

ИЗМЕНЕНИЕ ДИФФУЗИОННЫХ РАССТОЯНИЙ И ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ МОРСКИХ РЫБ НА ПРОТЯЖЕНИИ ГОДОВОГО ЦИКЛА

Солдатов А.А.^{1,2}

¹ ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН
проспект Нахимова д. 2, Севастополь 299011, РФ; e-mail: alekssoldatov@yandex.ru

² Севастопольский государственный университет
ул. Университетская, 33, г. Севастополь 299053, РФ

Поступила в редакцию: 23.07.2021

Аннотация. Исследовали плотность капиллярной сети (N_c), степень капилляризации мышечной ткани (N_c/N_f), диффузионные расстояния (радиус Крога – R_K) и химический состав скелетных мышц (общий уровень липидов, содержание воды) у трех видов морских рыб: кефали-сингиля (*Liza aurata*, Risso 1810), бычка-кругляка (*Neogobius melanostomus*, Pallas 1814) и камбалы-глоссы (*Platichthys flesus*, Linnaeus 1758), на протяжении годового цикла. Характер изменения диффузионных расстояний в скелетных мышцах в течение года у всех исследованных видов рыб был близким. Естественная динамика температуры определяла плотность функционирующих капилляров, эффективность капилляризации мышечной ткани, толщину диффузионного слоя. В летний период значения показателей были максимальны, а в зимний минимальны. Уровень липидов и степень гидратации мышечной ткани определялся в основном функциональным состоянием организма рыб (нагул, нерест, миграции, зимовка). Показано, что содержание данных соединений может усиливать или ослаблять температурную зависимость диффузионных свойств скелетных мышц в целом.

Ключевые слова: капиллярная сеть, диффузионные характеристики, скелетные мышцы, содержание липидов и воды, морские рыбы, годового цикла.

ВВЕДЕНИЕ

Для сезонных явлений умеренного пояса Северного полушария характерны выраженные циклические изменения ряда абиотических факторов среды: фотопериода и температуры. Роль температурного фактора в жизни пойкилотермных организмов, к которым относятся и морские рыбы, хорошо известна [1,2]. Он оказывает существенное влияние на течение метаболических процессов в организме пойкилотермов и особенно энергетический обмен их тканей [3].

Полученные на сегодняшний день результаты свидетельствуют о том, что температура оказывает неоднозначное действие на энергетический обмен организма и тканей рыб. В одних экспериментах отмечена положительная корреляция между скоростью потребления кислорода и температурой [4,5], в других отрицательная [6]. Обнаружено, что процессы, определяющие тканевое дыхание, способны активно компенсировать действие низких температур [7]. Так, показано, что снижение температуры повышает скорость потребления кислорода митохондриями скелетных мышц у серебряного карася [8], увеличивает окислительную активность гомогенатов мозга карпа [9]. В то же время, для угря были получены прямо противоположные данные [10].

Наряду с абиотическими факторами среды на динамику функционального состояния организма оказывают существенное влияние и естественные состояния: нерест, нагул, зимовка, различные виды миграций [11,12]. Они направленно меняют течение метаболических процессов, химический состав тела, формируют величину кислородного запроса и т.д. Изучению влияния этих состояний на характер капилляризации скелетных мышц и особенности их химического состава посвящена настоящая работа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена на трех видах морских рыб: кефали-сингиле (*Liza aurata*, Risso 1810), бычке-кругляке (*Neogobius melanostomus*, Pallas 1814) и камбале-глоссе (*Platichthys flesus*, Linnaeus 1758). Рыбу отлавливали на протяжении на протяжении годового цикла. После доставки в лабораторию рыбу выдерживали в проточных аквариумах в течение недели для снятия состояния стресса, вызванного отловом и транспортировкой. В этот период особей кормили фаршем из малоценных видов рыб. Суточный пищевой рацион составлял 6-7% от массы тела. В исследованиях использовали только активных питающихся особей.

За 60-70 минут до отбора проб рыб наркотизировали. В качестве анестезирующего препарата применяли уретан [13]. Его растворяли в воде аквариума, где находились особи. Величины эффективных доз препарата определяли с учетом температуры, солености, концентрации кислорода в воде, экологических и систематических особенностей рыб.

При исследовании микроциркуляторного русла скелетных мышц морских рыб применяли инъекционные и безинъекционные методы. Первые позволяли судить о максимальной плотности капиллярной сети красных и белых мышц, а вторые – о числе функционирующих капиллярных единиц. На основании полученных значений рассчитывали величину капиллярного резерва.

