

УДК 597.841.-144.4/.146./:597.841.-13

Сравнительная морфофизиологическая характеристика органов кроветворения осетровых рыб и земноводных на ранних стадиях развития

М. П. Грушко, Д. Р. Светашева

Астраханский государственный технический университет (ФГБОУ ВПО «АГТУ»), г. Астрахань
E-mail: mgrushko@mail.ru

Результаты исследований ретикулярной межканальцевой ткани туловищных почек осетровых рыб показали, что здесь шёл процесс формирования лейкоцитов и эритроцитов, при этом количество формирующихся лейкоцитов (54–56%) в гемопоэтической ткани мезонефроса рыб превышало количество формирующихся эритроцитов (44–46%). В мезонефросе взрослых особей осетровых не происходило активного лимфоцитопоэза. При изучении гемопоэтической функции селезёнки осетровых рыб отмечено, что у осетровых доминировал процесс эритропоэза (52–68%), на втором месте находились клетки белой крови (30–42%), среди которых преобладали гранулоциты и меньше всего регистрировалось тромбоцитов (3–6%). Отмечено, что в кишечнике осетровых (в том числе в спиральном клапане и пилорической железе) происходили процессы гранулопоэза и агранулопоэза с преобладанием лимфоцитопоэза (87–97%). Проведён сравнительный анализ кроветворения осетровых рыб и личинок жабы зелёной, который показал сходства и различия физиологии данного процесса. Установлено, что в мезонефросе у осетровых преобладал гранулоцитопоэз, а у личинок жабы эритроцитопоэз; в кишечнике осетровых происходили процессы грануло- и агранулоцитопоэза, в то время как у личинок жаб здесь формировались клетки крови всех рядов; в селезёнке у рыб преобладал эритропоэз, а у личинок жабы лимфоцитопоэз.

Ключевые слова: мезонефрос, селезёнка, печень, кишечник, костный мозг, гепатоциты, кроветворение, эритроциты, гранулоциты, агранулоциты, лейкоцитоз.

ВВЕДЕНИЕ

Определение физиологической нормы состояния организмов всегда остается одним из важнейших вопросов естествознания, будь то биологическое, медицинское, токсикологическое и любое другое исследование [Грушко, 2010 а]. Не зная физиологических критериев, невозможно решать задачи разведения, воспроизводства рыбных запасов, оценки качества выловленной рыбы. В связи с этим физиолого-морфологические исследования рыб проводятся в широком масштабе,

т.к. они необходимы для контроля за их воспроизводством и для оценки влияния условий обитания на организм рыб. В настоящее время накоплено большое количество материала о кроветворных органах и образовании клеток крови у рыб, но все эти сведения достаточно противоречивы [Грушко, 2002]. В то же время полноценно судить о состоянии системы кроветворения можно лишь на основе гистогенеза кроветворных органов [Волкова, Пекарский, 1976; Житенева, Полтавцева, Рудницкая, 1989].

Путь, который помогает изучить отдельные элементы биологической проблемы, установить взаимосвязь процесса и тем самым подойти к пониманию явления в целом — это обращение к филогенетически менее организованным формам жизни, с постепенным переходом от групп, в которых данное явление только зарождалось, к группам, в которых оно усложнилось. По литературным данным кровь и органы гемопоэза являются показательными объектами в исследованиях физиологии организмов разного филогенетического уровня. В этом отношении функциональные и морфологические характеристики отдельных гемопоэтических ростков в каждом классе позвоночных имеют существенные различия [Житенева, 2001; Силс, 2008]. С этих позиций определённый интерес представляет класс рыб и земноводных представителей разных ступеней эволюции позвоночных животных, но на определённом этапе жизненного развития обитающих в одной среде. Общеизвестно также, что развивающийся организм в онтогенезе отчасти повторяет стадии развития эволюции [Грушко, 2010 б]. Таким образом, в данных исследованиях особый интерес представляет сравнительная характеристика особенностей кроветворения у организмов, представляющих собой две последовательные ступени эволюции на определённом этапе жизненного развития обитающих в водной среде, а именно осетровых рыб и личинок жабы зелёной.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

Объектами исследования служили производители осетра (*Acipenser güldenstädti* Brandt, 1833), севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771), белуги (*Huso huso* (L., 1758) и стерляди (*Acipenser ruthenus* L., 1758). Анализу было подвергнуто 200 шт. половозрелых самок осетровых: севрюг — 69, осетров — 60, стерлядей — 35, белуг — 36. Анализировали мазки крови и срезы ткани органов кроветворения (спирального клапана, средней кишки, пилорической железы, селезёнки, туловищной и головной почки). Для сравнения объектами исследования по изучению раннего онтогенеза и определению особенностей развития органов кроветворения у земноводных послужили личинки жабы зелёной (*Bufo viridis* Laurenti,

1768), выловленные в городском водоёме Золотой Затон. Анализу было подвергнуто 108 штук личинок с момента выклева до достижения ими двадцатидневного возраста. Было изготовлено более 1075 сагиттальных срезов [Волкова, Елецкий, 1982].

В работе использован комплекс методов: ихтиологических, физиологических (гематологические методики), гистологических и статистических. У исследованных производителей измеряли абсолютную длину, определяли вес и возраст. Изучение гематологических показателей крови проводилось по методикам, рекомендованным Л. Д. Житеновой с коллегами [1989] и Н. Т. Ивановой [1983]. Гистологический анализ проводили по общепринятым методам [Волкова, Елецкий, 1982]. Изучение препаратов органов кроветворения и развития клеток крови у производителей осетровых проводили под микроскопом МБИ-3, OLYMPUS BX-40, снимки сделаны на микроскопе OLYMPUS BX-40. Полученные результаты подвергнуты статистическому анализу. Статистическая обработка выполнена с использованием интегрированного пакета статистической обработки информации STATGRAPHICS.

