

МИКРОАНАТОМИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА МЕЗОНЕФРОСА КАРПООБРАЗНЫХ РЫБ, ОБИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ КАЗАХСТАНА

© 2023 г. Е. А. Флерова*

Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, Ярославль, Россия

*e-mail: katarinum@mail.ru

Поступила в редакцию 13.07.2022 г.

После доработки 23.11.2022 г.

Принята к публикации 30.11.2022 г.

Изучена ультраструктура трех видов карпообразных рыб, обитающих на территории Казахстана. Показано, что микроанатомия туловищной почки гольца Кушакевича *Iskandaria kuschakewitschi*, обыкновенной маринки *Schizothorax intermedius* и тибетского гольца *Noemacheilus stoliczkai* имеет единый план строения с пресноводными карпообразными. Большая площадь нефрогенной ткани, большее количество митохондрий на срезах проксимальных канальцев и срезах лейкоцитов, три типа везикул в клетках с радиально расположенными везикулами, больший диаметр дистальных канальцев, разнообразие митохондрий эпителиоцитов дистальных канальцев исследованных видов, по сравнению с ранее изученными представителями карповых водохранилищ Верхней Волги, свидетельствуют об адаптационной способности клеточных структур мезонефроса поддерживать водно-солевой гомеостаз, а также функционировании клеточного звена иммунитета в условиях рек Казахстана с их сезонным повышением температуры воды до 27°C. Разнообразие ультраструктуры гранул нейтрофилов и эозинофилов связано со стадиями жизненного цикла и особенностями функциональной активности клеток.

Ключевые слова: мезонефрос, микроанатомия, ультраструктура, карпообразные, Казахстан

DOI: 10.31857/S0320965223030063, **EDN:** PHDXUA

ВВЕДЕНИЕ

Мезонефрос — один из наиболее полифункциональных органов, вся деятельность, которого направлена на реализацию механизмов стабилизации состава внутренней среды — гомеостаз (Наточин, 1976). Морфологию почки рыб изучают с 1960-х годов, но для большинства видов рыб информация отсутствует, еще меньше работ посвящено ультраструктурным исследованиям органа. Специализация рыб, связанная с адаптациями к окружающей среде, делает данную область изучения безграничной (Dantzler, 2016).

В сравнительно-эволюционном аспекте важно изучение дивергенции тканей почки как одного из механизмов приспособления различных видов рыб к условиям среды обитания. Отличия в функциональных нагрузках почки у рыб, обитающих в водоемах с различными гидрохимическими характеристиками, повышают интерес к изучению особенностей структурной организации функциональных единиц мезонефроса (Наточин, 1976).

Для сравнительной иммунологии, гистологии и цитологии большое значение имеют данные о структурной организации мезонефроса малоизученных представителей ихтиофауны. Особый ин-

терес представляет Азиатский регион — центр видообразования многих позвоночных животных. На территории стран этого региона обитают древние, с точки зрения эволюционного времени, виды костистых рыб (Кэрролл, 1992). К удобным объектам для исследований ультраструктуры почки относятся гольцы и маринки, повсеместно обитающие в реках и озерах Центральной, Средней Азии и Казахстана, предпочитая мелководные участки с галечным дном.

Цель работы — исследовать структуру мезонефроса карпообразных рыб *Iskandaria kuschakewitschi* (Herzenstein, 1890), *Nemachilus stoliczkai* (Steindachner, 1866) и *Schizothorax intermedius* (Maclelland & Griffith, 1842), обитающих в двух реках Казахстана.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследовали строение мезонефроса трех видов костистых рыб отр. Карпообразные (Cypriniformes). Пробы отбирали 11.06.2010 г., особи находились в состоянии физиологического покоя. Экземпляры гольца Кушакевича *Iskandaria kuschakewitschi* (сем. Balitoridae) ($n = 5$, длина тела $L = 6.7–7.1$ см) и обыкновенной маринки *Schizoto-*

rax intermedius (сем. Cyprinidae) ($n = 7$, $L = 15.1–15.6$ см) отлавливали в р. Арысь (бассейн р. Сырдарья), координаты $42^{\circ}33'58.2''$ с.ш., $70^{\circ}07'25.1''$ в.д., экземпляры тибетского гольца *Noemacheilus stoliczkai* (сем. Cobitidae) ($n = 3$, $L = 8.1–8.3$ см) отлавливали в р. Талас, координаты $42^{\circ}56'46.5''$ с.ш., $71^{\circ}27'59.6''$ в.д.

Бассейн р. Арысь расположен в пределах восточной части Туранской низменности. Протяженность реки 378 км, ширина 20–25 м, дно каменистое, местами глинистое. Вода в реке имеет низкую прозрачность и ржаво-коричневый цвет, температура воды в июне достигает 27°C , минерализация высокая – 526 мг/дм³, жесткость 4.25 мг-экв./дм³ (Крупа, Романова, 2017).

Река Талас образуется от слияния рек Каракол и Уч-Кошой, берущих свое начало в ледниках Таласского хребта Киргизии. Протяженность реки 661 км, температура воды в летнее время $26–27^{\circ}\text{C}$, минерализация воды, в зависимости от участка, варьирует от 110 до 1309 мг/дм³ (Цыцененко, Сумарокова, 1990; Мустафаев и др., 2017; Chen et al., 2018).

Каждую особь вскрывали и отбирали порцию медиальной части туловищной почки.

Образцы, предназначенные для гистологического и ультраструктурного анализа, фиксировали в растворе глутаральдегида и постфиксировали в 1%-ной четырехокиси осмия в течение 1 ч, обезжизивали в этаноле и пропиленоксиде и заливали в эпон-аралдит (Electron Microscopy Sciences, США) (Тимакова и др., 2014). Полутонкие срезы (2–3 мкм) делали на микротоме УМТП-3 (Россия). Готовили по десять срезов из каждого образца почки. Срезы окрашивали метиленовым синим. Всего было сделано 130 микросрезов, для каждого получено цифровое изображение с помощью светового микроскопа “Микромед-6” (Россия), которое обрабатывали с помощью программы Image Tool 3.0. Измеряли наружный диаметр канальцев и диаметр почечных телец. Площадь интерстиция рассчитывали как разницу между общей площадью среза и суммой площадей сосудов и нефронов, выраженную в процентах (Тимакова и др., 2014). Для каждого экземпляра получено 20 измерений каждой структуры.

Ультратонкие срезы изготавливали на приборе Leica EM UC7 Ultracut (Германия). Срезы окрашивали уранилацетатом и цитратом свинца, цифровое изображение получали на просвечивающем электронном микроскопе JEM 1011 (Япония). Измерения площадей клеток, органелл и включений, длин эпителиальных клеток, зоны эндоцитоза и щеточной каемки, диаметров ресничек и микроворсинок проводили на цифровых изображениях с помощью программы Image Tool 3.0. На цифровых изображениях срезов клеток опре-

деляли количество митохондрий, специфических гранул, везикул и секреторных гранул.

Для определения различий между видами проводили в два этапа статистический анализ. На первом этапе рассчитывали средние значения и стандартную ошибку среднего для каждой особи, на втором – рассчитывали средние значения и стандартную ошибку среднего для группы особей. Для анализа данных использовали программное обеспечение Statgraphics Plus. Статистически значимые различия между средними значениями групп определяли с помощью непараметрического однофакторного дисперсионного анализа (Н-критерий Краскела–Уоллиса) и попарных апостериорных сравнений (тест Данна). Уровень значимости был ≤ 0.05 .

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Микроанатомически мезонефрос состоит из нефронов, начало которых образуют почечные тельца диаметром $46–57$ мкм, затем следуют проксимальные канальцы внешним диаметром 45 мкм. При переходе к следующему, дистальному участку внешний диаметр канальцев увеличивается до $51–53$ мкм. Доля интерстиция почки достигает $48–61\%$ общей площади среза, данная ткань окружает нефроны и капилляры средним диаметром $25–28$ мкм (табл. 1, рис. 1а, 1б).

