

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597-141.086:597.554.3

**МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КРОВЕТВОРЕНИЯ У
КОСТИСТЫХ РЫБ (НА ПРИМЕРЕ ВОБЛЫ (*RUTILUS RUTILUS CASPICUS*))**

© 2010 г. М.П. Грушко

Астраханский государственный технический университет, Астрахань 414056

Поступила в редакцию 28.12.2008 г.

Окончательный вариант получен 28.04.2009 г.

Проведена морфофизиологическая оценка состояния кроветворных органов воблы – представителя костистых рыб. Установлены количественные и качественные соотношения гемоцитов, формирующихся в органах кроветворения и поступающих в периферическую кровь. У воблы, в головной, туловищной почке, в сердце формировались эритроциты и лейкоциты, в селезенке и в полостях черепных костей – клетки всех категорий, в тимусе, в кроветворных образованиях пищеварительного тракта и жаберных лепестков формировались лимфоциты и гранулоциты.

Ключевые слова: вобла, кроветворение, формирование, элементы крови, гранулоцитопоз, агранулоцитопоз, эритропоз, тромбоцитопоз.

ВВЕДЕНИЕ

У любого многоклеточного организма, находящегося на тех ступенях развития, когда формируются системы различных органов, единство его внутренних функций и целостность взаимоотношений с внешним миром стали обеспечиваться двумя системами – нервной и кровеносной. Посредством этих двух систем, выполняющих интегрирующую роль внутри организма, достигается гармония отношений его, как целого, с окружающей средой биосферы (Иванова, 1970; Золотова, 1989). Регенерация форменных элементов крови (гемопоз) на протяжении всей жизни индивидуума обеспечивается кроветворными тканями. В зависимости от состояния организма и внешних условий, за счет деятельности органов кроветворения регулируется число клеток крови (Иванова, 1970).

В процессе онтогенеза место образования форменных элементов крови несколько раз меняется и, в конечном итоге, определяется филогенетическим уровнем развития организма. За счет кроветворных органов сохраняется стабильность клеточного состава крови, поддерживается численность тех или иных ее элементов.

В настоящее время накоплено большое количество материала о кроветворных органах и образовании клеток крови у рыб (Заварзин, 1953; Иванова, 1970, 1982; Житенева и др., 1989; Пестова, Четверных, 1990), но все эти сведения достаточно противоречивы. По мнению З.С. Кауфмана (1990), особенностью дефинитивного гемопоза у рыб, как у других низших позвоночных, является территориальное разделение эритро- и лейкопоза, но до сих пор полной ясности в этом вопросе не достигнуто.

В связи с этим, целью данного исследования явилось изучение особенностей локализации, строения и клеточного состава кроветворных образований воблы, а также оценка степени организации кроветворной ткани воблы (*Rutilus rutilus caspicus*).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования являлись половозрелые самки воблы, выловленные в апреле-мае 2006-2007 гг. в р. Волга (район г. Нариманов Астраханской области) в количестве 30 шт. Анализу были подвергнуты органы кроветворения воблы (*Rutilus*

rutilus caspicus). У всех рыб, взятых для гистологического анализа, брали кусочки тканей органов кроветворения: селезенки, туловищной и головной почек, тимуса, сердца, костей головы, средней кишки, жабр, кроме того, изготавливались мазки крови. В работе использован комплекс методов: ихтиологические, физиологические (гематологические методики), гистологические, статистические.

У исследованных половозрелых самок воблы измеряли длину, определяли вес, возраст (Серпунин, 2000). Изучение гематологических показателей крови проводилось по методикам, рекомендуемым Житеновой и др. (1989), Ивановой (1982). Идентификация форменных клеток крови осуществлялась по атласу клеток крови Ивановой (1982), изменения форменных элементов – согласно рекомендациям Житеновой и др. (1989). Мазки крови окрашивались по Романовского-Гимза (Волкова, Елецкий, 1982). Подсчет форменных элементов крови проводился методом 4 полей, т.е. более 200 клеток (Иванова, 1982).

Приготовление гистологических препаратов проводилось по общепринятым методикам (Волкова, Елецкий, 1982). Ткани органов были фиксированы в 10%-м нейтральном формалине, жидкостях Буэна, Карнуа, Сера. Гистологические срезы толщиной 4-5 мкм окрашивались гематоксилин-эозином, по Малори, по Браше, азаном. Микроскопирование фиксированных и окрашенных препаратов, осуществлялось с помощью светового микроскопа «OLYMPUS BH-2», «МИКРОМЕД-2» с применением иммерсии Микрофотосъемка форменных элементов крови производилась при помощи фотонасадки SONI DSC-W7.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Морфологическое изучение гистологической структуры органов и гемопоэза в них, позволило установить, что у взрослых особей воблы форменные элементы крови образовывались и претерпевали дальнейшее развитие в селезенке, тимусе, почках, сердце, в полостях костей черепа, в кишечнике и в жаберном аппарате. В основе строения всех органов кроветворения находилась ретикулярная ткань (Иванова, 1970; Гревати, 1991; Житенева и др., 1997; Ложниченко, 2007; Manetti et al., 1999; Stozik et al., 1999).

Изучение селезенки показало, что четкого подразделения на белую и красную пульпу не было отмечено (рис. 1). На препаратах воблы выявлялись только незначительные, нечетко очерченные участки белой пульпы. Она состояла из ретикулярной ткани, в которой находились многочисленные расширенные кровеносные капилляры. Красная пульпа занимала более 80% объема селезенки. В красной пульпе располагались созревающие, зрелые и большое количество дегенерирующих эритроцитов. Макрофаги были широко представлены в красной пульпе и в зонах, окружавших участки белой пульпы. В белой пульпе среди ретикулярных клеток, были обнаружены дифференцировавшиеся клетки как красной, так и белой крови, причем, эти клеточные скопления распределялись хаотично, без какой-либо упорядоченности. В результате гемопоэза в селезенке образовывались все виды форменных элементов крови: эритроциты, гранулоциты, агранулоциты и тромбоциты.

Среди дифференцировавшихся клеток на долю клеток эритропоэтического ряда приходилось $36,1 \pm 1,05\%$, остальное количество – $62,1 \pm 1,11\%$ – на клетки грануло- и агранулоцитопозитического ряда от числа клеток крови, развивавшихся в белой пульпе, причем на гранулоциты приходилось $20,21 \pm 0,69$, а на агранулоциты – $41,79 \pm 0,59$ (табл.). Гемоцитобласты составляли $1 \pm 0,01\%$. Среди клеток эритропоэтического ряда были отмечены бластные, созревающие и зрелые клетки.