РЕЗУЛЬТАТЫ РАБОТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Следует отметить, что в результате исследований кишечник осетровых определён как один из основных органов кроветворения. В состав собственной пластинки слизистой оболочки кишечника осетровых, лежащей под эпителием, входит, кроме элементов рыхлой волокнистой неоформленной соединительной, и ретикулярная ткань. В этом слое находятся кроветворные образования, способные к постоянному продуцированию форменных элементов крови. Кроветворные образования в спиральной складке осетровых имели различные размеры и формы — от овоидной до овальной, были заключены в тонкую соединительно-тканную капсулу. Самые крупные гемопоэтические образования были выявлены у белуги (рис. 1).

Отмечено, что в спиральном клапане происходили процессы гранулопоэза и агранулопоэза, в т.ч. моноцитопоэза, лимфоцитопоэза и иммуноцитопоэза. Кроветворные образова-

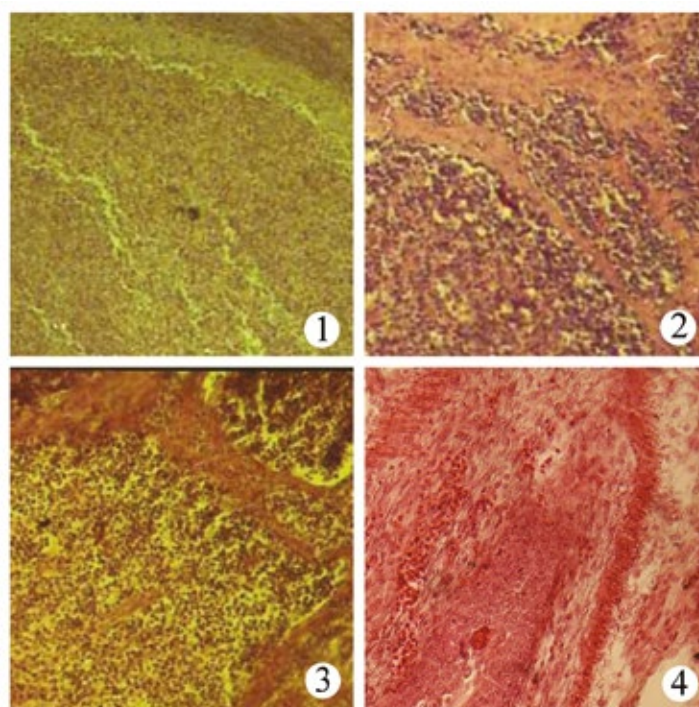


Рис. 1. Кроветворение в кишечнике осетровых и личинки жабы зелёной. Гематоксилин-эозин. $\times 100$
 1 — в кишечнике севрюги, 2 — в кишечнике белуги, 3 — в кишечнике осетра, 4 — в кишечнике личинки жабы зелёной

ния спиральной складки имели центральный отдел и периферическую часть, но чётких границ между этими отделами не определялось. В центральном и периферическом отделах находилось микроокружение развивающихся клеток крови — ретикулярные клетки, которые наиболее плотно располагались по периферии образования. Было выявлено, что ретикулярные клетки были четырёх типов: покоящиеся, переходные, малоактивные и активные ретикулярные клетки, основная масса которых представлена активными ретикулярными клетками.

В центральной части кроветворных образований встречались единичные клетки — предшественницы. Самое высокое процентное содержание гемоцитобластов в кроветворных очагах наблюдалось у стерляди, самое низкое у севрюги, у белуги и осетра наблюдался одинаковый удельный вес (табл. 1). Бластные клетки разных клеточных форм располагались в спиральном кроветворном образовании диффузно.

Следующей малочисленной группой клеток являлись миелобласты, их дальнейшая диффе-

ренцировка происходила как в кроветворном органе, где были обнаружены единичные промиелоциты и эозинофильные миелоциты, так и в периферической крови: дефинитивные формы клеток были обнаружены только в сосудистом русле.

Всего развивающихся гранулоцитов было больше всего у осетра, у белуги и стерляди было незначительно меньше, у севрюги этих клеток было наименее всего от числа всех формирующихся клеток (табл. 1).

Единичными клетками в кроветворном органе спирального клапана являлись монобласты, дальнейшее их развитие происходило в периферической крови.

В кроветворных органах спирального клапана наблюдалось наибольшее количество развивающихся клеток лимфоцитопоэтического ряда от числа всех формирующихся клеток, при этом наименьшее количество клеток лимфоцитопоэтического ряда было у стерляди, а у севрюги — наибольшим, у белуги и осетра примерно одинаково (табл. 1). Лимфобласты располагались диффузно среди ретикулярных клеток по всему кроветворному органу. Удель-

Таблица 1. Формирующиеся клетки крови спирального клапана осетровых (%)

Клетки крови	Кишечник (спиральный клапан)			
	Стерлядь	Севрюга	Белуга	Осетр
Агранулоцитопо-этический ряд из них:	94,0±1,22	95,0±2,25	95,0±3,46	94,0±1,29
Лимфобласты	15±0,31	6,0±0,31	8,0±0,33	10±0,24
Пролимфоциты	12,0±0,29	16,0±0,29	11,0±0,25	15,0±0,31
Лимфоциты	49,0±0,28	55,0±0,29	57,0±0,25	56,0±0,31
Плазмобласты	2,0±0,12	4,0±0,12	2,0±0,12	1,0±0,11
Проплазмоциты	5,0±0,11	3,0±0,11	7,0±0,13	4,0±0,15
Плазмоциты	10,0±0,16	10,0±0,16	9,0±0,21	7,0±0,11
Гранулоцитопоэтический ряд	3,0±0,16	2,0±0,21	3,0±0,16	4,0±0,19
Эритроцитопоэ-тический ряд	3,0 ±0,12	1,0 ±0,11	2,0 ±0,21	2,0 ±0,21

