

УДК 597.2/.5 597.55

АРХИТЕКТОНИКА МЕЗОНЕФРОСА СЕНЕГАЛЬСКОГО МНОГОПЁРА (*POLYPTERUS SENEGALUS* (CUVIER 1829), POLYPTERIFORMES)

© 2023 г. Е. Г. Евдокимов^{а, *}, Е. А. Флёрова^{а, *}

^аФедеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования
“Ярославский государственный университет имени П.Г. Демидова”, Ярославль, 150003 Россия

*e-mail: skrad200052@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.07.2023 г.

После доработки 30.07.2023 г.

Принята к публикации 13.08.2023 г.

Методом послойных серийных гистологических срезов впервые проведена реконструкция мезонефроса *P. senegalus*. Показано, что распределение структур нефрона и кроветворной ткани органа сходно с распределением данных структур у лучепёрых рыб. Наибольшая доля кроветворной ткани локализована на краниально-вентральном полюсе органа. Наибольшее количество почечных телец, которые имеют наименьшую площадь поверхности и которые наиболее удалены один от другого, обнаружено в каудальной части мезонефроса. Такое расположение структурных единиц почки в совокупности с особенностями васкуляризации органа (положение экстраорганных и множественное ветвление внутриорганных сосудов) позволяет создать достаточное артериальное давление для эффективного выделения первичной мочи, что приближает почку *P. senegalus* к мезонефросу земноводных. Данные признаки эволюционно закрепились в базальных группах лучепёрых рыб и сохранились в процессе эволюционного развития, проявляясь у эволюционно молодых видов данной группы.

Ключевые слова: микроанатомия, почечные капсулы, эволюция

DOI: 10.31857/S004451342312005X, **EDN:** GRIKIM

Polypterus senegalus (Cuvier 1829) относится к группе амфибиоподобных рыб, использующих наземную локомоцию на определенных стадиях жизненного цикла (Standen et al., 2016). *P. senegalus* представляет значительный филогенетический интерес, т.к. имеет уникальное положение в эволюционном древе костистых рыб, представляя единственную базальную кладу лучепёрых рыб (Standen et al., 2016; Betancur et al., 2017; Lutek et al., 2022). Поэтому можно предполагать, что данная группа животных имеет анцестральные признаки, сохранившиеся у эволюционно более молодых форм, и конвергентно приобретает черты строения, характерные для земноводных (Near et al., 2012). Изучение многопёров дает уникальную возможность дополнить данные о разделении выделительной и гемопоэтической функций (Björge, Koppang, 2022).

Почки лучепёрых рыб имеют форму ленты и простираются вдоль всего тела до анального плавника, располагаясь на дорсальной стенке брюшной полости (Держинский, 2005). Реконструкция мезонефроса более трудоемкая процедура по сравнению с реконструкцией органов брюшной полости рыб, поэтому исследования, посвященные описанию архитектуры мезонефроса рыб,

единичны. В настоящее время построены модели для двоякодышащего темного протоптера (*Protopterus dolli* (Boulenger 1900)) и белого амура (*Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes 1844)) – представителя Neopterygii (Ojeda et al., 2006; Mokhtar, 2021).

Данное исследование является продолжением цикла работ по изучению микроанатомии и ультраструктуры мезонефроса примитивных рыб, к которым относится *P. senegalus*. Ранее изучены микроанатомия медиальной части мезонефроса, ультраструктура нефрона и клеток интерстиция почек *P. senegalus* (Flerova, Evdokimov, 2022).

Данные по архитектонике мезонефроса *P. senegalus* значительно дополняют сравнительно-анатомические эволюционные ряды, описывающие изменения устройства почки в ходе перехода многоклеточных первичноводных животных к наземному образу жизни. Полученные результаты позволят расширить понимание физиологических особенностей и филогенетического положения изучаемого вида. В практическом аспекте изучение архитектуры почки позволит расширить данные, используемые в эволюционной ме-

