

УДК 597.2/.5-146(262.5.04)

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
УЛЬТРАСТРУКТУРЫ КЛЕТОК НЕФРОНА
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПЕЛАГИЧЕСКИХ, ПРИДОННЫХ И ДОННЫХ РЫБ
(БУХТА КАРАНТИННАЯ, ЧЁРНОЕ МОРЕ)**

© 2021 г. **Е. А. Флёрова¹, Г. М. Чуйко²**

¹Ярославский научно-исследовательский институт животноводства и кормопроизводства — филиал ФНЦ ВИК имени В. Р. Вильямса, пос. Михайловский, Российская Федерация

²Институт биологии внутренних вод имени И. Д. Папанина Российской академии наук, пос. Борок, Российская Федерация
E-mail: katarinum@mail.ru

Поступила в редакцию 12.11.2020; после доработки 23.03.2021;
принята к публикации 04.06.2021; опубликована онлайн 16.06.2021.

Изучена ультраструктура основных отделов нефрона мезонефроса костистых рыб Чёрного моря (пелагических *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868) и *Chelon auratus* (Risso, 1810); придонных *Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758) и *Spicara flexuosa* Rafinesque, 1810; донных *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758, *Gobius niger* Linnaeus, 1758 и *Mullus barbatus ponticus* Essipov, 1927). Показано, что у рыб Чёрного моря, обитающих на разных глубинах и находящихся в различных условиях осмотической нагрузки среды, на тканевом уровне организации нефроны имеют единый план строения и формируют гломерулярные почки. Приспособленность рыб к обитанию на определённых глубинах в первую очередь проявляется в увеличении количества и размеров митохондрий всех типов эпителиальных клеток нефрона. Кроме того, отмечено уменьшение площади почечных телец, длины подоцитов и высоты эпителиоцитов канальцев, а также длины щёточной каёмки проксимальных канальцев I типа. Цитологические особенности нефрона пелагических, придонных и донных рыб характеризуют высокую адаптационную способность клеточных структур мезонефроса.

Ключевые слова: костистые рыбы, пелагические рыбы, придонные рыбы, донные рыбы, почка, нефрон, ультраструктура, Чёрное море

Выяснение механизмов адаптаций рыб к разным биотическим и абиотическим факторам не представляется возможным без всестороннего изучения структуры различных органов, тканей и особенно клеток. Почки рыб служат ведущим эффекторным компонентом физиологической системы водно-солевого обмена, благодаря которому рыбы приобрели определённую независимость от среды обитания и заселили как морские, так и пресные воды (Наточин, 1976, 2002; Wood et al., 2020). Известно, что строение и функция почек пресноводных и морских рыб обусловлены своеобразием их филогенетического развития и экологией. У пресноводных костистых рыб есть хорошо развитая гломерулярная почка, экскретирующая избыток воды и реабсорбирующая профильтровавшиеся ионы. Напротив, морские костистые рыбы вынуждены экономить воду и выводить избыток солей; в связи с этим в почках некоторых видов происходит редукция гломерул, вплоть до их полного исчезновения (Наточин, 1976, 2002; Ericsson & Olsen, 1968; Ericsson & Olsen, 1970; Marshall, 1930).

В настоящее время особое внимание уделяют изучению приспособлений рыб к комплексу факторов окружающей среды именно на клеточном уровне, так как эволюция рыб неразрывно связана с высокой степенью специализации и адаптационной пластичностью данного уровня организации живой материи. Для построения общей модели функционирования почек костистых рыб, обитающих в воде с различной солёностью, необходимы данные по особенностям тонкого строения структур, образующих нефрон. К сожалению, работы, посвящённые изучению ультраструктуры почек морских рыб, до сих пор фрагментарны. Нет данных о зависимости тонкого строения нефрона от образа жизни морских рыб, которые обитают на разных глубинах, характеризующихся различными гидрохимическими показателями, в том числе солёностью, в границах одного водоёма (Куфтаркова и др., 2008). Настоящая работа проведена с целью выявить общие и специфические черты субмикроскопической структуры нефрона пелагических, придонных и донных костистых рыб Чёрного моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследована ультраструктура нефронов мезонефроса у черноморских костистых рыб семи видов. Пелагические — средиземноморская ставрида *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868) (7 экз., $(10,1 \pm 0,20)$ см, $(1,6 \pm 0,80)$ г) и кефаль-сингиль *Chelon auratus* (Risso, 1810) (5 экз., $(15,4 \pm 7,7)$ см, $(49,0 \pm 7,26)$ г). Придонные — морской карась *Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758) (10 экз., $(5,60 \pm 0,20)$ см, $(5,90 \pm 0,50)$ г) и смарида *Spicara flexuosa* Rafinesque, 1810 (17 экз., $(9,95 \pm 0,19)$ см, $(18,3 \pm 1,17)$ г). Донные — скорпена *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 (10 экз., $(11,9 \pm 0,46)$ см, $(67,4 \pm 7,56)$ г), бычок-черныш *Gobius niger* Linnaeus, 1758 (3 экз., $(8,70 \pm 0,31)$ см, $(18,2 \pm 0,92)$ г) и султанка *Mullus barbatus ponticus* Essipov, 1927 (12 экз., $(12,2 \pm 0,44)$ см, $(62,6 \pm 7,17)$ г).

Пробы отбирали в летне-осенний период в бухте Карантинная (Чёрное море, г. Севастополь), которая характеризуется разницей температур и показателей солёности между поверхностью и дном. Разница температур здесь в летнее время достигает $13,39$ °C. В этот период чётко прослеживается подток в придонный слой охлаждённых и более солёных ($18,24$ ‰) глубинных вод с пониженным содержанием растворённого кислорода (89 %) и величиной pH $8,15$, тогда как в поверхностном слое показатель солёности в среднем составляет $17,12$ ‰, содержание растворённого кислорода — 96 %, а величина pH — $8,24$ (Куфтаркова и др., 2008).

Рыб отлавливали ловушками и доставляли в лабораторию, где определяли их размерно-весовые характеристики. Далее извлекали почки и из срединной части мезонефроса скальпелем иссекали кусочки органа для электронной микроскопии. Образцы органов фиксировали в $2,5$ %-ном глутаральдегиде на $0,1$ М фосфатном буфере и проводили по стандартной для электронной микроскопии методике (Тимакова и др., 2014). Ультратонкие срезы готовили на микротоме Leica EM UC7, контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца, просматривали под электронным микроскопом JEM-1011. Измерения проводили по цифровым фотографиям, данные подвергали статистической обработке в программах Microsoft Excel и Statistica 10.

При статистической обработке вычисляли средние значения и их стандартные ошибки ($M \pm m$). Перед статистическим анализом проводили анализ данных на выбросы. Соответствие нормальному распределению оценивали с помощью критерия Шапиро — Уилка (W). Для проверки статистической значимости различия средних значений выборок применяли t -критерий Стьюдента. Для оценки различия средних значений выборки использовали множественные попарные апостериорные сравнения с помощью критерия наименьшей значимой разности (least significant difference, LSD-test). В случае отклонения распределения от нормального, для выборок применяли критерий Краскела — Уоллиса. Для оценки различия средних значений выборки в этом случае использовали множественные попарные апостериорные сравнения с помощью критерия Данна. В качестве критического уровня значимости принимали $p \leq 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Почечное тельце является началом нефрона всех исследованных видов и построено по единому принципу. Стенка почечного тельца состоит из двух листков, париетального и висцерального, которые очень плотно прилегают друг к другу. Между листками имеется полость толщиной 2,03–2,45 мкм (табл. 1, рис. 1а). Наружный слой капсулы образован однослойным плоским эпителием, расположенным на базальной мембране толщиной 0,66–0,77 мкм (табл. 1). Внутренний слой капсулы образован очень плотно прилегающими друг к другу подоцитами (рис. 1а). Тело подоцита имеет овальную форму и вытянуто вдоль ядерной мембраны (рис. 1б). Наиболее крупные клетки обнаружены на срезах почечных телец у пелагических видов — ставриды и кефали-сингиля. Длина подоцитов ставриды достоверно превосходит данный показатель у придонных и донных рыб, тогда как длина подоцитов кефали-сингиля достоверно превышает таковую лишь у придонного вида — морского карася. Ядро подоцитов округлое, занимает большую часть клеток; длина ядер варьирует от 2,82 до 4,34 мкм, ширина — от 1,41 до 2,15 мкм (табл. 1). Гетерохроматин глыбчатый, основная его часть сконцентрирована на периферии ядра. Плотная цитоплазма большинства клеток содержит две крупные митохондрии (рис. 1б). На срезах почечных телец отмечено небольшое количество капиллярных петель (рис. 1а).