В паренхиме мезонефроса исследованных видов обнаружено два типа капилляров. Первый тип капилляров – гемокапилляры с фенестрированным эндотелием и непрерывной базальной мембраной (рис. 1в), 2-й тип – гемокапилляры с непрерывной эндотелиальной клеткой и базальной мембраной (рис. 1д, 1ж). Все типы капилляров построены по единому принципу. Внутренний слой выслан равномерно лежащими на базальной мембране вытянутыми эндотелиальными клетками с центральным расположенным ядром овальной формы, имеющим множество инвагинаций. Клетки эндотелия тесно прилегают друг к другу (рис. 1в–1ж). В капиллярах фенестрированного типа в цитоплазме эндотелия различимы локальные истончения цитоплазмы (рис. 1в, 1г). На наружной стороне общей с эндотелиальными клетками базальной мембраны располагаются перициты (рис. 1в, 1ж). Перициты – крупные, вытянутые клетки с большим количеством митохондрий и овальным ядром, почти не имеющим инвагинаций (рис. 1г). Плотность расположения перицитов на базальной мембране неодинакова (рис. 1в, 1д, 1е). Снаружи от перицитов расположены адвентициальные клетки (рис. 1в, 1д). Это клетки овальной формы с овальным ядром, имеющим преимущественно ровные края. Адвентициальные клетки с аморфным веществом соединительной ткани, в котором находятся тонкие коллагеновые волокна (рис. 1г, 1д).

Таблица 1. Морфометрические параметры структур мезонефроса у исследованных рыб

Показатель	Голец Кушакевича (<i>n</i> = 5)	Тибетский голец (<i>n</i> = 3)	Обыкновенная маринка (<i>n</i> = 7)
Диаметр, мкм:			
капилляра	24.9 ± 4.08 18.7–30.1	28.3 ± 5.65 19.7–35.5	27.9 ± 3.65 20.8–36.1
почечного тельца	45.6 ± 1.85	52.2 ± 5.39	57.2 ± 14.5
проксимального канальца	44.6 ± 1.82	42.6 ± 3.55	45.4 ± 1.86
дистального канальца	52.5 ± 3.07	50.5 ± 2.44	53.2 ± 3.08
Доля интерстиции, % общей площади тканей мезонефроса	47.6 ± 5.26	53.9 ± 5.97	60.9 ± 3.74

Примечание. Даны среднее и его ошибка. Над чертой – среднее и его ошибка, под чертой – min–max. Здесь и в табл. 2–5, *n* – число особей.

Интерстиций мезонефроса сформирован в большей степени кроветворной тканью. Лимфоциты – клетки наименьшей площади, по сравнению с другими типами лейкоцитов, для них характерно крупное округлое ядро с одним-двумя ядрышками, занимающее почти весь объем клетки. В исследуемой ткани встречаются клетки, узкий ободок цитоплазмы которых содержит 3–5 митохондрий, площадью 0.05–0.06 мкм². Количество митохондрий в цитоплазме лимфоцитов гольца Кушакевича больше по сравнению с клетками обыкновенной маринки (табл. 2). Кроме того, цитоплазма содержит свободные рибосомы и отдельные цистерны шероховатого эндоплазматического ретикулума. В цитоплазме некоторых клеток находится клеточный центр (рис. 2а, 2б).

Плазматические клетки, как правило, овальной формы с эксцентрично расположенным округлым ядром. Эти клетки крупнее, чем лимфоциты (табл. 2). Цитоплазма содержит широкие цистерны хорошо развитого шероховатого эндоплазматического ретикулума, свободные рибосомы, 6–7 митохондрий, лизосомы. Площадь митохондрий в цитоплазме лимфоцитов гольца Кушакевича больше по сравнению с таковой обыкновенной маринкой (табл. 2, рис. 2в).

Макрофаги – наиболее крупные среди лейкоцитов клетки (табл. 2). Ядро макрофагов расположено ацентрично, содержит 1–2 ядрышка. Гетерохроматина мало, в основном он располагается на периферии ядра. Цитоплазма содержит 8–10 крупных фагосом, которые занимают почти весь объем клетки. Основная масса фагосом заполнена остатками разрушенных клеток. Помимо фагосом цитоплазма макрофагов содержит канальцы шероховатого эндоплазматического ретикулума, свободные рибосомы, лизосомы и четыре–пять митохондрий. Митохондрии в цитоплазме лимфоцитов гольца Кушакевича и тибетского гольца

большей площадью по сравнению с обыкновенной маринкой (табл. 2, рис. 2г).

Эозинофилы округлой формы. Площадь их клеток у тибетского гольца больше по сравнению с таковой гольца Кушакевича и обыкновенной маринки (табл. 3). Ацентричные ядра зрелых эозинофилов палочковидной формы. Ядра эозинофилов тибетского гольца большей площадью по сравнению с клетками гольца Кушакевича и обыкновенной маринки (табл. 3). Цитоплазма содержит шероховатый эндоплазматический ретикулум, лизосомы, крупные специфические гранулы, четыре–шесть митохондрий. Митохондрии эозинофилов тибетского гольца большей площадью по сравнению с клетками гольца Кушакевича и обыкновенной маринки (табл. 3). Электронно-плотные, гомогенные специфические гранулы эозинофилов тибетского гольца и гольца Кушакевича полигональной формы. Специфические гранулы клеток обыкновенной маринки округлые с более плотной сердцевиной (рис. 2д, 2е). Количество специфических гранул обыкновенной маринки в 2 раза больше, чем у тибетского гольца и гольца Кушакевича (табл. 3).

Нейтрофилы всех исследованных видов рыб округлой формы с ацентрично расположенным палочковидным или сегментовидным ядром. У исследованных видов площадь нейтрофилов достигает 29–31 мкм². Средняя площадь ядер клеток гольца Кушакевича больше по сравнению с нейтрофилами обыкновенной маринки (табл. 3). Цитоплазма этих клеток содержит пять митохондрий. Площадь митохондрий в цитоплазме лимфоцитов гольца Кушакевича больше по сравнению с клетками тибетского гольца и обыкновенной маринки (табл. 3). Кроме того, цитоплазма содержит канальцы шероховатого эндоплазматического ретикулума, а также 40–54 специфических гранул, с электронно-плотным кристаллоидом, сформированном из фибрилл. Площадь специфиче-