ный вес лимфобластов от числа развивающихся клеток лимфоцитопоэтического ряда был наибольшим у стерляди, а наименьшим у севрюги, у белуги и осетра средним. Пролимфоциты также были разбросаны диффузно по всему кроветворному образованию. Процентное содержание пролимфоцитов у белуги и стерляди было наименьшим, у осетра и севрюги примерно одинаково. Лимфоциты находились почти равномерно по всему кроветворному образованию. Удельный вес лимфоцитов у белуги был наибольшим, у осетра и севрюги почти одинаков, а у стерляди наименьшим (табл. 1).

Следует обратить внимание на то, что процесс пролиферации и дифференцировки унипотентных предшественников лимфоцитов приводил к образованию плазмобластов, затем проплазмоцитов и, наконец, плазмоцитов. Удельный вес плазмобластов от числа развивающихся клеток лимфоцитопоэтического ряда был у белуги и стерляди одинаков, у осетра наблюдалось наименьшее количество плазмобластов, а у севрюги — наибольшее. Процентное содержание незрелых плазматических клеток в кроветворных образованиях было наибольшим у белуги, а у севрюги — наименьшим, у стерляди и осетра примерно одинаково.

Удельный вес плазматических клеток был наибольшим у севрюги и стерляди, у белуги чуть меньше, а у осетра оказалось наименьшее значение. Всех развивающихся плазматических клеток у белуги было больше всего,

у севрюги и стерляди одинаковое количество, а у осетра — наименьшее (табл. 1).

В периферической части кроветворных образований, кроме лимфоцитов, находились макрофаги, обладающие фагоцитарной активностью.

Следует подчеркнуть, что в спиральном клапане производителей осетровых рыб происходила пролиферация и дифференцировка лимфоцитов и плазмоцитов.

В кроветворных образованиях средней кишки, как и в спиральном клапане, происходили процессы гранулоцитопоэза и агранулоцитопоэза (у стерляди процент развивающихся гранулоцитов был наибольшим, затем, по убываю, распределялся у белуги, осетра и севрюги) (табл. 2).

Кроветворные образования средней кишки находились в основании кишечных ворсинок, были малы, от округлой до треугольной формы, хаотично разбросаны по площади кишечника, имели центральный отдел и периферическую часть, чётких границ между этими отделами не определялось. В центральном и периферическом отделах находилось микроокружение развивающихся клеток крови — ретикулярные клетки, которые более плотно располагались по периферии образования.

Гемоцитобласты были отмечены редко, в единичных экземплярах. Миелобласты, промиелоциты и эозинофильные миелоциты, как и монобласты, также были редкими клетками в кроветворных образованиях средней кишки.

Таблица 2. Формирующиеся клетки крови средней кишки осетровых (%)

Клетки крови	Кишечник (средняя кишка)			
	Стерлядь	Севрюга	Белуга	Осетр
Агранулоцитопоэтический ряд из них:	87,0±0,26	97,0±0,33	90,0±0,28	93,0±0,29
Лимфобласты	8,0±0,14	8,0±0,14	13,0±0,25	13,0±0,25
Пролимфоциты	12,0±0,29	3,0±0,30	10,0±0,21	6,0±0,41
Лимфоциты	50,0±0,21	69,0±0,32	48,0±0,15	69,0±0,51
Плазматические клетки, в т.ч.: плазмобласты, проплазмоциты и плазмоциты	18,0±0,11	17,0±0,26	20,0±0,19	5,0±0,21
Гранулоцитопоэтический ряд	13,0±0,16	3,0±0,11	10,0±0,15	6,0±0,29
Эритроцитопоэтический ряд	—	—	—	1,0 ±0,11

В них наблюдалось наибольшее количество развивающихся клеток лимфоцитопоэтического ряда от числа всех формирующихся клеток, при этом наименьшее количество наблюдалось у стерляди, а наибольшее у севрюги, у белуги и у осетра среднее количество (табл. 2). Удельный вес лимфобластов от числа развивающихся клеток лимфоцитопоэтического ряда у белуги и осетра был одинаков и был значительно больше, чем у севрюги и стерляди. Пролимфоциты являются последующей стадией развития лимфобластов. Их процентное соотношение распределялось следующим образом: у стерляди — наибольшее количество, у севрюги — наименьшее, у белуги и осетра было среднее количество пролимфоцитов. Самыми многочисленными клетками в кроветворных образованиях среднего кишечника были лимфоциты. Лимфоциты располагались почти равномерно по всему кроветворному образованию. Удельный вес лимфоцитов был наибольшим у осетра и севрюги, у белуги и стерляди значительно меньше (табл. 2).

Также среди клеток лимфоцитопоэтического ряда идентифицировались развивающиеся плазматические клетки, в их число входят плазмобласты, проплазмоциты и плазмоциты. Процентное содержание всех плазматических клеток у белуги, севрюги и стерляди не превышало 20,0%, а у осетра значительно меньше (табл. 2).

В периферической части кроветворных образований, кроме лимфоцитов, располага-

лись макрофаги и покоящиеся ретикулярные клетки.

Кроветворные образования пилорической железы, как и средней кишки, располагались у оснований кишечных ворсинок.