Эритробласты составляли $10,9 \pm 0,52\%$. Среди созревающих клеток на долю проэритробластов приходилось $8,4 \pm 0,41\%$, на базофильные эритробласты – $4,8 \pm 0,39\%$; на полихроматофильные эритробласты – $2,4 \pm 0,23\%$; на оксифильные эритробласты – $7,2 \pm 0,36\%$. Зрелые эритроциты были самой многочисленной группой и составляли – $65,3 \pm 1,12\%$. Были обнаружены лейкоциты разных классов зрелости. Из клеток гранулоцитопозитического ряда были выявлены бластные, созревающие и зрелые клетки. Миелобластов было отмечено около $2,3 \pm 0,24\%$. Из созревающих клеток гранулоцитопозитического ряда промиелоциты составили $4,5 \pm 0,18\%$, псевдоэозинофильные миелоциты и нейтрофильные миелоциты по $0,8\%$, из метамиелоцитов были отмечены только псевдоэозинофильные, которые составили – $7,5 \pm 0,65\%$. Зрелые клетки гранулоцитопозитического ряда были представлены нейтрофилами, псевдоэозинофилами и базофилами. Меньше всего было отмечено базофилов, их удельный вес, в среднем, составил $1,5 \pm 0,23\%$. Нейтрофилы тоже были немногочисленной группой. Из них на палочкоядерные приходилось – $0,8 \pm 0,11\%$, а на сегментоядерные – $2,3 \pm 0,15\%$. Псевдоэозинофилы были самой многочисленной группой из всех клеток гранулоцитопозитического ряда. Удельный вес палочкоядерных псевдоэозинофилов, в среднем, составлял $6,8 \pm 0,59\%$, а сегментоядерных – $5,3 \pm 0,48\%$. Из формирующихся агранулоцитов также были отмечены и бластные и созревающие и зрелые клетки. Среди бластных агранулоцитов на монобласты приходилось – $0,8 \pm 0,02\%$, на лимфобласты – $11,3 \pm 0,71\%$, и на плазмобласты – $3,0 \pm 0,23\%$. Среди созревающих клеток были отмечены пролимфоциты – $12,8 \pm 0,68\%$ и проплазмоциты – $3,0 \pm 0,25\%$. Из зрелых клеток меньше всего приходилось на моноциты – $0,8 \pm 0,01\%$, на втором месте по количеству были плазмоциты – $2,1 \pm 0,10\%$, и самой многочисленной группой клеток были лимфоциты – $33,6 \pm 1,11\%$.

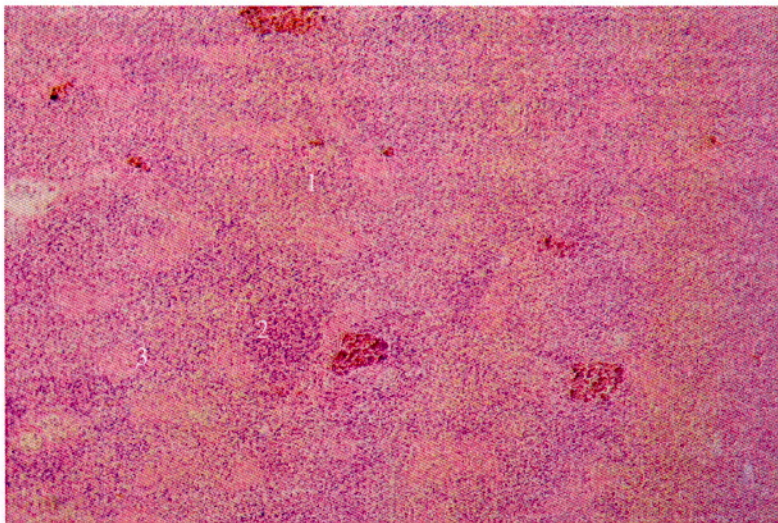


Рис. 1. Селезенка воблы. ОК10 ОБ4. Гематоксилин-эозин. 1. Строма органа. 2. Белая пульпа. 3. Красная пульпа.

Fig. 1. Spleen. X 40 Hematoxylin-eosin. 1. Strom of body. 2. White pulp. 3. Red pulp.

В селезенке исследованных рыб было отмечено относительно небольшое количество мегакариоцитов – $1,9 \pm 0,16\%$ (от всех клеток) (табл.).

Тимус у воблы – парный орган, располагается поверхностно по медиальной стенке жаберной полости в виде небольшого треугольного утолщения.

Гистологический анализ железы показал, что со стороны жаберной полости орган покрыт однослойным слизистым эпителием. Далее идет слой, содержащий жировые клетки, который переходит в корковый и затем в мозговой. Отмечено

разделение органа на темные участки или корковую зону и светлые участки или мозговую зону без четкого разделения. Соотношение этих зон примерно составляет 1:2. Основными клетками тимуса являлись ретикулоэпителиальные клетки. Причем, более крупные клетки и светло окрашенные, преимущественно, располагались в мозговом веществе, а более мелкие и темно окрашенные в корковом веществе тимуса. Орган пронизан кровеносными сосудами разного калибра, наибольшее количество которых отмечено в мозговом веществе. Также в органе отмечены эпителиальные слоистые тельца Гассалья, которые сформированы ретикулоэпителиальными клетками (рис. 2). Размер телец варьировал от 44 до 60 мкм. Тельца Гассалья также, преимущественно, были выявлены в мозговом веществе органа. Здесь же отмечены лимфоциты и макрофаги, изредка встречались плазмоциты.

Таблица. Формирующиеся клетки крови в органах воблы (*Rutilus rutilus caspicus*) (%,%).

Table. Formed crates of blood in bodies vobla (*Rutilus rutilus caspicus*) (%,%).

Органы	Кл. эритропоэтического ряда (%)	Кл. гранулоэтического ряда	Клетки агранулоцито-поэтического ряда	Клетки тромбоцито-поэтического ряда	Итого
	M±m±σ	M±m±σ	M±m±σ	M±m±σ	
селезенка	36,1±1,05±5,68	20,21±0,69±3,74	41,79±0,59±3,2	1,9±0,16±0,86	100,0
корковое вещество тимуса	-	-	100,0±0,23±1,64	-	
мозговое вещество тимуса	-	-	100,0±0,32±1,68	-	100,0
головная почка	41,93±0,61±3,4	30,54±1,0±5,38	27,53±0,73±3,9	-	100,0
туловищная почка	39,2±0,51±2,99	34,11±0,96±5,40	26,69±0,64±3,5	-	100,0
сердце	36,36±1,06±5,71	45,45±0,69±3,68	18,19±0,56±3,01	-	100,0
полость костей	21,3±0,71±3,69	27,7±0,73±3,93	49,5±0,63±3,45	1,5±0,16±0,89	100,0
пищеварительный тракт	-	2,0±0,18±0,98	98,0±0,34±1,8	-	100,0
жабры	-	51,8±0,83±4,45	48,2±0,83±4,84	-	100,0

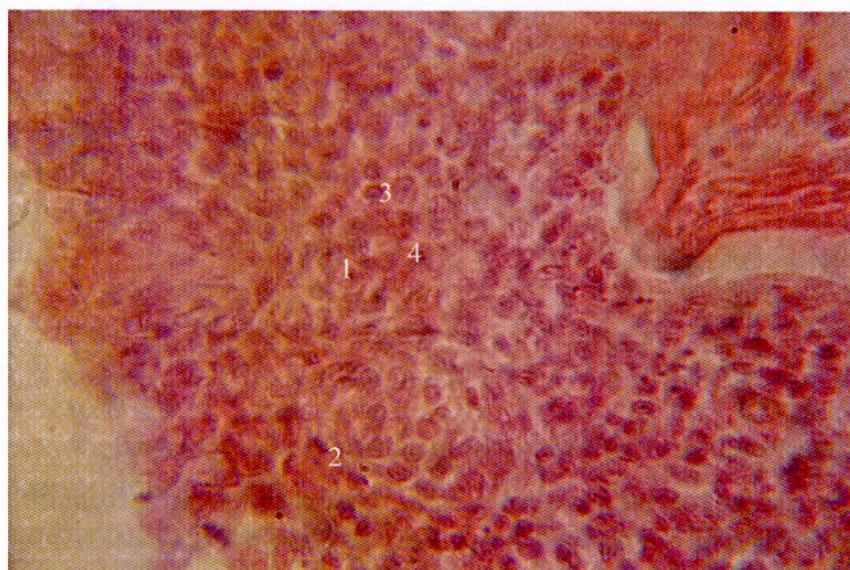


Рис. 2. Тимус воблы. ОК10 ОБ90. Гематоксилин-эозин. 1. Кроветворная ткань тимуса. 2. Тельце Гассалья. 3. Лимфобласт. 4. Лимфоцит.

