

<https://doi.org/10.3176/biol.1969.4.03>

К. ЛАУГАСТЕ

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ОТНОСИТЕЛЬНОГО ВЕСА ПЕЧЕНИ ЛЕЩА И СОДЕРЖАНИЯ В НЕЙ ГЛИКОГЕНА И ЖИРОВ

Печень у рыб — главный орган обмена веществ, а также представляет собой своеобразный склад запасных веществ. В клетках паренхимы печени почти всегда содержится определенное количество глыбок гликогена и капель жира. Количество их не постоянно, а зависит от определенных условий (сезона, пола, вида, питания и др.) и сопровождается изменениями в индексе печени (отношение веса печени к весу тела без внутренних органов в процентах).

Внешняя форма печени зависит от расположения смежных органов и имеет определенное для каждого вида число долей. Г. Хайдер (Haider, 1966) изучал подробно печень двух мирных рыб — карпа и линя. Довольно сложная печень этих рыб состоит из двух основных (правой и левой) и двух дополнительных (хвостовой и вентральной) долей. У линя дополнительные доли рудиментарные.

Индекс печени имеет значительные видовые различия. По данным А. Корти (цит. по Maier, 1961; данные 22 видов рыб), средняя величина индекса варьирует от 0,56% (у морского сига) до 10,2% (у налима). У леща индекс печени в среднем равен 2,46%. Индекс печени — далеко не постоянная величина даже у одного и того же вида, а претерпевает ежегодный цикл изменений. Эти изменения иногда параллельны сезонным изменениям половых органов. У живородящих рыб — меченосца (*Xiphophorus helleri*) и гуппи (*Lebistes reticulatus*) — во время роста ооцитов печень уменьшается до 30% (Clavert, Zahnd, 1956) или даже до четверти величины в периоде покоя (Zahnd, 1959). Это определяется расходом резервных липидов и выражается в уменьшении размеров клеток (Clavert, Zahnd, 1956; Zahnd, 1959).

У самцов печень обычно меньше, чем у самок (Idler, Tsujuki, 1958), но это характерно не для всех видов рыб. У обоих полов кефали индекс печени в среднем равен 1,8% (Миндер, 1950). У некоторых видов рыб половые различия выявляются лишь в некоторые сезоны, например у салаки только при переходе от III стадии зрелости к IV (Кривобок, 1964).

Клетки печеночной паренхимы невелики (длина 14 мк, ширина 8 мк) и имеют коническую или полигональную форму (Григорьев, 1962, 1963). Они содержат одно ядро с одним ядрышком (Zahnd, 1959), реже — два (Григорьев, 1962, 1963). Двухъядерные клетки появляются при регенерации (Женевская, 1954). В клетках всегда имеются в том или ином количестве базально локализующиеся глыбки гликогена и капли жира (Григорьев, 1962, 1963).

Количество гликогена в клетках паренхимы печени зависит от сезона, а по сезонной динамике гликогена виды различаются между собой. В печени *Salmo trutta* количество гликогена уменьшается осенью (Swift, 1955), у линя минимальное количество обнаруживается с марта по июль (Demaël-Suard, Peres, 1964). У некоторых видов (например, *Oncorhynchus nerca*) существует явная связь между содержанием гликогена в печени и половой зрелостью (Bogucki, Trzesinski, 1950), но обычно половые различия незначительны или вообще отсутствуют. Содержание жиров в печени зависит от полового цикла (Bogucki, Trzesinski, 1950) и видовых различий. У тунца количество жира в печени составляет всего 1,4—2,3% от сухого веса (Postel, 1958), у трески — 42—65 (Пожогина, 1950), а у сельди — до 20%. Обычно во время нереста количество жира минимально. У форели капли жира из печени исчезают полностью уже перед нерестом, остается лишь нерастворимое в органических растворителях суданофильное вещество (Факторович, 1960). Ряд факторов обуславливает отклонения от нормальной динамики индекса печени или содержания в ней жиров и гликогена. Так, заражение печеночными и другими паразитами, особенно ремнецами, вызывает резкое уменьшение количества гликогена в печени (Косарева, 1961), а неполноценный корм может вызвать жировое перерождение ее (Факторович, 1956, 1959; Буденко, 1962).