Развивающиеся клетки разных клеточных форм располагались в кроветворном образовании диффузно. Единичными клетками были гемоцитобласты. Миелобласты, промиелоциты, эозинофильные миелоциты, монобласты также были малочисленными клетками кроветворных образований пилорической железы. Дальнейшая их дифференцировка, по-видимому, происходила в периферической крови. Количество развивающихся гранулоцитов у белуги было наименьшим, у осетра и стерляди средним, у севрюги наибольшим от числа всех формирующихся клеток (табл. 3).

В кроветворных образованиях пилорической железы наблюдалось наибольшее количество развивающихся клеток лимфоцитопоэтического ряда (при этом у белуги было наибольшее количество, затем по убыванию количество клеток лимфоцитопоэтического ряда распределялось между стерлядью, осетром и севрюгой, у которой наблюдалось наименьшее количество клеток). Удельный вес лимфобластов от числа развивающихся клеток распределялся по убыванию между осетром, стерлядью, севрюгой и белугой. Процентное содержание пролимфоцитов было наибольшим у белуги, а наименьшим у севрюги. Лимфоциты были самыми многочисленными клетка-

Таблица 3. Формирующиеся клетки крови пилорической железы осетровых (%)

Клетки крови	Кишечник (пилорическая железа)			
	Стерлядь	Севрюга	Белуга	Осетр
Агранулоцитопоэтический ряд из них:	81,0±0,26	62,0±0,33	85,0±0,28	72,0±0,29
Лимфобласты	5,0±0,22	3,0±0,31	2,0±0,42	7,0±0,25
Пролимфоциты	16,0±0,30	5,0±0,32	24,0±0,19	14,0±0,31
Лимфоциты	60,0±0,26	54,0±0,35	59,0±0,24	51,0±0,31
Гранулоцитопоэтический ряд	8,0±0,12	12,0±0,16	3,0±0,10	9,0±0,21
Эритроцитопоэтический ряд	–	1,0±0,11	1,0±0,11	–

ми кроветворных образований пилорической железы. Удельный вес лимфоцитов составлял у стерляди наибольшее количество, а у осетра наименьшее, у севрюги и белуги — среднее, при этом количество лимфоцитов варьировалось между 50 и 60% от числа развивающихся клеток (табл. 3).

В результате сравнительного анализа кроветворения в кишечнике осетровых и личинок жабы зелёной установлено, что в кишечнике личинок жабы имели место процессы эритропоэза, грануло- и агранулоцитопоэза, при этом преобладали клетки эритроцитопоэтического

ряда (65±5,78%), из них самыми многочисленными были гемоцитобласты (25±0,26%), вторыми по численности оказались агранулоциты (20±2,52%), а самой малочисленной группой были гранулоциты (до 15±0,17%), в то время как в кишечнике осетровых (в том числе в спиральном клапане и пилорической железе) происходили процессы гранулопоэза и агранулопоэза с преобладанием лимфоцитопоэза (90–96%) (табл. 4).

В состав межканальцевой ткани туловищных почек осетровых входят элементы ретикулярной ткани с трёхмерным расположением

Таблица 4. Формирование клеток крови всех гемопоэтических рядов в кроветворных органах осетровых и личинки жабы зелёной (%).

Орган/вид	Клетки крови	Гранулоцитопоэтический ряд	Агранулоцитопоэтический ряд	Эритроцитопоэтический ряд	Тромбоциты
Кишечник	Стерлядь	7±0,16	90±0,26	3±0,12	–
	Севрюга	3±0,21	96±0,33	1±0,11	–
	Белуга	6±0,16	92±0,28	2±0,21	–
	Осетр	5±0,19	93±0,29	2±0,21	–
	Личинки жабы зелёной	15±0,17	20±2,52	65±5,78	–
Мезонефрос	Стерлядь	60±3,07	–	40±4,22	–
	Севрюга	59±5,8	–	41±5,52	–
	Осетр	69±4,13	–	31±2,45	–
	Личинки жабы зелёной	60±3,08	10±0,2	30±4,02	–
Селезёнка	Стерлядь	30±5,07	–	68±4,05	2±0,11
	Севрюга	30±3,88	–	64±4,14	6±0,13
	Белуга	42±4,02	–	52±4,21	6±0,12
	Осетр	29±3,55	–	68±4,51	3±0,11
	Личинки жабы зелёной	1,5±0,2	72,5±3,75	25±3,52	1±0,21

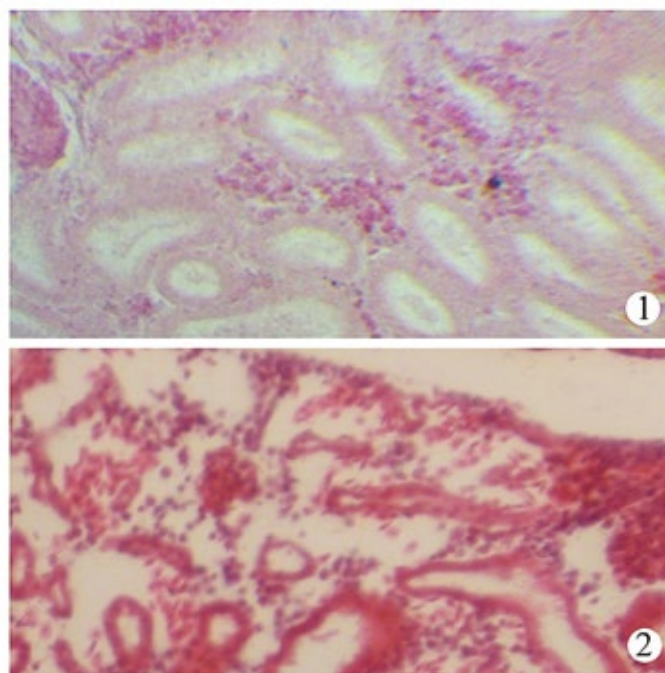


Рис. 2. Очаги кроветворения в межканальцевой ткани почек. Гематоксилин-эозин $\times 100$
1 — почки севрюги, 2 — почки личинки жабы зелёной.