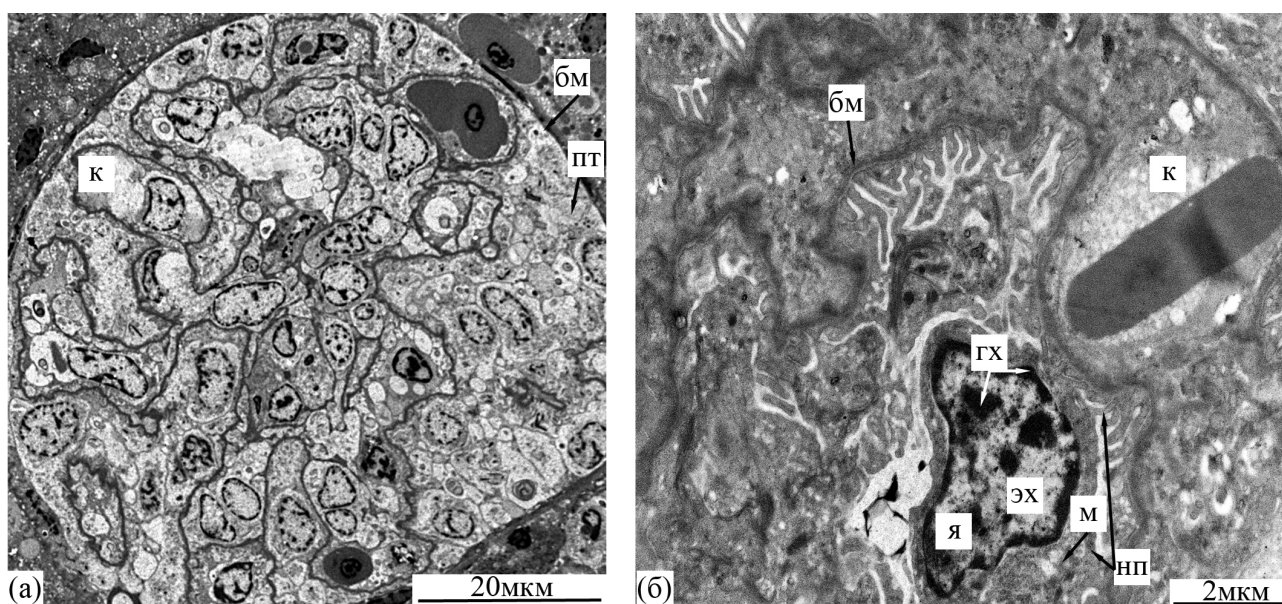


Рис. 1. Ультраструктура нефрона: а — почечное тельце *Scorpaena porcus*; б — подоцит почечного тельца *Spicara flexuosa*. Бм — базальная мембрана париетального листка; гх — гетерохроматин; к — капилляр; м — митохондрия; нп — ножки подоцита; пт — полость тельца; эх — эухроматин; я — ядро

Fig. 1. Ultrastructure of the nephron: а – renal corpuscle in *Scorpaena porcus*; б – podocyte of the renal corpuscle in *Spicara flexuosa*. Бм – basement membrane of the parietal layer; гх – heterochromatin; к – capillary; м – mitochondrion; нп – podocyte feet; пт – cavity of renal corpuscle; эх – euchromatin; я – nucleus

Эпителиоциты проксимального канальца построены по плану, характерному для клеток этого участка нефрона (рис. 2а, 3а). От клеток дистального канальца их отличает наличие щёточной каёмки, высота которой является наибольшей в начальном участке и постепенно уменьшается по мере приближения к эпителиоцитам дистального канальца.

Анализ ультраструктуры клеток, выстилающих этот участок канальца, показал, что эпителиоциты можно разделить на два типа (рис. 2а, 3а).

Таблица 1. Морфометрические показатели структур почечного тельца, мкм**Table 1.** Morphometric indicators of the renal corpuscle structures, μm

Вид	Диаметр почечного тельца, $n = 10$	Полость почечного тельца, $n = 10$	Толщина базальной мембраны, $n = 20$	Подоцит	
				Клетка, $n = 10$	Ядро, $n = 20$
<i>Trachurus mediterraneus</i>	$49,2 \pm 3,60$	$2,08 \pm 0,10$	$0,77 \pm 0,05$	$5,09 \pm 0,24^{1,2,3,4} \times 2,97 \pm 0,40$	$4,34 \pm 0,32 \times 2,15 \pm 0,30$
<i>Chelon auratus</i>	$49,0 \pm 0,41^{1,2,3,4,5}$	$2,16 \pm 0,07$	$0,73 \pm 0,07$	$4,76 \pm 0,34^5 \times 2,86 \pm 0,19$	$3,60 \pm 0,16 \times 2,07 \pm 0,21$
<i>Diplodus annularis</i>	$47,4 \pm 0,48^1$	$2,03 \pm 0,09$	$0,71 \pm 0,05$	$4,65 \pm 0,09^5 \times 2,34 \pm 0,27$	$2,77 \pm 0,26 \times 1,41 \pm 0,21$
<i>Spicara flexuosa</i>	$47,1 \pm 0,66^2$	$2,08 \pm 0,11$	$0,66 \pm 0,06$	$3,59 \pm 0,14^1 \times 2,72 \pm 0,25$	$2,82 \pm 0,33 \times 1,92 \pm 0,12$
<i>Gobius niger</i>	$47,0 \pm 0,35^3$	$2,45 \pm 0,22$	$0,67 \pm 0,02$	$4,19 \pm 0,34^2 \times 2,49 \pm 0,29$	$3,11 \pm 0,44 \times 1,56 \pm 0,24$
<i>Mullus barbatus ponticus</i>	$46,3 \pm 0,17^4$	$2,42 \pm 0,16$	$0,69 \pm 0,01$	$4,42 \pm 0,37^3 \times 2,40 \pm 0,25$	$3,30 \pm 0,41 \times 1,57 \pm 0,20$
<i>Scorpaena porcus</i>	$46,9 \pm 0,82^5$	$2,33 \pm 0,23$	$0,66 \pm 0,03$	$4,12 \pm 0,42^4 \times 2,58 \pm 0,37$	$3,11 \pm 0,36 \times 1,81 \pm 0,28$

Примечание: здесь и далее в таблицах одинаковые численные индексы в разных столбцах указывают на статистически значимые различия между показателями, $p \leq 0,05$.

Note: hereinafter in the tables, the same numerical indices in different columns denote statistically significant differences between indicators, $p \leq 0.05$.

Эпителиоциты I типа образуют начало проксимального канальца. Это вытянутые, пирамидальной формы клетки, плотно прилегающие друг к другу (рис. 2а). Самые высокие клетки отмечены у пелагического вида (кефали-сингиля), а эпителиоциты наименьшей длины — у донного (скорпены). Выявлено, что длина клеток ставриды и кефали-сингиля достоверно больше длины этого типа клеток у других исследованных видов (табл. 2). Ядра эпителиоцитов округлой формы, размеры ядер между видами различаются незначительно (табл. 2). Ядра расположены в базальной части клеток, гетерохроматина мало, большая его часть находится вдоль ядерной мембраны, между ядерными порами (рис. 1а). Цитоплазма содержит большое количество крупных митохондрий, которые расположены вдоль продольной оси клеток (рис. 2б). Установлено, что количество и размеры митохондрий на срезах эпителиоцитов возрастают в ряду пелагические — придонные — донные рыбы. Различия в количестве и размерах митохондрий между пелагическими и донными рыбами достоверны (табл. 2). Размеры митохондрий морского карася, ведущего придонный образ жизни, статистически значимо больше размеров донных рыб — бычка-черныша и султанки (табл. 2). От базальной части вдоль клеток тянутся многочисленные складки гладкого эндоплазматического ретикулума, образующие сложные переплетения (рис. 2б). В базальной части клеток выявлены электронно-прозрачные везикулы (рис. 2б). В апикальной части клеток обнаружены крупные электронно-плотные секреторные гранулы, характерные для этого участка нефрона (рис. 2а). Количество секреторных гранул варьирует незначительно (табл. 2). Не выявлено зависимости размеров секреторных гранул от образа жизни исследованных видов. Наиболее крупные гранулы обнаружены на срезах клеток бычка-черныша, секреторные гранулы наименьших размеров — на срезах клеток султанки (табл. 2). В апикальной части клеток на границе со щёточной каёмкой расположена хорошо развитая зона эндоцитоза; наибольшей длины она достигает у смариды, наименьшая отмечена у султанки (табл. 2). Данная зона характеризуется наличием хорошо развитой тубуло-везикулярной системы, которая образована большим числом везикул и одиночными сегментами тубулярного ретикулума, локализованного вдоль продольной оси клетки (рис. 2в).

