

DOI: 10.19663/j.issn2095-9869.20231120002

http://www.yykxjz.cn/

王焕, 柳淑芳. 几种海洋硬骨鱼类快、慢肌的化学组分差异分析. 渔业科学进展, 2025, 46(1): 59-70

WANG H, LIU S F. Comparative study of the chemical composition disparities between fast-twitch and slow-twitch muscles in marine teleost fishes. Progress in Fishery Sciences, 2025, 46(1): 59-70

几种海洋硬骨鱼类快、慢肌的化学组分差异分析*

王 焕¹ 柳淑芳^{1,2①}

1. 海水养殖生物育种与可持续产出全国重点实验室 中国水产科学研究院黄海水产研究所 山东 青岛 266071;

2. 青岛海洋科技中心海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室 山东 青岛 266237)

摘要 硬骨鱼类的骨骼肌根据收缩特征主要分为快肌和慢肌,分别支撑爆发性和持续性游泳。为认识这2种骨骼肌的化学组分特征,解析快、慢肌功能差异的物质基础,本研究整合3类不同游泳习性鱼类:黄带拟鲈(*Pseudocaranx dentex*)、梭鱼(*Liza haematocheila*)和金枪鱼类,通过自测结合文献资料,比较了快、慢肌在蛋白质、氨基酸、脂肪、脂肪酸及矿物元素等化学组分特征方面的差异。结果显示,快肌的粗蛋白及12种氨基酸含量更为丰富,其中尤以组氨酸含量差异最大(快肌为慢肌的1.22~3.83倍);快、慢肌的主要氨基酸组成相似,必需氨基酸含量均占氨基酸总量的40%左右,谷氨酸和天冬氨酸是含量最丰富的2种氨基酸类型,赖氨酸和亮氨酸是含量最高的2种必需氨基酸;慢肌的粗脂肪及每种脂肪酸的含量均显著高于快肌;在脂肪酸组成方面,慢肌中饱和脂肪酸(saturated fatty acid, SFA)的比例较快肌高,而快肌中的多不饱和脂肪酸(polyunsaturated fatty acid, PUFA)比例则比慢肌高;慢肌含有更为丰富的微量元素铁(Fe)和锌(Zn)。结果表明,海洋硬骨鱼类的快肌和慢肌在蛋白质、氨基酸、脂肪、脂肪酸及矿物元素组成方面存在较大的差异,这些差异为其分别支撑爆发性游泳运动和持续性游泳运动提供了一定的物质基础。

关键词 海洋硬骨鱼类;快肌;慢肌;化学成分特征

中图分类号 S931.1 **文献标识码** A **文章编号** 2095-9869(2025)01-0059-12

骨骼肌是鱼体最主要的可食用部位,可达活体体重的40%~60%(Kiessling *et al.*, 2006),也是完成各种形式运动的主要动力来源,无论是对个体的生存还是种群的延续都至关重要。根据收缩特点及行使功能的差异,鱼类骨骼肌主要分为快肌和慢肌2种类型。快肌具有收缩速度快、力量大的特点,但抗疲劳能力弱,主要参与爆发性的游泳运动,如捕食、逃跑等(成嘉等, 2010; 石军等, 2013)。慢肌虽收缩速度较慢、力量相对较小,但持续时间长、不易疲劳,可为长距离持续性游动(如巡航、洄游等)提供保障(Syme, 2005)。

目前,不同类型骨骼肌游泳运动功能性的差异已被证实与其结构特征、代谢方式、分子表达等多个方面的异质性有关。例如,研究发现,快肌纤维的直径和Z线密度普遍大于慢肌纤维,而慢肌纤维的Z线更宽,神经连接更为紧密,线粒体体积更大、嵴的数量更多(Nakajima, 1969; Patterson *et al.*, 1972; George *et al.*, 1978; 朱琼等, 2011; Wu *et al.*, 2018; 曾祥辉等, 2023)。有研究也指出,与有氧代谢相关的己糖激酶、苹果酸脱氢酶、琥珀酸脱氢酶和细胞色素氧化酶在慢肌中的活性较高,而与无氧代谢相关的乳酸脱氢酶活

* 国家自然科学基金(32102768; 42076132)和中国水产科学研究院黄海水产研究所基本科研业务费(20603022023020)共同资助。王 焕, Email: wanghuan@ysfri.ac.cn

① 通信作者: 柳淑芳, 研究员, Email: liusf@ysfri.ac.cn

收稿日期: 2023-11-20, 收修改稿日期: 2024-02-20

性则在快肌中较高(Johnston, 1977; Ciciliot *et al.*, 2013), 这意味着慢肌可能以有氧代谢供能为主, 而快肌主要进行无氧代谢供能。随后, 研究鉴定到多个参与代谢过程、收缩过程及发育过程的基因在 mRNA 和蛋白层面都呈现出快、慢肌的差异性表达特征(Gao *et al.*, 2017; Wang *et al.*, 2022a、b), 这些基因可能是参与调控快慢肌表型及功能差异性的关键因子。可以发现, 上述研究多集中在组织学、酶活性及分子调控等层面对鱼类快、慢肌结构、代谢和功能的差异性进行解析, 对于构成骨骼肌的物质组分的比较研究却鲜见报道。

黄带拟鲈(*Pseudocaranx dentex*)隶属于鲈形目(Perciformes)、鲈科(Carangidae)、拟鲈属(*Pseudocaranx*), 是一种大洋暖水性长距离洄游型鱼类, 其游泳速度较快, 需进行持续不断的游泳运动。梭鱼(*Liza haematocheila*)隶属于鲈形目(Perciformes)、鲈科(Mugilidae)、梭鱼属(*Liza*), 是一种近岸内湾短距离洄游型鱼类, 持续性游泳运动时间较短。金枪鱼类是鲈形目(Perciformes)、鲭科(Scombridae)、金枪鱼属(*Thunnus*)、鲯属(*Euthynnus*)、舵鲈属(*Auxis*)、鲹属(*Katsuwonus*)和狐鲹属(*Sarda*)鱼类的统称, 以其优异的游泳速度和长距离游泳能力而著称, 最大游泳速度可达到 54 km/h, 是海洋中顶尖的远洋游泳者之一(Shadwick *et al.*, 2013)。与黄带拟鲈和梭鱼的慢肌主要分布在体表侧线下方浅层不同, 金枪鱼类的慢肌主要分布在躯体深处的脊椎附近, 且持续活跃的代谢不断产生热量, 保持体温略高于周围水温, 这使其成为罕见的恒温性硬骨鱼类(Shadwick *et al.*, 2013)。为充分认识 2 种主要骨骼肌类型的化学组分特征, 解析快慢肌功能差异的物质基础, 本研究选用上述 3 类具有不同游泳习性的海洋硬骨鱼类作为研究对象, 通过自测结合文献资料的方式, 定量分析并比较了快、慢肌的蛋白质、氨基酸、脂肪、脂肪酸和矿物质的组成差异, 旨在通过对多种海洋硬骨鱼类数据资料的整合, 充分了解、归纳快、慢肌的化学组分特征差异, 解析骨骼肌游泳运动功能差异性的物质基础, 为系统研究硬骨鱼类骨骼肌运动生理学提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 实验材料来源

黄带拟鲈样品采自辽宁省大连天正实业有限公司陆基工厂化养殖车间, 随机采集体质健康、体型相近的 2 龄个体 6 尾, 平均体质量为(812.72±52.73) g, 平均体长为(32.13±1.76) cm。梭鱼样品购自山东青岛

小港码头, 为山东青岛近海野生个体 6 尾, 平均体质量为(572.92±41.22) g, 平均体长为(34.58±2.92) cm。实验材料用纱布拭净体表水分后, 去除鳞片和皮肤, 取背部快肌和侧线下方慢肌用于后续比较分析。

用于常规营养成分、氨基酸和脂肪酸分析的青干金枪鱼(*Thunnus tonggol*)、圆舵鲈(*Auxis rochei*)和鲹(*Katsuwonus pelamis*)捕自南海海域(苏阳等, 2015), 用于矿物元素含量分析的黄鳍金枪鱼(*Thunnus albacares*)、圆舵鲈、扁舵鲈、巴鲹(*Euthynnus affinis*)和鲹来自斯里兰卡尼甘布市的 Pitipana 渔港(Karunarathna *et al.*, 2009)。