ем клеточных элементов. Чаще ретикулярная ткань имела разреженное расположение клеток, в других местах — образовывала плотные клеточные скопления. Именно в этих местах и были обнаружены формирующиеся клеточные элементы крови (рис. 2). В туловищной почке, как и в её передней части, так называемой «головной» почке происходят процессы образования двух типов клеток крови. Микроокружение развивающихся элементов крови составляли активные ретикулярные клетки.

Малочисленными клетками являлись гемоцитобласты, монобласты, миелобласты. Дальнейшая пролиферация и дифференцировка большей части миелобластов происходила в этом же кроветворном органе, там же были обнаружены эозинофильные миелоциты, но дефинитивные гранулоциты были отмечены лишь в периферической крови. Самой многочисленной группой развивающихся клеток гранулоцитопозитического ряда в межканальцевой ткани туловищных почек рыб были эозинофильные миелоциты. Наибольшее процентное содержание эозинофильных миелоцитов от числа всех формирующихся лейкоцитов наблюдалось у стерляди.

Малочисленной группой были клетки лимфоцитопозитического ряда. Эти клетки располагались диффузно в межканальцевой ретикулярной ткани.

Межканальцевая ретикулярная ткань включала развивающиеся клетки эритроцитопозитического ряда, которые располагались в межканальцевой ткани группами от 2 до 5 клеток. Были отмечены эритробласты, проэритробласты, базофильные, полихроматофильные, оксифильные эритроциты и зрелые эритроциты.

Удельный вес эритробластов у осетра, севрюги и стерляди был примерно одинаков и не превышал 10% от числа клеток эритроцитопозитического ряда (табл. 5).

Проэритробластов у осетра насчитывалось наибольшее количество, у севрюги и стерляди — одинаковое количество и всего на 2% меньше чем у осетра. Базофильные эритробласты встречались редко. Их удельный вес составлял 1–2%. Полихроматофильных эритробластов было отмечено у севрюги незначительно больше чем у осетра и стерляди. Удельный вес оксифильных эритробластов составлял более 20% и имел среди особей незначитель-

ное расхождение в процентном соотношении (табл. 5).

Зрелые эритроциты в межканальцевой гемопоэтической ткани почек составляли более 50% от числа всех клеток эритропоэтического ряда (табл. 5).

Исследуемые виды рыб значительно различались по среднему количеству формирующихся лейкоцитов и эритроцитов. При этом процентное содержание формирующихся лейкоцитов варьировалось от 59 до 69%, а формирующихся эритроцитов от 31 до 41% (табл. 5).

Таким образом, в ретикулярной межканальцевой ткани туловищных почек осетровых рыб шёл процесс формирования лейкоцитов и эритроцитов.

В передней части туловищных почек или, так называемой «головной» почке, осетровых рыб происходит образование лейкоцитов и эритроцитов микроокружением которых являлись активные ретикулярные клетки. Среди них встречались единичные клетки — пред-

шественницы, которые были наиболее малочисленными. Были отмечены монобласты, промиелоциты и эозинофильные миелоциты. Эозинофильные миелоциты были самой многочисленной группой развивающихся лейкоцитов. Процентное содержание эозинофильных миелоцитов составляло от 73 до 81%, при этом был наименьшим у севрюги, а наибольшим у стерляди. Клетки лимфоцитопоэтического ряда были самой малочисленной группой, были отмечены лимфобласты, промиелоциты и лимфоциты (табл. 6).

Кроме того, ретикулярная ткань включала развивающиеся клетки эритропоэтического ряда, которые располагались диффузно в межканальцевой ткани. Были выявлены эритробласты, проэритробласты, базофильные, полихроматофильные, оксифильные эритроциты и зрелые эритроциты.

Удельный вес формирующихся клеток гранулоцитопоэтического ряда составлял от 46 до 56%, при этом наименьшим был у стерляди, а наибольшим у севрюги. Процентное содер-

Таблица 5. Формирующиеся клетки крови мезонефроса осетровых (%)

Клетки крови	Мезонефрос (туловищная почка)		
	Стерлядь	Севрюга	Осетр
Агранулоцитопоэтический ряд	–	–	–
Гранулоцитопоэтический ряд	60,0±3,07	59,0±5,08	69,0±4,13
Эритроцитопоэтический ряд из них:	40,0±4,22	41,0±5,52	31,0 ±2,45
Эритробласты	9,0±0,75	10,0±0,51	9,0±0,66
Проэритробластов	1,0±0,21	1,0±0,35	3,0±0,30
Базофильные эритробласты	1,0±0,50	2,0±0,28	2,0±0,28
Полихроматофильные эритробласты	1,0±0,28	4,0±0,26	3,0±0,30
Оксифильные эритробласты	27,0±0,91	28,0±1,16	29,0±1,25
Эритроциты	58,0±1,25	54,0±1,31	55,0±1,29

Таблица 6. Формирующиеся клетки крови «головной» почки осетровых (%)

Клетки крови	«Головная» почка		
	Стерлядь	Севрюга	Осетр
Агранулоцитопоэтический ряд	–	–	–
Гранулоцитопоэтический ряд	46,0±5,07	56,0 ±4,88	54,0±3,13
Эритроцитопоэтический ряд	54,0 ±4,01	44,0±4,08	46,0 ±2,05

жание формирующихся клеток эритроцитопoэтического ряда составляло от 44 до 54%, и было наименьшим у севрюги, а наибольшим у стерляди (табл. 6).

