УДК 597.551.21;591.461.2

ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ КЛЕТОК МЕЗОНЕФРОСА КАРАСЯ (*CARASSIUS GIBELIO*, CYPRINIFORMES, CYPRINIDAE) В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ СОЛЕНОСТИ

© 2021 г. Е. А. Флёрова^{*a*, *b*, *, Е. Г. Евдокимов^{*a*, *b*}}

^аЯрославский научно-исследовательский институт животноводства и кормопроизводства филиал ФНЦ "ВИК имени В.Р. Вильямса", Ярославль, 150517 Россия ^bЯрославский государственный университет имени П.Г. Демидова, Ярославль, 150003 Россия *e-mail: katarinum@mail.ru Поступила в редакцию 20.07.2020 г. После доработки 16.08.2020 г. Принята к публикации 17.08.2020 г.

Исследовали ультраструктуру мезонефроса 12 экземпляров половозрелых особей *Carassius gibelio* Bloch 1782, обитающих в пресноводном пруду Финогенов и в среднем течении реки Хара с соленостью воды 6‰. Водоемы относятся к бассейну реки Волга. Показано, что незначительное увеличение солености водоема до 6‰ вызывает в первую очередь изменения количественных характеристик митохондрий лейкоцитов и всех типов эпителиальных клеток, а также специализированных типов включений в эозинофилах, макрофагах, проксимальных канальцах I типа и дистальных канальцах нефрона. Обнаружены изменения в ядерных структурах некоторых типов клеток интерстиция и эпителиоцитах. В канальцах нефрона зарегистрированы эпителиоциты меньших размеров, в эпителиоцитах канальцев – более развитый гладкий эндоплазматический ретикулум, меньшая длина щеточной каемки клеток проксимального канальца. При изменении солености уменьшается площадь почечных телец, капилляров клубочка и подоцитов, а также изменяются толщина базальной мембраны и массопередача в почечных тельцах и канальцах. Цитологические перестройки при переходе стеногалинного пресноводного вида в солоноватую воду свидетельствуют о высокой адаптационной способности клеточных структур мезонефроса.

Ключевые слова: пресноводные рыбы, адаптационная способность, лейкоциты, эпителиоциты, почка **DOI:** 10.31857/S0044513421100056

Изменения условий водной среды обусловливают (при сохранении генотипа) фенотипическую изменчивость, которая обеспечивает адаптацию организма к нагрузке гетерогенной среды, в том числе к увеличению солености водоков (Mazzarella et al., 2015; Komoroske et al., 2016; Sunde et al., 2018; Verhille et al., 2016).

Большинство исследований посвящены изучению компенсаторных морфологических перестроек в жабрах и почках — органах, являющихся базисом для осуществления осморегуляторной функции мигрирующих лососевых рыб в связи со сменой места обитания (Folmar, Dickhoff, 1980; Maksimovich et al., 2000). Изучены также структурные перестройки клеток жабр рыб при увеличении солености в лабораторных условиях (Yang et al., 2017). Комплексные работы по изучению особенностей ультраструктуры клеток, образующих ткани почек рыб (как лабораторных живот-

ных, так и особей из природных популяций), при изменении солености отсутствуют.

Цель исследования — описать тонкое строение клеток, образующих интерстиций и нефроны почек, для особей популяции *Carassius gibelio* Bloch 1782, обитающей в водотоках с различным уровнем солености.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использованы выборки половозрелых диплоидных самок *Carassius gibelio* Bloch 1782, возраста 5+, 6+. Пробы отбирали в летний период (июль–август) в пресноводном пруду Финогенов, который является истоком р. Хара (участок 1) и в среднем течении р. Хара (участок 2) – наиболее крупном притоке озера Эльтон, обладающем уникальными свойствами засоления (Буркова, 2011; Зинченко и др., 2017; Гусаков, 2019) (рис. 1). Общая минерализация участка 2 составляет 6‰.

Река Хара является водотоком с медленным течением и асимметричной долиной. Минерализация реки преимущественно представлена хлориднонатриево-кальциевыми и сульфатными ионами (Гусаков, 2019). Смешение пресных вод реки с солеными водами озера в устье реки создает плавный градиент солености в притоках озера Эльтон (Буркова, 2011; Гусаков, 2019). Такие условия позволили отобрать особей из популяции, обитающей при различных уровнях солености. Всего для исследования было отобрано 29 экз. У особей измеряли длину и массу, отбирали чешую для определения возраста, проводили забор крови из хвостовой вены для определения плоидности. По стандартной методике изготовляли мазки-отпечатки крови. Затем рыбу вскрывали, определяли пол, из срединной части мезонефроса иссекали небольшие фрагменты ткани, фиксировали по стандартной для электронной микроскопии методике (Тимакова и др., 2014). В лабораторных условиях мазки-отпечатки крови анализировали под микроскопом МИКМЕД-6, измеряли площадь эритроцитов и их ядер. Заключение по плоидности для каждого экземпляра рыб производили как минимум по 14 эритроцитам. По результатам биологического и цитометрического анализов были отобраны 12 одноразмерных, однополых экземпляров карася, которые по морфометрическим показателям эритроцитов периферической крови соответствовали диплоидным особям (Sezaki et al., 1977; Межжерин, Лисецкий, 2004). Первая группа, 6 экз., длина 18.6 ± 0.32 см, масса 298 ± 5.77 г, место вылова — пресноводный пруд Финогенов. Вторая группа, 6 экз., длина 18.3 ± ± 0.42 см, масса 297 ± 5.36 г, место вылова – среднее течение р. Хара.

Ультратонкие срезы готовили на микротоме Leica EM UC7 и просматривали под микроскопом JEM 1011 (Тимакова и др., 2014). С каждого среза получали цифровые фотографии. С помощью программы J Micro Visionv 1.2.7 на фотографиях измеряли площадь почечного тельца и просвета его капилляров, клеток и их ядер, гетерохроматина, органелл и включений. Измеряли линейные размеры ядерных пор, канальцев гладкого эндоплазматического ретикулума, эпителиоцитов, базальной мембраны, полости почечного тельца, зоны эндоцитоза эпителиоцитов, щеточной каемки проксимальных канальцев. Подсчитывали количество митохондрий, ядрышек, включений.