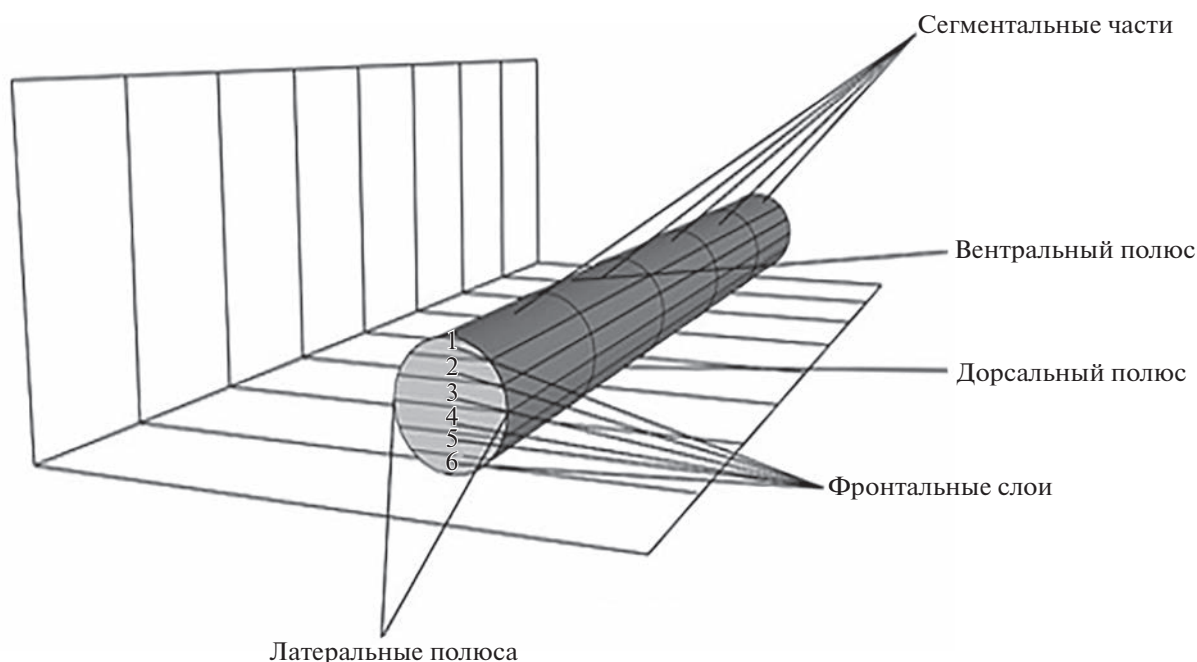


Рис. 1. Схема разделения мезонефроса на сегментальные части и фронтальные слои. Номера фронтальных слоев соответствуют номерам в табл. 1.

дицине при изучении нефропатологий (Chevalier, 2017).

Цель работы — изучение особенностей архитектоники мезонефроса *Polypterus senegalus* (Cuvier 1829) (Polypteridae, Polypteriformes, Actinopterygii).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Отбор проб. В работе использовали выборку из трех половозрелых диплоидных самок *Polypterus senegalus* Cuvier 1829, в возрасте 2+.

Исследованные особи (общая длина (TL): 13.02 ± 1.29 см ($\bar{x} \pm std$), масса (TM): 13.78 ± 0.61 г ($\bar{x} \pm std$)) были приобретены у специалистов по разведению многопёра. В Россию рыбу доставляли из республики Нигер. Транспортировка осуществлялась в специальных контейнерах с принудительной аэрацией, температура воды составляла $23 \pm 0.5^\circ\text{C}$.

Получение серийных срезов. Рыбы проходили акклимацию в аэрируемых, проточных стационарных аквариумах, объемом 200 л, с температурой воды $23 \pm 0.5^\circ\text{C}$. Ежедневное кормление проводили крупным мотылем (ООО “Любимчик”, Россия).

Перед разрушением мозга каждой особи вводили анестетик — бензокаин (Merck Life Science LLC, Германия). После чего проводили измерение длины и массы тела. Далее рассекали дор-

сальную поверхность тела рыб и иссекали мезонефрос.

Образцы фиксировали в 2.5% глутаральдегиде в 0.1 М фосфатном буфере (Servicebio Technology, Ltd, Китай). Далее для дегидратации проводили пробы через серию спиртов (АО “ЭКОС-1”, Россия). Дегидратированные пробы помещали в ксиол (АО “ЭКОС-1”, Россия), а впоследствии в парафин (ГК “Биовитрум”, Россия) в соответствии со стандартной методологией (Тимакова и др., 2014).

Для реконструкции орган разделен на 5 сегментальных частей (I, II — краниальные; III — медиальная; IV, V — каудальные), нумерация частей начинается от участка мезонефроса, расположенного у жаберных дуг (краниальная часть), и заканчивается участком мезонефроса, расположенным в каудальной части тела. Такое разделение почки позволило эффективно описывать “горизонтальное (кранио-каудальное) количественное распределение” описываемых структур (рис. 1).

Тонкие срезы (7 нм) изготовлены с помощью микротомы Slide 2003 PFM medical (PFM Medical, Германия). Серийные срезы сегментальных частей выполнены во фронтальной плоскости. Всего было получено 526 срезов для каждого отобранного органа. Срезы размещены на предметных стеклах, депарафинизированы и окрашены Гематоксилином-эозином (ООО “Кемикал Лайн”, Россия) (Тимакова и др., 2014). При помощи светового микроскопа Micromed-6 (ООО “Микро-

мед”, России) с цифровой камерой (видеоокуляром) Tour Cam 5.1 (ООО “Микромед”, Россия) для каждого среза получена серия цифровых фотографий. Морфометрический анализ проводился с помощью ПО JMicroVision v1.2.7 Copyright © 2002–2008 (Roduit, 2005).

По каждой исследуемой части мезонефроса получены вертикальные серии срезов. Для удобства анализа и сравнения результатов для каждой части почки серии срезов разделены на шесть фронтальных слоев. Нумерация слоев начинается от дорсальной к вентральной части мезонефроса (рис. 1). Данное разделение позволяет описывать вертикальное количественное распределение структур мезонефроса.

Измеряли площадь кроветворной и нефрогенной тканей, диаметр почечных телец и расстояние между соседними капсулами. Проводили подсчет количества почечных телец на каждом слое мезонефроса.

На серийных срезах выявили срезы наибольшего диаметра почечного тельца, включающего гломерулус и капсулу Шумлянско–Боумена. Далее с помощью стандартной формулы площади поверхности шара рассчитали площадь внешней поверхности почечных телец, допуская, что форма почечного тельца приближена к форме сферы. На серийных срезах измеряли расстояние между соседними капсулами, учитывали количество почечных телец на каждом фронтальном слое мезонефроса. Плотность почечных телец рассчитывали как отношение количества почечных телец к общей площади среза.