Сравнительный анализ характеристик кроветворной функции мезонефроса личинок жабы и осетровых рыб показал, что в ретикулярной межканальцевой ткани туловищных почек осетровых рыб, как и личинок жабы, шёл процесс формирования лейкоцитов и эритроцитов. При этом существенным различием в кроветворении исследуемых объектов является то, что количество формирующихся лейкоцитов (59–69%) в гемопоэтической ткани мезонефроса рыб превышает количество формирующихся эритроцитов (31–40%) [Грушко, 2002], а у личинок жабы, наоборот, общее количество лейкоцитов составляло $30 \pm 4,02\%$, а эритроцитов $60 \pm 3,08\%$ [Светашева, Грушко, 2014].

Сравнительная характеристика процессов кроветворения показывает, что в мезонефросе как личинок жабы зелёной, так и взрослых особей осетровых не происходит активного лимфоцитопоэза (табл. 4).

В селезёнке осетровых рыб, в так называемых «артериальных гильзах» (белой пульпе) из лимфо-миелоидной ткани происходило формирование всех типов гемоцитов [Ложниченко, 2001].

Основная площадь белой пульпы представлена ретикулярными клетками, среди которых были сосредоточены развивающиеся клетки крови, на границе между белой и красной пульпой наблюдалось также небольшое скопление зрелых лимфоцитов и единичных макрофагов (рис. 3).

В центральной зоне белой пульпы находились клетки крови различной степени зрелости и размножения, которые располагались группами от 2 до 6 клеток.

Следует подчеркнуть, что наиболее редко встречались гемоцитобласты. Монобласты являлись единичными клетками. Были обнаружены миелобласты, промиелоциты и эозинофильные миелоциты. Эозинофильные миелоциты были самой многочисленной группой развивающихся клеток из числа формирующихся лейкоцитов. Их процентное содержание

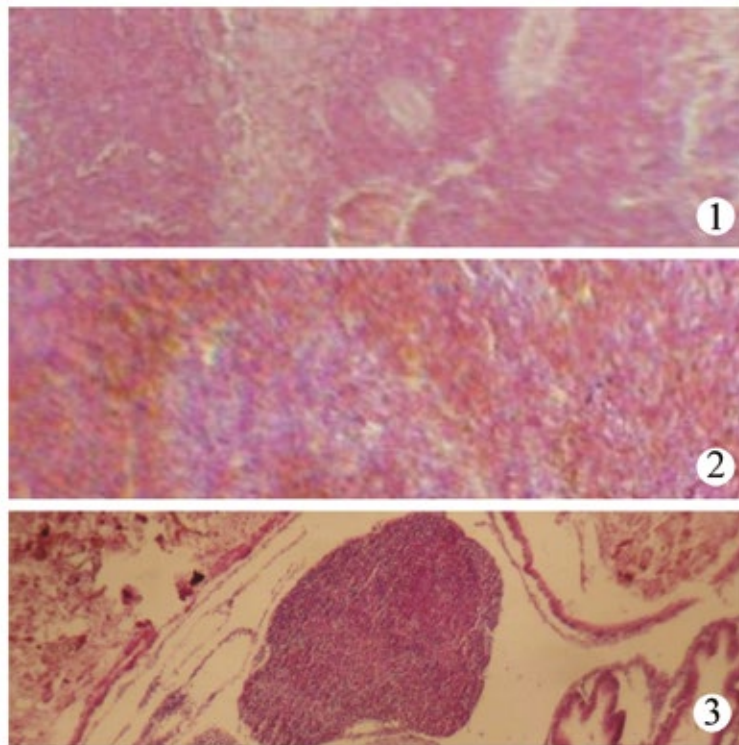


Рис. 3. Селезёнка. Гематоксилин-эозин $\times 100$

1 — белуги, 2 — севрюги, 3 — личинки жабы зеленой.

у севрюги и стерляди было одинаково и составляло до 69%, у осетра и белуги незначительно меньше (от числа всех развивающихся лейкоцитов).

Малочисленной группой были клетки лимфоцитопоэтического ряда. Удельный вес лимфобластов составлял у белуги наибольшее значение по сравнению с удельным весом у осетра, севрюги и стерляди. Пролимфоцитов было отмечено у осетра наибольшее количество, у севрюги и стерляди — наименьшее. Наибольшее процентное содержание лимфоцитов наблюдалось у белуги, а у севрюги и стерляди — наименьшее (табл. 7).

Ретикулярная ткань белой пульпы включала развивающиеся клетки эритропоэтического ряда. Были отмечены эритробласты, проэритробласты, базофильные, полихроматофильные, оксифильные эритроциты и зрелые эритроциты. Удельный вес эритробластов составлял у белуги наименьшее количество, а наибольшее у севрюги; у осетра и стерляди наблюдалось среднее количество эритробластов от числа всех клеток эритропоэтического ряда. Проэритробластов больше всего насчитывалось у белуги, а наименьшее количество оказалось у осетра, севрюги и стерляди про-

эритробласты составляли среднее значение. Удельный вес базофильных эритробластов не превышал 10% и был наибольшим у белуги, затем по убыванию распределялся между стерлядью, севрюгой и осетром. Полихроматофильных эритробластов было отмечено у белуги и стерляди одинаково наибольшее количество, у осетра и севрюги меньше всего на 1%. Процентное соотношение оксифильных эритробластов не превышало 11% у стерляди, а наименьшим было у белуги. Удельный вес зрелых эритроцитов составлял у исследованных видов осетровых от 9 до 20%. В ретикулярной ткани белой пульпы селезёнки рыб были выявлены клетки — мегакариоциты, из которых формировались тромбоциты, также были отмечены скопления тромбоцитов (табл. 7).