Для анализа эффективности массопередачи через стенку эпителиоцитов использовали расчет эффективности диффузионного потока, основываясь на преобразованном уравнении закона диффузии Фика:

$$M_1 \frac{h_1}{A_1} = M_2 \frac{h_2}{A_2},$$

где: M_1 — среднее количество вещества, проходящего через стенку канальца в первой группе карасей; M_2 — среднее количество вещества, проходящего через стенку канальца во второй группе карасей; A_1 — средняя площадь диффузии, через которую идет перенос вещества в канальцах первой группы карасей, мкм²; A_2 — средняя площадь диффузии, через которую идет перенос вещества в канальцах второй группы карасей, мкм²; h_1 средняя толщина стенки канальца первой группы карасей, мкм; h_2 — средняя толщина стенки канальца второй группы карасей, мкм.

При статистической обработке вычисляли средние значения и их стандартные ошибки ($M \pm m$). Соответствие нормальному распределению оценивали с помощью критерия Шапиро—Уилка (W) (Shapiro—Wilk's test). Для оценки значимости различий использовали *t*-критерий Стьюдента (twotailed Students *t*-test) при условии нормального распределения выборочных данных. При несоблюдении данных условий применяли U-критерий Манна—Уитни (Mann—Whitney U-test). В качестве критического уровня значимости принимали $p \leq 0.05$. Статистический анализ проводили в ПО StatSoft, Inc. (2011) STATISTICA 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты исследования показали, что клетки интерстиция мезонефроса (лимфоциты, макрофаги, нейтрофилы, эозинофилы, клетки с радиально расположенными везикулами), а также структуры, образующие нефрон, имеют единый план строения у рассматриваемых групп карасей.

Лимфоциты - клетки, наиболее часто встречающиеся в интерстиции мезонефроса исследованных особей. Лимфоциты имеют наименьшие размеры среди лейкоцитов, по площади клеток и ядер караси первой и второй групп различаются незначительно. Ядро занимает практически весь объем клетки. Статистически значимых различий в количестве ядрышек и ширине ядерных пор не обнаружено. Гетерохроматин ядра в лимфоцитах особей второй группы более конденсирован, по сравнению с аналогичным гетерохроматином в лимфоцитах особей первой группы. Обнаружены складчатые мембраны ядер лимфоцитов карасей второй группы, по сравнению с особями первой группы мембраны ядер лимфоцитов гладкие. Цитоплазма содержит митохондрии. На срезах лимфоцитов особей первой группы обнаружена лишь одна митохондрия, тогда как количество митохондрий на срезах клеток особей второй группы



Рис. 1. Точки отбора проб: 1 -пруд Финогенов, 2 -река Хара.

достигает четырех штук. Площадь митохондрий лимфоцитов карасей второй группы статистически значимо превышает данный показатель для клеток карасей первой группы (табл. 1; рис. 2*a*, 2*b*).

Плазматические клетки вне зависимости от среды обитания — в форме овала с эксцентрично расположенным округлым ядром. Гетерохроматин ядра клеток карасей второй группы более конденсирован, по сравнению с клетками карасей первой. Цитоплазма клеток содержит митохондрии, лизосомы и шероховатый эндоплазматический ретикулум, который в клетках особей второй группы развит в большей степени по сравнению с клетками особей первой группы. На срезах плазматических клеток карасей второй группы обнаружены митохондрии и лизосомы большей площади по сравнению с субклеточными структурами карасей первой группы. Статистически значимых различий в площади ядра, количестве ядрышек, митохондрий и лизосом, ширине ядерных пор не обнаружено (табл. 1; рис. 2*c*, 2*d*).

Макрофаги рассматриваемых групп карасей – крупные овальные клетки, с эксцентрично расположенным ядром, содержащим большое количество ядрышек (от 5 до 10 штук). Гетерохроматин глыбчатый, более конденсированный в ядрах особей второй группы, локализуется в большей степени на периферии ядра с перерывом на ядерные поры. Ширина ядерных пор больше в клетках особей второй группы по сравнению с клетками

Параметры	n	Первая группа	Вторая группа				
Лимфоцит							
Площадь клетки, мкм ²	10	23.2 ± 2.86	23.2 ± 2.47				
Ядро, мкм ²	10	12.5 ± 1.29	12.4 ± 0.82				
Ядрышки, шт.	10	3.60 ± 0.68	3.33 ± 0.33				
Гетерохроматин, мкм ²	10	7.01 ± 0.85	7.58 ± 0.19				
Ядерные поры, мкм	10	0.18 ± 0.01	0.21 ± 0.02				
Митохондрии, площадь, мкм ²	10	0.09 ± 0.02	$0.23 \pm 0.04*$				
количество, шт.	10	0.80 ± 0.20	$2.33 \pm 0.88*$				
Плазматическая клетка							
Площадь клетки, мкм ²	10	73.5 ± 12.1	60.9 ± 2.55				
Ядро, мкм ²	10	24.1 ± 0.78	18.7 ± 0.10				
Ядрышки, шт.	10	4.50 ± 0.50	5.50 ± 0.50				
Гетерохроматин, мкм ²	10	9.03 ± 0.82	8.62 ± 1.03				
Ядерные поры, мкм	10	0.22 ± 0.02	0.23 ± 0.01				
Митохондрии, площадь, мкм ²	20	0.46 ± 0.09	$0.15 \pm 0.01*$				
количество, шт.	20	4.50 ± 0.50	4.00 ± 1.00				
Лизосомы, площадь, мкм ²	10	0.12 ± 0.03	$0.04 \pm 0.01*$				
количество, шт.	10	3.00 ± 1.00	5.50 ± 0.50				
Макрофаг							
Площадь клетки, мкм ²	10	88.9 ± 67.1	136 ± 20.6				
Ядро, мкм ²	10	15.0 ± 11.0	23.5 ± 5.35				
Ядрышки, шт.	10	7.00 ± 2.00	7.75 ± 0.85				
Гетерохроматин, мкм ²	10	7.95 ± 0.97	10.7 ± 1.98				
Ядерные поры, мкм	10	0.15 ± 0.01	$0.21 \pm 0.01*$				
Митохондрии, площадь, мкм ²	10	1.70 ± 0.54	1.23 ± 0.14				
количество, шт.	10	3.75 ± 0.75	4.00 ± 3.00				
Фагосомы, площадь, мкм ²	30	6.75 ± 1.31	6.50 ± 1.50				
количество, шт.	30	2.13 ± 0.59	$4.42 \pm 2.55^{*}$				

Таблица 1. Морфометрические параметры клеток и субклеточных структур агранулоцитов у рыб первой и второй групп

Примечания. Здесь и далее в таблицах * — статистически значимые различия между первой и второй группами, *n* — число измеренных структур для каждой группы рыб.