Fig. 2. Thymus. X 900 Hematoxylin-eosin. 1. Fabric of thymus. 2. Hassall's corpuscle. 3. Lymphoblast. 4. Lymphocyte.

Количество лимфоцитов в мозговом веществе, по сравнению с корковым, было значительно ниже. Из них на зрелые лимфоциты приходилось $83,7 \pm 2,11\%$ на пролимфоциты $10,7 \pm 0,89\%$, лимфобласты – $5,6 \pm 0,41\%$. Были отмечены палочкоядерные нейтрофилы.

В корковом веществе клеток лимфоцитопоэтического ряда было отмечено значительно больше этим и обусловлен более темный цвет этого слоя. Из них на зрелые лимфоциты приходилось – $68,5 \pm 1,56\%$, на пролимфоциты – $24,5 \pm 0,84\%$, на лимфобласты – $7,0 \pm 0,52\%$ (табл.).

Здесь встречались клетки гранулоцитопоэтического ряда. Изредка, среди формирующихся лимфоцитов выявлялись палочкоядерные нейтрофилы.

Почка костистых рыб четко подразделялась на два отдела – пронефрос или головную почку и мезонефрос или туловищную. Анализ строения и функций головной почки воблы показал, что пронефрос костистых рыб является многофункциональным органом: в нем происходит физиологическая регенерация клеток крови, вырабатываются секреты эндокринных желез – аналога надпочечников высших позвоночных, кроме того, головная почка является одним из органов иммунологической защиты организма. Головная почка исследованных видов рыб подразделялась на темно и светло окрашенные участки, в соотношении 1:1, которые чередовались между собой. Темные участки состояли из интерреналовой ткани, а светлые – из созревающих клеток крови, кроме того, вдоль кровеносных капилляров были отмечены клетки хромаффинной ткани.

Изучение ткани головных почек показало, что в ней формировались эритроциты и лейкоциты (рис. 3); процент содержания клеток грануло- и агранулоцитопоэтического ряда составлял – $58,07 \pm 0,82\%$, а клеток эритроидного – $41,93 \pm 0,61\%$ от числа всех просчитанных клеток, причем, среди всех лейкоцитов превалировали гранулоциты ($30,54 \pm 1,0\%$) (табл.). Из всех клеток эритроидного ряда на бластные клетки, а именно на эритробласты приходилось $35,2 \pm 1,23\%$. Созревающие клетки эритроидного ряда составляли $42,5 \pm 1,45\%$; из них больший процент приходился на проэритробласты – $17,2 \pm 0,99\%$; базофильные эритробласты составляли – $7,8 \pm 0,69\%$; полихроматофильные эритробласты – $6,3 \pm 0,61\%$; оксифильные эритробласты – $11,2 \pm 0,71\%$ и зрелые эритроциты – $22,3 \pm 1,14\%$. Из клеток гранулоцитопоэтического ряда были выявлены клетки всех стадий созревания. Из бластных были отмечены миелобласты. Их удельный вес составлял $2,3 \pm 0,21\%$. Созревающие клетки были представлены промиелоцитами, эозинофильными миелоцитами, нейтрофильными метамиелоцитами и псевдоэозинофильными метамиелоцитами. Из них самой многочисленной группой были псевдоэозинофильные метамиелоциты, их удельный вес составлял, в среднем $12,3 \pm 0,69\%$, следующими по количеству были палочкоядерные псевдоэозинофилы, их удельный вес составлял $11,4 \pm 0,84\%$. Из миелоцитов были выявлены только псевдоэозинофильные и составляли $1,5 \pm 0,06\%$. Нейтрофильных метамиелоцитов и палочкоядерных нейтрофилов было отмечено небольшое количество их удельный вес, в среднем составлял $0,8 \pm 0,02\%$ и $0,3 \pm 0,01\%$ соответственно. Из зрелых гранулоцитов были отмечены нейтрофилы, псевдоэозинофилы и базофилы. Больше всего было отмечено сегментоядерных эозинофилов – $15,5 \pm 0,81\%$. Сегментоядерные нейтрофилы составляли, в среднем $4,1 \pm 0,12\%$, и самой малочисленной группой зрелых клеток гранулоцитопоэтического ряда были базофилы – $0,3 \pm 0,01\%$.

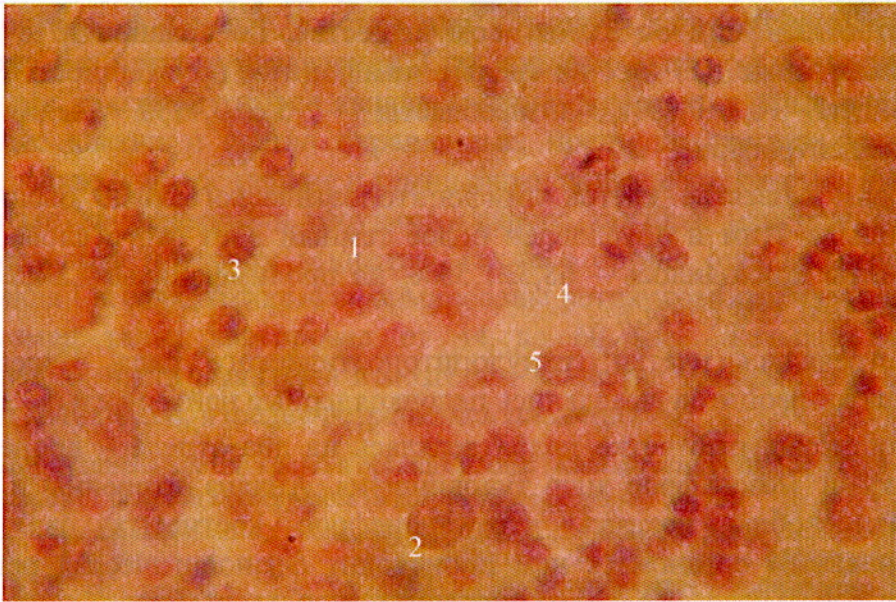


Рис. 3. Головная почка воблы. ОК10 ОБ90. Гематоксилин-эозин. 1. Гемопоэтическая ткань почки. 2. Эритробласт. 3. Пролимфоцит. 4. Миелоцит эозинофильный. 5. Лимфобласт.