Инъекционный метод. В работе использовали один из наиболее эффективных инъекционных методов разработанный Огневым [14,15]. Тушку умерщвленной рыбы помещали в горячую воду на 20-25 минут. Температура – 35-40°C. Это способствовало максимальному раскрытию сосудов микроциркуляторного русла. Затем через дорсальную аорту (*aorta dorsalis*) при помощи шприца типа “Рекорд” инъецировали горячую 50%-ную водную взвесь туши (температура 35-40°C). Место введения иглы шприца в дорсальную аорту хорошо показано в работе [16]. Инъекцию продолжали до появления туши в крупных венах: *vena cardinales anteriores*, *vena caudalis*.

Затем позади спинного плавника вычленили участки *musculus lateralis magnus*. Их фиксировали в 10%-ном водном растворе нейтрального формалина и рассекали на поперечные и продольные срезы (толщина 25-30 мкм) на замораживающем микротоме. Препараты просветляли в метиловом эфире салициловой кислоты и докрашивали гематоксилин-эозином [15].

На поперечном срезе подсчитывали число капиллярных и мышечных единиц при помощи окулярной сетки, а также определяли их диаметр, используя окуляр-микрометр. На продольных срезах измеряли длину капиллярных единиц.

Безинъекционный метод. Для выявления числа функционирующих (открытых) капиллярных единиц в скелетных мышцах рыб использовали безинъекционный метод Слонимского [15]. Он основан на реакции циркулирующих эритроцитов с бензидиновым реагентом: 2 г чистого бензидина, 20 мл раствора Рингера, 60 мл дистиллированной воды, 0,5 г активированного угля. Реагент после приготовления встряхивают, фильтруют и хранят без доступа света.

Кусочки *m. lateralis magnus* брали позади спинного плавника и помещали в бензидиновый реагент до появления окраски микрососудов. После этого их переносили в 3%-ный раствор перекиси водорода, а затем в 8%-ный раствор аммония молибденовокислого, который закрепляет окраску гемоглобина. Далее образцы тканей фиксировали в 80%-ном этаноле и рассекали на поперечные срезы (толщина 25-30 мкм) на замораживающем микротоме.

На срезах подсчитывали число мышечных и капиллярных единиц, а также измеряли их диаметр. На основании полученных значений определяли степень капилляризации мышечной ткани, используя индекс N_c/N_f и рассчитывали радиус Крога (R_K) [14]:

$$R_K = \sqrt{\frac{10^6}{N_c \cdot \pi}}$$

где

N_c – число капилляров на 1 мм²;

N_f – число мышечных волокон на 1 мм².

Вода и липиды. Суммарное содержание липидов в белых мышцах определяли фотометрически по реакции с фосфованилиновым реагентом [17]. Применяли стандартный набор реактивов фирмы “Lacheme” (Чехия). Экстракцию липидов из мышечной ткани проводили в хлороформ-метанольной смеси [18]. Содержание воды в образцах мышечной ткани определяли по разнице весов исходной и высушенной в термостате при 105°C до постоянного веса пробы.

Статистическая обработка и графическое оформление полученных результатов проведены с применением стандартного пакета Grapher (версия 7). Результаты представлены в виде $\bar{x} \pm S_x$. Достоверность различий оценивали при помощи t-критерия Стьюдента. О нормальности распределения выборочных совокупностей судили по значениям критерия Пирсона.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Плотность капиллярной сети и диффузионные расстояния. У кефали-сингиля диффузионные расстояния в мышечной ткани имели максимальные значения в зимний период, а минимальные – в летний (табл. 1). Это нашло отражение в увеличении плотности капиллярной сети на 12,2 % (красные мышцы) и 31,3 % (белые мышцы) ($p < 0,001$) к лету при одновременном снижении толщины диффузионного слоя. Радиус Крога уменьшался на 5,6 и 12,7 % ($p < 0,001$) соответственно в красных и белых мышцах. Число капилляров на одно мышечное волокно (индекс N_c/N_f) повышалось в летний период на 21,9 % ($p < 0,01$) в красной мышечной ткани и на 43,9% ($p < 0,001$) в белой мышечной ткани.

