

БИОЛОГИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.5

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ МЕЗОНЕФРОСА
ОБЫКНОВЕННОЙ ЩУКИ *ESOX LUCIUS*

© 2017 г. Е.А. Флёрова

Ярославская государственная сельскохозяйственная академия, 150042

E-mail:katarinum@mail.ru

Поступила в редакцию 30.09.2016 г.

Получены данные о структуре тканей и ультраструктуре клеток мезонефроса щуки *Esox lucius*. Показано сходство структуры тканей, образующих нефрон и интерстиций почки, а также сходство ультраструктуры агранулоцитов, эозинофилов, хлоридных клеток с подобными структурными элементами пресноводных костистых рыб. Отличия выявлены в развитии лимфомиелоидной ткани туловищной почки, в ультраструктуре гранул нейтрофилов и в клетках с радиально расположенными везикулами. Впервые в нефронах щуки обнаружен шеечный отдел канальцев.

Ключевые слова: щука *Esox lucius*, мезонефрос, структура тканей, ультраструктура клеток.

ВВЕДЕНИЕ

Одной из задач современного рыбоводства является изучение биологических особенностей хозяйственно-полезных видов рыб для дальнейшего использования полученных знаний в определении функционального состояния особей при возникающих патологиях (Власов, 2010). Решение этой задачи не представляется возможным без всестороннего изучения структуры органов, тканей и особенно клеток.

Почки рыб наряду с печенью и жабрами являются индикаторами функционального состояния организма, так как они незаменимы в процессе поддержания стабильной внутренней среды, включающей водно-солевой обмен, выведение продуктов обмена веществ, формирование иммунитета, реализацию кроветворной функции, гормональную регуляцию организма (Наточин, 1976; Микряков и др., 2001; Держинский, 2005; Яржомбек, 2007). Поэтому большое внимание широкого круга исследователей посвящено описанию анатомии почек и морфологии их структурных элементов, изученных на светомикроскопическом уровне, вместе с тем мно-

гие вопросы, касающиеся видовых особенностей структуры тканей и ультраструктуры клеток почек рыб, практически не исследованы. Встречаются отдельные работы, которые описывают ультраструктуру лейкоцитов — клеток, отвечающих за неспецифическую защиту организма, палочковых клеток, клеток с радиально расположенными везикулами, а также эпителиоцитов проксимального и дистального отделов нефрона (Винниченко, 1980; Maksimovich et al., 2000; Manera, Dezfuli, 2004; Корниенко, 2008; Флёрова, 2012; Флёрова, Балабанова, 2013). К сожалению, работы, посвященные изучению клеточной организации почек костистых рыб, до сих пор фрагментарны.

Одним из видов, относящихся к уникальной группе костистых рыб, объединенных в отряд лососеобразные, является щука. Ее относят к объектам рыбного промысла и довольно широко разводят в прудовых хозяйствах. Например, во Франции из общей площади прудов в 100 тыс. га более чем 50 тыс. отданы под разведение щуки (Атлас..., 2002).

Цель настоящей работы — комплексное исследование строения мезонеф-

роса щуки. Реализация поставленной задачи имеет как теоретическое, так и практическое значение. В теоретическом аспекте полученные данные станут важной составляющей сравнительно-эволюционных представлений о структуре почек низших позвоночных. В практическом плане результаты могут быть использованы как при проведении мониторинга водных объектов, так и для оценки ихтиопатологического состояния рыб, выращенных в условиях аквакультуры.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Щук отлавливали сетями в летне-осенний период на станции Марьино в 40 км от истока реки Ильдь, Ярославская обл. (рис. 1). Этот участок наиболее удален от источника зоогенного загрязнения реки (свинофермы), характеризуется относительно высокой проточностью воды (насыщение воды кислородом от 74,0 до 87,7%), глубинами от 0,3 до 0,8 м и отсутствием влияния зарегулирования как со стороны бобров, так и водохранилища. По гидрохимическим характеристикам эта станция является чистой

(Отюкова, 2009). После проведения биоанализа у рыб из срединной части обеих долей почки иссекали кусочки и помещали их в пробирки с фиксирующим раствором (2,5%-ный глютаральдегид на 0,1 М фосфатном буфере). Всего было отобрано 13 проб от 13 особей длиной $39,81 \pm 1,21$ см, массой $490,20 \pm 45,21$ г. Далее пробы обрабатывали по стандартной для световой и электронной микроскопии методике (Миронов и др., 1994).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ полутонких срезов показал (рис. 2), что туловищная почка щуки состоит из ретикуло-лимфомиелоидной ткани, которая окружает нефроны и сосуды. На светомикроскопическом уровне в интерстиции почки различимы эритроциты и лейкоциты, идентификация последних затруднена (рис. 2, а). Доля ретикуло-лимфомиелоидной ткани от общей площади среза составляет $56,18 \pm 3,90\%$. Следует отметить, что эта ткань у щуки менее развита по сравнению со многими представителями отрядов карпообразные и окунеобразные (Флёрова, 2012).



Рис. 1. Карта-схема участка реки Ильдь; (•) — станция отбора проб.