Трехмерную реконструкцию взаимного расположения сосудистого русла и почечных телец проводили с помощью программы Reconstruct (Nicolas Roduit). Для этого использовали серии цифровых фотографий срезов от дорсального к вентральному полюсу органа, выделяли нужные структуры и формировали изображение.

Статистический анализ. В работе результаты представлены в виде средних значений и их ошибок ($\bar{x} \pm \sigma$) по каждому сектору мезонефроса. Сектора мезонефроса выделяли на основе положения исследуемого участка во фронтальном слое и сегментальной части. Между секторами проводили попарное исследование статистической значимости различий средних значений описываемых структур мезонефроса.

Статистическую значимость оценивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. Для проверки нулевой гипотезы об отсутствии влияния факторов (сегментальных частей и фронтальных слоев) на целевые переменные использовали параметрический двухфакторный дисперсионный анализ. Для проведения множественных апостериорных сравнений средних значений переменных применяли критерий Тьюки. Для про-

верки нулевой гипотезы о нормальности распределения остатков дисперсионного анализа применяли критерий Шапиро–Уилка.

Для оценки статистической значимости корреляционной связи исследуемых признаков при наличии нормального распределения применяли критерий Пирсона, а при отсутствии нормального распределения – критерий Спирмена. При этом нулевая гипотеза указывала на отсутствие статистически значимой связи между переменными. Для оценки нормальности применяли критерий Шапиро–Уилка. Адекватность результатов, полученных с помощью корреляционных тестов, оценивали с использованием попарных диаграмм рассеивания.

Критический уровень значимости при использовании всех вышеуказанных тестов принимался равным $\alpha \leq 0.05$. Для обработки результатов применяли следующее программное обеспечение: MS Excel 2016, IPython 7.19.0, Python 3.8.5, Statistica TIBCO Software 2017. Version 13.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Архитектоника мезонефроса. Строма мезонефроса *P. senegalus* состоит из ретикулярной ткани, в которой располагаются клетки крови, образуя интерстиций органа. Интерстиций окружает сосуды и нефроны. В латеральных зонах во всех сегментах органа были обнаружены участки кроветворной ткани без нефрогенных структур, такие участки условно были названы “островковой кроветворной тканью” (рис. 2). В кранио-каудальном направлении в первом слое островковая ткань выявлена лишь в первом сегменте почки. В остальных фронтальных слоях наблюдалось уменьшение доли островковой кроветворной ткани от краниальной части мезонефроса к медиальной части с последующим увеличением в каудальных частях. Наибольшая доля островковой кроветворной ткани выявлена в I краниальной части (табл. 1).

В дорсовентральном направлении не выявлено закономерности послойного распределения островковой гемопоэтической ткани, наибольшая ее доля обнаружена в 6 фронтальном слое (табл. 1).

Общее количество почечных телец в мезонефросе *P. senegalus* составляет 19861 ± 739 шт. Наименьшее количество почечных телец наблюдается в I сегментальной части (1793 ± 37 шт.). Наибольшее количество отмечено в V сегментальной части (4794 ± 187 шт.). Для всех сегментов мезонефроса характерна кластеризация почечных телец численностью от 2 до 4 единиц (рис. 3). В кранио-каудальном направлении количество кластеров, в которых встречалось четыре почечных