Задачей данной работы является выяснение сезонных изменений индекса печени леща и содержания в ней гликогена и жиров. Изучалась зависимость этих изменений от температуры воды, паразитарной нагрузки, а также от половых различий и различий между половозрелыми и неполовозрелыми рыбами.

Материал и методика

В течение 19 месяцев (с апреля 1966 г. по октябрь 1967 г.) нами было исследовано 296 лещей оз. Вуртсъярв — половозрелых самцов 88, самок 117 и неполовозрелых рыб 91. Изучались 5—17-летние лещи, средней длиной 301 мм и со средним весом (без внутренностей) 520 г. Материал добывался ежемесячно в неравномерных количествах. Наибольшее количество рыб было проанализировано в мае во время нереста, меньше — зимой.

У живых рыб препарировали печень и взвешивали ее на лабораторных технических весах с точностью 0,1 г. Участки брали из левой доли, но чтобы иметь представление о региональных различиях, фиксировали иногда участки и из разных других частей печени. В опыте использовались парафиновые срезы толщиной 5 мк. Гликоген обнаруживали реакцией ШИК после фиксации в жидкости Россмана. Контрольные препараты предварительно переваривали слюной. Обзорные препараты окрашивали гематоксилин-эозином. Нуклеиновые кислоты выявляли 0,1%-ным водным раствором тионина или реакцией Фельгена на материале, фиксированном в жидкости Карнуа.

Перед окрашиванием жиров исследуемый материал фиксировали раствором Бэжера и красили суданом черным Б, растворенным как в пропиленгликоле, так и в 70°-ном спирте, и суданом красным, растворенным в 70°-ном спирте. Срезы толщиной 7,5—10 мк готовили на замораживающем микротоме.

Количество гликогена и жиров оценивалось визуально по 5-балльной шкале. Электронно-вычислительной машиной Тартуского государственного университета Урал-4 были найдены коэффициенты корреляции между изученными признаками.

Результаты

Печень леща оказалась похожей на описанную Г. Хайдером печень линя. Левая доля длиннее и уже правой, которая окружает желчный пузырь. Клетки печени (длина около 14 мк, ширина 10—12 мк) имеют

полигональную форму и обычно одноядерные. Исключительно редко встречаются двухъядерные клетки. По сравнению с млекопитающими у рыб содержание ДНК в ядре оказалось низким круглый год.

Индекс печени леща подвергается значительным сезонным изменениям. Предельные значения в наших анализах были: 0,49% (у одной особи, зараженной ремнецом) и 4,02%; среднее — 1,74%. Самым высоким индекс печени оказался ранней весной (рис. 1), в апреле у самок он равен 2,41, у самцов — 1,95 и в среднем у половозрелых рыб — 2,20%. В мае с началом активного питания индекс печени уменьшается. Это происходит одновременно как у половозрелых, так и у неполовозрелых лещей. Рыбы с высоким индексом печени встречаются на всех стадиях зрелости, но у некоторых лещей индекс печени низок уже до нереста (рис. 2).