Удельный вес формирующихся клеток гранулоцитопоэтического ряда в селезёнке составил от 29 до 42%, при этом наименьшее значение наблюдалось у осетра, а наибольшее у белуги. Удельный вес формирующихся клеток эритроцитопоэтического ряда составлял от 52 до 68%, при этом наименьшее значение было у белуги, а наибольшее у осетра и стерляди (табл. 7).

Таблица 7. Формирующиеся клетки крови селезёнки осетровых (%)

Клетки крови	Селезёнка			
	Стерлядь	Севрюга	Белуга	Осетр
Агранулоцитопоэтический ряд из них:	Единичные клетки			
Лимфобласты	5,0±0,18	5,0±0,17	13,0±0,21	6,0±0,18
Пролимфоциты	2,0±0,20	2,0±0,20	3,0±0,11	4,0±0,21
Лимфоциты	2,0±0,31	2,0±0,31	6,0±0,30	3,0±0,3
Гранулоцитопоэтический ряд	30,0±5,07	30,0±3,88	42,0±4,02	29,0±3,55
Эритроцитопоэтический ряд из них:	68,0±4,01	64,0±4,14	52,0±4,21	68,0 ±4,51
Эритробласты	60,0±0,25	62,0±0,31	55,0±0,31	57,0±0,26
Проэритробластов	8,0±0,35	8,0±0,35	10,0±0,35	6,0±0,30
Базофильные эритробласты	6,0±0,29	8,0±0,25	10,0±0,25	5,0±0,31
Полихроматофильные эритробласты	3,0±0,26	2,0±0,30	3,0±0,26	2,0±0,30
Оксифильные эритробласты	11,0±0,25	10,0±0,16	8,0±0,16	9,0±0,21
Эритроциты	11,0±0,25	9,0±0,31	13,3±0,31	20,0±0,29
Тромбоциты	2,0±0,11	6,0±0,13	6,0±0,12	3,0±0,11

Таким образом, в ретикулярной ткани белой пульпы селезёнки происходил процесс формирования всех клеточных элементов крови, в том числе тромбоцитов.

При сравнении гемопоэтической функции селезёнки личинок жабы и осетровых рыб (табл. 4), отмечено, что у первых этот орган специализируется на производстве белой крови и характеризуется как орган агрануло- и лимфоцитопоэза, хотя в органе и присутствует эритропоэз, но доля его намного меньше. У осетровых в отличие от личинок жабы доминирует процесс эритропоэза, на втором месте находились клетки белой крови, среди которых преобладали гранулоциты и меньше всего регистрировалось тромбоцитов [Грушко, 2002] (табл. 4).

Выводы

В результате исследования определён качественный и количественный составы развивающихся форменных элементов крови в центральных (селезёнка, передняя часть почки) и периферических (межканальцевая ткань мезонефроса, собственная пластинка слизистой оболочки кишечника, основания филламентов жабр) органах кроветворения производителей осетровых рыб.

У осетровых рыб состав формирующихся клеток крови в кроветворных органах различен. В кроветворных образованиях пищеварительной системы происходит лейкоцитопоэз, где преобладает формирование лимфоцитов, их пролиферация и дифференцировка. В туловищной и головной почке образуются лейкоциты и эритроциты, в селезёнке образуются клетки всех категорий (лейкоциты, эритроциты, тромбоциты).

Сравнительная характеристика органов кроветворения личинки жабы зелёной и осетровых рыб показала сходство в процессе и направлении кроветворения. Однако есть и различия: в мезонефросе у осетровых преобладает гранулоцитопоэз, а у личинок жабы — эритроцитопоэз; в кишечнике осетровых происходят процессы грануло- и агранулоцитопоэза, в то время как у личинок жаб формируются клетки крови всех рядов; в селезёнке у рыб преобладает эритроцитопоэз, а у личинок жабы лимфоцитопоэз.

ЛИТЕРАТУРА

- Валькович Э.И. 2008. Общая и медицинская эмбриология. Ростов-на-Дону: Феникс. 395 с.
- Волкова О.В., Елецкий Ю.К. 1982. Основы гистологии с гистологической техникой. М.: Медицина. 304 с.
- Волкова О.В., Пекарский М.И. 1976. Эмбриогенез и возрастная гистология внутренних органов человека. М.: Медицина. 416 с.
- Грушко М.П. 2002. Морфофизиологические особенности кроветворения у осетровых (на примере половозрелых самок). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань. 26 с.
- Грушко М.П. 2010 а. Особенности гистологической организации некоторых органов кроветворения озёрной лягушки (*Rana ridibunda* Pallas, 1771) // Вестник АГТУ. Т. 1. Вып. 49. С. 78–81.
- Грушко М.П. 2010 б. Морфофизиологические особенности кроветворения у костистых рыб (на примере воблы (*Rutilus rutilus caspicus*)) // Вопросы рыболовства. Т. 11. Вып. 2 (42). С. 327–340.
- Житнева Л.Д., Полтавцева Т.Г., Рудницкая О.А. 1989. Атлас нормальных и патологически изменённых клеток крови рыб. Ростов-на-Дону: Ростовское книжное издательство. 111 с.
- Житнева Л.Д. 2001. Экологические закономерности ихтиогематологии. Ростов-на-Дону: АзНИИРХ. 56 с.
- Ложниченко О.В. 2001. Ранний онтогенез клеток крови и органов кроветворения у осетровых рыб. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь. 24 с.
- Светашева Д.Р., Грушко М.П. 2014. Формирование почки у амфибий в личиночный период развития на примере жабы зелёной (*Bufo viridis* Laurenti, 1768) // Современные проблемы науки и образования. № 2 // (URL: <https://science-education.ru/article/view?id=12288>). 30.06.2017.
- Силс Е.А. 2008. Сравнительный анализ гематологических показателей остромордой (*Rana arvalis*, Nilsson, 1842) и озёрной (*Rana ridibunda*, Pallas, 1771) лягушек городских популяций // Вестник ОГУ. № 10 (92). С. 230–235.