Fig. 3. Head kidney. X 900 Hematoxylin-eosin. 1. Fabric of a kidney. 2. Erythroblast. 3. Prolymphocyte. 4. Myelocyte eosinophilic. 5. Lymphoblast.

Из формирующихся агранулоцитов монобласты составляли – $0,2 \pm 0,01\%$, лимфобласты – $3,0 \pm 0,14\%$, плазмобластов было отмечено – $4,8 \pm 0,02\%$. Из созревающих клеток были отмечены пролимфоциты и проплазмоциты, они составили $9,8 \pm 0,67\%$ и $3,0 \pm 0,12\%$ соответственно. Зрелых лимфоцитов было отмечено больше всего – $28,2 \pm 1,12\%$, и плазмоциты составили $2,5 \pm 0,08\%$

Общеизвестно (Боброва, 2006; Селезнев, 1999), что туловищная почка, кроме функции мочеотделения, выполняет функцию кроветворения. В ней пролиферируют и дифференцируются клетки эритроидного, грануло- и агранулоцитопоэтического рядов (Житенева и др., 1989). Процент содержания клеток грануло- и агранулоцитопоэтического ряда значительно выше, чем клеток эритроидного, составляя – $60,7 \pm 1,01\%$ и $39,2 \pm 0,51\%$ соответственно от числа всех клеток, причем гранулоциты лидировали, составляли – $34,11 \pm 0,96\%$ (табл.). Эритробласты составляли – $27,5 \pm 1,24\%$. Наибольший процент из всех обнаруженных клеток эритроидного ряда составляли созревающие клетки; из них на проэритробласты приходилось – $5,7 \pm 0,46\%$; на базофильные эритробласты – $12,4 \pm 0,77\%$; на полихроматофильные эритробласты – $2,0 \pm 0,11\%$; оксифильные эритробласты – $15,5 \pm 0,88\%$. Зрелые эритроциты составляли – $36,9 \pm 2,14\%$.

Из клеток гранулоцитопоэтического ряда были выявлены бластные, созревающие и зрелые клетки. Из бластных были отмечены миелобласты. Их удельный вес в среднем составлял – $1,6 \pm 0,15\%$. Из созревающих клеток гранулоцитопоэтического ряда были отмечены промиелоциты, псевдоэозинофильные миелоциты, нейтрофильные метамиелоциты и псевдоэозинофильные метамиелоциты. Из них самой многочисленной группой были псевдоэозинофильные метамиелоциты, их удельный вес составлял, в среднем – $12,4 \pm 0,87\%$, следующей группой по количеству были промиелоциты, их удельный вес составлял – $11,0 \pm 0,68\%$. Псевдоэозинофильных миелоцитов и нейтрофильных метамиелоцитов было отмечено немного, их количество составляло – $2,7 \pm 0,13\%$ и $0,8 \pm 0,05\%$ соответственно. Из зрелых гранулоцитов были отмечены нейтрофилы, псевдоэозинофилы и базофилы. Удельный вес палочкоядерных нейтрофилов в среднем составлял $1,9 \pm 0,21\%$, а

сегментоядерных – $2,7 \pm 0,19\%$. Палочкоядерных псевдоэозинофилы были самой многочисленной группой из всех клеток гранулоцитопозитического ряда, их удельный вес, в среднем, составлял – $13,8 \pm 0,98\%$. Сегментоядерных эозинофилов было отмечено незначительное количество – $4,1 \pm 0,25\%$.

Среди бластных агранулоцитов на монобласты приходилось – $0,5 \pm 0,06\%$, на лимфобласты – $9,1 \pm 0,54\%$, и меньше всего было отмечено плазмобластов – $0,3 \pm 0,03\%$. Среди созревающих клеток самой малочисленной группой клеток были промоноциты – $0,3 \pm 0,01\%$, чуть больше было отмечено проплазмоцитов – $1,3 \pm 0,11\%$, больше всего среди клеток этого класса было пролимфоцитов – $7,6 \pm 0,99\%$. Зрелых моноцитов и плазмоцитов было по $9,7 \pm 0,66\%$; а лимфоциты составили в среднем – $20,2 \pm 0,89\%$. В строме туловищной почки было выявлено скопление клеток интерреналовой ткани. Это округлое образование, окруженное плотной соединительнотканной оболочкой; диаметр составлял $1\ 193,0 \pm 123,0$ мкм. Внутри этого образования были четко различимы округлые клеточные фолликулы, диаметр составлял $52,8 \pm 2,7$ мкм, состоящие из нескольких клеток. В центральной части этого образования находился довольно крупный сосуд, дававший многочисленные ветки. Клетки интерреналовой ткани имели вытянутую форму, округлое ядро находилось в центре клетки.

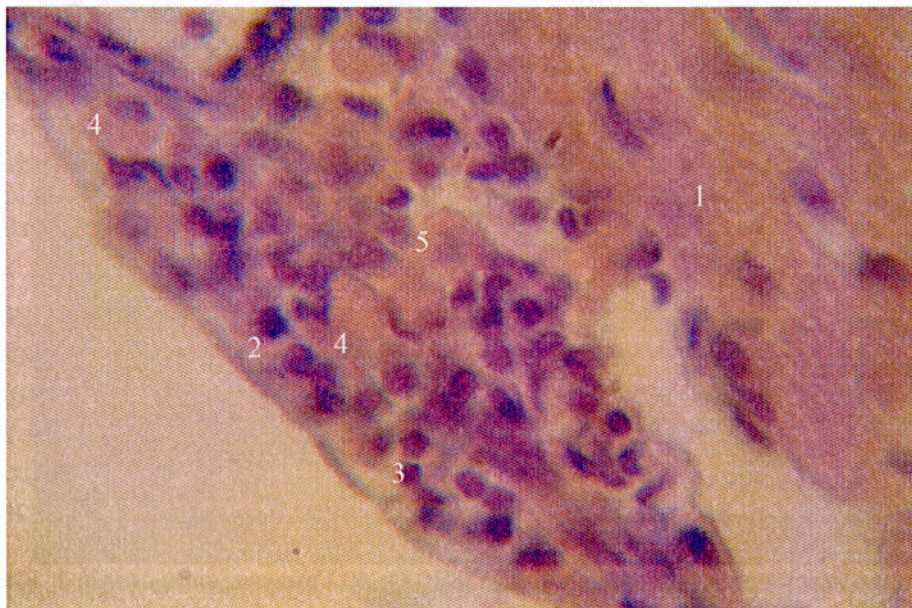


Рис. 4. Кроветворное образование сердца воблы. ОК10 ОБ40 Гематоксилин-эозин. 1. Клетки мышечной ткани. 2. Кроветворное образование. 3. Лимфоцит. 4. Палочкоядерный эозинофил. 5. Нормобласт оксифильный

Fig. 4. Hemopoietic formation of heart. X 400 Hematoxylin-eosin. 1. Cells of a muscular fabric. 2. Hemopoietic formation. 3. Lymphocyte. 4. Stab eosinophil. 5. Oxyphyle normoblast.