1.2 测定方法

1.2.1 常规化学成分测定 准确称取 10 g 样品, 采用常压干燥法(GB 5009.3-2016)测定水分含量; 称取 10 g 样品, 采用高温灼烧法(GB 5009.4-2016)测定灰分含量; 称取 5 g 样品, 采用凯氏定氮法(GB 5009.5-2016)测定粗蛋白质含量; 称取 5 g 样品, 采用索氏提取法(GB 5009.6-2016)测定粗脂肪含量。

1.2.2 氨基酸含量测定 依据 GB 5009.124-2016, 将 5 g 样品中的蛋白质用盐酸水解成游离氨基酸后, 采用全自动氨基酸分析仪日立 L-8800 测定。

1.2.3 脂肪酸含量测定 脂肪酸的测定参考 GB 5009.168-2016, 5 g 样品经 KOH-甲醇溶液皂化, 三氟化硼-甲醇溶液甲酯化后, 采用正己烷萃取, 安捷伦 7890A 气相色谱仪测定。

1.2.4 矿物元素含量测定 锌(Zn)的测定参考 GB 5009.14-2017, 镁(Mg)的测定参考 GB 5009.241-2017, 铁(Fe)的测定参考 GB 5009.90-2016, 钾(K)的测定参考 GB 5009.91-2017, 钙(Ca)的测定参考 GB 5009.92-2016, 分别称取 1 g 样品消解后, 采用等离子体发射光谱法测定。

1.3 数据统计分析

采用 SPSS 19.0 独立样本 *t* 检验进行差异显著性分析, 结果以平均值±标准差(Mean±SD)呈现, $P < 0.05$ 代表差异显著。

2 结果与分析

2.1 常规营养成分分析

5 种海洋硬骨鱼类快、慢肌的常规营养成分数据见表 1。5 种鱼类快肌的粗蛋白含量显著高于慢肌($P < 0.05$), 慢肌的粗脂肪含量显著高于快肌($P < 0.05$), 水分含量在快、慢肌中无显著性差异, 黄带拟鲈和梭鱼快肌的灰分含量显著高于慢肌, 金枪鱼类的趋势则相反。

表 1 5 种海洋硬骨鱼类快、慢肌常规营养成分比较

Tab.1 Comparison of nutrients in the fast-twitch and slow-twitch muscles of five marine teleost fishes (w/%)

物种 Species	肌肉类型 Muscle types	水分 Moisture	粗蛋白(干基) Protein (dry basis)	粗脂肪(干基) Lipid (dry basis)	灰分 Ash	参考文献 Reference
黄带拟鲈 <i>P. dentex</i>	快肌 Fast-twitch muscle	72.93±0.13 ^a	85.64±0.28 ^a	5.91±0.15 ^b	1.26±0.14 ^a	本研究 This study
	慢肌 Slow-twitch muscle	72.90±0.15 ^a	46.86±0.06 ^b	34.01±0.05 ^a	0.96±0.01 ^b	
梭鱼 <i>L. haematocheila</i>	快肌 Fast-twitch muscle	78.85±0.13 ^a	85.09±0.26 ^a	2.71±0.15 ^b	1.16±0.09 ^a	本研究 This study
	慢肌 Slow-twitch muscle	78.82±0.14 ^a	37.85±0.04 ^b	49.73±0.04 ^a	0.94±0.01 ^b	
青干金枪鱼 <i>T. tonggol</i>	快肌 Fast-twitch muscle	72.42±0.37 ^a	85.29±0.21 ^a	6.50±0.04 ^b	1.37±0.06 ^b	苏阳等, 2015
	慢肌 Slow-twitch muscle	72.63±0.34 ^a	75.34±0.76 ^b	9.38±0.01 ^a	1.67±0.30 ^a	
圆鲀鲷 <i>A. rochei</i>	快肌 Fast-twitch muscle	73.11±0.52 ^a	87.72±0.19 ^a	2.00±0.01 ^b	1.22±0.06 ^b	苏阳等, 2015
	慢肌 Slow-twitch muscle	72.83±0.33 ^a	81.07±0.31 ^b	7.38±0.01 ^a	1.47±0.05 ^a	
鲣 <i>K. pelamis</i>	快肌 Fast-twitch muscle	71.07±0.31 ^a	84.11±0.46 ^a	4.94±0.09 ^b	1.44±0.07 ^b	苏阳等, 2015
	慢肌 Slow-twitch muscle	70.99±0.40 ^a	75.35±0.00 ^b	10.26±0.10 ^a	1.52±0.08 ^a	

注: 不同肩标小写字母表示同一物种快、慢肌的差异显著($P<0.05$)。下同。

Note: Data with different lowercase superscript letters were significantly different between fast-twitch muscle ($P<0.05$). The same below.

2.2 氨基酸成分分析

5 种海洋硬骨鱼类快、慢肌的氨基酸含量见表 2。常见氨基酸类型均被检出, 说明鱼类快、慢肌在氨基酸种类方面均构成完整且全面。5 种鱼类快肌氨基酸总量都高于慢肌, 这与快肌更为丰富的蛋白质含量一致, 其中, 黄带拟鲈和梭鱼的快、慢肌氨基酸含量差异比其他 3 种鱼类更为剧烈。共有 12 种氨基酸在 5 种鱼类快肌中的含量普遍高于慢肌, 其中, 组氨酸是快、慢肌含量差异最大的氨基酸类型(快肌约为慢肌的 1.22~3.83 倍), 这说明海洋硬骨鱼类快肌可能普遍具有更为丰富的组氨酸。

分析并比较氨基酸组成特点, 如图 1 所示, 快、慢肌均以谷氨酸含量最高, 其次为天冬氨酸, 二者含量占氨基酸总量的 23%以上。必需氨基酸含量占快、慢肌氨基酸总量的 40%左右, 其中, 赖氨酸和亮氨酸是 2 种最主要的必需氨基酸类型, 占必需氨基酸总量的 42%以上。

2.3 脂肪酸成分分析

5 种海洋硬骨鱼类快、慢肌的脂肪酸含量见表 3。在黄带拟鲈和梭鱼的快、慢肌中共检测到 20 种脂肪酸, 包含 6 种饱和脂肪酸(saturated fatty acid, SFA)、7 种单不饱和脂肪酸(monounsaturated fatty acid, MUFA)和 7 种多不饱和脂肪酸(polyunsaturated fatty acid, PUFA)。此外, 在青干金枪鱼、圆鲀鲷和鲣还检测到了 C12:0、C13:0、C17:0、C21:0、C23:0、C24:0、C22:4 和 C22:5, 这种检出种类的差异可能是由于采用的实验方法及仪器的灵敏度不同。综合 5 种鱼类的数据可以发现, 慢肌脂肪酸总量以及每种脂肪酸含量均高于快肌, 这与慢肌更为丰富的粗脂肪含量相吻合。青干金枪鱼、圆鲀鲷和鲣的快、慢肌脂肪酸含量差异虽不如黄带拟鲈和梭鱼剧烈, 但趋势相一致。梭鱼的 EPA 含量显著高于 DHA, 而其他 4 种鱼类则相反。

本研究中, 5 种海洋硬骨鱼类快肌的 PUFA 含量占比为 23.28%~42.00%, MUFA 含量占比为 16.95%~

表2 5种海洋硬骨鱼类快、慢肌氨基酸含量(干重, g/100 g)
 Tab.2 Contents of amino acids in the fast-twitch and slow-twitch muscles of five marine teleost fishes (dry weight, g/100 g)