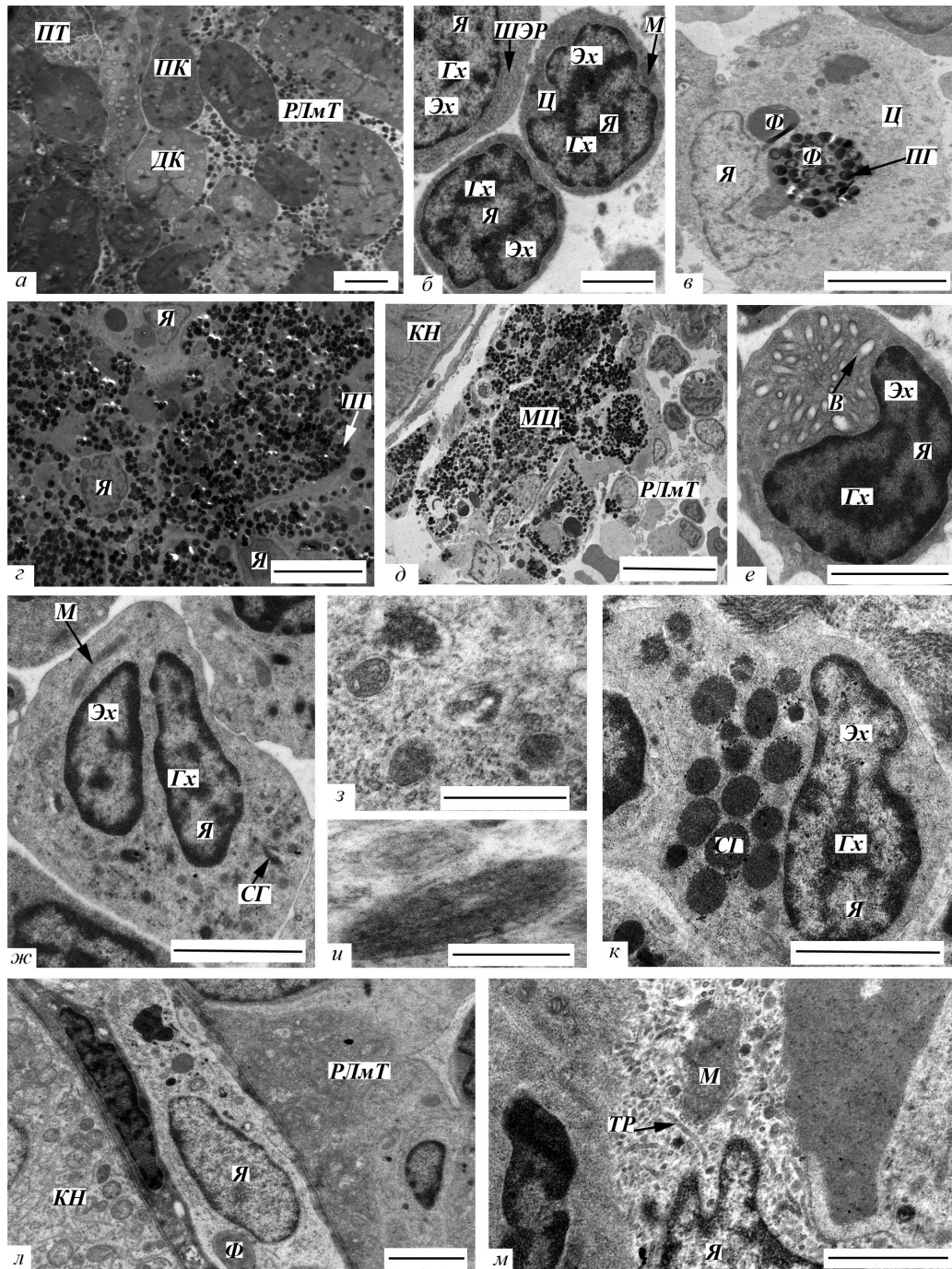


Рис. 2. Структура элементов, образующих мезонефрос обыкновенной щуки: *а* — ткани мезонефроса, *б* — лимфоциты и плазматическая клетка, *в* — макрофаг, *г* — макрофагальный центр, *д* — локализация макрофагального центра в мезонефросе, *е* — клетка с радиально расположенными везикулами, *ж* — нейтрофил; *з*, *и* — специфические гранулы нейтрофила, *к* — эозинофил, *л* — локализация хлоридной клетки, *м* — цитоплазма хлоридной клетки. *В* — везикулы, *Гх* — гетерохроматин, *ДК* — дистальный отдел канальца, *КН* — каналец нефрона, *М* — митохондрия, *МЦ* — макрофагальный центр, *ПГ* — пигментные гранулы, *ПК* — проксимальный отдел канальца, *ПТ* — почечное тельце, *РЛмТ* — ретикуло-лимфомиелоидная ткань, *СГ* — специфические гранулы, *ТР* — тубулярный ретикулум, *Ц* — цитоплазма, *ШЭР* — шероховатый эндоплазматический ретикулум, *Ф* — фагосома, *Эх* — эухроматин, *Я* — ядро. Масштаб: *а*, *д* — 10; *б*, *е*, *ж*, *к*, *л*, *м* — 2; *в*, *г* — 5, *з* — 0,5; *и* — 0,2 мкм.