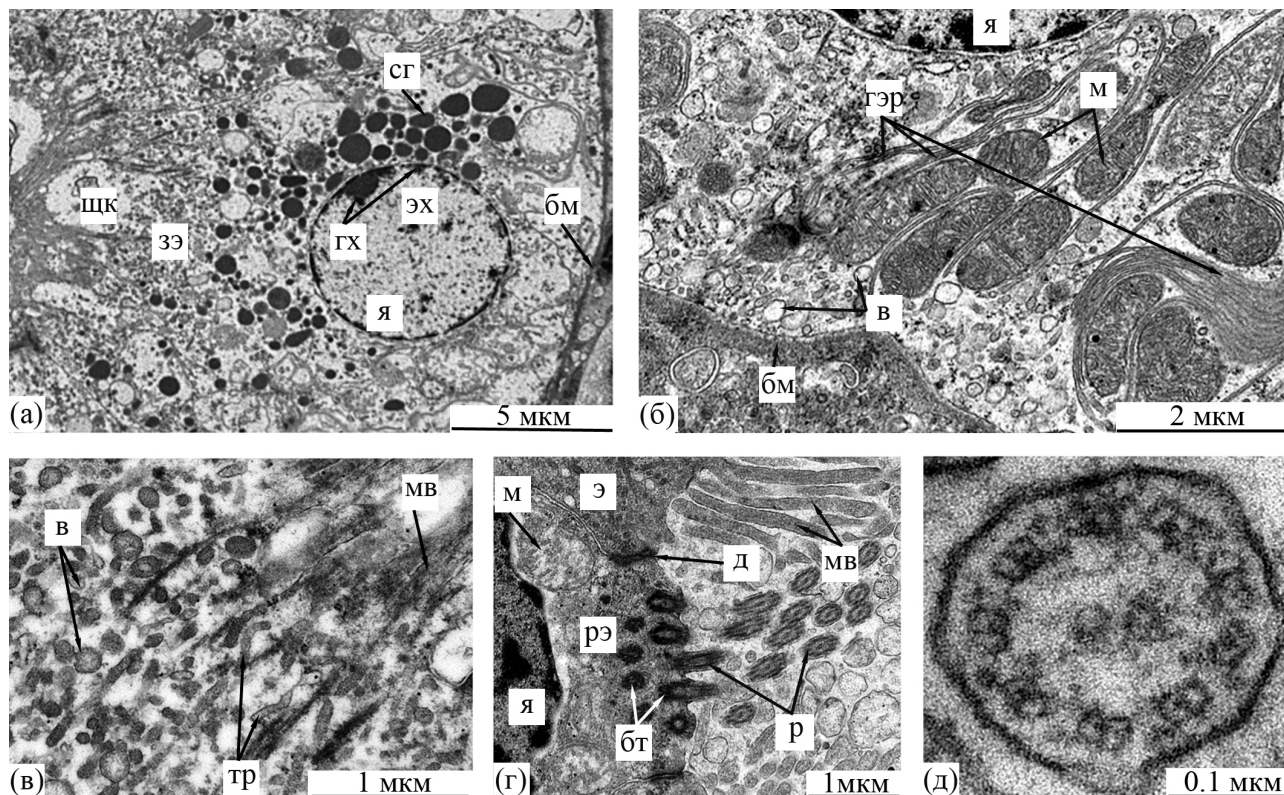


Рис. 2. Ультраструктура эпителиоцитов проксимального канальца I типа: а — фрагмент проксимального канальца с эпителиоцитами I типа *Chelon auratus*; б — базальная часть эпителиоцита I типа *Gobius niger*; в — зона эндоцитоза *Mullus barbatus ponticus*; г — апикальная часть реснитчатого эпителиоцита *Diplodus annularis*; д — поперечный срез реснички *Diplodus annularis*. Бм — базальная мембрана; бт — базальное тельце; в — везикула; гх — гетерохроматин; гэр — гладкий эндоплазматический ретикулум; д — десмосома; зэ — зона эндоцитоза; м — митохондрия; мв — микроворсинки; р — реснички; рэ — реснитчатый эпителиоцит; сг — секреторные гранулы; тр — тубулярный ретикулум; щк — щётчатая каёмка; э — эпителиоцит I типа; эх — эухроматин; я — ядро

Fig. 2. Ultrastructure of type I proximal tubule epithelial cells: а – fragment of the proximal tubule with type I epithelial cells in *Chelon auratus*; б – basal part of type I epithelial cell in *Gobius niger*; в – endocytosis zone of *Mullus barbatus ponticus*; г – apical part of ciliated epithelial cell in *Diplodus annularis*; д – cross section of the cilium in *Diplodus annularis*. Бм – basement membrane; бт – basal body; в – vesicle; гх – heterochromatin; гэр – smooth endoplasmic reticulum; д – desmosome; зэ – endocytosis zone; м – mitochondrion; мв – microvilli; р – cilia; рэ – ciliated epithelial cell; сг – secretory granules; тр – tubular reticulum; щк – brush border; э – type I epithelial cell; эх – euchromatin; я – nucleus

Щётчатая каёмка наиболее высокая для проксимальных канальцев пелагических рыб: её длина у ставриды достоверно больше таковой у придонных и донных рыб (табл. 1). Щётчатая каёмка состоит из большого числа ресничек и микроворсинок, обращённых в просвет канальца (рис. 2г). Показано, что толщина микроворсинок у исследованных видов различна; данный показатель у ставриды достоверно отличается от показателя у морского карася, смариды и скорпены. Зависимости толщины микроворсинок от образа жизни видов не обнаружено (табл. 2). Реснички являются выростами реснитчатых эпителиоцитов, образующих проксимальный каналец (рис. 2г). Структура реснитчатых эпителиоцитов несколько отличается от таковой эпителиоцитов, несущих на апикальной поверхности микроворсинки. Цитоплазма реснитчатых клеток более светлая, зона эндоцитоза отсутствует, в апикальной части клеток обнаруживаются крупные митохондрии, расположенные выше базальных телец ресничек (рис. 2г). Реснички имеют типичное для данных органелл строение, образованы аксонемой; в основании реснички расположено базальное тельце (рис. 2д).

Таблица 2. Морфометрические показатели эпителиоцитов I типа проксимального канальца, мкм**Table 2.** Morphometric indicators of type I epithelial cells of the proximal tubule, μm

Показатель	<i>Trachurus mediterraneus</i>	<i>Chelon auratus</i>	<i>Diplodus annularis</i>	<i>Spicara flexuosa</i>	<i>Gobius niger</i>	<i>Mullus barbatus ponticus</i>	<i>Scorpaena porcus</i>
Клетка, $n = 10$	$13,4 \pm 0,51^{1,2,3,4,5} \times$ $10,5 \pm 0,70$	$13,8 \pm 0,62^{6,7,8,9,10} \times$ $9,15 \pm 0,44$	$12,5 \pm 0,38^{1,6} \times$ $9,57 \pm 0,42$	$12,0 \pm 0,20^{2,7} \times$ $9,57 \pm 0,30$	$11,7 \pm 0,29^{3,8} \times$ $9,32 \pm 0,28$	$11,3 \pm 0,18^{4,9} \times$ $8,40 \pm 0,88$	$11,0 \pm 0,39^{5,10} \times$ $9,04 \pm 0,62$
Ядро, $n = 20$	$5,92 \pm 0,38 \times$ $4,40 \pm 0,39$	$4,27 \pm 0,20 \times$ $3,86 \pm 0,24$	$5,71 \pm 0,12 \times$ $4,02 \pm 0,26$	$4,78 \pm 0,42 \times$ $3,45 \pm 0,31$	$5,45 \pm 0,22 \times$ $4,80 \pm 0,28$	$4,13 \pm 0,11 \times$ $3,74 \pm 0,18$	$4,99 \pm 0,30 \times$ $3,53 \pm 0,41$
Митохондрия, $n = 20$	$1,15 \pm 0,16 \times$ $0,59 \pm 0,04^{1,2,3,4}$	$1,02 \pm 0,08 \times$ $0,65 \pm 0,06^{5,6,7,8}$	$1,36 \pm 0,15 \times$ $0,79 \pm 0,05^{9,10}$	$1,82 \pm 0,62 \times$ $1,12 \pm 0,19^{1,5}$	$2,00 \pm 0,18 \times$ $1,26 \pm 0,11^{2,6,9}$	$2,10 \pm 0,21 \times$ $1,26 \pm 0,14^{3,7,10}$	$1,93 \pm 0,23 \times$ $1,49 \pm 0,14^{4,8}$
Количество митохондрий на срезе клетки, $n = 20$	$48,7 \pm 7,28^{1,2}$	$45,3 \pm 3,48^{3,4}$	$57,5 \pm 3,19$	$52,0 \pm 8,04$	$63,7 \pm 4,83$	$74,6 \pm 2,66^{1,3}$	$73,2 \pm 3,75^{2,4}$
Секреторная гранула, $n = 20$	$1,58 \pm 0,13 \times$ $1,35 \pm 0,13$	$0,68 \pm 0,06 \times$ $0,59 \pm 0,10$	$1,17 \pm 0,07 \times$ $0,93 \pm 0,06$	$1,08 \pm 0,20 \times$ $0,99 \pm 0,18$	$1,65 \pm 0,07 \times$ $1,47 \pm 0,13$	$0,63 \pm 0,03 \times$ $0,52 \pm 0,05$	$1,04 \pm 0,05 \times$ $0,95 \pm 0,05$
Количество секреторных гранул на срезе клетки, $n = 20$	$4,00 \pm 0,45$	$4,00 \pm 0,50$	$5,25 \pm 1,31$	$5,29 \pm 1,31$	$4,00 \pm 0,49$	$3,20 \pm 0,20$	$3,75 \pm 0,68$
Зона эндоцитоза, $n = 20$	$3,81 \pm 0,79$	$3,41 \pm 0,21$	$3,25 \pm 0,40$	$5,07 \pm 0,25$	$4,65 \pm 0,34$	$2,84 \pm 0,32$	$4,64 \pm 0,31$
Длина щёточной каёмки, $n = 20$	$2,87 \pm 0,31^{1,2,3,4,5}$	$2,69 \pm 0,12$	$2,35 \pm 0,14^1$	$1,99 \pm 0,21^2$	$2,10 \pm 0,18^3$	$1,95 \pm 0,16^4$	$2,14 \pm 0,12^5$
Реснички, $n = 20$	$0,23 \pm 0,00$	$0,24 \pm 0,00$	$0,22 \pm 0,00$	$0,24 \pm 0,00$	$0,23 \pm 0,00$	$0,24 \pm 0,00$	$0,24 \pm 0,01$
Микроворсинки, $n = 20$	$0,32 \pm 0,04$	$0,26 \pm 0,01$	$0,40 \pm 0,01$	$0,23 \pm 0,03$	$0,31 \pm 0,03$	$0,24 \pm 0,02$	$0,23 \pm 0,01$