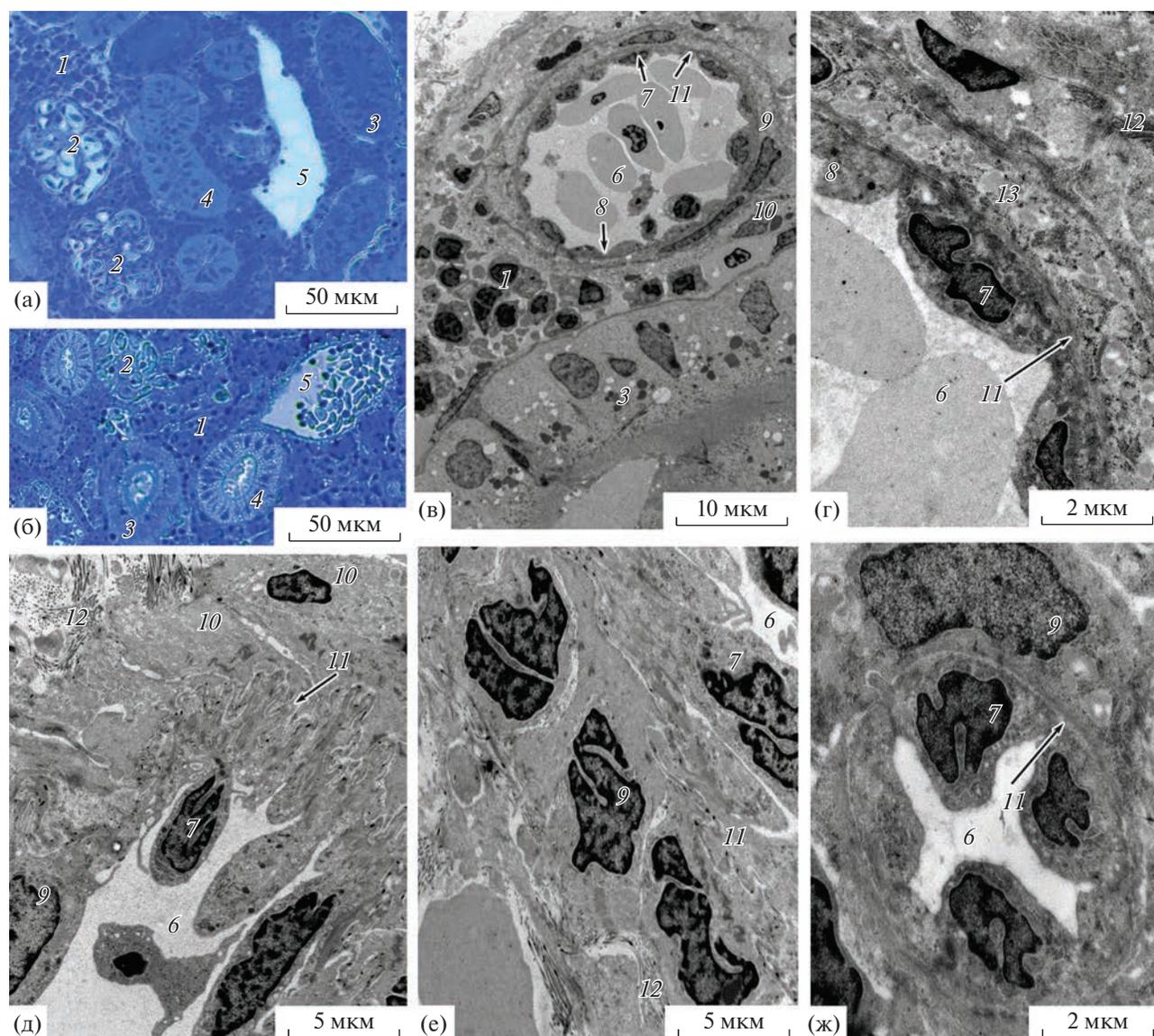


Рис. 1. Микроанатомия почки и ультраструктура сосудов: а, б – основные структурные элементы (голец Кушакевича); в – капилляр с фенестрированным эндотелием и непрерывной базальной мембраной (тибетский голец); г – стенка капилляра с фенестрированным эндотелием и непрерывной базальной мембраной (тибетский голец); д – капилляр с непрерывной эндотелиальной клеткой и базальной мембраной (обыкновенная маринка); е – стенка капилляра с непрерывной эндотелиальной клеткой и базальной мембраной (обыкновенная маринка); ж – капилляр с непрерывной эндотелиальной клеткой и базальной мембраной (тибетский голец). 1 – интерстиций, 2 – почечное тельце, 3 – проксимальный каналец, 4 – дистальный каналец, 5 – капилляр, 6 – просвет капилляра, 7 – эндотелиоцит, 8 – фенестра, 9 – перичит, 10 – адвентициальная клетка, 11 – базальная мембрана, 12 – коллагеновые волокна адвентициальной оболочки, 13 – цитоплазма перичитов с большим количеством митохондрий.

ческих гранул нейтрофилов гольца Кушакевича больше по сравнению с таковой обыкновенной маринки (табл. 3, рис. 2ж, 2з).

Клетки с радиально расположенными везикулами, трехгранной или округлой формы, размеры сопоставимы с лимфоцитами (табл. 4). Ядра небольших размеров, бобовидной формы. Цитоплазма плотная, зернистая, содержит короткие цистерны гладкого эндоплазматического ретикула и пять–шесть митохондрий небольших раз-

меров (табл. 4). В околоядерной зоне находятся 22–26 везикул. Встречаются клетки с электронно-прозрачными везикулами, а также клетки с везикулами, содержащими фибриллы, и везикулами с электронно-плотной сердцевиной. Везикулы клеток гольца Кушакевича крупнее по сравнению с таковыми обыкновенной маринки (табл. 4, рис. 2и, 2к).

В интерстиции мезонефроса исследованных видов обнаружены палочковые клетки, находя-

Таблица 2. Морфометрические параметры клеток и субклеточных структур гранулоцитов

Показатель	Голец Кушакевича (n = 5)	Тибетский голец (n = 3)	Обыкновенная маринка (n = 7)
Лимфоцит			
Площадь, мкм ² :			
клетки	5.93 ± 0.31	11.4 ± 0.85 ^a	6.18 ± 1.03 ^a
ядра	3.71 ± 0.03	8.72 ± 0.62	4.13 ± 0.55
митохондрий	0.06 ± 0.00	0.06 ± 0.02	0.05 ± 0.01
Число митохондрий	5.00 ± 0.71 ^a	3.00 ± 0.35	2.40 ± 0.27 ^a
Плазматическая клетка			
Площадь, мкм ² :			
клетки	22.6 ± 6.23	30.7 ± 5.90	20.8 ± 3.00
ядра	9.27 ± 2.40	9.68 ± 1.62	7.22 ± 0.56
митохондрий	0.34 ± 0.02 ^a	0.18 ± 0.02	0.09 ± 0.02 ^a
Число митохондрий	6.33 ± 2.27	7.33 ± 1.78	5.67 ± 0.82
Макрофаг			
Площадь, мкм ² :			
клетки	46.2 ± 13.6	70.3 ± 16.3	59.5 ± 13.5
ядра	6.85 ± 2.13	10.7 ± 3.31	7.64 ± 1.98
митохондрий	0.52 ± 0.02 ^a	0.67 ± 0.08 ^b	0.12 ± 0.02 ^{a, b}
Число митохондрий	3.67 ± 0.82	4.67 ± 0.82	5.00 ± 1.41
Площадь фагосом, мкм ²	6.96 ± 2.54	7.02 ± 1.69	4.81 ± 1.29
Число фагосом	7.67 ± 1.47	8.00 ± 2.00	10.3 ± 2.22

Примечание. Здесь и в табл. 3–5 одинаковые буквенные надстрочные индексы – значимые различия между группами рыб при $p \leq 0.05$.

Таблица 3. Морфометрические параметры клеток и субклеточных структур гранулоцитов, клеток с радиально расположенными везикулами, ионтранспортирующих клеток

Показатель	Голец Кушакевича (n = 5)	Тибетский голец (n = 3)	Обыкновенная маринка (n = 7)
Нейтрофил			
Площадь, мкм ² :			
клетки	28.6 ± 4.86	31.2 ± 3.70	28.3 ± 1.94
ядра	9.02 ± 1.98 ^a	7.58 ± 2.50	3.42 ± 0.46 ^a
митохондрий	0.12 ± 0.01 ^{a, b}	0.06 ± 0.01 ^b	0.07 ± 0.01 ^a
Количество митохондрий	5.00 ± 0.35	5.33 ± 0.82	5.31 ± 0.54
Площадь специфических гранул, мкм ²	0.15 ± 0.03 ^a	0.14 ± 0.02	0.12 ± 0.01 ^a
Число специфических гранул	42.5 ± 4.66	54.0 ± 8.74	39.2 ± 8.45
Эозинофил			
Площадь, мкм ² :			
клетки	22.1 ± 4.62 ^a	53.0 ± 7.78 ^{a, b}	29.1 ± 2.18 ^b
ядра	5.44 ± 1.30 ^a	11.2 ± 2.25 ^{a, b}	5.24 ± 2.22 ^b
митохондрий	0.16 ± 0.02 ^a	0.88 ± 0.11 ^{a, b}	0.42 ± 0.05 ^b
Количество митохондрий	6.00 ± 1.87	3.75 ± 0.55	5.15 ± 0.88
Площадь специфических гранул, мкм ²	0.16 ± 0.07	0.24 ± 0.08	0.25 ± 0.02
Число специфических гранул	29.7 ± 7.08 ^a	17.7 ± 3.21 ^b	69.7 ± 16.6 ^{a, b}