Также как у кефали, у бычка мышечная ткань имела максимальные диффузионные характеристики летом, а минимальные зимой. Наиболее выраженные изменения происходили в белых мышцах. Плотность капиллярной сети в них повышалась на 23,5 % ($p < 0,01$), индекс N_c/N_f увеличивался на 50,0 % ($p < 0,001$), толщина диффузионного слоя (радиус Крога – R_K) снижалась на 10,3 % ($p < 0,01$). В красных мышцах изменения были менее выражены – 7,5 % ($p < 0,01$), 13,9 % ($p < 0,01$) и 3,8 % ($p < 0,001$) соответственно.

Сезонная динамика капилляризации мышечной ткани камбалы-глоссы была иной. Максимальные значения были отмечены в летний период, а минимальные – в весенний. Изменения были незначительны. Так, плотность функционирующей капиллярной сети к лету повышалась на 10,1 % (красные мышцы) и 20,2 % (белые мышцы) ($p < 0,001$). Индекс N_c/N_f увеличивался на 15,3 % ($p < 0,01$) и 27,1 % ($p < 0,05$), а толщина диффузионного слоя (R_K) понижалась на 4,7 и 9,3 % ($p < 0,001$).

Таблица 1. Характер капилляризации скелетных мышц морских рыб в течение годового цикла

Виды рыб (сезон)	n	N_c кол-во мм ²		N_c/N_f		R_K мкм	
		г	w	г	w	г	w
<u>Сингиль</u>							
зима	6	703,4±9,0	77,9±2,0	1,51±0,04	0,66±0,03	21,3±0,1	64,0±0,8
весна	6	742,5±9,0	88,3±1,8	1,66±0,05	0,80±0,03	20,7±0,1	60,1±0,6
лето	8	789,2±12,5	102,3±2,3	1,84±0,07	0,95±0,04	20,1±0,2	55,9±0,6
осень	10	757,3±8,8	91,5±2,2	1,69±0,05	0,82±0,04	20,5±0,1	59,1±0,7
<u>Кругляк</u>							
зима	6	458,0±7,2	64,2±3,5	1,22±0,03	0,44±0,03	26,4±0,2	71,0±2,0
весна	5	471,6±4,6	68,7±4,1	1,27±0,02	0,52±0,04	26,0±0,1	68,8±2,1
лето	7	492,3±5,1	79,3±2,8	1,39±0,03	0,66±0,04	25,4±0,1	63,7±1,2
осень	7	480,4±4,6	72,4±2,5	1,30±0,02	0,54±0,03	25,8±0,1	66,6±1,1
<u>Глосса</u>							
зима	8	682,3±7,2	85,3±1,6	1,65±0,05	0,69±0,03	21,6±0,1	61,1±0,6
весна	7	645,2±7,9	76,4±1,0	1,50±0,04	0,59±0,03	22,2±0,1	64,6±0,4
лето	5	710,3±8,4	91,3±2,2	1,73±0,05	0,75±0,05	21,2±0,1	59,1±0,7
осень	6	654,7±9,0	77,3±1,9	1,55±0,04	0,62±0,03	22,1±0,2	64,3±0,8

Примечание: n – число особей; N_c – плотность капилляров; N_c/N_f – соотношение капилляров и мышечных волокон; R_K – радиус Крога; г – красные мышцы; w – белые мышцы

Химический состав мышечной ткани. Суммарное содержание липидов и уровень гидратации скелетных мышц у рыб на протяжении годового цикла также претерпевал ряд характерных изменений (табл. 2). У кефалей минимальные концентрации липидов были отмечены в весенний период, а максимальные в осенний. Различия для красных мышц составляли 34,6 % (p<0,05), для белых – 71,6 % (p<0,001). Изменение содержания воды в мышечной ткани было прямо противоположно. В весенний период оводненность красных мышц была на 7,8 % (p<0,05), а белых – на 11,0 % (p<0,01) выше.

У бычка-кругляка летом оводненность мышечной ткани бычка несколько повышалась (табл. 2). В сравнении с зимним периодом содержание воды увеличивалось на 9,0 и 12,2 % (p<0,01) соответственно в красных и белых мышцах. Изменений концентрации липидов в мышцах данного вида на протяжении года не наблюдали. Имеющиеся различия были статистически не достоверны.

В сравнении с зимним периодом, у камбалы-глоссы летом отмечали рост содержания липидов в красных и белых мышцах соответственно на 28,4 % (p<0,001) и 46,7 % (p<0,01). Содержание воды при этом уменьшалось на 7,9 % (p<0,01) и 9,9 % (p<0,001).