В полости перикарда, на уровне нижнего края желудочка были обнаружены скопления кроветворной ткани, различные по форме, содержавшие сравнительно небольшое количество развивающихся клеток крови (рис. 4). Основу этих очагов составляли ретикулярные клетки, среди которых находились форменные элементы крови на разных стадиях развития: были отмечены клетки гранулоцитопозитического, агранулоцитопозитического и эритроцитопозитического рядов. Причем, клетки эритроцитопозитического ряда составляли $36,36 \pm 1,06\%$, а $63,64 \pm 1,11\%$ приходилось на клетки грануло- и агранулоцитопозитического рядов, от числа всех образующихся форменных элементов крови, причем, клетки гранулоцитопозитического ряда преобладали ($45,45 \pm 0,69\%$) (табл.). Из клеток эритроцитопозитического ряда встречались эритробласты ($22,3 \pm 1,21\%$), проэритробласты ($27,76 \pm 2,31\%$), оксифильные эритроциты

($21,9 \pm 3,11\%$) и зрелые эритроциты ($28,04 \pm 03,24\%$) (табл. 8). Из числа агранулоцитов были выявлены лимфоциты ($12,6 \pm 0,87\%$) и пролимфоциты ($10,79 \pm 0,95\%$). Из клеток гранулоцитопозитического здесь развивались миелобласты ($10,0 \pm 0,69\%$), промиелоциты ($18,6 \pm 1,68\%$), миелоциты ($5,21 \pm 0,66\%$), метамиелоциты псевдоэозинофильные – $28,5 \pm 2,34\%$ и псевдоэозинофилы палочкоядерные – $14,3 \pm 0,69\%$.

В висцеральном отделе черепа в полостях челюстных костей исследованных воibl, были обнаружены скопления кроветворной ткани. Дифференцировавшиеся клетки форменных элементов крови образовывали гемопозитические тяжи (рис. 5). В висцеральном черепе происходили процессы образования всех типов форменных элементов крови. На клетки эритроцитопозитического ряда приходилось $21,3 \pm 0,71\%$, на клетки лимфоцитопозитического ряда приходилось $49,5 \pm 0,63\%$, на гранулоциты – $27,7 \pm 0,73\%$, на тромбоциты – $1,5 \pm 0,16\%$, причем, агранулоциты среди лейкоцитов превалировали (табл. 1). Из развивающихся клеток эритроцитопозитического ряда были выявлены эритробласты – $29,0 \pm 3,11\%$, базофильные эритробласты – $8,1 \pm 0,65\%$, полихроматофильные эритробласты – $11,9 \pm 0,75\%$, оксифильные эритробласты – $10,8 \pm 0,84\%$. Зрелые эритроциты, в среднем, составляли – $40,2 \pm 2,54\%$.

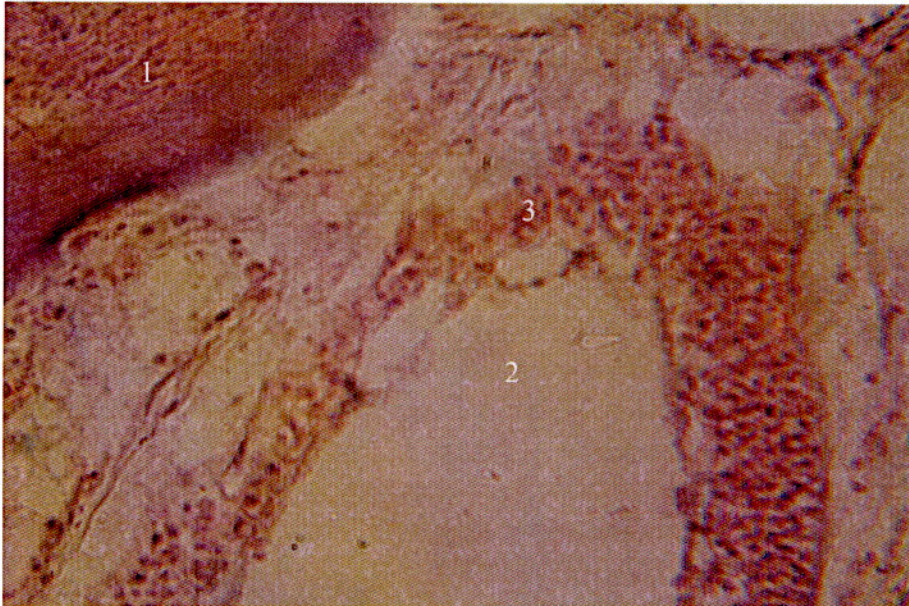


Рис. 5. Кроветворная ткань полостей кости воibly. ОК10 ОБ40 Гематоксилин-эозин. 1. Костная ткань. 2. Пость кости. 3. Кроветворная ткань.

Fig. 5. Cavities of a bone. X 400 Hematoxylin-eosin. 1. Bone stock. 2. Cavity of a bone. 3. Hematopoietic tissue.

Среди развивающихся агранулоцитов были выявлены развивающиеся лимфоциты и плазмоциты. Из клеток лимфоцитопозитического ряда были выявлены: лимфобласты – $18,9 \pm 1,21\%$, пролимфоциты – $13,5 \pm 0,99\%$, лимфоциты – $21,6 \pm 2,11\%$. Плазмобласты составляли $5,4 \pm 0,45\%$, проплазмоциты и плазмоциты – по $2,7 \pm 0,21\%$.

Клетки гранулоцитопозитического ряда были представлены миелобластами, которые, в среднем, составляли – $8,2 \pm 0,65\%$, промиелоциты – $5,4 \pm 0,62\%$, псевдоэозинофильные метамиелоциты – $13,5 \pm 0,98\%$, метамиелоциты псевдоэозинофильные – $2,7 \pm 0,31\%$, палочкоядерные псевдоэозинофилы – $5,4 \pm 0,54\%$.

В пищеварительном тракте в собственной пластинке слизистой оболочки кишечных ворсинок, были выявлены небольшие одиночные скопления лимфоидной ткани (рис. 6), форма этих скоплений была различной: от вытянутой до округлой. Они встречались на всем протяжении пищеварительного тракта (средняя и задняя кишки). Нередко было отмечено, что лимфоидные скопления находились и в подслизистой

основе кишечника. В краниально-каудальном направлении – по мере приближения к анальному отверстию – количество лимфоидных образований увеличивалось. В гемопоэтических образованиях кишечника воблы были выявлены формирующиеся формировались лимфоциты, плазмоциты и гранулоциты.