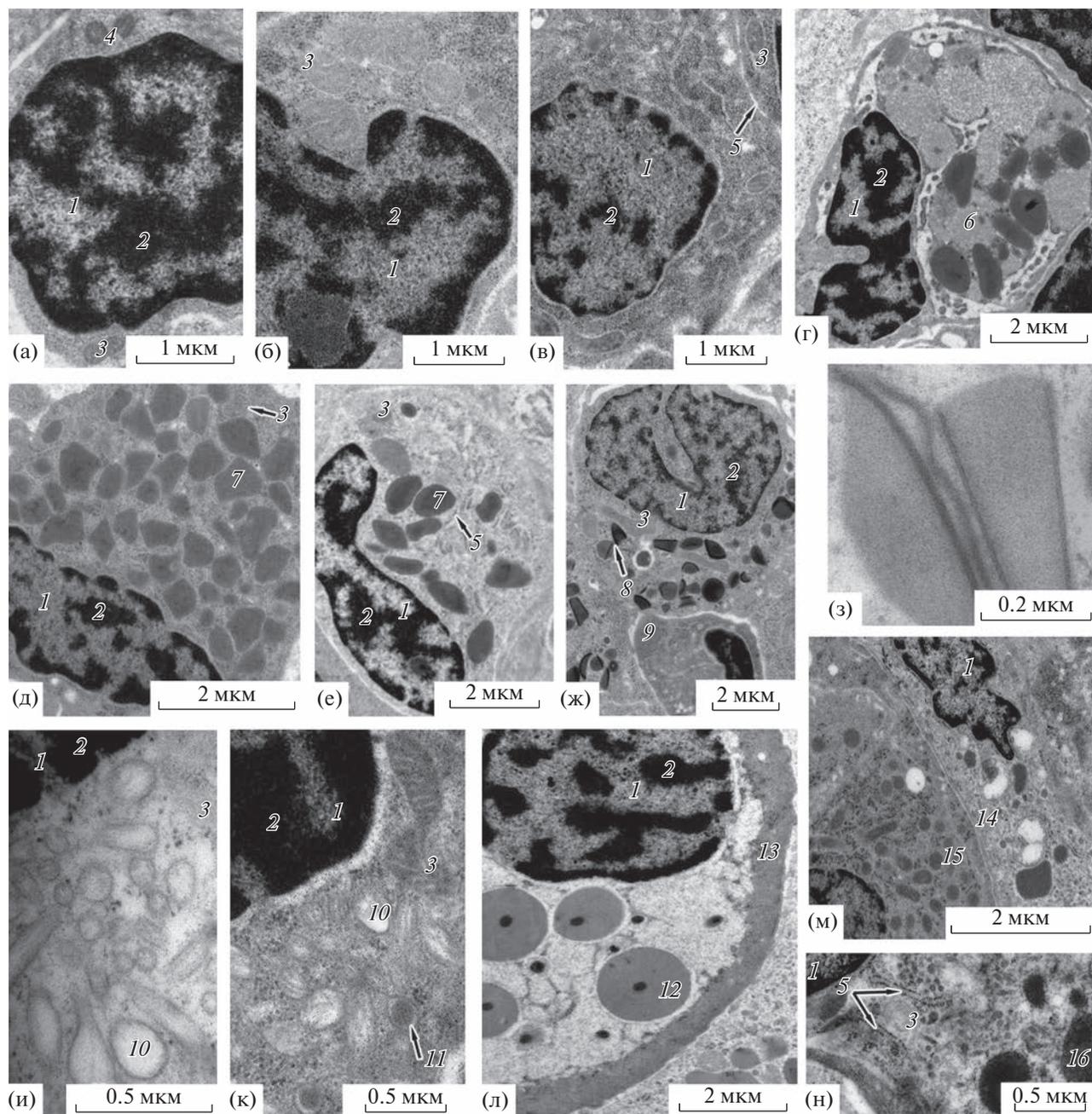


Рис. 2. Ультраструктура клеток интерстиция: а – лимфоцит обыкновенной маринки, б – лимфоцит тибетского гольца, в – цитоплазматическая клетка гольца Кушакевича, г – макрофаг обыкновенной маринки, д – эозинофил тибетского гольца, е – эозинофил обыкновенной маринки, ж – нейтрофил гольца Кушакевича, з – гранулы нейтрофила гольца Кушакевича, и, к – клетки с радиально расположенными везикулами тибетского гольца, л – палочковая клетка обыкновенной маринки, м – ионтранспортирующая клетка гольца Кушакевича, н – цитоплазма ионтранспортирующей клетки гольца Кушакевича. 1 – ядро, 2 – гетерохроматин, 3 – митохондрии, 4 – клеточный центр, 5 – шероховатый эндоплазматический ретикулум, 6 – фагосомы, 7 – специфические гранулы эозинофила, 8 – специфические гранулы нейтрофила, 9 – клетка с радиально расположенными везикулами, 10 – электронно-прозрачные везикулы, 11 – везикулы с электронно-плотной сердцевиной, 12 – палочковая гранула, 13 – фибриллярная оболочка, 14 – ионтранспортирующая клетка между канальцами нефрона, 15 – проксимальный каналец нефрона, 16 – электронно-плотные гранулы.

щиеся на третьей стадии зрелости (рис. 2л). Площадь клеток и ядер тибетского гольца больше по сравнению с клетками гольца Кушакевича и обыкновенной маринки (табл. 4). Клетки имеют

широкую фибриллярную оболочку. Над смещенным в базальную часть клетки овальным ядром располагаются шероховатый эндоплазматический ретикулум и мелкие везикулы. Почти вся

Таблица 4. Морфометрические параметры клеток и субклеточных структур

Показатель	Голец Кушакевича (n = 5)	Тибетский голец (n = 3)	Обыкновенная маринка (n = 7)
Клетки с радиально расположенными везикулами			
Площадь, мкм ² :			
клетки	6.26 ± 1.20	8.21 ± 2.31	13.2 ± 3.00
ядра	2.02 ± 0.88	2.24 ± 0.61	4.41 ± 0.57
митохондрий	0.05 ± 0.01	0.08 ± 0.02	0.06 ± 0.01
Количество митохондрий	6.00 ± 1.22	5.67 ± 1.08	5.33 ± 2.27
Диаметр везикул, мкм	0.16 ± 0.01 ^a	0.21 ± 0.02	0.28 ± 0.02 ^a
Количество везикул	21.7 ± 1.63	24.0 ± 2.45	26.3 ± 4.32
Палочковые клетки			
Площадь, мкм ² :			
клетки	10.3 ± 2.03 ^a	69.6 ± 3.35 ^{a, b}	28.8 ± 2.36 ^{a, b}
ядра	2.20 ± 0.58 ^a	10.2 ± 6.19 ^{a, b}	1.46 ± 0.47 ^b
гранул	0.28 ± 0.04 ^a	1.10 ± 0.14 ^{a, b}	0.51 ± 0.04 ^b
Количество гранул	12.6 ± 0.67	11.7 ± 3.56	13.6 ± 2.73
Ионтранспортирующие (хлоридные) клетки			
Площадь, мкм ² :			
клетки	82.8 ± 3.05	82.9 ± 2.63	83.8 ± 2.22
ядра	6.29 ± 5.87	6.40 ± 0.33	6.73 ± 0.66
митохондрий	0.80 ± 0.04	0.76 ± 0.03	0.79 ± 0.03
Количество митохондрий	12.3 ± 1.63	13.7 ± 0.41	12.7 ± 0.82

цитоплазма заполнена 14–16 темными гомогенными по структуре палочковыми гранулами с электронно-плотной сердцевинкой. Площадь палочковых гранул тибетского гольца превышают таковую гольца Кушакевича и обыкновенной маринки (табл. 4, рис. 2л).

Ионтранспортирующие клетки характеризуются наибольшей площадью среди клеток интерстиция (табл. 4). Клетки имеют овальную форму, локализуются в непосредственной близости от канальцев нефрона мезонефроса (рис. 2м). Овальное ядро одинаковой площади с большим количеством инвагинаций располагается ближе к периферии клетки. Цитоплазма гетерогенная, содержит 12–14 митохондрий одинаковой площади (табл. 4, рис. 2м). На срезах клеток различимы крупные электронно-плотные гранулы и тубулы эндоплазматического ретикула, которые равномерно распределяются по всей клетке (рис. 2н).

Почечное тельце состоит из боуменовой капсулы и клубочка капилляров. Площадь почечных телец тибетского гольца больше по сравнению с таковыми в мезонефросе гольца Кушакевича и обыкновенной маринки (табл. 5). Наружный слой капсулы построен из однослойного эпителия, находящегося на базальной мембране (рис. 3а). Клетки плоского эпителия обыкновенной ма-

ринки наиболее вытянутые и имеют большую площадь по сравнению с плоским эпителием гольца Кушакевича и тибетского гольца (табл. 5). Ширина мочевого пространства боуменовой капсулы имеет широкий диапазон вариации – от 1.6 до 5.5 мкм (табл. 5). Капилляры клубочка висцерального типа, площадью 10–11 мкм². Внутренний слой образован подоцитами, которые находятся на наружной поверхности капилляров клубочка и образуют большое количество фильтрационных щелей. Ядра подоцитов округлой формы, с большим количеством инвагинаций. В цитоплазме обнаружены одна-две митохондрии, хорошо развитый шероховатый эндоплазматический ретикулум, свободные рибосомы (табл. 5, рис. 3б, 3в). Толщина базальной мембраны внутреннего слоя капсулы наибольшая в почечных тельцах обыкновенной маринки (табл. 5).