ОБСУЖДЕНИЕ

Из результатов, представленных в настоящей главе следует, что капилляризация скелетных мышц рыб проявляла положительную корреляцию с температурой среды. Число открытых капиллярных единиц в ткани равномерно повышалось от зимнего к летнему периоду. Это приводило соответственно к увеличению площади диффузионной поверхности, уменьшению толщины диффузионного слоя и, как следствие, должно определять рост диффузионной способности как красных, так и белых скелетных мышц в целом.

Известно, что растворимость кислорода в липидах выше, чем в воде [19]. В опытах, выполненных на полосатом окуне (*Perca fluviatilis*), были рассчитаны константы растворимости (βO_2) для красных мышц с различным содержанием липидов [20] ние содержания липидов и воды должно накладывать существенный отпечаток на характер диффузии кислорода и кислородный режим мышечной ткани.

Для морских рыб и особенно представителей пелагической ихтиофауны характерны значительные сезонные изменения содержания липидов и воды в тканях [11, 21]. При этом уровень высокой гидратации тканей совпадает с низким содержанием липидов в них и, наоборот, рост уровня липидов сочетается со снижением степени оводненности тканей [11]. Скелетные мышцы, в этой связи, не являются исключением. В течение нагула, нереста, миграций, зимовки содержание рассмотренных выше соединений в них претерпевает ряд характерных изменений на протяжении года, оказывая тем самым влияние на характер диффузии кислорода в мышечной ткани.

Исходя из рассмотренных публикаций, можно полагать, что диффузия кислорода в мышцах осенней группы кефалей должна протекать легче, в сравнении с весенней группировкой, так как уровень липидов у нее был существенно выше. Участие липидов в коррекции диффузионной способности скелетных мышц можно рассматривать и в отношении камбал. При этом повышенный уровень липидов у данного вида совпадал с низкой степенью гидратации мышечной ткани.

Таблица 2. Содержание липидов и воды в мышечной ткани морских рыб в течение годового цикла

Виды рыб (сезон)	n	Липиды мг г ⁻¹		Вода %	
		г	w	г	w
<u>Сингиль</u>					
зима	6	39,6±2,4	24,4±1,8	75,0±1,3	82,4±2,0
весна	6	33,8±2,4	17,6±2,0	79,5±1,9	87,0±2,1
лето	8	37,6±1,9	20,3±1,7	76,2±1,2	83,4±1,6
осень	10	45,5±2,0	30,2±1,5	73,3±1,3	77,4±1,2
<u>Кругляк</u>					
зима	5	37,0±3,9	16,3±1,0	70,3±1,5	74,6±2,0
весна	4	34,2±4,0	19,1±1,7	72,8±1,5	78,5±2,3
лето	7	28,9±3,8	17,3±1,3	76,6±0,8	83,7±1,6
осень	7	39,7±4,7	17,2±1,5	73,1±1,6	79,4±1,7
<u>Глосса</u>					
зима	8	31,7±1,5	15,2±1,1	81,8±1,1	87,9±1,2
весна	7	35,4±1,9	18,4±1,0	77,6±1,0	83,4±1,2
лето	5	40,7±1,3	22,3±1,6	75,3±1,2	79,2±1,3
осень	6	38,8±1,8	21,0±1,1	76,3±1,0	81,4±1,4

Примечание: n – число особей; г – красные мышцы; w – белые мышцы

Итак, на характер диффузии кислорода в мышечной ткани в течение годового цикла влияет изменение плотности функционирующей капиллярной сети, а также содержания в ней липидов и воды. Решающее значение имеет степень капилляризации скелетных мышц, которая положительно коррелирует с изменением температуры окружающей среды. Уровень липидов и степень оводненности мышечной ткани определяется в основном функциональным состоянием организма рыб (нагул, нерест, миграции, зимовка). Содержание данных соединений может усиливать или ослаблять температурную зависимость диффузионных свойств скелетных мышц в целом.

Работа выполнена в рамках государственной программы 121041400077-1 и при частичной поддержке проекта РФФИ 20-44-920001.