На срезе хорошо различимы отделы нефрона. Начальный отдел — Боуменова капсула — состоит из однослойного плоского эпителия, окруженного ярко окрашенной базальной мембраной, в капсуле виден клубочек капилляров. Вместе эти структуры образуют почечное тельце, средний размер которого составляет $54,89 \pm 10,82$ мкм. Следом за почечным тельцем следует извитой каналец, разделенный на проксимальный и дистальный отделы. На поперечных срезах проксимального отдела канальцев диаметром $51,95 \pm 1,65$ мкм обнаруживается щеточная каемка. Проксимальный отдел канальцев образован эпителиальными клетками, которые объединены между собой интенсивно окрашенной базальной мембраной. В каждой эпителиальной клетке обнаруживаются овальное или округлое интенсивно окрашенное ядро и вытянутые митохондрии, которые сконцентрированы на базальной стороне клеток. Дистальный отдел канальцев ($55,95 \pm 1,90$ мкм) также образован эпителиальными клетками, соединенными базальной мембраной, в базальной части клеток можно обнаружить темно-синие овальные и округлые ядра и крупные митохондрии.

Электронно-микроскопические исследования показали, что в норме интерстиций мезонефроса щуки содержит следующие типы лейкоцитов: лимфоциты, плазматические клетки, макрофаги, нейтрофилы и эозинофилы, хлоридные клетки, а также клетки с радиально расположенными везикулами.

Лимфоциты — клетки наименьших размеров по сравнению с другими лейкоцитами (табл. 1). Размеры данного типа клеток у щуки соответствуют таковым, описанным для пресноводных костистых рыб (Балабанова, 1997; Флёрова, 2012). У щуки они имеют округлую форму, основную их часть занимает ядро тоже округлой формы, содержащее большое количество гетерохроматина. Электронно-плотный гетерохроматин расположен в центре ядра и широкой каймой вдоль ядерной мембраны. Цитоплазма клетки гомотогенная, содержит митохондрии и большое количество свободных рибосом (рис. 2, б).

Плазматические клетки крупнее лимфоцитов (табл. 1), имеют округлую форму с ацентрично расположенным ядром и небольшим количеством гетерохроматина, концентрирующимся преимущественно каймой по внутренней стороне ядерной мембраны. Цитоплазма содержит несколько крупных митохондрий и хорошо развитый шероховатый эндоплазматический ретикулум; морфологически это характеризуется более широким просветом цистерн этого органоида по сравнению с другими типами лейкоцитов, а также обнаружением его по всему срезу клеток (рис. 2, в).

Макрофаги — самые крупные клетки из всех описанных лейкоцитов (табл. 1). Ядро большинства клеток располагается на периферии, редко — в центре. Гетерохроматин сконцентрирован в основном вдоль ядерной мембраны, с перерывом на ядерные поры. Цитоплазма содержит митохондрии, редкие канальцы шероховатого эндоплазматического ретикулума, крупные фагосомы (табл. 1; рис. 2, в). Кроме того, в интерстиции органа обнаружены макрофагальные центры, которые представляют собой заключенные в общую оболочку агрегаты плотно упакованных макрофагов с электронно-плотными пигментными включениями (рис. 2, г).

Нейтрофилы. Клетки нейтрофильного гранулоцита округлой формы. В периферической части нейтрофилов находится крупное ядро, форма которого может варьировать от палочковидной до сегментовидной. Глыбчатый гетерохроматин занимает как центральную часть ядра, так и располагается вдоль ядерной мембраны, между ядерными порами. Цитоплазма гетерогенная, зернистая, в ней обнаруживаются митохондрии, короткие канальцы шероховатого эндоплазматического ретикулума, в некоторых клетках хорошо различим комплекс Гольджи, располагающийся в околоядерном пространстве (рис. 2, ж). Характерным признаком нейтрофилов являются специфические гранулы фибриллярной структуры, заполняющие цитоплазму, которые условно можно разделить на три группы. Для внутреннего строе-

Таблица 1. Размеры лейкоцитов и субклеточных структур туловищной почки щуки, мкм

Показатель	Тип клетки				
	лимфоцит	плазматическая	макрофаг	нейтрофил	эозинофил
Клетка	$4,10 \pm 0,22 \times 3,39 \pm 0,18$	$6,30 \pm 0,30 \times 4,51 \pm 0,16$	$8,78 \pm 0,68 \times 5,98 \pm 0,44$	$7,42 \pm 0,98 \times 4,41 \pm 0,38$	$6,29 \pm 0,73 \times 4,99 \pm 0,82$
Ядро	$2,74 \pm 0,25 \times 2,28 \pm 0,18$	$3,58 \pm 0,08 \times 2,55 \pm 0,16$	$4,15 \pm 0,26 \times 2,47 \pm 0,12$	$4,31 \pm 0,39 \times 2,20 \pm 0,36$	$3,60 \pm 0,41 \times 2,03 \pm 0,34$
Фагосомы	—	—	$1,61 \pm 0,12 \times 1,23 \pm 0,09$	—	—
Число фагосом на срезе клетки	—	—	$11,8 \pm 0,89$	—	—
Специфические гранулы	—	—	—	$0,36 \pm 0,02 \times 0,23 \pm 0,01$	$0,70 \pm 0,04 \times 0,58 \pm 0,03$
Число гранул на срезе клетки	—	—	—	$5,55 \pm 0,51$	$17,00 \pm 0,70$

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3: « — » — нет данных.

ния гранул первой группы характерны равномерно распределенные, электронно-плотные фибриллы, расположенные вдоль гранулы (рис. 2, и). Ко второй группе отнесены гранулы с более светлой центральной частью и темными фибриллярными краями (рис. 2, з). К третьей группе принадлежат гранулы с фибриллами, расположенными ближе к их центральной части (рис. 2, з). Следует отметить, что размеры нейтрофилов соответствуют таковым ранее исследованных лососеобразных, многих видов карпообразных, пресноводных и морских окунеобразных (табл. 1) (Флёрова, Балабанова, 2013). Число гранул на срезе клеток мезонефроса щуки меньше по сравнению с этим показателем у нейтрофилов пронефроса лососеобразных и мезонефроса карпообразных и окунеобразных видов (табл. 1) (Флёрова, 2012; Флёрова, Балабанова, 2013).