REFERENCES

- Val'kovich E.I. 2008. Obshchaya i medicinskaya ehmbriologiya [General and medical embryology]. Rostov-na-Donu: Feniks. 395 s.
- Volkova O.V., Eleckij Yu.K. 1982. Osnovy gistologii s gistologicheskoy tehnikoj [Fundamentals of histology with histological techniques]. M.: Medicina. 304 s.
- Volkova O.V., Pekarskij M.I. 1976. Embriogenez i vozrastnaya gistologiya vnutrennih organov cheloveka [Embryogenesis and age-related histology of internal organs]. M.: Medicina. 416 s.

- Grushko M.P. 2002. Morfofiziologicheskie osobennosti krovtvoreniya u osetrovyyh (na primere polovozrelykh samok) [Morphological features of hematopoiesis sturgeons (by the example of Mature females)]. Avtoref. dis. kand. ... biol. nauk. Astrahan'. 26 s.
- Grushko M.P. 2010 a. Osobennosti gistologicheskoy organizatsii nekotorykh organov krovtvoreniya ozyornoj lyagushki (*Rana ridibunda* Pallas, 1771) [Histological features of some organs of hematopoiesis, the lake frog (*Rana ridibunda* Pallas, 1771)] // Vestnik AGTU. T. 1. Vyp. 49. S. 78–81.
- Grushko M.P. 2010 b. Morfofiziologicheskie osobennosti krovtvoreniya u kostistykh ryb (na primere vobly (*Rutilus rutilus caspicus*)) [Morphological features of hematopoiesis in teleost fish (for example, roach (*Rutilus rutilus caspicus*))] // Voprosy rybolovstva. T. 11. Vyp. 2 (42). S. 327–340.
- Zhitneva L. D., Poltavceva T. G., Rudnickaya O. A. 1989. Atlas normal'nyh i patologicheskii izmenennykh kletok krovi ryb [Atlas of normal and pathologically changed cells of fish blood]. Rostov-na-Donu: Rostovskoe knizhnoe izdatel'stvo. 111s.
- Zhitneva L. D. 2001. Ekhologicheskii zakonmernosti ihtiohematologii [Ecological laws of ichthyopatologie]. Rostov-na-Donu: AzNIIRH. 56 s.
- Lozhnichenko O. V. 2001. Rannij ontogenez kletok krovi i organov krovtvoreniya u osetrovyyh ryb [Early ontogeny of blood cells and organs of hematopoiesis in sturgeon]. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Stavropol'. 24 s.
- Svetasheva D. R., Grushko M. P. 2014. Formirovaniye pochki u amfibij v lichinochnyj period razvitiya na primere zhaby zelenoy (*Bufo viridis* Laurenti, 1768) [The formation of the kidneys of amphibians in the larval period of development by the example of the green toad (*Bufo viridis* Laurenti, 1768)] // Sovremennyye problemy nauki i obrazovaniya. № 2 // (URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=12288>). 30.06.2017.
- Sils E. A. 2008. Sravnitel'nyy analiz gematologicheskikh pokazatelej ostromordoj (*Rana arvalis*, Nilsson, 1842) i ozyornoj (*Rana ridibunda*, Pallas, 1771) lyagushkek gorodskikh populyatsij [Comparative analysis of hematological parameters in the moor (*Rana arvalis*, Nilsson, 1842) and the lake (*Rana ridibunda* Pallas, 1771) frogs urban populations] // Vestnik OGU. № 10 (92). S. 230–235.

Поступила в редакцию 03.07.2017 г.
Принята после рецензии 08.09.2017 г.

Comparative morphological and physiological characteristics of the organs hematopoiesis sturgeons and amphibians in the early stages of development

M. P. Grushko, D. R. Svetasheva

Astrakhan State Technical University (FSBEI HPE «ASTU»), Astrakhan

The results of studies reticular tissue mid-kidney of sturgeons was in the process of formation of leukocytes and erythrocytes, while the number of emerging leukocytes (54–56%) in the hematopoietic tissue of the mid-kidney of the fish exceeds the number of emerging red blood cells (44–46%). Mid-kidney in the adult sturgeon does not occur active lymphocytopoiesis. In the study of hematopoietic function of the spleen sturgeon noted that sturgeon is dominated by the process of erythrocytopoiesis (52–68%), in second place were white blood cells (30–42%), among which prevailed the granulocytes and the least was recorded the platelets (3–6%). It is noted that in the intestines of sturgeon (including the spiral valve and pyloric gland) the processes of granulopoiesis and granulopoiesis with a predominance of lymphocytopoiesis (87–97%). A comparative analysis of hematopoiesis sturgeon larvae and frogs, which showed the similarities and differences between the physiology of this process. It is established that in the mid-kidney of sturgeons is dominated by granulocytopoiesis, and the larvae of the toad, the erythrocytopoiesis; in the intestines of sturgeon processes have granola and granoulopoiesis, while the larvae of frogs are formed blood cells of all ranks; in the spleen in fish is dominated by erythrocytopoiesis, and the larvae of the toad limfopoiesis.

Key words: mid-kidney, spleen, liver, intestine, bone marrow, hepatocytes, hematosi, erythrocytes, granulocytes, agranulocytes, poikilocythemia.