Список литературы/References:

- Ивлева И.В. *Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных*. Киев: Наук. думка, 1981, 232 с. [Ivleva I.V. *Temperature of the environment and the rate of energy metabolism in aquatic animals*. Kiev: Nauk. dumka, 1981, 232 p. (In Russ.)]
- Романенко В.Д., Арсан О.М., Соломатина В.Д. *Механизмы температурной акклимации рыб*. К.: Наук. думка, 1991, 192 с. [Romanenko V.D., Arsan O.M., Solomatina V.D. *Mechanisms of temperature acclimation of fish*. K.: Nauk. dumka, 1991, 192 p. (In Russ.)]
- Савина М.В. *Механизмы адаптации тканевого дыхания в эволюции позвоночных*. С.-Петербург: Наука, 1992, 200 с. [Savina M.V. *Adaptation mechanisms of tissue respiration in the evolution of vertebrates*. St. Petersburg: Nauka, 1992, 200 p. (In Russ.)]
- Карамушко Л.И. Метаболические адаптации рыб высоких широт. *Докл. РАН*, 2001, т. 379, № 2, с. 279-284. [Karamushko L.I. Metabolic adaptations of fish at high latitudes. *Dokl. RAS*, 2001, vol. 379, no. 2, pp. 279-284. (In Russ.)]
- Карамушко Л.И., Шатуновский М.И. Количественные закономерности влияния температуры на скорость энергетического обмена у *Gadus morhua morhua*, *Anarhichas lupus* и *Pleuronectes platessa*. *Вопр. ихтиол.*, 1993, т. 33, № 1, с. 111-120. [Karamushko L.I., Shatunovsky M.I. Quantitative regularities of the effect of temperature on the rate of energy metabolism in *Gadus morhua morhua*, *Anarhichas lupus*, and *Pleuronectes platessa*. *Vopr. ichthol.*, 1993, vol. 33, no. 1, pp. 111-120. (In Russ.)]
- Пегель В.А., Реморов В.А. О роли внешней среды в формировании и особенностях проявления терморегуляторных реакций у рыб. *Обмен веществ и биохимия рыб*. М.: Наука, 1967, с. 198-205. [Pegel V.A., Remorov V.A. On the role of the external environment in the formation and features of the manifestation of thermoregulatory reactions in fish. *Metabolism and biochemistry of fish*. Moscow: Nauka, 1967, pp. 198-205. (In Russ.)]
- Озернюк Н.Д., Булгакова Ю.В., Демин В.И., Андросова И.М., Стельмашук Е.В. Механизмы эволюционных и онтогенетических температурных адаптаций метаболизма у пойкилотермов. *Изв. АН СССР (серия биология)*, 1993, т. 5, с. 703-705. [Ozernyuk N.D., Bulgakova Yu.V., Demin V.I., Androsova I.M., Stelmashuk E.V. Mechanisms of evolutionary and ontogenetic temperature adaptations of metabolism in poikilotherms. *Izv. USSR Academy of Sciences (biology series)*, 1993, vol. 5, pp. 703-705. (In Russ.)]
- Thillart G., Modderkolk J. The effect of acclimation temperature of the ansaturation of membrane lipids of goldfish mitochondria. *Biochem. Biophys. Acta.*, 1978, vol. 510, no 1, pp. 38-51.