особей первой. Цитоплазма содержит отдельные цистерны шероховатого эндоплазматического ретикулума, митохондрии, в среднем — 6 фагосом, площадь которых на срезах клеток карасей второй группы более чем в 2 раза превышает данный показатель для карасей первой группы (табл. 1; рис. 2e, 2f).

Нейтрофилы — округлые клетки с ацентрично расположенным ядром. Площади клеток и ядер карасей первой и второй групп различаются незначительно. В интерстиции мезонефроса рассматриваемых групп карасей преобладают клетки с палочкоядерным ядром. Глыбчатый гетерохро-

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ том 100 № 10 2021

матин, более конденсированный в ядрах карасей второй группы, расположен, преимущественно, вдоль ядерной мембраны с перерывом на ядерные поры. Ширина ядерных пор нейтрофилов карасей второй группы достоверно превышает данный показатель для клеток карасей первой группы. В цитоплазме клеток обнаружены митохондрии, канальцы шероховатого эндоплазматического ретикулума, везикулы и электронно-плотные специфические гранулы, заполняющие цитоплазму. Площадь митохондрий в клетках карасей второй группы статистически значимо меньше площади митохондрий для нейтрофилов карасей первой



Рис. 2. Ультраструктура агранулоцитов: *а* – лимфоцит карася 1 группы, *b* – лимфоцит карася 2 группы, *c* – плазматическая клетка карася 1 группы, *d* – плазматическая клетка карася 2 группы, *e* – макрофаг карася 1 группы, *f* – макрофаг карася 2 группы;

IX – гетерохроматин, KI – клеточный центр, J – лизосома, M – митохондрия, II – цитоплазма, III Э P – шероховатый эндоплазматический ретикулум, 3X – эухроматин, Φ – фагосома, S – ядро, SII – ядерная пора.

группы. Размеры и количество гранул в нейтрофилах обеих групп карасей различаются незначительно (табл. 2; рис. 3*c*, 3*d*).

Эозинофилы — округлые клетки средней площадью 63—64 мкм² с ядром площадью 8—10 мкм², расположенным эксцентрично. Для мезонефроса карасей второй группы характерно наличие более зрелых эозинофилов, о чем свидетельствует различная форма ядра клеток. У особей первой группы на срезах большинства клеток обнаружены

Параметры	п	Первая группа	Вторая группа					
Нейтрофил								
Площадь клетки, мкм ²	10	75.1 ± 5.04	67.1 ± 2.73					
Ядро, мкм ²	10	17.1 ± 2.77	12.3 ± 1.60					
Ядрышки, шт.	10	6.25 ± 0.85	4.33 ± 0.33					
Гетерохроматин, мкм ²	10	8.65 ± 1.82	8.39 ± 2.18					
Ядерные поры, мкм	10	0.18 ± 0.01	$0.28\pm0.03^*$					
Митохондрии, площадь, мкм ²	20	0.27 ± 0.05	$0.16\pm0.02^*$					
количество, шт.	20	3.25 ± 0.75	4.67 ± 0.88					
Специфические гранулы, площадь, мкм ²	30	0.16 ± 0.01	0.16 ± 0.01					
количество, шт.	30	57.0 ± 9.55	58.3 ± 6.01					
Эозинофил								
Площадь клетки, мкм ²	10	62.7 ± 15.4	64.5 ± 4.92					
Ядро, мкм ²	10	7.95 ± 2.48	9.74 ± 2.43					
Ядрышки, шт.	10	2.11 ± 0.86	3.50 ± 0.98					
Гетерохроматин, мкм ²	10	3.88 ± 1.35	5.55 ± 1.62					
Ядерные поры, мкм	10	0.17 ± 0.02	$0.23 \pm 0.02^*$					
Митохондрии, площадь, мкм ²	20	0.34 ± 0.05	$0.16\pm0.01^*$					
количество, шт.	20	6.00 ± 1.00	$9.00 \pm 1.15^{*}$					
Специфические гранулы, площадь, мкм ²	30	0.59 ± 0.04	$0.48 \pm 0.03^{*}$					
количество, шт.	30	28.7 ± 4.67	$44.0 \pm 5.51^{*}$					
Клетки с радиально расположенными везикулами								
Площадь клетки, мкм ²	10	19.9 ± 2.20	26.8 ± 2.94					
Ядрышки, шт.	10	4.00 ± 0.21	$14.0 \pm 0.56^{*}$					
Ядро, мкм ²	10	9.26 ± 1.57	10.1 ± 2.20					
Гетерохроматин, мкм ²	10	6.71 ± 1.15	4.93 ± 1.62					
Ядерные поры, мкм	10	0.12 ± 0.01	$0.21 \pm 0.01*$					
Митохондрии, площадь, мкм ²	15	0.07 ± 0.02	$0.20\pm0.05^*$					
количество, шт.	15	2.25 ± 1.03	4.33 ± 1.45					
Везикулы, площадь, мкм ²	30	0.06 ± 0.01	0.05 ± 0.01					
количество, шт.	30	10.2 ± 2.75	13.3 ± 0.88					

Таблица 2. Морфометрические параметры клеток и субклеточных структур гранулоцитов и клеток с радиально расположенными везикулами у рыб первой и второй групп

округлые ядра, у особей второй группы — палочковидные. Ядрышки в ядрах эозинофилов обеих групп карасей, в отличие от нейтрофилов, встречаются редко. Следует отметить статистически значимо большую ширину ядерных пор для клеток второй группы карасей по сравнению с первой. Цитоплазма большинства эозинофилов карасей первой группы содержит 4 митохондрии, тогда как количество митохондрий эозинофилов карасей второй группы — 7—11 штук. Различия достоверны. Площадь митохондрий в клетках карасей второй группы статистически значимо мень-

ше данного показателя для эозинофилов карасей первой группы. Характерным признаком эозинофилов являются округлые электронно-плотные специфические гранулы, заполняющие цитоплазму. Отмечено более чем двукратное статистически значимое превышение количества и меньшие размеры специфических гранул в клетках карасей второй группы по сравнению с первой (табл. 2; рис. 3*a*, 3*b*).

Клетки с радиально расположенными везикулами имеют округлую форму с эксцентрично расположенным округлым или бобовидным ядром.