Эозинофилы. Эозинофильные гранулоциты исследованных видов округлой формы. Ядра в клетках располагаются эксцентрично, форма их, как и у ядер нейтрофилов, варьирует от палочковидной до сегментовидной. Глыбчатый гетерохроматин сконцентрирован как в центре, так и на периферии

ядра вдоль ядерной мембраны. Цитоплазма гетерогенная, зернистая, содержит митохондрии и специфические гранулы, имеющие однородную структуру (рис. 2, к). Размеры эозинофилов уступают таковым пронефроса многих видов лососеобразных и мезонефроса карпообразных и соответствуют размерам мезонефроса окунеобразных видов (табл. 1) (Флёрова, 2012; Флёрова, Балабанова, 2013). Размеры гранул эозинофилов щуки по сравнению с другими лососеобразными практически не отличаются (табл. 1). Размеры и количество гранул в эозинофилах щуки в целом соответствуют этим показателям для эозинофилов пронефроса лососеобразных, мезонефроса карпообразных и окунеобразных (табл. 1) (Флёрова, 2012; Флёрова, Балабанова, 2013).

Клетки с радиально расположенными везикулами — это клетки, по размерам схожие с лимфоцитами (табл. 2). Они округлой формы, ядро в них расположено эксцентрично и содержит большое количество гетерохроматина. Цитоплазма содержит митохондрии и рибосомы. В апикальной части клеток локализованы удлинённые, радиально расположенные везикулы. У щуки везикулы

Таблица 2. Размеры хлоридных клеток, клеток с радиально расположенными везикулами и их субклеточных структур в туловищной почке щуки, мкм

Показатель	Клетка	
	с радиально расположенными везикулами	хлоридная
Клетка	$4,74 \pm 0,67 \times 3,31 \pm 0,54$	$13,03 \pm 0,96 \times 4,50 \pm 0,19$
Ядро	$2,77 \pm 1,00 \times 2,42 \pm 0,23$	$4,06 \pm 0,34 \times 2,94 \pm 0,86$
Везикулы	$0,21 \pm 0,01$	—
Число везикул на срезе клетки	$20,00 \pm 0,71$	—
Митохондрии	—	$0,45 \pm 0,05$
Число митохондрий на срезе клетки	—	$12,00 \pm 1,87$

электронно-прозрачные (рис. 2, е). По размерам везикулы щуки уступают этим структурам ранее исследованных карповых рыб. Число везикул на срезах клеток превосходит данный показатель у этих клеток многих видов отрядов карпообразные и окунеобразные (табл. 2) (Флёрова, 2012).

Хлоридные клетки. В мезонефросе щуки обнаружены клетки, имеющие сходную структуру с ионтранспортирующими клетками жаберного эпителия костистых рыб (Матей, 1996; Carmona et al., 2004; Kaneko, Katoh, 2004; Корниенко, 2008). Хлоридные клетки интерстиция щуки — это длинные и узкие клетки, которые локализуются как диффузно в паренхиме органа, так и окружают каналцы нефрона мезонефроса (табл. 2; рис. 2, л). Округлое ядро клеток располагается ближе к периферии клетки, гетерохроматина мало, большая его часть сконцентрирована по периферии ядерной мембраны с перерывом на ядерные поры (рис. 2, л, м). Цитоплазма светлая, содержит митохондрии, отдельные цистерны шероховатого эндоплазматического ретикулума, тубулярный ретикулум и везикулы, последние две структуры образуют тубуло-везикулярную систему (рис. 2, м), которая в отличие от клеток жабр пресноводных рыб развита слабо (Матей, 1996).

Основные отделы нефрона (рис. 3). Стенка нефрона состоит из однослойного

эпителия, клетки в разных отделах нефрона различаются размерами и особенностями структурной организации.

Нефрон щуки представлен Боуеновой капсулой, которая состоит из двух слоев: наружного и внутреннего. Между слоями имеется полость, куда из просвета кровеносных капилляров поступает клубочковый фильтрат. Внутренний слой капсулы образован подоцитами, которые располагаются на наружной поверхности капилляров клубочка (рис. 3, а).

В подоцитах Боуеновой капсулы выделяют две части: тело и ножки клетки. Тело подоцита имеет овальную форму, в нем располагается крупное ядро, занимающее почти всю клетку. Большая часть глыбок гетерохроматина локализуется в центре ядра, кроме того, он сконцентрирован на периферии ядра, образуя ободок вдоль ядерной мембраны. Гетерогенная цитоплазма тела подоцитов содержит митохондрии, каналцы шероховатого эндоплазматического ретикулума и отдельные нити микрофибрилл (рис. 3, б, в). Ножки подоцитов представляют собой выросты цитоплазмы, которые прикрепляются к базальной мембране с помощью клеточных контактов, в результате чего на поверхности капилляра формируется лабиринт из щелей между ножками подоцитов (рис. 3, б).