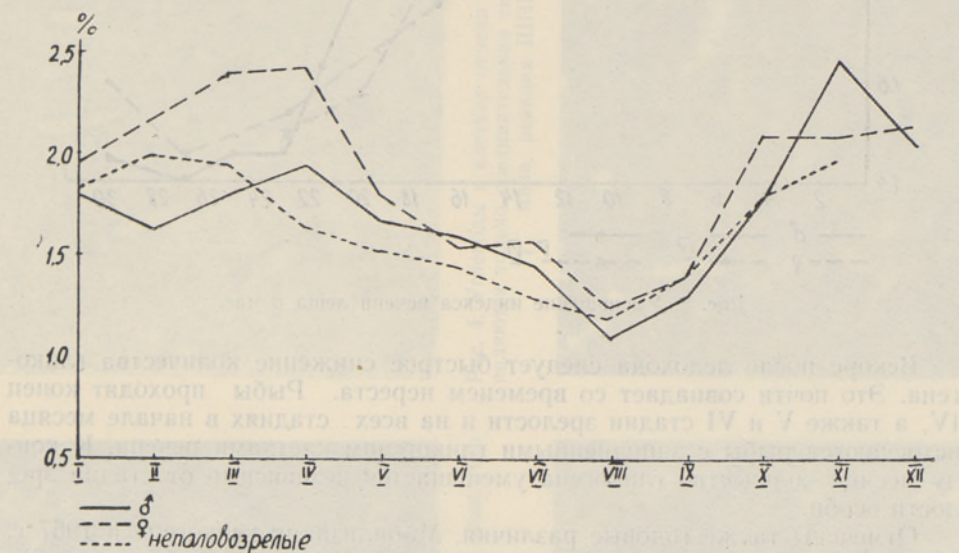


Рис. 1. Сезонная динамика индекса печени леща в течение года.

Уменьшение индекса печени продолжается до августа, когда средний процент за 2 года у самцов равен 1,14, у самок — 1,26 и у неполовозрелых лещей — 1,21%. В сентябре, октябре и ноябре происходит обратный процесс и к зиме достигается почти постоянный уровень 2,0—2,2% с небольшим повышением в конце зимы. Индекс печени у самок больше, чем у самцов, за исключением периода с середины мая по июль, когда разница ничтожна (рис. 1). В ноябре индекс печени у самцов оказался больше, чем у самок. Этот результат обусловлен, очевидно, небольшим количеством исследуемого материала — 6 особей, из которых индекс у одного самца был исключительно большой (4,02%).

Отмечены различия индекса печени в зависимости от года — в 1966 г. он был больше, чем в 1967 г.

Изменения в содержании гликогена происходят параллельно с изменениями индекса печени. Зимой все клетки паренхимы печени забиты глыбками гликогена (рис. 3). Половые различия и разница между половозрелыми и неполовозрелыми рыбами незначительны. В печени самцов гликогена несколько больше. По данным М. Альбрехта (Albrecht, 1967), у карпа больше гликогена в печени самок.

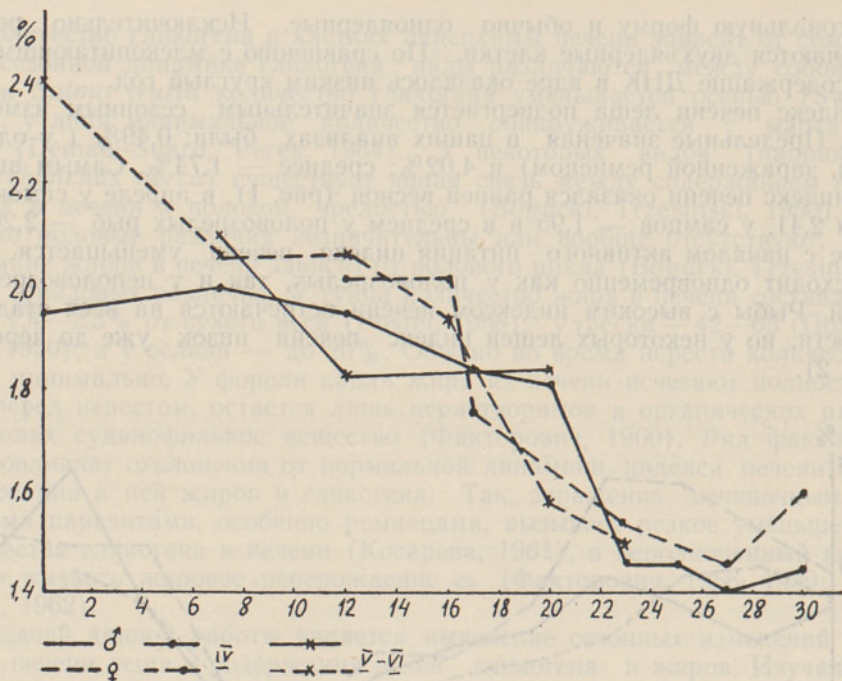


Рис. 2. Уменьшение индекса печени леща в мае.

Вскоре после ледохода следует быстрое снижение количества гликогена. Это почти совпадает со временем нереста. Рыбы проходят конец IV, а также V и VI стадии зрелости и на всех стадиях в начале месяца встречаются рыбы с заполненными гликогеном клетками печени. К концу месяца количество гликогена уменьшается независимо от стадии зрелости особи.