Начало проксимального канальца образуют эпителиоциты 1-го типа. Эти вытянутые, пирамидальной формы клетки (табл. 5, рис. 4а–4в). Наиболее высокие и крупные клетки обнаружены в нефронах тибетского гольца. Округлые ядра расположены в центральной части клеток. Площадь срезов ядер наибольшая в эпителиоцитах тибетского гольца (табл. 5). Цитоплазма содержит скопления рибосом и 46–47 округлых мито-

Таблица 5. Морфометрические параметры структур нефрона

Название структуры	Голец Кушакевича (n = 5)	Тибетский голец (n = 3)	Обыкновенная маринка (n = 7)
Почечное тельце			
Площадь почечного тельца, мкм ²	6356 ± 46.0 ^a	9027 ± 39.3 ^{a, b}	6296 ± 8.41 ^b
Толщина базальной мембраны, мкм	0.23 ± 0.03 ^a	0.17 ± 0.03 ^b	0.41 ± 0.05 ^{a, b}
Площадь плоского эпителия наружного слоя боуменовой капсулы, мкм ²	15.5 ± 0.49 ^a	15.5 ± 0.49 ^b	44.3 ± 1.01 ^{a, b}
Площадь подоцитов, мкм ²	11.7 ± 3.98	14.7 ± 0.25	11.7 ± 1.38
Диаметр просвета капилляров, мкм	11.2 ± 2.06	9.42 ± 0.64	11.1 ± 2.30
Мочевое пространство, мкм	1.63 ± 0.46	4.86 ± 0.04	5.51 ± 1.90
Эпителиоцит проксимального канальца 1-го типа			
Площадь клетки, мкм ²	41.4 ± 2.04 ^a	104 ± 24.6 ^{a, b}	39.3 ± 9.24 ^b
Высота клетки, мкм	18.1 ± 0.26 ^a	20.0 ± 1.84 ^b	15.9 ± 1.12 ^{a, b}
Площадь ядра, мкм ²	10.6 ± 0.03 ^a	31.3 ± 2.25 ^{a, b}	12.6 ± 1.86 ^b
Площадь митохондрий, мкм ²	0.11 ± 0.02 ^a	0.42 ± 0.13 ^{a, b}	0.07 ± 0.00 ^b
Количество митохондрий, шт.	46.0 ± 4.95	46.0 ± 3.08	47.0 ± 5.52
Площадь секреторных гранул, мкм ²	0.74 ± 0.05 ^a	1.04 ± 0.22	1.87 ± 0.49 ^a
Количество секреторных гранул, шт.	13.0 ± 2.83	14.5 ± 3.41	16.0 ± 4.30
Ширина канальцев гладкого эндоплазматического ретикулума, мкм	0.08 ± 0.01	0.07 ± 0.01	0.07 ± 0.01
Зона эндоцитоза, мкм	6.59 ± 1.00 ^a	3.30 ± 0.24 ^a	3.79 ± 0.38
Щеточная каемка, мкм	3.95 ± 0.39	4.08 ± 0.22	3.31 ± 0.17
Эпителиоцит проксимального канальца 2-го типа			
Площадь клетки, мкм ²	43.5 ± 7.53 ^a	84.9 ± 5.43 ^{a, b}	26.6 ± 6.72 ^b
Высота клетки, мкм	15.5 ± 1.29	16.0 ± 0.93 ^a	14.2 ± 0.76 ^a
Площадь ядра, мкм ²	10.4 ± 1.86 ^a	14.7 ± 1.87 ^{a, b}	11.8 ± 2.33 ^b
Площадь митохондрий, мкм ²	0.18 ± 0.04 ^a	0.21 ± 0.03 ^b	0.08 ± 0.01 ^{a, b}
Количество митохондрий, шт.	37.5 ± 3.93	35.5 ± 3.93	38.3 ± 4.26
Ширина канальцев гладкого эндоплазматического ретикулума, мкм	0.05 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.05 ± 0.00
Зона эндоцитоза, мкм	4.43 ± 0.91	3.12 ± 0.39	2.60 ± 0.28
Щеточная каемка, мкм	2.72 ± 0.40	2.97 ± 0.13	2.11 ± 0.19
Эпителиоцит дистального канальца			
Площадь клетки, мкм ²	81.0 ± 13.4	100 ± 9.85 ^a	63.1 ± 6.54 ^a
Высота клетки, мкм	16.5 ± 2.32	19.8 ± 1.06 ^a	13.2 ± 0.63 ^a
Площадь ядра, мкм ²	15.8 ± 4.44	22.3 ± 0.25 ^a	9.83 ± 0.79 ^a
Площадь митохондрий, мкм ²	0.40 ± 0.10 ^a	1.91 ± 0.34 ^a	0.71 ± 0.02
Количество митохондрий, шт.	32.0 ± 6.16	35.7 ± 2.86	31.3 ± 6.42

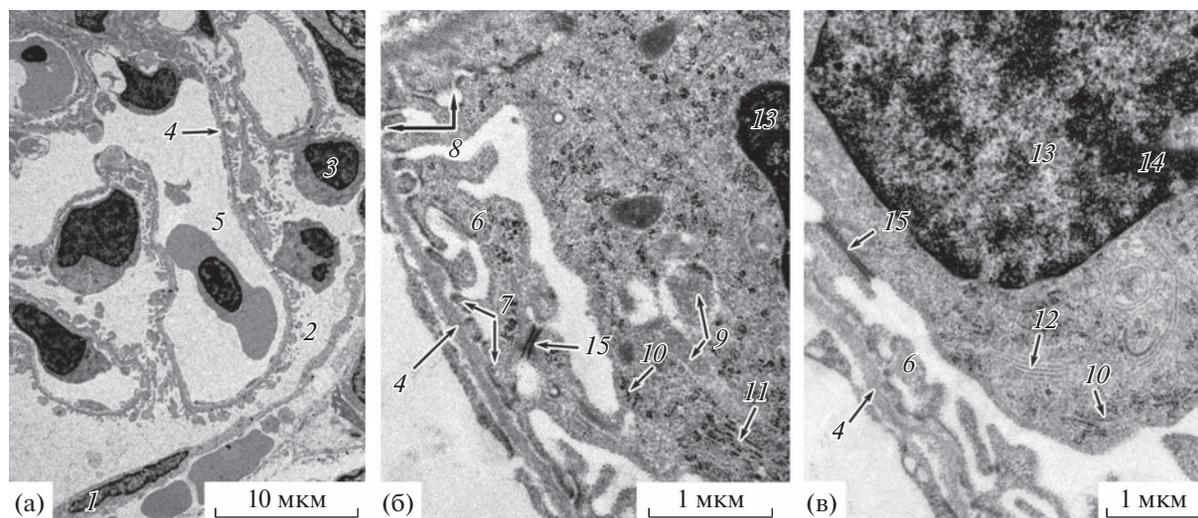


Рис. 3. Ультраструктура почечного тельца гольца Кушакевича: а – участок почечного тельца; б, в – подоцит. 1 – клетка плоского эпителия париетального листка боуеновой капсулы, 2 – мочевое пространство, 3 – подоцит, 4 – базальная мембрана, 5 – капилляр, 6 – трабекула подоцита, 7 – педикулы подоцита, 8 – фильтрационная щель, 9 – митохондрия, 10 – рибосомы, 11 – шероховатый эндоплазматический ретикулум, 12 – гладкий эндоплазматический ретикулум, 13 – ядро, 14 – гетерохроматин, 15 – десмосома.

хондрий, преимущественно локализующихся в компартментах базального лабиринта, сформированного гладким эндоплазматическим ретикулумом с шириной цистерн 0.07–0.08 мкм (табл. 5, рис. 4б). Площадь митохондрий наибольшая в клетках тибетского гольца (табл. 5). В апикальной части клеток локализируются лизосомы и 13–16 электронно-плотных секреторных гранул. Секреторные гранулы эпителиоцитов обыкновенной маринки достоверно большей площадью по сравнению с секреторными гранулами гольца Кушакевича (рис. 4в, табл. 5). На границе со щеточной каемкой расположена зона эндоцитоза длиной 3–7 мкм, характеризующаяся большим количеством тубул гладкого эндоплазматического ретикулума и везикулами (рис. 4е). Протяженность зоны эндоцитоза в клетках гольца Кушакевича больше по сравнению с эпителиоцитами тибетского гольца (табл. 5). Щеточная каемка состоит из микроворсинок длиной 3–4 мкм, обращенных в просвет канальца (табл. 5).