Рис. 3. Ультраструктура гранулоцитов и клеток с радиально расположенными везикулами: *a* – эозинофил карася 1 группы, *b* – эозинофил карася 2 группы, *c* – нейтрофил карася 1 группы, *d* – нейтрофил клетка карася 2 группы, *e* – клетка с радиально расположенными везикулами карася 1 группы, *f* – клетка с радиально расположенными везикулами карася 1 группы, *f* – клетка с радиально расположенными везикулами карася 2 группы;

В – везикула, *Г* – гранула, *ГХ* – гетерохроматин, *КЦ* – клеточный центр, *М* – митохондрия, *СГ* – специфические гранулы, *Ц* – цитоплазма, *ЭХ* – эухроматин, *Я* – ядро, *ЯП* – ядерная пора.

В интерстиции мезонефроса карасей второй группы отмечено большее количество клеток с бобовидным ядром, в которых содержится более плотно упакованный гетерохроматин по сравнению с ядрами клеток карасей первой группы. Установлено, что ядерные поры в ядрах клеток карасей второй группы шире по сравнению с ядерными порами карасей первой группы (статистически значимое различие). Цитоплазма клеток содержит по 10–13 везикул и митохондрии, последние

в клетках карасей второй группы крупнее, по сравнению с таковыми в клетках первой группы (табл. 2; рис. 3*e*, 3*f*).

Почечное тельце представляет собой один из основных элементов фильтрационного аппарата почки, который у рассматриваемых групп карасей имеет единый план строения. У карасей второй группы площадь почечного тельца на 83% меньше, чем аналогичный показатель карасей первой группы (статистически значимое различие). Стенка почечного тельца состоит из двух листков – париетального и висцерального, между которыми имеется полость толщиной 2-3 мкм. Висцеральный листок почечного тельца сформирован подоцитами, незначительно различающимися по площади у рассматриваемых групп. Базальная мембрана висцерального листка почечного тельца является единой для подоцитов и эндотелиоцитов капилляров, толщина ее статистически значимо больше у особей второй группы по сравнению с аналогичным показателем особей первой. Площадь эндотелиоцитов карасей первой и второй группы различается незначительно. Площадь капилляров клубочка карасей первой группы достоверно меньше данного показателя у особей второй группы (табл. 3; рис. 4*a*, 4*b*). Показано, что массопередача через стенку капилляра в полость боуменовой капсулы у карасей первой группы в два раза больше, чем аналогичный показатель у карасей второй.

Эпителиоциты проксимального канальца рассматриваемых групп карасей построены по плану, характерному для клеток этого участка нефрона. Анализ ультраструктуры эпителиоцитов проксимального канальца показал, что условно можно выделить два типа эпителиоцитов.

Эпителиоциты I типа образуют начало проксимального канальца. Это вытянутые, пирамидальные клетки, высотой 23.4 \pm 0.7 мкм для первой группы, 21.2 \pm 0.3 мкм для второй, расположенные на базальной мембране и плотно прилегающие друг к другу. Толщина базальной мембраны статистически значимо больше для канальцев карасей второй группы по сравнению с первой (табл. 3; рис. 4c-4f). Массопередача через стенку канальца, сформированного эпителиоцитами I типа, в первой группе в 1.6 раза больше, чем во второй.

Ядра эпителиоцитов округлые, расположены в базальной части клеток. Для ядер эпителиоцитов карасей второй группы отмечены меньшее количество более плотно упакованного гетерохроматина, большее количество ядрышек и большая ширина ядерных пор по сравнению с данными показателями в ядрах карасей первой группы.

Зернистая цитоплазма содержит митохондрии, количество и площадь которых в клетках карасей второй группы больше по сравнению с

эпителиоцитами первой. От базальной части тянутся тяжи плазматической мембраны, которые затем переходят в систему канальцев гладкого эндоплазматического ретикулума. Следует отметить, что в эпителиоцитах карасей второй группы отмечается гладкий эндоплазматический ретикулум с более широкими цистернами, по сравнению с первой группой, он в большей степени локализуется в базальной части клетки, практически параллельно базальной мембране. Тогда как в эпителиоцитах первой группы карасей данный органоид ориентирован вдоль клеток. Имеются лизосомы и крупные электронно-плотные секреторные гранулы, характерные для этого участка нефрона. Количество и площадь секреторных гранул достоверно больше в клетках второй группы карасей по сравнению с первой. В апикальной части клеток на границе со щеточной каемкой расположена хорошо развитая зона эндоцитоза. Шеточная каемка наиболее высокая в эпителиоцитах этого типа. Длина щеточной каемки канальцев особей второй группы достоверно меньше, чем в первой (табл. 3; рис. 4c-4h).

Эпителиоциты II типа – это клетки, которые по плану строения схожи с клетками I типа, но меньше таковых по высоте. Высота и площадь эпителиоцитов первой группы меньше, по сравнению со второй, толщина базальной мембраны напротив, статистически значимо больше (табл. 3; рис. 41). Массопередача через стенку канальца, сформированного эпителиоцитами II типа, у первой группы в 1.16 раза больше, чем во второй. Ядра эпителиоцитов II типа округлые, расположены в базальной части клеток. Для клеток карася второй группы, по сравнению с первой, характерны ядра большей площади с меньшим количеством гетерохроматина, большей шириной ядерных пор, большим числом ядрышек. Цитоплазма содержит меньшее, по сравнению с эпителиоцитами I типа, количество митохондрий. Следует отметить, что митохондрии клеток карася второй группы крупнее, количество их больше по сравнению с первой. Гладкий эндоплазматический ретикулум более развит по сравнению с эпителиоцитами I типа. Ширина канальцев гладкого эндоплазматического ретикулума больше в клетках карася второй группы. Протяженность зоны эндоцитоза и длина щеточной каемки в клетках рассматриваемых групп различаются незначительно (табл. 3; рис. 4*i*-4*l*).