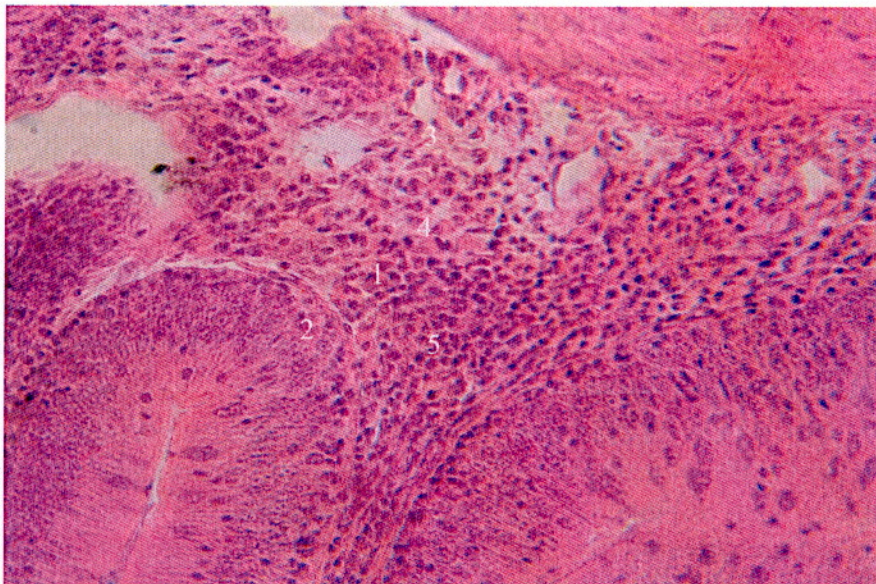


Рис. 6. Собственная пластинка слизистой оболочки пищеварительного трактов воблы. ОК10 ОБ40 Гематоксилин-эозин. 1. Кроветворное образование. 2. Основание кишечной ворсинки. 3. Собственная пластинка слизистой оболочки кишки. 4. Макрофаги. 5. Развивающиеся лимфоциты.

Fig. 6. Own plate of a mucous capsule digestive pathes. X 400 Hematoxylin-eosin. 1. Hemopoietic formation. 2. Basis of an intestinal fringe. 3. Own plate of a mucous capsule intestine. 4. Macrophage. 5. Lymphocyte.

Формировавшиеся клетки диффузно распределялись между активными ретикулярными клетками. В гемопоэтических образованиях кишечника формировались лимфоциты ($98,0 \pm 0,34\%$) и гранулоциты ($2,0 \pm 0,18\%$) (табл.). В центральной части гемопоэтических образований находились полустволовые клетки, их было незначительное количество ($1 \pm 0,01\%$). Все остальные формирующиеся клетки крови диффузно распределялись между активными ретикулярными клетками, не образуя плотных скоплений. Удельный вес лимфобластов от числа всех развивающихся клеток лимфоцитопоэтического ряда составлял в переднем отделе пищеварительного тракта – $10,2 \pm 0,87\%$, в среднем – $6,8 \pm 0,69\%$, и в заднем отделе этих клеток было выявлено меньше всего – $5,9 \pm 0,44\%$. Слабо прослеживалась тенденция к объединению этих клеток в группы по 2-3 шт.

Пролимфоциты были разбросаны диффузно. Они являются последующей стадией развития лимфобластов. Удельный вес пролимфоцитов в переднем отделе кишечника составлял – $10,0 \pm 0,99\%$, в среднем кишечнике их количество несколько уменьшилось и составляло – $9,6 \pm 0,66\%$, и в заднем отделе их оказалось меньше всего – $5,8 \pm 0,54\%$.

Лимфоциты были рассредоточены почти равномерно по всему кроветворному образованию. Эти клетки были самой многочисленной группой. Удельный вес лимфоцитов составлял – $63,0 \pm 3,14\%$, $63,6 \pm 2,99\%$, $76,0 \pm 3,99\%$ соответственно, т.е. их количество по мере продвижения от начальных отделов пищеварительной системы к задним несколько увеличивалось.

Следует обратить внимание на то, что процесс дифференцировки унипотентных предшественников лимфоцитов приводил к образованию

плазмобластов, затем проплазмоцитов и, наконец, плазмоцитов. Эти клетки располагались диффузно по всем кроветворным образованиям.

Удельный вес плазмобластов от числа развивающихся клеток был равен в переднем отделе пищеварительного тракта – $5,1 \pm 0,41\%$, в среднем – $6,8 \pm 0,62\%$ и в заднем отделе – $4,3 \pm 0,36\%$.

Незрелые плазматические клетки были мельче плазмобластов, они были обнаружены только в заднем отделе, здесь их удельный вес составлял – $0,9 \pm 0,02\%$.

Зрелые плазматические клетки были выявлены в переднем и заднем отделах пищеварительного тракта, и составляли – $1,2 \pm 0,05\%$ и $1,1 \pm 0,09\%$ соответственно.

Также в кроветворных образованиях пищеварительного тракта было отмечено небольшое количество формирующихся гранулоцитов. Миелобласты встречались только в переднем отделе кишечника, и составляли – $1,0 \pm 0,09\%$. Промиелоциты – в переднем и среднем отделах, и составляли $2,3 \pm 0,15\%$ и $0,9 \pm 0,02\%$. Миелоциты нейтрофильные в переднем отделе пищеварительного тракта составляли – $1,1 \pm 0,03\%$, а в среднем – $0,9 \pm 0,01\%$. Метамиелоциты нейтрофильные встречались во всех отделах и составляли – $2,5 \pm 0,11\%$; $4,1 \pm 0,54\%$; $0,8 \pm 0,01\%$ – соответственно. Палочкоядерные нейтрофилы также были выявлены во всех трех отделах, их количество несколько увеличивалось в направлении к заднему кишечнику, и составляло – $2,6 \pm 0,01\%$, $4,1 \pm 0,12\%$, $4,2 \pm 0,11\%$ – соответственно. Палочкоядерные и сегментоядерные псевдоэозинофилы были выявлены только в среднем отделе пищеварительной трубки. Средний удельный вес палочкоядерных псевдоэозинофилов составлял – $1,0 \pm 0,11\%$, а сегментоядерных псевдоэозинофилов – $1,1 \pm 0,02\%$.

Гемопозитическая ткань жабр, исследованных во бл, содержала небольшие участки кроветворной ткани, расположенные у основания филаментов, где происходил только лейкоцитопоз. Были отмечены развивавшиеся клетки грануло- и агранулоцитопозитического рядов, которые располагались среди ретикулярных клеток диффузно. Процентное соотношение развивавшихся клеток был следующим: гранулоциты – $51,8 \pm 0,83\%$; агранулоциты – $48,2 \pm 0,83\%$ (табл.). Среди гранулоцитов бластных и зрелых клеток отмечено не было. Из созревающих клеток на промиелоциты и нейтрофильные метамиелоциты приходилось по $2,8 \pm 0,24\%$; $0,9 \pm 0,02\%$ составили псевдоэозинофильные миелоциты, и самой многочисленной группой клеток были псевдоэозинофильные метамиелоциты – $44,4 \pm 3,12$. Зрелых клеток гранулоцитопозитического ряда отмечено не было.

Дифференцирующиеся клетки лимфоцитопозитического ряда были представлены тремя классами. Среди бластных клеток были отмечены только лимфобласты, их средний удельный вес составил – $9,3 \pm 0,88\%$. Из созревающих клеток были отмечены пролимфоциты и проплазмоциты. Средний удельный вес пролимфоцитов составил – $18,5 \pm 1,99\%$, и всего $1,9 \pm 0,08\%$ приходилось на проплазмоциты. Из зрелых клеток были выявлены лимфоциты – $15,7 \pm 0,87\%$, и плазмоцитов – $2,8 \pm 0,69\%$. Клеток моноцитопозитического ряда отмечено не было.

Следует отметить следующее: в периферической крови рыб происходит формирование части клеток.

В мазках обнаружены эритробласты. Их количество составляло, в среднем, $1,83 \pm 0,23\%$. Количество проэритробластов, которые в отличие от эритробластов имели меньшие размеры у всех исследованных видов рыб составляло по $2,0 \pm 0,54\%$. Удельный вес базофильных эритробластов, в среднем, составлял $1,0 \pm 0,45\%$.