Эпителиоциты 2-го типа проксимального канальца по плану строения схожи с клетками 1-го типа, но меньше таковых по высоте (табл. 5, рис. 4г–4е). Ядра округлой формы, расположены в центральной части клеток. Наибольшие высота и площадь клеток, площадь ядер эпителиоцитов 2-го типа обнаружены в нефронах тибетского гольца (табл. 5). Цитоплазма содержит меньшее, по сравнению с вышеописанными типами эпителиоцитов, количество округлых митохондрий. Они расположены в компартментах базального лабиринта, сформированного гладким эндоплазматическим ретикулумом с шириной цистерн

0.05–0.06 мкм (табл. 5). Характерный признак эпителиоцитов 2-го типа – отсутствие в цитоплазме секреторных гранул. Зона эндоцитоза развита слабее по сравнению с клетками 1-го типа, ее длина составляет 3–4 мкм (табл. 5). Длина микроворсинок щеточной каемки два–три мкм (табл. 5). Кроме того, на данном участке канальца между эпителиоцитами 2-го типа встречаются одиночные клетки, щеточная каемка которых образована ресничками (рис. 4г). В цитоплазме обнаружено центрально расположенное ядро. Большая часть митохондрий локализуется в непосредственной близости от погруженных в цитоплазму базальных телец ресничек (рис. 4д). Зона эндоцитоза отсутствует. Реснитчатые клетки на срезах канальцев встречаются крайне редко.

Эпителиоциты дистального канальца пирамидальной формы (рис. 4е). Ядра округлой формы, расположены в центральной части клеток. Наибольшие высота клеток, площадь клеток и ядер эпителиоцитов дистального канальца обнаружены в нефронах тибетского гольца (табл. 5). Наиболее крупные митохондрии также обнаружены в клетках дистального канальца тибетского гольца. Следует отметить, что митохондрии на срезах клеток тибетского гольца и гольца Кушакевича лентовидной формы (рис. 4ж), митохондрии на срезах клеток обыкновенной маринки округлые (рис. 4и). Апикальная часть данного типа клеток у всех исследованных видов образована лопастевидными цитоплазматическими выростами, обращенными в просвет канальца (рис. 4е, 4з).

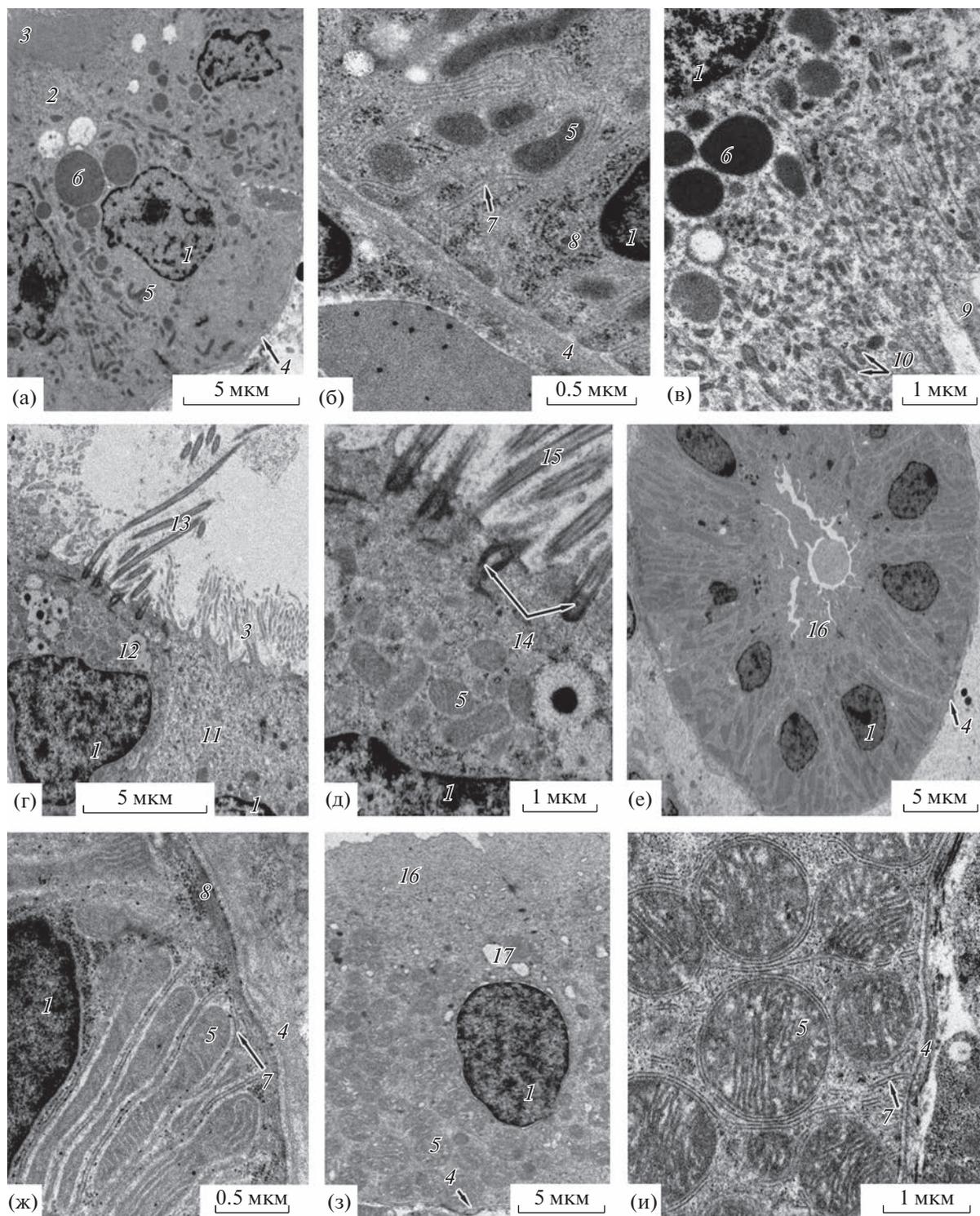


Рис. 4. Ультраструктура канальцев: а – эпителиоцит проксимального канальца 1-го типа (тибетский голец); б – базальная часть эпителиальной клетки проксимального канальца 1-го типа (тибетский голец); в – зона эндоцитоза и участок щеточной каемки эпителиальной клетки проксимального канальца 1-го типа (тибетский голец); г – вставочная клетка проксимального канальца 2-го типа (обыкновенная маринка); д – апикальная часть вставочной клетки проксимального канальца 2-го типа (обыкновенная маринка); е – участок дистального канальца (тибетский голец); ж – базальная часть эпителиальной клетки дистального канальца (тибетский голец); з – участок дистального канальца (обыкновенная маринка); и – базальная часть эпителиальной клетки дистального канальца (обыкновенная маринка). 1 – ядро, 2 – зона эндоцитоза, 3 – щеточная каемка, состоящая из микроворсинок, 4 – базальная мембрана, 5 – митохондрии, 6 – секреторные гранулы, 7 – гладкий эндоплазматический ретикулум, 8 – скопление рибосом, 9 – микроворсинка, 10 – тубулярный ретикулум, 11 – эпителиоцит 2-го типа, 12 – вставочная клетка, 13 – реснички, 14 – базальное тельце реснички, 15 – аксонема реснички, 16 – лопастевидные выросты, 17 – везикула.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Гистологический анализ показал, что туловищная почка *Iskandaria kuschakewitschi*, *Schizothorax intermedius*, *Noemacheilus stoliczkai* имеет единый план строения с ранее исследованными карпообразными (Botham, Manning, 1981; Morovvati et al., 2012; Gargya et al., 2014; Mokhtar, 2020). Интерстиций образован кроветворной тканью, экскреторный компонент — почечными тельцами и двумя типами канальцев. Ультраструктура капилляров характерна для анамний и амниот (Imagawa et al., 1994; Криштофрова, Стегаило-Стойнова, 2012; Флерова, Евдокимов, 2019). Вместе с тем, анализ полученных результатов выявил особенности структурной организации мезонефроса исследованных видов по сравнению с ранее изученными нами карпообразными бассейна Верхней Волги. Показано, что степень развития интерстиция нефрона исследованных видов на 10–15% уступает таковой у представителей сем. Cyprinidae, обитающих в бассейне Верхней Волги (Флерова, 2012). Принимая во внимание данные по ультраструктуре нефрона, сделан вывод, что развитие кроветворной ткани в изучаемом органе напрямую связано с более развитой системой канальцев в мезонефросе исследованных видов.