Отмечены также годовые различия. Мобилизация гликогена в 1967 г. была быстрее, чем в 1966 г. В июне, а особенно в июле и августе, глыбки гликогена встречаются в очень немногих клетках и притом в небольших количествах (рис. 4). Лишь в июле 1966 г. произошло незначительное повышение количества гликогена в печени проанализированных самцов. В конце августа 1966 г. и в начале октября 1967 г. в печени обнаружено уже значительно больше гликогена, более или менее равномерно распределенного между клетками. Число глыбок быстро растет и за месяц достигает уровень, который мало изменяется в течение зимы.

У некоторых особей были исследованы препараты из разных участков печени. Количество гликогена оказалось более или менее равномерным по всему органу. Во время быстрых изменений, весной (в мае) и осенью (в сентябре), обнаружены большие индивидуальные различия.

Сезонные изменения в содержании липидов значительны, но находятся в обратной зависимости от изменения индекса печени и количества гликогеновых включений в клетках печени (коэффициенты корреляции соответственно $-0,50$ и $-0,59$). В зимние месяцы и ранней весной жировые включения встречаются редко, лишь в нескольких клетках. Незадолго до икрометания или во время него клетки начинают диффузно окрашиваться суданом черным Б в пропиленгликоле (рис. 5), отдельные капли видны редко. В июне жировые включения встречаются уже в виде капель. Число и размеры их быстро растут и в июле клетки заполнены ими, особенно много их вокруг ядра (рис. 6). В конце августа 1966 г. и начале

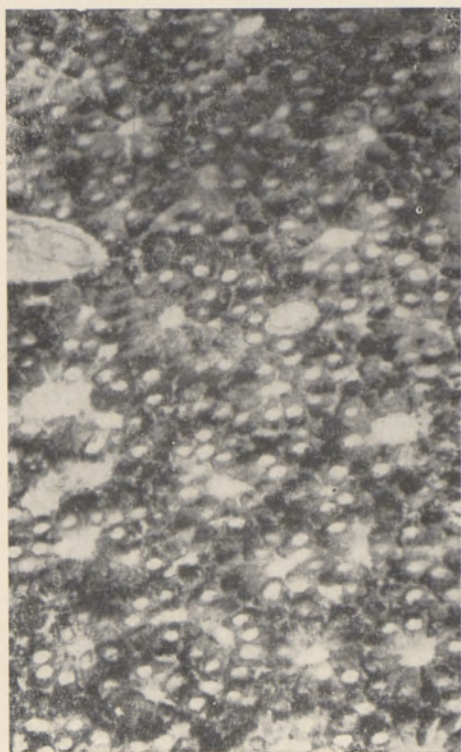


Рис. 3. Углеводы в клетках печени леща (конец апреля). Фиксатор Россмана, реакция ШИК. Ок. 10, об. 20.

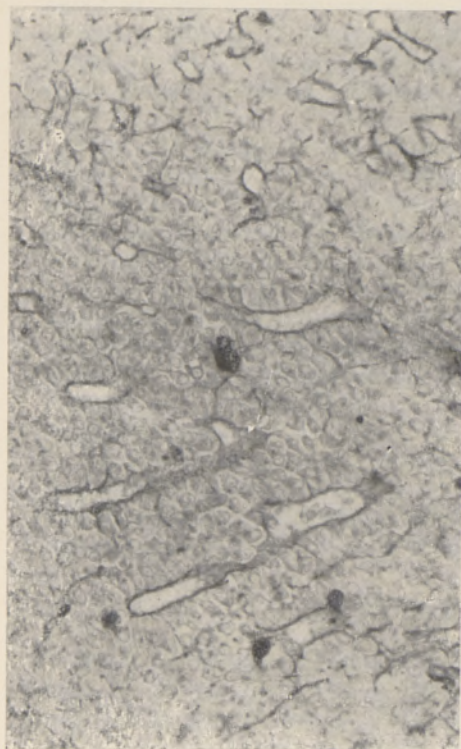


Рис. 4. Углеводы в клетках печени леща (июль). Гликогена нет, выявляются только соединительная ткань и мембраны. Фиксатор Россмана, реакция ШИК. Ок. 10, об. 20.