Количество полихроматофильных эритробластов составляло $0,5 \pm 0,06\%$. Оксифильных эритробластов было значительно больше, в среднем, они составляли $6,0 \pm 0,08\%$. Самой многочисленной группой клеток эритроидного ряда были зрелые эритроциты – $51,7 \pm 2,56\%$. У всех особей были отмечены патологические изменения клеток эритроидного ряда такие, как олигохромазия ($12,8 \pm 1,03\%$), пойкилоцитоз ($19,0 \pm 2,11\%$), анизоцитоз ($3,17 \pm 1,02\%$), агглютинация ($26,93 \pm 3,21\%$).

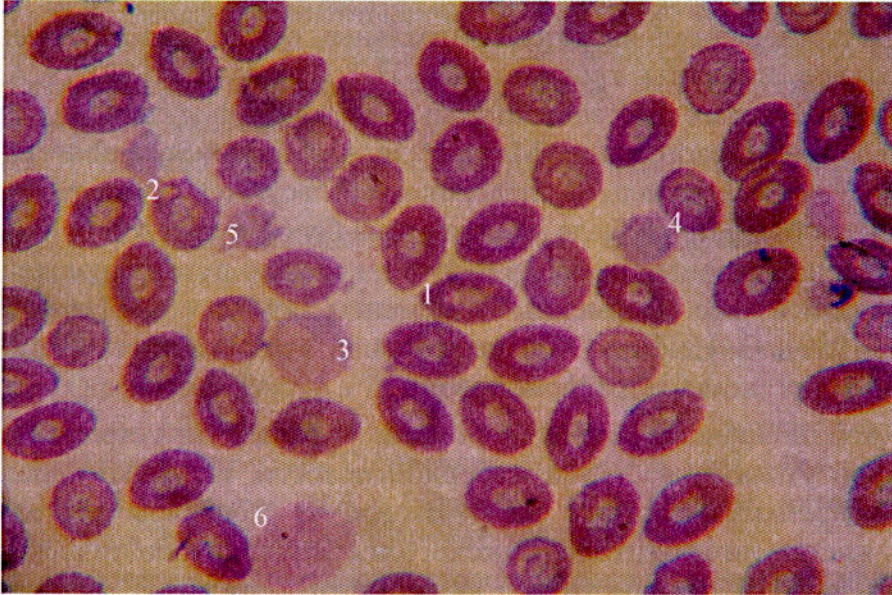


Рис. 7. Кровь воблы. ОК10 ОБ90 Гематоксилин-эозин. 1. Пойкилоцитоз эритроцитов. 2. Вакуолизация цитоплазмы эритроцита. 3. Промиелоцит. 4. Пролимфоцит. 5. Лимфоцит. 6. Макрофаг.

Fig. 7. Blood. X 900 Hematoxylin eosin. 1. Poikilocytosis. 2. Vacuolization cytoplasm. 3. Promyelocyte. 4. Prolymphocyte. 5. Lymphocyte.

Кроме того, у некоторых рыб была отмечена вакуолизация цитоплазмы эритроцитов – $0,3 \pm 0,43\%$, amitoz в единичных случаях – $0,4 \pm 0,35\%$.

У половозрелых особей воблы наблюдались следующие категории лейкоцитов – это гранулоциты: нейтрофилы с различными степенями зрелости, псевдоэозинофилы и агранулоциты – лимфоциты и моноциты.

Следует подчеркнуть, что были обнаружены миелобласты – родоначальные клетки разных видов миелоидных форм ($1,35 \pm 0,13\%$). Единичными также были созревающие клетки гранулоцитопоэтического ряда. Среди них отмечены промиелоциты – $2,0 \pm 0,25\%$.

Из зрелых клеток гранулоцитопоэтического ряда были выявлены псевдоэозинофилы ($0,33 \pm 0,02\%$) и нейтрофильные гранулоциты ($0,66 \pm 0,24\%$). Из лейкоцитов самыми многочисленными были лимфоциты. Среди них были выявлены лимфобласты ($5,0 \pm 0,56\%$), пролимфоциты ($11,0 \pm 0,69\%$) и лимфоциты ($69,33 \pm 3,65\%$).

Из клеток моноцитопоэтического ряда были отмечены зрелые моноциты. Процент моноцитов в лейкограмме у рыб составлял – $10,33 \pm 1,11\%$.

ОБСУЖДЕНИЕ

В литературе сведения об образовании клеток крови у рыб противоречивы. Мнения авторов о кроветворной функции различных органов гемопоэза, клеточного состава, производимых ими форменных элементов крови расходятся (Заварзин, 1953; Иванова, 1970; Житенева и др., 2004).

Причем авторы не приводят подробного качественного и количественного состава форменных элементов крови в этих органах, что было проделано в исследовании.

У воблы кроветворение осуществляется в селезенке, тимусе, кишечной стенке, в почках, жабрах и в полостях черепных костей. Это утверждение согласуется с литературными источниками (Заварзин, 1953), за исключением наличия кроветворной ткани в полостях черепных костей.

О том, что селезенка рыб является центральным органом кроветворения и в ней вырабатываются все элементы крови писали Н.Т. Иванова (1982), А.А. Заварзин (1953). Селезенка костистых рыб состоит только из красной пульпы, в которой есть отдельные лимфоидные скопления (Mahajan et al., 1982; Secombes et al., 1982; Secombes et al., 1999). Материалы исследования согласуются с утверждениями этих авторов. Селезенка обоих видов была представлена белой и красной пульпой, причем четкого подразделения стромы органа на белую и красную пульпу отмечено не было. Здесь формировались все форменные элементы крови. А. Drzewina (1905), Н.Н. Румянцев (1939), G. Haider (1968) утверждали, что у костистых рыб селезенка является основным органом эритроцитопоэза.

Тимус у воблы является парным органом. У воблы он устроен примитивно: представлял собой утолщение стенки жаберной полости. Не четко прослеживалось подразделение паренхимы органа на мозговое и корковое вещество. Здесь формировались клетки лимфоцитопоэтического и гранулоцитопоэтического рядов, с преобладанием первых. Хотя, некоторые авторы называют тимус рыб центральным органом лимфопоэза, и утверждают, что здесь происходит только лимфопоэз (Tatner 1985, 1986).

Кроветворные образования пищеварительного тракта у воблы представляли собой нечеткие небольшие одиночные скопления. Эти образования были отмечены на протяжении всего пищеварительного тракта, причем здесь формировались агранулоциты и гранулоциты, хотя многие авторы (Селезнев, 1999; Scapigliati et al., 1999; Stosik et al., 1999) утверждали, что кроветворные образования, ассоциированные с пищеварительным трактом, носят лимфоидный характер.

У вобл кроветворную функцию выполняют головная, туловищная почки и кроветворные образования сердца, где формировались эритроциты, лимфоциты и гранулоциты. Почка рыб – универсальный орган кроветворения, в котором происходит дифференцировка, пролиферация и созревание клеток всех линий кровяной дифференцировки (Гревати, 1991; Ellis, 1977; Irwin et al., 1986).