Эпителиоциты дистального канальца представляют собой высокие и очень широкие у основания клетки. Высота, площадь эпителиоцитов, а также толщина базальной мембраны дистальных канальцев карасей второй группы меньше, по сравнению с первой (табл. 3). Массопередача через стенку дистального канальца первой группы в 2.6 раз меньше, по сравнению со второй. Ядра большинства клеток занимают центральное по-

ФЛЁРОВА, ЕВДОКИМОВ

113	38
-----	----

аблица 3. Морфометрические параметры структур нефрона у рыб первой и второй групп

Параметры	п	Первая группа	Вторая группа			
Почечное тельце						
Плошаль почечного тельца, мкм ²	10	6578 ± 117	1092 ± 31.5*			
Толщина базальной мембраны, мкм	20	0.30 ± 0.05	$0.52 \pm 0.03^{*}$			
Площадь эндотелиоцитов, мкм ²	10	74.9 ± 17.4	72.4 ± 7.62			
Площадь подоцитов, мкм ²	10	96.0 ± 17.5	74.6 ± 15.1*			
Просвет капилляров, мкм ²	10	114 ± 13.6	45.3 ± 14.5*			
Полость почечного тельца, мкм	10	2.54 ± 0.49	2.14 ± 0.32			
Эпителиоцит проксимального канальца 1-го типа						
Площадь клетки, мкм ²	10	124 ± 5.81	119 ± 6.70			
Высота клетки, мкм	10	23.4 ± 0.7	$21.2 \pm 0.3^{*}$			
Толщина базальной мембраны, мкм	20	0.22 ± 0.02	$0.31\pm0.05^*$			
Ядро, мкм ²	10	23.1 ± 1.85	22.3 ± 1.74			
Ядрышки, шт.	10	4.50 ± 0.22	$6.75 \pm 0.63*$			
Гетерохроматин, мкм ²	10	16.2 ± 1.38	$9.46 \pm 1.70^{*}$			
Ядерные поры, мкм	10	0.21 ± 0.01	$0.32\pm0.02*$			
Митохондрии, площадь, мкм ²	30	0.45 ± 0.04	$0.87\pm0.07*$			
количество, шт.	30	9.80 ± 0.58	$16.2 \pm 3.54*$			
Секреторные гранулы, площадь, мкм ²	30	0.37 ± 0.08	$0.64\pm0.08^*$			
количество, шт.	30	9.40 ± 0.51	$13.5 \pm 1.32^*$			
Ширина канальцев гладкого эндоплазматического ретикулума, мкм	20	0.07 ± 0.00	$0.08\pm0.01^*$			
Зона эндоцитоза, мкм	10	2.61 ± 0.15	3.08 ± 0.19			
Щеточная каемка, мкм	10	2.87 ± 0.09	$2.32\pm0.15^*$			
Проксимальный каналец 2-го ти	ипа	1				
Площадь клетки, мкм ²	10	126 ± 6.82	$105 \pm 12.2^{*}$			
Высота клетки, мкм	10	14.55 ± 0.55	$13.64 \pm 0.48 *$			
Толщина базальной мембраны, мкм	20	0.06 ± 0.01	$0.13 \pm 0.01*$			
Ядро, мкм ²	10	18.1 ± 1.54	$27.9 \pm 3.30^*$			
Ядрышки, шт.	10	3.40 ± 0.54	$7.67 \pm 1.52^*$			
Гетерохроматин, мкм ²	10	0.32 ± 0.13	$0.18 \pm 0.02^*$			
Ядерные поры, мкм	10	0.17 ± 0.02	$0.28 \pm 0.08^*$			
Митохондрии, площадь, мкм ²	30	0.37 ± 0.05	$0.53 \pm 0.05^{*}$			
количество, шт.	30	10.7 ± 0.33	$17.5 \pm 0.50^{*}$			
Ширина канальцев гладкого эндоплазматического ретикулума, мкм	20	0.08 ± 0.01	$0.09 \pm 0.01*$			
Зона эндоцитоза, мкм	10	1.74 ± 0.18	2.23 ± 0.17			
Щеточная каемка, мкм	10	2.13 ± 0.17	2.13 ± 0.23			
дистальный каналец	10	170 + 21 1	057400*			
Площадь клетки, мкм ²	10	$1/0 \pm 21.1$	$95.7 \pm 4.90^{*}$			
Высота клетки, мкм	10	$16.9 \pm 0.8/$	$11.6 \pm 0.88^{\circ}$			
полщина оазальной мемораны, мкм	20	0.22 ± 0.01 21.8 ± 1.20	$0.10 \pm 0.01^{\circ}$ 17.6 ± 2.26*			
Ядро, мкм²	10	21.8 ± 1.39 5.00 ± 0.01	$1/.0 \pm 2.20^{\circ}$ $7.67 \pm 0.67*$			
лдрышки, шт.	10	3.00 ± 0.91	$7.07 \pm 0.07^{\circ}$			
Гетерохроматин, мкм ²	10	8.40 ± 0.93	8.08 ± 1.20 0.25 ± 0.02			
ядерные поры, мкм ²	10 30	0.20 ± 0.01	0.25 ± 0.03			
митохондрии, площадь, мкм ²	20	0.39 ± 0.03	0.01 ± 0.03			
количество, шт.	30 20	22.3 ± 2.72	$20.0 \pm 2.03^{\circ}$			
ширина канальцев гладкого эндоплазматического ретикулума, мкм	20	1.00 ± 0.09	$1.93 \pm 0.10^{\circ}$			
везикулы, мкм ²	20	0.04 ± 0.01	$0.14 \pm 0.03^{\circ}$			
Лизосомы, мкм ²	20	0.08 ± 0.02	0.07 ± 0.01			



ФЛЁРОВА, ЕВДОКИМОВ

Рис. 4. Ультраструктура почечного тельца и эпителиоцитов проксимального канальца: a – почечное тельце карася 1 группы, b – почечное тельце карася 2 группы, c – эпителиоциты проксимального канальца I типа карася 1 группы, d – базальная часть эпителиоцита проксимального канальца I типа карася 1 группы, e – зона эндоцитоза проксимального канальца I типа карася 2 группы, f – эпителиоциты проксимального канальца I типа карася 2 группы, g – базальная часть эпителиоцита проксимального канальца I типа карася 2 группы, f – эпителиоциты проксимального канальца I типа карася 2 группы, g – базальная часть эпителиоцита проксимального канальца I типа карася 2 группы, j – апикального канальца I типа карася 2 группы, i – эпителиоциты проксимального канальца II типа карася 1 группы, j – апикального канальца I типа карася 2 группы, i – эпителиоциты проксимального канальца II типа карася 2 группы, j – апикальная часть эпителиоцитов проксимального канальца II типа карася 2 группы, i – эпителиоциты проксимального канальца II типа карася 2 группы, j – апикальная часть эпителиоцитов проксимального канальца II типа карася 1 группы, k – базальная часть эпителиоцитов проксимального канальца II типа карася 1 группы, k – базальная часть эпителиоцитов проксимального канальца II типа карася 1 группы, l – эпителиоциты проксимального канальца II типа карася 2 группы, $\delta -$ базальная часть эпителиоцитов проксимального канальца II типа карася 1 группы, l – эпителиоциты проксимального канальца II типа карася 2 группы; δM – базальная мембрана, B – везикула, IX – гетерохроматин, $I \ni P$ – гладкий эндоплазматический ретикулум, $3 \not =$ зона эндоцитоза, K – капилляр, M – митохондрия, MB – микроворсинки, Π – полость тельца, ΠII – подоцит висцерального листка боуменовой капсулы, CI – секреторные гранулы, TP – тубулярный ретикулум, MX – ууроматин, S - ядро, SI – ядрышко, SII – ядерная пора.