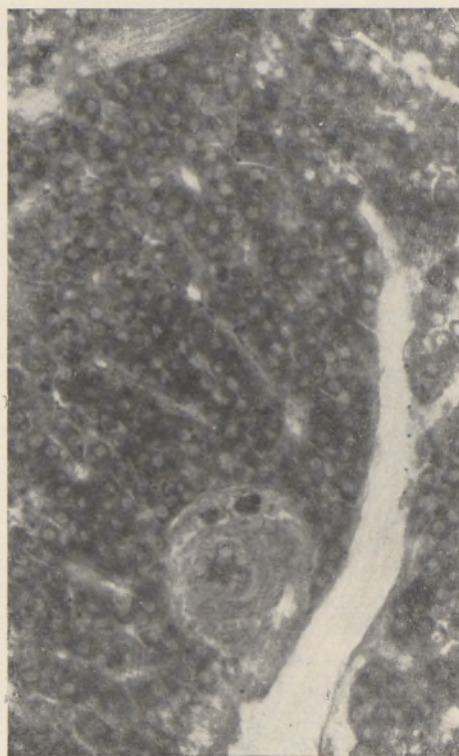


Рис. 5. Диффузное окрашивание клеток печени леща султаном черным Б (начало июня). Фиксатор Бэкера. Ок. 10, об. 20.

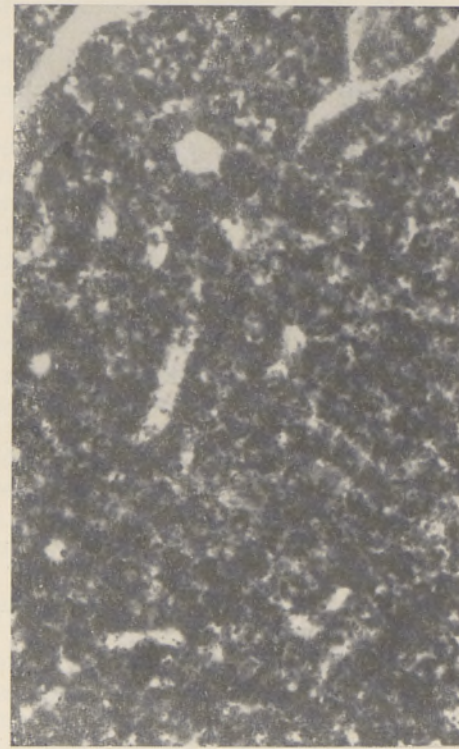


Рис. 6. Липиды в клетках печени леща (июль), султан черный Б. Фиксатор Бэкера. Ок. 10, об. 20.

октября 1967 г. с увеличением количества гликогена в печени и индекса печени началось уменьшение числа жировых капель и зимой, во время низкой активности рыб, находили липидов в печени очень мало. Эти изменения происходят одновременно у самцов, самок и неполовозрелых рыб.

Отсюда следует, что названные сезонные изменения в печени происходят параллельно и имеют два основных периода быстрых изменений — весной (в мае) и осенью (с конца августа до начала октября). Точное время этих изменений, видимо, зависит от климатических условий данного года. Можно предположить, что температура воды имеет большее влияние, чем нерестовая деятельность, поскольку неполовозрелые рыбы продельвают такие же изменения, что и половозрелые. Роль температуры подтверждают также данные электронно-вычислительной машины. Оказывается, что содержание гликогена и жиров, а также индекс печени хорошо коррелируются с температурой воды (коэффициенты корреляции соответственно $-0,70$, $+0,72$ и $-0,54$).

При анализах были обнаружены рыбы, зараженные ремнецом. Нормальная сезонная динамика печени у них была нарушена. Количество гликогена и индекс печени были меньше нормального, содержание жиров нормальное или даже несколько выше нормального.