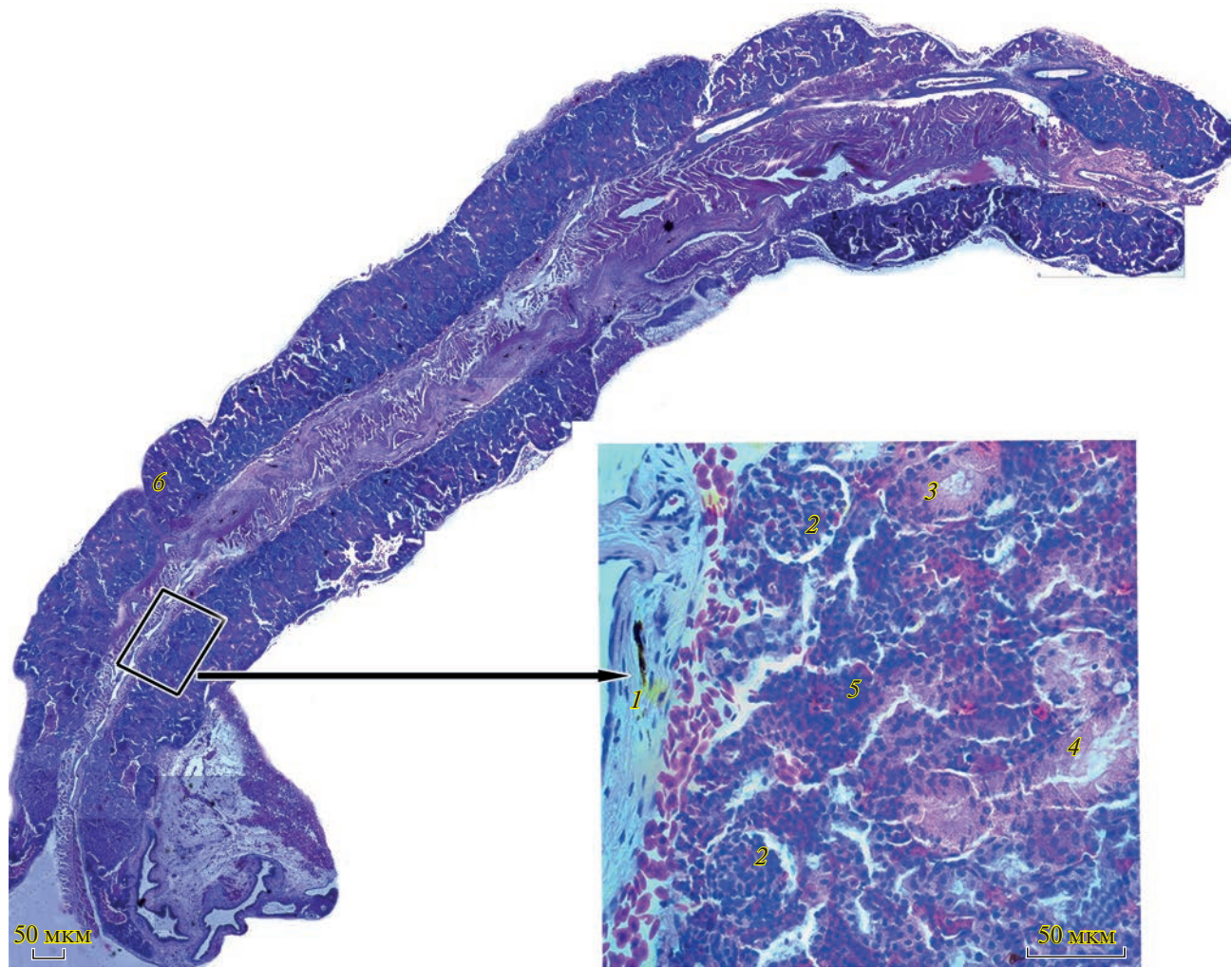


Рис. 2. Микроанатомия почки. Основные структурные единицы: 1 – экстраорганный магистральный сосуд, 2 – почечное тельце, 3 – проксимальный каналец, 4 – дистальный каналец, 5 – почечный интерстиций, 6 – островковая кроветворная ткань.

тельца, возрастает в медиальной и каудальных частях мезонефроса.

Количество почечных телец в кранио-каудальном направлении в зависимости от слоя изменяется разнонаправлено. В 1, 2 и 6 слоях количество

почечных телец возрастает от I к III сегментальной части, затем, от III к V части происходит снижение данного показателя. В 3 и 5 слое количество почечных телец увеличивается от I к V сегментальной части. В 4 слое зарегистрировано

Таблица 1. Доля (%) островковой кроветворной ткани в сегментах мезонефроса *P. senegalus*

Фронтальный слой	Сегментальная часть				
	I	II	III	IV	V
1	12.79 ± 0.5	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0
2	7.07 ± 0.28	0.93 ± 0.04	0.0 ± 0.0	0.23 ± 0.01	0.17 ± 0.01
3	16.26 ± 0.38	1.97 ± 0.08	2.3 ± 0.09	6.29 ± 0.25	1.47 ± 0.06
4	13.48 ± 0.79	2.99 ± 0.12	1.61 ± 0.06	2.36 ± 0.09	4.76 ± 0.19
5	6.89 ± 0.27	5.29 ± 0.21	0.51 ± 0.02	0.88 ± 0.03	5.18 ± 0.2
6	28.39 ± 1.11	8.05 ± 0.31	0.21 ± 0.01	0.61 ± 0.02	6.57 ± 0.26

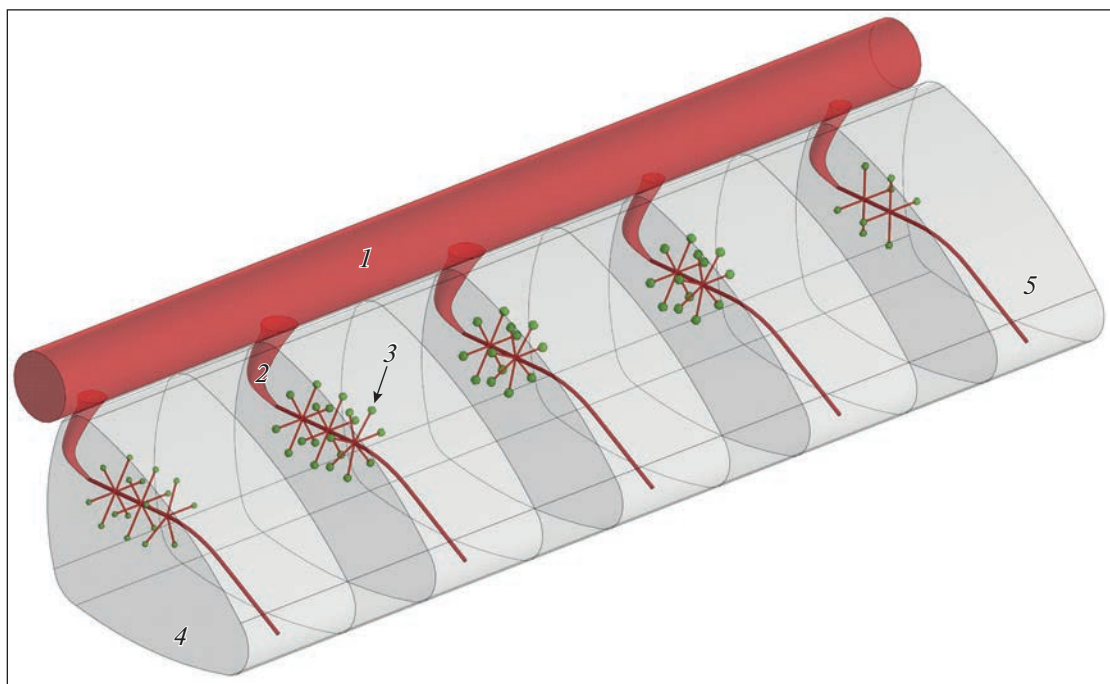


Рис. 3. Схема строения почки. Основные структурные единицы: 1 — экстраорганный магистральный сосуд; 2 — интрамуральные сосуды, снабжающие кровью гломерулы почечных телец; 3 — почечное тельце; 4 — каудальный край почки; 5 — краниальный край почки.