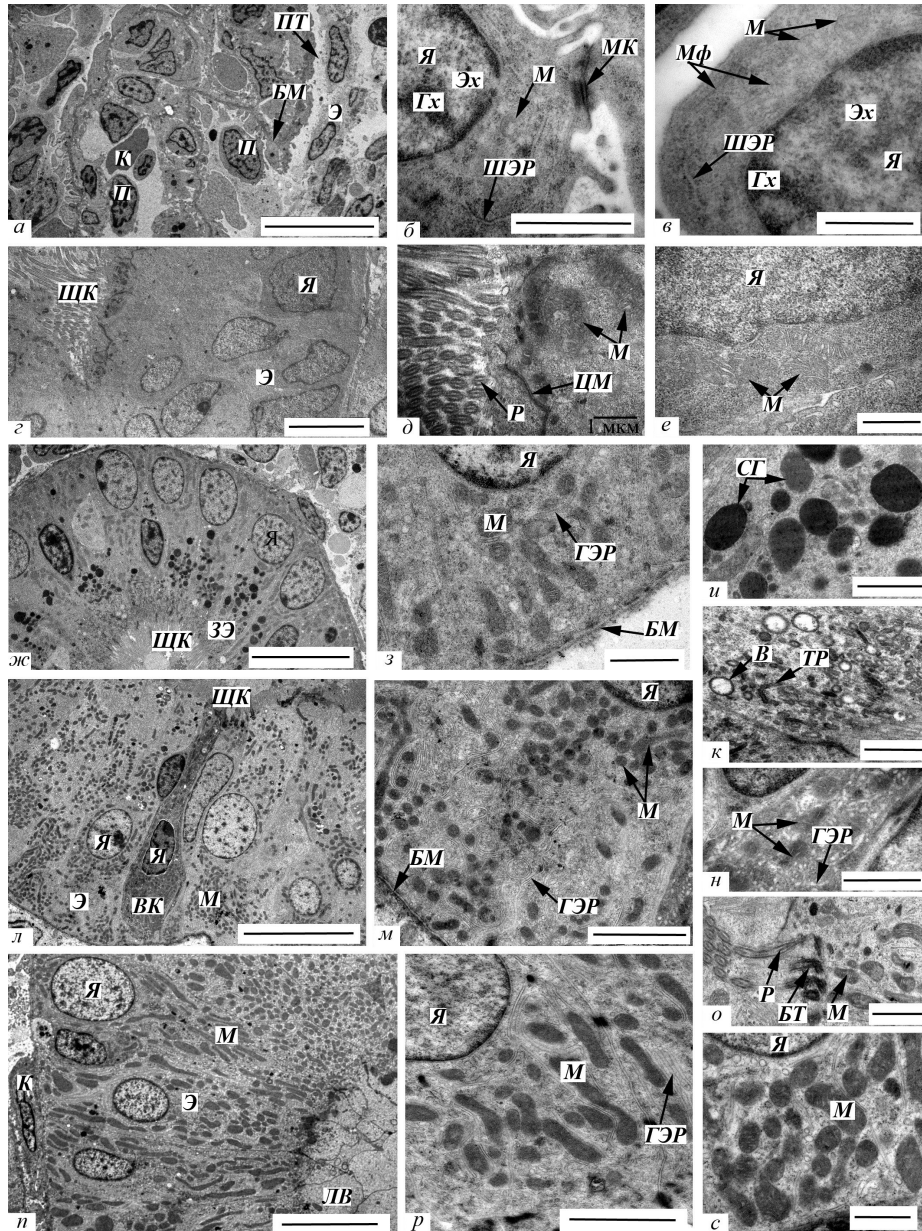


Рис. 3. Ультраструктура нефронов обыкновенной щуки: *а* — почечное тельце, *б, в* — подоцит, *г* — эпителиоциты шеечного отдела канальцев, *д* — апикальная часть, эпителиоциты шеечного отдела канальцев; *е* — эпителиоцит шеечного отдела канальцев, *ж* — эпителиоциты 1 типа проксимального отдела канальцев, *з* — базальная часть проксимального отдела канальцев, *и* — секреторные гранулы эпителиоцитов 1 типа проксимального отдела канальцев, *к* — зона эндоцитоза эпителиоцитов 1 типа проксимального отдела канальцев, *л* — эпителиоциты 2 типа проксимального отдела канальцев, *м* — базальная часть эпителиоцита 2 типа проксимального отдела канальцев, *н* — цитоплазма вставочной клетки, *о* — базальная часть вставочной клетки, *п* — эпителиоциты дистального отдела канальцев, *р* — апикальная часть эпителиоцита дистального отдела канальца, *с* — базальная часть эпителиоцита дистального отдела канальца.

БМ — базальная мембрана, *БТ* — базальное тельце, *ВК* — вставочная клетка, *ГЭР* — гладкий эндоплазматический ретикулум, *ЗЭ* — зона эндоцитоза, *К* — капилляр, *ЛВ* — лопастевидные выросты, *МК* — межклеточный контакт, *Мф* — микрофибриллы, *П* — подоцит, *ПТ* — полость тельца, *Р* — реснички, *СГ* — секреторные гранулы, *ЦМ* — цитоплазматическая мембрана, *ЩК* — щеточная каемка, *Э* — эпителиоцит; остальные обозначения см. на рис. 1. Масштаб: *а, ж, л, п* — 10; *б, д, е, з, и, к, о, с* — 1; *в* — 0,5; *г* — 5; *м, н, р* — 2 мкм.