9. Губин И.Е., Шкорбатов Г.Л., Васенко Л.Г. Окислительная активность гомогенатов мозга карпов при различных температурных воздействиях. *Энергетические аспекты роста и обмена водных животных*. Киев: Наук. думка, 1972, с. 44. [Gubin I.E., Shkorbatov G.L., Vasenko L.G. Oxidative activity of carp brain homogenates under various temperature influences. *Energy aspects of growth and exchange of aquatic animals*. Kiev: Nauk. dumka, 1972, p. 44. (In Russ.)]
10. Wodtke E. Effect of acclimation temperature on aerobic energy production in eel liver: oxydative phosphorilation in isolated mitochondria. *Effect temperature on ectothermic organisms*, Berlin, 1973, pp. 97-105.
11. Shulman G.E., Love R.M. The Biochemical Ecology and Marine Fishes. *Adv. Mar. Biol.*, vol. 36, London: Academic press, 1999, 347 p.
12. Soldatov A.A. Cytochrome System and Oxygen Tension in Muscle Tissue of Salt-Water Fish with Different Natural Activity. *J. Evolutionary Biochem. Physiol.*, 1996, vol. 32, no. 2, pp. 112-115.
13. Soldatov A.A. Physiological Aspects of Effects of Urethane Anesthesia on the Organism of Marine Fishes. *Hydrobiol. J.*, 2005, vol. 41, no. 1, pp. 113-126.
14. Шошенко К.А., Баранов В.И., Брод В.И., Вязовой В.В., Голубь А.С., Иванова С.Ф., Нешумова Т.В. Органное кровоснабжение и особенности кислородного транспорта в мышцах. *Исследование энергетики движения рыб*, Новосибирск: Наука, 1984, с. 78-115. [Shoshenko K.A., Baranov V.I., Brod V.I., Vyazovoy V.V., Golub A.S., Ivanova S.F., Neshumova T.V. Organ blood supply and features of oxygen transport in muscles. *Investigation of the energy of fish movement*. Novosibirsk: Nauka, 1984, pp. 78-115. (In Russ.)]
15. Киселева А.Ф., Житников А.Я., Кейсевич Л.В. и др. *Морфофункциональные методы исследования в норме и при патологии*. Киев: Здоров'я, 1983, 168 с. [Kiseleva A.F., Zhitnikov A.Ya., Keisevich L.V. et al. *Morphofunctional research methods in health and disease*. Kiev: Zdorov'ya, 1983, 168 p. (In Russ.)]
16. Houston A.H. Blood and circulation. *Methods for fish biology*, N-Y.: Amer. Fish. Society, 1990, pp. 273-334.
17. Кучеренко Н.Е., Васильев А.Н. *Липиды*. Киев: Вища школа, 1985, 247 с. [Kucherenko N.E., Vasiliev A.N. *Lipids*. Kiev: Vishcha school, 1985, 247 p. (In Russ.)]
18. Соколова Г.П. Определение содержания и удельной радиоактивности общих липидов в тканях. *Методы биохимических исследований (липидный и энергетический обмен)*. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982, с. 55-58. [Sokolova G.P. Determination of the content and specific radioactivity of total lipids in tissues. *Methods of biochemical research (lipid and energy metabolism)*. L.: Publishing house of Leningrad State University, 1982, pp. 55-58. (In Russ.)]
19. Березовский В.А., Колотилов Н.Н. *Биофизические характеристики тканей человека*. Киев: Наук. думка, 1990, 224 с. [Berezovsky V.A., Kolotilov N.N. *Biophysical characteristics of human tissues*. Kiev: Nauk. dumka, 1990, 224 p. (In Russ.)]
20. Desaulniers N.T., Sidell B.D. High lipid content enhances the rate oxygen diffusion in fish skeletal muscle. *Amer. Zool.*, 1992, vol. 32, no. 5, pp. 55A.
21. Минюк Г.С., Шульман Г.Е., Щепкин В.Я., Юнева Т.В. *Черноморский шпрот (связь динамики липидов с биологией и промыслом)*. Севастополь: Экопси-гидрофизика, 1997, 137 с. [Minyuk G.S., Shulman G.E., Schepkin V.Ya., Yuneva T.V. *Black Sea sprat (connection of lipid dynamics with biology and fishing)*. Sevastopol: Ecosi-hydrophysics, 1997, 137 p. (In Russ.)]

DIFFUSION DISTANCES AND CHEMICAL COMPOSITION OF SKELETAL MUSCLES OF MARINE FISH DURING THE ANNUAL CYCLE

Soldatov A.A.^{1,2}

¹ A.O. Kovalevsky Institute of Biology of Southern Seas, Russian Academy of Sciences
2 Nakhimov Ave., Sevastopol 299011, Russia; e-mail: alekssoldatov@yandex.ru

² Sevastopol State University
33 Universitetskaya St., Sevastopol, 99053, Russia

Abstract. The density of the capillary network (N_c), the degree of capillarization of muscle tissue (N_c/N_f), diffusion distances (Krog radius – R_K) and the chemical composition of skeletal muscles (total lipid level, water content) were studied in three species of marine fish: *Liza aurata* (Risso 1810), *Neogobius melanostomus* (Pallas 1814) and *Platichthys flesus* (Linnaeus 1758), during the annual cycle. The pattern of changes in the diffusion distances in skeletal muscles during the year in all the studied fish species was similar. The natural temperature dynamics determined the density of functioning capillaries, the efficiency of capillarization of muscle tissue, the thickness of the diffusion layer. In the summer period, the values of the indicators were maximum, and in the winter they were minimal. The level of lipids and the degree of hydration of muscle tissue was determined mainly by the functional state of the fish body (feeding, spawning, migration, wintering). It is shown that the content of these compounds can increase or weaken the temperature dependence of the diffusion properties of skeletal muscles as a whole.

Key words: capillary network, diffusion characteristics, skeletal muscles, the content of lipids and water, marine fish, the annual cycle.