Обсуждение результатов

При сравнении результатов наших исследований с данными литературы обнаруживается, что характер и динамика обмена веществ в печени разных видов рыб различны. Это можно сказать уже судя по весьма большим различиям индексов печени. Нельзя отрицать и возможности существования внутривидовых групп, так как данный А. Корти (цит. по Maier, 1961) средний индекс печени леща превышает полученный нами в 1,5 раза. Часто в литературе указывают на связь между нерестовой деятельностью, с одной стороны, и содержанием гликогена и жиров, а также индексом печени, с другой. Вопреки данным, полученным у гуппи, у которого при росте ооцитов индекс печени уменьшается даже до четверти от первоначальной величины за счет расходования резервных липидов и уменьшения размеров клеток (Clavert, Zahnd, 1956; Zahnd, 1959), у леща уменьшение индекса происходит именно после нереста, когда вместо гликогена в печени появляются липиды. Центром накопления жиров служит печень и у трески, она составляет до 6,5% от веса тела и содержит очень большое количество жиров, именно при максимальной величине (Масленникова, 1968). У леща мы такой закономерности не заметили. Летом, во время активного питания, высокого уровня обмена веществ и при минимальной величине печени, она содержит больше всего капель жира, особенно густо вокруг ядра. Принятые с пищей вещества, видимо, проходят через печень и передаются в органы жиронакопления (мышцы и мезентерии). Осенью (конец августа — начало октября) при определенной температуре, видимо, прекращается жиронакопление и вместо капель жира в клетках появляются глыбки гликогена. Это связано с подготовкой к зиме. После появления гликогена быстро увеличивается и индекс печени. Запасы гликогена не уменьшаются и в течение зимы. Весной во время нереста они расходуются, но не полностью. Уменьшение их начинается незадолго до нереста, когда, по данным некоторых авторов (Даниленко, 1967), начинается накопление гликогена в половых железах. Но у отдельных особей в печени имеется солидный запас гликогена даже после икрометания. Роль гликогена как энергетического резерва только для нерестовой деятельности отрицается почти полным сходством в дина-

мике содержания его в печени половозрелых и неполовозрелых рыб. Годовые различия во времени происхождения осенних изменений можно также объяснить влиянием температуры. В 1967 г. в связи с поздней осенью осенние изменения произошли позже, чем в 1966 г.

Паразиты (в наших ачалазах ремнец) вызывают в печени отклонения от нормы в сторону более высокого уровня обмена веществ.

Половые различия по изучаемым нами показателям у леща оказались незначительными. Более заметны они лишь в индексе печени, что согласуется с данными Д. Идлера и Х. Тсуюки о нерке (Idler, Tsujuki, 1958), бо́льший индекс отмечен у самок. В указанной статье авторы связывают это с более сильной физиологической нагрузкой самок при икрометании. У леща после нереста разницы в индексе почти не наблюдается, но с ростом половых желез эта разница увеличивается. Нам кажется, что эти различия почти полностью компенсируются разницей в весе половых органов.

Выводы

1. Индекс печени леща, а также содержание в ней гликогена и жиров подвергаются сильным сезонным изменениям, которые происходят параллельно в содержании гликогена и индексе печени (коэффициент корреляции между ними $+0,70$).

2. Сезонные изменения в содержании жиров противоположны изменениям в содержании гликогена.

3. В мае индекс печени и содержание в ней гликогена уменьшается, показывая минимум в июле, содержание жиров достигает за это время максимума. С августа по октябрь эти показатели изменяются обратным образом.

4. В периоды быстрых изменений проявляются большие индивидуальные различия, а летом и зимой лещи относительно однородны с точки зрения названных признаков.

5. Половые различия были заметны в индексе печени, а меньше в содержании гликогена. В печени половозрелых и неполовозрелых рыб происходят похожие изменения.

6. Прямой зависимости между созреванием гонад и нерестовой деятельностью, с одной стороны, и изменениями в индексе печени, а также содержанием в ней гликогена и жиров, с другой, не наблюдалось.