Эпителиоциты II типа — это клетки, которые по плану строения схожи с клетками I типа, но меньше таковых по высоте (рис. 3а, табл. 3).

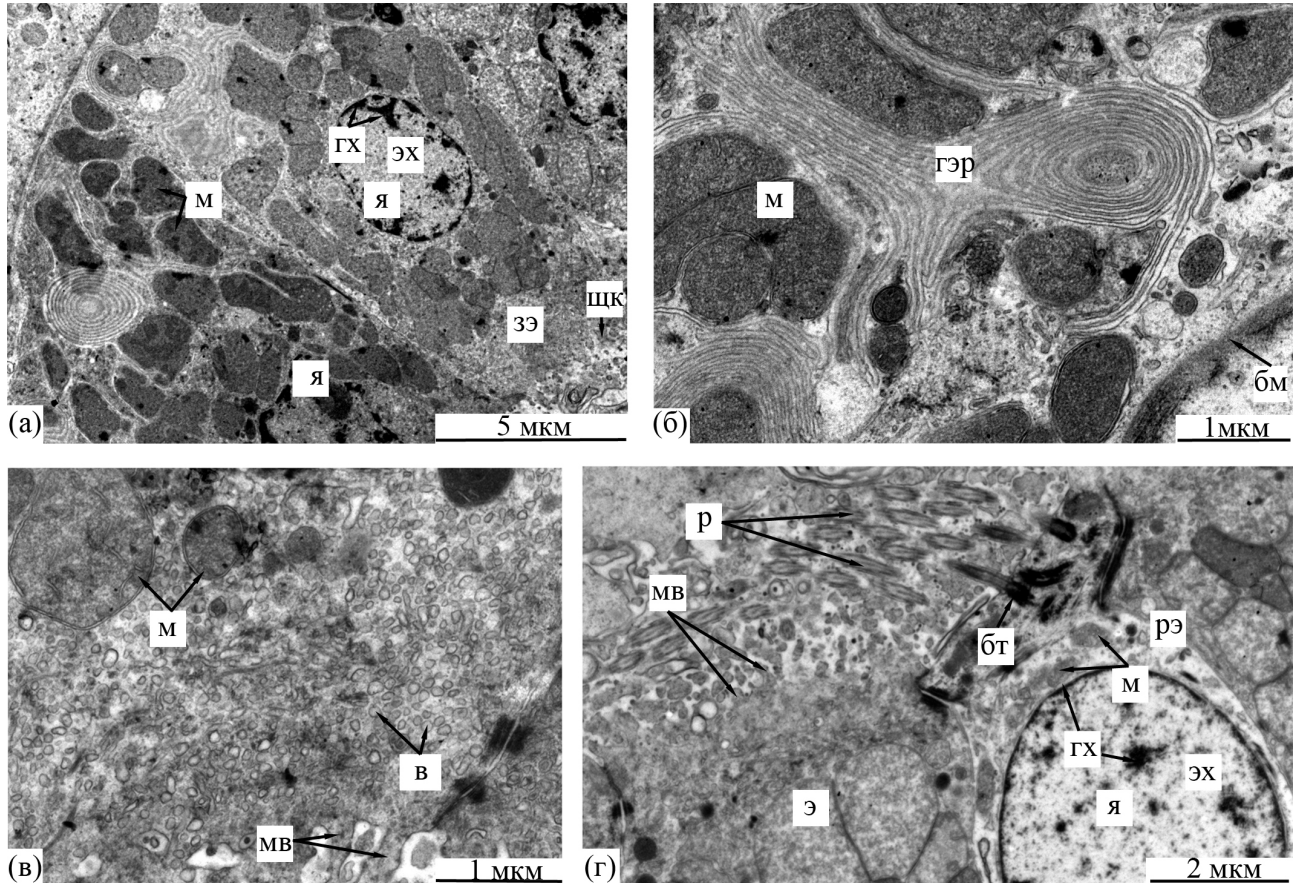


Рис. 3. Ультраструктура эпителиоцитов проксимального канальца II типа: а — фрагмент проксимального канальца с эпителиоцитами II типа *Mullus barbatus ponticus*; б — базальная часть эпителиоцита II типа *Gobijs niger*; в — зона эндоцитоза *Trachurus mediterraneus*; г — апикальная часть реснитчатого эпителиоцита *Trachurus mediterraneus*. Бм — базальная мембрана; бт — базальное тельце; в — везикула; гх — гетерохроматин; гэр — гладкий эндоплазматический ретикулум; зэ — зона эндоцитоза; м — митохондрия; мв — микроворсинки; р — реснички; рэ — реснитчатый эпителиоцит; щк — щётчатая каёмка; э — эпителиоцит промежуточного канальца; эх — эухроматин; я — ядро

Fig. 3. Ultrastructure of type II proximal tubule epithelial cells: а – fragment of the proximal tubule with type II epithelial cells in *Mullus barbatus ponticus*; б – basal part of type II epithelial cell in *Gobijs niger*; в – endocytosis zone of *Trachurus mediterraneus*; г – apical part of ciliated epithelial cell in *Trachurus mediterraneus*. Бм – basement membrane; бт – basal body; в – vesicle; гх – heterochromatin; гэр – smooth endoplasmic reticulum; зэ – endocytosis zone; м – mitochondrion; мв – microvilli; р – cilia; рэ – ciliated epithelial cell; щк – brush border; э – epithelial cell of the intermediate tubule; эх – euchromatin; я – nucleus

Наименьшие по высоте эпителиоциты обнаружены в нефронах кефали-сингиля, наибольшие — в нефронах скорпены (табл. 3). Выявлено, что эпителиоциты ставриды достоверно выше таковых бычка-черныша, султанки и скорпены. Эпителиоциты кефали-сингиля достоверно выше эпителиоцитов ставриды и эпителиальных клеток всех исследованных придонных и донных рыб (табл. 3). Ядра эпителиоцитов имеют округлую форму, располагаются в центральной части клеток; размеры ядер незначительно различаются у исследованных видов (табл. 3, рис. 3а). Гетерохроматина мало, большая часть его расположена вдоль ядерной мембраны, между ядерными порами. Цитоплазма содержит большое количество митохондрий, среднее количество которых

в клетках II типа превышает таковое в эпителиоцитах I типа. Выявлено, что количество митохондрий на срезах эпителиоцитов придонных и донных рыб достоверно превышает таковое на срезах эпителиоцитов ставриды и кефали-сингиля (табл. 3). Для эпителиоцитов II типа не выявлено закономерности изменения размеров митохондрий в зависимости от образа жизни исследованных видов. Самые крупные митохондрии обнаружены на срезах султанки, митохондрии наименьших размеров — на срезах ставриды. Показано, что размеры митохондрий смариды и султанки достоверно превышают данный показатель для ставриды. Размеры митохондрий морского карася достоверно выше таковых смариды и султанки (табл. 3). Складки гладкого эндоплазматического ретикулума в базальной части эпителиоцитов II типа занимают бóльшую площадь, чем таковые эпителиоцитов I типа (рис. 3б). Характерным признаком эпителиоцитов II типа является отсутствие в цитоплазме секреторных гранул (рис. 3а). Зона эндоцитоза развита слабее, чем в клетках I типа (табл. 3), хотя чётко просматривается наличие большого количества везикул (рис. 3в). Наибольших значений длина зоны эндоцитоза достигает у смариды, наименьших — у ставриды (табл. 3). Щёточная каёмка менее высокая, чем у клеток I типа (табл. 3); в её состав входят как реснички, являющиеся образованием реснитчатых эпителиоцитов, так и микроворсинки (рис. 3г). Микроворсинки клеток II типа шире микроворсинок клеток I типа (табл. 3). Зависимости длины зоны эндоцитоза и щёточной каёмки и толщины микроворсинок от образа жизни исследованных видов не выявлено.