氨基酸 Amino acids	黄带拟鲈 <i>P. dentex</i>		梭鱼 <i>L. haematocheila</i>		青干金枪鱼 <i>T. tonggol</i> (苏阳等, 2015)		圆鲀 <i>A. rochei</i> (苏阳等, 2015)		鳀 <i>K. pelamis</i> (苏阳等, 2015)	
	快肌 Fast-twitch muscle	慢肌 Slow-twitch muscle	快肌 Fast-twitch muscle	慢肌 Slow-twitch muscle	快肌 Fast-twitch muscle	慢肌 Slow-twitch muscle	快肌 Fast-twitch muscle	慢肌 Slow-twitch muscle	快肌 Fast-twitch muscle	慢肌 Slow-twitch muscle
苏氨酸 Thr*	4.05±0.25 ^a	2.20±0.04 ^b	4.00±0.22 ^a	1.73±0.05 ^b	3.49	3.21	3.82	3.66	3.48	3.38
缬氨酸 Val*	4.03±0.26 ^a	2.25±0.11 ^b	4.07±0.17 ^a	1.76±0.07 ^b	4.02	3.51	4.2	3.90	3.79	3.61
蛋氨酸 Met*	2.54±0.07 ^a	1.33±0.03 ^b	2.47±0.09 ^a	1.00±0.08 ^b	2.32	1.97	2.52	2.32	2.30	2.13
异亮氨酸 Ileu*	3.60±0.18 ^a	1.96±0.06 ^b	3.68±0.15 ^a	1.51±0.12 ^b	3.54	3.37	3.78	3.65	3.34	3.30
亮氨酸 Leu*	6.53±0.44 ^a	3.82±0.14 ^b	6.94±0.38 ^a	2.88±0.21 ^b	6.08	6.08	6.60	6.65	6.01	6.20
苯丙氨酸 Phe*	3.36±0.33 ^a	2.03±0.08 ^b	3.29±0.26 ^a	1.52±0.10 ^b	3.18	3.15	3.4	3.55	2.99	3.2
赖氨酸 Lys*	7.80±0.65 ^a	3.97±0.12 ^b	8.15±0.72 ^a	3.13±0.34 ^b	7.07	6.23	7.175	6.63	6.65	6.21
色氨酸 Trp*	—	—	—	—	1.01	1.00	1.08	1.18	0.99	1.00
必需氨基酸 EAA	31.91±0.65 ^a	17.56±0.39 ^b	32.6±0.58 ^a	13.53±0.62 ^b	30.75	28.52	32.58	31.54	29.55	29.03
组氨酸 His**	5.35±0.52 ^a	1.52±0.07 ^b	3.87±0.19 ^a	1.01±0.06 ^b	4.02	2.36	4.48	2.95	4.42	3.62
精氨酸 Arg**	4.68±0.28 ^a	2.57±0.09 ^b	3.89±0.54 ^a	2.07±0.13 ^b	4.85	4.24	5.175	4.76	4.54	4.34
半必需氨基酸 HEAA	10.03±0.57 ^a	4.09±0.15 ^b	7.76±0.46 ^a	3.08±0.14 ^b	8.87	6.6	9.655	7.71	8.96	7.96
酪氨酸 Tyr	3.21±0.29 ^a	1.52±0.03 ^b	3.28±0.21 ^a	1.24±0.06 ^b	2.62	2.07	2.905	2.62	2.49	2.35
丝氨酸 Ser	3.35±0.17 ^a	1.86±0.02 ^b	3.49±0.13 ^a	1.51±0.03 ^b	2.92	2.72	3.21	3.01	3.01	2.84
脯氨酸 Pro	3.39±0.16 ^a	2.04±0.06 ^b	3.56±0.12 ^a	1.57±0.05 ^b	2.59	2.55	2.85	2.86	2.52	2.54
胱氨酸 Cys	—	—	—	—	0.64	0.52	0.77	0.71	0.70	0.76
天冬氨酸 Asp	8.17±0.76 ^a	4.28±0.10 ^b	8.77±0.39 ^a	3.30±0.11 ^b	7.36	6.62	7.95	7.52	7.28	7.02
谷氨酸 Glu	10.78±0.69 ^a	5.95±0.29 ^b	11.88±0.55 ^a	4.56±0.22 ^b	10.84	9.72	11.76	10.72	10.63	10.07
甘氨酸 Gly	3.83±0.12 ^a	2.44±0.06 ^b	5.02±0.34 ^a	1.96±0.06 ^b	3.49	3.32	3.86	3.76	3.51	3.40
丙氨酸 Ala	4.74±0.31 ^a	2.84±0.05 ^b	5.14±0.41 ^a	2.16±0.14 ^b	4.54	4.56	4.99	5.02	4.57	4.68
非必需氨基酸 NEAA	37.47±1.28 ^a	20.93±0.87 ^b	41.14±0.95 ^a	16.3±0.76 ^b	35	32.08	38.495	36.22	34.44	33.66
总氨基酸 TAA	79.40±0.58 ^a	42.58±0.83 ^b	81.50±0.52 ^a	32.91±1.05 ^b	74.62	67.20	80.53	75.47	73.22	70.65
EAA/TAA	40.18	41.24	40.00	41.11	41.29	42.44	40.45	41.79	40.36	41.09

注: *为必需氨基酸; **为半必需氨基酸; —为未检出。下同。

Note: EAA: Essential amino acid; HEAA: Half-essential amino acid; NEAA: Non-essential amino acid; TAA: Total amino acid; * represent EAA; ** represent NEAA; — represent undetected. The same below.

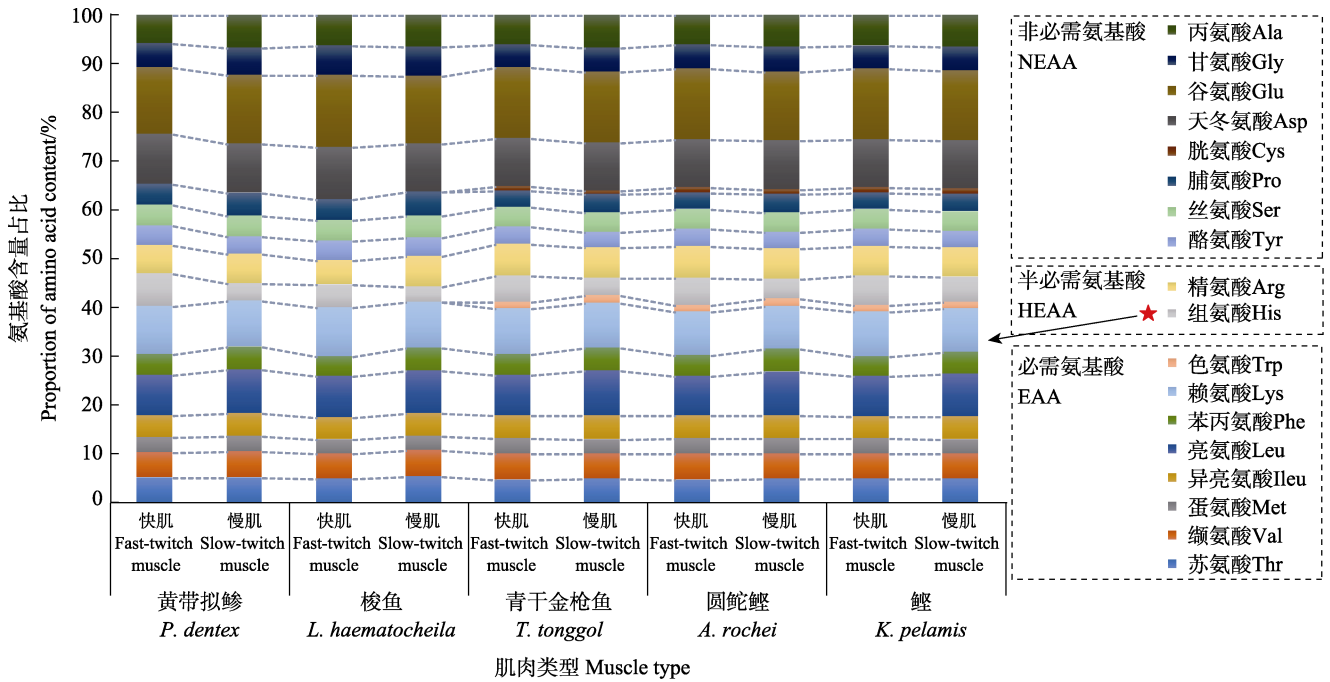


图 1 5 种海洋硬骨鱼类快、慢肌氨基酸含量占比

Fig.1 Proportion of amino acids in the fast-twitch and slow-twitch muscles of five marine teleost fishes

EAA: Essential amino acid; HEAA: Half-essential amino acid; NEAA: Non-essential amino acid.