ЛИТЕРАТУРА

- Буденко В. М., 1962. Определение физиологической полноценности молоди рыб, выращиваемой на искусственных кормах, по составу крови и гистологической картине печени. Тр. конф. молодых специалистов. Изд. АН ЛатвССР : 103—112.
- Григорьев Н. И., 1962. Регенерация печени у низших позвоночных. Архив анатомии, гистол. и эмбриол. **39** (8) : 77—87.
- Григорьев Н. И., 1963. Регенерация печени у различных позвоночных. В сб.: Развитие, регенерация и трансплантация органов и тканей. Медгиз.
- Григорьев Н. И., 1966. Стойкие гистологические и гистохимические особенности строения печени и других органов и тканей в различных группах позвоночных животных. Архив анатомии, гистол. и эмбриол. **50** (4) : 120—126.
- Даниленко Т. П., 1967. Локализация гликогена в ооцитах карповых рыб в период созревания и оплодотворения. Гидробиологический ж. **3** (4) : 55—62.
- Женевская Р. П., 1954. Восстановительные процессы в печени позвоночных животных. Тр. Ин-та морф. животн. им. А. Н. Северцова **11** : 68—74. М.
- Косарева Н. А., 1961. О нарушении углеводного обмена карповых рыб при инвазиях лигулезом и диграмозом. Докл. АН СССР **139** (2) : 510—512.
- Кривобок М. Н., 1964. О роли печени в процессе созревания яичников салаки *Clupea harengus membras* L. Вopr. ихтиол. **4** (3) : 383—494.

- Масленникова Н. В., 1968. Связь физиологического состояния балтийской трески с некоторыми показателями химического состава ее мышц, печени и яичников. Автореф. дисс. канд. биол. н. Рига.
- Миндер Р. А., 1950. Технологическая характеристика кефалей северо-восточной части Черного моря. Рыбное хозяйство **26** (10): 58—61.
- Пожогина П. Н., 1950. Характеристика печени балтийской трески. Рыбное хозяйство **26** (5) : 41—43.
- Факторович К. А., 1956. О регенерации печени радужной форели. ДАН СССР **110** (2) : 301—303.
- Факторович К. А., 1958. О нарушении жирового обмена в печени радужной форели при выращивании на искусственных кормах. Тр. совещаний Ихтиол. комис. АН СССР **8** : 237—243.
- Факторович К. А., 1960. О явлении липоидной дегенерации печени радужной форели в связи с применением искусственных кормов. Тр. совещаний Ихтиол. комис. АН СССР **9** : 69—73.
- Albrecht M. L., 1967. Normale und krankhafte Veränderungen der Karpfenleber. Deutsche Fischerei-Zeitung **XIV** (8): 230—240.
- Bogucki M., Trzesinski P., 1950. Fluctuations in the Water and Fat Content of the Cod. J. Conseil **16** (2): 208—210.
- Clavert J., Zahnd J. P., 1956. Modifications hépatiques durant la gestation chez deux poissons ovovivipares (*Xiphophorus helleri* et *Lebistes reticulatus*). Compt. Rend. Soc. Biol. **150** (12) : 2257—2259.
- Demaël-Suard A., Peres G., 1964. Les variations des réserves en glycogène de la tanche (*Tinca tinca* L.) au cours de l'année. J. Physiol. **56** (3) : 336.
- Haider G., 1966. Beiträge zur Anatomie der Teleostierleber. Untersuchungen an Karauschen (*Carassius carassius*) und Schleien (*Tinca tinca*). Z. Fischerei **14** (1—2) : 57—69.
- Idler D. R., Tsujuki H., 1958. Biochemical studies on sockeye salmon during spawning migration. Canad. J. Biochem. a. Physiol. **36** : 783—791.
- Maier Ch., 1961. Untersuchungen über die Verfettung der Leber des Karpfens (*Cyprinus carpio*). Z. Fischerei **10** (3) : 29—68.
- Postel E., 1958. Note succincte sur les huiles extraites du foie de la thonnine *Euthynnus alleteratus* (Rafinesque). Bull. Inst. Franc. Afrique Noire A **20** (2) : 562—565.
- Swift D. K., 1955. Seasonal variations in the growth rate, thyreoid gland activity and food reserves of brown trout (*Salmo trutta* L.). J. Exptl Biol. **32** (4) : 751—764.
- Zahnd J. P., 1959. Modifications hépatiques liées au cycle ovarien chez deux poissons ovovivipares (*Xiphophorus helleri* et *Lebistes reticulatus*). Arch. Anat. Microsc. et Morphol. Expl. **48** (2): 231—259.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
4/XII 1968