Эпителиоциты промежуточного канальца обнаружены в нефроне кефали-сингиля и скорпены (рис. 4а, табл. 4). По строению данные эпителиоциты в наибольшей степени отличаются от рассмотренных выше типов клеток. Это самые низкие клетки, в центральной части которых расположены ядра. Эпителиоциты нефрона кефали-сингиля достоверно выше эпителиоцитов нефрона скорпены. Структура ядер в данных эпителиоцитах подобна таковой клеток I и II типов (рис. 4а).

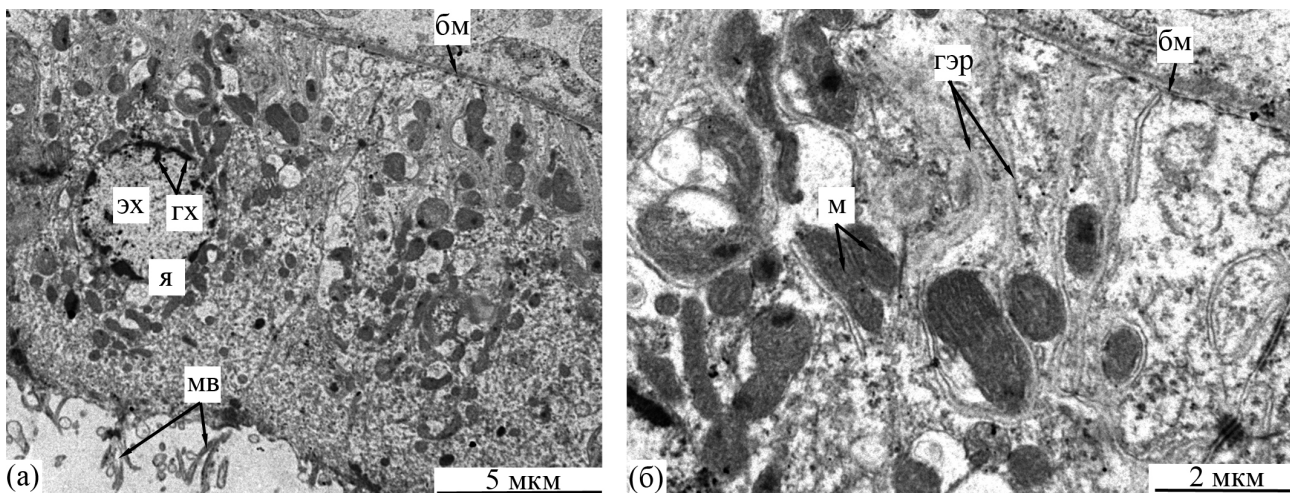


Рис. 4. Ультраструктура эпителиоцитов промежуточного канальца: а — фрагмент промежуточного канальца *Chelone auratus*; б — базальная часть эпителиоцита промежуточного канальца *Chelone auratus*. Бм — базальная мембрана; гх — гетерохроматин; гэр — гладкий эндоплазматический ретикулум; м — митохондрия; мв — микроворсинки; эх — эухроматин; я — ядро

Fig. 4. Ultrastructure of the intermediate tubule epithelial cells: а – fragment of the intermediate tubule in *Chelone auratus*; б – basal part of the intermediate tubule epithelial cell in *Chelone auratus*. Бм – basement membrane; гх – heterochromatin; гэр – smooth endoplasmic reticulum; м – mitochondrion; мв – microvilli; эх – euchromatin; я – nucleus

Таблица 3. Морфометрические показатели эпителиоцитов II типа проксимального канальца, мкм

Table 3. Morphometric indicators of type II epithelial cells of the proximal tubule, μm

Показатель	<i>Trachurus mediterraneus</i>	<i>Chelon auratus</i>	<i>Diplodus annularis</i>	<i>Spicara flexuosa</i>	<i>Gobius niger</i>	<i>Mullus barbatus ponticus</i>	<i>Scorpaena porcus</i>
Клетка, $n = 10$	$11,2 \pm 0,24^{1,2,3,4} \times 9,74 \pm 1,50$	$12,8 \pm 0,37^{1,5,6,7,8,9} \times 9,74 \pm 0,19$	$11,2 \pm 0,78^5 \times 7,55 \pm 0,61$	$10,2 \pm 1,10^6 \times 7,85 \pm 0,60$	$9,76 \pm 0,56^{2,7} \times 8,38 \pm 0,75$	$9,55 \pm 0,14^{3,8} \times 8,46 \pm 0,22$	$9,16 \pm 0,18^{4,9} \times 7,32 \pm 0,42$
Ядро, $n = 20$	$4,54 \pm 0,24 \times 3,29 \pm 0,12$	$4,43 \pm 0,05 \times 3,70 \pm 0,16$	$3,33 \pm 0,12 \times 3,01 \pm 0,02$	$4,98 \pm 0,43 \times 3,94 \pm 0,34$	$4,70 \pm 0,16 \times 3,56 \pm 0,31$	$4,52 \pm 0,13 \times 3,45 \pm 0,19$	$5,44 \pm 0,21 \times 4,99 \pm 0,04$
Митохондрия, $n = 20$	$1,19 \pm 0,21 \times 0,73 \pm 0,10^{1,2}$	$1,39 \pm 0,10 \times 1,19 \pm 0,11$	$1,26 \pm 0,21 \times 0,83 \pm 0,09^{3,4}$	$1,57 \pm 0,07 \times 1,17 \pm 0,05^{1,3}$	$1,61 \pm 0,13 \times 0,80 \pm 0,03$	$1,72 \pm 0,21 \times 1,23 \pm 0,19^{2,4}$	$2,74 \pm 0,74 \times 0,89 \pm 0,05$
Количество митохондрий на срезе клетки, $n = 20$	$50,0 \pm 3,55^{1,2,3,4,5}$	$48,0 \pm 4,24^{6,7,8,9,10}$	$75,0 \pm 3,77^{1,6}$	$72,3 \pm 0,76^{2,7}$	$78,7 \pm 3,54^{3,8}$	$76,2 \pm 2,29^{4,9}$	$76,6 \pm 1,60^{5,10}$
Зона эндоцитоза, $n = 20$	$1,24 \pm 0,31^{1,2}$	$2,01 \pm 0,23$	$1,83 \pm 0,18$	$4,19 \pm 0,30^1$	$1,41 \pm 0,20$	$2,01 \pm 0,15$	$2,64 \pm 0,12^2$
Длина щёточной каёмки, $n = 20$	$1,58 \pm 0,19$	$1,81 \pm 0,27$	$1,45 \pm 0,15$	$1,96 \pm 0,40$	$1,58 \pm 0,22$	$1,39 \pm 0,03$	$1,57 \pm 0,11$
Реснички, $n = 20$	$0,23 \pm 0,00$	$0,24 \pm 0,00$	$0,22 \pm 0,00$	$0,24 \pm 0,00$	$0,23 \pm 0,00$	$0,24 \pm 0,01$	$0,24 \pm 0,00$
Микроворсинки, $n = 20$	$0,33 \pm 0,02$	$0,27 \pm 0,02$	$0,45 \pm 0,04$	$0,26 \pm 0,03$	$0,37 \pm 0,03$	$0,27 \pm 0,02$	$0,48 \pm 0,02$

Таблица 4. Морфометрические показатели эпителиоцитов промежуточного канальца, мкм

Table 4. Morphometric indicators of the intermediate tubule epithelial cells, μm

Показатель	<i>Chelon auratus</i>	<i>Scorpaena porcus</i>
Клетка, $n = 10$	$11,8 \pm 0,26 \times 9,32 \pm 0,22$	$9,07 \pm 0,22^* \times 7,50 \pm 0,23$
Ядро, $n = 20$	$4,97 \pm 0,30 \times 4,61 \pm 0,16$	$4,96 \pm 0,61 \times 4,60 \pm 0,33$
Митохондрия, $n = 20$	$1,20 \pm 0,10 \times 1,03 \pm 0,05$	$1,54 \pm 0,09 \times 1,24 \pm 0,08^*$
Количество митохондрий на срезе клетки, $n = 20$	$36,6 \pm 3,65$	$63,4 \pm 2,77^*$
Длина микроворсинок, $n = 20$	$0,85 \pm 0,17$	$0,50 \pm 0,07^*$
Микроворсинки, $n = 20$	$0,33 \pm 0,04$	$0,29 \pm 0,01$

Примечание: * — отличия между показателями для *Chelon auratus* и *Scorpaena porcus* статистически значимы, $p \leq 0,05$.