Кроме того, у вобл имеется и гемопоэтическая ткань жабр, где формировались агранулоциты и гранулоциты, хотя по сведениям Н.Т. Ивановой (1970), здесь формируются только лимфоциты.

Для периферической крови исследованных видов характерно наличие наряду со зрелыми бластными и созревающими клетками, кроме того она носит лимфоидный характер (Житенева и др., 1989; Иванова, 1970, 1982).

ВЫВОДЫ

1. Кроветворение у воблы осуществляется в жаберном аппарате (основания жаберных лепестков), кишечнике (слизистая), сердце, почках (в головном и туловищном отделах), селезенке, тимусе, скоплениях кроветворной ткани в костях черепа, сосудистой крови.

2. У воблы, в головной, туловищной почке, в сердце формировались эритроциты и лейкоциты.

3. В селезенке и в полостях черепных костей образуются клетки всех категорий.

4. В тимусе, в кроветворных образованиях пищеварительного тракта и жаберных лепестков формируются лимфоциты и гранулоциты.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боброва О.В. Морфофизиологические особенности мезонефроса осетровых в предличиночный, личиночный и мальковый периоды развития // Автореф. диссертации на соиск. уч. степени кандидата биол. наук. Астрахань: Астраханский государственный технический университет, 2006. 24 с.

Волкова О.В., Елецкий Ю.К. Основы гистологии с гистологической техникой, 20е изд. М.: Медицина, 1982. 304 с.

Гревати А.Д. Электронномикроскопическое исследование клеток крови и кроветворных органов зеркального карпа // Автореф. диссертации на соиск. уч. степени кандидата биол. наук. М., 1991. 24 с.

Житенева Л.Д., Полтавцева Т.Г., Рудницкая О.А. Атлас нормальных и патологически измененных клеток крови рыб. Ростов н/Д: Кн. Изд-во, 1989. 112 с.

Житенева Л.Д., Рудницкая О.А., Колюжная Т.И. Эколого-гематологические характеристики некоторых видов рыб. Справочник. Ростов н/Д, 1997. 149 с.

Житенева Л.Д., Макаров Э.В., Рудницкая О.А. Основы ихтиогематологии (в сравнительном аспекте). Ростов-на-Дону: Эверест, 2004. 312 с.

Заварзин А.А. Очерк эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. М., Л.: Изд. АН СССР, 1953. 431 с.

Золотова Т.Е. Экспериментальное исследование кроветворения у рыб // Автореф. диссертации на соиск. уч. степени кандидата биол. наук. М., 1989. 24 с.

Иванова Н.Т. Материалы к морфологии крови рыб. Ростов-на-Дону, 1970. 138 с.

Иванова Н.Т. Атлас клеток крови рыб (сравнительная морфология и классификация форменных элементов крови рыб). М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982. 184 с.

Кауфман З.С. Эмбриология рыб. М.: Агропромиздат, 1990. С. 204.

Ложниченко О.В. Цитогенез форменных элементов крови и особенности формирования органов кроветворения у осетровых рыб // Автореф. диссертации на соиск. уч. степени кандидата биол. наук. Астрахань: Астраханский государственный технический университет, 2007. 44 с.

Пестова И.М., Четверных В.Н. Морфофункциональная организация системы гемопоза в эволюции // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1990. Т. 99. №11. С. 90-99.

Румянцев Н.Н. О ретикулоэндотелии и строении кроветворных органов некоторых видов костистых рыб // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1939. Т. 21. №2. С. 162-180.

Селезнев С.Б. Филогенез иммунной системы. М.: РУДН, 1999. 24 с.

Серпунин Г.Г. Морфологическая характеристика крови молоди атлантического лосося *Salmo salar* Linnaeus, выращиваемой в садках. Сб.: Международная конференция «Атлантический лосось: биология, охрана и воспроизводство». Тез. докл. Петрозаводск, 2000. С. 49-50.

Drzewina A. Contribution a l'étude du tissu Lymphoide des ichthiopsides. These de Paris. 1905. P. 311.

Ellis A.E. The leucocytes of fish: a review // J. Fish Biol. 1977. №11. Pp. 435-491.

Haider G. Vergleichende Untersuchungen zur Blutmorphologie und Hamatopoesis emiger Teleostier // IV Blutbildungsstätten und Blutbildung. Zoologischer Anzeiger, 1968 . B. 181. №1-2. S. 45-56.

Irwin M.J., Kaattari S.L. Salmonid B lymphocytes demonstrate organ dependent functional heterogeneity // *Vet. Immunol. Immunopathol.* 1986. №12. Pp. 39-45.

Mahajan C.L., Dheer T.R. Regenerative capacity of the spleen in a splenectomized fish, *Channa punctatus* Bloch., with related investigations into changes in peripheral blood and haematopoietic tissues // *J. Fish Biol.* 1982. №20. Pp. 657-666.

Manetti M.F., Cassizzi G., Adams A. et al. Immunohistochemical investigation on the development of lymphoid organs in sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) larvae and fry // 9th Int. Conf. «Diseases Fish and Shellfish»: Book. Abstr. Rhodes, 1999. Pp. 111-115.

Scapigliati G., Romano N., Abelli L. Monoclonal antibodies in fish immunology: identification, ontogeny and activity of T- and B-lymphocytes // *Aquaculture.* 1999. №172. Pp. 3-28.

Secombes C.J., Manning M.J., Ellis A.E. The effect of primary and secondary immunization of the lymphoid tissues of the carp, *Cyprinus carpio* L. // *J. Exp. Zool.* 1982. №220. Pp. 277-287.

Secombes C.J., Zou J., Laing K., Daniels G.D., Cunningham C. Cytokine genes in fish // *Aquaculture.* 1999. №172. Pp. 93-102.

Stosik M., Deptula W., Wiktorowicz K. et al. Monoclonal antibodies in fish immunology: identification, ontogeny and activity of T- and B-lymphocytes // *Aquaculture.* 1999. №172. Pp. 3-28.

Tatner M.F. The migration of labelled thymocytes to the peripheral lymphoid organs in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson // *Develop. Comp. Immunol.* 1985. №9. Pp. 85-91.

Tatner M.F. The ontogeny of humoral immunity in rainbow trout, *Salmo gairdneri* // *Vet. Immunol. Immunopathol.* 1986. №12. Pp. 93-105.

MORPHO-PHYSIOLOGICAL OF FEATURE HEMOPOIETIC AT BONY OF FISHES (ON AN EXAMPLE VOBLA (*RUTILUS RUTILUS CASPICUS*))

© 2010 y. M.P. Grushko

The Astrakhan state technical university, Astrakhan

The morpho-physiological estimation of a condition hemopoietic of bodies vobla – representative bony of fishes is carried out spent. The quantitative and qualitative parities hemocyte, formed in bodies hemopoietic and acting in peripheral blood are established. At vobla, in head, trunk to a kidney, in heart the crates of all categories were formed red blood cells and leucocyte, in spleen and in cavities cranial bones - in thymus, in hemopoietic formations of a digestive path and branchial of petals were formed – lymphocyte and granulocyte.

Key words: vobla, hematosi, formation, elements of blood, granulocytopenia, agranulocytopenia, erythropoiesis, thrombocytopenia, erythropoiesis, thrombocytopenia.