ложение, иногда смещены к базальной части. Площадь ядер меньше на срезах клеток карасей первой группы по сравнению со второй. Ширина ядерных пор, напротив, несколько больше. Гетерохроматин одинаковой площади более конденсирован в клетках карасей первой группы. Гладкий эндоплазматический ретикулум с большей шириной канальцев более развит в клетках карасей второй группы по сравнению с первой. Следует отметить различное расположение гладкого эндоплазматического ретикулума относительно базальной мембраны эпителиоцитов дистального канальца. Так, в клетках карасей первой группы канальцы гладкого эндоплазматического ретикулума располагаются перпендикулярно базальной мембране, в клетках карасей второй группы – параллельно базальной мембране. Отмечено, что митохондрии в клетках дистальных канальцев карасей первой группы располагаются перпенликулярно к базальной мембране в непосредственной близости от нее, в клетках второй группы митохондрии в большей степени удалены от мембраны, четкой ориентации в клетке не обнаружено. Количество митохондрий в клетках карася второй группы больше по сравнению с эпителиоцитами первой. На срезах эпителиоцитов дистальных канальцев обнаружено большое количество лизосом и везикул. Площадь везикул на срезах клеток карасей второй группы превышает данный показатель для клеток карасей первой группы более чем в два раза (табл. 3; рис. 5a-5d).

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ полученных результатов свидетельствует об особенностях ультраструктуры клеток мезонефроса карасей пресноводного и солоноватоводного водоемов. Известно, что увеличение осмотической нагрузки приводит к активации неспецифического иммунного ответа, цитологическими маркерами которого является увеличе-



Рис. 5. Ультраструктура эпителиоцитов дистального канальца: *а* – эпителиоцит дистального канальца карася 1 группы, *b* – базальная часть эпителиоцита дистального канальца карася 1 группы, *c* – базальная часть эпителиоцита дистального канальца карася 2 группы, *d* – эпителиоцит дистального канальца карася 2 группы; *БМ* – базальная мембрана, *ГХ* – гетерохроматин, *ГЭР* – гладкий эндоплазматический ретикулум, *M* – митохондрия, *ЭХ* – эухроматин, *Я* – ядер, *ЯП* – ядерная пора.

ние размеров лейкоцитов, количества и размеров митохондрий, органелл и включений, связанных с цитоплазматическим транспортом (Birrer et al., 2012; Флёрова и др., 2020). Большие площадь и количество митохондрий лимфоцитов и эозинофилов, специфических гранул эозинофилов, большая площадь митохондрий нейтрофилов и клеток с радиально расположенными везикулами, большее количество фагосом макрофагов в совокупности с более частой встречаемостью в интерстиции зрелых форм гранулоцитов мезонефроса карасей, обитающих при солености 6‰, по сравнению с сородичами из пресноводного водоема, свидетельствуют об активации систем клеточного звена иммунитета в условиях повышения осмотической нагрузки. Исключение составили плазматические клетки мезонефроса карасей р. Хара. В них произошло уменьшение размеров митохондрий и лизосом без изменения их количества

Большие размеры ядерных пор в ядрах макрофагов, нейтрофилах, эозинофилах и клетках с радиально расположенными везикулами в совокупности с увеличением конденсации гетерохроматина в ядрах лейкоцитов карасей второй группы по сравнению с первой косвенно свидетельствуют об увеличении синтетической активности ядра с вероятной инактивацией части хромосомы. Такие изменения позволяют реализовывать различные эпигеномы, что выражается в дифференциальной экспрессии генов и, следовательно, поддержании фенотипической пластичности вида при изменяющихся условиях среды (Splinter et al., 2011; Lessing et al., 2013; Зенкина, Шевчук, 2015; Эшонов, 2018).

В нефроне также происходит ряд структурных изменений, которые отражают функциональные приспособления к условиям среды обитания. Для нефронов карасей, пойманных в водоеме с соленостью 6‰, обнаружены более мелкие почечные тельца с меньшим просветом капилляров и меньшей площадью подоцитов, большей толщиной базальной мембраны по сравнению с группой карасей из пресноводного водоема. Ранее для видов *Etroplusma culatus* и *Alburnu starichi* было показано, что при адаптации к гиперосмотичной среде происходит уменьшение диаметра фильтрационных капсул Боумена-Шумлянского, сопровождающееся уменьшением скорости клубочковой фильтрации (Virabhadrachari, 1961; Oğuz, 2015). Уменьшение массопередачи, демонстрирующее снижение транспорта веществ, в совокупности с описанными ультраструктурными изменениями указывают на уменьшение образования первичной мочи, скорости клубочковой фильтрации почечного

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ том 100 № 10 2021

тельца в популяции карася в условиях солености 6‰.

Ультраструктурные особенности в эпителиоцитах канальцев карасей, обитающих при разных уровнях солености, прежде всего, связаны с органоидами, ответственными за внутриклеточный транспорт. Переплетения мембраны, которые связаны с механизмом секреции двухвалентных ионов и характерны для эпителиоцитов проксимальных и дистальных канальцев морских рыб, в клетках карасей, пойманных в водоеме с соленостью 6‰, не обнаружены (Наточин, 1976; Флёрова, 2012). Тем не менее показана переориентация гладкого эндоплазматического ретикулума по отношению к базальной мембране с увеличением ширины канальцев у всех типов эпителиоцитов карасей из р. Хара по сравнению с особями из пресноводного водоема. Данные структурные изменения указывают на усиление работы насосов, которые обеспечивают активный транспорт ионов в условиях увеличения осмотической нагрузки и которые располагаются в основном в базальной части клеток (Наточин, 1976).

Ранее было показано, что для клеток проксимальных и дистальных канальцев Trachurus mediterraneus (Staindachner) и Diplodus annularis (L.), обитающих в Черном море, характерно более чем двукратное превышение количества митохондрий по сравнению с эпителиоцитами канальцев пресноводных рыб Волго-Каспийского бассейна (Флёрова, 2012). Такая особенность связана с осуществлением противоградиентных процессов, происходящих в эпителиоцитах рыб в зависимости от уровня солености (Наточин, 1976; Elger, Hentschel, 1981; Флёрова, 2012). Для исследуемых групп карасей с увеличением солености прослеживалась закономерность увеличения количества и размеров митохондрий в эпителиоцитах канальцев. Тем не менее количество и размеры митохондрий в клетках канальцев карасей из р. Хара были меньше по сравнению с полученными значениями для митохондрий эпителиоцитов канальцев морских рыб (Флёрова, 2012).