Таблица 3. Размеры клеток и субклеточных структур нефрона щуки, мкм

Показатель	Подоциты Боуменово́й капсулы	Эпителиоциты отдела канальцев			
		шеечного	1 типа проксимального	2 типа проксимального	дистального
Клетка	$5,85 \pm 0,36 \times 3,91 \pm 0,31$	$15,70 \pm 0,31 \times 6,05 \pm 0,30$	$17,0 \pm 0,87 \times 6,49 \pm 0,34$	$9,89 \pm 0,65 \times 6,04 \pm 0,59$	$23,6 \pm 2,13 \times 15,9 \pm 0,93$
Ядро	$3,75 \pm 0,24 \times 2,87 \pm 0,36$	$4,87 \pm 0,30 \times 3,11 \pm 0,26$	$4,92 \pm 0,50 \times 3,45 \pm 0,17$	$4,24 \pm 0,27 \times 3,68 \pm 0,54$	$5,38 \pm 0,44 \times 3,45 \pm 0,43$
Митохондрии	—	$0,80 \pm 0,07 \times 0,39 \pm 0,04$	$0,42 \pm 0,05 \times 0,27 \pm 0,01$	$0,52 \pm 0,03 \times 0,27 \pm 0,02$	$1,05 \pm 0,09 \times 0,43 \pm 0,01$
Число митохондрий на срезе клетки	—	$35,2 \pm 2,85$	$17,00 \pm 2,55$	$30,20 \pm 3,62$	$25,5 \pm 1,82$
Секреторные гранулы	—	—	$0,71 \pm 0,08 \times 0,60 \pm 0,07$	—	—
Число гранул на срезе клетки	—	—	$7,75 \pm 1,28$	—	—
Зона эндоцитоза	—	—	$0,28 \pm 0,03$	$2,48 \pm 0,41$	—
Щеточная каемка	—	$4,83 \pm 0,23$	$2,61 \pm 0,23$	$1,05 \pm 0,28$	—
Микроворсинки	—	—	$0,11 \pm 0,01$	$0,11 \pm 0,01$	—
Реснички	—	$0,23 \pm 0,01$	$0,23 \pm 0,01$	$0,24 \pm 0,01$	—

Сразу за почечным тельцем обнаруживается очень короткий шеечный отдел канальцев нефрона. Эпителиальные клетки, образующие этот отдел, по размерам наиболее приближены к эпителиоцитам 1 типа проксимального канальца (табл. 3), имеют пирамидальную форму, основанием пирамиды они прикрепляются к базальной мембране.

Ядра округлой формы расположены у большинства клеток в базальной их части (рис. 3, г). Гетерохроматин нитевидный, равномерно распределен по срезу ядра (рис. 3, е). Цитоплазма содержит большое количество электронно-светлых крупных митохондрий, занимающих почти весь срез клетки (табл. 3). Большая часть этих органелл локализуется в апикальной части эпителиоцитов шеечного отдела (рис. 3, г). Характерным отличием клеток шеечного отдела канальцев является наличие самой длинной,

по сравнению с проксимальным отделом, щеточной каемки, образованной большим числом ресничек, обращенных в просвет канальца (табл. 3; рис. 3, д). Следует отметить, что ранее среди анамний шеечный отдел нефрона был описан лишь для почек речной миноги *Lampetra fluviatilis* и лягушки *Rana temporaria* (Винниченко, 1980). Видимо, сложная идентификация отдела связана с небольшой протяженностью этого участка нефрона.

Следующим участком нефрона мезонефроса щуки является проксимальный отдел канальцев. Эпителиоциты 1 типа образуют начало проксимального канальца. Это вытянутые, пирамидальной формы клетки, плотно прилегающие друг к другу; их ядра округлой формы расположены в базальной части клеток (табл. 3; рис. 3, ж). Гетерохроматина мало, большая часть его расположена вдоль ядерной мембраны между ядерными порами,

также отмечены немногочисленные его скопления в центральной части ядра. Зернистая цитоплазма содержит большое количество плотных митохондрий, многие из которых в базальной части клетки расположены вдоль продольной оси клеток (рис. 3, з). Менее упорядоченно митохондрии лежат в апикальной части эпителиоцитов. От базальной части клеток тянутся складки плазматической мембраны, которые, вероятно, затем переходят в систему канальцев гладкого эндоплазматического ретикулума (рис. 3, з). Такие складки характерны для всех типов эпителиоцитов проксимального отдела канальцев. В апикальной части клеток обнаруживаются лизосомы и крупные электронно-плотные секреторные гранулы, характерные для этого участка нефрона (табл. 3; рис. 3, и). В апикальной части клеток на границе со щеточной каемкой расположена хорошо развитая зона эндоцитоза (табл. 3), которая характеризуется наличием тубуло-везикулярной системы (рис. 3, к). Щеточная каемка, образованная этим типом эпителиоцитов, состоит из большого числа микроворсинок, обращенных в просвет канальца, среди которых встречаются отдельные пучки ресничек. Реснички являются выростами вставочных клеток, которые обнаруживаются на всем протяжении проксимального отдела канальцев (рис. 3, л). Структура вставочных клеток несколько отличается от эпителиоцитов, несущих на апикальной поверхности микроворсинки. Цитоплазма вставочных клеток более темная, зона эндоцитоза развита очень слабо, практически все ее пространство заполнено митохондриями, которые в таких клетках более электронно-плотные (рис. 3, л, н), большое количество митохондрий локализуется в непосредственной близости от погруженных в цитоплазму базальных телец ресничек (рис. 3, о). Толщина ресничек больше таковой микроворсинок (табл. 3). Следует отметить, что эпителиоциты 1 типа нефронов щуки крупнее по сравнению с клетками этого типа, обнаруженными в нефронах многих видов пресноводных карпообразных и окунеобразных рыб (Флёрова, 2012).