31.54%，SFA 含量占比为 30.24%~57.31%；慢肌的 PUFA 含量占比为 21.68%~33.46%，MUFA 含量占比为 13.16%~42.82%，SFA 含量占比为 33.04%~62.47% (图 2)，可以发现，慢肌中的 SFA 占比明显高于快肌，PUFA 占比则恰恰相反。进一步分析各类脂肪酸的组成特点，发现快肌和慢肌均是以 C16:0、C18:0 和 C14:0 为主要 SFA 组成类型，含量占比达到 80% 以上；C18:1 和 C16:1 为主要 MUFA 组成类型，含量占比在快、慢肌中均达到 82% 以上；C22:6n3 和 C20:5n3 为主要 PUFA 组成类型，含量占比在快肌中达到 74% 以上，在慢肌中也达到了至少 67%；C20:3n3 几乎是快、慢肌中含量最低的脂肪酸，这与亚历山大丝鲈(*Alectis alexandrinus*)、小银绿鳍鱼(*Aspitrigla cuculus*)等多种海水鱼类的脂肪酸组成特点相似(Özogul *et al*, 2009)。

2.4 矿物元素含量分析

7 种海洋硬骨鱼类快、慢肌中 K、Mg、Ca、Fe 和 Zn 的含量如表 4 所示。7 种鱼类慢肌的 Fe 含量都显著高于快肌($P < 0.05$)；慢肌含有更为丰富 Zn (尽管圆鲈和鲣的快、慢肌差异不显著，但趋势一致)；K、Mg 和 Ca 的含量与肌肉类型不存在相关性，其快、慢肌分布模式呈现物种特异性。此外，还发现无论在快肌还是慢肌中，K 都是含量最为丰富的常量元素，这与其他海洋硬骨鱼类的结果相一致(Martínez-

Valverde *et al*, 2000)；Mg 是不同物种间含量波动最小的常量元素(47.600~82.255 mg/100 g)；Ca 是含量最高的金属矿物元素。

3 讨论

本研究发现，快肌和慢肌在主要氨基酸组成方面呈现出一致性，即谷氨酸和天冬氨酸是含量最高的 2 种氨基酸，赖氨酸和亮氨酸是 2 种最主要的必需氨基酸。对虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)的研究发现，通过谷氨酰胺合酶催化谷氨酸和氨转化为谷氨酰胺是消除运动时骨骼肌中大量产生的氨的主要策略(Todgham *et al*, 2001)。此外，谷氨酸还可在转氨基的作用下转化为丙氨酸，此过程产生大量的 ATP 可为运动供能。天冬氨酸是肌肉的重要能量底物，其氧化效率甚至显著高于葡萄糖，对于保证良好的运动能力至关重要(Li *et al*, 2009)。赖氨酸参与酮体生成、葡萄糖和脂肪代谢，与鱼体能量供应过程有关(Hoppel, 2003)。亮氨酸，作为雷帕霉素靶蛋白的激活剂，被认为是具有刺激肌肉蛋白质合成和抑制蛋白质水解的功能性氨基酸(Nakashima *et al*, 2007)。有研究发现，当鱼类进行力竭性训练(肌肉中 ATP 和糖原水平降低，乳酸水平升高)后，肌肉中亮氨酸含量显著下降，催化亮氨酸氧化的限速酶-支链酮酸脱氢酶活性

表3 5种海洋硬骨鱼类快、慢肌脂肪酸含量分析(干重, g/100 g)
 Tab.3 Contents of fatty acids in the fast-twitch and slow-twitch muscles of five marine teleost fishes (dry weight, g/100 g)

脂肪酸 Fatty acids	黄带拟鲈 <i>P. dentex</i>		梭鱼 <i>L. haematocheila</i>		青干金枪鱼 <i>T. tonggol</i> (苏阳等, 2015)		圆鲈 <i>A. rochei</i> (苏阳等, 2015)		鲷 <i>K. pelamis</i> (苏阳等, 2015)	
	快肌 Fast-twitch muscle	慢肌 Slow-twitch muscle	快肌 Fast-twitch muscle	慢肌 Slow-twitch muscle	快肌 Fast-twitch muscle	慢肌 Slow-twitch muscle	快肌 Fast-twitch muscle	慢肌 Slow-twitch muscle	快肌 Fast-twitch muscle	慢肌 Slow-twitch muscle
月桂酸 C12:0	—	—	—	—	0.002	—	0.001	—	0.03	—
十三烷酸 C13:0	—	—	—	—	—	—	0.001	—	0.003	—
肉豆蔻酸 C14:0	0.20±0.02 ^b	1.18±0.05 ^a	0.08±0.01 ^b	3.41±0.09 ^a	0.24	0.38	0.12	0.34	0.25	0.40
十五烷酸 C15:0	0.02±0.01 ^b	0.11±0.01 ^a	0.01±0.00 ^b	0.42±0.03 ^a	0.07	0.10	0.02	0.10	0.07	0.12
棕榈酸 C16:0	1.35±0.04 ^b	8.17±0.10 ^a	0.58±0.01 ^b	11.60±0.08 ^a	1.51	2.27	0.58	2.23	1.37	2.81
十七烷酸 C17:0	—	—	—	—	0.16	0.23	0.07	0.30	0.15	0.30
硬脂酸 C18:0	0.27±0.01 ^b	2.08±0.03 ^a	0.12±0.00 ^b	0.78±0.02 ^a	0.65	0.76	0.22	1.12	0.46	1.11
花生酸 C20:0	0.01±0.00 ^b	0.13±0.01 ^a	—	0.05±0.01	0.05	0.07	0.02	0.09	0.04	0.10
二十一烷酸 C21:0	—	—	—	—	0.06	0.09	0.01	0.06	0.06	0.13
山萘酸 C22:0	0.01±0.00 ^b	0.06±0.01 ^a	—	0.01±0	0.04	0.05	0.01	0.10	0.03	0.10
二十三烷酸 C23:0	—	—	—	—	0.04	0.06	0.06	0.12	0.03	0.12
木焦油酸 C24:0	—	—	—	—	0.04	0.06	0.04	0.15	0.02	0.13
饱和脂肪酸 SFA	1.86±0.03 ^b	11.73±0.04 ^a	0.79±0.02 ^b	16.27±0.08 ^a	2.86	4.08	1.15	4.61	2.50	5.33
肉豆蔻油酸 C14:1	—	—	—	0.14±0.02	—	—	—	—	—	—
棕榈油酸 C16:1	0.37±0.02 ^b	2.29±0.05 ^a	0.28±0.01 ^b	13.10±0.12 ^a	0.33	0.53	0.09	0.21	0.25	0.29
十七碳一烯酸 C17:1	0.02±0.00 ^b	0.13±0.02 ^a	0.01±0.00 ^b	0.37±0.03 ^a	0.06	0.10	0.01	—	0.05	0.07
油酸 C18:1	1.35±0.03 ^b	9.72±0.24 ^a	0.27±0.01 ^b	6.74±0.06 ^a	1.02	1.34	0.22	0.68	0.57	0.82
二十碳一烯酸 C20:1	0.09±0.01 ^b	0.94±0.05 ^a	0.02±0.00 ^b	0.52±0.02 ^a	0.04	0.06	0.004	—	0.02	0.03
鲸油酸 C22:1	0.06±0.00 ^b	0.12±0.03 ^a	0.07±0.00 ^b	0.16±0.01 ^a	—	—	—	—	—	—
二十四碳烯酸 C24:1	0.05±0.01 ^b	0.24±0.01 ^a	0.01±0.00 ^b	0.06±0.00 ^a	0.06	0.07	0.02	0.18	0.04	0.14
单不饱和脂肪酸 MUFA	1.94±0.04 ^b	13.44±0.07 ^a	0.66±0.02 ^b	20.95±0.09 ^a	1.51	2.10	0.34	1.07	0.92	1.35
亚油酸 C18:2n6	0.32±0.02 ^b	2.00±0.03 ^a	0.04±0.00 ^b	0.99±0.02 ^a	0.07	0.10	0.04	0.06	0.07	0.10
二十碳二烯酸 C20:2n6	0.01±0.00 ^b	0.11±0.02 ^a	—	0.14±0.01	0.01	0.02	0.02	—	0.005	—
花生三烯酸 C20:3n3	0.01±0.00 ^b	0.08±0.01 ^a	0.01±0.00 ^b	0.14±0.01 ^a	—	—	—	—	—	—
亚麻酸 C18:3	0.07±0.01 ^b	0.53±0.05 ^a	0.05±0.01 ^b	1.55±0.03 ^a	0.05	0.08	0.01	—	0.05	0.08
花生四烯酸 C20:4n6	0.07±0.01 ^b	0.28±0.04 ^a	0.01±0.00 ^b	0.50±0.02 ^a	0.12	0.18	0.03	0.08	0.07	0.13
二十二碳四烯酸 C22:4	—	—	—	—	0.03	—	0.002	—	0.01	—
二十碳五烯酸 C20:5n3(EPA)	0.40±0.03 ^b	1.35±0.02 ^a	0.60±0.03 ^b	6.17±0.05 ^a	0.27	0.44	0.07	0.21	0.24	0.42
二十二碳五烯酸 C22:5	—	—	—	—	0.22	0.29	0.04	0.13	0.11	0.29
二十二碳六烯酸 C22:6n3(DHA)	1.47±0.02 ^b	4.76±0.09 ^a	0.34±0.01 ^b	2.40±0.03 ^a	1.19	1.92	0.29	1.12	0.89	2.41
多不饱和脂肪酸 PUFA	2.35±0.02 ^b	9.11±0.05 ^a	1.05±0.02 ^b	11.89±0.08 ^a	1.97	3.03	0.47	1.60	1.43	3.43