более чем двукратное увеличение количества почечных телец во II и V частях по сравнению с другими частями.

Вертикальное распределение характеризуется увеличением количества почечных телец от латеральных к медиальным слоям. Наименьшее среднее количество почечных телец приходится на дорсальный (1) фронтальный слой. Наибольшее количество почечных телец наблюдается во II и V частях 4 слоя (табл. 2).

Площадь поверхности почечных телец в мезонефросе *P. senegalus* составляет $0.0209 \pm 0.007 \text{ мм}^2$. Как в кранио-каудальном, так и дорсовентральном направлениях мезонефроса площадь поверхности почечных телец уменьшается неравномерно. Отмечено, что в I сегментальной части мезоне-

фроса локализуются почечные тельца с наибольшей, по сравнению с другими частями, площадью поверхности (табл. 3).

Среднее расстояние между ближайшими соседними почечными тельцами во всем мезонефросе *P. senegalus* составляет $250.04 \pm 95.65 \text{ мкм}$. Наибольшее расстояние между соседними почечными тельцами выявлено во всех слоях I сегментальной части. В кранио-каудальном направлении обнаружена отрицательная корреляция между количеством почечных телец и расстоянием между ними (табл. 4).

Трехмерная модель сосудистого русла и почечных телец мезонефроса выглядит следующим образом (рис. 3). В краниальной части наблюдаются сосуды наименьшего диаметра, снабжающие наибольшие

Таблица 2. Среднее количество почечных телец (шт.) в сегментах мезонефроса *P. senegalus*

Фронтальный слой	Сегментальная часть				
	I	II	III	IV	V
1	179.3 ± 6.0	148.3 ± 6.8	498.7 ± 20.0	437.7 ± 14.0	367.3 ± 13.6
2	496.7 ± 19.0	505.0 ± 20.5	700.3 ± 27.5	757.7 ± 31.1	541.0 ± 21.5
3	361.0 ± 8.5	653.7 ± 26.0	811.3 ± 31.1	825.3 ± 33.0	1157.3 ± 44.0
4	383.7 ± 20.7	1207.7 ± 46.5	811.0 ± 32.0	834.0 ± 33.0	1289.3 ± 51.0
5	307.7 ± 11.7	764.7 ± 28.6	1173.7 ± 46.0	992.3 ± 38.5	835.3 ± 33.0
6	64.7 ± 2.9	487.0 ± 18.5	867.0 ± 33.5	798.7 ± 31.5	604.0 ± 24.6

Таблица 3. Средняя площадь поверхности почечных телец (мм^2) в сегментах мезонефроса *P. senegalus*

Фронтальный слой	Сегментальная часть				
	I	II	III	IV	V
1	0.022 ± 0.001	0.016 ± 0.001	0.021 ± 0.001	0.014 ± 0.001	0.015 ± 0.001
2	0.028 ± 0.001	0.02 ± 0.001	0.026 ± 0.001	0.021 ± 0.001	0.022 ± 0.001
3	0.027 ± 0.001	0.021 ± 0.001	0.024 ± 0.001	0.019 ± 0.001	0.025 ± 0.001
4	0.033 ± 0.001	0.019 ± 0.001	0.016 ± 0.001	0.021 ± 0.001	0.02 ± 0.001
5	0.025 ± 0.001	0.018 ± 0.001	0.020 ± 0.001	0.025 ± 0.001	0.023 ± 0.001
6	0.020 ± 0.001	0.017 ± 0.001	0.016 ± 0.001	0.015 ± 0.001	0.017 ± 0.001

Таблица 4. Среднее расстояние между соседними почечными тельцами (мкм) в сегментах мезонефроса *P. senegalus*

Фронтальный слой	Сегментальная часть				
	I	II	III	IV	V
1	333.87 ± 13.02	304.98 ± 11.9	171.05 ± 6.67	262.74 ± 14.18	241.04 ± 9.4
2	343.84 ± 13.41	292.29 ± 11.4	210.50 ± 8.21	227.73 ± 8.88	257.12 ± 10.03
3	377.11 ± 14.71	285.99 ± 9.48	230.93 ± 9.01	227.32 ± 8.87	209.02 ± 8.15
4	333.40 ± 17.26	166.54 ± 6.50	216.81 ± 8.46	217.70 ± 8.49	92.45 ± 3.61
5	293.42 ± 11.44	236.80 ± 9.24	250.8 ± 9.78	251.89 ± 9.83	247.72 ± 9.66
6	261.29 ± 10.19	249.29 ± 9.72	196.14 ± 7.65	201.99 ± 7.88	257.92 ± 10.06

почечные тельца и участки почки с наибольшей долей кроветворной ткани. В IV и V сегментальных частях мезонефроса поперечное сечение интрамуральных сосудов достигает максимума. Наибольшее количество интерстиция и островковой кроветворной ткани локализовано в I сегментальной части почки, эта ткань окружает небольшое количество наиболее крупных почечных телец, которые максимально удалены друг от друга по сравнению с остальными сегментальными частями. На дорсальной поверхности кроветворная ткань отсутствует. В каудальной части мезонефроса данный вид ткани развит в меньшей степени, эта ткань окружает наиболее мелкие почечные тельца, плотно расположенные друг относительно друга.