Note: * – the differences between the indicators for *Chelon auratus* and *Scorpaena porcus* are statistically significant, $p \leq 0.05$.

На срезах клеток обнаружена менее развитая, чем у эпителиоцитов I и II типов, система канальцев гладкого эндоплазматического ретикулаума, которая окружает электронно-плотные митохондрии (рис. 3б). Размеры митохондрий скорпены больше таковых кефали-сингиля. Количество митохондрий на срезах клеток скорпены более чем в 1,5 раза превышает данный показатель на срезах клеток кефали-сингиля, эти различия достоверны. Сформированная зона эндцитоза отсутствует. На апикальной поверхности клеток расположены одиночные микроворсинки (рис. 4а). Длина микроворсинок клеток промежуточного канальца в 2 раза меньше длины микроворсинок эпителиоцитов I и II типов. Микроворсинки кефали-сингиля достоверно выше таковых скорпены (табл. 4). Реснитчатые эпителиоциты в структуре промежуточного канальца отсутствуют.

Дистальный каналец формируют высокие и очень широкие у основания клетки (рис. 5а, табл. 5).

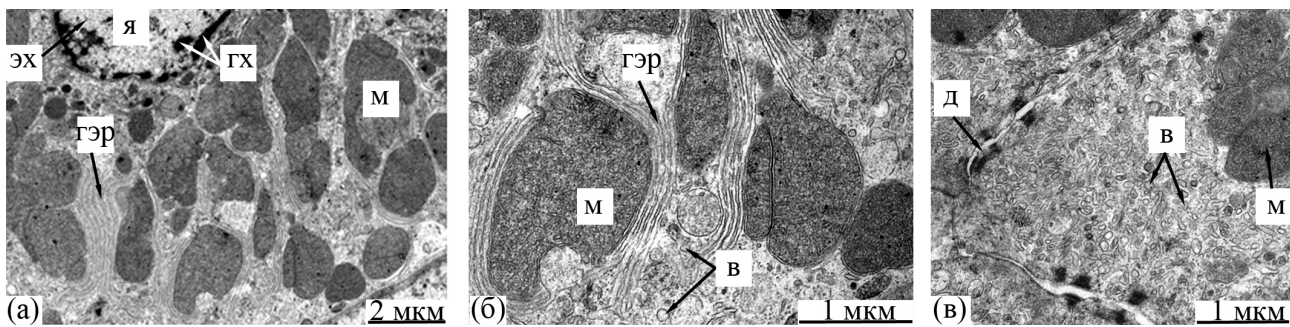


Рис. 5. Ультраструктура эпителиоцитов дистального канальца: а — базальная часть эпителиоцитов дистального канальца *Mullus barbatus ponticus*; б — цитоплазма эпителиоцитов дистального канальца *Mullus barbatus ponticus*; в — лопастевидные выросты эпителиоцитов дистального канальца *Mullus barbatus ponticus*. В — везикулы; гх — гетерохроматин; гэр — гладкий эндоплазматический ретикулум; д — десмосома; м — митохондрия; мв — микроворсинки; эх — эухроматин; я — ядро

Fig. 5. Ultrastructure of the distal tubule epithelial cells in *Mullus barbatus ponticus*; б – cytoplasm of the distal tubule epithelial cells in *Mullus barbatus ponticus*; в – lobe-like outgrowths of the distal tubule epithelial cells in *Mullus barbatus ponticus*. В – vesicles; гх – heterochromatin; гэр – smooth endoplasmic reticulum; д – desmosome; м – mitochondrion; мв – microvilli; эх – euchromatin; я – nucleus

Таблица 5. Морфометрические показатели эпителиоцитов дистального канальца, мкм

Table 5. Morphometric indicators of the distal tubule epithelial cells, μm

Показатель	Клетка, $n = 10$	Ядро, $n = 20$	Митохондрия, $n = 20$	Количество митохондрий на срезе клетки, $n = 20$
<i>Trachurus mediterraneus</i>	$14,9 \pm 0,19^{1,2} \times$ $9,80 \pm 0,94$	$6,33 \pm 0,22 \times$ $4,90 \pm 0,16$	$1,48 \pm 0,16 \times$ $0,62 \pm 0,12^{1,2}$	$49,6 \pm 4,59^{1,2,3,4,5,6}$
<i>Chelon auratus</i>	$15,3 \pm 0,64^{3,4,5} \times$ $15,2 \pm 1,63$	$6,16 \pm 0,35 \times$ $4,92 \pm 0,66$	$1,49 \pm 0,21 \times$ $0,74 \pm 0,05$	$47,2 \pm 5,20^{1,7,8}$
<i>Diplodus annularis</i>	$14,5 \pm 0,76^{6,7,8} \times$ $12,8 \pm 1,38$	$5,38 \pm 0,18 \times$ $4,88 \pm 0,24$	$1,83 \pm 0,07 \times$ $0,92 \pm 0,07^{3,4}$	$77,2 \pm 4,07^{2,7,9,10,11}$
<i>Spicara flexuosa</i>	$13,4 \pm 0,71^9 \times$ $11,0 \pm 1,71$	$5,34 \pm 0,49 \times$ $4,93 \pm 0,57$	$1,55 \pm 0,16 \times$ $0,81 \pm 0,16^{5,6}$	$63,6 \pm 2,28^{3,8}$
<i>Gobius niger</i>	$13,2 \pm 0,15^{1,3,6} \times$ $9,63 \pm 0,34$	$5,82 \pm 0,33 \times$ $4,57 \pm 0,26$	$2,14 \pm 0,10 \times$ $1,28 \pm 0,06$	$84,4 \pm 1,33^{4,9}$
<i>Mullus barbatus ponticus</i>	$12,5 \pm 0,06^{2,4,7,9} \times$ $9,11 \pm 0,87$	$5,47 \pm 0,93 \times$ $3,50 \pm 0,18$	$1,99 \pm 0,12 \times$ $1,22 \pm 0,11^{1,3,5}$	$77,3 \pm 2,98^{5,10}$
<i>Scorpaena porcus</i>	$13,1 \pm 0,27^{5,8} \times$ $9,50 \pm 0,19$	$4,54 \pm 0,35 \times$ $3,60 \pm 0,21$	$2,01 \pm 0,18 \times$ $1,22 \pm 0,11^{2,4,6}$	$84,2 \pm 1,34^{6,11}$

Самые высокие эпителиоциты этого участка канальца выявлены в нефроне морского карася, самые короткие — в нефроне султанки. Показано, что высота эпителиоцитов уменьшается в ряду пелагические — придонные — донные рыбы. При сравнении размеров эпителиоцитов пелагических и донных рыб определено, что эпителиоциты ставриды достоверно выше таковых бычка-черныша и султанки. Эпителиоциты морского карася достоверно выше, чем эпителиоциты бычка-черныша, султанки и скорпены. При сопоставлении размеров эпителиоцитов придонных и донных рыб выявлено, что клетки кефали-сингиля статистически значимо выше, чем клетки донных рыб, а эпителиоциты смариды достоверно выше эпителиоцитов султанки (табл. 5).

Ядра большинства клеток занимают центральное положение, иногда смещены к базальной части. Гетерохроматина мало, он сконцентрирован в основном на периферии ядра между ядерными порами. В цитоплазме обнаруживаются крупные электронно-плотные митохондрии, которые расположены менее упорядоченно, чем митохондрии эпителиоцитов I и II типа. Митохондрии окружает система канальцев гладкого эндоплазматического ретикулума, которая развита аналогично системе эпителиоцитов I типа проксимальных канальцев (рис. 5а, б). Количество и размеры митохондрий увеличиваются в ряду пелагические — придонные — донные рыбы. Обнаружено, что количество митохондрий на срезах клеток ставриды статистически значимо меньше, чем у остальных исследованных видов. Количество митохондрий на срезах клеток морского карася статистически значимо меньше, чем у кефали-сингиля и смариды. Количество митохондрий на срезах клеток кефали-сингиля достоверно меньше такового у донных рыб (табл. 5). Выявлено, что митохондрии на срезах султанки и скорпены статистически значимо крупнее, чем у ставриды и придонных рыб (табл. 5). Зона эндоцитоза отсутствует. Характерной особенностью данного типа клеток является большое количество везикул, локализующихся в апикальной части клеток, которая, в свою очередь, образует лопастевидные цитоплазматические выросты, обращённые в просвет канальца. Наибольшее количество везикул, которые заполняют всю цитоплазму лопастевидных выростов, отмечено у донных рыб (рис. 5в).

ОБСУЖДЕНИЕ

Цитологический анализ мезонефроса пелагических, придонных и донных рыб Чёрного моря, средняя солёность поверхностных слоёв которого составляет 17,58–18,09 ‰, а глубинных — 22,33 ‰ (Иванов и Белокопытов, 2011), показал, что нефроны туловищной почки исследованных видов имеют единый план строения. Вместе с тем анализ полученных результатов однозначно свидетельствует о наличии особенностей ультраструктуры клеток нефрона видов, зависящих от приуроченности к определённой глубине и солёности.