Анализ состава лейкоцитов показал, что лимфоциты, плазматические клетки и макрофаги всех исследованных видов не имеют каких-либо особенностей в тонком строении, по сравнению с ранее исследованными лейкоцитами карпообразных, незначительно различаясь лишь размерами (Cenini, 1984; Балабанова, Заботкина, 1988; Балабанова, 1997; Флерова, 2012).

Основные различия наблюдали в ультраструктуре специфических гранул нейтрофилов и эозинофилов. Кристаллоид специфических гранул нейтрофилов тибетского гольца и обыкновенной маринки ранее описан для *Suyprius carpio* L., а также представителей сем. Cyprinidae, обитающих в реках Верхневолжского бассейна (Cenini, 1984; Флерова, 2012; Flerova, Balabanova, 2013). Показано, что структура гранул нейтрофилов гольца Кушакевича принципиально отличается от таковой нейтрофилов представителя сем. Balitoridae — усатого гольца *Barbatula barbatula* (L.). Тонкая структура специфических гранул в клетках усатого гольца характеризуется наличием электронно-плотной гомогенной округлой сердцевинки. Кристаллоид в гранулах усатого гольца не обнаружено (Флерова, 2012). Количество гранул на срезах нейтрофилов исследованных видов сопоставимо с таковым в нейтрофилах *Tinca tinca* (L.), *Abramis ballerus* (L.), *Barbatula barbatula* (L.), *Cobitis tae-*

nia L. и уступает данному показателю в клетках *Carassius auratus* (L.), *Abramis brama* (L.), *Rutilus rutilus* (L.) (Flerova, Balabanova, 2013).

Ранее для близкородственных видов карпообразных описаны округлые электронно-плотные гомогенные гранулы, а также гранулы с электронно-прозрачной сердцевинкой. Округлых специфических гранул с более электронно-плотной сердцевинкой, а также гранул полигональной формы в эозинофилах карпообразных не обнаружено (Cenini, 1984; Flerova, Balabanova, 2013). Следует отметить, что в эозинофилах *Rutilus rutilus* (L.) ранее описаны гранулы двух типов — электронно-плотные гомогенные гранулы и гранулы с эксцентрично расположенным более прозрачным участком (Флерова, 2012). Вероятно, ультраструктурное разнообразие специфических гранул эозинофилов связано с особенностями локализации ферментов в специфических гранулах. Количество гранул на срезах эозинофилов тибетского гольца и гольца Кушакевича сопоставимо с таковым в клетках *Abramis brama* (L.), *A. ballerus* (L.), *Barbatula barbatula* (L.), *Cobitis taenia* L. и уступает количеству гранул в эозинофилах *Rutilus rutilus* (L.), *Carassius auratus* (L.). Количество гранул на срезах эозинофилов обыкновенной маринки почти в 2 раза превышает этот показатель для ранее исследованных видов сем. Cyprinidae (Флерова, 2012).

Таким образом, кристаллоидная структура гранул нейтрофилов и гомогенная структура гранул эозинофилов не может рассматриваться как единственные для карпообразных рыб. При сопоставлении полученных данных и опубликованных ранее результатов не удалось обнаружить зависимость ультраструктуры специфических гранул гранулоцитов от систематического положения и условий обитания видов. Учитывая отсутствие какой-либо связи количества специфических гранул от систематической принадлежности видов, можно предположить, что изменение данного показателя зависит от стадии жизненного цикла и особенностей функциональной активности клеток.

Отсутствие базофилов среди многих представителей карпообразных подтверждено рядом работ (Cenini, 1984; Kralj-Klobucar, 1991; Балабанова, 1997; Flerova, Balabanova, 2013).

В целом, количество митохондрий на срезах лейкоцитов исследованных видов ближе к морским рыбам (Флерова, 2016).

Обнаруженные в интерстиции мезонефроса исследованных видов клетки с радиально расположенными везикулами имеют единый план строения с типом клеток, описанным для других видов карпообразных. Обращает внимание осо-

бенность тонкого строения везикул, которые на срезах клеток тибетского гольца трех типов, тогда как для ранее исследованных карпообразных описаны включения только одного типа – везикулы с фибриллярной структурой. Следует отметить, что в цитоплазме клеток с радиально расположенными везикулами лососеобразных отмечены электронно-плотные везикулы (Балабанова, 2006; Flerova et al., 2019). Предполагается, что ультраструктурные особенности везикул этих клеток связаны с количественными характеристиками и локализацией ферментов, формирующих антимикробную активность клеток (Lopez, 2001). И как следствие, с особенностями функционирования клеточного звена иммунитета у рыб в условиях рек Казахстана.

Ультраструктура палочковых клеток, описываемых в настоящей работе, сходна с ультраструктурой палочковых клеток *Tinca tinca* (L.), находящихся на соответствующей стадии зрелости (Флерова, 2012).

Количество митохондрий на срезах клеток – основной показатель, характеризующий работу ионтранспортирующих клеток, было близко у исследованных видов к таковому у пресноводных карпообразных рыб (Флерова, 2012).

Большинство морфометрических показателей, а также основные черты ультраструктуры основных отделов нефрона *Iskandaria kuschakewitschi*, *Noemacheilus stoliczkai* и *Schizothorax intermedius* подобны видам ранее исследованных карпообразных (Винниченко и др., 1975; Флерова, 2012; Mokhtar, 2020). Интересен факт, что высота эпителиоцитов проксимального канальца обыкновенной маринки сходна с таковой у представителей сем. Cyprinidae, а высота эпителиоцитов 1-го типа проксимального канальца гольца Кушакевича и тибетского гольца – соответственно с *Barbatula barbatula* (L.). Количество митохондрий на срезах проксимальных канальцев исследованных видов выше, чем у карпообразных рыб Верхневолжского бассейна (Флерова, 2012). В экспериментальных работах было показано, что с увеличением температуры воды увеличивается активность Na^+ , K^+ -АТФазы почек (Vargas-Chacoff et al., 2020). Увеличение уровня синтеза АТФ коррелирует с увеличением количества митохондрий в ионоцитах (Матей, 1996). Поскольку пробы отбирали в летний период, то рыбы были адаптированы к высоким температурам воды $\sim 26\text{--}27^\circ\text{C}$. Вероятно, с этим фактом связано большее количество митохондрий на срезах проксимальных канальцев, исследованных обыкновенной маринки и гольцов, по сравнению с карповыми во-

дохранилищ Верхней Волги, где средняя температура воды в летний период $\sim 18^\circ\text{C}$.

Наружный диаметр дистальных канальцев исследованных видов несколько превышает таковой карпообразных рыб Верхневолжского бассейна. Следует отметить, что вытянутая форма митохондрий гольцов характерна для видов сем. Cyprinidae, округлая форма митохондрий обыкновенной маринки – для пресноводных рыб сем. Percidae (Флерова, 2012). Сравнительный анализ этих показателей демонстрирует более высокую скорость реабсорбции через стенку дистального канальца у исследуемых видов, чем у карповых в водохранилищах Верхней Волги (Kato et al., 2008).