Согласно полученным результатам ядра эпителиоцитов всех типов канальцев в мезонефросе особей из р. Хара имели большее количество ядрышек и ядерных пор по сравнению с аналогичными структурами в клетках особей из пресноводного пруда. Кроме того, обнаружена меньшая площадь гетерохроматина в ядрах клеток проксимальных канальцев особей из р. Хара. Данные признаки могут являться цитологическими маркерами повышения солености среды, так как указывают на увеличение синтеза разнообразных белков эпителиоцитов нефрона, что в свою очередь приводит к большей вариативности возможных метаболических путей ионоцитов в условиях увеличения осмотической нагрузки (Bryan, 2000; Шацких, Гвоздев, 2013).

Ранее для Alburnus tarichi было отмечено, что с возрастанием солености воды происходит статистически значимое увеличение количества и площади секреторных гранул в клетках проксимальных канальцев I типа мезонефроса. При этом сравнивали показатели особей, обитающих в соленом бессточном озере Ван и пресноводной реке Карасу (Оğuz, 2015). Аналогичное изменение зарегистрировано в клетках проксимальных канальцев I типа в мезонефросе карасей р. Хара и пруда Финогенов. Следует отметить, что большее количество везикул в базальной части дистальных канальцев также является цитологическим маркером нефронов рыб, обитающих в море (Флерова, 2012).

Отмечено, что за счет утолщения базальной мембраны и уменьшения длины эпителиоцитов в проксимальных канальцах карася р. Хара уменьшается массопередача веществ через стенку канальца. В дистальных канальцах, напротив, благодаря уменьшению толщины базальной мембраны и ширины эпителиоцитов при увеличении осмотической нагрузки, происходит увеличение эффективности массопередачи веществ через стенку. Известно, что щеточная каемка проксимальных канальцев регулирует скорость активного транспорта жидкости (Наточин, 1976). Уменьшение длины щеточной каемки в проксимальных канальцах I типа нефрона карася р. Хара по сравнению с группой из пруда Финогенов, указывает на уменьшение объема клубочкового фильтрата, поступающего из почечного тельца. В совокупности данные структурные изменения могут быть связаны с изменением скорости реабсорбции ионов в проксимальных и секреции ионов в дистальных канальцах, а также с изменением объема выделяемой почками мочи, что в свою очередь позволяет поддерживать водно-солевой гомеостаз организма при изменении степени солености водоема (Наточин, 1976).

При этом точки отбора проб находились вблизи друг от друга. Рассматриваемый вид является мигрирующим, поэтому с большой долей вероятности можно утверждать, что в исследуемых водоемах обитает популяция с единым генофондом (Тупикова и др., 1989; Колпаков, Милованкин, 2010). Таким образом, можно сделать предположение о высокой адаптационной способности клеточных структур мезонефроса. Сопоставив собственные результаты и данные литературы по исследованию ультраструктуры нефрона морских и пресноводных рыб, можно сделать вывод о том, что прослеживаются единые ультраструктурные различия, которые заключаются в изменении количественных характеристик клеток, субклеточных структур лейкоцитов и нефрона. Степень выраженности различий зависит от уровня солености водоема.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ультраструктура мезонефроса особей *Carassius* gibelio, находящихся в разных условиях осмотической нагрузки среды, имеет свои особенности. Вероятно, незначительное увеличение солености водоема до 6‰ обусловливает в первую очередь разнонаправленные изменения количественных характеристик митохондрий лейкоцитов и всех типов эпителиальных клеток, а также специализированных типов включений в эозинофилах, макрофагах, проксимальных канальцах I типа и дистальных канальцах нефрона. Обнаружены изменения в ядерных структурах некоторых типов клеток интерстиция и эпителиоцитах. В канальцах нефрона зарегистрированы эпителиоциты меньших размеров, в эпителиоцитах канальцев более развитый гладкий эндоплазматический ретикулум, меньшая длина шеточной каемки клеток проксимального канальца. При увеличении солености отмечены меньшая площадь почечных телец, капилляров клубочка и подоцитов. Для почечных телец и проксимальных канальцев отмечены большая толщина базальной мембраны и меньшая массопередача, для дистальных канальцев, наоборот, – меньшая толщина базальной мембраны и большая массопередача.

Таким образом, при переходе стеногалинного пресноводного вида в солоноватую воду активируются физиологические механизмы ионной и осмотической регуляции, которые обеспечивают высокую адаптационную способность клеточных структур мезонефроса. Степень выраженности цитологических перестроек зависит от уровня солености воды в водоеме.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность Н.В. Лобусу (лаборатория химии океана Института океанологии имени П.П. Ширшова РАН, Москва) за помощь в отборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буркова Т.Н., 2011. Характеристика фитопланктона высокоминерализованной реки Хара // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. № 25. С. 493–496.
- *Гусаков В.А.*, 2019. Донная мейофауна высокоминерализованных рек природного парка "Эльтонский"

(Россия) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. № 4 (1). С. 37–63.