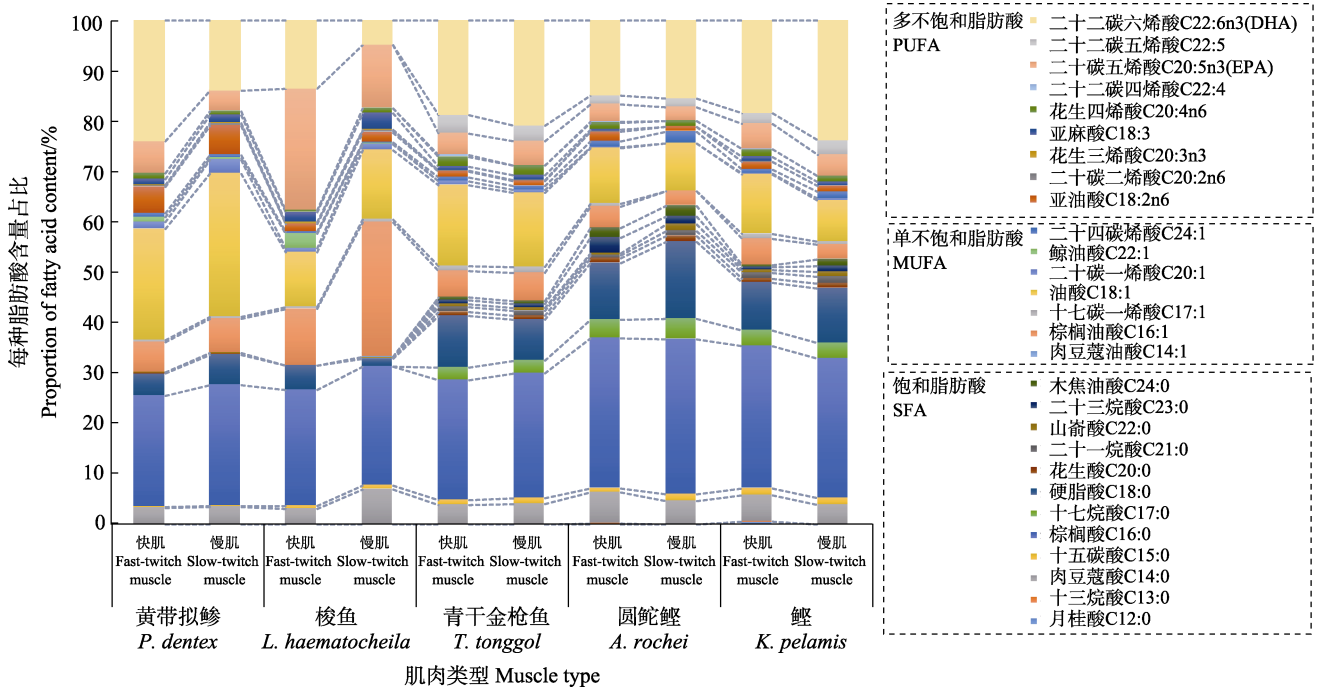


图 2 Proportion of fatty acids in the fast-twitch and slow-twitch muscles of five marine teleost fishes

PUFA: Polyunsaturated fatty acid; MUFA: Monounsaturated fatty acid; SFA: Saturated fatty acid.

显著升高, 这表明亮氨酸氧化可能是运动后恢复过程中 ATP 和糖原再合成的重要燃料来源 (Milligan, 1997)。在海洋硬骨鱼类快、慢肌中, 这 4 种氨基酸构成了主要的氨基酸类型, 说明它们对于快、慢肌行使正常的生理功能都发挥了至关重要的作用。

总体上, 慢肌相较于快肌呈现高脂肪、低蛋白的特点, 在羽鳃鲷 (*Rastrelliger kanagurta*) (Mohan *et al.*, 2008) 和驼背大麻哈鱼 (*Oncorhynchus gorboscha*) (Ahmed *et al.*, 2022) 等鱼类中也有报道。慢肌中几乎所有类型的脂肪酸都呈现更为丰富的含量。脂肪酸是细胞的主要组成成分, 也是机体最重要的能源物质之一。脂肪酸的有氧氧化具有持续时间长、产生 ATP 多的特点 (Ozório, 2008), 前期研究发现, 肉毒碱脂酰转移酶、脂酰辅酶 A 裂解酶、羟脂酰辅酶 A 脱氢酶、还原酶和硫解酶等一系列脂肪酸 β 氧化酶具有慢肌高表达的模式 (Wang *et al.*, 2022b), 较高的脂肪含量有助于为慢肌脂肪酸 β 氧化提供充足的底物。目前普遍认为, 鱼类的骨骼肌会优先利用 SFA 作为游泳运动的主要燃料 (Bell *et al.*, 1986), 本研究发现, 慢肌不仅脂肪和脂肪酸总量显著高于快肌, 同时脂肪酸中 SFA 的占比也更高, 较其他脂肪酸更易被氧化利用的 C16:0、C18:0 和 C14:0 构成了 SFA 的主要类型 (Tocher, 2003), 这种脂肪酸构成特点为慢肌支撑持续性游泳

运动提供了一定的物质基础。MUFA 是另一类会被肌肉优先利用的脂肪酸 (Weber *et al.*, 2002), 研究发现, 以 C16:1 和 C18:1 为底物时, 催化鱼类组织脂肪酸氧化代谢的关键限速酶—肉碱棕榈酰转移的酶活性比其他脂肪酸为底物时更强 (McKenzie *et al.*, 1998)。此外, 还发现 MUFA 会以非活性形式转移到工作肌群 (Weber *et al.*, 2002; Booth *et al.*, 1999)。据此, 我们推测, 在鱼类的长距离游泳过程中, 快肌的 MUFA, 尤其是 C16:1 和 C18:1 极有可能被转移到慢肌中而为躲避敌害、捕获猎物、求偶和洄游等供能。