Эпителиоциты 2 типа — это клетки, которые по плану строения схожи с клетками 1 типа, но меньше таковых по высоте (рис. 3, л; табл. 3). Ядра эпителиоцитов 2 типа округлой формы, многие из них расположены в базальной части и только некоторые смещены к центральной части клеток. Гетерохроматина мало, большая его часть расположена вдоль ядерной мембраны, между ядерными порами. Цитоплазма менее зернистая, содержит большое количество митохондрий, имеющих менее упорядоченную локализацию по сравнению с эпителиоцитами 1 типа (рис. 3, м). Среднее число митохондрий в клетках 2 типа превышает таковое в эпителиоцитах 1 типа (табл. 3). Система канальцев гладкого эндоплазматического ретикулума развита сильнее по сравнению с эпителиоцитами 1 типа. Характерным признаком эпителиоцитов 2 типа является отсутствие в цитоплазме секреторных гранул (рис. 3, л). Зона эндоцитоза развита слабее по сравнению с клетками 1 типа (табл. 3), хотя четко просматривается наличие тубуло-везикулярной системы. Щеточная каемка менее высокая по сравнению с клетками 1 типа (табл. 3), в ее состав кроме микроворсинок также входят и реснички, являющиеся образованием вставочных клеток (рис. 3, л). Диаметр ресничек превосходит таковой микроворсинок (табл. 3). Ультраструктура вставочных клеток, расположенных между эпителиоцитами 2 типа, соответствует таковой, описанной выше (рис. 3, л, н, о). Размеры эпителиоцитов 2 типа нефронов щуки в целом соответствуют таковым эпителиоцитов 2 типа нефронов многих видов пресноводных карпообразных и окунеобразных рыб (Флёрова, 2012).

Дистальный канал формируют длинные клетки пирамидальной формы (табл. 3). Ядра большинства клеток смещены к базальной части, иногда занимают центральное положение. Гетерохроматин сконцентрирован как на периферии ядра между ядерными порами, так и диффузно по всей поверхности (рис. 3, п). Для цитоплазмы характерно наличие хорошо развитого гладкого

эндоплазматического ретикулума, большого количества крупных митохондрий, расположенных по всей длине строго вдоль продольной оси клетки (рис. 3, п, р, с). В эпителиоцитах дистального канальца митохондрии крупнее по сравнению с органеллами в клетках проксимального канальца (табл. 3). В цитоплазме встречаются везикулы, гладкий эндоплазматический ретикулум, большая часть которого локализуется в базальной части клеток, и отдельные цистерны шероховатого эндоплазматического ретикулума. Апикальная часть клеток образует лопастевидные цитоплазматические выросты, обращенные в просвет канальца (рис. 3, п, р). Эпителиоциты, формирующие дистальные канальцы нефронов щуки, крупнее по сравнению с клетками этого типа нефронов многих видов пресноводных карпообразных и окунеобразных рыб (Флёрова, 2012).

Полученные результаты по структуре тканей и ультраструктуре клеток почек щуки, а также анализ литературных данных позволяют утверждать, что мезонефрос щуки имеет единый с пресноводными костистыми рыбами план строения (Винниченко, 1980; Maksimovich et al., 2000; Держинский, 2005; Корниенко, 2008; Флёрова, 2012). В состав мезонефроса щуки, как и других костистых рыб, входят обязательные компоненты: лимфоиелоидная ткань, образующая интерстиций почки, нефроны и сосуды. Лимфоиелоидная ткань образована лимфоцитами, плазматическими клетками, макрофагами, которые могут образовывать макрофагальные центры, нейтрофилами и эозинофилами. Кроме того, в интерстиции мезонефроса встречаются клетки с радиально расположенными везикулами и хлоридные клетки, преимущественно локализирующиеся около канальцев нефронов. В состав нефронов входит почечное тельце, проксимальный и дистальный отделы канальца, которые также построены по единому с другими видами пресноводных костистых рыб принципу, незначительно отличаясь лишь размерами (Винниченко, 1980; Maksimovich et al., 2000; Держинский, 2005; Корниенко,

2008; Флёрова, 2012). Лимфоциты, плазматические клетки, макрофаги, эозинофилы и хлоридные клетки не имеют каких-либо видовых особенностей в тонком строении по сравнению с ранее исследованными лейкоцитами осетрообразных, а также пресноводных лососеобразных и карпообразных рыб (Балабанова, 1997, 2009; Флёрова, 2012).

Вместе с тем анализ полученных результатов однозначно свидетельствует об особенностях структуры тканей и ультраструктуры некоторых типов клеток мезонефроса щуки. Обнаружено, что лимфоиелоидная ткань щуки — представителя лососеобразных — менее развита по сравнению с тканями других видов, например карпообразных и окунеобразных рыб (Флёрова, 2012). Ранее было показано, что в почках осетровых рыб лимфоиелоидная ткань менее развита по сравнению с костистыми (Грушко, 2010). Таким образом, выявленное нами различие, вероятно, можно объяснить тем, что строение и функция почек у щуки обусловлены своеобразием филогенетического развития, а именно: в почечно-селезеночном типе кроветворения в процессе эволюции в ряду осетровых → костистые (лососевые, карповые) происходит постепенное перераспределение функции кроветворения от селезенки к почкам, что в свою очередь ведет к изменению анатомических структур изучаемого нами органа.