- Зенкина В.Г., Шевчук Д.В., 2015. Изменения факультативного гетерохроматина у женщин в возрастном аспекте // Фундаментальные исследования. № 1. С. 1831–1835.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Абросимова Э.В., 2017. Видовое разнообразие донных сообществ соленых рек в экстремальных природных условиях аридного региона Приэльтонья (обзор) // Российский журнал прикладной экологии. № 1 (9). С. 14–21.
- Колпаков Н.В., Милованкин П.Г., 2010. Распределение и сезонные изменения обилия рыб в эстуарии реки раздольная (залив Петра Великого, японское море) // Вопросы ихтиологии. Т. 50. № 4. С. 495–509.
- Межжерин С.В., Лисецкий И.Л., 2004. Генетическая структура популяций карасей, населяющих водоемы (Cypriniformes, Cyprinidae, *Carassius* L. 1758) среднеднепропетровского бассейна // Цитология и генетика. № 5. С. 35–44.
- *Наточин Ю.В.*, 1976. Ионрегулирующая функция почки. Л.: Наука. 268 с.
- 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.
- *Тупикова Н.В., Сидорова Г.А., Коновалова Э.А.,* 1989. Закономерности формирования популяционной структуры карповых рыб волго-каспийского района. С. 21–27.
- Флёрова Е.А., 2012. Клеточная организация почек костистых рыб (на примере отрядов Cypriniformes и Perciformes). Ярославль: ФГБОУ ВПО "Ярославская ГСХА". 140 с.
- Флёрова Е.А., Сендек Д.С., Юрченко В.В., 2020. Особенности ультраструктуры мезонефроса покатной молоди балтийского лосося Salmo salar и кумжи Salmo trutta // Биология внутренних вод. № 4. С. 393–403.
- Шацких А.С., Гвоздев В.А., 2013. Формирование гетерохроматина и транскрипция в связи с транс-инактивацией генов и их пространственной организацией в ядре // Биохимия. Т. 78. Вып. 6. С. 784–794
- Эшонов Х.К.О., 2018. Структурно-функциональная организация ядерных пор // Материалы III науч.практ. конференции. Новое в биологии и медицине. С. 85–92.
- Birrer S.C., Reusch T.B., Roth O., 2012. Salinity change impairs pipefish immune defence // Fish Shellfish Immunol. № 33 (6). P. 1238–1248.
- *Bryan R.*, 2000. Cullen nuclear RNA export pathways // Molecular and cellular biology. P. 4181-4187.
- Elger M., Hentschel H., 1981. The glomerulus of a stenohaline fresh-water teleost, *Carassius auratus gibelio*, adapted to saline water. A scanning and transmission electron-microscopic study // Cell Tissue Res. № 220 (1). P. 73–85.
- Folmar L.C., Dickhoff W.W., 1980. The parr-smalt transformation (smoltification) and seawater adaptation in sal-

monids: A review of selected literature // Aquaculture. V. 21. №1. P. 1–37.

- Virabhadrachari V., 1961. Structural changes in the gills, intestine, and kidney of *Etroplus maculatus* (Teleostei) adapted to different salinities // Journal of Cell Science. V. 3. № 59. P. 361–369.
- Komoroske L.M., Jeffries K.M., Connon R.E., Dexter J., Hasenbein M., Verhille C., Fangue N.A., 2016. Sublethal salinity stress contributes to habitat limitation in an endangered estuarine fish // Evolutionary Applications. V. 9 (8). P. 963–981.
- Lessing D., Anguera M.C., Lee J.T., 2013. X chromosome inactivation and epigenetic responses to cellular reprogramming // Annual review of genomics and human genetics. № 14. P. 85–110.
- Maksimovich A.A., Serkov V.M., Zagal'skaya E.O., Kudra A.A., 2000. Ultrastructure and Function of proximal tubular cells of nephrons of pacific salmons adapted to environments with different salinity // Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology. V. 36. № 3. P. 33–345.
- Mazzarella A.B., Voje K.L., Hansson T.H., Taugbøl A., Fischer B., 2015. Strong and parallel salinity-induced phenotypic plasticity in one generation of three spine stickleback // Journal of Evolutionary Biology. V. 28. I. 3. P. 667–677.
- *Oğuz A.R.*, 2015. A histological study of the kidney structure of Van fish (*Alburnus tarichi*) acclimated to highly alkaline water and freshwater // Marine and Freshwater Behaviour and Physiology. V. 48. № 2. P. 135–144.
- Sezaki K., Kobayasi H., Nakamura M., 1977. Size erythrocytes in the diploid and triploid specimens of *Carassius* auratus langsdorfi // Japanese Journal of Ichthyology. V. 24. № 2. P. 135–140.
- Splinter E., Wit E., Nora E.P., Klous P., Werken H.J.G., Zhu Y., Kaaij L.J.T., Ijcken W., Gribnau J., Heard E., Laat W., 2011. The inactive X chromosome adopts a unique three-dimensional conformation that is dependent on Xist RNA // Genes Development. V. 25. № 13. P. 1371–1383.
- Sunde J., Tamario C., Tibblin P., Larsson P., Forsman A., 2018. Variation in salinity tolerance between and within anadromous subpopulations of pike (*Esox lucius*) // Scientific Reports. V. 8. № 1. P. 1–11.
- Verhille C.E., Dabruzzi T.F., Cocherell D.E., Mahardja B., Feyrer F., Foin T.C., Baerwald M.R., Fangue N.A., 2016. Inter-population differences in salinity tolerance and osmoregulation of juvenile wild and hatchery-born Sacramento splittail // Conservation Physiology. V. 4. № 1. P. 1–12.
- Yang S., Tsai J., Kang C., Yang W., Kung H., Lee T., 2017. The ultrastructural characterization of mitochondriarich cells as a response to variations in salinity in two types of teleostean pseudobranch: Milkfish (*Chanos chanos*) and Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*) // Journal of morphology. V. 278. I. 3. P. 1–13.

FINE STRUCTURAL FEATURES OF MESONEPHRIDIAL CELLS IN THE CRUCIAN CARP (*CARASSIUS GIBELIO*, CYPRINIFORMES, CYPRINIDAE) IN DIFFERENT SALINITY CONDITIONS

E. A. Flerova^{1, 2, *}, E. G. Evdokimov^{1, 2}

¹Federal Williams Research Center of Forage Production and Agroecology, Yaroslavl, 150517 Russia ²Demidov Yaroslavl State University, Yaroslavl, 150003 Russia *e-mail: katarinum@mail.ru

The fine structure was studied of the mesonephros of 12 sexually mature individuals of *Carassius gibelio* Bloch 1782 from the Finogenov freshwater pond or the middle reaches of Khara River, the latter with a salinity rate of 6 ‰ and both water bodies belonging to the Volga River basin. A slight increase in salinity in the reservoir to 6 ‰ was shown to primarily affect the quantitative characteristics of the mitochondria of leukocytes and all types of epithelial cells, as well as specialized types of inclusions in eosinophils, macrophages and both proximal tubules of type I and distal ones of the nephron. Changes in the nuclear structures of some types of interstitial and epithelial cells were also found. In the tubules of the nephron, epithelial cells of smaller size, whereas in the epithelial cells of the proximal tubules were recorded. With an increase in salinity, smaller areas of the renal corpuscles, glomerular capillaries and podocytes were noted, as well as changes in basement membrane thickness and mass transfers for the renal corpuscles and tubules. Cytological rearrangements during the transition of a stenohaline freshwater species to brackish water characterize the high adaptive capacity of the cellular structures of the mesonephros.

Keywords: freshwater fish, adaptive capacity, leukocytes, epithelial cells, kidney