K. LAUGASTE

LATIKA MAKSA SUHTELISE KAALU NING GLÜKOGEENI- JA RASVASISALDUSE SESOONNE DÜNAAMIKA

Resüme

Uuriti Võrtsjärvest püütud 296 latikat ja tehti kindlaks, et maksaindeks (maks kaal %des kala sisusteta kaalust) ja glükogeeni- ning rasvasisaldus latika maksas erinevad eri kuudel tublisti. Rasvasisaldus on kõige suurem suvel (juulis, augustis), glükogeenisaldus ja maksaindeks aga talvel (novembrist märtsini). Sugudevahelised erinevused olid väikesed, märgatavamad ainult maksaindeksi osas, ning suurenesid augustist aprillini paralleelselt erinevuste suurenemisega gonaadide kaalus.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Zooloogia ja Botaanika Instituut

Saabus toimetusse
4. XII 1968

K. LAUGASTE

SEASONAL DYNAMICS OF THE RELATIVE WEIGHT,
GLYCOGEN AND FAT CONTENT OF BREAM LIVER

Summary

In the course of 19 months, from April, 1966 to October, 1967, an analysis was carried out of 296 bream of an age of 5–17 years, and average length of 301 mm, caught in Lake Võrtsjärv. Of the lot, 88 were male, 117 female and 91 juvenile fish. They were analysed once a month at least, more frequently — during the period of spawning, and more rarely — in winter. The relative weight of the liver (further on — liver index) was calculated in per cent of the weight of the fish, without internal organs. The glycogen and fat content was evaluated visually, from histological preparations, according to a 5-mark scale. For evaluating the amount of glycogen, the material was fixed in Rossman's fixator, and embedded in paraffin, and 5 μ m-thick slices were stained by the PAS reaction. For staining the fat, sudan black B, dissolved either in propylene-glycol or in 70 per cent spirit was applied after the preliminary fixation of the material in the Baker's fixator.

Both the liver index and the content of fat and glycogen are subject to considerable seasonal changes. The liver index fluctuated within the limits of 0.49–4.02 per cent, the average being 1.74 per cent. The largest liver index was in April: in females — 2.41 per cent, and males — 1.95 per cent (the average of sexually mature fish — 2.20 per cent).

The glycogen content, too, was highest in April, being somewhat greater in male bream. During that period, there were seldom any lipids in liver cells. Further on, the changes in the liver index and in the glycogen content proceed parallelly (correlation coefficient +0.70), and the changes in the fat content — in a reverse proportion to the former (correlation coefficients —0.50 and —0.59, respectively).

The decrease of the liver index and glycogen content begins in May and proceeds parallelly in the sexually mature and immature fish, without seeming to be entirely connected with spawning. Thus, already before spawning, some fish were found to have a low liver index, and in others the liver index was considerable during some time after spawning, as well. The same can be stated in respect to the glycogen content.

The liver index and the glycogen content are at their lowest in August, the liver index of the female fish being 1.26 per cent, that of the male — 1.14 per cent, and of the index of the sexually immature fish — 1.21 per cent.

The fat content begins increasing in May, attaining its maximum in August. The fat-drops fill a large part of the cell, being particularly densely concentrated round the nucleus. We did not succeed in stating any sexual differences in respect to the fat content.

In the period from September to November, the changes in the liver proceed in a reversed order. The liver index increases, growing in November to 2.0–2.2 per cent. The glycogen content increases as well, whereas the fat content decreases at a rapid rate.

The sexual differences in the liver index (Fig. 1) become apparent in August, and increase parallelly with the growth of the differences in the weight of the gonads, up to the spawning period. In June and July, however, the sexual differences in the liver index are practically missing.

We may consider the temperature of the water to be a probable stimulator and regulator of the above-mentioned changes, since it is in good correlation with all the indexes, the correlation with the fat content being positive (correlation coefficient +0.72), and the correlation with the glycogen content and liver index — negative (correlation coefficients —0.70 and —0.54, respectively). The changes in the liver of the sexually mature and immature fish proceed parallelly, as well.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Zoology and Botany

Received
Dec. 4, 1968