具有较高的矿物元素 Fe 和 Zn 含量是本研究发现的慢肌的另一个特点, 在虹鳟 (Carpenè *et al.*, 1990)、沙丁鱼 (*Sardina pilchardus*) (Carpenè *et al.*, 1990) 和胡子鲶 (*Clarias macrocephalus*) (Chaijan *et al.*, 2013) 等鱼类中也有类似的趋势, 说明这可能是海洋硬骨鱼类的普遍现象。研究表明, 鱼体内约 80.0% 以上的 Fe 以血红素的形式存在, 而血红素是肌红蛋白和血红蛋白等与氧气转运有关的蛋白质的关键组分 (Hafzan *et al.*, 2023)。Zn 是代谢过程中多种金属催化酶的辅助因子, 在呼吸链上电子传递等方面起着重要作用 (Adebayo *et al.*, 2016)。前期有关黄带拟鲈的研究发现, 几乎所有编码线粒体电子呼吸链的基因在 mRNA 和蛋白层面上都呈现慢肌高表达的趋势 (Wang *et al.*, 2022a、b), 这说明慢肌具有更强的

表4 7种海洋硬骨鱼类快、慢肌矿物元素含量分析(湿基, mg/100 g)

Tab.4 Mineral elements composition in the fast-twitch and slow-twitch muscles of seven marine teleost fishes (wet weight, mg/100 g)

物种 Species	肌肉类型 Muscle types	钾 K	镁 Mg	钙 Ca	铁 Fe*	锌 Zn*	参考文献 Reference
黄带拟鲈 <i>P. dentex</i>	快肌 Fast-twitch muscle	1710.48±56.63 ^a	97.72±1.25 ^a	46.85±3.60 ^a	0.82±0.12 ^b	1.41±0.10 ^b	本研究 This study
	慢肌 Slow-twitch muscle	935.24±68.54 ^b	66.79±0.76 ^b	41.93±0.51 ^b	11.70±0.42 ^a	2.19±0.15 ^a	
梭鱼 <i>L. haematocheila</i>	快肌 Fast-twitch muscle	1059.04±25.95 ^a	82.57±1.19 ^a	30.15±0.36 ^a	0.80±0.19 ^b	1.31±0.06 ^b	本研究 This study
	慢肌 Slow-twitch muscle	677.86±35.54 ^b	52.36±0.64 ^b	11.17±0.24 ^b	10.62±0.28 ^a	1.92±0.14 ^a	
黄鳍金枪鱼 <i>T. albacares</i>	快肌 Fast-twitch muscle	170.59±87.96 ^b	68.95±31.16 ^a	11.29±9.98 ^a	1.06±0.14 ^b	0.68±0.08 ^b	Karunarathna <i>et al</i> , 2009
	慢肌 Slow-twitch muscle	311.08±59.02 ^a	67.40±31.16 ^a	6.84±9.98 ^a	5.59±0.58 ^a	1.05±0.16 ^a	
圆鲈 <i>A. rochei</i>	快肌 Fast-twitch muscle	227.06±40.94 ^a	69.58±6.12 ^a	11.48±8.18 ^a	1.32±0.04 ^b	0.87±0.27 ^a	Karunarathna <i>et al</i> , 2009
	慢肌 Slow-twitch muscle	221.71±30.50 ^a	71.63±14.51 ^a	21.97±32.79 ^a	5.02±1.75 ^a	1.18±0.37 ^a	
扁鲈 <i>A. thazard</i>	快肌 Fast-twitch muscle	178.17±57.12 ^b	61.97±20.90 ^a	11.13±8.52 ^a	1.45±0.29 ^b	0.65±0.07 ^b	Karunarathna <i>et al</i> , 2009
	慢肌 Slow-twitch muscle	294.81±37.39 ^a	33.23±4.85 ^b	15.63±9.46 ^a	6.26±2.94 ^a	0.94±0.16 ^a	
巴鲈 <i>E. affinis</i>	快肌 Fast-twitch muscle	304.73±16.29 ^a	56.37±12.85 ^a	10.41±8.89 ^a	2.99±0.29 ^b	0.73±0.07 ^b	Karunarathna <i>et al</i> , 2009
	慢肌 Slow-twitch muscle	179.24±28.52 ^b	54.89±8.36 ^a	14.30±9.27 ^a	5.97±2.94 ^a	1.21±0.16 ^a	
鲈 <i>K. pelamis</i>	快肌 Fast-twitch muscle	256.69±75.72 ^a	70.70±7.63 ^a	12.79±3.38 ^a	1.52±0.31 ^b	0.84±0.16 ^a	Karunarathna <i>et al</i> , 2009
	慢肌 Slow-twitch muscle	253.89±97.69 ^a	57.57±12.96 ^b	27.81±18.59 ^a	6.15±2.44 ^a	0.96±0.12 ^a	

注: *为微量元素。

Note: * represent minor elements.

氧化磷酸化的能力,较高的 Fe 和 Zn 含量可能为其有氧代谢提供了更多的氧气及更强的催化酶活性。

相较于慢肌,快肌普遍具有高组氨酸含量这一特点。组氨酸除参与合成蛋白质外,还是肌肽、鹅肌肽、鲸肌肽和高肌肽等功能性二肽(histidine-related compounds, HRC)的主要成分。研究发现,组氨酸及 HRCs 在生理环境中既可作为质子供体,又可作为质子受体,具有质子传递的作用(Rebek, 1990)。Abe (2000)以乳酸脱氢酶的活力来代表无氧运动能力,发现由于无氧运动能力的不同,不同物种和不同肌肉类型的质子缓冲能力存在显著差异,即无氧运动能力更强的物种和肌肉类型,其质子缓冲能力也更强。同时,

质子缓冲能力、HRCs 含量以及支撑无氧运动能力的快肌纤维占比存在高度的正相关性(Abe, 2000)。Suyama 等(1986)将黄鳍金枪鱼肌肉中的 HRCs 去除后,快肌几乎完全丧失了缓冲能力,而慢肌的缓冲能力却并未受到显著影响。在本研究中,我们在 5 种海洋硬骨鱼类中均检测到组氨酸在快肌中的含量显著高于慢肌的趋势,表明组氨酸相关物质是海洋硬骨鱼类快肌适应高速运动和长时间缺氧条件下,维持肌细胞 pH 稳定的主要缓冲物质。在快肌收缩时,组氨酸相关物质缓冲肌肉进行糖酵解而积累的 H⁺,对保证肌肉收缩,供给肌肉运动能量和糖酵解不断进行发挥重要作用。

青干金枪鱼、圆鲀鲣、鲣等金枪鱼类快、慢肌的脂肪酸含量虽有差异, 但不似黄带拟鲔和梭鱼剧烈。根据文献资料报道, 通过测定和比较柠檬酸合酶、肉碱棕榈酰转移酶和己糖激酶等表征有氧氧化能力的酶活性, 发现金枪鱼类快、慢肌的有氧氧化能力虽有显著差异但远没有其他鱼类剧烈(Moyes *et al.*, 1992; Dickson, 1995; Ciezarek *et al.*, 2020)。脂肪酸作为有氧氧化的主要燃料, 其含量的差异可能也在一定程度上反映了快、慢肌有氧氧化能力的差异性, 因此, 金枪鱼类的快、慢肌脂肪酸含量差异没有黄带拟鲔和梭鱼显著。进一步分析, 未发现快、慢肌在蛋白质、氨基酸、脂肪、脂肪酸及矿物元素组成方面与不同游泳习性之间存在直接关联, 这说明不同游泳习性鱼类在爆发性游泳运动或持续性游泳运动能力方面的差异性可能是通过其他组分的差异来调控的, 比如慢肌总质量(Greek-Walker *et al.*, 1975)、酶活性(Teulier *et al.*, 2019)等, 而非单位肌肉质量下的蛋白质、氨基酸、脂肪、脂肪酸及矿物元素含量。

4 结论

通过对黄带拟鲔和梭鱼快、慢肌的基本成分、氨基酸、脂肪酸与矿物质含量测定, 结合青干金枪鱼、黄鳍金枪鱼、圆鲀鲣、鲣等金枪鱼类的报道数据, 得到以下结论:

- (1) 快肌中蛋白质及 12 种氨基酸含量均显著高于慢肌, 其中尤以组氨酸的相对含量最高(1.22~3.83 倍)。
- (2) 海洋硬骨鱼类快、慢肌的氨基酸组成相似, 谷氨酸和天冬氨酸是含量最丰富的 2 种氨基酸, 必需氨基酸含量均占氨基酸总量的 40%左右, 赖氨酸和亮氨酸是含量最高的 2 种必需氨基酸。
- (3) 慢肌的脂肪含量及每种脂肪酸含量均显著高于快肌。
- (4) 在脂肪酸组成方面, 慢肌中 SFA 的比例较快肌高, 而快肌中的 PUFA 比例则比慢肌高, 快、慢肌均是以 C16:0、C18:0 和 C14:0 为主要 SFA 组成类型; C18:1 和 C16:1 为主要 MUFA 组成类型; C22:6n3 和 C20:5n3 为主要 PUFA 组成类型。
- (5) 慢肌含有更为丰富的微量元素 Fe 和 Zn。
- (6) 海洋硬骨鱼类的快慢肌的化学组成差异为其行使不同运动功能提供了物质基础。

参 考 文 献

ABE H. Role of histidine-related compounds as intracellular

- proton buffering constituents in vertebrate muscle. *Biochemistry*, 2000, 65(7): 757-765
- ADEBAYO O L, ADENUGA G A, Sandhir R. Selenium and zinc protect brain mitochondrial antioxidants and electron transport chain enzymes following postnatal protein malnutrition. *Life Sciences*, 2016, 152(1): 145-155
- AHMED I, JAN K, FATMA S, *et al.* Muscle proximate composition of various food fish species and their nutritional significance: A review. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, 2022, 106(3): 690-719
- BELL M V, HENDERSON R J, SARGENT J R. The role of polyunsaturated fatty acids in fish. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 1986, 83(4): 711-719
- BOOTH R K, MCKINLEY R S, BALLANTYNE J S. Plasma non-esterified fatty acid profiles in wild Atlantic salmon during their freshwater migration and spawning. *Journal of Fish Biology*, 1999, 55(2): 260-273
- CARPENÈ E, CATTANI O, SERRAZANETTI G P, *et al.* Zinc and copper in fish from natural waters and rearing ponds in Northern Italy. *Journal of Fish Biology*, 1990, 37(2): 293-299
- CHAIJAN M, KLOMKLAO S, BENJAKUL S. Characterisation of muscles from Frigate mackerel (*Auxis thazard*) and catfish (*Clarias macrocephalus*). *Food Chemistry*, 2013, 139(1/2/3/4): 414-419
- CHENG J, CHU W Y, ZHANG J S. Progresses and perspectives of the studies on fish muscle-related genes and their expression. *Life Science Research*, 2010, 14(4): 355-362 [成嘉, 褚武英, 张建社. 鱼类肌肉组织发生和分化相关基因的研究进展. *生命科学研究*, 2010, 14(4): 355-362]
- CICILIOT S, ROSSI A C, DYAR K A, *et al.* Muscle type and fiber type specificity in muscle wasting. *The International Journal of Biochemistry and Cell Biology*, 2013, 45(10): 2191-2199
- CIEZAREK A, GARDNER L, SAVOLAINEN V, *et al.* Skeletal muscle and cardiac transcriptomics of a regionally endothermic fish, the Pacific bluefin tuna, *Thunnus orientalis*. *BMC Genomics*, 2020, 21: 642
- DICKSON K A. Unique adaptations of the metabolic biochemistry of tunas and billfishes for life in the pelagic environment. *Environmental Biology of Fishes*, 1995, 42(1): 65-97
- GAO K, WANG Z, ZHOU X, *et al.* Comparative transcriptome analysis of fast twitch muscle and slow twitch muscle in *Takifugu rubripes*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics*, 2017, 24: 79-88
- GEORGE J C, DON STEVENS E. Fine structure and metabolic adaptation of red and white muscles in tuna. *Environmental Biology of Fishes*, 1978, 3: 185-191
- GREEK-WALKER M, PULL G A. A survey of red and white

- muscle in marine fish. *Journal of Fish Biology*, 1975, 7(3): 295–300
- HAFZAN Y, ELENA W D W P, FADZILAH I, *et al.* Haem and non-haem Fe compounds characterization in raw marine fish procured from east coast of Peninsular Malaysia. *AIP Conference Proceedings*, 2023, 2785(1): 050002
- HOPPEL C. The role of carnitine in normal and altered fatty acid metabolism. *American Journal of Kidney Diseases*, 2003, 41(S4): S4–S12
- JOHNSTON I A. Energy metabolism of carp swimming muscles. *Journal of Comparative Physiology*, 1977, 114(2): 203–216
- KARUNARATHNA K, ATTYGALLE M. Mineral spectrum in different body parts of five species of tuna consumed in Sri Lanka. *Vidyodaya Journal of Science*, 2009, 14(11): 103–111
- KIESSLING A, RUOHONEN K, BJØRNEVIK M. Muscle fibre growth and quality in fish. *Archiv Für Tierzucht*, 2006, 49: 137–146
- LI P, MAI K, TRUSHENSKI J, *et al.* New developments in fish amino acid nutrition: Towards functional and environmentally oriented aquafeeds. *Amino Acids*, 2009, 37(1): 43–53
- MARTÍNEZ-VALVERDE I, PERIAGO M J, SANTAELLA M, *et al.* The content and nutritional significance of minerals on fish flesh in the presence and absence of bone. *Food Chemistry*, 2000, 71(4): 503–509
- MCKENZIE D J, HIGGS D A, DOSANJH B S, *et al.* Dietary fatty acid composition influences swimming performance in Atlantic salmon (*Salmo salar*) in seawater. *Fish Physiology and Biochemistry*, 1998, 19: 111–122
- MILLIGAN C L. The role of cortisol in amino acid mobilization and metabolism following exhaustive exercise in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum). *Fish Physiology and Biochemistry*, 1997, 16: 119–128
- MOHAN M, RAMACHANDRAN D, SANKAR T V, *et al.* Physicochemical characterization of muscle proteins from different regions of mackerel (*Rastrelliger kanagartha*). *Food Chemistry*, 2008, 106(2): 451–457
- MOYES C D, MATHIEU-COSTELLO O A, BRILL R W, *et al.* Mitochondrial metabolism of cardiac and skeletal muscles from a fast (*Katsuwonus pelamis*) and a slow (*Cyprinus carpio*) fish. *Canadian Journal of Zoology*, 1992, 70: 1246–1253
- NAKAJIMA Y. Fine structure of red and white muscle fibers and their neuromuscular junctions in the snake fish (*Ophiocephalus argus*). *Tissue Cell*, 1969, 1(2): 229–246
- NAKASHIMA K, YAKABE Y, ISHIDA A, *et al.* Suppression of myofibrillar proteolysis in chick skeletal muscles by α -ketoisocaproate. *Amino Acids*, 2007, 33(3): 499–503
- ÖZOGUL Y, ÖZOGUL F, ÇIÇEK E, *et al.* Fat content and fatty acid compositions of 34 marine water fish species from the Mediterranean Sea. *International Journal of Food Sciences and Nutrition*, 2009, 60(6): 464–475
- OZÓRIO R. Swimming activity and non-protein energy (NPE) metabolism in fish. *Current Nutrition and Food Science*, 2008, 4(4): 282–289
- PATTERSON S, GOLDSPIK G. The fine structure of red and white myotomal muscle fibres of the coalfish (*Gadus virens*). *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*, 1972, 133(4): 463–474
- REBEK J. On the structure of histidine and its role in enzyme active sites. *Structural Chemistry*, 1990, 1(1): 129–131
- SHADWICK R E, SCHILLER L L, FUDGE D S. Physiology of swimming and migration in tunas. In: Palstra A., Planas J (eds). *Swimming physiology of fish*. Springer, Berlin, Heidelberg, 2013, 45–78
- SHI J, CHU W Y, ZHANG J S. Muscle growth, differentiation and gene expression regulation in fish. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2013, 37(6): 1145–1152 [石军, 褚武英, 张建社. 鱼类肌肉生长分化与基因表达调控. *水生生物学报*, 2013, 37(6): 1145–1152]
- SU Y, ZHANG C H, CAO W H, *et al.* Analysis and evaluation of nutritional components in ordinary muscle and dark muscle of three species of tuna from South China Sea. *Journal of Guangdong Ocean University*, 2015, 35(5): 87–93 [苏阳, 章超桦, 曹文红, 等. 南海产 3 种金枪鱼普通肉、暗色肉营养成分分析与评价. *广东海洋大学学报*, 2015, 35(3): 87–93]
- SUYAMA M, HIRANO T, SUZUKI T. Buffering capacity of free histidine and its related dipeptides in white and dark muscles of yellowfin tuna. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 1986, 52(12): 2171–2175
- SYME D A. Functional properties of skeletal muscle. *Fish Biomechanics*, 2005, 23: 179–240
- TEULIER L, THORAL E, QUEIROS Q, *et al.* Muscle bioenergetics of two emblematic Mediterranean fish species: *Sardina pilchardus* and *Sparus aurata*. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, 2019, 235: 174–179
- TOCHER D R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish. *Reviews in Fisheries Science*, 2003, 11(2): 107–184
- TODGHAM A E, ANDERSON P M, WRIGHT P A. Effects of exercise on nitrogen excretion, carbamoyl phosphate synthetase III activity and related urea cycle enzymes in muscle and liver tissues of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 2001, 129(2/3): 527–539
- WANG H, LI B, LI J, *et al.* Label-free quantitative proteomic analysis provides insight into the differences between slow-twitch muscle and fast-twitch muscle of *Pseudocaranx dentex*. *Frontiers in Marine Science*, 2022a, 9: 842172
- WANG H, LI B, YANG L, *et al.* Expression profiles and transcript properties of fast-twitch and slow-twitch muscles in a deep-sea highly migratory fish, *Pseudocaranx dentex*.