Выводы. Микроанатомия туловищной почки *Iskandaria kuschakewitschi*, *Schizothorax intermedius*, *Noemacheilus stoliczkai* имеет единый план строения с ранее исследованными пресноводными карпообразными. Большая площадь нефрогенной ткани за счет более развитой системы канальцев в мезонефросе, большее количество митохондрий на срезах проксимальных канальцев и срезах лейкоцитов, три типа везикул у клеток с радиально расположенными везикулами, больший диаметр дистальных канальцев, разные формы митохондрий эпителиоцитов дистальных канальцев исследованных видов по сравнению с ранее изученными представителями карповых водохранилищ Верхней Волги характеризуют адаптационную способность клеточных структур мезонефроса поддерживать водно-солевой гомеостаз, а также функционирование клеточного звена иммунитета в условиях рек Казахстана. Ультраструктура гранул нейтрофилов и эозинофилов зависит от стадии жизненного цикла и особенностей функциональной активности клеток.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в научно-образовательной лаборатории “Молекулярная генетика и биотехнология” в рамках программы развития ЯрГУ до 2030 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балабанова Л.В., Заботкина Е.А. 1988. Ультраструктура клеток иммунной системы карпа *Cyprinus carpio* в норме и при иммунизации // Цитология. Т. 30. № 6. С. 657.
- Балабанова Л.В. 1997. Ультраструктура иммунокомпетентных клеток почек рыб сем. Cyprinidae // Биология внутр. вод. № 2. С. 65.
- Балабанова Л.В. 2006. Клетки с радиально расположенными везикулами у рыб разных видов // Цитология. Т. 48. № 8. С. 636.

- Винниченко Л.Н., Наточин Ю.В., Сабинин Г.В. 1975. Ультраструктура и функции клеток проксимального и дистального сегментов нефрона проходных и пресноводных рыб // Цитология. Т. 17. № 4. С. 403.
- Криштофрова Б.В., Стегайло-Стоянова А.В. 2012. Морфология почек и их кровеносных сосудов у суточных щенков собаки // Научные труды южного филиала национального университета биоресурсов и природопользования Украины “Крымский агротехнологический университет”. Серия: ветеринарные науки. № 142. С. 93.
- Крупа Е.Г., Романова С.М. 2017. Гидрохимия водоемов бассейна реки Арысь на территории Южно-Казахстанской области // Экология. Т. 4. № 424. С. 77.
- Кэрролл Р. 1992. Палеонтология и эволюция позвоночных. Т. 1. Москва: Мир. (Carroll R. 1988. Vertebrate Paleontology and Evolution. V. 1. New York: Freeman).
- Матей В.Е. 1996. Жабры пресноводных костистых рыб. СПб: Наука.
- Мустафаев Ж.С., Козыкеева А.Т., Иванова Н.И. и др. 2017. Оценка техногенной нагрузки на водосборной территории бассейна трансграничной реки Таллас на основе интегральных показателей антропогенной деятельности // Известия Национальной Академии наук Республики Казахстан. Т. 2. № 38. С. 48.
- Наточин Ю.В. 1976. Ионрегулирующая функция почки. Л.: Наука.
- Тимакова Т.К., Флерова Е.А., Заботкина Е.А. 2014. Методы световой и электронной микроскопии в биологии и ветеринарии. Ярославль: ФГБОУ ВПО “Ярославская ГСХА”.
- Флерова Е.А. 2012. Клеточная организация почек костистых рыб (на примере отрядов Cypriniformes и Perciformes). Ярославль: ФГБОУ ВПО “Ярославская ГСХА”.
- Флерова Е.А., Евдокимов Е.Г. 2019. Особенности строения кровеносных сосудов мезонефроса *Polypterus senegalus* // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 87(90). С. 76.
- Цыцененко К.В., Сумарокова В.В. 1990. Гидрологические основы оросительных мелиораций в бассейнах рек Чу и Талас. Л.: Гидрометеиздат.
- Botham J.W., Manning M.J. 1981. The histogenesis of the lymphoid organs in the carp *Cyprinus carpio* L. and the ontogenetic development of allograft reactivity // J. Fish Biol. V. 19. P. 403.
- Cenini P. 1984. The ultrastructure of leucocytes in carp (*Cyprinus carpio*) // J. of Zool. V. 204. № 4. P. 509.
- Chen Y., Li Z., Fang G., Li W. 2018. Large Hydrological Processes Changes in the Transboundary Rivers of Central Asia // J. Geoph. Res.: Atmospheres. V. 123. P. 5059. <https://doi.org/dx.doi.org/10.1029/2017JD028184>
- Dantzler W.H. 2016. Transport of Inorganic Ions by Renal Tubules // Comparative Physiology of the Vertebrate Kidney. New York: Springer. P. 81.
- Flerova E.A. The ultrastructure of the interstitial cells of the mesonephros in the teleost fishes of the Black Sea // Russ. J. Mar. Biol. 2016. V. 42. № 2. P. 146. <https://doi.org/10.1134/S1063074016020036>
- Flerova E.A., Balabanova L.V. 2013. Ultrastructure of granulocytes of teleost fish (Salmoniformes, Cypriniformes, Perciformes) // J. Evol. Biochem. Phys. V. 49. № 2. P. 223. <https://doi.org/10.1134/S0022093013020126>
- Flerova E.A., Morozov A.A., Bogdanova A.A. et al. 2019. Morphological and physiological traits of the mesonephros in a freshwater fish, grayling *Thymallus thymallus* // Regul. Mech. Biosyst. V. 10. № 1. P. 9. <https://doi.org/10.15421/021902>
- Gargya A., Bahuguna S.N., Upadhyay M.K. 2014. Study of Excretory Organ (Kidney) in Post Flexion to Fingerling Stages of *Schizothorax plagiostomus* (Heckel) // Advances in Zoology and Botany. V. 2. № 3. P. 49. <https://doi.org/10.13189/azb.2014.020301>
- Imagawa T., Kitagawa H., Uehara M. 1994. Ultrastructure of blood vessels in the head kidney of the carp, *Cyprinus carpio* // J. Anat. V. 185. P. 521.
- Katoh F., Cozzi R.R.F., Marshall W.S., Goss G.G. 2008. Distinct $\text{Na}^+/\text{K}^+/\text{2Cl}^-$ cotransporter localization in kidneys and gills of two euryhaline species, rainbow trout and killifish // Cell and Tiss. Res. V. 334. № 2. P. 265. <https://doi.org/10.1007/s00441-008-0679-4>
- Kralj-Klobukar N. Differentiation of eosinophilic granulocytes of carp (*Cyprinus carpio* L.) // Int. J. Dev. Biol. 1991. V. 35. P. 341.
- Lopez F.P., Pazquin B., Diago M.L., Villena A. 2001. Pear-shaped lymphocytes in rainbow trout: characterization, tissue distribution and organ // Book of abstracts. X International Conference “Disease fish and shellfish”. Dublin. P. 71.
- Morovvati H., Mahabady M.K., Shahbazi S. 2012. Histo-morphological and anatomical study of kidney in berzerm (*Barbus pectoralis*) // Int. J. Fisheries and Aquaculture. V. 4. № 11. P. 221. <https://doi.org/10.5897/IJFA12.082>
- Mokhtar D.M. 2020. The structural and ultrastructural organization of the cellular constituents of the trunk kidney of grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) // Microsc. Res. Tech. V. 84. P. 537. <https://doi.org/10.1002/jemt.23610>
- Vargas-Chacoff L., Francisco A.J., Ruiz-Jarabo I. et al. 2020. Water temperature affects osmoregulatory responses in gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) // J. Therm. Biol. V. 88. P. 102526. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2020.102526>

Microanatomy and Ultrastructure of the Mesonephros of Cyprinids Inhabiting the Territory of Kazakhstan

E. A. Flerova*

Demidov Yaroslavl State University, Yaroslavl, Russia

**e-mail: katarinum@mail.ru*

The ultrastructure of three species of cyprinids inhabiting the territory of Kazakhstan has been studied. It is shown that the microanatomy of the trunk bud of the Kushakevich char *Iskandaria kuschakewitschi*, the common marinka *Schizothorax intermedius* and the Tibetan char *Noemacheilus stoliczkaei* has a common body plan with freshwater cyprinids. Larger area of nephrogenic tissue, greater number of mitochondria on sections of proximal tubules and leukocyte sections, three types of vesicles in cells with radially arranged vesicles, larger diameter of distal tubules, diversity of mitochondria of epitheliocytes of distal tubules of the studied species, compared with previously studied representatives of carp reservoirs of the Upper Volga, testify to the adaptive ability of the cellular structures of the mesonephros to maintain water-salt homeostasis, as well as the functioning of the cellular link of immunity in the life of the rivers of Kazakhstan with a seasonal increase in water temperature up to 27°C. The diversity of the ultrastructure of granules of neutrophils and eosinophils depends on the stage of the life cycle and the characteristics of the functional activity of cells.

Keywords: mesonephros, microanatomy, ultrastructure, cyprinids, Kazakhstan