У многопёра в мезонефросе кластеры почечных телец располагаются в медиальной части почки и, как правило, занимают положение, близкое к интерренальным артериям или пространству между ними. Паренхима в латеродорсальном пространстве органа преимущественно сформирована проксимальными и дистальными канальцами нефрона.

Таким образом, срезы структурных элементов всех фронтальных слоев от медиальной части к латеральному краю располагаются следующим образом. На каждом фронтальном слое четко выделена медиальная зона, сформированная срезами почечных телец. К данной зоне с обеих сторон прилегают две медиолатеральные зоны, сформированные, преимущественно, срезами дистальных

канальцев нефронов. К ним прилегают латеральные зоны, сформированные, преимущественно, срезами проксимальных канальцев нефронов и островковой кроветворной тканью.

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что организация почки представляет собой многочисленную копию одиночных структур нефрона и окружающей его кроветворной ткани (Zeinab et al., 2015). Ряд авторов разделяют мезонефрос костистых рыб на головную и хвостовую часть. Головная часть сформирована паренхимой, включающей в себя гемопоэтическую, интерренальную и хромафинную ткани (Senarat et al., 2013; Mokhtar, 2021; Bjørgen, Koppang, 2022). Известно, что в мезонефросе развитие кроветворной ткани, по сравнению с развитием других тканей органа, имеет следующую закономерность — в кранио-каудальном направлении происходит уменьшение ее площади (Bjørgen, Koppang, 2022). Подобная закономерность характерна и для мезонефроса *P. senegalus*, уменьшение площади кроветворной ткани происходит за счет увеличения площади нефрогенной. Показано, что кроветворная ткань мезонефроса *P. senegalus* фокусируется преимущественно на краниально-вентральном полюсе органа. Процентное соотношение специализированных тканей определяет ключевую функцию исследуемой части органа. Так, преобладающее развитие кроветворной ткани в голов-

ной части мезонефроса определяет гемопоэтическую функцию этой части органа (Senarat et al., 2013). Головная часть почки имеет более высокую выраженность гемопоэтической функции и, соответственно, доля кроветворной ткани, по сравнению с остальными частями мезонефроса), здесь больше (Ложниченко и др., 2010; Charmi et al., 2010; Morovvati et al., 2012; Mohammed, AL-Muhanna, 2018).

Таким образом, гистологический анализ показал, что туловищная почка многопёра имеет черты строения, сходные с чертами строения костистых рыб (Ojeda et al., 2006; Dantzler, 2016). Так, у многопёра в мезонефросе почечные тельца располагаются, преимущественно, в медиальной части почки, а ткань в латеродорсальном пространстве органа занята, преимущественно, дистальными и проксимальными канальцами нефрона. Подобное строение можно наблюдать у представителей вида *P. dolli* (Ojeda et al., 2006).

Почечные тельца играют важную роль в продукции клубочкового фильтрата и поддержании циркуляции плазмы крови в сосудистом русле (Ojeda et al., 2003). Почечные тельца, как правило, находятся близко к интерренальным артериям или занимают пространство между ними (Ojeda et al., 2003; Каплунова, 2015). Как для пресноводного баяда (*Bagrus bayad* (Forsskal 1775)), так и для солоноватоводной краснобрюхой тилапии (*Tilapia zillii* (Gervais 1848)) характерна кластерная организация структур мезонефроса — обширная васкуляризация ткани, содержащей крупные почечные тельца (Zeinab et al., 2015). Организация мезонефроса *P. senegalus* имеет черты, наиболее близкие к организации почек пресноводных рыб.

Второй важной особенностью архитектоники мезонефроса является кластерное расположение почечных телец. Известно, что эти структуры могут образовывать небольшие кластеры (3–4 единицы на кластер) (Morovvati et al., 2012). Почечные тельца пресноводного баяда и солоноватоводной краснобрюхой тилапии объединяются в кластеры по 3–6 единиц. В то же время, для морской японской скумбрии (*Scomber japonicus* (Houttuyn 1782)) характерно рассеянное расположение почечных телец (Zeinab et al., 2015). Подобное распределение почечных телец было обнаружено у двоякодышащего темного протоптера, близкого по своей экологической нише вида к *P. senegalus* (Ojeda et al., 2006). Следует отметить, что численность почечных телец, образующих кластер, у многопёра меньше, чем у ранее исследованных пресноводных рыб и составляет 2–4 единицы.

Размер почечных телец имеет большое значение в распределении функциональной нагрузки в мезонефросе. В краниальных частях мезонефроса лучепёрых рыб, например у красноперки (*Scar-*

dinius erythrophthalmus (Linnaeus 1758)), почечные тельца отсутствуют. Так, для данного вида было описано, что в медиальных частях почки находится малое количество относительно крупных почечных телец. Далее в каудальном направлении количество почечных капсул возрастает, а их относительный размер уменьшается. При этом плотность расположения структур также возрастает в каудальном направлении (Грушко и др., 2021). Паттерн распределения почечных телец у *P. senegalus* имеет особенности, сходные с подобным распределением у красноперки.