- PeerJ, 2022b, 10: e12720
- WEBER J M, BRICHON G, BODENNER J, *et al.* Palmitate and oleate metabolism of rainbow trout *in vivo*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 2002, 131: 409–416
- WU M P, CHANG N C, CHUNG C L, *et al.* Analysis of Titin in red and white muscles: Crucial role on muscle contractions using a fish model. *Biomed Research International*, 2018: 1–11
- ZENG X H, WANG H, LI B S, *et al.* Histological characteristics of fast and slow muscle fibers in skeletal muscle of fishes with three different swimming habits. *Progress in Fishery Sciences*, 2023, 44(3): 245–252 [曾祥辉, 王焕, 李步苏, 等. 三种不同游泳习性鱼类骨骼肌的快、慢肌纤维组织学特性. *渔业科学进展*, 2023, 44(3): 245–252]
- ZHU Q, ZHAO J L, CHANG J J, *et al.* Comparison on characterization of fast-twitch and slow-twitch skeletal muscles of mandarin fish *Siniperca chuatsi*. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2011, 20(4): 488–493 [朱琼, 赵金良, 裴建菊, 等. 鳊骨骼肌快肌和慢肌的组成特征比较. *上海海洋大学学报*, 2011, 20(4): 488–493]

(编辑 陈 辉)

Comparative Study of the Chemical Composition Disparities Between Fast-twitch and Slow-twitch Muscles in Marine Teleost Fishes

WANG Huan¹, LIU Shufang^{1,2①}

(1. State Key Laboratory of Mariculture Biobreeding and Sustainable Goods, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China;
2. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao Marine Science and Technology Center, Qingdao 266237, China)

Abstract Skeletal muscle contraction, which generates movement by pulling on the internal skeleton, is a distinctive mode of movement in vertebrates. Renowned for its flexibility, diversity, and efficiency, this mode of movement is significant for the individual survival and reproductive success of animals. Being the most ancient vertebrates, fish inhabit aquatic environments, where their skeletal muscles serve as structural and locomotor organs and as a crucial source of high-quality protein for human consumption. Based on the contraction characteristics, the skeletal muscles in teleost fishes are primarily categorized into fast-twitch and slow-twitch muscles, which play distinct roles, supporting burst swimming and prolonged endurance swimming, respectively. Preliminary analyses have been conducted on the structural, metabolic, and functional differences between the fast-twitch and slow-twitch muscles in fish at histological, enzymatic activity, and molecular regulatory levels. Proteins, amino acids, fat, fatty acids, and minerals constitute the material basis for the swimming function of fish skeletal muscles, providing a more intuitive and accurate reflection of the distinct physiological characteristics of fast-twitch and slow-twitch muscles. However, reported research on the comparative analysis of the material constituents comprising fast-twitch and slow-twitch muscles is scarce. To comprehend the chemical composition characteristics and elucidate the material basis for the functional differences between fast-twitch and slow-twitch muscles, this study used biochemical analysis to determine the chemical components of the two muscle types in *Pseudocaranx dentex* and *Liza haematocheila*. We integrated data from the literature on tuna, including *Thunnus tonggol*, *T. albacares*, *Auxis rochei*, *A. thazard*, *Euthynnus affinis*, and *Katsuwonus pelamis*. These fishes have different swimming habits, which can provide a more comprehensive perspective on the differences between fast-twitch and slow-twitch muscles. First, the fast-twitch muscles exhibited a substantial enrichment in protein and 12 types of amino acids, particularly

① Corresponding author: LIU Shufang, Email: liusf@ysfri.ac.cn

histidine. Notably, histidine is pivotal as a proton-buffering substance and for maintaining pH stability. The relative content difference of histidine was pronounced, ranging from 1.22 to 3.83 times higher in fast-twitch muscles than in slow-twitch muscles. Regarding the amino acid compositions, fast-twitch and slow-twitch muscles displayed similarities, with essential amino acids constituting approximately 40% of the total amino acid content. Glutamate and aspartate were the predominant amino acids, playing essential roles in eliminating ammonia during exercise and serving as crucial energy substrates for muscle function. Lysine and leucine, the two essential amino acids with the highest content, were instrumental in ketone body formation, glucose metabolism, and fat metabolism, and provided an essential energy supply. Further analysis of the fat content and fatty acid composition revealed intriguing differences. Slow-twitch muscles exhibited significantly higher levels of fat and each fatty acid than their fast-twitch counterparts. The aerobic oxidation metabolism of fatty acids was characterized by a prolonged energy supply duration and substantial ATP generation. This unique metabolic profile suggests that slow-twitch muscles rely on fatty acids as their primary energy substrate during swimming for extended periods. Examining the fatty acid composition in detail, the proportion of saturated fatty acids (SFA) was higher in slow-twitch muscles, whereas fast-twitch muscles had a higher proportion of polyunsaturated fatty acids (PUFA). This divergence could be attributed to the specific requirements of each muscle type. Slow-twitch muscles, engaged in long-distance movements, necessitate more SFA and monounsaturated fatty acids (MUFA) for oxidative energy supply. Conversely, fast-twitch muscles, responsible for burst swimming, require more PUFA to maintain the structural integrity and functionality of cell membranes. The main fatty acid composition types of SFA, PUFA, and MUFA in the fast-twitch and slow-twitch muscles are the same. C16:0, C18:0, and C14:0 were the main SFA types. C18:1 and C16:1 were the main MUFA types. C22:6n3 and C20:5n3 were the main PUFA types. Finally, the mineral element analysis revealed that slow-twitch muscles possess higher iron and zinc concentrations, which are critical in oxygen transportation and catalyzation of oxidation processes. The potassium, magnesium, and calcium contents showed no significant correlation with muscle types. Potassium was identified as the most abundant constant element, magnesium exhibited minimal content fluctuation across diverse species, and calcium was the most abundant metallic element. In summary, our comprehensive investigation into the chemical composition of fast-twitch and slow-twitch muscles in marine teleost fishes uncovered significant distinctions in proteins, amino acids, fats, fatty acids, and mineral elements. These differences form the foundation for executing diverse swimming functions, shedding light on the intricate interplay between muscle composition and swimming performance in teleost fishes.

Key words Marine teleost fish; Fast-twitch muscle; Slow-twitch muscle; Chemical composition characteristics