Кроме того, в результате исследования выявлены нейтрофилы, отличающиеся ультраструктурой вторичных гранул от нейтрофилов пресноводных карпообразных рыб, а также клетки с радиально расположенными везикулами, которые отличаются отсутствием фибриллярной структуры везикул по сравнению с карпообразными (Ferguson, 1976; Флёрова, 2012; Флёрова, Балабанова, 2013). Этот факт указывает на разнообразие тонкой структуры нейтрофильных гранулоцитов и клеток с радиально расположенными везикулами у различных систематических групп рыб.

Наличие шеечного отдела нефрона щуки, который ранее был описан лишь для почек речной миноги и лягушки *R. temporaria*, а также отсутствие эпителиоцитов, об-

разующих промежуточный отдел канальцев, который ранее был описан для нефронов речной миноги, горбуши, синца и судака (Винниченко, 1980; Флёрова, 2012), указывает на узкую специализацию этих клеток и их сложную дифференцировку в связи с небольшой протяженностью в нефроне.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ «Морфофункциональная организация мезонефроса лососеобразных» №16-04-00650.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас пресноводных рыб России. Т. 1 / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2002. 379 с.

Балабанова Л.В. Ультраструктура иммунокомпетентных клеток почек рыб сем. Cyprinidae // Биология внутр. вод. 1997. № 2. С. 65–69.

Балабанова Л.В. Ультраструктура иммунокомпетентных клеток некоторых видов осетровых рыб // Рыбоводство и рыб. хоз-во. 2009. №1–2. С. 59–60.

Винниченко Л.Н. Сравнительная ультраструктура нефрона. Л.: Наука, 1980. 136 с.

Власов В.А. Рыбоводство. СПб.: Лань, 2010. 352 с.

Грушко М.П. Клеточный состав кроветворных органов половозрелых самок представителей класса рыб, земноводных и пресмыкающихся: Автореф. ... дис. докт. биол. наук. Астрахань: АГТУ, 2010. 44 с.

Дзержинский Ф.Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных. М.: Аспект Пресс, 2005. 304 с.

Корниенко М.С. Структурно-функциональная характеристика ионоцитов жабр и почки некоторых видов рыб при изменении солености окружающей среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, 2008. 24 с.

Матей В.Е. Жабры пресноводных костистых рыб: морфофункциональная организация, адаптация, эволюция. СПб.: Наука, 1996. 204 с.

Микряков В.Р., Балабанова Л.В., Заботкина Е.А. и др. Реакция иммунной системы рыб на загрязнение воды токсикантами и закисление среды. М.: Наука, 2001. 126 с.

Миронов А.А., Комиссарчик Я.Ю., Миронов В.А. Методы электронной микроскопии в биологии и медицине. СПб.: Наука, 1994. 400 с.

Наточин Ю.В. Ионрегулирующая функция почки. Л.: Наука, 1976. 268 с.

Отюкова Н.Г. Некоторые аспекты гидрохимического режима малой реки в условиях зоогенного нарушения // Вод. ресурсы. 2009. Т. 36. №5. С. 1–6.

Флёрова Е.А. Клеточная организация почек костистых рыб (на примере отрядов Cypriniformes и Perciformes). Ярославль: ЯрославГСХА, 2012. 140 с.

Флёрова Е.А. Балабанова Л.В. Ультраструктура гранулоцитов костистых рыб (отр. Salmoniformes, Cypriniformes, Perciformes) // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 2013. Т.49. № 2. С. 162–171.

Яржомбек А.А. Физиология рыб. М.: Котлас, 2007. 160 с.

Carmona R., Garcia-Gallego M., Sanz A. et al. Chloride cells and pavement cells in gill epithelia of *Acipenser naccarii*: ultrastructural modifications in seawater-acclimated specimens // J. Fish Biol. 2004. V. 64. № 2. P. 553–566.

Ferguson H.W. The ultrastructure of plaice (*Pleuronectes platessa*) leucocytes // Ibid. 1976. V. 8. № 2. P. 139–142.

Kaneko T., Katoh F. Functional morphology of chloride cells in killifish *Fundulus heteroclitus*, a euryhaline teleost with seawater preference // Fish. Sci. 2004. V. 70. P. 723–733.

Maksimovich A.A., Serkov V.M., Zagal'skaya E.O., Kudra A.A. Morphological bases for evolution of functions // J. Evol. Biochem. Physiol. 2000. V.36. № 3. P. 334–345.

Manera M., Dezfuli B.S. Rodlet cells in teleosts: a new insight their nature and functions // J. Fish Biol. 2004. V. 65. P. 597–619.

**FEATURES OF MESONEPHROS STRUCTURES
COMMON PIKE *ESOX LUCIUS***

© 2017 г. Е.А. Флерова

Yaroslavl State Agricultural Academy, 150042

Data on the structure of tissues and cell the ultrastructure of mesonephros pike *Esox lucius* were received. Similarity of tissues structure that form the nephron and renal interstitium and ultrastructure agranulocytes, eosinophils, chloride cells with freshwater bony fishes have been shown. The differences in the development of hematopoietic tissue, of the total area of tissue of the body, the ultrastructure of neutrophils granules and cells with radial vesicles. Nephron cervical department was found.

Keywords: pike *Esox lucius*, mesonephros, tissue structure, cell ultrastructure.