Размер почечных телец играет значительную роль в функционировании нефрона, т.к. он определяет интенсивность массопередачи из сосудистого русла в полость капсулы, что указывает на эффективность образования первичной мочи. При этом важно отметить, что площадь поверхности почечных телец в мезонефросе *P. senegalus* сопоставима с площадью поверхности почечных телец у сазана (*Cyprinus carpio* (Linnaeus 1758)) (15065–23451 мкм²), карася золотого (*Carassius caracus* (Linnaeus 1758)) (24434 мкм²) и темного протоптера (16277–26002 мкм²) (AL-Muhanna, 2018; Ojeda et al., 2006; Koval'chuk, Likhacheva, 1990).

Таким образом, мезонефрос *P. senegalus* имеет черты строения, сходные с чертами строения представителей лучепёрых рыб, но имеет иной паттерн распределения структур нефрона, ответственных за выполнение выделительной функции почки. Отмеченное зонирование характерно для групп лучепёрые и двоякодышащие (Ojeda et al., 2006). Данный факт указывает на начало специализации отдельных участков мезонефроса, которое в ходе эволюционного развития перерастает в высокую специализацию отдельных зон органа.

Вероятно, описанные распределение кроветворной ткани, количество и размер почечных телец связаны с анатомическими особенностями строения мезонефроса *P. senegalus* и расположением экстраорганных сосудистого русла, снабжающего орган. В краниальной части наблюдаются относительно меньшие по площади поперечного сечения сосуды, снабжающие наиболее крупные почечные тельца и участки почки с наибольшей долей кроветворной ткани. В кранио-каудальном направлении ветвление и поперечное сечение сосудов увеличиваются, т.к. в каудальных частях почки многочисленные небольшие почечные капсулы снабжаются артериями, что приводит к увеличению ветвления сосудов. Расширенное ветвление и наличие значительного количества анастомозов обуславливают демпферный эффект внутри сосудистого русла, что положительно сказывается на выделительной способности небольших почечных капсул. Более плотное (в кластерах) расположение позволяет увеличить васкуляризацию и поддержать высокое

артериальное давление в сосудах гломерулуса кластеризованных капсул (Петренко, 2009). Такое строение сосудистого русла и расположение почечных телец необходимо для поддержания водного баланса и реализации эндокринных функций мезонефроса (Каплунова, 2015).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Паттерн распределения структур нефрона и кроветворной ткани мезонефроса *P. senegalus* имеет черты, сходные с распределением подобных структур у лучепёрых рыб. Наибольшая доля кроветворной ткани локализована в краниально-вентральном полюсе органа. Наибольшее количество почечных телец, наименьшей площади поверхности и наиболее удаленных друг от друга, обнаружено в каудальной части мезонефроса. Такое расположение структурных единиц почки в совокупности с особенностями васкуляризации органа (положение экстраорганных и множественное ветвление внутриорганных сосудов) позволяет создать достаточное артериальное давление для эффективного выделения первичной мочи, что приближает почку *P. senegalus* к мезонефросу земноводных. Данные признаки эволюционно закрепились в базальных группах лучепёрых рыб и сохранились в процессе эволюционного развития, проявляясь у эволюционно молодых видов данной группы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в научно-образовательной лаборатории “Молекулярная генетика и биотехнология” в рамках программы развития ЯрГУ до 2030 г. (№ 123042800011-6).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Условия транспортировки соответствовали EU Directive 2010/63/EU для перевозки животных и Федеральный закон от 11.06.2021 N 52-ФЗ “О животном мире”. Уход и использование экспериментальных животных соответствовали руководящим принципам и проводились в соответствии с Директивой ЕС 2010/63/ЕС для экспериментов на животных, законом Российской Федерации по защите животных и соблюдением правил проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденных распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 N 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 N 22.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грушко М.П., Федорова Н.Н., Ижерская В.А., 2021. Особенности формирования основных органов и систем краснопёрки (*Scardinius erythrophthalmus*) в раннем онтогенезе // Актуальные вопросы ветеринарной биологии. № 1. Вып. 49. С. 30–35.

Держинский Ф.Я., 2005. Сравнительная анатомия позвоночных животных. Изд. 2-е. М.: Аспект-Пресс. 281 с.

Каплунова О.А., 2015. Юкстамедуллярный путь кровотока в почке (сравнительно-анатомический и возрастной аспекты) // Морфология. Т. 147. № 1. С. 53–58.

Ложниченко О.В., Амплеева А.В., Хвостова С.М., 2010. Физиологические аспекты кроветворения в мезонефросе у осетровых рыб // Вестник АГТУ. Сер. Рыбное хозяйство. № 2. С. 106–110.

Петренко В.М., 2009. Устройство периферического сосудистого русла как гидравлического редуктора // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. № 5. С. 86–87.

Тимакова Т.К., Флёрова Е.А., Заботкина Е.А., 2014. Методы световой и электронной микроскопии в биологии и ветеринарии: учебно-методическое пособие. Ярославль: ФГБОУ ВПО “Ярославская ГСХА”. 72 с.

AL-Muhanna M.W.H., 2018. Anatomical and histological study of the kidney of *Caracus caracus* (Linnaeus, 1758) // Journal of Pharmaceutical Sciences and Research. Т. 10. № 4. Р. 794–797.