Все почки гломерулярны, в состав нефрона входят проксимальные и дистальные канальцы. Для всех видов показано сходное изменение длины эпителиоцитов, зоны эндоцитоза, щёточной каёмки и диаметра микроворсинок от проксимального к дистальному отделу нефрона. Известно, что почки морских костистых рыб подразделяют на два типа — гломерулярные и агломерулярные. Агломерулярные почки описаны для донных хищников-засадников — рыбы-удильщика *Lophius piscatorius* и рыбы-жабы *Opsanus tau*, обитающих в океанических водах, среднегодовая солёность которых составляет около 35 ‰ на глубинах, достигающих 200 м, а также для *Nerophis ophidian*, обитающего в Атлантическом океане на глубине до 30 м (Erisson & Olsen, 1968 ; Ericsson & Olsen, 1970 ; Marshall, 1930). Описаны хорошо развитые почечные тельца для многих видов пресноводных и проходных рыб, а также для эвригалинных видов *Sparus auratus*, *Trachurus mediterraneus* и *Diplodus annularis*, большая часть ареала которых находится в Чёрном море (Флёрова, 2012 ; Флёрова и др., 2020 ; Zuasti & Agulleiro, 1983). Опираясь на литературные данные и на собственные результаты, мы можем предположить, что почечные тельца характерны для нефронов всех видов костистых рыб, вне зависимости от образа жизни, обитающих

в морских водах с солёностью до 22 ‰. Ранее была показана корреляция между солёностью среды обитания и степенью развития гломерул (Лозовик, 1963 ; Oğuz, 2015). Кроме того, было установлено, что диаметр почечных телец, а также размеры тела подоцитов (клеток, участвующих в формировании фильтрационного барьера почки) у пресноводных рыб больше, чем у морских. Это в первую очередь связано с тем, что почки пресноводных костистых рыб фильтруют большие объёмы жидкости, чем почки морских (Флёрова, 2012). Различия в диаметре почечного тельца и длины подоцитов для пелагических, придонных и донных рыб связаны, вероятно, с регуляцией водно-солевого обмена в условиях обитания на разных глубинах, отличающихся солёностью и давлением водного столба.

Проксимальный каналец оказался наиболее дифференцированным; его образуют два типа эпителиоцитов, отличающихся своей морфологией. Подобная структурная организация проксимального каналца является консервативной для костистых рыб. Так, ранее два типа эпителиоцитов были описаны для видов из отрядов лососеобразных, карпообразных и окунеобразных, обитающих в пресной и солёной воде, а также совершающих анадромные миграции (Флёрова, 2012 ; Флёрова и др., 2020 ; Anderson & Loewen, 1975 ; Maksimovich et al., 2000 ; Ojeda et al., 2006). Известно, что щётчатая каёмка проксимальных каналцев регулирует скорость активного транспорта жидкости (Наточин, 1976). Обнаружение в проксимальном каналце всех исследованных видов реснитчатых клеток, благодаря которым, наряду с эпителиоцитами, несущими на апикальной поверхности микроворсинки, формируется щётчатая каёмка, демонстрирует сходство её ультраструктуры с ультраструктурой пресноводных рыб (Флёрова, 2012). Не выявлено зависимости степени встречаемости реснитчатых клеток в проксимальных каналцах исследованных видов от их образа жизни. Тем не менее зафиксирована меньшая длина щётчатой каёмки проксимальных каналцев I типа нефрона *T. mediterraneus* и *Ch. auratus* по сравнению с таковой других исследованных видов, что в совокупности с меньшей высотой эпителиоцитов указывает на уменьшение объёма клубочкового фильтрата, поступающего из почечного тельца, придонных и донных рыб по сравнению с поступающим объёмом клубочкового фильтрата пелагических рыб.

Известно, что степень развития гладкого эндоплазматического ретикулума и ассоциированного с ним количества митохондрий напрямую зависит от интенсивности реализации механизмов реабсорбции и секреции ионов эпителиоцитов проксимальных каналцев (Наточин, 1976). Для всех исследованных видов выявлена большая степень развития гладкого эндоплазматического ретикулума по сравнению с аналогичным органоидом в проксимальных каналцах лососевых, карповых и окуневых пресноводных рыб, а также смолтов лососевых, совершающих анадромные миграции (Флёрова, 2012 ; Флёрова и др., 2020 ; Flerova et al., 2019). Зависимости развития гладкого эндоплазматического ретикулума от образа жизни исследованных видов обнаружено не было. Прослеживалась закономерность увеличения количества и размеров митохондрий с увеличением глубины и солёности места обитания. Данные структурные изменения указывают на усиление работы насосов, обеспечивающих активный транспорт ионов, в условиях увеличения осмотической нагрузки; эти насосы располагаются в основном в базальной части клеток (Наточин, 1976).

Следующий отдел каналца, обнаруженный только у *Ch. auratus* и *S. porcus*, сформирован эпителиоцитами, которые имеют сходные черты строения с эпителиоцитами промежуточного каналца у пресноводных рыб отрядов лососеобразных, карпообразных и окунеобразных (Винниченко, 1980 ; Maksimovich et al., 2000). Можно предположить, что промежуточный каналец присутствует у всех исследованных видов, но так как эпителиоциты этого отдела формируют небольшой отрезок нефрона, то обнаружить и описать их крайне сложно. Как и для клеток проксимального каналца, для эпителиоцитов промежуточного каналца *S. porcus* характерны меньшая высота

и длина микроворсинок, а также достоверно большее количество более крупных митохондрий, чем у *Ch. auratus*. Ранее было показано, что структура эпителиоцитов свидетельствует об аналогии этих клеток с клетками тонкого сегмента петли Генле нефронов теплокровных животных, основная функция которых — проведение воды (Винниченко, 1980). Специализация данных клеток у *Ch. auratus* и *S. porcus* позволяет предположить, что у донных рыб, по сравнению с пелагическими, сформирована более совершенная система противогradientных процессов, которая в совокупности с бóльшим уплощением клеток даёт возможность укорочения пути, проходимого водой (Erisson & Olsen, 1968 ; Ojeda et al., 2006).

Эпителиоциты дистального канальца исследованных видов имеют единый план строения с клетками, которые ранее были описаны для лососеобразных, карпообразных и окунеобразных видов, относящихся к разным экологическим группам (Флёрова, 2012 ; Флёрова и др., 2020 ; Anderson & Loewen, 1975 ; Flerova et al., 2019 ; Maksimovich et al., 2000 ; Ojeda et al., 2006). Ранее было показано, что большое количество везикул, распределённых по всей цитоплазме клеток, большее количество митохондрий на срезах эпителиоцитов дистальных канальцев по сравнению с таковым проксимальных, а также более развитая система мембран гладкого эндоплазматического ретикулума на срезах эпителиоцитов дистальных канальцев морских рыб по сравнению с пресноводными указывают на особенности функционирования дистального канальца, связанные с регуляцией объёма выделяемой мочи (Наточин, 1976). Для исследованных видов прослеживалась закономерность увеличения количества и размеров митохондрий и количества везикул с увеличением глубины и солёности места обитания. Данные структурные изменения также могут являться цитологическими маркерами увеличения солёности и давления водного столба.

Следует отметить, что различия в толщине базальной мембраны, ширине полости почечного тельца, длине зоны эндоцитоза, размере ядер всех типов клеток, количестве и размере секреторных гранул в цитоплазме проксимальных канальцев I типа, а также толщине микроворсинок были статистически незначимыми и связанными, скорее всего, не с систематическими или экологическими особенностями видов, а с функционированием структур в определённый момент времени.

Заключение. Сопоставление ультраструктурных особенностей мезонефроса рыб Чёрного моря, обитающих на разных глубинах и находящихся в разных условиях осмотической нагрузки среды, даёт основание полагать, что на тканевом уровне организации нефроны имеют единый план строения и формируют гломерулярные почки. Приуроченность к обитанию на определённых глубинах в первую очередь проявляется в увеличении количества и размеров митохондрий всех типов эпителиальных клеток нефрона. Отмечены меньшая площадь почечных телец, длина подоцитов и высота эпителиоцитов канальцев, а также длина щёточной каёмки проксимальных канальцев I типа. Цитологические особенности нефрона пелагических, придонных и донных рыб характеризуют высокую адаптационную способность клеточных структур мезонефроса.

Работа выполнена в рамках бюджетных тем № АААА-А18-118082390025-7 и АААА-А18-118012690123-4, а также гранта РФФИ № 11-04-01168-а.

