y., Trueman, E.R. (Eds.) / C.S. Wardle, J.J. Videler // Society for Experimental Biology, Seminar Series: Vol. 5, Aspects of Animal Movement. – CUP Archive, 1980. – P. 125-150.
458. Ware, D.M. Growth, metabolism, and optimal swimming speed of a pelagic fish / D.M. Ware // Journal of the Fisheries Board of Canada. – 1975. – Vol. 32. – №. 1. – P. 33-41.
459. Watabe, S. Myogenic regulatory factors and muscle differentiation during ontogeny in fish / S. Watabe // Journal of Fish Biology. – 1999. – Vol. 55. – P. 1-18.
460. Watanabe, T. Trace minerals in fish nutrition / T. Watanabe, V. Kiron, S. Satoh // Aquaculture. – 1997. – Vol. 151. – P. 185-207.
461. Waterman, R.E. Development of the lateral musculature in the teleost, *Brachydanio rerio*: a fine structural study / R.E. Waterman // American Journal of Anatomy. – 1969. – Vol. 125. – №. 4. – P. 457-493.
462. Weatherley, A.H. A dynamics of muscle fibres, dry weight, and condition in relation to somatic growth rate in yearling rainbow trout (*Salmo gairdneri*) / A.H. Weatherley, H.S. Gill, S.C. Rogers // Can. J. Zool. – 1979. – №. 57. – P. 2385-2392.
463. Weatherley, A.H. The relationship between mosaic muscle fibres and size in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) / A.H. Weatherley, H.S. Gill, S.C. Rogers // J. Fish Biol. – 1980. – №. 17. – P. 603-610.
464. Weatherley, A.H. Recruitment and maximal diameter of axial muscle fibres in teleosts and their relationship to somatic growth and ultimate size / A.H. Weatherley, H.S. Gill, A.F. Lobo // Journal of Fish Biology. – 1988. – Vol. 33. – №. 6. – P. 851-859.
465. Webb, P.W. The swimming energetics of trout. I. Thrust and power output at cruising speeds / P.W. Webb // J. Exp. Biol. – 1971. – Vol. 55. – P. 489-520.

466. Webb, P.W. Hydrodynamics and energetics of fish propulsion / P.W. Webb // *Bulletin of the fisheries research board of Canada*. – 1975. – Vol. 190. – P. 1-159.
467. Webb, P.W. Locomotor patterns in the evolution of actinopterygian fishes / P.W. Webb // *American Zoologist*. – 1982. – Vol. 22. – №. 2. – P. 329-342.
468. Webb, P.W. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates / P.W. Webb // *American zoologist*. – 1984. – Vol. 24. – №. 1. – P. 107-120.
469. Webb, P.W. The biology of fish swimming / P.W. Webb // *Mechanics and Physiology of Animal Swimming* (Maddock, L., Bone, Q. & Rayner, J.M.V., eds.), Cambridge: Cambridge University Press. – 1994. – P. 45-62.
470. Winter, H.V. Assessing the opportunities for upstream migration of non-salmonid fishes in the weir-regulated River Vecht / H.V. Winter, W.L.T. Van Densen // *Fisheries Management and Ecology*. – 2001. – Vol. 8. – №. 6. – P. 513-532.
471. Wood, C.M. Homeostasis and Toxicology of essential metals / C.M. Wood, A.P. Farrell, C.J. Brauner. – *Fish physiology*. Vol. 31 A. 1st edition, Academic Press., 2012a. – 509 p.
472. Wood, C.M. Homeostasis and Toxicology of non-essential metals / C.M. Wood, A.P. Farrell, C.J. Brauner. – *Fish physiology*. Vol. 31 B. 1st edition, Academic Press., 2012b. – 500 p.
473. Xie, F.C. Fatty acid composition of tilapia / F.C. Xie, B. Yang, Y.H. Wang, R.H. Yao // *J. South China Univ. Technol. (Nat. Sci. Ed.)*. – 2001. – №. 29. – P. 10-13
474. Yoshinaka, R. Distribution of collagen in body muscle of fishes with different swimming modes / R. Yoshinaka, K. Sato, H. Anbe, M. Sato, Y. Shimizu // *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*. – 1988. – Vol. 89. – №. 1. – P. 147-151.
475. Yuen, H.S.H. Swimming speeds of yellowfin and skipjack tuna / H.S.H. Yuen // *Transactions of the American Fisheries Society*. – 1966. – Vol. 95. – №. 2. – P. 203-209.

476. Zahl, P.A. Visual versatility and feeding of the four-eyed fishes, *Anableps*. / P.A. Zahl, J.J.A. McLaughlin, R.J. Gomprecht // *Copeia*. – 1977. – P. 791-793.
477. Zambrano, L. Relationships between fish feeding guild and trophic structure in English lowland shallowlakes subject to anthropogenic influence: implications for lake restoration / L. Zambrano, M.R. Perrow, C.D. Sayer, M.L. Tomlinson, T.A. Davidson // *Aquat. Ecol.* – 2006. – Vol. 40. – P. 391-405.
478. Zerrath, H. Burst-swimming performance of native small and young fish species in slope-models – dates for valuing fishways / H. Zerrath // *Fischökologie*. Köln. – 1996. – №. 9. – P. 27-48.
479. Zhu, Z. Effects of water-current speed on hematological, biochemical and immune parameters in juvenile tinfoil barb, *Barbonymus schwanenfeldii* (Bleeker, 1854) / Z. Zhu, B. Song, X. Lin, Z. Xu // *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*. – 2016. – Vol. 34. – №. 1. – P. 118-124.