Betancur R.R., Wiley E.O., Arratia G., Acero A., Bailly N., Miya M., Lecointre G., Orti G., 2017. Phylogenetic classification of bony fishes // BMC evolutionary biology. V. 17. P. 1–40.

Björge H., Koppang E.O., 2022. Anatomy of teleost fish immune structures and organs // Principles of Fish Immunology: From Cells and Molecules to Host Protection. P. 1–30.

Charmi A., Parto P., Bahmani M., Kazemi R., 2010. Morphological and Histological Study of Kidney in Juvenile Great Sturgeon (*Huso huso*) and Persian Sturgeon (*Acipenser persicus*) // American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences. V. 7. № 5. P. 505–511.

Chevalier R.L., 2017. Evolutionary nephrology // Kidney international reports. V. 2. № 3. P. 302–317.

Dantzler W.H., 2016. Transport of Inorganic Ions by Renal Tubules // Comparative Physiology of the Vertebrate Kidney. New York: Springer. P. 81–157.

Flerova E.A., Evdokimov E.G., 2022. New Data on Nephron Microanatomy and Ultrastructure of Senegal Bichir (*Polypterus senegalus*) // Biology. V. 11. P. 1374.

Kovalchuk L.E., Likhacheva L.M., 1990. Ultrastrukturа почечного тельца пресноводных рыб [Ultrastructure of the renal corpuscle of fresh water fishes] // Arkh. Anat. Gistol. Embriol. V. 99. № 8. P. 69–74.

Lutek K., Foster K.L., Standen E.M., 2022. Behaviour and muscle activity across the aquatic–terrestrial transition in *Polypterus senegalus* // Journal of Experimental Biology. V. 225. № 23. P. jeb243902.

Mohammed W.H., AL-Muhanna, 2018. Anatomical and histological study of the kidney of *Caracus caracus* (Linnaeus, 1758) // Journal of Pharmaceutical Sciences and Research. V. 10. № 4. P. 794–797.

Mokhtar D.M., 2021. The structural and ultrastructural organization of the cellular constituents of the trunk kidney of grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) // Microscopy Research and Technique. V. 84. № 3. P. 537–547.

- Morovvati H., Mahabady M.K., Shahbazi S., 2012. Histomorphological and anatomical study of kidney in berzem (*Barbus pectoralis*) // International Journal of Fisheries and Aquaculture. V. 4. № 11. P. 221–227.
- Near T.J., Eytan R.I., Dornburg A., Kuhn K.L., Moore J.A., Davis M.P., Wainwright P.C., Friedman M., Smith W.L. et al., 2012. Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification // Proceedings of the National Academy of Science. V. 109. № 34. P. 13698–13703.
- Ojeda J.L., Icardo J.M., Domezain A., 2003. Renal corpuscle of the sturgeon kidney: An ultrastructural, chemical dissection, and lectin-binding study // The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology. V. 272. № 2. P. 563–573.
- Ojeda J.L., Icardo J.M., Wong W.P., Ip Y.K., 2006. Microanatomy and ultrastructure of the kidney of the African lungfish *Protopterus dolloi* // The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology: An Official Publication of the American Association of Anatomists. V. 288. № 6. P. 609–625.
- Roduit N., 2005. Two complementary efficient methods to quantify porosity types in digital images of thin sections with the software JMicroVision // Abstract, Scenic Sedimentology, 24th IAS Meeting.
- Senarat S., Kettratad J., Poolprasert P., Yenchum W., 2013. Anterior Kidney of the *Yellow mystus*, *Hemibagrus filamentus* (Fang and Chaux, 1949) // Agricultural Technology and Biological Sciences: Walailak Journal of Science and Technology. V. 10. № 6. P. 597–600.
- Standen E.M., Standen E.M., Du T.Y., Laroche P., Larson H.C., 2016. Locomotor flexibility of *Polypterus senegalus* across various aquatic and terrestrial substrates // Zoology. V. 119. № 5. P. 447–454.
- Zeinab M.E., Manal M.R., Souad A.K., Tasneem R.E., 2015. Comparative studies on the adaptive renal structures of some teleost fish species inhabiting different habitats // Journal of Bioscience and Applied Research. V. 1. № 6. P. 256–265.

ARCHITECTONICS OF THE MESONEFROS OF THE SENEGAL POLYPTER (*POLYPTERUS SENEGALUS* (CUVIER 1829), POLYPTERIFORMES)

E. G. Evdokimov¹, *, E. A. Fleurova¹, *

¹Demidov Yaroslavl State University, Yaroslavl, 150003 Russia

*e-mail: skrad200052@yandex.ru

Layer-by-layer serial histological sections were used to reconstruct the mesonephros of *P. senegalus*. The distribution pattern of the structure of both nephron and hematopoietic tissue was shown to be similar to the general structure observed in ray-finned fishes. Most of the hematopoietic tissue of animal origin was revealed to be located at the cranial-ventral pole of the organ. The largest number of renal corpuscles, all with the smallest surface area and located the most distant from one another, was found in the caudal part of the mesonephros. Such an arrangement of the structural units of the kidney, coupled with the high vascularization level of the organ (the position of extraorganic and multiple branching intraorganic vessels), makes it possible to create a sufficiently increased pressure to determine the destination, thus bringing the *P. senegalus* kidney closer to the amphibian mesonephros. These features could have been evolutionarily fixed in the basal groups of ray-finned fishes and preserved in the process of evolutionary development, manifesting themselves in evolutionarily young species of this group.

Keywords: microanatomy, renal capsules, evolution