Благодарность. Авторы выражают глубокую благодарность Н. С. Кузьминовой, к. б. н., с. н. с. отдела морской санитарной гидробиологии ФИЦ ИнБЮМ, за помощь в отборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Винниченко Л. Н. *Сравнительная ультраструктура нефрона. Атлас.* Ленинград : Наука, 1980. 136 с. [Vinnichenko L. N. *Sravnitel'naya ul'trastruktura nefrona. Atlas.* Leningrad : Nauka, 1980, 136 p. (in Russ.)]
2. Иванов В. А., Белокопытов В. Н. *Океанография Чёрного моря* / НАН Украины, Морской гидрофизический институт. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. 212 с. [Ivanov V. A., Belokopytov V. N. *Okeanografiya Chernogo morya*

- / NAN Ukrainy, Morskoi gidrofizicheskii institut. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2011, 212 p. (in Russ.)]
3. Куфтаркова Е. А., Родионова Н. Ю., Губанов В. И., Бобко Н. И. Гидрохимическая характеристика отдельных бухт сева­стопольского взморья // *Труды Южного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии. Основные результаты комплексных исследований в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане (юбилейный выпуск)*. Керчь : Изд-во ЮгНИРО, 2008. Т. 46. С. 110–117. [Kuftarkova E. A., Rodionova N. Yu., Gubanov V. I., Bobko N. I. Gidrokhimicheskaya kharakteristika ot­del'nykh bukht sevastopol'skogo vzmor'ya. In: *Trudy Yuzhnogo nauchno-issledovatel'skogo instituta morskogo rybnogo khozyaistva i okeanografii. Osnovnyye rezul'taty kompleksnykh issledovaniy v Azovo-Chernomorskom basseine i Mirovom okeane (yubileinyi vypusk)*. Kerch : Izd-vo YugNIRO, 2008, vol. 46, pp. 110–117. (in Russ.)]
 4. Лозовик В. И. Влияние солёности воды на развитие гломерулярного аппарата в почках морских костистых рыб // *Доклады Академии наук*. 1963. Т. 53. С. 225–228. [Lozovik V. I. Vliyanie solenosti vody na razvitie glomerulyarnogo appa­rata v pochках morskikh kostistykh ryb. *Doklady Akademii nauk*, 1963, vol. 53, pp. 225–228. (in Russ.)]
 5. Наточин Ю. В. *Ионрегулирующая функция почки*. Ленинград : Наука, 1976. 268 с. [Natochin Yu. V. *Ionreguliruyushchaya funktsiya pochki*. Leningrad : Nauka, 1976, 268 p. (in Russ.)]
 6. Наточин Ю. В. Эволюция водно-солевого обмена: от феноменологии к механизмам физиологической функции // *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*. 2002. Т. 38, № 5. С. 460–468. [Natochin Yu. V. Evolution of the water-salt balance: From phenomenology to mechanisms of physiological function. *Zhurnal evolyutsionnoi biokhimii i fiziologii*, 2002, vol. 38, no. 5, pp. 460–468. (in Russ.)]
 7. Тимакова Т. К., Флёрова Е. А., Заботкина Е. А. *Методы световой и электронной микроскопии в биологии и ветеринарии*. Ярославль : Изд-во ФГБОУ ВПО «Ярославская ГСХА», 2014. 72 с. [Timakova T. K., Flerova E. A., Zabotkina E. A. *Metody svetovoi i elektronnoi mikroskopii v biologii i veterinar­ii*. Yaroslavl : Izd-vo FGBOU VPO «Yaroslavskaya GSKhA», 2014, 72 p. (in Russ.)]
 8. Флёрова Е. А. *Клеточная организация почек костистых рыб (на примере отрядов Cypriniformes и Perciformes)*. Ярославль : Изд-во ФГБОУ ВПО «Ярославская ГСХА», 2012. 140 с. [Flerova E. A. *Kletochnaya organizatsiya pochek kostistykh ryb (na primere otryadov Cypriniformes i Perciformes)*. Yaroslavl : Izd-vo FGBOU VPO «Yaroslavskaya GSKhA», 2012, 140 p. (in Russ.)]
 9. Флёрова Е. А., Сендек Д. С., Юрченко В. В. Особенности ультраструктуры мезонефроса покатной молоди балтийского лосося *Salmo salar* и кумжи *Salmo trutta* // *Биология внутренних вод*. 2020. № 4. С. 393–403. [Flerova E. A., Sendek D. S., Yurchenko V. V. Specific features of the ultrastructure of mesonephros of smolts of the Atlantic salmon *Salmo salar* L. (Baltic Sea population) and brown trout *Salmo trutta* L. *Biologiya vnutrennikh vod*, 2020, no. 4, pp. 393–403. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.31857/S0320965220040075>
 10. Anderson B. G., Loewen R. D. Renal morphology of freshwater trout. *American Journal of Anatomy*, 1975, vol. 143, no. 1, pp. 93–113. <https://doi.org/10.1002/aja.1001430105>
 11. Erisson J. L. E., Olsen S. Ultrastructure of the tubule of the aglomerular teleost *Nerophis ophidion*. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*, 1968, vol. 87, pp. 17–30. <https://doi.org/10.1007/bf00326558>
 12. Ericsson J. L. E., Olsen S. On the fine structure of the aglomerular renal tubule in *Lophius piscatorius*. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*, 1970, vol. 104, pp. 240–258. <https://doi.org/10.1007/bf00309734>
 13. Flerova E. A., Morozov A. A., Bogdanova A. A., Chupov D. V., Ustiuzhinskii G. M., Yurchenko V. V. Morphological and physiological traits of the mesonephros in a freshwater fish, grayling *Thymallus thymallus*. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 2019, vol. 10, no. 1, pp. 9–15. <https://doi.org/10.15421/021902>
 14. Maksimovich A. A., Serkov V. M., Zagal'skaya E. O., Kudra A. A. Ultrastructure and function of proximal tubular cells of nephrons of Pacific salmon adapted to environments with different salinity. *Journal of Evolutionary*

- Biochemistry and Physiology*, 2000, vol. 36, no. 3, pp. 334–345.
15. Marshall E. K. Jr. A comparison of the function of the glomerular and aglomerular kidney. *The American Journal of Physiology*, 1930, vol. 94, no. 1, pp. 1–10. <https://doi.org/10.1152/ajplegacy.1930.94.1.1>
 16. Ojeda J. L., Icardo M. J., Wong W. P., Yuen K. Microanatomy and ultrastructure of the kidney of the African lungfish *Protopterus dolloi*. *The Anatomical Record*, 2006, vol. 288A, iss. 6, pp. 609–625. <https://doi.org/10.1002/ar.a.20333>
 17. Oğuz A. R. A histological study of the kidney structure of Van fish (*Alburnus tarichi*) acclimated to highly alkaline water and freshwater. *Marine and Freshwater Behavior and Physiology*, 2015, vol. 48, iss. 2, pp. 135–144. <https://doi.org/10.1080/10236244.2015.1004838>
 18. Wood C. M., Pelster B., Braz-Mota S., Vall A. L. Gills versus kidney for ionoregulation in the obligate air-breathing *Arapaima gigas*, a fish with a kidney in its air-breathing organ. *Journal of Experimental Biology*, 2020, vol. 223, iss. 20, art. no. Jeb232694 (14 p.). <https://doi.org/10.1242/jeb.232694>
 19. Zuasti B., Agulleiro F., Hernandez F. Ultrastructure of the kidney of the marine teleost *Sparus auratus*: The renal corpuscle and the tubular nephron. *Cell Tissue Research*, 1983, vol. 228, pp. 99–106. <https://doi.org/10.1007/bf00206268>

**COMPARATIVE CHARACTERISTICS
OF THE ULTRASTRUCTURE OF NEPHRON CELLS
IN SOME SPECIES OF PELAGIC, EPIBENTHIC, AND DEMERSAL FISH
(THE KARANTINNAYA BAY, THE BLACK SEA)**

E. A. Flerova¹ and G. M. Chuyko²

¹Yaroslavl Scientific Research Institute of Livestock Breeding and Forage Production – Federal Williams Research Center of Forage Production and Agroecology, Mikhailovsky, Russian Federation

²Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Russian Federation

E-mail: katarinum@mail.ru

The ultrastructure of the main sections of the mesonephros nephron in Black Sea teleost fish is studied. The species investigated are as follows: pelagic *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868) and *Chelon auratus* (Risso, 1810); epibenthic *Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758) and *Spicara flexuosa* Rafinesque, 1810; and demersal *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758, *Gobius niger* Linnaeus, 1758, and *Mullus barbatus ponticus* Essipov, 1927. It is shown that in Black Sea fish, which inhabit different depths and are under different conditions of environmental osmotic pressure, nephrons at the tissue level of organization have a single structure and form glomerular kidneys. Fish adaptability to the habitat at certain depths is primarily manifested in an increase in the number and size of mitochondria of all types of nephron epithelial cells. A decrease in the renal corpuscles area, the length of podocytes, and height of tubular epithelial cells, as well as the brush border length of type I proximal tubules is also recorded. Nephron cytological peculiarities of pelagic, epibenthic, and demersal fish characterize a high adaptive capacity of the mesonephros cellular structures.

Keywords: teleost fish, pelagic fish, epibenthic fish, demersal fish, kidney, nephron, ultrastructure, Black Sea